





# ANATOMISCHER ANZEIGER

CENTRALBLATT

FÜR DIE

GESAMTE WISSENSCHAFTLICHE ANATOMIE

AMTLICHES ORGAN DER ANATOMISCHEN GESELLSCHAFT

HERAUSGEGEBEN

VON

**DR. H. VON EGGELING**

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

**53. BAND**

MIT 146 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 4 TAFELN



**JENA**

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1920—1921.

K/52

## Inhaltsverzeichnis zum 53. Band, Nr. 1—24.

### I. Aufsätze.

- Adloff, Über das Problem der Entstehung der Zahnform. S. 175—191.
- Baum, Hermann, Die Lymphgefäße der Gelenke der Schulter- und Beckengliedmaße des Pferdes. Mit 1 Tafel. S. 37—46.
- de Burlet, H. M., Der perilymphatische Raum des Meerschweinchenohres. Mit 5 Abbildungen. S. 302—315.
- Cohn, Ludwig, Allgemeine Normen im Bau des menschlichen Schädels. Mit 5 Abbildungen. S. 433—475.
- Daiber, Marie, Das Bauchrippensystem von *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctatus* Gray. Mit 2 Tafeln. S. 371—382.
- v. Eggeling, H., Inwieweit ist der Wurmfortsatz am menschlichen Blinddarm ein rudimentäres Gebilde? Mit 6 Abbildungen und 5 Tabellen. S. 401—428.
- Fick, R., Bemerkungen zur „Vererbung erworbener Eigenschaften“. S. 476—479.
- Fuchs, Hugo, Über die Verknöcherung des Innenskeletts am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. (Fortsetzung.) S. 1—36. — Schluß. S. 353—371.
- Greil, Alfred, Über die teratogenetische Bedeutung der Proigenese des Amnions. S. 100—107.
- Grosser, Otto, Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie, mit besonderer Anwendung auf Vererbungsfragen und den Bau der Plazenta. S. 49—57.
- , Nachtrag zu dem Aufsatz: „Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie.“ S. 160.
- Hagström, Martin, Die Entwicklung der Thymus beim Rind. Mit 7 Abbildungen. S. 545—566.
- Häggqvist, Gösta, Über die Entwicklung und die Verbindungen des Sarkolemmis. Mit 7 Abbildungen. S. 81—100.

16678

- Hägqvist, Gösta, Wie überträgt sich die Zugkraft der Muskeln auf die Sehnen? Mit 1 Tafel und 1 Textabbildung. S. 273—301.
- Jaensch, Paul A., Beobachtungen über das Auskriechen der Larven von *Rana arvalis* und *fusca* und die Funktion des Stirndrüsenstreifens. Mit 7 Abbildungen. S. 567—584.
- Kornfeld, Werner, Über die Entwicklung der glatten Muskelfasern in der Haut der Anuren und über ihre Beziehungen zur Epidermis. Mit 16 Abbildungen. S. 140—160.
- , Über Pigmentbrücken zwischen Corium und Epidermis bei Anuren. Mit 9 Abbildungen. S. 216—229.
- Kuhlenbeck, H. und cand. med. v. Domarus, E., Zur Ontogenese des menschlichen Großhirns. Mit 2 Abbildungen. S. 316—320.
- Michelsson, Gustav, Über eine obere Extremität mit mehrfachen Arterienvarietäten. Mit 1 Abbildung. S. 241—258.
- Michl, Eduard, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Bos taurus* L. Mit 8 Abbildungen. S. 193—215.
- Müller, W., Vergrößerte Zahnmodelle für den anatomischen und zahnärztlichen Unterricht. Mit 3 Abbildungen. S. 259—266.
- Nordkemper, Martha, Zur Frage der Umschaltung der parasympathischen Vagusanteile im Ggl. nodosum und Ggl. jugulare. S. 501—503.
- Ogushi, K., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Mm. serrati posteriores* bei Affen, nebst einer Bemerkung über die „Oligoneurie“. Mit 3 Abbildungen. S. 321—332.
- Pell, Marie, Über die LORENZINI'schen Ampullen der Torpediniden. Mit 9 Abbildungen. S. 57—70.
- Peter, Karl, Die Darstellung der Entwicklung der Knochen. S. 494 bis 501.
- Peyer, B., Zum „Problem der Entstehung der Zahnform“. S. 107 bis 111.
- Sankott, Alfons M., Zweiter Beitrag zur Kasuistik der Varietäten der *Art. radialis*. Mit 2 Abbildungen. S. 397—398.
- Schiefferdecker, P., Über die Haarlosigkeit des Menschen. Eine Betrachtung. S. 383—396.
- Schmidt, W. J., Einiges über die Hautsinnesorgane der Agamiden, insbesondere von *Calotes*, nebst Bemerkungen über diese Organe bei Geckoniden und Iguaniden. Mit 16 Abbildungen. S. 113—139.
- , Einige Bemerkungen über „Doppelsternchromatophoren“ bei Urodelenlarven. Mit 7 Abbildungen. S. 230—239.

- Schmidt, W. J., Zur Frage nach der Entstehung der Farbzellvereinigungen. Mit 6 Abbildungen. S. 481—494.
- Steiner, Hans, Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage. Mit 14 Abbildungen. S. 513—542
- Wegner, Richard N., Das Ligamentum sphenopetrosum Gruber = Abducensbrücke und homologe Gebilde. Mit 2 Abbildungen. S. 161 bis 175.
- Woerdeman, Martin W., Über die Gaumendrüsen der Krokodile. Mit 5 Abbildungen. S. 345—352.
- Zschokke, Markus, Cavum mediastini serosum s. bursa infracardiaca. Mit 3 Abbildungen. S. 332—345.

## II. Literatur.

Nr. 10/11, S. 1—16. — Nr. 20/21, S. 17—32.

## III. Nachrufe.

- Kajava, Yrjö, RUDOLF KOLSTER †. Mit einem Bild. S. 70—73.
- Keibel, Franz, FRANKLIN PAINE MALL. Mit einem Bildnis. S. 504 bis 509.

## IV. Anatomische Gesellschaft.

- Mitgliederbeiträge S. 79, 92, 270, 400, 585.
- Neue Mitglieder S. 80, 191, 400, 544.
- Vorläufiger Bericht über die 29. Tagung in Jena vom 23.—26. April 1920. S. 120.
- Tagung der Gesellschaft in Marburg a. L. am 14.—16. April. S. 544.
- Angemeldete Vorträge und Demonstrationen, S. 586.

## V. Personalien.

- Toldt, S. 80. — Roux, W., S. 271. — Triepel, H., S. 400. — Toldt, Carl, S. 480. — v. Waldeyer-Hartz, Wilhelm, S. 544. — Holl, Moritz, S. 544. — Bonnet, S. 585. — Elze, S. 585. — Osawa, G., S. 585.

## V. Sonstiges.

- Berichtigungen, S. 400, 432.
- Bücherbesprechungen, S. 46—48, 74—75, 111—112, 191, 239—240, 266—270, 398—399, 428—432, 479—480, 509—512, 542—544, 584.
- Mitteilung, S. 272.
- Wiedersheim-Spende, S. 512.



# 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.

---

53. Bd.

✻ 10. Mai 1920. ✻

No. 1/2.

---

## 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.)

Ich füge nun noch folgendes über den Condylus occipitalis von *Chelone imbricata*, *Thalassochelys caretta* (*Caretta caretta*) und *Thalassochelys Kempii* (*Caretta Kempii*, *Colpochelys Kempii*) hinzu, und zwar nach Beobachtungen an den Schädeln des oben zusammengestellten Materiales.

1. *Chelone imbricata*. Schädel knapp 18 cm lang. Typischer Condylus occipitalis tripartitus. Basioccipitaler Höcker wohlentwickelt. Pars inferior faciei articularis etwa so ausgebildet wie an einem 17—18 cm langen *Chelone-mydas*-Schädel (vgl. Abb. 5, S. 463, Bd. 52). Nähte auf der kaudalen Condylusfläche bereits verstrichen, die drei Condylushöcker in Synostose, zum Zeichen und Beweise, daß der Schädel ausgewachsen oder wenigstens fast ausgewachsen ist. Keine dicke Knorpelmasse mehr im Condylusgebiete, sondern nur normaler Knorpelüberzug der Gelenkfläche.

2. *Thalassochelys caretta* (*Caretta caretta*). a) Schädel 17,5 cm lang. Die beiden wohlentwickelten exoccipitalen Höcker des Condylus occipitalis berühren sich dorsal in der Medianlinie nicht: zwischen ihnen ist hier ein etwa 5 mm langer, vorn etwa 1,25, hinten 3—4 mm breiter Spalt, der im Leben mit Knorpel ausgefüllt gewesen sein dürfte. Der basioccipitale Höcker ist erst wenig entwickelt, auffallend kurz und bleibt, gegen die exoccipitalen Höcker,  $4\frac{1}{2}$ —5 mm in der kaudalen Erstreckung zurück. Offenbar ist er erst in Entwicklung begriffen gewesen, — das zu vermuten, legt die Vergleichung mit den Verhältnissen des gleich zu beschreibenden größeren Schädels nahe —, und war in seinem Gebiete während des Lebens eine dicke Knorpelmasse vorhanden.

b) Schädel 21,4 cm lang. Die Nähte auf der kaudalen Fläche des Gelenkkopfes nicht mehr vorhanden: der Schädel also ausgewachsen oder fast ausgewachsen. Die beiden wohlentwickelten exoccipitalen Höcker schließen sich dorsal, in der Medianlinie, unter Nahtbildung zusammen und schließen damit das Basioccipitale von der Beteiligung an der Bildung des Foramen occipitale magnum aus. Die Naht dorsal zwischen den beiden exoccipitalen Höckern ist sehr merkwürdig beschaffen: sie ist stellenweise sehr breit und erscheint wie zerrissen. Der basioccipitale Höcker ist wohlentwickelt, reicht kaudalwärts auch fast so weit zurück wie die beiden exoccipitalen Höcker und hat eine relativ kleine, größtenteils schräg nach hinten und unten gerichtete Gelenkfläche. Foveola media gut ausgebildet.

Aus diesen Angaben geht folgendes hervor: 1. daß der basioccipitale Höcker des Gelenkkopfes sich sehr spät entwickelt und noch an schon ziemlich großen Schädeln ganz gering ausgebildet ist; 2. daß im fertigen, endgültigen Zustande die Nähte durch Synostose verstreichen und das Basioccipitale von der Bildung des Foramen occipitale magnum ausgeschlossen sein kann: an dem mir vorliegenden größten Schädel (21,4 cm Länge) ist dies sicher der Fall.

Das Letzte betone ich deshalb, weil SIEBENROCK (1897, S. 8) der Ansicht zu sein scheint, daß bei *Thalassochelys caretta* das Basioccipitale immer an der Umgrenzung des Foramen occipitale magnum teilnehme. Dieses ist also nicht richtig. SIEBENROCK verweist auch noch auf BOULENGER (1889).

3. *Thalassochelys Kempii* (*Caretta Kempii*; *Colpochelys Kempii*). Schädel 18,9 cm lang. Nähte auf der kaudalen Condylusfläche verschwunden durch Synostose. Tiefe Foveola media.

Basioccipitaler Höcker auffallend kurz, mit schräg gestellter Gelenkfläche, erreicht nicht die kaudale Ersteckung der beiden exoccipitalen Höcker. Da es sich, wie das Verstreichen der Nähte beweist, um einen ausgewachsenen Condylus handelt, so scheint mit diesem auffallend kurzen basioccipitalen Höcker des Gelenkkopfes der endgültige Zustand gegeben zu sein.

Von irgend einer abnormen Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes im Bereiche des Condylus occipitalis wurde bei keiner der hier in Rede stehenden Formen (*Chelone imbricata*, *Thalassochelys caretta*, *Thalassochelys Kempii*) etwas festgestellt.

III. *Ossa otica* (*Opisthoticum*, *Prooticum*); *Os basioccipitale*; *Os basisphenoideum* (nebst *Processus clinoides*); *Os supraoccipitale*; *Os quadratum*. An diesen hier angeführten Knochen habe ich bei den beiden ganz großen (26 cm langen) *Chelone-mydas*-Schädeln (A u. B) eine Anzahl Merkmale beobachtet, welche bisher zum großen Teile ganz unbekannt gewesen sind und auf sehr hohes Alter und wirkliches Erwachsensein des Tieres hinweisen.

Diese Merkmale betreffen vor allem gewisse Nähte und den Grad der Verknöcherung des Knorpelskeletes und sind, was besonders auffällt, an dem kleinsten der beiden Schädel (A) ganz allgemein stärker ausgesprochen, oft sogar nicht unwesentlich stärker, als an dem größten (B). Es ist also der kleinste weiter entwickelt als der größte, und da sich jener, wie aus der Einzeldarstellung hervorgeht, als wirklich völlig erwachsen und ausgewachsen erweist, so folgt daraus, daß der andere, trotz seiner ganz auffallenden riesigen Größe, immer noch nicht ganz ausgewachsen ist: er enthält an manchen Stellen noch Knorpel, an welchen der kleinste keinen mehr hat, und an anderen Stellen wenigstens noch mehr als dieser. Also: ein *Chelone-mydas*-Schädel von 26 cm Länge, trotz seiner riesigen Größe, immer noch nicht ganz ausgewachsen und der endgültige Grad der Verknöcherung des Knorpelskeletes an ihm immer noch nicht erreicht! Das geht aus der Vergleichung mit dem zweiten, etwas kleineren Schädel mit aller Deutlichkeit hervor und ist insofern von Bedeutung, als bisher in der Literatur stets wesentlich kleinere Schädel mit auffallendem Knorpelreichtum beschrieben worden sind, welche aber nach dem Gesagten und dem unten noch folgenden über den endgültigen Grad der Verknöcherung gar nichts aussagen können.

Ich gehe nun zur Einzelbeschreibung über und führe die einzelnen Punkte der Reihe nach auf. Dabei bespreche ich zunächst

zwei Merkmale, welche in gleicher oder annähernd gleicher Weise den beiden Schädeln zukommen, und dann Merkmale, welche in der Hauptsache, wenigstens in höchster Ausbildung, nur dem Schädel A, dem kleinsten der beiden, eigen sind. Doch werde ich stets vergleichsweise auch Schädel B, sowie, wo es erforderlich oder zur Aufklärung von Nutzen ist, auch jüngere und mittelgroße Schädel berücksichtigen.

Um alle in Betracht kommenden Teile gut übersehen zu können, habe ich den Schädel A durchgesägt, und zwar paramedian, etwas links von der Medianebene. Abbildung 24 (S. 11) zeigt die rechte Schädelhälfte in medialer Ansicht. Auf diese Abbildung sei ein- für allemal für die folgende Darstellung hingewiesen.

a) Merkmale, welche den beiden Schädeln gemeinsam sind:

1. Im Bereiche des Condylus occipitalis sind die Nähte, durch Synostose, verstrichen; an dem kleinsten Schädel fast vollständig, an dem größten in etwas geringerem Grade. An dem kleinsten Schädel reicht jederseits die Naht zwischen Basioccipitale und Exoccipitale, bzw. zwischen den Partes condyloideae dieser Knochen, nur bis zum Collum condyli; von da an fehlt jede Spur von ihr. Und die Naht zwischen den Partes condyloideae der Exoccipitalia auf der dorsalen Seite ist mit Ausnahme einer ganz kleinen Stelle, an welcher, etwa in der Mitte zwischen dem Hinterrande des Basioccipitale und dem Hinterrande des Condylus, eine winzige Spur in Form einer kleinen, etwa 2 mm langen untiefen Rinne von ihr erhalten ist, völlig verschwunden. — An dem größten Schädel sind die genannten Nähte noch deutlicher und reichen bis in den Bereich des Collum condyli hinein; aber sie erreichen auch hier nirgends mehr die Gelenkfläche. — Der Condylus erscheint daher, namentlich von der Gelenkfläche betrachtet, (an beiden Schädeln) völlig einheitlich.

Wie erwähnt, hat auch SIEBENROCK (1897, S. 6) das Verstreichen der Condylusnähte im höheren Alter beobachtet.

2. An beiden Schädeln ist an der Stelle, an welcher das Supraoccipitale, Prooticum und Opisthoticum in der Fossa temporalis zusammenstoßen, nicht die Spur von Knorpel mehr vorhanden: die drei Knochen sind durch Nähte miteinander verbunden.

An Schädeln mittlerer Größe, etwa bis zu 16 und 17 cm Länge, findet man hier in der Regel eine mehr oder weniger große Lücke in der knöchernen Umhüllung, welche von Knorpel, einem Reste der Ohrkapsel des Chondrokraniums, ausgefüllt ist.

NICK (1912) ist in diesem Punkte zu keinem ganz bestimmten, entscheidenden Urteile gekommen, und das beweist, daß er keinen auch nur annähernd erwachsenen Schädel vor sich hatte. Er schreibt (S. 100) darüber: „Weiter findet sich bei *Dermochelys* an der Stelle, wo *Supraoccipitale*, *Prooticum* und *Opisthoticum* in der *Fossa temporalis* zusammentreffen, eine ziemlich umfangreiche, knorpelig geschlossene Lücke . . . Bei *Chelonia* ist der Knorpel hier zwischen den *Ossa periotica* in geringerem Maße auch vorhanden, verschwindet aber wohl bei alten Exemplaren ganz oder fast ganz.“ NICK vermutet also nur, daß an der in Rede stehenden Stelle der Knorpel bei alten Exemplaren von *Chelone* ganz oder fast ganz verschwindet; beobachtet hat er es offenbar nicht.

Ich selbst finde an meinem Materiale (14 *Mydasschädel*) den Knorpel in der Regel verschwunden bei einer Schädellänge von etwa 17,5 cm. An den 19 cm langen und noch größeren Schädeln ist keine Spur des Knorpels mehr vorhanden.

Ebenso fehlt der Knorpel vollständig an dem knapp 18 cm langen *Chelone-imbricata*-Schädel, an den beiden 17,5 und 21,4 cm langen *Thalassochelys-caretta*-Schädeln sowie an dem 18,9 cm langen *Thalassochelys-Kempii*-Schädel.

b) Merkmale, welche hauptsächlich dem kleinsten der beiden großen Schädel, dem Schädel A, eigen sind.

1. Die im Bereiche des oberen Randes der *Fenestra ovalis* (vestibuli) sonst befindliche Naht zwischen *Prooticum* und *Opisthoticum* ist nicht mehr vorhanden.

2. Der untere Rand der *Fenestra ovalis* (vestibuli), welcher an allen anderen Schädeln, in mehr oder weniger großer Ausdehnung, knorpelig ist, ist hier beiderseits knöchern, so daß die *Fenestra ovalis* ringsum knöchern geschlossen ist. Damit ist die ziemlich mächtige Knorpelmasse, welche an Schädeln mittlerer Größe die auf der Oberseite zwischen *Basisphenoid* (*Basipostphenoid*), *Basioccipitale* und *Pterygoid* gelegene Vertiefung ausfüllt, verschwunden, wie auch aus dem weiter unten (unter 3. und 4.) Angeführten hervorgeht.

SIEBENROCK (1897) und NICK (1912) haben auch hier keinen endgültigen Zustand beobachtet, wenigstens was *Chelone mydas* betrifft.

SIEBENROCK schreibt (S. 14) über diesen Punkt ganz allgemein von den Schildkröten: „Die untere Kante der hinteren Vestibularwand bildet einen großen Ausschnitt, die *Incisura vestibularis*, welche vorn durch einen Ausschnitt des *Otosphenoideums* (das ist das *Prooticum*.

H. F.) und unten durch einen Knorpelsaum zum Foramen ovale seu vestibuli vervollständigt wird.“

Und Nick äußert sich (S. 100) folgendermaßen: „Dann bleibt fast der ganze Abschnitt der Ohrkapsel, der in den Bereich der basikapsulären Verbindung fällt und den Boden des Vestibulum bildet, knorpelig, sowohl bei *Dermochelys* als auch bei *Chelonia* und in geringem Maße bei *Chelydra*. Dieser Knorpel füllt am ausgebildeten Schädel die Vertiefung zwischen Basisphenoid, Basisoccipitale und Pterygoid auf deren Oberseite aus und schließt hier die Fenestra ovalis und das Foramen perilymphaticum von unten ab; der Canalis hypoperilymphaticus muß ganz in seinem Bereiche liegen, falls er beim Erwachsenen noch vorhanden ist, was ich nicht feststellen konnte. Weiter vervollständigt der Knorpel das Foramen jugulare anterius von unten.“

Keine dieser Angaben Nicks trifft auf den in Rede stehenden großen Schädel von *Chelone mydas*, also auf wirklich erwachsene Tiere, zu: sie gelten nur für die Schädel noch nicht ausgewachsener Tiere, für Schädel mittlerer Größe.

3. Die Fenestra rotunda (cochleae) ist ringsum knöchern umrahmt; vor allem auch gegen das Foramen jugulare (anterius) knöchern abgeschlossen. Das Letztere ist deshalb besonders erwähnenswert, weil der Abschluß der Fenestra cochleae (= Nicks Foramen perilymphaticum) gegen das Foramen jugulare (anterius) sonst an selbst schon ziemlich großen Schädeln, von etwa 17—18 cm Länge, noch nicht ganz knöchern, sondern wenigstens teilweise noch knorpelig ist.

4. Das Foramen jugulare (anterius) ist auch ringsum knöchern abgeschlossen, vor allem also auch unten und unten vorn, an den Stellen, an welchen sein Abschluß am längsten knorpelig ist (s. auch unter Ziffer 3).

5. In der Knochenbrücke zwischen Fenestra cochleae (rotunda) und Foramen jugulare (anterius) ist beiderseits je ein kleines Loch, vermutlich ein Gefäßloch (s. auch unter Ziffer 6).

6. Es ist ein knöcherner Canalis hypoperilymphaticus vorhanden.

Der Canalis hypoperilymphaticus ist von Nick (1912, S. 87) am Chondrokranium der *Dermochelys*, *Chelone mydas* und *Chelydra serpentina* entdeckt und später (1915) von mir auch am Chondrokranium der *Chelone imbricata* gefunden worden.

Ich habe nachgewiesen (1915, S. 71), daß bei *Imbricata* der Kanal im Embryo und eben ausgeschlüpften Tiere am Knorpelschädel nicht nur unterhalb (ventral) des Canalis perilymphaticus gelegen ist, sondern zugleich und vor allem auch lateral und etwas vor demselben,

nahezu in der Senkrechten des Foramen glossopharyngei externum. Genau an der gleichen Stelle, also unterhalb der Fenestra cochleae und zugleich etwas lateral von ihr, ungefähr in gleicher Ebene mit dem äußeren Glossopharyngeusloche, befindet sich nun am Schädel A ein Loch in der knöchernen Vestibularwand, dem Opisthoticum angehörig. Das Loch ist zweifelsohne das Foramen hypoperilymphaticum, da etwas anderes gar nicht in Frage kommt. Die eingeführte Sonde gelangt in den Vestibularraum.

Bisher war überhaupt nicht bekannt, daß der Canalis hypoperilymphaticus am erwachsenen Cheloneschädel vorhanden ist. NICK (1912, S. 100) sagt ausdrücklich, daß er seine Existenz beim Erwachsenen nicht feststellen konnte. Er vermutet ihn, falls er da sein sollte, im Knorpel, welcher die Fenestra ovalis und das Foramen perilymphaticum unten abschließen soll. Ich habe soeben gezeigt (s. Ziffer 2—6), daß dieser Knorpel durch Knochen ersetzt wird. In diesem Knochen liegt am erwachsenen Schädel der Kanal.

An einem 16,4 cm langen Schädel mit teilweise wohlerhaltenem Knorpel sehe ich auf der einen, und zwar der rechten Seite, genau an der dem Canalis hypoperilymphaticus entsprechenden Stelle, also unterhalb und etwas lateral vom Canalis perilymphaticus (Foramen cochleae), ein Loch im Knorpel, welches in einen Kanal führt; die eingeführte Sonde dringt durch den Knorpel in den Vestibularraum des Labyrinths. Es kann gar nichts anderes sein als der Canalis hypoperilymphaticus, welcher also erhalten bleibt und hier noch knorpelig ist. — Auf der anderen (linken) Seite ist der Knorpel zu sehr geschrumpft und etwas zerstört, so daß eine genaue Feststellung der Verhältnisse nicht mehr möglich ist.

Für das vorhin (in Ziffer 5) genannte Loch zwischen Fenestra cochleae (rotunda) und Foramen jugulare (anterior) bleibt, da der Canalis hypoperilymphaticus für dasselbe nicht in Betracht kommt, nichts anderes übrig, als daß es ein Gefäßloch ist. Dieserhalb erwähne ich, daß ich früher (1915, S. 72) nachgewiesen habe, daß bei *Chelone imbricata* zwei Gefäße, eine kleine Arterie und Vene, durch den Canalis perilymphaticus des Knorpelschädels ein- und austreten. Vielleicht hängt das Vorhandensein des in Rede stehenden Loches am Knochenschädel damit zusammen. Ich sage: vielleicht, denn sicher beweisen kann ich es zurzeit nicht.

In diesem Zusammenhange sei schließlich noch eine Angabe SIEBENROCKS (1897, S. 16) erwähnt: „Bei manchen Schildkröten, wie

z. B. bei *Macroclermys*, *Emys* usw., kommt neben dem Foramen cochleae etwas unterhalb noch ein kleiner Ausschnitt vor, durch den nach BOJANUS eine Vene vom Vestibulum zur Vena jugularis führt.“ Ein genaues Studium der einschlägigen Abbildungen des BOJANUS, z. B. der Abb. 29 auf Tafel XI seines Werkes, ergibt, daß in einem der abgebildeten, unterhalb des Foramen glossopharyngei externum gelegenen Löcher der Canalis hypoperilymphaticus gegeben sein könnte. Vor allem käme, soweit sich die Sache nach der Abbildung beurteilen läßt, von den beiden mit  $\xi\xi$  und  $\nu\nu$  bezeichneten Löchern das erste in Betracht. BOJANUS sagt (S. 35) über diese beiden Löcher: „Foramina pervia venis, e vestibulo ad foramen jugulare transeuntibus, ubi in venam jugularem incidunt.“ — Daß bei *Emysembryonen* am Knorpelskelet der Canalis hypoperilymphaticus vorkommt (wenn vielleicht auch nicht immer), habe ich beobachtet und früher (1915, S. 76) angegeben.

7. Aus dem bisher (unter Ziffer 2—6) Gesagten geht hervor, daß der ganze Boden des Vestibulum labyrinthi, welcher bei jungen und mittelgroßen Schädeln noch knorpelig ist, an diesem sehr großen Schädel knöchern, und die große Knorpelmasse, welche lange Zeit die Vertiefung zwischen Basisphenoid (Basipostsphenoid), Basioccipitale und Pterygoid auf deren Oberseite ausfüllt und eben den Boden des Vestibulum labyrinthi bildet, verschwunden ist, und zwar durch die fortschreitende Verknöcherung, also durch Knochen ersetzt ist. Durch diese Verknöcherung im Bereiche des ursprünglich vorhanden gewesenen Knorpels wurde erreicht: ein ringsum knöcherner Abschluß der Fenestra ovalis (vestibuli), der Fenestra rotunda (cochleae), des Foramen jugulare anterius, die Existenz eines Foramen hypoperilymphaticum osseum, sowie eines knöchernen Loches zwischen Fenestra cochleae und Foramen jugulare (anterius), welches vielleicht ein Gefäßloch ist.

Das sind fast alles Dinge, welche meines Wissens bisher noch nie an dem Schädel einer Chelonide beobachtet worden sind. Wenigstens ist in den beiden neueren umfassenden Bearbeitungen des Schildkröten- bzw. Chelonidenschädels, ich meine diejenigen SIEBENROCKS (1897) und NICKS (1912), nichts darauf Bezügliches zu finden und auch nichts aus der Literatur darüber angeführt.

Daß bei *Dermochelys* das Foramen jugulare anterius in der Regel vollkommen knöchern abgeschlossen ist, ist bekannt und hat NICK (1912, S. 22) angegeben.

Noch sei bemerkt, daß bei dem knöchernen Abschlusse der

Fenestra ovalis (vestibuli) der, wie ja nun bekannt, ganz zuletzt entstehende untere Rand derselben wahrscheinlich dem Opisthoticum zugeteilt wird. Ganz bestimmt kann ich es nicht sagen, da ich, ohne den Schädel zu zerlegen, die Nahtverhältnisse hier nicht mit völliger Bestimmtheit ausmachen kann. Soviel ich aber so sehen kann, befindet sich in der vorderen unteren Ecke der Fenestra der Rest einer Naht zwischen Prooticum und Opisthoticum.

Beachtenswert ist, daß der zweite ganz große Schädel, Schädel B, obwohl er, namentlich in der Breite und Höhe, den soeben besprochenen noch übertrifft und also noch größer ist als dieser, die genannten Eigentümlichkeiten doch noch nicht so ausgeprägt aufzuweisen hat. Zwar ist auch hier das Foramen jugulare (anterius) ringsum knöchern geschlossen und ebenso die Fenestra cochleae (rotunda), aber die beide gegeneinander abschließende Knochenbrücke des Exoccipitale ist vergleichsweise noch schmal, die mediale Wand des Canalis perilymphaticus noch ziemlich weit knorpelig und auch die Fenestra ovalis unten teilweise noch durch Knorpel geschlossen. Da dieser ganz auffallend große Schädel auch die Synostose der Condylusnähte noch nicht ganz so weit vorgeschritten zeigt wie der andere (A) und auch noch die Naht zwischen Prooticum und Opisthoticum am oberen Rande der Fenestra ovalis besitzt, so ergibt sich, daß derselbe eine ganze Anzahl Merkmale des Innenskelets noch aufweist, welche der andere, im ganzen etwas kleinere Schädel (A) nicht mehr hat, so daß er also, trotz seiner ganz auffallenden Größe, als weniger weit entwickelt zu erachten ist als dieser, und als immer noch nicht ganz ausgewachsen und wirklich erwachsen. Also: wie oben schon hervorgehoben, ist hier der Fall gegeben, daß ein 26 cm langer Chelone mydas-Schädel immer noch nicht ganz ausgewachsen ist! Das ist deshalb besonders zu betonen, weil Nick (1912, S. 81) in seinen Untersuchungen bereits eine Chelone mydas mit nur 14 cm Schädellänge als ein „ziemlich erwachsenes Tier“ bezeichnet. Dies ist gewiß nicht richtig und statthaft: Der soeben besprochene riesige Schädel von 26 cm Länge, welcher also fast doppelt so groß ist<sup>1)</sup>, ist ja nicht einmal ganz erwachsen und völlig ausgewachsen! Wie wenig kann es da erst ein bloß 14 cm langer Schädel sein<sup>1)</sup>! Dies Urteil ist aber

1) In Wahrheit ist der von Nick in Abb. 19 seiner Tafel 3 in natürlicher Größe abgebildete Chelone-mydas-Schädel, nach meiner Methode gemessen, etwa nur 12,6 cm lang; meine beiden größten Schädel also mehr als doppelt so groß!

nicht gleichgültig oder bedeutungslos, wie man aus NICKS Arbeit und auch aus den Ergebnissen dieser Untersuchung deutlich erkennen kann und wird: ich erinnere nur an die Frage, ob und in wie weit eine unter dem Einflusse des Meerlebens erfolgte Vermehrung des Knorpels auf Kosten des Knochens stattgefunden hat.

Bezüglich des Foramen hypoperilymphaticum bin ich mit dem Schädel B nicht ganz ins Reine gekommen: ich sehe an dem gegen die Oberfläche des Basioccipitale gerichteten Unterrande des zwischen Fenestra vestibuli und Fenestra cochleae gelegenen Teiles des Opisthoticum, also an der typischen Stelle, eine deutliche Incisur; wenigstens auf der einen Seite. Dicht darunter aber scheint im Basioccipitale ein kleines Loch zu sein, dessen Sondierung mir aber am nicht zerlegten Schädel nicht gelingen will. — An dem 16,75 cm langen, teilweise gesprengten Schädel eines anderen Tieres finde ich an entsprechender Stelle eine Incisur im Basioccipitale, welche rückwärts gegen die Fenestra postotica (NICK, 1912, S. 23) gerichtet ist, vorwärts gegen die zwischen Basisphenoid (Basipostsphenoid), Basioccipitale und Pterygoid auf deren Oberseite gelegene Vertiefung, welche durch die erwähnte Knorpelmasse, in deren Bereich der Canalis hypoperilymphaticus liegen muß, ausgefüllt ist.

S. An der medialen Labyrinthwand ist die durch Knorpel geschlossene Lücke zwischen Supraoccipitale, Prooticum und Opisthoticum sowie der inneren Schädelbasis vergleichsweise klein; aber auch absolut wesentlich kleiner als an mittelgroßen Schädeln. Die Knorpelbrücke ist an der schmalsten Stelle zwischen Prooticum und Opisthoticum nur noch  $1-1\frac{1}{2}$  mm breit: Prooticum und Opisthoticum haben sich also an dieser Stelle, welche in der Höhe des Foramen glossopharyngei internum liegt, fast bis zur Berührung einander genähert (Abb. 24, S. 11).

Ich kann durchaus nicht finden, daß an diesem großen *Chelone-mydas*-Schädel die mediale Labyrinthwand in vergleichsweise größerer Ausdehnung knorpelig geblieben ist, als es im Durchschnitte auch bei der Mehrzahl der übrigen Schildkröten der Fall ist: wobei ich Formen wie *Geoemyda spinosa* und *Macrocllemmys Temminckii* ausnehme, bei welchen die knorpelig geschlossene Lücke der medialen Labyrinthwand auffallend klein ist (SIEBENROCK, 1897, S. 28; NICK, 1912, S. 170, Nr. 10). — Ein mir vorliegender etwa  $14\frac{1}{2}$  cm langer, also sehr großer Schädel von *Podocnemis expansa*, an welchem bereits manche Nähte synostosiert sind, zum Zeichen, daß es sich um einen

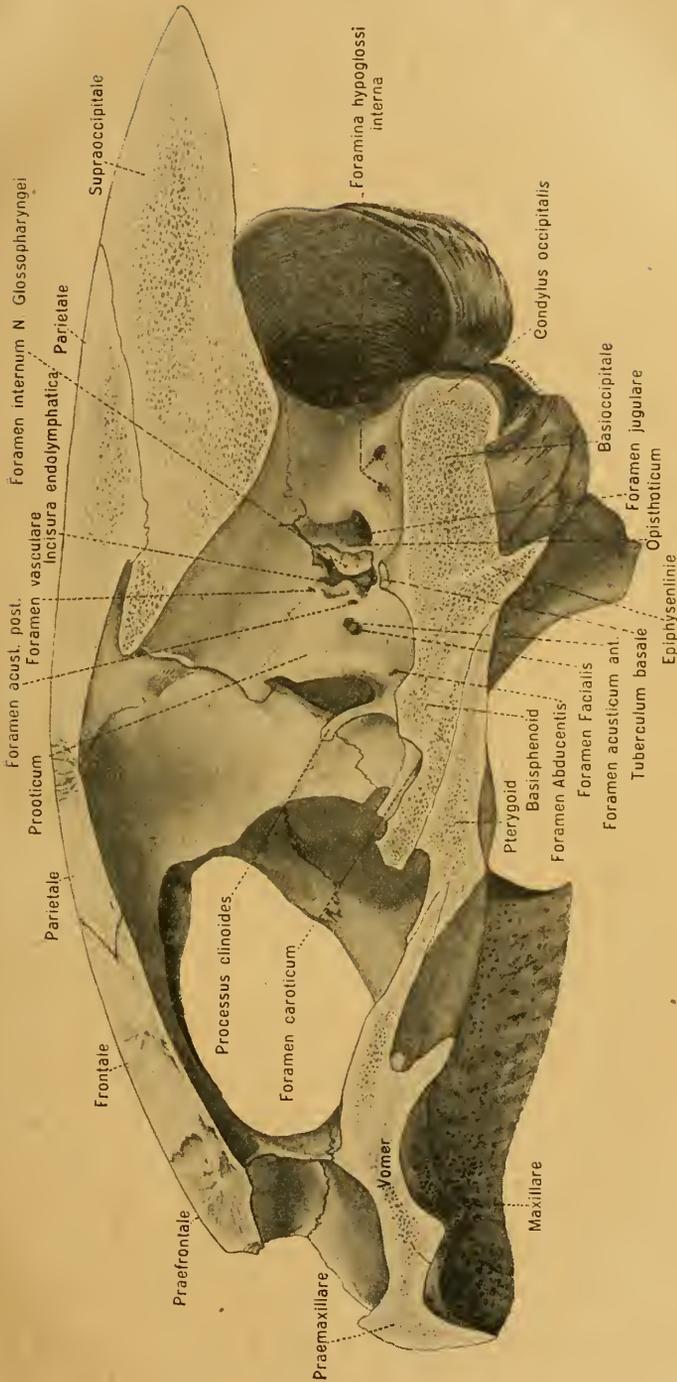


Abb. 24. Schädel einer sehr großen *Chelone mydas* auf dem Medianschnitte. Etwas weniger als  $\frac{3}{4}$  natürl. Größe. Schädellänge 26 cm (s. Abb. 1—3!).

ausgewachsenen oder wenigstens fast ausgewachsenen Schädel handelt, ist die mediale Labyrinthwand in relativ größerer und auch absolut breiterer Ausdehnung knorpelig als bei dem alten, erwachsenen *Chelone-mydas*-Schädel.

Während Nick der Ansicht huldigt, daß bei *Chelone* die mediale Labyrinthwand in außergewöhnlichem Maße sich knorpelig erhalte (vgl. seine Darstellung in 1912 auf S. 185 und S. 170, Nr. 10), was, nach dem Gesagten, nicht meiner Ansicht entspricht, gibt **SIEBENROCK** eine Darstellung, welche mit meiner Auffassung im Einklange steht. Er schreibt (1897, S. 28): „Bei den Schildkröten stoßen die drei das Labyrinth bildenden Knochen, Supraoccipitale, Paroccipitale und Otosphenoideum<sup>1)</sup> nicht so wie bei anderen Reptilien (ausgenommen *Hatteria*) an der medialen Wand zusammen, eine Y-förmige Sutura darstellend, sondern sie bleiben durch eine Lücke von einander getrennt. Diese wird von einer knorpeligen Membran ausgefüllt und zeigt sich in verschiedenfacher Ausdehnung; sie ist groß bei den meisten *Cryptodira*, *Pleurodira*, den meisten *Trionychidae* und bei *Testudo*, . . ., mittelmäßig bei *Cinosternum* und *Cyclanorbis* . . ., und sehr klein bei *Geoemyda spinosa* . . .“. Daß sie bei den *Chelonidae* vergleichsweise größer sei als bei anderen Schildkröten, namentlich *Cryptodira*, wird hier nicht gesagt und entspricht auch meiner Meinung.

Ich bemerke noch, daß ich ganz allgemein in der Erhaltung einer durch Knorpel geschlossenen Lücke in der knöchernen medialen Labyrinthwand zwischen Supraoccipitale, Pro- und Opisthoticum bei den *Testudinata* und *Hatteria* ein sehr altes, ursprüngliches und primitives Merkmal sehe.

9. Es ist eine knöcherner tiefe, fast zum Foramen geschlossene *Incisura endolymphatica* in der medialen Labyrinthwand im Supraoccipitale vorhanden (Abb. 24, S. 11).

Ebenso, dicht über der Incisur und etwas vor ihr, ein ringsum knöchern abgeschlossenes Gefäßloch, welches von der Labyrinthhöhle durch das Supraoccipitale hindurch in die Schädelhöhle führt.

Auch hier sind Nick und ich verschiedener Meinung: Nick läßt sowohl das Foramen endolymphaticum wie das Gefäßloch dauernd im Knorpel liegen und nur von Knorpel umschlossen sein. Er schreibt

1) **SIEBENROCKS** Paroccipitale ist das Opisthoticum, sein Otosphenoideum das Prooticum.

(1902, S. 100): „So bleibt der allergrößte Teil der medialen Ohrkapselwand bei Dermochelys und Chelonia zeitlebens knorpelig . . . ; im Bereiche dieses Knorpels liegt das Foramen int. n. glossopharyngei . . . und bei Chelonia außerdem noch das Foramen endolymphaticum . . . und ein Gefäßloch.“ Zur Erhärtung dessen verweist der Autor auf einen von ihm in natürlicher Größe (auf Taf. 3, Abb. 19 seiner Arbeit) abgebildeten Chelone-mydas-Schädel; derselbe hat eine Länge von etwa 12,6 cm! Das ist gewiß kein erwachsener Schädel, welcher wirklich, auch nur annähernd, endgültige Verhältnisse aufweist. Der Irrtum Nicks beruht also darauf, daß er eben keinen wirklich ausgewachsenen Schädel mit wirklich endgültigem Zustande vor sich hatte.

Nach meiner Erfahrung bleibt bei Chelone keineswegs der allergrößte Teil der medialen Ohrkapselwand zeitlebens knorpelig, sondern nur ihr kleinster Teil.

10. Es existiert ein knöchernes Foramen glossopharyngei internum (Abb. 24, S. 11).

Der Nerv tritt durch einen Knochenkanal der medialen Wand des Opisthoticums in den Vestibularraum des Labyrinths und verläßt diesen Raum wieder durch einen Kanal in der laterocaudalen Wand des gleichen Knochens.

Auch dieses war bisher nicht bekannt und Nick läßt daher auch das Foramen glossopharyngei internum dauernd im Knorpel liegen (1902, S. 100 und S. 171, Nr. 15).

Übrigens finde ich bereits an dem schon genannten 16,75 cm langen, teilweise gesprengten Schädel eine dem Eintritte des Glossopharyngeus in die Ohrkapsel entsprechende Incisur am oberen Rande der medialen Wand des Opisthoticums. Die Incisur wurde im Leben durch Knorpel zum Loche ergänzt. An diesem Schädel ist auch festzustellen, daß der Verlauf des Glossopharyngeus durch den Labyrinthraum nur ganz kurz ist,  $2\frac{1}{2}$ —3 mm lang, und eigentlich nicht frei, sondern in einer tiefen Rinne geborgen. Der Verlauf durch den Labyrinthraum muß weiter eingeengt werden in dem Maße, wie sich die innere Incisur zu einem Loche schließt, und es ist leicht zu erkennen, wie es, durch Verschluß der ganzen, so wie so ja nur kurzen Rinne, dazu kommen kann, daß der Nerv vom Anfang bis zum Ende, d. h. vom Eintritte bis zum Austritte, in einem Knochenkanale des Opisthoticums verläuft und die Höhle des Labyrinths überhaupt nicht mehr betritt, so wie es bei manchen Schildkröten wirklich der Fall

ist, nämlich bei *Macrolemmys*, *Pelochelys*, *Chitra*, *Emyda* und *Cyclanorbis* (nach *SIEBENROCK*, 1897, S. 16).

An einem etwas kleineren Schädel, von 16,4 cm Länge, welchen ich paramedian durchgesägt habe, fehlt beiderseits die genannte Incisur für den *Glossopharyngeus* am Vorderrande der medialen Wand des *Opisthoticum*s noch vollständig und ebenso auch die zum äußeren *Glossopharyngeus*loche führende Rinne. Der die Lücke der knöchernen medialen Labyrinthwand ausfüllende Knorpel ist noch ausgedehnter als an dem eben besprochenen Schädel von 16,75 cm Länge.

11. Das *Opisthoticum* und das *Squamosum* sind in weiter Ausdehnung fest miteinander verbunden.

Bei mittelgroßen Schädeln ist dies nicht der Fall. Nur auf solche kann sich *BAURS* Bemerkung beziehen, daß bei *Chelone* eine Loslösung des knöchernen *Opisthoticum*s vom *Squamosum* bemerkbar, beziehungsweise im Entstehen begriffen sei (*BAUR*, 1889, S. 188). *BAUR* zielt damit in letzter Linie auf *Dermodochelys* hin, bei welcher das *Opisthoticum* mit dem *Squamosum* überhaupt nicht mehr knöchern verbunden ist, sondern nur knorpelig: *Chelone* sollte dazu gewissermaßen eine morphologische Vorstufe liefern. *NICK* erkennt (1912, S. 185) *BAURS* Angabe und Ansicht als berechtigt an. Ich aber muß widersprechen; auf Grund der Verhältnisse des mir vorliegenden ganz großen und wirklich ausgewachsenen Schädels (A) muß ich *BAURS* Bemerkung und Ansicht für unrichtig erklären: *BAURS* Befund hat nur für kleine und mittelgroße Schädel Gültigkeit und seine darauf gegründete Ansicht ist falsch, weil sie für den endgültigen Zustand nicht gilt.

Im übrigen variiert auch dieses Verhältnis: an einem 20,5 cm langen Schädel sind die beiden Knochen in sehr fester Nahtverbindung miteinander, an einem 21,4 cm langen Schädel dagegen ist die Verbindung noch locker, besonders ganz hinten gegen das vom *Squamosum*, *Opisthoticum* und *Quadratum* gebildete Dreieck hin. Von den beiden ganz großen Schädeln zeigt der kleinste, Schädel A, die Verbindung beider Knochen weit ausgedehnt und außerordentlich fest, genau so fest wie auch sonst die Nahtverbindungen zwischen verschiedenen Knochen: es liegt hier zweifellos der endgültige, und also für die theoretische Beurteilung maßgebende Zustand vor; der größte dagegen, Schädel B, zeigt die Verbindung noch etwas lockerer als A, und zwar auch wieder besonders hinten, wo im Leben

vielleicht oder wahrscheinlich noch ein Stückchen Knorpel zwischen den beiden Knochen eingeschaltet war. Wir sehen also auch hier wieder, daß der größte der beiden ganz großen Schädel noch nicht so weit entwickelt ist wie der kleinste und immer noch nicht ganz ausgewachsen, woraus folgt, wie wenig Gültigkeit hat, was man an kleineren und mittelgroßen Schädeln an theoretischer Auffassung gewonnen und aufgestellt hat.

Noch an Schädeln von 16—16,4 cm Länge schiebt sich zwischen Opisthoticum und Squamosum von hinten her ein Knorpelkeil von ansehnlicher Größe ein: ein Rest des knorpeligen Processus paroticus. Durch Verknöcherung dieses Knorpels wird schließlich die feste Verbindung zwischen Opisthoticum und Squamosum hergestellt; welches also erst sehr spät erreicht wird. Von einer beginnenden Lösung des knöchernen Opisthoticum vom Squamosum aber kann keine Rede sein.

12. Das Tuberculum basale (NICK, 1912, S. 82 u. 83) ist verknöchert und bildet (s. Abb. 24, S. 11) einen in der Medianen gelegenen, etwa 4 mm hohen, in sagittaler Richtung an der Spitze etwa 5, an der Basis etwa 16 mm langen Höcker, der also die Form eines Kegels mit abgestumpfter Spitze hat und vor- und rückwärts in die mediane Crista superior der inneren Schädelbasis im Bereiche des Basioccipitale und Basisphenoids übergeht. Seine (in sagittaler Richtung) 5 mm lange, (in querer Richtung) 3 mm breite Oberfläche ist rauh und dient offenbar der Dura mater zum Ansatz. In der Hauptsache dem Basioccipitale angehörig, entsteht der Höcker durch die fortschreitende Verknöcherung der schon wiederholt genannten Knorpelmasse, welche an jüngeren und mittelgroßen Schädeln die beiderseitigen Vertiefungen zwischen Basisphenoid, Basioccipitale und Pterygoid auf deren Oberseite, sowie die Fuge zwischen Basisphenoid und Basioccipitale ausfüllt und jederseits in den Knorpel der medialen Wand wie des Bodens des Labyrinths übergeht. Diese Knorpelmasse zeigt an jüngeren Schädeln (bis etwa zu 14—15 cm Länge) den Höcker knorpelig präformiert, so daß dessen Verknöcherung unmittelbar mit dem allmählichen Verschwinden dieser Knorpelmasse im Zusammenhang steht.

Ebenso im Zusammenhang damit steht das völlige Verschwinden der Synchondrosis sphenoccipitalis: an dem ganz großen Chelonydas-Schädel ist zwischen Basioccipitale und Basisphenoid keine Spur von Knorpel mehr vorhanden. Die schräg, und zwar von hinten

unten nach vorn oben verlaufende Verbindung beider Knochen ist im ventralen Teile durch eine ganz schmale Epiphysenlinie, im dorsalen Teile durch Synostose, welche keine Grenze mehr erkennen läßt, gegeben.

Damit ist die erwähnte große Knorpelmasse fast vollkommen verschwunden: als ihr einziger Rest ist die vergleichsweise kleine Knorpelmembran übrig geblieben, welche die oben besprochene Lücke in der medialen knöchernen Wand des Labyrinths ausfüllt.

NICK, welcher sich auf einen, nach seiner Angabe, 14 cm langen Schädel bezieht und zur Erhärtung seiner Angaben und Ansicht (in Abb. 19, Taf. 3) den Medianschnitt eines Schädels abbildet, welcher, nach meiner Art gemessen, 12,6 cm lang ist, steht auch hier mit mir in Widerspruch. Er schreibt (1912, S. 81): „Betrachtet man den Boden des Cavum cranii im Bereiche der embryonalen Basalplatte im Kopfe der erwachsenen Schildkröten *Chelonia* und *Dermodochelys*, so zeigt sich ein Persistieren ziemlicher Knorpelreste. Bei *Chelonia* überzieht an dem Kopfe eines ziemlich erwachsenen Tieres (14 cm Schädelänge) eine dünne Knorpelkappe den *Condylus occipitalis*, und zwischen *Basioccipitale* und *Basisphenoid* gewahrt man auf der Fläche eines medianen Sagittalschnittes ebenfalls einen Knorpelrest. Dieser verbreitert sich lateral zwischen den genannten Knochen und verläuft in den dauernd knorpeligen Boden, und die ebenso gebildete Wand der Ohrkapsel.“ Und weiter heißt es (auf S. 83): „Das knorpelige *Tuberculum basale* finde ich auch an dem Kopfe von *Chelonia midas* . . ., über dem Knorpelrest, der zwischen *Basioccipitale* und *Basisphenoid* geblieben ist.“

Selbstverständlich bezweifle ich nicht die Richtigkeit und Gültigkeit der Angaben NICKS für die von ihm beschriebene Stufe und Schädelgröße: ich bestreite nur, daß der von NICK hier zugrunde gelegte Schädel der Schädel eines erwachsenen, oder auch nur „eines ziemlich erwachsenen Tieres“ gewesen ist, und das der endgültige Zustand ist, was NICK hier beschreibt. Ich bestreite und muß es bestreiten, daß der Boden der Ohrkapsel und das *Tuberculum basale* dauernd knorpelig sind und daß zwischen *Basioccipitale* und *Basisphenoid* ein Knorpelrest erhalten bleibt, kurz, daß in dieser Gegend „ein Persistieren ziemlicher Knorpelreste“ auch im endgültigen Zustande statthat. Im Gegenteile: nicht eine Spur Knorpel bleibt übrig. Nur die mediale Labyrinthwand bleibt teilweise, jedoch nicht in großer Ausdehnung, knorpelig. Auch hier findet sich nirgends eine

etwa durch den Einfluß des Meerlebens bedingte Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes vor.

13. Ich will nun noch einmal, kurz zusammenfassend, auf den Knorpel im Bereiche der Ohrkapsel eingehen.

Noch an Schädeln von etwa 16 cm Länge befindet sich viel Knorpel im Bereiche der Ossa otica: da, wo die Ossa Supraoccipitale, Opisthoticum und Prooticum in der Fossa temporalis zusammenreffen, ist zwischen den Knochen eine Lücke, welche von Knorpel, der Ohrkapsel des Chondrocraniums angehörig, ausgefüllt wird. Die mediale Labyrinthwand ist in großer Ausdehnung knorpelig und ebenso der Boden; beides ebenfalls Reste des Chondrocraniums. Der Bodenknorpel steht mit dem Knorpel der medialen Wand im Zusammenhang, außerdem mit der bedeutenden Knorpelmasse, welche die auf dieser Stufe und noch später vorhandene tiefe Grube zwischen Basisphenoid (Basipostsphenoid), Basioccipitale und Pterygoid ausfüllt, sowie, eben durch diese Knorpelmasse, mit dem Fugenknorpel zwischen Basisphenoid und Basioccipitale (der Synchronosis sphenoccipitalis), welcher auch das Tuberculum basale bildet, und schließlich vermittelt dieses Fugenknorpels mit der zwischen Basisphenoid, Basioccipitale und Pterygoid der anderen Seite gelegenen Knorpelmasse und damit auch dem Knorpel der Labyrinthwand der anderen Seite: kurz, es ist eine knorpelige Verbindung der beiderseitigen Labyrinthknorpel quer durch die Schädelbasis hindurch vorhanden. Der Bodenknorpel des Labyrinths schließt das Foramen jugulare (anterior), die Fenestra cochleae s. rotunda (Foramen perilymphaticum), sowie die Fenestra vestibuli s. ovalis unten ab und birgt außerdem den Canalis hypoperilymphaticus. Der Knorpel der medialen Labyrinthwand enthält je ein Loch für den Durchtritt des Nervus glossopharyngeus aus der Schädelhöhle in den Vestibularraum des Labyrinthes, des Ductus endolymphaticus, in umgekehrter Richtung, aus dem Labyrinth in die Schädelhöhle sowie eines Gefäßes.

Darin treten nun, durch Zunahme der Verknöcherung des Knorpels, also durch Wachstum der Knochen und entsprechende Verkleinerung des Knorpels, folgende Veränderungen ein.

Wohl zuerst verschwindet der Knorpel zwischen Supraoccipitale, Prooticum und Opisthoticum in der Fossa temporalis: schon an Schädeln von etwa 17,5—18 cm Länge ist er in der Regel nicht mehr vorhanden und stoßen die drei genannten Knochen aneinander.

Was den Bodenknorpel betrifft, so finde ich an einem 19,2 cm langen Schädel auf der einen, und zwar rechten Seite das Foramen jugulare (anterior) soeben ringsum knöchern geschlossen, auf der anderen Seite aber noch nicht. Fenestra ovalis und Fenestra cochleae sind beide unten noch knorpelig geschlossen, am Knochenschädel also offen. — An einem Schädel von 20,5 cm Länge ist das Foramen jugulare (anterior) beiderseits knöchern geschlossen, indem ein aufsteigender Fortsatz des Exoccipitale, welcher das Foramen unten vorn abschließt, das Opisthoticum erreicht und sich mit ihm durch Naht verbindet. Die Fenestra cochleae (rotunda) ist am Knochen unten noch offen und durch Knorpel geschlossen, auf der einen Seite (rechts) jedoch nur noch wenig und also in knöchernem Verschlusse begriffen. Die knöcherne Fenestra vestibuli (ovalis) ist beiderseits unten noch weit offen. Zwischen Unterrand des Opisthoticums und Basisphenoid klafft ebenfalls noch eine relativ weite, durch Knorpel geschlossene Lücke, in welcher der Canalis hypoperilymphaticus liegt. — An einem 21,4 cm langen Schädel finde ich beiderseits die Fenestra cochleae (s. rotunda) soeben in knöchernem Verschlusse begriffen; die Fenestra vestibuli (ovalis) dagegen unten noch durch Knorpel geschlossen wie früher. — Erst an dem einen der beiden ganz großen Schädel, von 26 cm Länge, und zwar dem kleinsten der beiden, dem Schädel A, ist die Fenestra vestibuli s. ovalis, und zwar beiderseits, ringsum knöchern geschlossen, und außerdem ein knöcherner Canalis hypoperilymphaticus vorhanden.

Die Reihenfolge des knöchernen Verschlusses der genannten Foramina ist also folgende: Zuerst wird das Foramen jugulare (anterior) knöchern abgeschlossen, dann die Fenestra cochleae (rotunda), zuletzt die Fenestra vestibuli (ovalis) und etwa gleichzeitig mit dieser der Canalis hypoperilymphaticus.

Mit diesen Vorgängen wird der Boden der Ohrkapsel, insbesondere des Vestibulums, knöchern. Der Knorpel nimmt entsprechend allmählich ab und an dem einen der beiden ganz großen Schädel ist von ihm, sowie von der sich anschließenden benachbarten Knorpelmasse zwischen Basisphenoid, Basisoccipitale und Pterygoid und der Synchondrosis sphenoccipitalis nichts mehr übrig. Die früher vorhanden und mit Knorpel ausgefüllt gewesene Vertiefung zwischen Basisphenoid, Basisoccipitale und Pterygoid existiert nicht mehr: der Knorpel ist durch Knochen ersetzt. Ebenso ist das Tuberculum basale knöchern und Basisphenoid und Basisoccipitale sind in Synostose.

An der medialen Ohrkapselwand vollziehen sich ähnliche Vorgänge. Ursprünglich fast ganz knorpelig, wird sie allmählich mehr und mehr knöchern. An einem 16,4 cm langen (paramedian durchgesägten) Schädel ist die knorpelig geschlossene Lücke (in gerader Linie gemessen) etwa 12—13 mm hoch und in orokaudaler Richtung an der breitesten, oben gelegenen Stelle etwa 11, an der schmalsten, in der unteren Hälfte, zwischen Acusticus- und Glossopharyngeusdurchtritt gelegenen Stelle etwa 6,5 mm breit. In ihrem Bereiche, also im Knorpel, liegen der Durchtritt des Glossopharyngeus, von Teilen des Acusticus, und zwar des hinteren Acusticusastes, des Ductus endolymphaticus und eines Gefäßes. — Durch Verknöcherung wird der Knorpel nun von allen Seiten, von unten und oben, von vorn und hinten, eingeengt und verringert. Unten spielen sich die vorhin erwähnten Vorgänge ab, welche den Knorpel in der Vertiefung zwischen Basisphenoid (Basipostsphenoid), Basioccipitale und Pterygoid allmählich zum Schwinden bringen und das Basisphenoid (Basipostsphenoid) und Basioccipitale vergrößern und aufwärts ausdehnen. Oben breitet sich das Supraoccipitale abwärts aus und umschließt das Gefäß ganz und den Ductus endolymphaticus zum größten Teile, so daß jenes ein von Knochen ringsumschlossenes Loch, dieser eine tiefe knöcherne, unten von Knorpel zum Loche ergänzte Incisur zum Durchtritte bekommt. Vorn dehnt sich das Prooticum rückwärts, hinten das Opisthoticum vorwärts aus, und zwar jenes am meisten im Bereiche des Acusticusdurchtrittes, dieses im Bereiche des Glossopharyngeusdurchtrittes. Hier, in dieser Ebene, wird die Breite des Knorpels am stärksten eingeengt, bis auf etwa  $1\frac{1}{2}$ —2 mm zuletzt (an dem 26 cm langen Schädel), während die Höhe auf etwa 10 mm sinkt. Also eine absolut starke und relativ sehr starke Abnahme der Ausdehnung des Knorpels gegen früher. Durch diese Vorgänge werden schließlich der Glossopharyngeus und der hinterste Acusticuszweig beim Austritte knöchern umschlossen, so daß dann alle Acusticuszweige durch Knochen hindurchtreten, keiner mehr durch Knorpel. Auf einer Mittelstufe bildet das Opisthoticum am Vorderrande seiner auf die genannte Weise allmählich entstehenden und sich vergrößernden medialen Wand eine Incisur für den Glossopharyngeus.

Durch alle diese Vorgänge wird der an Schädeln mittlerer Größe, von etwa 14—16 cm Länge, im Bereiche der Ossa otica noch so reichlich vorhandene Knorpel bis auf einen vergleichsweise ge-

ringen Rest, welcher sich in der medialen Labyrinthwand erhält, verdrängt.

Die Verdrängung des Knorpels scheint an den einzelnen Stellen individuell verschieden schnell von statten zu gehen und ist auch an meinen beiden ganz großen Schädeln verschieden. Während z. B. bei A die Verdrängung des Knorpels der medialen Labyrinthwand namentlich von oben, von hinten und von vorn, von unten aber nur auf der einen, nämlich rechten Seite in sehr ausgiebigem Maße erfolgt ist, hat am Schädel B gerade von unten her die Verdrängung des Knorpels sehr stark stattgefunden, und zwar beiderseits, dagegen von oben, von vorn und hinten in geringerem Maße als bei A. So existiert bei B vorn, im Prooticum, noch eine Incisura acustici (für den hinteren Acusticusast), hinten, im Opisthoticum, eine Incisura glossopharyngei, also kein Foramen, und wenigstens auf der einen Seite bestimmt noch keine tiefe Incisura endolymphatica im Supraoccipitale. Aber unten ist die Verknöcherung beiderseits stärker als bei A. Alles in allem ist bei B die mit Knorpel ausgefüllte Lücke der medialen Labyrinthwand noch größer als bei A, zum Zeichen wieder, daß, wie ich schon wiederholt betont habe, der größte der beiden Schädel im ganzen weniger weit entwickelt ist als der kleinste und noch nicht so weit erwachsen und ausgewachsen wie dieser.

Ich bemerke noch, daß das Supraoccipitale, infolge der beschriebenen starken Verknöcherung, auf der medialen Seite tief zwischen Opisthoticum und Prooticum hinabreicht, während an mittelgroßen Schädeln, von etwa 16,75 cm, sein unterer Rand in gleicher Horizontalebene bleibt wie der obere Rand des Opisthoticums.

In vergleichend-anatomischer Hinsicht sei noch folgendes hervorgehoben: In der Tatsache, daß bei den Testudinata in der medialen Labyrinthwand überhaupt dauernd Knorpel erhalten bleibt, welcher eine zwischen den Knochen bestehende bleibende Lücke ausfüllt, sehe ich ein primitives, ursprüngliches Merkmal, wie es auch bei Hatteria gegeben ist. Die Testudinata nehmen auch damit eine sehr alte und tiefe Amniotenstufe ein.

14. Supraoccipitale und Prooticum. Diese beiden Knochen sind auf der medialen, also dem Cavum cranii zugekehrten Seite stellenweise in Synostose, die Naht zwischen ihnen also verstrichen. Dies ist namentlich unten gegen die durch Knorpel ausgefüllte Lücke zwischen den Knochen hin, also im Bereiche des er-

wähnten Gefäßloches und der Incisura endolymphatica, der Fall, und weiterhin oben vorn im Bereiche des Ramus descendens (der Innenlamelle) des Parietale. An der letzteren Stelle ist die Synostose auf der linken Seite des Schädels derart vollkommen, daß nicht mehr zu entscheiden ist, welcher Teil dem Supraoccipitale, welcher dem Prooticum angehört. Auf der rechten Seite dagegen erscheint die alte Grenze zwischen den beiden Knochen noch mit Wahrscheinlichkeit bestimmbar.

Auch diese Synostose ist ein sicheres Zeichen dafür, daß der Schädel im Ganzen ausgewachsen ist und einem sehr alten Tiere angehört hat.

Das Supraoccipitale entsteht bekanntlich in der Hauptsache aus dem Tektum des Chondrocraniums, und zwar aus den dorsomedianen wie den Seitenteilen desselben, sowie aus anschließenden Teilen der Ohrkapsel. Gesonderte Epiotica gibt es bekanntlich nicht und das Supraoccipitale enthält keine Teile, welche etwa als mit ihm verschmolzene Epiotica aufzufassen wären. Es gibt jederseits nur ein Prooticum und Opisthoticum. Die vermeintlichen Epiotica sind eben Teile des Supraoccipitale, dessen Verknöcherung sich auf Teile der Ohrkapsel erstreckt. Ich habe (1915) ebensowenig bei *Chelone imbricata* etwas von gesonderten Epiotica entdecken können, wie Nick (1912) bei *Chelone mydas*, *Chelydra serpentina* und *Dermochelys* (Nick, 1912, S. 99 u. 100).

An dem ganz großen *Chelone-mydas*-Schädel sind nun die Seitenteile des Tectum cranii, aus welchen also die seitlichen Abschnitte des Supraoccipitale hervorgehen, jederseits bis zu ihrem vorderen, auf der Innenlamelle (Ramus descendens) des Parietale gelegenen Rande verknöchert, d. h. also in ganzer sagittaler Ausdehnung, so daß sich an den Vorderrand der Seitenwand des Supraoccipitale kein Knorpel mehr anschließt. Die von Nick (1912) von *Chelone mydas* gegebene Abbildung (Abb. 19, Taf. 3) zeigt auch hier keine definitiven Verhältnisse, da am Vorderrande des Supraoccipitale noch in ganzer Ausdehnung Knorpel dargestellt ist. Ja, die Verknöcherung des Knorpels erstreckt sich an meinem Präparate so weit, daß einmal vor dem oberen Teile der Fenestra prootica ein Knochenzapfen ein Stück weit abwärts, in der Richtung auf die Pila prootica, bzw. den Processus clinoides ossis basisphenoidei hin, sich erstreckt, und zweitens dorsal, in der Medianen, ein kurzer, knöcherner Processus anterior s. ascendens vorhanden ist. Des

Näheren ist darüber noch Folgendes zu bemerken. Der Processus ascendens s. anterior ist ein ziemlich langer Fortsatz des Tectum chondrocranii commune, welcher sich vom Vorderrande desselben in der Medianebene unter den Parietalia schräg vor- und aufwärts erstreckt. Dieser Fortsatz ist in etwa 5 mm Ausdehnung an seiner Basis verknöchert, so daß das Supraoccipitale an seinem Vorderrande in der Medianen einen entsprechenden knöchernen Processus ascendens s. anterior hat. Dieser hat an seiner Spitze und seiner Unterseite eine rauhe Fläche zum Ansatz von Knorpel. Und was nun den erwähnten, vor dem oberen Teile der Fenestra prootica sich abwärts erstreckenden Knochenfortsatz betrifft, so gehört derselbe wohl dem Prooticum an. Doch kann ich dies nicht ganz bestimmt behaupten: in dieser Gegend sind, wie oben schon angegeben, Supraoccipitale und Prooticum in Synostose, die Naht ist also verstrichen, und zwar so gründlich, daß die alte Grenze zwischen den beiden Knochen auf der linken Seite des Schädels gar nicht, auf der rechten nur mit einiger Wahrscheinlichkeit auszumachen ist, und zwar das letztere in dem Sinne, daß der Fortsatz dem Prooticum angehört. Für die Frage des Grades der Verknöcherung ist es ja auch von untergeordneter Bedeutung, ob der Knochenzapfen dem Supraoccipitale oder dem Prooticum angehört; die Hauptsache ist, daß er Zeugnis ablegt von einer außerordentlich weitgehenden Verknöcherung des Innenskeletes, wie sie bisher nicht bekannt gewesen ist.

Diese weitgehende Verknöcherung des tektalen Knorpels bringt nun verschiedene bemerkenswerte Erscheinungen mit sich, und zwar:

α) Während das Supraoccipitale an mittelgroßen Schädeln nicht so weit vorwärts reicht wie das Prooticum, vielmehr sein Vorderrand in einer weiter kaudal gelegenen Ebene sich befindet als der Vorderrand des Prooticums, erstreckt es sich an diesem ganz großen Schädel genau so weit vorwärts wie der vordere Labyrinthknochen.

β) Der genannte, wahrscheinlich dem Prooticum angehörige, vor dem oberen Teile der Fenestra prootica sich abwärts erstreckende, mit der vorderen unteren Ecke des Supraoccipitale synostosierte Knochenfortsatz begrenzt nicht nur, oben und oben vorn, die Fenestra prootica, sondern, da er dem Parietale, insbesondere dem Ramus descendens desselben, anliegt, auch einen entsprechenden Teil des Foramen sphenoidale, welches vom Prooticum, Parietale und Pterygoid gebildet wird (SIEBENROCK, 1897, S. 24), während die Fenestra

prootica ihre Begrenzung erhält hinten vom Prooticum, vorn oben von dem in Rede stehenden Fortsatze des Prooticums, vorn unten von dem Processus clinoides des Basisphenoids (der verknöcherten Pila prootica) und dazwischen vom Hinterrande des auf der Innenlamelle (Ramus descendens) des Parietale gelegenen Seitenwandknorpels.

γ) Während das Supraoccipitale an mittelgroßen Schädeln ringsum an seinem (C-förmig gekrümmten) Vorderrande eine ununterbrochene Knorpelansatzfläche hat, ist dies an dem ganz großen Schädel nicht mehr der Fall: auf beiden Seiten ist, soweit die Verknöcherung den Vorderrand des tektalen Knorpels erreicht hat, also der Knorpel in ganzer sagittaler Ausdehnung durch Knochen ersetzt ist, der Knochenrand glatt, da er eben frei ist und nicht mehr an Knorpel anstößt. Nur oben in der Medianlinie, an der Spitze und der Unterseite des knöchernen Processus ascendens s. anterior, sowie an den unmittelbar daran anschließenden seitlichen Teilen, also den obersten Teilen der Seitenwände, und endlich am vorderen unteren Ende des oben genannten, nach unten gerichteten, aber wohl dem Prooticum angehörigen Fortsatzes zeigt der Vorderrand des Knochens noch die bekannte rauhe Beschaffenheit einer Knorpelansatzfläche. Hier setzt sich in der Tat ja auch noch Knorpel an, und zwar an dem unteren Fortsatze der zugleich am Processus clinoides des Basisphenoids sich ansetzende Seitenwandknorpel der Orbitalgegend (mit dem Foramen n. trochlearis, usf.), oben dagegen der mediane Fortsatz des Tektums, der Processus ascendens tecti, so weit er eben noch knorpelig ist, und das ist in seinem allergrößten Teile der Fall.

Bei dieser Gelegenheit sei noch eine Bemerkung angefügt über diesen Processus ascendens tecti und die Parietalia.

Der Processus ascendens tecti ist an dem Chelone-mydas-Schädel von 26 cm Länge etwa 26 mm lang, wovon 5 mm auf den verknöcherten, 21 auf den knorpelig gebliebenen Teil desselben entfallen. Er reicht also, in der Medianlinie, unter den Parietalia, diesen dicht angeschmiegt und deutlich eine Vertiefung auf der Innenseite derselben hervorrufend, ziemlich weit vorwärts. Schon äußerlich kann man an den Parietalia die Stelle erkennen, bis zu welcher der Knorpelfortsatz sich erstreckt. Nämlich: jedes Parietale hat in seiner vorderen Hälfte auf der äußeren Oberfläche einen Punkt, von welchem aus Knochenbälkchen radienartig nach allen Richtungen ausstrahlen. Dieser Punkt liegt vom vorderen Rande des Parietale etwa um  $\frac{1}{4}$

der Länge des ganzen Knochens (in der Medianlinie gemessen) zurück. Ist der Knochen, wie im vorliegenden Falle (am Schädel A), 12 cm lang, also etwa 3 cm. Unter diesem Punkte liegt die Spitze, das vordere Ende des knorpeligen Processus ascendens tecti. Zugleich befindet sich hier, also über der Spitze des Processus ascendens tecti, die dünnste Stelle des ganzen Schädeldaches (Abb. 24, S. 11). Diese Verdünnung des Schädeldaches ist ganz auffallend und auch von Nick (1912, S. 103) festgestellt worden; sie betrifft die Parietalia und es liegt die dünnste Stelle ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Hinterrande der Parietalia und dem Vorderrande der Praefrontalia, gemessen dorsal in der Medianlinie. Zugleich gibt dieselbe den höchsten Punkt der Wölbung des Cavum cranii an. Der Abstand von ihr zur inneren Schädelbasis ist der längste Höhendurchmesser der Schädelhöhle; von ihr aus fällt die Decke der Schädelhöhle innen vorwärts und rückwärts schräg ab. Der höchste Durchmesser fällt nahezu mit der Querebene der Mitte der unteren Hälfte des Ramus descendens ossis parietalis zusammen.

15. Processus clinoides ossis basisphenoidei (BOJANUS, 1819/21, S. 53, Nr. 16; SIEBENROCK, 1897, S. 17). Die Processus clinoides des Basisphenoids entstehen bekanntlich aus den Pila prooticae des Chondrocraniums durch Verknöcherung derselben.

Ich habe (1915, S. 105—108) die Pila prootica und ebenso die Taenia supratrabecularis von *Chelone imbricata* genau beschrieben und bemerke auch hier, in vergleichend-anatomischer Hinsicht, noch einmal, daß ich in der Anwesenheit und guten Ausbildung dieser Teile am Knorpelschädel der Seeschildkröten, wie der damit zusammenhängenden Anwesenheit eines völlig geschlossenen Foramen prooticum jederseits, ein sehr altes und primitives, also ursprüngliches Merkmal erblicke und nicht ein sekundäres. Und wenn Nick berichtet (1912, S. 105, 179 u. 185), daß *Chelydra serpentina*, wenigstens beim reifen Embryo, diese Teile nicht hat, so sehe ich darin einen sekundären Zustand, entstanden durch Reduktion am Knorpelskelete. Daß diese Auffassung richtig ist, geht daraus hervor, daß, wie ich früher (1915, S. 108) nachgewiesen habe, bei *Chelone imbricata* heute noch diese Reduktion in der Ontogenese teilweise zu beobachten ist; z. B. an der Taenia supratrabecularis: bei jüngeren Embryonen ist dieselbe vollständig und ununterbrochen, während sie dann später, durch Reduktion des Knorpelgewebes und Ersetzung desselben durch Bindegewebe, eine Unterbrechung erleidet; zum Zeichen, daß das Vorhandensein des

Knorpels der primäre, sein Fehlen der sekundäre Zustand ist. Das Gleiche lehrt auch die vergleichende Anatomie: bei *Hatteria* und *Lacerta* sind diese Teile auch vorhanden und gilt ihre Anwesenheit als primärer Zustand. Ich kann also in der Anwesenheit einer *Pila prootica*, *Taenia supratrabecularis* und eines Foramen *prooticum* am Knorpelschädel der Seeschildkröten weder einen morphologisch sekundären Zustand erblicken, noch eine dadurch ausgedrückte Vermehrung des Knorpels unter dem Einflusse der Lebensweise, nämlich des Meerlebens. Ich sehe darin einen primären Zustand, eine sehr alte, tiefe morphologische Stufe.

Die *Processus clinoides* des *Basisphenoids* sind nun an dem völlig ausgewachsenen *Chelone-mydas*-Schädel sehr groß, d. h. ganz auffallend lang, und zwar infolge offenbar vollständiger Verknöcherung der *Pilae prooticae* in ganzer Ausdehnung (Abb. 24, S. 11).

NICK gibt (1912, S. 172) an, daß bei *Dermochelys* die *Processus clinoides* fehlen; bei *Chelone mydas* dieselben kurz und stumpf, bei *Chelydra* lang und spitz seien. Ich selbst habe früher (1915, S. 106) angegeben, daß ich die Fortsätze an mehreren Schädeln erwachsener *Mydas* recht groß, z. T. sogar außerordentlich groß, d. h. hoch, fand.

NICKS Angabe, daß die *Processus* bei *Chelone mydas* kurz seien, ist nur für kleine und mittelgroße Schädel richtig, trifft indessen auf erwachsene Schädel nicht zu.

An einem Schädel von 16,75 cm Länge beträgt ihre Höhe, vom *Dorsum ephippii* an gemessen, 4 mm; an dem 26 cm langen Schädel A, dem kleinsten der beiden ganz großen Schädel, dagegen stark 12 mm und darüber, wobei nicht einmal in Rechnung gebracht ist, daß die *Processus* gebogen, vorn konkav, hinten konvex sind und schräg, von hinten unten nach vorn oben, verlaufen; so daß die Höhe also in gerader Linie (Luftlinie) gemessen angegeben ist.

Da die *Processus clinoides* aus den *Pilae prooticae* hervorgehen, so sind also die letzteren an wirklich alten Schädeln in großer, wahrscheinlich ganzer Ausdehnung verknöchert.

Der obere Rand des *Processus clinoides* ist rau und dient zum Ansatz des orbitalen Seitenwandknorpels, welcher auf der Innenseite der Innenlamelle oder des *Ramus descendens* des *Parietale* liegt, daselbst eine deutliche Anlagerungsstätte, in Form einer zwar sehr wenig tiefen, jedoch deutlich erkennbaren Vertiefung im Knochen, besitzt, und das Loch für den Durchtritt des *Nervus trochlearis* birgt.

An dem Schädel B, also dem größten der beiden ganz großen

Schädel, sind die Processus clinoidei zwar auch lang und groß, aber doch noch kürzer und kleiner als an A. Auch hier ist also B, trotz seiner gewaltigen Größe, in der Entwicklung gegen A noch zurück und zeigt noch nicht den endgültigen Zustand.

16. Das Quadratum ist bis zum äußersten dorsalen, hinteren Ende verknöchert.

An Schädeln mittlerer Größe, und zwar noch von 16—18 cm Länge, ist das dorsale, unter dem Squamosum gelegene und diesem verbundene Endstück des Quadratbeines noch in bedeutender Ausdehnung knorpelig. Es schiebt sich daher zwischen Quadratum und Squamosum, die Grube des Quadratbeines hinten oben abschließend, ein großes Knorpelstück ein, ein Rest der Pars quadrata des Palatoquadratum des Knorpelschädels. Selbst an einem 19,2 cm langen Schädel ist dieser Knorpel immer noch von ganz ansehnlicher Mächtigkeit. An einem Schädel von 20,5 cm Länge finde ich ihn, zu Gunsten des Quadratbeines, größtenteils verknöchert, und zwar schiebt sich je eine Knochenzunge von oben und von unten, dem Rande des Squamosums parallel, im Knorpel vorwärts. An den beiden ganz großen Schädeln (von 26 cm Länge) ist der Knorpel durch Knochen ersetzt und die Grube des Quadratbeines daher auch hinten oben knöchern abgeschlossen, nicht mehr knorpelig wie auf den jüngeren Stufen.

Allgemeines Ergebnis. Überblicken wir das, was in diesem Abschnitte über die Verknöcherung des Innenskelets des Schädels der *Chelone mydas*, insbesondere der oben (in der Überschrift) genannten Knochen (*Ossa otica*, *Os basioccipitale*, *Os basisphenoideum* nebst *Processus clinoidei*, *Os supraoccipitale*, *Os quadratum*), gesagt worden ist, so ist als wesentliches Ergebnis Folgendes hervorzuheben:

Zunächst eine allen den genannten Knochen gemeinsame Erscheinung:

Die Verknöcherung erstreckt sich vermutlich über eine außerordentlich lange Zeit und geht offenbar nur sehr langsam vor sich.

Zwar wissen wir nichts Genaues über das Alter der Seeschildkröten, wie der Schildkröten überhaupt; nichts darüber, welches Alter diese Tiere überhaupt erreichen und wie schnell oder langsam ihr Wachstum ist. Doch scheinen stichhaltige Gründe zur Annahme vorzuliegen, daß das Wachstum außerordentlich langsam ist und die Tiere sehr alt werden. So berichtet auch C. K. HOFFMANN (in BRONNS

Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 1890, S. 410 des Bandes 6. Abt. III, Schildkröten) und stützt sich bezüglich des Wachstums auf eine darüber von AGASSIZ zusammengestellte Tabelle über *Emys picta*, *Chrysemys picta* und *Chrysemys (Emys) Bellii* Gray. Wir dürfen also annehmen, daß auch der Schädel sehr langsam wächst.

Vergegenwärtigt man sich, daß der Kopf eines soeben ausgeschlüpften Tieres etwa 2 cm lang und an demselben die Verknöcherung des Innenskeletes bereits in vollem Gange ist, daß andererseits der Schädel, wenn er eine Größe von 26 cm Länge erreicht hat, immer noch nicht ganz erwachsen zu sein braucht, so kann man ungefähr ermessen, wie langsam das Wachstum vor sich geht und wie lange der Verknöcherungsprozeß dauert. Lange Zeit verharren also Teile des Innenskelets in mehr oder weniger großer Ausdehnung im Knorpelzustande, entsprechend dem Grade, welchen die Verknöcherung jeweils erreicht hat, und dieser hinwiederum steht in korrelativem Zusammenhange mit der Größe des Schädels und dem Alter des Tieres.

Die Größe, bei welcher der Schädel in der Regel ausgewachsen und die Verknöcherung seines Innenskeletes abgeschlossen sein dürfte, liegt bei *Chelone mydas* etwa bei 26—27 cm Länge, gemessen in der oben angegebenen Weise (von der Mitte des Alveolarrandes der Kiefer im Bereiche der medianen Naht zwischen den Praemaxillaria bis zu dem hinteren Ende der Spina supraoccipitalis); vielleicht auch noch etwas darüber. Die Tatsache, daß von den beiden mir vorliegenden 26 cm langen Schädeln der eine zwar alle Anzeichen des völligen Ausgewachsenseins aufweist, der andere, und gerade der im allgemeinen größte, aber noch nicht, deutet darauf hin, daß das Wachstum auch noch über diese Größe hinaus statthaben kann. Mit individuellen Verschiedenheiten und einer Variationsbreite von gewisser Größe ist eben auch hier zu rechnen. So viel ist auf alle Fälle sicher: erst an ganz großen Schädeln erhält die Verknöcherung des Innenskelets ihren Abschluß und wird der endgültige Zustand erreicht. Vermutlich gehören solche ganz großen Schädel sehr alten Tieren an; und nur solche Schädel sind wirklich ausgewachsen. Als im allgemeinen wirklich ausgewachsen darf in meinem Materiale der 26 cm lange Schädel A gelten.

Das Zweite, welches besonders hervorsteicht, ist die Tatsache, daß an den wirklich erwachsenen Schädeln der *Chelone mydas* die Verknöcherung des Innenskelets sehr vollständig ist. Etwa von der Ver-

knöchern ausgespart und übrig bleibende Knorpelreste im Bereiche der genannten Knochen sind gering und halten sich durchaus in den Grenzen, die auch bei anderen Schildkröten gegeben sind. Nichts deutet darauf hin, daß bei den Chelonidae eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes, etwa als Wirkung des Einflusses des Meerlebens, stattgefunden hat.

IV. Canales et Foramina N. hypoglossi. Meine ursprüngliche Absicht, diese, wie man zunächst vielleicht gar nicht glauben möchte, recht interessante Frage durch umfassende, über zahlreiche Vertreter aller lebenden Ordnungen der Reptilien sich erstreckende Darstellung hier eingehend zu behandeln, gebe ich auf, aus dem oben schon genannten Grunde, welcher mir einen möglichst baldigen Abschluß der Arbeit wünschenswert erscheinen lassen muß. Auf die Sauria, Ophidia, Crocodilia und Aves gehe ich daher im folgenden gar nicht ein. Nur der Rhynchocephalia soll, neben den Schildkröten, unter welchen ich auch nur eine ganz enge, beschränkte Auswahl treffe, kurz gedacht werden.

Die ursprüngliche Anzahl der Hypoglossuskanäle am Amniotenschädel ist zweifellos drei auf jeder Seite, und zwar drei Kanäle mit zusammen je drei Foramina interna und Foramina externa. Dies ergibt sich aus der Phylogenese des Neoneurokraniums, d. h. der Occipitalregion des Neurokraniums der Quadrupeda. Bei den Amphibien hat dieselbe den morphologischen Wert eines einzigen Wirbels, bei den Amnioten aber von vier Wirbeln. Es sind also bei den Amnioten die Rudimente dreier bei den Amphibien noch freier Wirbel zur Occipitalgegend des Schädels hinzugekommen. Zwischen diesen drei freien Wirbeln und dem Hinterhauptsbeine der Amphibien treten in metamerer Anordnung die vordersten Spinalnerven, welche aber nichts anderes darstellen als den Hypoglossus, hindurch. Werden nun diese drei freien Wirbel der Occipitalgegend des Schädels angegliedert, so wie es bei den Amnioten geschehen ist, so müssen drei Canales hypoglossi jederseits entstehen, welche die Hinterhauptsgegend des Schädels, also kurz das Hinterhauptsbein, in seitlicher Richtung durchbohren.

Diese Anzahl ist nun bei den Amnioten in sehr vielen Fällen nicht mehr erhalten, wenigstens nicht im endgültigen Zustande. Aber da, wo sie als Dauerzustand vorkommt, ist sie als primitives Amniotenmerkmal anzusehen. Oft ist sie noch embryonal, am Knorpelskelete, vorhanden, wo sie im erwachsenen Zustande fehlt.

Hatteria besitzt in der Regel, nicht immer, im erwachsenen Zustande drei vollständig getrennte Canales hypoglossi jederseits.

Nicht selten bestehen bei diesem Tiere einseitig oder beiderseits drei Foramina hypoglossi interna, aber nur zwei Foramina hypoglossi externa: die beiden untersten (bzw. vordersten) Hypoglossuskanäle fließen dann auf ihrem Wege durch das Exoccipitale nach außen zu einem einzigen Kanale zusammen.

Auf weitere Einzelheiten und Variationen bei diesem Tiere sei hier nicht eingegangen. Nur eine unrichtige Angabe SIEBENROCKS sei hier noch kurz berichtet. SIEBENROCK sagt (1893) in seinem Beitrage zur Osteologie des Hatteriakopfes (S. 7 u. 8) bei Besprechung des Exoccipitale (Pleurooccipitale): „Das Pleurooccipitale . . . stellt einen einfachen Knochenbogen dar. . . Der innere Rand des Bogens begrenzt seitlich das Hinterhauptsloch, wovon das Paroccipitale gänzlich ausgeschlossen bleibt. Der äußere Rand des Bogens, welcher viel kürzer als der innere ist, bildet die obere und hintere Begrenzung des Foramen jugulare und enthält von oben nach unten das Foramen nervi hypoglossi, das Foramen nervi vagi und das Foramen nervi glossopharyngei. Die zwei letzten Nervenlöcher sind äußerlich häufig zu einem vereinigt, sie bleiben aber innen immer getrennt.“ Dazu ist zu bemerken: Die drei Nervenlöcher sind nicht von oben nach unten das Foramen nervi hypoglossi, das Foramen nervi vagi und das Foramen nervi glossopharyngei, sondern es sind die drei Foramina nervi hypoglossi; der Vagus und Glossopharyngeus gehen durch das Foramen jugulare. Richtig ist dagegen, daß die beiden untersten Löcher manchmal auf der Außenseite zu einem einzigen Loche vereinigt sind, so daß also in diesem Falle wohl drei Foramina hypoglossi interna, aber nur zwei Foramina externa bestehen.

Ich gehe nun zu den Schildkröten über.

SIEBENROCK, sich ziemlich allgemein fassend (1897, S. 9), schreibt über den in Rede stehenden Punkt bei Schildkröten: „Hinter dem Foramen jugulare anterius liegen nebeneinander die zwei Löcher für die Zweige des Nervus hypoglossus (XII), Foramina condyloidea BOJANUS, welche in kurze Kanäle führen und an der rückwärtigen Fläche des Pleurooccipitale nach außen münden. Bei den Chelydidae und den meisten Trionychidae sind drei Foramina interna pro nervo hypoglossus vorhanden, wovon das vorderste Loch immer am kleinsten ist und sich außen oftmals mit dem zweiten vereinigt.“ Auf seinen Tafeln bildet der Autor jederseits je drei innere und drei äußere

Hypoglossuslöcher ab von *Chelys fimbriata*, *Chitra indica*, *Cyclanorbis senegalensis* und *Staurotypus salvini*. Es ist kein Zweifel, daß diese Formen, mit dem Besitze von jederseits je drei inneren und drei äußeren Hypoglossuslöchern und also drei vollständig voneinander getrennten Hypoglossuskanälen, eine in diesem Punkte ursprüngliche und tiefe Stufe, die tiefste, welche überhaupt möglich ist, einnehmen. Andererseits ist aber darauf hinzuweisen, daß auch hier Variationen vorkommen, so daß für keine Form wohl ein in allen Fällen gültiges Gesetz aufgestellt werden kann. So finde ich z. B. an zwei mir vorliegenden Schädeln von *Chelys fimbriata* drei Hypoglossuskanäle an jedem der Schädel je nur auf einer Seite, und zwar an dem einem auf der linken, an dem anderen auf der rechten. Auf der jeweils anderen Seite sind nur zwei Kanäle vorhanden. Dabei sind an dem einen der beiden Schädel diese beiden Kanäle mit ihren äußeren Öffnungen derart vereinigt, daß sie in einer gemeinsamen Grube ausmünden, in diesem Falle also eigentlich nur ein einziges äußeres Hypoglossusloch auf der einen Seite vorhanden ist, ein einziges Loch, von welchem dann nach innen zwei Kanäle ausgehen.

Gerade diese Variabilität ist es, welche mich besonders angezogen hat und zum Studium reizte. Da dieselbe, mit Erfolg, immer nur an einem größeren Materiale untersucht werden kann, so will ich im folgenden nicht meine Beobachtungen mitteilen, welche ich an den zahlreichen, mir vorgelegenen Einzelschädeln aus der ganzen Testudinatenordnung gemacht habe, sondern beschränke mich, in der Hauptsache, wieder auf die eine Form, von welcher mir eine größere Anzahl Schädel zur Verfügung stand: *Chelone mydas*.

Es ist nun zunächst noch folgendes hervorzuheben: Ich habe natürlich nicht alle mir zur Verfügung gestandenen Schädel median durchsägen können. Das hat den Nachteil, daß über die Anzahl der inneren Hypoglossuslöcher nicht immer an nicht durchgesägten Schädel völlige Gewißheit zu erlangen ist. An manchen aber gelingt es, durch Sondierung, am besten mit feinem Kupferdrahte, wie man ihn zu elektrischen Sicherungen gebraucht, und sonstige Manipulationen, auch trotzdem. Außerdem hatte ich einige durchgesägte und gesprengte Schädel zur Verfügung. Freilich konnte, durch die angegebene Schwierigkeit, mein Material nicht im entferntesten voll ausgenutzt werden. Ich teile im folgenden natürlich nur das mit, was mit völliger Sicherheit und Gewißheit beobachtet werden konnte.

GAUPP, welcher *Chelone mydas* (viridis) embryonal untersucht hat.

schreibt (1905, S. 787): „Hypoglossusforamina finde ich bei einem Embryo von *Chelone viridis* von 22 mm Kopflänge jederseits zwei; durch das vordere treten zwei ventrale Wurzeln aus, so daß deren im ganzen jederseits drei vorhanden sind.“

Da hier eine embryonale Beobachtung vorliegt, so könnte man vielleicht daraus schließen, daß das angegebene Verhältnis ohne weiteres als das für *Chelone mydas* charakteristische und reguläre zu gelten habe. Dies ist aber keineswegs der Fall, wie aus meinen Beobachtungen an den mir vorliegenden Schädeln hervorgeht, welche ergeben, daß drei Hypoglossuskanäle auf beiden Seiten oder wenigstens auf einer gar nicht selten vorkommen, so daß in diesem Falle auch beim Embryo am Knorpelschädel drei Hypoglossuskanäle, mit je einem Foramen internum und externum, vorhanden gewesen sein müssen.

Ich gehe nun zur Einzelbeschreibung über.

An dem jungen Schädel von 10,9 cm Länge sind jederseits drei Hypoglossuskanäle vorhanden. Jeder Kanal hat nicht nur eine selbständige äußere Öffnung, was ja leicht festzustellen ist, sondern auch eine selbständige innere. Ich habe dies, durch Sondierung mit feinem Kupferdraht, mit aller Bestimmtheit und Gewißheit festgestellt: ich habe jeden Kanal selbständig durch Draht gekennzeichnet, indem ich den Draht im Kanale gelassen und das innere und äußere Ende des Drahtes miteinander verschlungen habe. Die inneren Foramina sind jederseits weit voneinander getrennt; die äußeren, welche bekanntlich immer näher zusammenliegen als die inneren, sind auf der einen Seite, nämlich der linken, ebenfalls durch ansehnliche Knochenpfeiler voneinander getrennt, auf der anderen Seite, der rechten, indessen liegen die beiden vordersten von ihnen so nahe beisammen, daß sie fast zu einem einzigen Loche zusammenfließen. Doch ist es zum wirklichen Zusammenflusse noch nicht gekommen. — Es liegt also hier das klare Beispiel des Vorkommens dreier völlig selbständiger Hypoglossuskanäle auf jeder Seite vor. — Daß in diesem Falle schon der Embryo am Knorpelschädel jederseits drei getrennte Hypoglossuskanäle gehabt haben muß, ist ebenso klar und selbstverständlich wie das, daß das Tier mit den vorliegenden Verhältnissen auf einer ursprünglichen und tiefen Stufe stand.

An einem 19,2 cm langen Schädel sind jederseits nur zwei Hypoglossuskanäle und nur je zwei Foramina hypoglossi interna und externa vorhanden. Auch in diesem Falle ist die Anzahl der inneren Hypoglossuslöcher mit Bestimmtheit und völliger Gewißheit zu erkennen

und festzustellen, obwohl der Schädel nicht durchgesägt ist: der Zugang vom Foramen occipitale magnum ist so groß, daß die Verhältnisse der Schädelhöhle im Bereiche der Ossa occipitalia klar zu übersehen sind. — Es liegt also mit diesem Schädel das klare Beispiel des Vorkommens von jederseits je zwei Hypoglossuskanälen und je zwei Foramina hypoglossi interna und externa vor. — Die embryonalen Verhältnisse sind in diesem Falle nicht aus dem erwachsenen Zustande zu erschließen, da mehrere Möglichkeiten vorliegen. Es ist möglich, daß bereits im embryonalen Schädel die gleiche Anzahl der Hypoglossuskanäle und Hypoglossuslöcher vorhanden gewesen ist wie im erwachsenen Zustande; es ist aber ebensowohl möglich, daß embryonal zunächst je drei Hypoglossuskanäle und die entsprechende Anzahl Foramina vorhanden gewesen sind, und erst sekundär der definitive Zustand, durch Verminderung der Anzahl der Kanäle, und zwar durch Verschmelzung von jederseits je zwei Kanälen miteinander, entstanden ist. Endlich wäre es möglich, daß embryonal auf einer Seite von vornherein die dem endgültigen Zustande entsprechende Anzahl Kanäle und Löcher gegeben gewesen sind, auf der anderen aber zunächst die höhere Anzahl drei.

Die beiden bis jetzt besprochenen Schädel ergänzen sich aufs beste und stellen gewissermaßen zwei Extreme vor: der eine, mit jederseits je drei Hypoglossuskanälen und je drei Foramina hypoglossi interna und externa, stellt die tiefste und ursprüngliche Stufe dar, welche aber offenbar für *Chelone mydas* nicht mehr die Regel ist. Der andere, mit jederseits je zwei Hypoglossuskanälen und je zwei Foramina hypoglossi interna und externa, stellt die fortgeschrittene Stufe dar, wahrscheinlich die fortgeschrittenste, welche an *Chelone mydas* überhaupt beobachtet wird und zugleich wohl die Regel bei diesem Tiere ist.

Nämlich: an den meisten Schädeln sind jederseits je zwei äußere Hypoglossuslöcher und, soweit die Feststellung mit Sicherheit möglich ist, auch je zwei innere Hypoglossuslöcher, jederseits also je zwei Hypoglossuskanäle, vorhanden. Dies dürfte in der Tat bei *Chelone mydas* die Regel sein.

Vermittelnd zwischen den beiden genannten Extremen stehen nun solche Fälle, in welchen, einseitig oder doppelseitig, entweder drei Foramina hypoglossi interna und zwei Foramina hypoglossi externa, oder, umgekehrt, zwei Foramina interna und drei Foramina externa vorhanden sind, sowie auch diejenigen Fälle, welche auf der einen

Seite zwei Hypoglossuskanäle mit zwei Foramina interna und zwei Foramina externa, auf der anderen drei Hypoglossuskanäle mit drei Foramina interna und drei Foramina externa aufweisen.

Das zuletzt genannte Verhältnis finde ich an einem 16,4 cm langen Schädel gegeben: rechts bestehen drei Hypoglossuskanäle, völlig voneinander getrennt, so daß auch je drei Foramina interna und drei Foramina externa vorhanden sind, links zwei Hypoglossuskanäle mit zwei Foramina interna und externa.

Die anderen genannten Verhältnisse kann ich glücklicherweise an durchgesägten und gesprengten Schädeln feststellen und demonstrieren.

An einem dicht neben der Medianebene, und parallel zu derselben, durchgesägten Schädel von 16,4 cm Länge finde ich jederseits nur zwei Foramina hypoglossi externa, aber drei Foramina hypoglossi interna vor.

Besonders klar und deutlich liegen die Verhältnisse auf der rechten Seite, auf welcher mir auch die Sondierung glatt gelungen ist. Die drei Foramina hypoglossi interna liegen auf einer etwa 8 mm langen Strecke hintereinander, und zwar in etwas schräger Richtung, indem das vorderste Loch zugleich am tiefsten und am meisten medial, das hinterste am höchsten und zugleich am meisten lateral gelegen ist. Das mittelste liegt ziemlich genau in der Mitte zwischen den beiden anderen, von beiden ziemlich genau gleich weit entfernt. Das hinterste Loch ist am größten, das vorderste am kleinsten. Das vorderste ist nicht ganz vom Exoccipitale umschlossen; der basale Teil seines Randes liegt in der Naht zwischen Exoccipitale und Basioccipitale und wird daher vom Basioccipitale gebildet. — Von diesen drei Foramina hypoglossi interna gehen nun drei Canales hypoglossi aus. Der hinterste durchbohrt in fast querer Richtung das Exoccipitale und bleibt völlig selbständig; er hat also je eine selbständige innere und äußere Öffnung. Die beiden anderen aber konvergieren während ihres Verlaufes durch den Knochen stark gegeneinander und verbinden sich noch innerhalb des Knochens miteinander, so daß sie dann schließlich durch eine gemeinsame äußere Öffnung ausmünden. So kommt es also, daß den drei Foramina hypoglossi interna nur zwei Foramina hypoglossi externa entsprechen: es entsprechen den Löchern nur  $2\frac{1}{2}$  Kanäle.

Auf der linken Seite sind das vorderste Foramen hypoglossi internum und der von ihm ausgehende Kanal so eng und fein, daß

mir die Sondierung, selbst mit ganz feinem Kupferdrahte, nicht gelungen ist.

An dem teilweise gesprengten Schädel von 16,75 cm Länge finde ich die Verhältnisse im wesentlichen genau so wie an dem eben beschriebenen Schädel.

Auch hier bestehen jederseits nur zwei Foramina hypoglossi externa, dagegen drei Foramina hypoglossi interna. Auf beiden Seiten gelingt die Sondierung leicht. Dieselbe ergibt, daß auch hier die beiden vordersten Kanäle auf ihrem Wege durch den Knochen nach außen zu einem einzigen Kanäle zusammenfließen, so daß sie also wohl zwei getrennte innere Öffnungen haben, aber nur eine gemeinsame äußere.

Der einzige nennenswerte Unterschied gegen den soeben beschriebenen Schädel besteht darin, daß das vorderste und mittlere Foramen hypoglossi internum viel näher beieinander liegen als an jenem. Auch hier liegen die drei inneren Löcher hintereinander auf einer Strecke, die etwa 8 mm lang ist. Das vordere und mittlere Loch liegen nun auf der einen (rechten) Seite nur 2—2,5 mm, auf der anderen (linken) gar nur 0,75—1 mm auseinander.

Das Gegenstück zu diesen beiden Schädeln liefert der Schädel A der beiden ganz großen Schädel: er hat jederseits drei äußere Hypoglossuslöcher (s. Abb. 7, S. 465, Bd. 52), aber nur zwei innere (s. Abb. 24, S. 11). Hier spaltet sich der vom vordersten inneren Hypoglossusloche ausgehende Kanal auf seinem Wege durch den Knochen nach außen in zwei Kanäle, so daß dem vordersten inneren Loche zwei äußere Löcher entsprechen, im ganzen also auf jeder Seite drei äußere Löcher vorhanden sein müssen.

Eine ganz ähnliche Spaltung eines Hypoglossuskanales in zwei Kanäle beschreibt Nick (1912, S. 22) von *Dermochelys*, bei welcher allerdings stets nur ein Foramen hypoglossum internum vorhanden ist und nur ein oder höchstens, eben bei Spaltung des Kanales, zwei Foramina hypoglossi externa, insofern also ein Unterschied gegen *Chelone* besteht (Nick, 1912, S. 22).

Ich füge nun noch folgende Angaben über die übrigen von mir untersuchten Seeschildkrötenschädel an.

1. *Chelone imbricata*: Sowohl an dem jungen, 7,75 cm langen, wie an dem alten, knapp 18 cm langen Schädel sind jederseits je zwei Foramina hypoglossi externa (Abb. 22, S. 476, Bd. 52) und, soweit mit genügender Sicherheit festzustellen ist, ohne die Schädel zu zersägen,

auch je zwei Foramina hypoglossi interna, also auch nur zwei Canales hypoglossi vorhanden.

2. *Thalassochelys caretta* (*Caretta caretta*): An dem 7,6 cm langen jungen Schädel sind jederseits zwei Foramina hypoglossi externa vorhanden, ebenso an dem 17,5 cm langen Schädel. An dem 21,4 cm langen Schädel bestehen links drei, rechts zwei Foramina hypoglossi externa. Die Anzahl der inneren Hypoglossuslöcher, und damit auch der Hypoglossuskanäle, ist, ohne die Schädel durchzusägen, nicht mit voller Bestimmtheit festzustellen. Soweit ich so sehen kann, liegt genügend Grund vor, anzunehmen, daß am vorliegenden Materiale die Anzahl der inneren Hypoglossuslöcher und damit auch der Kanäle derjenigen der äußeren Löcher entspricht.

3. *Thalassochelys KEMPPI* (*Caretta KEMPPI* SIEBENROCK, *Colpochelis KEMPPI* GARMAN): An dem einzigen, mir vorliegenden, 18,9 cm langen Schädel besteht auf jeder Seite nur ein Foramen hypoglossi externum und höchstwahrscheinlich auch nur ein Hypoglossuskanal.

All diese Variationen und verschiedenen Zustände erklären sich aus der Entwicklung, und zwar gemeinsam aus der Phylogenese und Ontogenese.

Was zunächst die Phylogenese betrifft, so hat man anzunehmen, daß die Vorfahren der Schildkröten auf jeder Seite drei vollständig voneinander getrennte Hypoglossuskanäle, also mit je drei inneren und drei äußeren Öffnungen, d. h. den ursprünglichen Amniotenzustand, gehabt haben. Viele Schildkröten weisen heute noch, einseitig oder doppelseitig, als Regel oder Ausnahme, diese ursprüngliche Anzahl auf. Bei anderen allerdings hat sich eine zunehmende Neigung zur Verringerung der Anzahl der Hypoglossuskanäle und Hypoglossuslöcher ausgebildet. So insbesondere bei den Seeschildkröten, den Chelonidae und Dermochelyidae. Dementsprechend sehen wir hier in der Regel eine Anzahl der Hypoglossuskanäle und -löcher auf jeder Seite, welche geringer ist als drei. Diese Verringerung ist dadurch erfolgt, daß, einseitig oder doppelseitig, je zwei benachbarte Kanäle — und zwar betrifft dies zunächst immer die beiden vordersten auf jeder Seite — sich zu einem einzigen Kanale vereinigt haben, welches durch Reduktion der die beiden Kanäle trennenden Knochenbrücke erreicht worden ist.

In der Ontogenese liegen die Dinge in der Hauptsache ganz ähnlich.

Ich will von *Chelone imbricata* ausgehen, weil ich dieses Tier selbst embryonal untersucht habe (1912, 1915).

Ich habe (1912, Verhandlungen der anatom. Gesellsch. zu München, S. 84; 1915, S. 50) nachgewiesen, daß an dem Knorpelschädel jüngerer Embryonen dieses Tieres jederseits sowohl drei Hypoglossuswurzeln wie auch drei Hypoglossuskanäle vorhanden sind. Beim reifen Embryo aber fand ich jederseits zwar auch drei Hypoglossuswurzeln, aber nur noch zwei Hypoglossuskanäle: durch den vordersten der beiden Kanäle traten eben zwei Hypoglossuswurzeln aus. — Diese Beobachtung gibt den Schlüssel zum Verständnis des stattgehabten Geschehens: der endgültige Zustand bei *Chelone imbricata*, bestehend, wenigstens an meinem Materiale, darin, daß jederseits zwei Hypoglossuskanäle mit zwei Foramina hypoglossi interna und externa vorhanden sind, wird von dem frühembryonalen Zustande mit jederseits drei Hypoglossuskanälen aus erreicht nicht etwa durch Reduktion einer Hypoglossuswurzel — es käme nur die vorderste in Betracht — und Obliteration ihres Kanales, sondern dadurch, daß der erste und zweite Hypoglossuskanal, durch Reduktion der sie trennenden Knorpelbrücke, also eines Arcus occipitalis bzw. der Wurzel eines solchen, zu einem einzigen Kanale zusammenfließen.

Ganz ähnlich muß es embryonal bei *Chelone mydas* sein. Jedenfalls müssen wir auch bei diesem Tiere als die ursprüngliche embryonale Anzahl der Hypoglossuskanäle drei auf jeder Seite annehmen; zum mindesten ja doch in allen denjenigen Fällen, in welchen wir im endgültigen Zustande noch drei Hypoglossuskanäle auf einer Seite antreffen. Vermutlich wird auch hier gegebenen Falles die Anzahl zwei durch Reduktion der Knorpelbrücke zwischen vorderstem und mittelstem Kanale erreicht. Ist diese Reduktion unvollständig, dann entstehen die Fälle entweder mit jederseits drei inneren und zwei äußeren Hypoglossuslöchern oder mit jederseits zwei inneren und drei äußeren, und zwar der erste Fall dadurch, daß der äußere, der zweite dadurch, daß der innere Teil der Knorpelbrücke reduziert wird. Schließlich ist bei alledem mit der Möglichkeit zu rechnen, daß in dem einen oder anderen der Fälle, in welchen im endgültigen Zustande nur zwei Hypoglossuskanäle vorhanden sind, auch in der Ontogenese von vornherein nur zwei aufgetreten sind. Es ist also mit mehreren Möglichkeiten zu rechnen. (Schluß folgt.)

Nachdruck verboten.

## Die Lymphgefäße der Gelenke der Schulter- und Beckengliedmaße des Pferdes.

VON HERMANN BAUM.

Mit 1 Tafel.

(Aus dem Anatomischen Institut der Tierärztlichen Hochschule zu Dresden).

Literatur: Über die im injizierten Zustande makroskopisch verfolgbaren Lymphgefäße der Gelenke des Pferdes liegen in der Literatur keine besonderen Angaben vor; sie sind offenbar für sich noch nicht injiziert und beschrieben worden.

Technik: Die Lymphgefäße der Gliedmaßengelenke wurden beim Pferde gleicherweise wie beim Rinde und Hunde<sup>1)</sup> ausnahmslos in der Weise injiziert, daß die Injektionsflüssigkeit in die unversehrte Gelenkkapsel eingebracht (eingespritzt) und dann die Bewegungen des Gelenkes künstlich so lange nachgeahmt wurden, bis die Lymphgefäße sich gefüllt hatten. Die Injektion der Gelenklymphgefäße gelingt auf diese Weise am besten und leichtesten bei reifen (fast ausgetragenen) Feten und offenbar auch bei ganz jungen Tieren, wenn ich letzteres mangels Materiales auch nicht direkt nachweisen konnte. Bei Feten genügt meist ein 5—10 Minuten langes Bewegen der Gelenke, um die Lymphgefäße zu füllen. Bei erwachsenen und vor allem älteren Tieren braucht man längere Zeit, vielleicht auch deshalb, weil deren Gelenke schwerer zu bewegen sind. Es sei aber besonders hervorgehoben, daß selbst bei alten Pferden die Gelenklymphgefäße auf die angegebene Weise sich füllen, wenn man nur genügend lange die Bewegung des Gelenkes ausführt. Natürlich füllen sich nicht bei jeder Injektion alle Gruppen der unten beschriebenen Lymphgefäße.

Die Zahl der das einzelne Gelenk verlassenden Lymphgefäße läßt sich meist schwer feststellen. Bei vielen Gelenken ließen sich 6—10 größere Lymphgefäße erkennen, die aus der Kapsel hervortraten, sich aber schon bald zu 2—5 stärkeren Stämmchen vereinigten.

---

1) s. BAUM, Das Lymphgefäßsystem des Rindes, Berlin 1912, S. 3, und BAUM, Die Lymphgefäße der Gelenke der Schulter- und Beckengliedmaße des Hundes. Anatomischer Anzeiger 1916, Bd. 49.

## 1. Die Lymphgefäße der Gelenke der Schultergliedmaße.

(Abb. 1 auf der Tafel.)

Die Lymphgefäße der Gelenke der Schultergliedmaße ziehen zu den Lgl. axillares, cubitales, cervicales superficiales und cervicales caudales, und zwar vom Schultergelenk zu den Lgl. axillares, cervicales superficiales und cervicales caudales, vom Ellbogengelenk zu den Lgl. axillares und cubitales, vom Karpalgelenk und den Zehengelenken zu den Lgl. cubitales und cervicales superficiales. Die Lymphgefäße der einzelnen Gelenke wurden 3—5 mal injiziert.

Die Lgl. axillares (Abb. 1<sup>1</sup>) bilden ein aus durchschnittlich 12—20 je 3 mm bis 3 cm großen Einzelknoten bestehendes Paket, das etwas beckenwärts vom Schultergelenk an der medialen Seite des M. teres major liegt.

Die Lgl. cubitales (Abb. 1<sup>2</sup>) sind eine Gruppe von 5—15 je 5 mm bis 2 $\frac{1}{2}$  cm großen Einzelknoten, die nahe dem Ellbogengelenk der medialen Seite des Humerus aufliegen.

Die Lgl. cervicales superficiales befinden sich dicht kranial vom Schultergelenk, halswärts und dorsal vom Manubrium sterni am halsseitigen Rande der präskapularen Portion des M. pectoralis prof., bedeckt vom M. brachiocephalicus, und bilden ein 15—30 cm langes, 2—4 cm breites und 1 $\frac{1}{2}$ —2 cm dickes Paket, das aus 60—100 je 2—25 mm großen Einzelknoten besteht.

Die Lgl. cervicales caudales liegen dicht vor der ersten Rippe an der ventralen und seitlichen Fläche der Luftröhre und umfassen 30—40 je 2 mm bis 4,5 cm große Einzelknoten

a) **Schultergelenk.** Die Lymphgefäße des Schultergelenkes münden in die Lgl. axillares, die Lgl. cervicales superficiales und die Lgl. cervicales caudales. Sie treten an verschiedenen Stellen der Gelenkkapsel hervor. Meist verläßt ein Lymphgefäß das Gelenk am Übergang der lateralen zur hinteren Seite, tritt auf der Gelenkkapsel nach der medialen Seite hindurch, kommt hier zwischen M. subscapularis und teres major zum Vorschein und mündet in die Lgl. axillares. Ein anderes Lymphgefäß tritt an der Streckseite des Gelenkes hervor und verläuft über die mediale Seite des das Schulterblatt halswärts überragenden Teiles des M. supraspinatus beckenwärts, nimmt ein weiteres Lymphgefäß des Gelenkes auf, das zwischen M. supraspinatus und subscapularis hervortritt, begleitet die A. und V. axillaris und mündet in eine Lgl. cervicalis caudalis ein; ein letztes Lymphgefäß endlich verläßt das Gelenk an dessen lateraler Seite, tritt unter dem kranialen Rand der Infraspinatussehne hervor und verläuft über die laterale Seite des M. supraspinatus nach vorn zu den Lgl. cervicales superficiales.

b) **Ellbogengelenk.** Die Lymphgefäße des Ellbogengelenkes suchen die Lgl. cubitales, nur vereinzelt auch die Lgl. axillares direkt auf. Sie verlassen das Gelenk an allen Seiten desselben. Die an der medialen und lateralen Seite des Gelenkes hervortretenden Lymphgefäße kommen an beiden Rändern des medialen bzw. lateralen Seitenbandes des Ellbogengelenkes zum Vorschein. An der Beugeseite verlassen sie das Gelenk an dessen medialer Hälfte, an der Streckfläche teils an dessen medialer Hälfte, teils zwischen den beiden Kondylen des Humerus. Von der medialen Seite und dem medialen Teil der Streck- und Beugefläche des Gelenkes ziehen sie direkten Weges über die mediale Seite des distalen Endstückes des Humerus zu den Lgl. cubitales hin (Abb. 1 *i*, *i*<sup>1</sup>, *i*<sup>2</sup>); die an der lateralen Seite vor dem lateralen Seitenband hervortretenden Lymphgefäße verlaufen an der Beugeseite des Gelenkes, bedeckt von den Streckmuskeln, nach der medialen Seite des Gelenkes und gesellen sich zu den hier hervortretenden Lymphgefäßen; die an der lateralen Seite hinter dem lateralen Seitenband zum Vorschein kommenden Lymphgefäße steigen über die hintere Seite des Epicondylus lateralis humeri in die Höhe, gelangen an den N. radialis, treten mit ihm hindurch nach der medialen Seite (Abb. 1 *i*<sup>3</sup>) und münden direkt in die Lgl. axillares. Sie haben sich nicht bei jeder Injektion gefüllt. Ein zwischen beiden Kondylen des Humerus hervortretendes Lymphgefäß wendet sich ebenfalls nach der medialen Seite des Humerus und an ihr zu den Lgl. cubitales.

c) **Karpalgelenk.** Die Lymphgefäße des Karpalgelenkes suchen die Lgl. cubitales und nur ausnahmsweise die Lgl. cervicales superficiales auf. Sie treten an allen Seiten des Gelenkes hervor. Die am medialen Teil der Streckfläche vor dem medialen Seitenband und die am medialen Rande des Gelenkes hinter dem medialen Seitenbande hervorkommenden Lymphgefäße (Abb. 1 *h*, *h*<sup>1</sup>, *h*<sup>1</sup>, *h*<sup>2</sup>) wenden sich über das proximale Ende des medialen Griffelbeines hinweg (linkes *h*<sup>1</sup>), zum Teil auch direkten Weges (*h* und rechtes *h*<sup>1</sup>) an die V. cephalica, wobei sie sich in der Regel zu zwei Gefäßen vereinigen, steigen mit der V. cephalica antebrachii bis zur Beugeseite des Ellbogengelenkes in die Höhe (*f* u. *g*) und von hier in Begleitung der V. mediana cubiti zu den Lgl. cubitales (2). Es kann aber auch im distalen Drittel des Unterarmes eines der Gefäße durch die Unterarmfaszie hindurch an die A. mediana gelangen und mit ihr zu den Lgl. cubitales aufsteigen (*h*<sup>2</sup> u. *e*). Die an der lateralen Hälfte der Streckfläche des Gelenkes hervortretenden Lymphgefäße vereinigen sich in der Regel von der proximalen Hälfte des

Gelenkes zu 1—2 Gefäßen, die am kaudoventralen Rande des *M. abductor pollicis longus* in die Höhe steigen und durch das *Spatium interosseum antebrachii* zur *A. mediana* und den *Lgl. cubitales* treten, während sie von der distalen Hälfte auch meist zu 1—2 Stämmchen zusammenfließen, die über den proximalen Teil des lateralen Griffelbeines hinweg sich nach der kaudalen Seite wenden, das *Lig. carpi volare superficiale* durchbohren, an die *A. und V. metacarpea volaris lateralis* und des weiteren an die *A. mediana* und so auch zu den *Lgl. cubitales* gelangen. Die an der Beugeseite des Gelenkes hervorkommenden Lymphgefäße gesellen sich zu den vorhergehenden. Die am lateralen Rande des Gelenkes, am Übergang zur Beugeseite kaudal vom lateralen Seitenband zwischen *Os accessorium* und *Proc. styloideus ulnae* des *Radius* hervortretenden 1—2 Lymphgefäße endlich wenden sich zwischen den Sehnen des *M. ext. und flex. carpi ulnaris* einerseits und dem *M. flexor dig. subl.* andererseits hindurch zur *A. mediana* und mit ihr zu den *Lgl. cubitales*.

Zu den *Lgl. cervicales superficiales* ziehende Lymphgefäße wurden in vier genauer untersuchten Fällen nur einmal beobachtet, und zwar handelte es sich um ein Lymphgefäß, das von der Beugeseite des Ellbogengelenkes aus nicht die *V. mediana cubiti* begleitete (s. oben), sondern mit der *V. cephalica humeri* zu den *Lgl. cervicales superficiales* aufstieg.

d) **Zehengelenke.** Die Lymphgefäße des Fessel-, Kron- und Hufgelenkes ziehen zu den *Lgl. cubitales* und vereinzelt zu den *Lgl. cervicales superficiales*. Sie treten an allen drei Gelenken sowohl an deren medialer Seite (mit Einschluß der medialen Hälfte der dorsalen und volaren Seite) als auch an deren lateraler Seite (mit Einschluß der lateralen Hälfte der dorsalen und volaren Seite) hervor und vereinigen sich von jedem einzelnen Gelenk aus auf beiden Seiten zu je 1—2 Stämmchen (Abb. 1 *a, b, b', c, c'*); die vom Huf- und Kron gelenk wenden sich von der medialen Seite der Gelenke aus nach der *A. und V. digitalis medialis* und von der lateralen Seite der Gelenke aus nach der *A. und V. digitalis lateralis* und steigen mit ihnen zum Fesselgelenk in die Höhe; hier gesellen sich zu ihnen jederseits die 1—2 Lymphgefäße des Fesselgelenkes. Auf dem Wege haben sich die Lymphgefäße aller drei Gelenke sowohl auf der lateralen als auch auf der medialen Seite zu meist 2—3 Stämmchen (manchmal auch nur zu einem einzigen) vereinigt. Vom Fesselgelenk, bzw. vom distalen Ende des *Metacarpus* aus verlaufen sie an der medialen Seite teils in Begleitung der *A.*

metacarpea volaris superficialis, teils in Begleitung der gleichnamigen Vene bzw. der *V. cephalica* oder in ihrer Nähe in die Höhe bis zum Unterarm. Die die Arterie begleitenden Lymphgefäße gelangen an die *A. mediana* (*e*) und mit ihr zu den Lgl. cubitales; die die Vene begleitenden Lymphgefäße können vereinzelt die Faszie wieder durchbohren (*e'*) und sich zu den die *A. mediana* begleitenden Lymphgefäßen gesellen; im übrigen ziehen sie am Unterarm subkutan oder auch subfaszial nach der Beugeseite des Ellbogengelenkes und von hier teils mit der *V. mediana cubiti* zu den Lgl. cubitales (*f*), teils mit der *V. cephalica humeri* und am *M. brachiocephalicus*, vereinzelt auch an der Pars clavicularis des *M. pectoralis superficialis* in die Höhe (*g*) zu den Lgl. cervicales superficiales. — An der lateralen Seite treten die Lymphgefäße vom distalen Ende des Metacarpus teils zwischen dem *M. interosseus medius* und der tiefen Beugesehne (*d'*), teils zwischen ersterem und dem Knochen (*d*) hindurch nach der medialen Seite zur *A. metacarpea volaris superficialis medialis* und gesellen sich damit zu den entsprechenden Lymphgefäßen von der medialen Seite (s. oben).

Das im vorstehenden geschilderte Verhalten der Lymphgefäße der Gelenke der Schultergliedmaße des Pferdes weicht von dem der entsprechenden Lymphgefäße bei Rind und Hund insofern wesentlich ab, als die Lymphgefäße der Zehengelenke bei Rind und Hund ausnahmslos zu den Lgl. cervicales superficiales, beim Pferde hingegen nur vereinzelt und ausnahmsweise zu diesen, zum größten Teile aber zu den Lgl. cubitales ziehen. Ein Irrtum ist ausgeschlossen, da die Lymphgefäße dieser Gelenke beim Pferde siebenmal, beim Hunde zwölfmal, beim Rinde sechsmal und stets mit dem gleichen Erfolg injiziert wurden.

## 2. Die Lymphgefäße der Gelenke der Beckengliedmaße.

(Abb. 2 auf der Tafel.)

Die Lymphgefäße der Gelenke der Beckengliedmaße ziehen zu den Lgl. iliaca mediales, inguinales profundae, popliteae und zur Lgl. coxalis und obturatoria, und zwar vom Hüftgelenk zu den Lgl. iliaca mediales, inguinales profundae, der Lgl. coxalis und obturatoria, vom Kniegelenk zu den Lgl. inguinales profundae und vom Tarsalgelenk und den Zehengelenken zu den Lgl. inguinales profundae und den Lgl. popliteae.

Die Lgl. iliaca mediales (Abb. 2c) stellen eine Gruppe von über 20 je 3 mm bis 4 cm großen Einzelknoten dar, die am Ursprungsteil der *A. und V. circumflexa ilium profunda* und der *A. und V. iliaca externa* liegen.

Die Lgl. *inguinales profundae* (Abb. 2b) befinden sich im Schenkelkanal und bilden ein 10—14 cm langes und 2—3 cm breites bzw. dickes Paket von 15—25 je 4 mm bis 5 cm großen Einzelknoten.

Die Lgl. *popliteae* (Abb. 2a) bilden ein 3—5 cm großes, aus 3—12 je 4—25 mm großen Einzelknoten bestehendes Paket, das in der Kniekehle auf dem *M. gastrocnemius* zwischen *M. biceps femoris* (lateral) und *M. semitendinosus* (medial) liegt.

Als Lgl. *coxalis* bezeichne ich einen bisher noch nicht beschriebenen, durchschnittlich 1 cm großen Lymphknoten, der an der Beugeseite des Hüftgelenkes dicht kranial vom *M. rectus femoris* zwischen dem *M. iliacus* und dem *M. glutaeus prof.* an der A. und V. *circumflexa femoris lateralis* liegt; er tritt nicht konstant auf, sondern fehlt in ungefähr der Hälfte aller Fälle, ausnahmsweise ist er doppelt. Fehlt der Knoten, dann ziehen die bei seinem Vorkommen in ihn eintretenden Lymphgefäße in die Lgl. *iliacae mediales* oder die Lgl. *hypogastricae*.

Lgl. *obturatoria* (Abb. 2e) nenne ich einen bisher ebenfalls noch nicht beschriebenen, durchschnittlich auch 1 cm großen Lymphknoten, der sich am kranialen Rande der A. *obturatoria* zwischen der Abgangsstelle der A. *iliolumbalis* und der A. *circumflexa femoris lateralis* findet, der aber ebenso wie die Lgl. *coxalis* durchaus nicht regelmäßig anzutreffen ist; ich fand ihn in kaum der Hälfte aller Fälle, ausnahmsweise ist er doppelt, oder es findet sich sogar eine kleine Gruppe von 4—5 Einzelknoten. Wenn der Knoten fehlt, münden die bei seinem Vorkommen in ihn eintretenden Lymphgefäße entweder in die Lgl. *iliacae mediales* oder die Lgl. *hypogastricae*.

a) **Hüftgelenk.** Die Lymphgefäße des Hüftgelenkes suchen die Lgl. *inguinales profundae* und *iliacae mediales*, die Lgl. *coxalis* und *obturatoria* auf. Sie treten teils an der kraniodorsalen Seite, teils an der ventromedialen, teils an der kaudalen Seite hervor, meist an jeder Seite 2—3 Gefäße; die an der kraniodorsalen Seite hervortretenden wenden sich über den Ursprungsteil des *M. rectus femoris* nach vorn zur Lgl. *coxalis* und beim Fehlen einer solchen zwischen Darmbeinsäule und *M. iliacus* (mit der A. und V. *circumflexa femoris lateralis*) hindurch zu den Lgl. *iliacae mediales* oder, falls eine Lgl. *obturatoria* vorhanden ist, erst zu dieser; die an der ventromedialen Seite zum Vorschein kommenden Lymphgefäße treten an die A. und V. *profunda femoris* und ziehen mit ihnen über die laterale Fläche des *M. pectineus* nach vorn zu den Lgl. *inguinales profundae*. Zu ihnen gesellen sich die das Gelenk an der kaudalen Seite verlassenden Lymphgefäße; sie vereinigen sich zu 1—2 Stämmchen, die zwischen *M. glutaeus profundus* und *M. gemellus* hindurchtreten, an die A. *profunda femoris* gelangen und sich damit zu den vorerwähnten Lymphgefäßen gesellen.

Zu den Lgl. sacrales zogen in zwei genauer untersuchten Fällen keine Lymphgefäße.

b) **Kniegelenk.** Die Lymphgefäße des Kniegelenkes münden in die Lgl. inguinales profundae.

1. Die Lymphgefäße des Femorotibialgelenkes treten an dessen lateraler, medialer und hinterer (kaudaler) Seite hervor. An der lateralen Seite kommen sie teils vor, teils hinter dem lateralen Seitenband des Gelenkes zum Vorschein, treten (z. T. dicht oberhalb, z. T. dicht unterhalb des Condylus lateralis ossis femoris) unter den M. gastrocnemius lateralis und gelangen, indem sie sich zu den an der hinteren (kaudalen oder Beuge-)Seite hervortretenden Lymphgefäßen gesellen, an die A. poplitea und femoralis und damit zu den Lgl. inguinales profundae. Die an der medialen Seite ebenfalls zu beiden Seiten des medialen Seitenbandes hervorkommenden Lymphgefäße (Abb. 2 10<sup>1</sup>, 10<sup>2</sup>) wenden sich direkt, d. h. unter dem M. gracilis und sartorius hinweg nach dem Schenkelkanal, in dem sie sich zu den anderen Lymphgefäßen gesellen und mit ihnen zu den Lgl. inguinales profundae ziehen. Auf jeder Seite des Gelenkes kommen wenigstens 4—6 feinere Lymphgefäße hervor, die sich auf dem weiteren Wege allerdings zu 1—3 Stämmchen vereinigen.

In einem Falle umging ein Teil der Lymphgefäße die Lgl. inguinales profundae und mündete direkt in die Lgl. iliaca mediales ein.

2. Die Lymphgefäße des Kniescheibengelenkes treten an dessen lateraler und medialer Seite hervor, vereinigen sich auf jeder Seite zu 1—2 Stämmchen (Abb. 2 10) und gesellen sich zu den Lymphgefäßen des Femorotibialgelenkes, die an dessen lateraler und medialer Seite hervortreten (s. diese).

c) **Tarsalgelenk.** Die Lymphgefäße des Tarsalgelenkes suchen die Lgl. popliteae und die Lgl. inguinales profundae auf und verlassen das Gelenk an allen Seiten. Die meisten der Lymphgefäße treten an der Beugeseite des Gelenkes hervor (Abb. 2 9) und vereinigen sich zu 2—3 Stämmchen, die in Begleitung der A. und V. tibialis anterior, poplitea und femoralis zu den Lgl. inguinales profundae aufsteigen; zu ihnen gesellen sich, bzw. mit ihnen vereinigen sich Lymphgefäße, die am medialen Rande des Gelenkes unter dem vorderen (kranialen) Rande des medialen Seitenbandes hervortreten (9<sup>1</sup>). Andere Lymphgefäße treten hinter dem medialen Seitenbande und am medialen Teile der Streckfläche des Gelenkes hervor (9<sup>2</sup>, 9<sup>3</sup>, 9<sup>4</sup>, 9<sup>5</sup>).

und wenden sich teils nach der A. und V. tibialis posterior (9<sup>2</sup>), mit denen sie zur Kniekehle und von da im Schenkelkanal zu den Lgl. inguinales profundae aufsteigen, teils gehen sie oberflächlicher mit der V. recurrens tibiae und der V. saphena oder in ihrer Nähe (9<sup>4</sup> u. 7) und des weiteren über die mediale Seite des Knies in die Höhe zum Schenkelkanal und damit zu den Lgl. inguinales profundae; sie können aber auch am distalen Ende des Unterschenkels über die hintere Seite des distalen Endes der Tibia oder oberflächlich nach der lateralen Seite hindurchtreten (9<sup>3</sup>) und sich zu den folgenden Lymphgefäßen gesellen. Eine letzte Gruppe von Lymphgefäßen endlich kommt an der lateralen Hälfte der Streckseite des Gelenkes und unter dem kaudalen Rand des lateralen Seitenbandes zum Vorschein und steigt mit der V. recurrens tarsea oder in ihrer Nähe in die Höhe zu den Lgl. popliteae (9<sup>5</sup>).

Zu den Lgl. inguinales superficiales ziehende Lymphgefäße wurden in den sechs untersuchten Fällen nicht beobachtet.

d) **Zehengelenke.** Die Lymphgefäße des hinteren Fesselgelenkes, des hinteren Krongelenkes (Abb. 22, 2', 3, 3', 3'') und des hinteren Hufgelenkes (Abb. 21, 1') ziehen zu den Lgl. inguinales profundae und den Lgl. popliteae. Sie treten im wesentlichen an der lateralen und medialen Seite des Gelenkes, zum kleineren Teile an den angrenzenden Abschnitten der vorderen (dorsalen) und plantaren Seite hervor und verhalten sich bis zum distalen Ende des Metatarsus im allgemeinen wie die der vorderen Zehengelenke (s. S. 40). Vom distalen Ende des Metatarsus aus wenden sie sich auf der medialen Seite zum Teil nach dem medialen Abschnitt der Beugeseite des Tarsus (6) und zum Teil nach dem medialen Abschnitt der Streckseite desselben und von beiden Stellen aus zur medialen Seite des Knies, indem sie von der Streckseite des Tarsus aus mit der V. recurrens tibiae oder in ihrer Nähe (7) und von der Beugeseite des Tarsalgelenkes aus mit der V. saphena oder in ihrer Nähe (6) in die Höhe steigen; von der medialen Seite des Knies wenden sie sich nach dem Schenkelkanal und damit zu den Lgl. inguinales profundae (b). Von den von der Streckseite des Tarsus aus die V. recurrens tibiae begleitenden Lymphgefäßen wendet sich eines (8) in der Regel jedoch auch direkt nach den Lgl. popliteae (a). Überdies treten am distalen Viertel des Metatarsus von den an der medialen Seite des Metatarsus gelegenen Lymphgefäßen meist eines,

bisweilen zwei zwischen den beiden Endschenkeln des *M. interosseus medius*, dann zwischen dem lateralen Endschenkel desselben und dem *Mt. 3* hindurch an die *A. metatarsa dorsalis lateralis* und begleiten in der Rinne zwischen *Mt. 3* und *Mt. 4* diese und des weiteren die *A. tibialis anterior*, *poplitea* und *femoralis* bis zu den *Lgl. inguinales profundae*, oder es tritt ein solches Gefäß zwischen *M. interosseus* und tiefer Beugesehne hindurch und gesellt sich zu den Lymphgefäßen, die den lateralen Rand der Beugesehnen begleiten. Auf der lateralen Seite ziehen die Lymphgefäße vom distalen Ende des Metatarsus am lateralen Rand der Beugesehnen in die Höhe, wobei ein Teil von ihnen schon am distalen Viertel des Metatarsus zwischen *M. interosseus medius* und tiefer Beugesehne hindurch (4) oder auch über die oberflächliche Beugesehne hinweg (4') zu den Lymphgefäßen an der medialen Seite (s. oben) tritt; von den übrigen Lymphgefäßen der lateralen Seite wendet sich nahe dem Tarsus ein Teil unter der oberflächlichen Beugesehne (also zwischen oberflächlicher und tiefer Beugesehne) hindurch an den medialen Teil der Streckseite des Tarsus (4'') und damit zu den entsprechenden Lymphgefäßen von der medialen Seite (s. oben) und mit ihnen zu den *Lgl. inguinales profundae* und *popliteae*, während ein anderer Teil dieser Lymphgefäße über den lateralen Teil der Streckfläche des Tarsus in die Höhe steigt, am Unterschenkel mit der *V. recurrens tarsea* oder in ihrer Nähe verläuft und in die *Lgl. popliteae* einmündet, ein dritter Teil endlich (meist ein Gefäß) an die *A. tibialis anterior* sich wendet und mit ihr zur *A. poplitea*, dem Schenkelkanal und den *Lgl. inguinales profundae* aufsteigt. Dieses Lymphgefäß liegt in der Regel am lateralen Griffelbein oder an der *A. metatarsa dorsalis lateralis* und stammt sehr oft von den Lymphgefäßen an der medialen Seite (s. oben).

Es füllen sich jedoch durchaus nicht bei jeder Injektion alle die erwähnten Gruppen von Lymphgefäßen, insbesondere konnte das die *A. tibialis anterior* begleitende Lymphgefäß nicht immer nachgewiesen werden. Zu den *Lgl. inguinales superficiales* zogen in den untersuchten Fällen keine Lymphgefäße.

Von den Lymphgefäßen der Gelenke der Beckengliedmaße des Hundes weichen die im vorstehenden geschilderten Lymphgefäße der Gelenke der Beckengliedmaße des Pferdes vor allem in dem einen Punkte ganz wesentlich ab, daß die Lymphgefäße der Zehengelenke des Hundes ausnahmslos in die *Lgl. popliteae*, beim Pferde hingegen nur zum Teil in diese, zum anderen Teile aber in die *Lgl. inguinales profundae* einmünden; beim Rinde sucht in der Regel nur eines aller Zehengelenkslymphgefäße die *Lgl. inguinales prof.*

auf. Ein Irrtum ist ausgeschlossen, da die Lymphgefäße dieser Gelenke beim Pferde sechsmal, beim Hunde zwölfmal und beim Rinde sechsmal und stets mit dem gleichen Erfolge injiziert wurden.

#### Tafelerklärungen.

Abb. 1. Lymphgefäße des Hufes und der Gelenke der Schultergliedmaße des Pferdes. *a* Lymphgefäße des Hufes und Hufgelenkes, *b*, *b*<sup>1</sup> Lymphgefäße des Krongelenkes, *c*, *c*<sup>1</sup> Lymphgefäße des Fesselgelenkes, *d*, *d*<sup>1</sup>, *d*<sup>2</sup> Lymphgefäße, die von der lateralen nach der medialen Seite treten, *e*, *e*<sup>1</sup>, *f*, *g* Lymphgefäße, *h*, *h*<sup>1</sup>, *h*<sup>2</sup>, *h*<sup>3</sup> Lymphgefäße des Karpalgelenkes, *i*, *i*<sup>1</sup>, *i*<sup>2</sup>, *i*<sup>3</sup> Lymphgefäße des Ellbogengelenkes, 1 Lgl. axillares, 2 Lgl. cubitales.

Abb. 2. Lymphgefäße des Hufes und der Gelenke der Beckengliedmaße des Pferdes. 1 Lymphgefäße des Hufes und des Hufgelenkes, 2, 2<sup>1</sup> Lymphgefäße des Krongelenkes, 3, 3<sup>1</sup>, 3<sup>2</sup> Lymphgefäße des Fesselgelenkes, 4, 4<sup>1</sup>, 4<sup>2</sup> Lymphgefäße, die von der lateralen nach der medialen Seite hindurchtreten, 6 Lymphgefäß, das in der Nähe der V. saphena magna und 7 Lymphgefäß, das mit der V. recurrens tibiae verläuft, 8 Lymphgefäß, das in die Lgl. popliteae mündet, 9, 9<sup>1</sup>, 9<sup>2</sup>, 9<sup>3</sup>, 9<sup>4</sup> Lymphgefäße des Tarsalgelenkes, 10, 10<sup>1</sup>, 10<sup>2</sup> Lymphgefäße des Kniegelenkes, 11 von der lateralen Seite in den Schenkelkanal tretende Lymphgefäße.

*a* Lgl. popliteae, *b* Lgl. inguinales profundae, *c* Lgl. iliacae mediales, *d* Lgl. hypogastricae, *e* Lgl. obturatoria, *f* Lgl. iliacae laterales.

#### Bücherbesprechungen.

Doncaster, L., An Introduction to the Study of Cytology. Cambridge, University Press. 1920. Preis gebunden 21 Sh.

Mehrjährige, wiederholt umgearbeitete Vorlesungen bildeten die Grundlage für das Buch des Zoologen DONCASTER, das sich namentlich an Studierende wendet, die sich früher noch nicht mit Zellenlehre befaßt haben. Es soll nicht eigentlich ein Lehrbuch sein, sondern die Aufmerksamkeit des Studierenden und seine Teilnahme für die Zellenlehre erwecken durch Hinweis auf die Beziehungen zwischen ihr und den großen Grundproblemen der Biologie. DONCASTER will eine Übersicht über die wichtigsten Tatsachen der tierischen Zellenlehre geben, ist sich aber sehr wohl bewußt, daß seine Darstellung eine ganz persönliche ist mit Berücksichtigung derjenigen Fragen, die ihm besonders naheliegen, nämlich der Vererbung und der Geschlechtsbestimmung. Wenn aber seine Darstellung in dieser Beziehung einseitig ist, so geht sie damit der modernen Forschungsrichtung parallel. Reifung der Geschlechtszellen und Spermatogenese, Befruchtung und Furchung sowie Parthenogenese finden ausführliche Berücksichtigung. Daneben bemüht sich der Verfasser auch darauf hinzuweisen, daß viele andere Fragen der Zellenlehre, die an Bedeutung denen völlig gleichwertig sind, welche augenblicklich im Mittelpunkt der Forschung stehen, noch weiterer Untersuchung bedürfen. Eine vollständige Schilderung der Tatsachen der Zellenlehre kann bei diesem Ziel nicht beabsichtigt sein. Es handelt sich nur darum, die geeignetsten Beispiele für die zur Erörterung stehenden Fragen auszuwählen. Es liegt in der Natur der Dinge, daß die Darstellung an manchen Stellen eine sehr

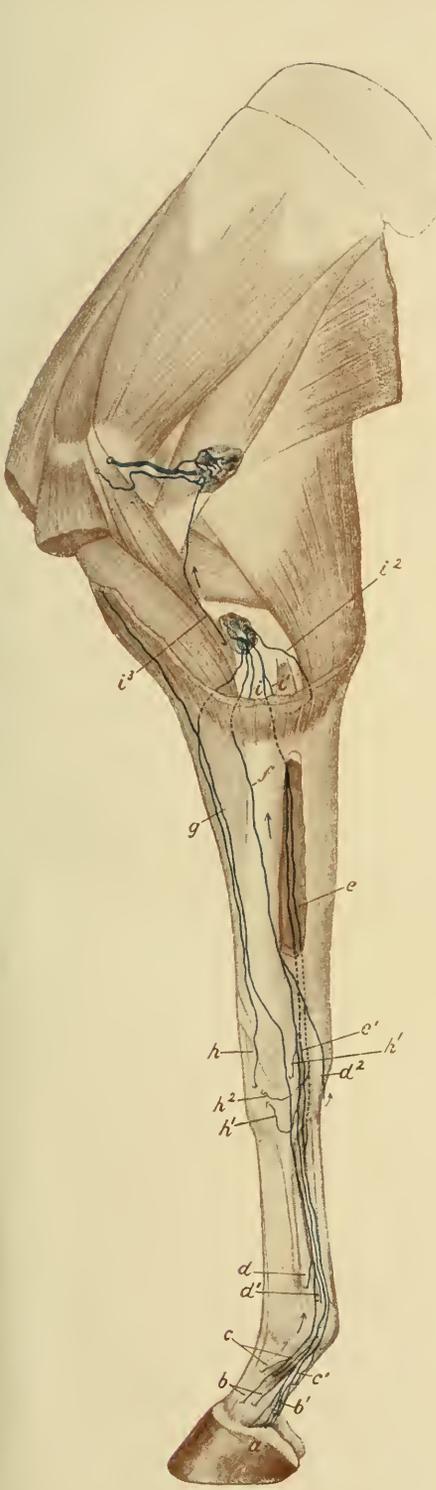


Fig. 1

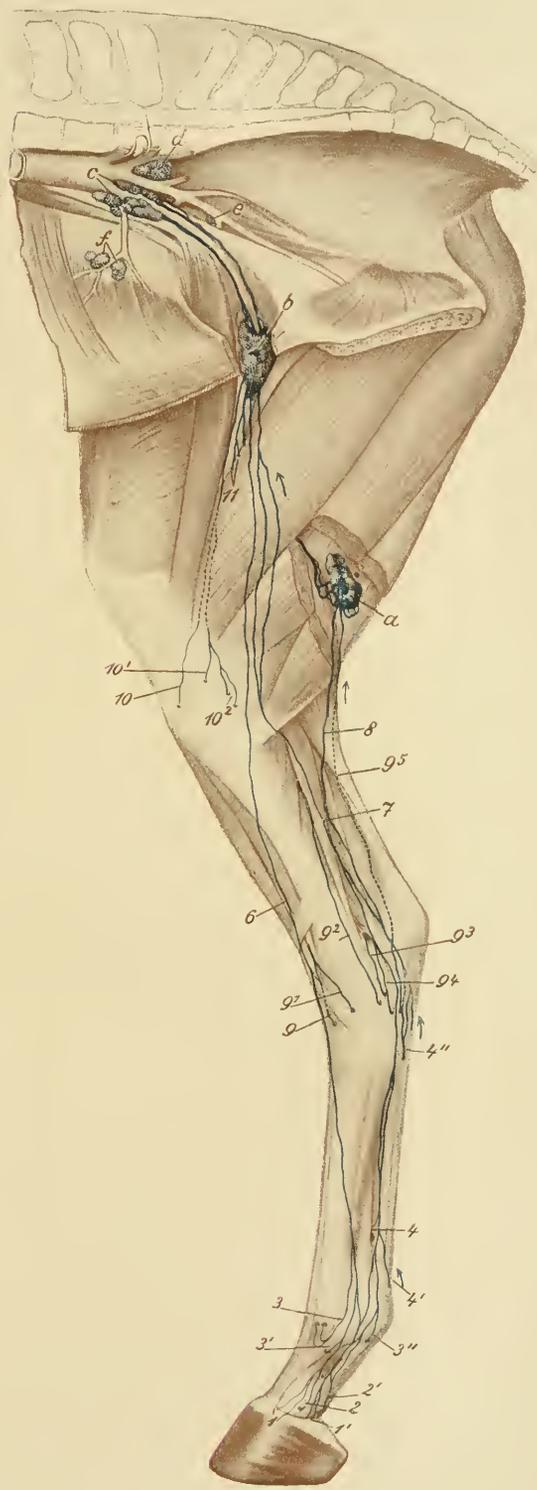


Fig. 2



konzentrierte ist. Um dem Studierenden die Möglichkeit zu geben, sich selbst weiterzubilden, ist ein Literaturverzeichnis beigegeben, das die neuesten Arbeiten, auch viele, die während des Krieges erschienen sind, berücksichtigt. Zur Erläuterung des Gesagten werden hauptsächlich Originalabbildungen aus der Fachliteratur benutzt und nur einzelne Schemata beigegeben. Die Abbildungen sind zum größten Teil sehr klar und anschaulich, wie die Darstellung kurz und eindringlich.

**Fehlinger, H.**, Zwiegestalt der Geschlechter beim Menschen. Leipzig und Würzburg, Verlag von KURT KABITZSCH. 1919. Preis geheftet M. 4,—.

Das Heftchen behandelt in einer Form, die auch dem gebildeten Laien verständlich ist, die körperlichen und geistigen Unterschiede von Mann und Weib. In weitem Umfange ist auf die wissenschaftliche Literatur Bezug genommen. Die Darstellung ist fesselnd und anregend. Manche Ausführungen, wie z. B. über den Einfluß der Domestikation auf die Steigerung der sekundären Geschlechtsmerkmale beim Weibe, über die Züchtung von Frauen mit herabgesetzten Geschlechtsmerkmalen durch die Kulturverhältnisse der jüngsten Zeit, werden auch vielen Biologen Neues bringen.

**Lecher, E.**, Lehrbuch der Physik für Mediziner, Biologen und Psychologen. 3. verb. Aufl. Verlag B.G. Teubner, Leipzig und Berlin. 1919. Geh. 10 M. geb. 12 M. u. Teuerungszuschlag des Verlags und der Buchhandlungen.

Innerhalb 2 Kriegsjahren ist der zweiten Auflage dieses Buches, die hier in Band 50 Nr. 18/20 besprochen wurde, bereits die dritte gefolgt. Es ist dies wohl der beste Beweis dafür, daß die knappe, klare, durch zahlreiche anschauliche Abbildungen erläuterte Darstellung großen Beifall gefunden hat. Auf die Bedürfnisse des Mediziners ist vielfache Rücksicht genommen. Hier sei nur auf die Erörterung einiger Gegenstände hingewiesen, die die besondere Aufmerksamkeit des Biologen erregen werden: Muskel- und Gelenkwirkung, Knochenstruktur, Blutkreislauf, Atmung, Stimmbildung, Thermometer, Thermostaten, Mikroskope, Ultramikroskop, physiologische Wirkung von Strahlen, elektrische Bäder u. v. a. Auch im Laboratorium des biologischen Forschers dürfte das handliche Buch zur raschen Orientierung, namentlich auch über neuere Forschungsergebnisse und Erfindungen wertvolle Dienste leisten.

**Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen**, herausgegeben von FR. KOPSCHE. Elfte vermehrte und verbesserte Auflage. Abt. 3: Muskeln, Gefäße. Leipzig, Georg Thieme. 1919. Preis 20,— M. + 40% Teuerungszuschlag.

Zu gelegener Zeit ist trotz der Ungunst der Verhältnisse die dritte Abteilung der zweiten gefolgt. Auch sie zeigt, daß der Herr Herausgeber ständig bemüht ist, das Werk auf der Höhe der Wissenschaft zu erhalten, zu verbessern und zu bereichern, ohne den Umfang wesentlich zu vermehren. Vom Verlage wird er darin verständnisvoll unterstützt. Die Zahl der Abbildungen ist etwas verringert durch die Ausscheidung einer großen Zahl älterer, unvollkommener, die nur zum Teil durch neue, bessere ersetzt wurden. Der Umfang des Textes wurde durch Umarbeitung und Einschaltungen etwas erweitert. Färbung und Klarheit der Abbildungen lassen leider die Nach-

wirkungen des Krieges erkennen. Der Preis des Buches ist für das Gebotene unter den heutigen Verhältnissen sehr niedrig.

**Schmaltz, Reinhold**, Anatomie des Pferdes. Berlin, Richard Schoetz. 1919. Preis gebunden 29 M.

Die von SCHMALTZ gegebene Darstellung der Anatomie des Pferdes ist das Ergebnis vieljähriger Lehrerfahrung. In knapper, klarer Darstellung wird ein außerordentlich umfangreiches Material vorgeführt. Das Buch ist für den Studierenden bestimmt und soll ihm als Leitfaden bei den Vorlesungen dienen, keinesfalls diese ersetzen. Daraus erklären sich auch seine Besonderheiten, das Fehlen von Literaturangaben, die Beigabe nur ganz einzelner, teilweise wenig wirkungsvoller Abbildungen, die nur als Ergänzung zu dem in den Vorlesungen vorgeführten Anschauungsmaterial dienen sollen. Die Beschreibung der Morphologie des Pferdes ist von zahlreichen Bemerkungen über Physiologie und auch Pathologie durchsetzt. An die systematische Darstellung schließen sich topographisch-anatomische Schilderungen an. Die Anordnung des Stoffes weicht erheblich von dem in der systematischen Anatomie des Menschen Üblichen ab und setzt bereits eine allgemeine Kenntnis der Anatomie voraus. Der erste Hauptteil des Buches behandelt den Bewegungsapparat. Hier wird das gesamte Skelet und die Muskeln mit Ausnahme des Kopfes beschrieben. An die Darstellung der Muskeln schließt sich die Beschreibung der zu ihnen gehörigen Gefäße und Nerven und endlich folgt noch die Schilderung des Hufes. Der zweite Hauptteil handelt vom Kopf und bespricht in besonderen Abschnitten den Schädel mit Einschluß des Gebisses, die Muskeln, die Mundhöhle mit Speicheldrüsen, Kehlkopf, Rachen, Speiseröhre, die Gehirnnerven und die Gefäße des Kopfes. Erst der dritte Hauptteil bringt dann die allgemeinen Angaben über die Eingeweide und die spezielle Beschreibung der Brustorgane, Bauchorgane und des Urogenitalapparates. Im vierten Hauptabschnitt folgt die allgemeine Übersicht über das Gefäßsystem und Nervensystem nebst der speziellen Darstellung des Herzens, Rückenmarks und Gehirns, der Sinnesorgane und der Haut. Ganz besondere Sorgfalt ist darauf verwandt, um durch genaue Seitenhinweise den Zusammenhang zwischen einzelnen Angaben, die bereits vorher gemacht sind oder erst viel später noch folgen, herzustellen. An verschiedenen Stellen wird auch auf die menschliche Anatomie Bezug genommen. H. v. E.

---

**INHALT. Aufsätze.** Hugo Fuchs, Über die Verknöcherung des Innen-skeletts am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. (Fortsetzung). S. 1—36. — Hermann Baum, Die Lymphgefäße der Gelenke der Schulter- und Beckengliedmaße des Pferdes. Mit einer Tafel. S. 37—46. — **Bücherbesprechungen.** DONCASTER, L., S. 46—47. — FEHLINGER, H., S. 47. — LECHER, E., S. 47. — RAUBERS Lehrbuch der Anatomie des Menschen, S. 47—48. — SCHMALTZ, REINHOLD, S. 48.

---

Abgeschlossen am 19. April 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.

---

53. Bd.

✻ 31. Mai 1920. ✻

No. 3.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie, mit besonderer Anwendung auf Vererbungsfragen und den Bau der Plazenta.

Von Prof. Dr. OTTO GROSSER, Prag.

Eine Errungenschaft unseres Jahrhunderts ist die Ausbildung der Lehre von der Artspezifität des Eiweißes. Sie besagt, daß die Eiweißkörper des Blutes wie der einzelnen Organe sich von Klasse zu Klasse, von Ordnung zu Ordnung, ja schließlich von Art zu Art, freilich in stets abnehmendem Maße, unterscheiden, so daß z. B. Blutserum oder Muskeleiweiß der einzelnen Tierarten bei bestimmten Fällungsreaktionen verschiedene Resultate geben und sich danach auseinanderhalten und bestimmen lassen. Allerdings sind diese Unterscheidungsmethoden keine chemischen im landläufigen Sinn, sondern sog. biologische Methoden, die von der Immunitätsforschung ausgearbeitet wurden, doch liegt hierin kein prinzipieller Gegensatz.

Die Spezifität der Eiweißkörper darf man sich trotz der Besonderheiten ihres Nachweises wohl als eine Eigentümlichkeit des Baues im streng chemischen Sinn vorstellen: die einzelnen Körper sind in ihrer Molekülstruktur verschieden. Bei der unübersehbaren Fülle von kettenartigen Atomverbindungen innerhalb des Eiweißmoleküls

ist ja Gelegenheit genug für die Bildung von verwandten Körpern gegeben. So weist ABDERHALDEN darauf hin, daß bei einer Zusammensetzung des Moleküls aus nur 20 Bausteinen die Zahl der isomeren Verbindungen, die sich nur durch die Reihenfolge der Bausteine unterscheiden, bereits rund  $2^{1/2}$  Trillionen beträgt. Dazu kommen noch die Isomerien innerhalb der Bausteine selbst.

Dieser Erkenntnis des artspezifischen Baues der Eiweißkörper verdanken wir auch einen neuen Einblick, ja eigentlich erst ein wirkliches Verständnis für den Vorgang der Verdauung. Während man vorher meinte, die Hauptaufgabe der Verdauung sei, die Nahrungsmittel in den gelösten Zustand überzuführen, wissen wir heute, daß ihr daneben oder vor allem die Bestimmung zufällt, die Eiweißkörper, welche neben den Salzen den einzigen unvertretbaren<sup>1)</sup> Bestandteil der Nahrung darstellen, so weit abzubauen, daß aus den Bausteinen das artspezifische Eiweiß wieder aufgebaut werden kann. Da nun zumeist die Nahrung ziemlich mannigfaltig zusammengesetzt und das zur Verfügung gestellte Eiweiß keineswegs artgleich oder auch nur artähnlich ist, ja bei Pflanzenkost ein sehr abweichendes Ausgangsmaterial darstellt, so ist es begreiflich, daß die Aufspaltung und der Abbau der Eiweißkörper im Darm sehr weit geht. Artfremdes Eiweiß, das unzerlegt auf die Organe und Säfte des Körpers einwirken kann, wirkt als Gift und erzeugt Schutz- und Abwehrstoffe. Sehr scharf kommt diese Giftwirkung in der Erscheinung der Anaphylaxie zum Ausdruck, noch schärfer in der Wirkung der Schlangengifte, die zumeist, wenn auch nicht ausnahmslos, Eiweißkörper, sog. Toxalbumine, sind, aber nur auf parenteralem Wege wirksam werden, während sie im Magen und Darm zerlegt und daher unschädlich werden.

Der morphologische Ausdruck dieses Schutzes des Organismus gegen artfremdes Eiweiß ist unstreitig das Epithel. Das wesentlichste Merkmal des Epithels ist der dichte Zusammenschluß lebender parallel orientierter Zellen, die nur verschwindend kleine Anteile der zu deckenden Fläche den Kittlinien überlassen. Für das Verständnis der Wirksamkeit der lebenden Zelle reichen die rein physikalischen einfachen Gesetze wie die der Diffusion und Osmose nicht aus, und Stoffe wie die Eiweißkörper können nicht unverändert durch eine lebende Zelle hindurch-

---

1) Wir sehen dabei von der Möglichkeit ab, die Eiweißkörper durch ihre Bausteine zu ersetzen.

gehen. Wo aber das Epithel fehlt oder auch nur geschädigt ist, kann es zur Resorption von fremdem Eiweiß kommen. Diese Schutzwirkung kommt allerdings in erster Linie und in ausgedehntestem Maße dem Darmepithel zu; doch hat sie wohl auch für die Epidermis Geltung. Inwieweit andere Schleimhautepithelien wirksam sind, scheint noch wenig erforscht zu sein.

Dem Begriff der Artspezifität stellen physiologische Chemie und Immunitätsforschung den der Organspezifität der Eiweißkörper an die Seite. Während nun der erstere in der Morphologie bisher wohl nur sehr wenig beachtet worden ist, verwendet die moderne Entwicklungslehre eine Vorstellung, die mit der Annahme einer Organspezifität eine gewisse Verwandtschaft hat, ohne ihr an Klarheit gleichzukommen. Es ist das die Lehre von den „organbildenden Substanzen“. Zuerst von dem Botaniker SACHS, dann in die Zoologie von amerikanischen Forschern eingeführt, ist die Bezeichnung von deutschen Morphologen wieder übernommen worden. Dabei handelt es sich um Stoffe, die im Protoplasma des reifen Eies vorkommen, bei der Furchung nicht gleichmäßig aufgeteilt, sondern nur an bestimmte Tochterzellen abgegeben werden und die Abkömmlinge dieser Zellen schließlich zur Ausbildung bestimmter Organe oder Organanlagen befähigen, wie zur Bildung des Mesoderms, der Muskulatur, des apikalen Sinnesorgans der Trochophoralarve u. a. Operative Entfernung der Teile des Eies, welche die organbildenden Substanzen enthalten, erzeugt Mißbildungen, denen die betreffenden Organe fehlen.

Es fragt sich nun, ob auch diese Substanzen als rein chemische Einheiten aufzufassen sind, als Stoffe, für welche nur die Molekularstruktur charakteristisch ist. Der Name läßt wohl keine andere Auffassung zu, und tatsächlich scheint den Autoren etwas Derartiges vorzuschweben, wenn dies auch nicht ausdrücklich gesagt wird. Und doch ist diese Auffassung unhaltbar, die Bezeichnung daher irreführend. Alle Autoren führen an, daß die Substanzen im Ei bestimmt lokalisiert sind: schon hierin drückt sich aus, daß nicht nur das Vorhandensein der Stoffe, sondern auch ihre Einordnung in den Aufbau des Protoplasmas von Bedeutung ist. Alles Lebendige ist dadurch von dem Leblosen verschieden, daß es eine über den Begriff des chemischen Moleküls hinausgehende Struktur hat; die „lebendige Struktur“ verknüpft die Moleküle in ähnlicher Weise zu höheren Einheiten wie die chemische Struktur die Atome zu Molekülen. Das Wort Substanz zielt aber bloß auf den molekularen, also chemischen

Aufbau<sup>1)</sup>. Allerdings soll nicht geleugnet werden, daß an entsprechender Stelle im Ei ein zugleich artspezifischer und z. B. für Muskelanlagen charakteristischer, organspezifischer Eiweißkörper im chemischen Sinne vorkommen dürfte; aber ebenso charakteristisch wie die chemische, vom Leben unabhängige Struktur ist sicherlich die uns heute noch unzugängliche lebendige Struktur der betreffenden Stelle. Durch die Außerachtlassung dieses Umstandes weckt die Bezeichnung solcher Organanlagen als organbildende Substanzen Vorstellungen, die an *Generatio aequivoca*, die Entstehung von Lebendigem aus Unbelebtem, erinnern — und eine solche ist auf einem so differenzierten Gebiete wohl sicher ausgeschlossen.

Richtiger hat His schon im Jahre 1874 das Verhalten gekennzeichnet, als er von organbildenden Keimbezirken sprach, eine Ausdrucksweise, die heute wohl allgemein angenommen zu werden verdient.

Die Lehre von der Spezifität der Eiweißkörper geht aber noch über den Begriff des Arteiweißes hinaus bis zu dem des Individual-eiweißes, wobei Zwischenstufen im Sinne von Rassen- und Familien-eigentümlichkeiten vorkommen mögen. Hier versagen zum Nachteile wohl alle direkten Methoden, die mit chemischen noch einige Ähnlichkeiten haben, wie die Präzipitinmethode; wir können aber unsere Schlüsse mit größter Wahrscheinlichkeit aus den Transplantations- und Parabioseversuchen ziehen. Nur die Autotransplantation oder Autoplastik von einer Körperstelle auf eine andere desselben Individuums führt zu wirklichem Erhaltenbleiben des Transplantates; bei der Homöotransplantation innerhalb derselben Spezies bildet das Transplantat schließlich auch im besten Fall nur die Gußform, in welche das Regenerat des Wirtes einwächst. Denn wenn auch das Transplantat eine Zeitlang am Leben bleibt und selbst hormonale Wirkungen entfaltet wie bei den Keimdrüsenverpflanzungen, schließlich wird es doch durch Gewebe des Wirtes ersetzt<sup>2)</sup>.

1) Deshalb ist auch die Redewendung „lebendige Substanz“ zu vermeiden, da sie Begriffe zweier verschiedener Strukturbereiche der Materie, des lebendigen und des chemischen, zusammenstellt.

2) Vom Standpunkt der Eiweißkörper-Eigenart ist Verpflanzung unter Geschwistern ein besonders günstiger Fall, aussichtsreicher als der zwischen Mutter und Kind; der günstigste wäre der Austausch zwischen eineiigen Zwillingen. Für einen möglichst günstigen Ausfall der Verpflanzung kämen dann noch in Betracht Gleichgeschlechtlichkeit von Spender und Empfänger, mit Rücksicht auf die Lehre vom Geschlechtschromosom, und Seitengleich-

Heterotransplantate von anderen Tierspezies mißlingen überhaupt, wenigstens soweit Lebendigbleiben des Gewebes gefordert wird, ja sie können toxisch wirken, wie z. B. die Transfusion artfremden Blutes.

Dieses unvollkommene Gedeihen und schließliche Schwinden des Homöotransplantates ist zweifellos auf strukturelle Differenzen zurückzuführen; es könnte sich nur darum handeln, zu entscheiden, ob diese Differenzen molekularer oder supramolekularer Art, ob sie in der chemischen oder in der lebendigen Struktur gelegen sind. Die Analogie mit der Artspezifität des Eiweißes spricht für das erstere. Auch Individualverschiedenheiten liegen bei der Komplexität des Eiweißmoleküls noch ganz gut in dem Rahmen des Vorstellbaren.

Dieser Vorstellungskreis dürfte sich mit Vorteil in die Vererbungslehre einführen lassen. Auch wenn man die Entwicklung vom Standpunkte epigenetischer Anschauungen als ein Fortschreiten vom Einfacheren zum Komplizierteren auffaßt, müssen die Keimzellen hinsichtlich jeder einzelnen vererbaren Eigenschaft von Anfang an irgendwie materiell voneinander verschieden sein, sonst könnte nicht aus einer Keimzelle immer nur eine ganz bestimmte Spezies, Varietät, Rasse, Familie hervorgehen; sonst könnten nicht unscheinbarste Einzelheiten (namentlich beim Menschen erkennbar) auch vom Vater her vererbt werden. Aber der Unterschied zwischen den Keimzellen zweier etwa durch die Behaarung verschiedener Rassen kann anfangs in einer ganz kleinen, unscheinbaren Differenz des Baues bestehen, einer Differenz, die erst im Laufe der Entwicklung, und da vielleicht verhältnismäßig spät, zur Wirkung kommt. Wenn wir uns nun auf den Standpunkt artspezifischer und individueller Verschiedenheiten der Eiweißkörper stellen, so mag es möglich erscheinen, Verschiedenheiten der Erbanlagen wenigstens zum Teil auf molekulare statt auf supramolekulare Strukturen der Eizelle zurückzuführen. Eine solche Hypothese hätte den Vorteil, die unvorstellbar zu werden drohende Masse der Anlagen etwas zu vereinfachen, was besonders mit Rück-

heit vom Mutterboden und Nährboden (in bezug auf die Symmetrieebene) nach der von Graf SPEE vertretenen Ansicht, daß bei der ersten Teilung der Eizelle das Material für rechte und linke Körperhälfte auf symmetrische, nicht kongruente Tochterzellen aufgeteilt werde. Eine Stütze dieser letzteren Vorstellung liefern vielleicht die Halbseitenzwitter, wie zuletzt POLL einen vom Gimpel beschrieben hat. Ob die genannten Momente tatsächlich auf den Ausfall einer Transplantation von Einfluß sind, läßt sich noch nicht ganz sicher entscheiden, wenn auch manches dafür spricht; vgl. K. ASCHER, Zur Keratoplastikfrage. GRAEFES Archiv f. Ophthalmologie Bd. 99, 1919.

sieht auf die Unterbringung sämtlicher väterlicher Erbanlagen im Spermium sehr wünschenswert erscheint. Wie sich dann solche Verschiedenheiten epigenetisch auswirken sollen, das steht allerdings vorläufig außerhalb des Bereiches des genauer Vorstellbaren<sup>1)</sup>.

Auf den ersten Blick mag es nun scheinen, als ob unsere Darlegungen sich selbst widersprüchen. Wir haben den Begriff der „organbildenden Substanzen“ als bloßer organspezifischer Eiweißkörper abgelehnt und andererseits art- und individualspezifische Eiweißkörper als Erbanlagen eingeführt; und doch wären auch die organbildenden Substanzen nichts anderes als Anlagen der betreffenden Organe. Doch ist dieser Widerspruch nur ein scheinbarer. Denn zunächst haben wir zugegeben, daß auch die „organbildenden Substanzen“ oder besser „Keimbezirke“ charakteristische Eiweißkörper enthalten, die sowohl art- als organspezifisch sein müssen. Aber für diese Keimbezirke ist ihre lebendige Struktur ebenso wichtig wie ihre chemische, was im Namen „Substanz“ nicht zum Ausdruck kommt. Nur dagegen haben wir uns gewendet. Und auch die Wirksamkeit spezifischer Eiweißkörper als Erbanlagen beruht nach unserer Vorstellung in gleicher Weise nicht nur auf ihrer chemischen Besonderheit, sondern auf ihrer Einfügung in die lebendige Struktur. Man darf auch nach unserer Auffassung nicht sagen, daß ein bestimmtes spezifisches Eiweißmolekül der Keimzelle oder gar die charakteristische Atomgruppe desselben die „Anlage“ des merkmaltragenden Körperteiles sei, denn nach der Theorie der Epigenesis nimmt das betreffende Molekül, durch Assimilation vervielfacht, an einer ganzen Reihe von Entwicklungsprozessen und Anlagenbildungen teil, und ein bestimmter Körperabschnitt andererseits entwickelt sich nicht aus dem einen Molekül allein, sondern auch aus einer großen Zahl anderer, mit ihm in Wechselbeziehung stehender. Nur ein bestimmtes Merkmal, eine Einzelheit an einem Organ des Körpers mag schließlich durch die charakteristische Atomgruppe bedingt werden; unsere Anlagen sind somit nicht Organanlagen, sondern Merkmalsanlagen, nicht Anlagen ganzer großer Komplexe wie das Mesoderm, sondern letzter, die spezifische Differenzierung abschließender Eigenschaften der Körperteile. Es mag praktisch schwierig sein, die Grenze zwischen Organanlagen und Merk-

1) Diese Ausführungen, von denen man vielleicht sagen kann, daß sie gewissermaßen in der Luft liegen, kommen, wie ich nachträglich sehe, denen von E. B. WILSON (Studies on chromosomes VIII, im Journ. exp. Zool. Vol. 13, 1912, S.423 ff.) sehr nahe.

malsanlagen zu ziehen, weil häufig die Merkmale durch das Auftreten oder Fehlen von Organen geringerer Organisationshöhe wie der Haare gebildet werden, aber der spezifische Bau der Eiweißkörper soll ja nicht alle Anlagen liefern, sondern nur für gewisse Fälle mit herangezogen werden können, so etwa bei der Vererbung des Pigments, bei welcher die Abhängigkeit von der chemischen Konstitution der Erbmasse vielleicht am leichtesten begreiflich erscheint.

Wir haben das Epithel als Schutzwehr des Organismus gegen die Invasion des artfremden Eiweißes kennen gelernt. Es gibt nun einen Fall, in dem das Epithel auch als Schutzwall des Individual-eiweißes auftritt, und zwar in der Plazenta, oder, wenn wir nicht nur den Menschen, sondern die Säuger im allgemeinen und auch die nonmammalen Plazentalier heranziehen wollen, überall dort, wo der Embryo Nahrung resorbiert, also auch im Bereich des paraplastaren Stoffwechsels.

Es ist ja schon lange bekannt, daß keine direkte Verbindung der Kreisläufe von Mutter und Frucht besteht, und doch sind es keine hundert Jahre her, daß KARL ERNST VON BAER in einer eigenen Untersuchung diesen Mangel von Verbindungen ausdrücklich bekräftigen zu müssen glaubte. Blutmischung würde natürlich die Übertragung der Eigenschaften ganz wesentlich zugunsten der Mutter verschieben und andererseits, als Nebenwirkung der Schwangerschaft, die Mutter selbst mit vom Vater stammenden Elementen ganz durchsetzen. Aber die Trennungswand der Kreisläufe wird auch nicht auf die Ausbildung einer bloßen leblosen, wenn auch organischen, tierischen Membran als Grundlage rein physikalischer Vorgänge der Diffusion und Osmose beschränkt, weil damit die Individualität des Embryo nicht genügend geschützt wäre.

Die Phylogenese der Plazenta stellt sich von dem hier in Frage kommenden Gesichtspunkt aus in Kürze folgendermaßen<sup>1)</sup> dar: Zunächst stehen sich Uterusschleimhaut und Chorion intakt gegenüber und die Nährstoffe haben, aus dem mütterlichen Blute kommend, Gefäßendothel, Bindegewebe, Epithel der mütterlichen Schleimhaut, dann Epithel, Bindegewebe, Gefäßendothel des Chorions zu passieren.

1) Vergleiche O. GROSSER, *Vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Plazenta mit besonderer Berücksichtigung des Menschen*, Wien und Leipzig, 1909, und: *Die Wege der fetalen Ernährung innerhalb der Säugetiere*, in *Sammlung anatomischer und physiologischer Vorträge und Aufsätze*, herausgegeben von GAUFF und NAGEL, Heft 3, 1909.

Die mütterlichen Scheidewände werden nun schrittweise abgebaut — wobei der Prozeß auf jeder einzelnen Stufe Halt machen kann — und fallen schließlich weg, die fetalen Scheidewände aber bleiben sämtlich erhalten. So wird das Chorionepithel zuletzt unmittelbar vom mütterlichen Blut bespült und es resorbiert die Nährstoffe aus diesem; immer aber bildet es als Zottenepithel einen Überzug der fetalen Plazenta, und die älteren Angaben, welche das Zottenepithel aus anderen Quellen als dem Chorionepithel ableiten wollten, haben sich als irrig erwiesen.

Erst unter dem Gesichtspunkt des Individualeiweißes wird dieses unbedingte Festhalten am lebenden Chorionepithel als Begrenzung der fetalen Plazenta nach außen verständlich, und wir müssen feststellen, daß die hämochoriale Plazenta unserer Nomenklatur mit Wegfall aller mütterlichen Gewebsschichten die höchste denkbare Stufe der Organisation bereits erreicht hat; eine weitere Rückbildung der Scheidewände zwischen den Kreisläufen und weitere Vereinfachung des Überganges der Nährstoffe erscheint ausgeschlossen. Wir können nun auch verstehen, daß von den verschiedensten Seiten am Zottenepithel Erscheinungen beschrieben sind, welche es dem resorbierenden Darmepithel nahebringen, wie Bürstenbesatz, die Art des Überganges von Fett und Eisen, daß aber daneben auch Aufnahme körperlicher Elemente, namentlich von Blutkörperchen, vorkommt. Der Vergleich des Zottenepithels mit dem Darmepithel ist schon wiederholt gemacht worden, aber die Notwendigkeit dieses Epithels ist nie so recht begründet worden. Nun werden wir eben annehmen müssen, daß auch in der Plazenta die mütterlichen Eiweißkörper das Chorionepithel nur im abgebauten Zustand passieren können, und zwar müssen sie bis zu dem Grad zerlegt sein, daß aus ihnen wieder Individualeiweiß, fetales Eiweiß, entstehen kann. Natürlich braucht dieser Abbau nicht so weit getrieben zu sein wie im Darm, da ja von Anfang an ein viel homogeneres Ausgangsmaterial zur Verfügung steht. Unserer Auffassung widerspricht es auch nicht, wenn Körper, die nicht individualspezifisch sind, wie die Immunkörper, durch die Plazenta passieren können. Sie sind offenbar nicht so kompliziert gebaut, um durch lebende Membranen notwendigerweise zurückgehalten werden zu müssen, denn sie gehen auch durch das Epithel des Darmkanals, da sie mit der Milch resorbiert werden können. Dabei ist es für die individualspezifische Schutzwirkung des Chorionepithels gleichgültig, ob ihm selbst, wie manche wollen, verdauende Fähigkeiten zukommen,

oder ob es aus dem strömenden Blut der Mutter die daselbst zirkulierenden, aus dem Darm resorbierten Bausteine entnimmt. An den Stellen embryotrophischer Ernährungsweise wird die Annahme einer verdauenden Fähigkeit des fetalen Epithels kaum zu umgehen sein.

Der Bau der Plazenta fügt sich damit den Beweismitteln für die Existenz des Individualeiweißes, die bisher, wie gesagt, nur auf Transplantations- und Parabioseversuche gegründet war, an und erscheint in unserer Deutung geeignet, diese für die Medizin gewiß außerordentlich wichtige Lehre zu stützen. Umgekehrt mag denjenigen Forschern, welche der Ableitung des Zottenepithels vom Chorion bisher noch immer Zweifel entgegengesetzten, unsere Auffassung erst die volle Begründung der biologischen Wichtigkeit des Plazentarepithels bringen.

Nachdruck verboten.

### Über die LORENZINI'schen Ampullen der Torpediniden.

Von Dr. MARIE PELL. Budapest.

Mit 9 Abbildungen.

Die LORENZINI'schen Ampullen sind Hautsinnesorgane, welche sich unter der Haut der Selachier befinden. Verwandte Organe sind die Seitenlinie der Amphibien und Fische, die Sinnessäckchen der Myxinoiden und des Störes, ferner die primitiven Poren des Polyodon. Die Kopfkanäle der Seitenorgane der Torpediniden teilen sich in einzelne Bläschen und werden SAVI'sche Bläschen genannt.

Die LORENZINI'schen Ampullen wurden im Jahre 1678 von St. LORENZINI (17) entdeckt, der sie in einer mit Zeichnungen illustrierten Abhandlung beschrieb. Hundert Jahre später beschrieb sie MONRO (19) von neuem, ohne von seinem Vorgänger zu wissen, und gab ihre Beschreibung mit Abbildungen über ihre Lage und ihren Verlauf. HILAIRE (12) entdeckte sie im Jahre 1802 abermals bei den Rochen und betrachtete sie als mit dem elektrischen Organ bei *Torpedo* homologe Gebilde. JACOBSON (13) ist der erste, der sie für Sinnesorgane erklärte. Ihm schlossen sich TREVIRANUS (29) und SAVI (25) an. H. MÜLLER (20) untersuchte die Ampullen der Rochen, LEYDIG (15) diejenigen der Plagiostomen und Chimaera und nannte sie Schleimkanäle oder Gallertröhren. Den Namen LORENZINI'sche Ampullen führen sie seit BOLL (2), der die Ampullen eines nicht näher bestimmten Selachiers untersuchte. ECKHARDT (6) und andere stellten physiologische Experimente über die funktionelle Bedeutung der Organe

an. TODARO (28) und BALFOUR (1) untersuchten ihre Entwicklung und Anatomie. Vom Ende des XIX. Jahrhunderts an trat ein gewisser Stillstand in der Erforschung dieser Bildungen ein, besonders in histologischer Beziehung. SAPPEY (24), J. C. EWART (7), MITCHELL (8) und COLE (5) untersuchten hauptsächlich nur ihre Lage im Verhältnis zu den Organen der Seitenlinie und ihre Innervation. Neuere Untersuchungen sind diejenigen von PEABODY (22) und FORSSEL (10) über die Ampullen verschiedener Selachier. RETZIUS (23) befaßte sich mit den Nervenendigungen, FUCHS (11) bemühte sich, mit Hilfe physiologischer Experimente ihre Funktion festzustellen.

Die LORENZINI'schen Ampullen sind lange, unter der Haut verlaufende Röhren, welche auf der Hautoberfläche münden und an ihrem inneren blinden Ende bläschenförmige Aussackungen tragen. Zwei Teile sind also an ihnen zu unterscheiden: die eigentliche Ampulle und der Ampullengang. Die Ampullen befinden sich am Kopfe, die von ihnen entspringenden Ampullengänge laufen dicht unter der Haut, so daß sie durch diese hindurchscheiden; sie sind von verschiedener Länge und münden mit feinen Poren an der Oberfläche.

Im folgenden sollen die anatomischen und histologischen Verhältnisse der Ampullen von *Torpedo ocellata* und *marmorata* näher beschrieben werden, welche noch von keinem der neueren Forscher gründlich untersucht worden sind, während die LORENZINI'schen Ampullen anderer Selachier schon Gegenstand ausführlicher Beschreibung waren; so befaßte sich z. B. MERKEL (18) mit denen von *Scyllium*, *Squatina* und *Mustelus*, FRITSCH (9) ebenfalls mit denen des *Scyllium*, FORSSEL mit denen des *Acanthias vulgaris* und PEABODY mit denen des *Galeus canis*.

FORSEL teilt die Ampullen in drei Haupttypen. Bei dem einen trägt die Ampulle an ihrem Boden eine Erhebung, die Zentralplatte, um welche sich die Divertikel gruppieren. Zu diesem Typus sind zu zählen die Ampullen des *Scyllium* und *Mustelus*. Der andere Typus ermangelt einer ähnlichen Zentralplatte, das Ende des Ampullenganges löst sich vielmehr in eine Anzahl feinerer Röhren auf, welche auf ihren Außen- und Seitenflächen Divertikel tragen. Die Zahl dieser Divertikel variiert zwischen 18 und 31. Zu diesem Typus gehören die Ampullen von *Acanthias vulgaris*.

Der dritte Typus kommt bei *Hexanchus* vor, dessen Ampullen nach LEYDIG 9—12 Divertikel besitzen, deren jede mit einer besonderen Röhre an der Hautoberfläche ausmündet.

Die Ampullen der Torpediniden lassen sich nach meinen Beobachtungen in keinen dieser drei Typen einreihen, sie sind von ganz verschiedener Beschaffenheit.

FORSSEL bediente sich, um eine sichere Kenntnis von den LORENZINI'schen Ampullen zu erhalten, der Rekonstruktionsmethode, indem er aus Kartonscheiben und Wachsichten Modelle derselben anfertigte. Da aber dieses Verfahren sehr mühsam und zeitraubend ist, sah ich davon ab und verfuhr einfach in der Weise, daß ich die in Paraffin eingebettete Ampulle in der Mitte entzweischneidete oder das Paraffin von der Ampulle ablöste und letztere mit dem binokularen

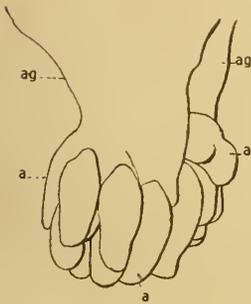


Abb. 1.

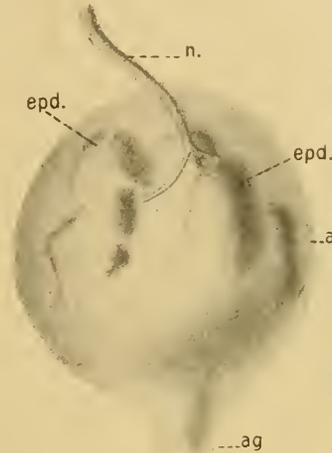


Abb. 2.

Abb. 1. Rekonstruktionsmodell des Endteiles einer LORENZINI'schen Ampulle; *Acanthias vulgaris*. Nach FORSSEL. *a* eigentliche Ampulle, *ag* Ampullengang.

Abb. 2. Die Ampulle von *Torpedo ocellata*. *a* eigentliche Ampulle, *ag* Ampullengang, *n* Nerv, *epd* Epitheldivertikel.

Mikroskop untersuchte, wodurch ich sehr klare und vollkommen ausreichende Bilder erhielt.

So stellte ich fest, daß die Ampulle eine einheitliche kugelartige Erweiterung darstellt, an welcher äußerlich keine Aussackungen oder Divertikel zu unterscheiden sind. Auf der Innenseite dieser aus elastischem Bindegewebe bestehenden, mit Epithel ausgekleideten Kapsel befinden sich dagegen fünf Epithelausbuchtungen, welche sich gemeinsam in den Ampullenkanal fortsetzen. Sie sind nicht regelmäßig angeordnet, sondern auf verschiedene Stellen des Innern der Ampulle verteilt.

Die Ampullen der Torpediniden sind am Kopfe in drei Gruppen verteilt, wovon sich zwei an den beiden Seiten und eine in der Mitte zwischen den Augen befindet. Jede Ampulle hat einen separaten Ausführungsgang, diese liegen voneinander getrennt unter der Haut, höchstens bildet das Bindegewebe eine gemeinsame Hülle um sie. Die Röhre verengert sich zunächst nach ihrem Austritt aus der Ampulle und geht dann, sich wieder erweiternd, in eine gleich weite Röhre über. Die Ampullen haben die Größe eines Stecknadelkopfes, die Gänge die Dicke eines Wollfadens.

Um den histologischen Bau der Ampullen zu untersuchen, bediente ich mich verschiedener Fixier- und Färbemethoden. Der topographisch-histologische Aufbau konnte am besten an den Präparaten studiert werden, welche in Sublimat-Osmium fixiert und mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin oder MAYER'schem Hämalaun gefärbt waren, ferner an solchen, welche nach Fixieren mit Sublimat-Alkohol mit Hämatein-Eosin gefärbt worden waren.

Was die Innervation der LORENZINI'schen Ampullen betrifft, so wurde schon längst die Aufmerksamkeit auf deren großen Nervenreichtum gelenkt, doch gelang es bisher nur KETZUS, mit Hilfe der intravitalen Methylenblaufärbung die Nervenfasern und Nervenendigungen gefärbt zu erhalten. Die Methylenblaufärbung kann uns jedoch nicht befriedigen, wenn es sich darum handelt, die allerfeinsten histologischen Verhältnisse zu untersuchen. Mehrere gutbewährte Nervenfärbemittel blieben bei meinen Versuchen erfolglos, so z. B. die Kombination Goldchlorid-Ameisensäure nach Sublimat-Alkohol. Nach langem Experimentieren gelang es mir endlich mittels der Methode BIELSCHOWSKYS (27) sehr schöne Präparate zu erhalten.

Ich ging folgenderweise vor: Die aus dem Torpedo herauspräparierten Ampullen wurden in 4 proz. neutrales Formol gelegt (40 % Formol mit  $MgCO_3$  neutralisiert und mit 10-facher Menge Wasser diluiert). von wo sie nach 10—12stündigem Auswaschen in gewöhnlichem destillierten Wasser in eine 0,75—1 proz. Silbernitratlösung übertragen wurden. In der warmen Jahreszeit genügt eine viertägige Einwirkung, doch um einen sicheren Erfolg zu erhalten, ließ ich die Stücke 5—7 Tage lang in der Lösung. Währenddessen müssen die Präparate im Dunkeln stehen; scheidet sich das Silber dennoch aus, so muß man sie mit destilliertem Wasser abspülen und die Flüssigkeit erneuern. Sind die Objekte braun genug, so werden sie mit destilliertem Wasser ab-

gewaschen und in eine aus folgenden Bestandteilen zusammengesetzte, vorher filtrierte Flüssigkeit gelegt.

0,75—1 Proz. Silbernitrat 20 ccm,  
Soda caust. (40 Proz.) 4 Tropfen,  
Liquor ammonii caust. 10—12 Tropfen.

Darin bleiben die Objekte  $1\frac{1}{2}$ —2 Stunden am dunklen Orte, währenddessen sie eine rotbraune Farbe annehmen und durchsichtig werden. Von hier kommen sie in destilliertes Wasser, welches 3—4 mal gewechselt wird, und nachher in ein Gemisch von-

destill. Wasser 10 ccm,  
Acid. acet. glac. 5 Tropfen.

Nach 5—15 Minuten geht die rote Farbe in eine gelbe über. Jetzt spülen wir die Objekte in destilliertem Wasser ab und setzen sie auf 12 Stunden in

1 Proz. Hydrochinon 20 ccm.  
neutr. Formol 2 ccm.

Nun werden die Objekte in destilliertem Wasser abgespült und dann in 35 Proz. und allmählich steigendem Alkohol gehärtet und zum Schlusse in Paraffin eingebettet.

Die so behandelten Präparate wurden zu Serien aufgeschnitten, auf dem Objektträger in bekannter Weise im Thermostat ausgeglättet und aufgeklebt. Nach dem Auflösen des Paraffins durch Xylol und Alkohol wurde der mit den Schnitten belegte Objektträger mit 2 Proz. Celloidin übergossen und nachher in 70- und 30 Proz. Alkohol und in destilliertes Wasser gebracht. Jetzt folgte noch die Nachfärbung während 1—2 Stunden mit 0,1 Proz. Goldchlorid, das mit  $\text{LiCO}_3$  neutralisiert war, darauf Behandlung in Natriumthiosulfat eine Minute lang, weiterhin mehrere Stunden langes Auswaschen in gewöhnlichem Wasser, Einlegen in Alkohol von steigender Konzentration bis zum abs. Alkohol, Färbung mit in abs. Alkohol gelöstem 1 Proz. Eosin. Endlich wurden die Präparate in Xylol gelegt und in Kanadabalsam aufbewahrt.

Mit den histologischen Verhältnissen der LORENZINI'schen Ampullen befaßten sich mehrere Forscher, die aber teilweise ganz verschiedene Resultate erhielten.

MERKEL fand bei Scyllium, Squatina und Mustelus im Epithel der Divertikel zwei Zellenarten: Sinneszellen und Deckzellen. Die birnförmigen Sinneszellen besitzen eine breitere Basis; den Raum

zwischen ihnen nehmen die Deckzellen mit nach oben gewendeter Basis ein. Abweichend von dieser Schilderung beschreibt FRITTSCH in den Ampullen des *Seyllium* ein zweischichtiges Epithel, nämlich eine tiefere Schicht mit runden lebenskräftigen Kernen und eine Grenzschicht von ganz membranösen Zellen mit rudimentären Kernen.

FORSSELS Untersuchungen stimmen im allgemeinen mit denen MERKELS überein. Er fand in den Divertikeln ein einfaches Epithel, das aus birnförmigen, mit mächtigem runden oder ovalen Kern versehenen Sinneszellen und dazwischen aus Deckzellen besteht, die er Stützzellen nennt. Die Grundform der letzteren ist eine Pyramide, deren Basis dem Lumen zugewendet ist; die Zellen erstrecken sich bis zur Basalmembran, wo sie sich zu einer Fußlamelle verbreitern. Die Kerne der Deckzellen sind groß, hell und gegen die Basalmembran gerückt.



Abb. 3. Querschnitt aus einem Divertikel der Ampulle von *Torpedo marmorata*.  
mb Membrana basalis, c Cuticula, epz Epithelzellen.

RETZIUS, der ebenfalls die Ampullen des *Acanthias* untersuchte, kam im ganzen zu ähnlichen Resultaten.

Die mikroskopischen Präparate, die ich aus den LORENZINI'schen Ampullen des *Torpedo* erhielt, zeigen Verhältnisse, die von den in der Literatur beschriebenen ganz abweichen. Die innerhalb der fibrösen Kapsel befindlichen halbkugelartigen Divertikel bestehen aus einem Epithel, welches weder zweischichtig noch aus zweierlei Zellen zusammengesetzt ist, sondern nur eine Schicht bildet, deren kubische Zellen alle von gleicher Beschaffenheit sind. Die Zellkerne sind groß und bald tiefer, bald näher zum Lumen gelagert. Manchmal sieht man allerdings an den Schnittserien Bilder, wo zwischen den breiten Basalteilen der Zellen ähnliche Stützzellen eingeschaltet zu sein scheinen, wie sie FORSSEL bei *Acanthias* beschrieb, aber bei näherer Betrachtung findet man, daß diese Bilder durch schräge Schnitttrichtung

veranlaßt sind; hat das Messer die Wand der Divertikel nicht genau rechtwinklig getroffen, so kann der eine Zellkern unter den Kern einer Nachbarzelle gelangen und so der Anschein von Basalzellen vorgetäuscht werden.

Nach solchen Schnitten urteilte gewiß FORSSEL, und wenn die Schnitte noch mehr schräg ausgefallen sind, so entsteht in leicht verständlicher Weise das Bild einer zusammenhängenden doppelten Epithelschicht, wie sie FRITSCH beschrieb. Manchmal, wenn die Zellkonturen undeutlich sind, scheinen die Zellen zweikernig zu sein.

An Stellen, wo der Schnitt die Wandung genau rechtwinklig getroffen hat, sieht man ganz klar, daß nur eine einzige Zellschicht vorhanden ist; die Zellen derselben sind alle gleich und nicht birnförmig, sondern kubisch, sie endigen unten wie abgeschnitten: ohne Zusammenhang mit den Nervenfasern. Sie sind also keine typischen



Abb. 4. Einschichtiges Epithel aus den Ampullen von *Torpedo oscellata*.  
c Cuticula, epz Epithelzellen.

primären Sinneszellen, sondern sekundäre Sinneszellen, die die Erregung auf dem Wege eines Kontaktes den an ihnen endigenden Nervenfasern übergeben.

In ihrem Innern sieht man oft sehr eigentümliche granuläre Bildungen, besonders gut nach Hämatoxylin-Färbung; es sind dies wahrscheinlich Sekretkörner. RETZIUS gibt eine Abbildung, in der er auch nur eine einzige Zellgattung in einer einfachen Epithelschicht zeichnet, erklärt aber diesen Umstand daraus, daß die dazwischenliegenden Stützzellen ungefärbt geblieben waren.

Die freie Fläche der Zellen weist eine zusammenhängende, gut abgegrenzte Cuticula auf. Nach LEYDIG, BOLL und MERKEL wird diese Cuticula durch einen feinen haarförmigen Fortsatz der Sinneszellen durchbrochen, welcher gegen das Lumen gerichtet ist. FORSSEL konnte diese Geißel nicht finden. RETZIUS behauptet, daß das, was die genannten Forscher für eine Geißel hielten, nur das zugespitzte innere Ende der Zelle sei. An den meisten Präparaten aus den LORENZINI'schen Ampullen der Torpediniden vermißte ich ähnliche

Bildungen, die Zellen sind mit einer kontinuierlichen Cuticula versehen. An einem einzigen Präparate nur, welches mit Osmium behandelt und mit Hämatein-Eosin gefärbt war, gelang es mir, feine Haare an den Zellen zu entdecken. Diese kommen aber nur sporadisch, an einzelnen Zellen vor, ohne jede Regelmäßigkeit in der Verteilung, und sind nicht einzelne Geißeln, sondern ganze Büschel verklebter Haare. Sie erheben sich immer von der Mitte der freien Fläche. Die haartragenden und haarlosen Zellen unterscheiden sich sonst in keiner Beziehung voneinander.

Der Raum zwischen dem Epithel und der bindegewebigen Wand der Ampulle erscheint zum großen Teile leer, richtiger mit einer Art strukturloser Gallerte ausgefüllt. Bei Torpedoembryonen aus frühen Stadien der Entwicklung finden wir diesen Raum noch ganz mit einem ähnlichen gelatinösen Bindegewebe ausgefüllt, wie etwa die perilymphatischen Räume der Bogengänge des Gehörorganes, doch später gelangt diese Substanz zur Resorption und nur an einigen Stellen bleiben einige Faserbildungen davon übrig; in seltenen Fällen gewährte ich einige elastische Fasern in diesem Raume, besonders unmittelbar unter der Basalmembran des Epithels. Das Lumen der Divertikel erscheint auf den Schnitten leer, wahrscheinlich ist es von einer endolymphenartigen Flüssigkeit ausgefüllt, wenigstens muß man aus den Schnitten darauf schließen, denn zwischen den Divertikeln ist keine differenzierte Substanz zu unterscheiden, eine homogene Masse scheint den Raum auszufüllen.

Die Ampullen der Torpediniden unterscheiden sich noch in einer anderen Beziehung von denen der anderen Selachier. Aus der epithelialen Wand der Divertikel erheben sich nämlich ganz seltsame Epithelleisten nach dem Lumen hin, welche, wie aus den Schnittserien hervorgeht, zunächst niedrig sind, dann immer höher werden, immer tiefer in das Lumen vordringen und als zarte Balken quer in den Ampullen verlaufen, aber keine vollkommenen Scheidewände zwischen zwei Ausbuchtungen bilden. Ihr Verlauf ist sehr kompliziert, bald teilen sie sich in mehrere Leisten, bald verdicken sie sich und endigen keulenförmig abgerundet. Diese Bildungen erscheinen bald an der einen, bald an der anderen Seite der Ampulle. An Hämatoxylinfärbungen erkennt man in ihrem Innern, eingefaßt von den beiden Epithelblättern der Falte, sonderbare dunkle Fasern, welche bald nach der Leistenkante hin dünner werden, bald im Gegenteil sich zu kugligen oder elliptischen Anschwellungen verdicken.

Diese varikösen Fasern begleiten in ihrem Verlaufe die Balken und dürften als ähnliche Stützfibrillen zu betrachten sein, wie sie BEIGEL-KLAFTEN (3) in den Sinnes- und Drüsenzellen des Axolotl beschrieben hat, wozu allerdings zu bemerken ist, daß die hier beschriebenen Fasern nicht glatt, sondern varikös sind und auch nicht kontinuierlich verlaufen, sondern stellenweise unterbrochen sind. Deshalb können sie auch nicht Nervenfasern sein, was aus dem Grunde besonders hervorzuheben ist, da nach RETZIUS die Nerven in den Ampullen des Acanthias ähnliche interepitheliale variköse Fasern übergehen.

Das Epithel der Divertikel setzt sich als Falte auf die Balken fort. An einigen Stellen scheint sich etwas Bindegewebe zwischen den zwei Schichten zu befinden.

Die Ampullengänge sind, wie in der Literatur richtig angegeben wird, mit ganz niedrigen Epithelzellen ausgekleidet, an deren gegen das Lumen gerichteter Oberfläche nach den Angaben der

Autoren lange, aus einer gelatinösen Masse bestehende, alveolär gebaute pfeilerförmige Zapfen in den Ampullengang hineinragen, kutikuläre Ausscheidungen, die von den Zellen der Ampullengänge gebildet wurden. Die flachen Zellen der Epithelauskleidung konnte ich bei

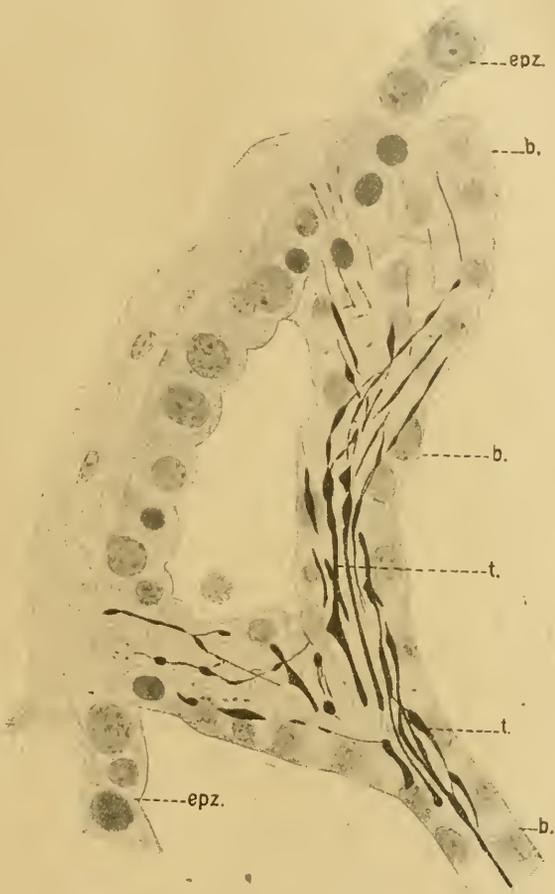


Abb. 5. Das Epithel der Ampulle von *Torpedo marmorata* mit Balken. Eisenhämatoxylinfärbung. epz Epithelzellen, b Balken, t Tonofibrillen.

Torpedo ebenfalls nachweisen, dagegen vermochte ich die sogenannten Pfeiler nicht wahrzunehmen, vermutlich aus dem Grunde nicht, weil ich keine Schleimfärbemittel angewendet habe.

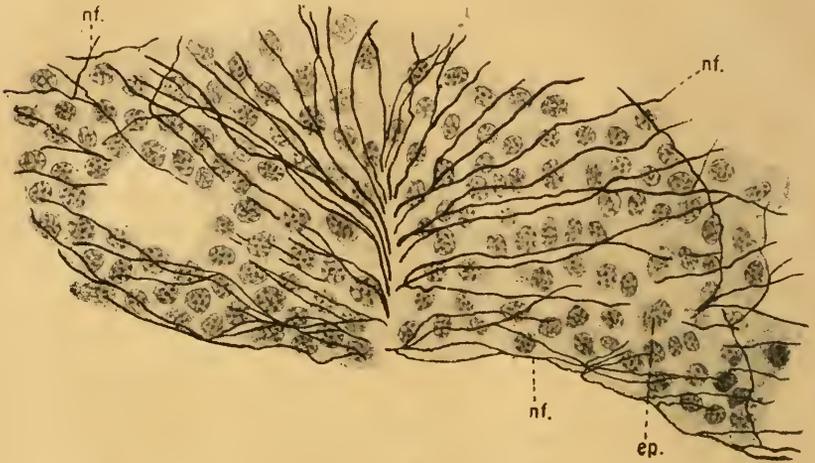


Abb. 6.

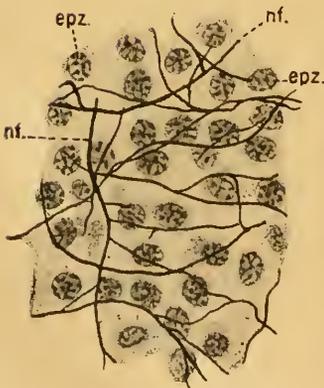


Abb. 7.



Abb. 8.

Abb. 6. Epithelschicht mit Nervenfasern. Torpedo ocellata. BIELSCHOWSKY'SCHE FÄRBUNG. *nf* Nervenfasern, *epz* Epithelzellen.

Abb. 7. Nervenfasern in der Wand des Divertikels von Torpedo ocellata. BIELSCHOWSKY'SCHE FÄRBUNG. *nf* Nervenfasern, *epz* Epithelzellen.

Abb. 8. Nervenendigung im Epithel von Torpedo ocellata. BIELSCHOWSKY'SCHE FÄRBUNG. *nf* Nervenfasern, *epz* Epithelzellen, *c* Cuticula.

Die LORENZINI'SCHEN Ampullen werden durch den Ramus buccalis des Nervus trigeminus innerviert. In jede Ampulle tritt ein mächtiger Nerv ein. Die bindegewebige Kapsel wird immer an der Spitze der eigentlichen Ampulle durchsetzt. Hier verlieren die Nervenfasern ihre Markscheiden, wonach sie sich in mehrere Äste teilen, die die einzelnen Divertikel dicht umgeben und eine Art Plexus um sie bilden.

ohne jedoch in oder zwischen die Zellen einzudringen. Wenn man einen nach BIELSCHOWSKYS Methode behandelten Querschnitt durch die Divertikel betrachtet, sieht man die Nervenfasern entlang der Basis der Zellen verlaufen unter Bildung von zackigen Knickungen an der Grenze zweier Zellen.

Hier endigen die Fasern auch, weiter teilen sie sich nicht, sie setzen sich nicht fort in das Innere der Zellen, sondern schmiegen sich nur äußerlich denselben an, und zwar an ihrer Basalfläche, nicht an den Seitenrändern, so daß nur ein oberflächlicher Kontakt, kein innerer Zusammenhang zwischen ihnen und den Zellen besteht. Typische Nervenendigungen sieht man überhaupt nicht. Die Zellen sind demnach keine primären Sinneszellen, wie z. B. diejenigen des Geruchsorgans, welche den Reiz direkt zur Nervenregung umgestalten, sondern sie dienen nur als sekundäre Sinneselemente zur Vermittlung zwischen Reiz und Nervenfasern.

Die Nervenfasern dringen auch in die Leisten ein, wo sie in besonders großer Anzahl und sehr dicht nebeneinander verlaufen. Diese Nervenfasern ähneln ihrem Verlauf nach sehr den früher erwähnten varikösen Faserbildungen, doch sind sie nicht identisch mit ihnen und lassen sich von ihnen unschwer unterscheiden, denn sie tragen keine Verdickungen. Man kann ihren Ursprung vom markhaltigen Nerven, ihren weiteren Verlauf und ihre Verästelung sehr gut verfolgen, im Gegensatz zu den mit Hämatoxylin färbbaren dunklen Fasern, die nur in den Leisten vorkommen und mit den Nerven nichts zu tun haben.

Das Eisenhämatoxylin färbt nur die Markscheide, nicht den Achsenzylinder, so daß jene Bildungen innerhalb der Leiste, welche durch Hämatoxylin gefärbt erscheinen, nicht die Endzweige des Nerven sein können. Mit der Methode BIELSCHOWSKYS dagegen werden nur die Achsenzylinder gefärbt, so daß sich die beiden Färbungen ergänzen.

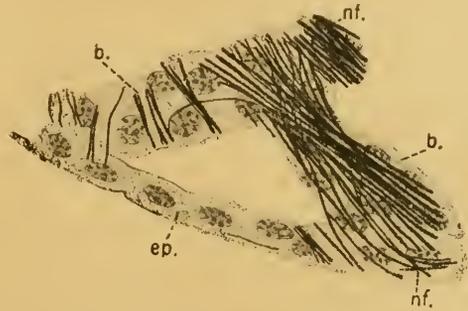


Abb. 9. Nervenfasern in den Leisten der Ampulle von *Torpedo ocellata*. BIELSCHOWSKY'sche Färbung. ep Epithel, l Leiste, nf Nervenfasern.

Die Ampullen sind mit Gefäßen versehen, die ähnlich wie die Nerven in die Ampulle eintreten und sich dort verzweigen.

Die LORENZINI'schen Ampullen wurden von der Mehrzahl der älteren Beobachter als Drüsen aufgefaßt. In neuerer Zeit hat man in ihnen Sinnesorgane erkannt, doch gibt es auch unter den neueren einzelne Autoren, die sie für sezernierende Organe halten. So entscheidet sich FRITSCH, der zwei Zellschichten in der Ampulle beschreibt, für ihre sekretorische Tätigkeit, während MERKEL, der Sinneszellen und Stützzellen fand, sich für ihre Natur als Sinnesorgane ausspricht. FORSSEL und RETZIUS schließen sich der Meinung MERKELS an.

Da aus der histologischen Untersuchung ein klares Urteil über ihre Funktion nicht hervorging, stellten einzelne Forscher spezielle physiologische Forschungen über die funktionelle Bedeutung der Ampullen an, aber auch ohne ein befriedigendes Ergebnis.

FUCHS schnitt den die Ampullen versehenen Nervus trigeminus durch, fand aber in dem Verhalten der Tiere keine Veränderung. Weiterhin nahm er an der freipräparierten Oberfläche des Nervenquerschnittes elektrische, chemische und thermische Reizungen vor, doch ohne merkbares Resultat. Da er mit denselben Versuchen bei den SAVI'schen Bläschen und den Hautkanälen des Kopfes ein positives Ergebnis erhielt, schreibt er den letzteren das Vermögen zu, den hydrostatischen Druck zu perzipieren, während er die LORENZINI'schen Ampullen für sekretorische Apparate hält.

ECKHARDT konnte indessen durch Reizung der zur Ampulle leitenden Nerven bei Torpedo keine Sekretion nachweisen. PARKER schnitt, um das Tastgefühl zu eliminieren, die Haut über den Ampullen des *Mustelus canis* weg und übte mit Hilfe einer Glasstange einen Druck auf die Ampullen aus, wodurch er eine Verlangsamung und sogar einen vollkommenen Stillstand der Atmungsbewegungen erzielte.

Daß die LORENZINI'schen Ampullen wirklich Sinnesorgane und nicht Drüsen sind, wird auch durch die ontogenetische Entwicklung gestützt. COGGIS Untersuchungen stellten nämlich klar, daß die Seitenlinie und LORENZINI'sche Ampullen der Torpediniden auf dem Branchialgebiet aus einer gemeinsamen ektodermalen strangförmigen Anlage hervorgehen, die mit den Ganglienanlagen der Hirnnerven in Verbindung stehen. Diese Stränge teilen sich der Länge nach, aus dem einen Teil wird die Ampulle, aus dem anderen die Seitenlinie.

Aus meinen histologischen Untersuchungen scheint mir mit großer Wahrscheinlichkeit hervorzugehen, daß die mit Nerven so reichlich versehenen LORENZINI'schen Ampullen nicht sezernierende Organe, sondern Sinneswerkzeuge sind, deren Bestimmung man sich vielleicht folgendermaßen vorstellen kann. Der Druck oder andere, vorläufig noch nicht feststellbare Eigenschaften des Wassers wirken als Reiz auf das kubische Epithel der Ampulle, das den Reiz auf die Nerven überleitet. Ihre Zellen sind also keine typischen primären, sondern nur sekundäre Sinneszellen, welche nur zur Vermittlung der Sinnesindrücke dienen. Um aber diese Auffassung auf eine ganz sichere Grundlage zu stellen, müßten natürlich noch weitere, und zwar nicht nur histologische, sondern auch experimentelle Untersuchungen ausgeführt werden.

#### L i t e r a t u r.

1. BALFOUR, A monogr. on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
2. BOLL, Die LORENZINI'sche Ampulle der Selachier. Arch. für mikr. Anat. Bd. 4, 1898.
3. BEIGEL-KLAFTEN, Plasmastrukturen usw. Zeitschr. f. mikr. Anat. Bd. 20, 1917.
4. COGGI, Sviluppo degli organi di senso laterale delle ampolle di LORENZINI e loro nervi rispetto in Torpedo. Arch. Zool. Vol. 1, 1891.
5. COLE, On the Sensory and Ampullary Canals of Chimaera. Anat. Anz. Bd. 12, 1896.
6. ECKHARDT, Über die Endigungsweise der Nerven in den Schleimkanälen des Zitterrochen. 1858.
7. EWART, The lat. sense organs of Elasmobranch. I. The sensory canals of Laemargus. Zool. Anz. Jahrg. 15, 1892.
8. EWART and MITCHELL, II. The sensory canals of Raja batis. Zool. Anz. Jahrg. 15, 1892.
9. FRITSCH, Über Bau und Bedeutung des Kanalsystems unter der Haut der Selachier. Sitzungsber. der Berl. Akad. der Wissenschaften Bd. 1, 1888.
10. FORSSEL, Beiträge zur Kenntnis der LORENZ. Ampullen bei Acanthias vulg. Zeitschr. wiss. Zool. Bd. 65, 1898.
11. FUCHS, Die Funktion der unter der Haut liegenden Kanalsysteme bei den Selachiern. Arch. f. Phys. Bd. 59, 1895.
12. G. ST. HILAIRE, Mémoire sur l'anatomie comparée des organes électriques. Annal. d. Mus. nat. 1802.
13. JACOBSON, Nouveau Bulletin des Sciences par la Société philomatique de Paris Vol. 6, 1813.
14. LEYDIG, Über die Nervenendknöpfe in den Schleimkanälen von Lepidoleprus. MÜLLERS Archiv 1851.

15. LEYDIG, Beiträge zur mikr. Anat. u. Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
16. LEYDIG, Über das Organ eines sechsten Sinnes. Nov. Act. Acad. Caes. Leop. Carol. Bd. 34.
17. LORENZINI, Osservazioni intorno alle Torpedini. Firenze 1678.
18. MERKEL, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
19. MONRO, The structure and physiology of fishes explained and compared with those of man and other animals. Edinburgh 1785.
20. MÜLLER, Der nervöse Follikelapparat der Zitterrochen und der sog. Schleimkanäle der Knorpelfische. Verh. Phys.-Med. Ges. Würzburg Bd. 2, 1852.
21. PARKER, Influence of the eyes and ears and other allied sense organs on the movement of *Mustelus canis*. Bull. of the Bur. of Fish. Vol. 29, 1909.
22. PEABODY, The Ampullae of LORENZINI of the Selachii. Zool. Bull. Vol. 1, 1897.
23. RETZIUS, Biol. Untersuchungen. Neue Folge, Bd. 8, 1898.
24. SAPPEY, Etudes sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatique des Poissons. Paris 1879.
25. SAVI, Atti d. terza Reun. d. Scienziati ital. ten. in Firenze, Isis, Bd. 6, 1841.
26. SAVI, Etudes anatomiques sur la Torpille in: MATTEUCI's Traité des phénom. élect.-phys. des animaux. 1844.
27. STEWART PATON, The Reactions of the Vertebrate Embryo to Stimulation. Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. 18, 1906—1908.
28. TODARO, Contribuzioni alla anatomia e alla fisiologia di tabi di senso dei Plagiostomi. Messina. 1870.
29. TREVIRANUS, Untersuchungen über den Bau und die Funktionen des Gehirns, der Nerven und der Sinneswerkzeuge in den verschiedenen Klassen und Familien des Tierreichs. Verm. Schr. anat. u. phys. Inhalts Bd. 3, 1820.

Nachdruck verboten.

### RUDOLF KOLSTER.

Mit einem Bild.

In seiner Gedenkschrift über GUSTAF RETZIUS erinnert v. WALDEYER-HARTZ an die unausfüllbaren Lücken, die der Tod während des fünfjährigen Weltkrieges in die Reihen der Anatomischen Gesellschaft gerissen hat. Unter den von ihm aufgezählten 28 in dem erwähnten Zeitraum verstorbenen Anatomen befindet sich eine große Menge berühmter Forscher, deren Namen in der Geschichte unserer Wissenschaft nie ihren Glanz verlieren werden. Schon der Verlust jener 28 Mitglieder ist für die Anatomische Gesellschaft ein harter Schlag, und leider ist das Verzeichnis kein vollständiges. Es fehlt darin wenigstens ein Name, derjenige des hoch im Norden gelebt und gewirkt habenden, aber auch im Kreise der Anatomischen Gesellschaft als Forscher wie als Freund vielen bekannten finnischen Professors RUDOLF KOLSTER, der am 14. Februar 1918 aus dem Leben abgerufen wurde,

zu einer Zeit, wo in Finnland gerade der große Befreiungskampf tobte, der Krieg gegen fremdes, mit den schlechtesten Elementen des eigenen Landes verbündetes Joch, eine Kraftmessung, an welcher auch unsere deutschen Waffenbrüder mit unvergeßlichem Heldenmut teilnahmen.

KARL FREDRIK RUDOLF KOLSTER, Sohn des Professors R. KOLSTER, wurde am 2. Juli 1865 in Helsingfors geboren. Seit 1885 studierte er an der Universität Helsingfors, wurde 1892 zum Doktor der Medizin und Chirurgie promoviert, im folgenden Jahre zum Dozenten der pathologischen Anatomie und

1905 zum außerordentlichen Professor der mikroskopischen Anatomie ernannt, in welchem Amt er bis zu seinem Tode tätig war. Aber schon vor dem letzterwähnten Jahre hatte man ihm 1899—1900 den Unterricht in der mikroskopischen Anatomie an der Universität Helsingfors anvertraut. So wirkte denn auch KOLSTER sowohl als Lehrer wie als Forscher hauptsächlich auf dem Gebiete der mikroskopischen Anatomie. Nur einige Male machte er einen Ausflug in die vergleichende Anatomie und Anthropologie und veröffentlichte dabei u. a. in den Anatomischen Heften 1901 „Vergleichend-anatomische Studien über den M. pronator teres der Säugetiere“, in der Zeitschrift f. Morphologie u. Anthropologie 1904 „Über Längenvariationen des Ösophagus und deren Abhängigkeit vom Alter“ und in Finska Läkaresällsk. Handl. 1911 „Om hittills funna mänskliga fossilier“<sup>1)</sup>. — KOLSTERS mikroskopische Untersuchungen betreffen in seiner früheren Forscherzeit, solange er noch unter dem Einfluß von Prof. A. HOMÉN wirkte, hauptsächlich pathologische Fragen, wogegen er sich später in normal-anatomische Aufgaben vertiefte. Von solchen Untersuchungen seien hier seine 1892 herausgegebene akademische Abhandlung „Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Myomalacia cordis“ (Skand.



RUDOLF KOLSTER.

1) „Über bis jetzt gefundene menschliche Fossilien.“

Archiv), ferner „Experimentelle Studien über de- und regenerative Vorgänge am Herzmuskel bei Gefäßsperrre“ und „Zur Kenntnis der Regeneration durchschnittener Nerven“ (Arch. f. mikr. Anat. 1893) erwähnt. Der letztgenannte Aufsatz führte ihn zur mikroskopischen Untersuchung des Nervensystems, welche Untersuchung die eine von seinen zwei Hauptarbeiten wurde. Die erste zu dieser Gruppe gehörende Abhandlung erschien im Anat. Anzeiger (Bd. XIV, 1897) unter dem Titel „Über bemerkenswerte Ganglienzellen im Rückenmark von *Perca fluviatilis*“. Auf diese folgte die Studie „Über Höhlenbildung im Rückenmark von *Sterna hirundo* und *Larus canus*“ (Anat. Anz. Bd. XV, 1898) und darauf das große Werk „Studien über das zentrale Nervensystem“, welches in zwei Bänden, „Über das Rückenmark einiger Teleostier“ und „Über die Nervenzellen von *Petromyzon fluviatilis*“, jener 1898, dieser 1900, in Acta Societ. Scient. Fennicae veröffentlicht wurde. Außerdem untersuchte KOLSTER die Histogenese und Regeneration der peripheren Nerven sowie die Zentralkörper der Nervenzellen und die Protoplasmastruktur und veröffentlichte die betreffenden Untersuchungsergebnisse 1899 in ZIEGLERS Beitr., Anatom. Anz. und Finska Läkaresällsk. Handl. KOLSTER interessierte sich dermaßen für die mikroskopische Untersuchung des Nervensystems, daß er noch in den letzten Jahren seines Lebens die Absicht hatte, eine umfassendere Arbeit zur Beleuchtung der Struktur der peripheren Nerven anzufangen, die indessen infolge seiner gebrochenen Gesundheit und seines vorzeitigen Todes für immer unausgeführt blieb.

Noch umfassender als KOLSTERS Untersuchungen in betreff der Struktur des Nervensystems gestalteten sich seine Untersuchungen über die Embryotrophe. Aus diesem Gebiet veröffentlichte er 1902—1909 insgesamt ungefähr zehn Studien; außerdem haben auch seine Schüler verschiedene, im Zusammenhang mit dieser Frage stehende Umstände unter KOLSTERS Leistung studiert. — Da es unmöglich ist, in einer kurzen Gedenkschrift so zahlreiche und umfassende Untersuchungen zu referieren, begnüge ich mich damit, nur die wichtigsten derselben aufzuzählen:

- Die Embryotrophe plazentaler Säuger mit besonderer Berücksichtigung der Stute (Anat. Hefte 1901).
- Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten (Anat. Hefte 1902).
- Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis (Anat. Hefte 1903).
- Über die Embryotrophe speziell bei *Zoarces viviparus* Cuv. (Festschr. f. PALMÉN 1905).
- Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. Die Embryotrophe bei den Lophobranchiern (Anat. Hefte 1907).
- Über die Zusammensetzung der Embryotrophe der Wirbeltiere (MERKEL und BONNET, Ergebnisse d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. XVI, 1906), 1907.

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. Über den Uterus gravidus von Rangifer tarandus (Anat. Hefte 1908).

Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. Zur Kenntnis des Chorionepithels (Anat. Hefte 1905).

Von KOLSTERS übrigen mikroskopischen Untersuchungen erwähne ich hier noch die sich auf die Protoplasmastruktur beziehenden Arbeiten — unter welchen „Mithochondria und Sekretion in den Tubuli contorti der Niere“ (ZIEGLERS Beiträge 1911) und „Über die durch GOLGIS Arsenik- und CAJALS Urannitrat-Silbermethode darstellbaren Zellstrukturen“ (Verhandl. d. Anat. Ges. 1913) die bemerkenswertesten sind — und Untersuchungen über die Stützgewebe: „Über die Interzellularsubstanz des Netznorpels“ (Arch. f. mikr. Anat. 1888) und „Zur Kenntnis des Stützgewebes der Nieren“ (Zeitschr. f. Urologie 1910).

KOLSTER war aber auch ein geschickter Benutzer und sogar Entwickler der histologischen Technik. Schon 1896 veröffentlichte er in der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie „Eine neue Tinktionsmethode zur Trennung der Haupt- und Deckzellen der Magendrüsen“ und erfand späterhin mehrere kleinere Modifikationen und Verbesserungen in der histologischen Technik, sowohl die Farbenanwendung als auch die Paraffinmethode betreffend. Am bekanntesten dürfte die von ihm 1911 ausgearbeitete Methodik zur Darstellung von Chondriosomen sein. Er hat ferner in schwedischer Sprache ein Lehrbuch in der mikroskopischen Technik herausgegeben, dessen zweite Auflage 1912 erschien.

KOLSTER war ein sehr fleißiger Wissenschaftsmann, der jede Mußezeit, die sein Beruf als Lehrer und als praktischer Arzt ihm übrig ließ, seinen Untersuchungen opferte. Mit seinem Forschungseifer steckte er auch seine zahlreichen Schüler an und diese beteiligten sich unter seiner Leitung an der Lösung jener wissenschaftlichen Fragen, die KOLSTER im Sinne lagen. Mit Mitteleuropa stand KOLSTER, trotz seines fernen Vaterlandes, in reger Verbindung durch seine zahlreichen Studienreisen. Dabei kam er auch vielfach in Berührung mit den Mitgliedern der Anatomischen Gesellschaft, namentlich auf Kongressen, an denen er häufig teilnahm; das letzte Mal im Mai 1913, gelegentlich ihrer 27. Versammlung in Greifswald. Ende September desselben Jahres traf ihn eine Hemiplegie, die ihn lange an das Bett fesselte. Erst nach ein paar Jahren vermochte er seine Lehrtätigkeit fortzusetzen. Voll Eifer und Interesse, obschon von der Krankheit und vielen Konflikten gebrochen, plante er noch neue wissenschaftliche Arbeiten, als ihn der Tod ereilte.

YRJÖ KAJAVA.

## Bücherbesprechungen.

**v. Baumgarten, P.** Kriegspathologische Mitteilungen. Leipzig, S. Hirzel, 1920. Preis geh. 10 M.

In der Zeit von Ende August 1914 bis Ende Dezember 1916 wurden im Tübinger pathologischen Institut 232 Sektionen in Lazaretten verstorbener Soldaten ausgeführt. Über deren Ergebnisse, namentlich in pathologisch-anatomischer und allgemein-pathologischer Hinsicht, berichtet v. BAUMGARTEN in der vorliegenden Schrift. Meist erfolgte der Tod im Anschluß an Schußverletzungen. In der Fülle des dargebotenen Materials wird auch der normale Anatom manche für ihn wertvolle Beobachtung finden.

**Lubosch, W.** Die Bedeutung der humanistischen Bildung für die Naturwissenschaften. Jena, G. Fischer, 1920. Preis geh. 2 M.

Die feinsinnige und wohlgedachte Schrift von LUBOSCH wird jeder mit Genuß und Freude lesen, der wie der Verfasser das Glück hat, dankbar an die Jahre seines Gymnasialunterrichts und seine damaligen Lehrer zurückdenken zu können. Bei aller Anerkennung der Vorteile realistischer Vorbildung für naturwissenschaftliche Studien wird der hohe Wert humanistischen Unterrichts in der Ausbildung des Naturforschers gezeigt und gefordert, daß auch ein allerdings reformiertes humanistisches Gymnasium der Ausbildung künftiger Mediziner dienen kann. Der von hohem Idealismus getragene Aufsatz sollte weite Verbreitung finden in dieser Zeit lebhaften Kampfes um die Schule. Er wird Gutes wirken können, auch wenn manche Anschauungen des Verfassers Widerspruch erregen werden.

**Ruß, Viktor K.** Was soll der Gebildete von der allgemeinen Gesundheitslehre wissen? Teil I: Das Wesen und die Bekämpfung der ansteckenden Krankheiten. Wien u. Leipzig, Josef Šafář, 1920. Preis geh. 18.— M.

In 30 Vorlesungen gibt RUSS ein sehr klares und verständliches Bild vom Wesen und der Bekämpfung der ansteckenden Krankheiten. Er geht von der Schilderung der Krankheitserreger aus, schildert deren Biologie und ihre Eintrittsweise in den Körper, Ansteckung und Krankheitsübertragung. Es folgt dann die Darstellung der Abwehrmaßregeln des Körpers, der Bildung von Schutzstoffen und der Abwehrmaßregeln der menschlichen Gesellschaft, der Desinfektion und Vernichtung der Krankheitsüberträger. Zum Schluß wird ein Überblick über die ansteckenden Krankheiten des Menschen und die auch auf den Menschen übertragbaren Infektionskrankheiten der Tiere gegeben. Dem Buche ist eine Reihe guter Abbildungen beigegeben. Es kann wegen seiner anschaulichen, dabei gründlichen, sachlichen und wissenschaftlichen Darstellung warm empfohlen werden.

**Tandler, Julius.** Lehrbuch der menschlichen Anatomie. Band I. Knochen-, Gelenk- und Muskellehre. Leipzig, F. C. W. Vogel, 1919. Preis geh. 25.— M., geb. 30.— M.

Ein neues Lehrbuch der menschlichen Anatomie wird unter den Lesern des Anatomischen Anzeigers ganz besondere Aufmerksamkeit erregen, zumal wenn sein Verfasser ein so erfahrener Lehrer und bewährter Forscher wie der jetzige Inhaber von HYRTELs Lehrstuhl ist.

Nach wenigen einleitenden Sätzen beginnt TANDLER mit der Darstellung des Skelettsystems. Der gewebliche Aufbau und die Entwicklung der Knochen werden nur ganz knapp behandelt. Klar und eingehend ist die Schilderung der speziellen Knochenlehre. Unwichtige Einzelheiten bleiben unberücksichtigt. Auf die Heranziehung der vergleichenden Anatomie und anderer allgemeinerer biologischer Beziehungen ist meist verzichtet, doch wird die übersichtliche Darstellung hier und da belebt durch Hinweis auf die Wirkungsweise der Teile und für die ärztliche Praxis wichtige Punkte. Von Literaturangaben ist ganz abgesehen. Die Verbindungen der Skeletteile und die Art ihrer Bewegungen sind gründlich behandelt, ohne zu sehr in das einzelne zu gehen. Öfters stößt man auf Angaben, die in anderen Lehrbüchern fehlen, so z. B. über das Knochenwachstum und die Verknöcherung mit Anführung von Daten und Maßen, die übersichtlich zusammengestellt sind. Auch in dem Abschnitt über das Muskelsystem finden wir eine klare und flüssige Schilderung der Befunde. Vergleichend-anatomische Zusammenhänge werden nur hier und da berührt, Varietäten der Muskeln kaum berücksichtigt. In der Nomenklatur sind die B. N. A. nicht zur vollen Verwendung gekommen, die Abweichungen von diesen aber gering. Etwas störend wirken im Hochdeutschen nicht übliche Wortbildungen wie Gelenkslehre, Gelenkskette und ähnliche.

Die Darstellung ist durchsetzt von 343 Abbildungen. Es sind sämtlich Originalfiguren, meist von großer Schönheit und Anschaulichkeit. Sie sind zum großen Teil farbig ausgeführt, in der Mehrzahl nach dem Rasterverfahren wiedergegeben. Sehr wertvoll sind auch einige Röntgenaufnahmen der Hand in verschiedenen Stellungen. Das auf Abb. 257 dargestellte weibliche Becken würde Referent nicht zur Abbildung ausgewählt haben, weil es sich von dem durchschnittlichen Verhalten recht erheblich entfernt.

Die Ausstattung des Buches nach Papier und Druck ist hervorragend, der Preis gering. Es kann nur dringend gewünscht werden, daß das schöne Werk bald abgeschlossen vorliegt.

**Wetzel, Georg.** Lehrbuch der Anatomie für Zahnärzte und Studierende der Zahnheilkunde, 2. Aufl. Jena, Gustav Fischer, 1920. Preis geh. 58.— M.

Lehrer und Studierende werden es mit großer Freude begrüßen, daß das seit fast einem Jahre vergriffene Lehrbuch von WETZEL in neuer Auflage erschienen ist. Der heute vorliegende erste Teil umfaßt außer der Einleitung Knochen, Bänder, Muskeln, Gefäße und Eingeweide. Der Schluß soll kurz nach Ostern erscheinen. Der Text ist gründlich durchgesehen und vielfach umgearbeitet. Ein besonderer Abschnitt ist den Drüsen mit innerer Sekretion gewidmet. Die Zahl der Abbildungen ist dieselbe geblieben, es sind aber eine Reihe von diesen durch neue Originalabbildungen ersetzt worden, durch welche der Wert des Buches erheblich vermehrt wird. Die Mehrzahl der nicht aus anderen Werken entnommenen Abbildungen findet sich in dem Abschnitt über Knochenlehre. Außerdem ist die Deutlichkeit der bisher schwarzen Abbildungen zur Gefäß- und Nervenlehre durch sehr gelungene Kolorierung beträchtlich erhöht worden. Die Ausstattung des Buches, Papier und Druck sind ebenso einwandfrei wie zu Friedenszeiten.

## Anatomische Gesellschaft.

### Vorläufiger Bericht über die 29. Tagung in Jena vom 23. bis 26. April 1920.

Freitag, den 23. April, abends von  $\frac{1}{2}$  8 Uhr ab Begrüßung im Saal des Hotels zur Sonne. Erschienen waren im ganzen 41 Mitglieder, darunter drei Herren aus Schweden und einer aus Finnland.

Sonnabend, den 24. April, von 9 bis 1 Uhr vormittags Sitzung im Hörsaal der Anatomischen Anstalt.

Begrüßungsansprache des Ehrenvorsitzenden Herrn VON WALDEYER-HARTZ, der an die zahlreichen Verluste der Gesellschaft seit der letzten Tagung erinnert. Das Andenken der Verstorbenen ehrt die Versammlung durch Erheben von den Plätzen.

Die Wahl des neuen Vorstandes wird auf die geschäftliche Sitzung am folgenden Tage verschoben.

Es werden folgende Vorträge gehalten:

1. Herr STIEVE: Über den Einfluß veränderter äußerer Bedingungen auf die Keimzellen von Triton.
2. Herr BAUM: Anatomische Betrachtungen über die Zähne der Säugetiere.
3. Herr BROMAN: Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und über die Phylogenese von Milchdrüsen und Tasthaaren (mit Lichtbildern).
4. Herr VOGT: Zur Morphologie und Mechanik der Darmdrehung.
5. Herr BRAUS: Über Cytoarchitektonik des embryonalen Rückenmarks (auf Grund von Experimenten).

3—6 Uhr nachmittags: Wissenschaftliche Sitzung.

Vorträge und Demonstrationen:

6. Herr AICHEL: Zur Modellierung der Stirngegend.
7. Herr HÄGGQVIST: Die Natur und Bedeutung der Muskelgrundmembranen.
8. Herr VOGT: Über die Nierenfascien und die Befestigung des Duodenums.
9. Herr WETZEL: Die Größe des menschlichen Markorganes.
10. Herr JACOBSHAGEN: Die Homologie der Wirbeltierkiemen.
11. Herr STIEVE: Dorsolumbale Übergangswirbel.

Demonstrationen:

1. Herr HÄGGQVIST: Demonstrationen zu seinem Vortrag.
2. Herr STÖHR: Präparate von Kleinhirn und Großhirn, nach OSKAR SCHULTZES Kalilaugesilbermethode angefertigt.

Sonntag, den 25. April, 9 Uhr Beginn der Sitzung.

## Vorträge:

12. Herr GRÄPER: Anatomische Veränderungen im Mediastinum nach der Geburt.
13. Diskussion zu den Vorschlägen von Herrn GRÄPER (Anat.-Anz. Bd. 50) zur Bezeichnung schräg im Körper liegender Ebenen und Linien.

## Demonstrationen:

3. Herr WITTMACK (als Gast): Projektion von Zeichnungen zur Pneumatisation des Warzenfortsatzes.

**Geschäftssitzung.**

## Tagesordnung:

- I. Wahl des neuen Vorstandes. Es werden gewählt die Herren ROUX, KALLIUS, HOCHSTETTER, MAURER, als Schriftführer v. EGGELING.
- II. Antrag des Herrn HASSE auf Statutenänderung. Ein von zahlreichen Mitgliedern gestellter Antrag auf Übergang zur Tagesordnung wird angenommen.
- III. Besprechung über die zukünftige Gestaltung des anatomischen Unterrichts. Unter lebhafter Teilnahme der Anwesenden werden folgende Beschlüsse gefaßt:
  1. Die vorklinische Studienzeit soll sich auf 5 Semester erstrecken.
  2. Die ärztliche Vorprüfung ist in zwei Abschnitte zu zerlegen:
    - a) die naturwissenschaftliche Prüfung. Sie umfaßt Chemie, Physik, Zoologie, Botanik und ist nicht früher als zu Beginn des 3. Studiensemesters abzulegen:
    - b) die anatomisch-physiologische Prüfung. Sie ist am Ende des 5. Semesters abzulegen.
  3. Der biologische Unterricht soll beibehalten werden, und zwar in zwei getrennten Vorlesungen über Zoologie und Botanik. Sie sind von den jeweiligen Vertretern der beiden Fächer abzuhalten.
  4. Gegen die Errichtung von Samariterkursen in den Ferien der vorklinischen Studienzeit bestehen keine Bedenken.
  5. Vor der Herübernahme einer Vorlesung über allgemeine Pathologie oder pathologische Anatomie in das letzte vorklinische Semester wird dringend gewarnt.
  6. Mit dem Studium der Anatomie ist schon im 1. Semester zu beginnen.
  7. An den anatomischen Präparierübungen hat jeder Studierende während zwei Semestern teilzunehmen.
  8. Für die Präparierübungen sind wöchentlich 12 Stunden notwendig. Diese Stunden müssen für die Präparierübungen ausschließlich vorbehalten sein, d. h. sie dürfen nicht mit anderen Hauptvorlesungen oder -kursen zusammenfallen.
  9. Für die systematische Anatomie ist notwendig eine zweisemestrige Vorlesung von je 6 Stunden, außerdem eine ein-

malige Vorlesung über Knochen- und Gelenklehre mit 3 Stunden und eine Situslehre mit 2 Stunden. Verschiebungen im Inhalt der Unterrichtsstunden bleiben dem Ermessen der einzelnen Lehrer überlassen. Für Entwicklungsgeschichte, Gewebelehre und vergleichende Anatomie sind je 2 Stunden einsemestrig erforderlich. Der mikroskopische Kurs ist einsemestrig in 6 Stunden abzuhalten. Der gesamte anatomische Unterricht der vorklinischen Studienzeit umfaßt also mindestens 53 Wochenstunden.

10. Für den topographisch-anatomischen Unterricht während der klinischen Studienzeit ist eine einsemestrige Vorlesung von 3 Wochenstunden im Wintersemester, 4 Wochenstunden im Sommersemester notwendig.

#### IV. Bildung einer Fachvertretung der deutschen Anatomen.

##### Beschluß:

Der Vorstand der Anatomischen Gesellschaft wird zugleich betraut mit der Wahrung der Interessen des Faches und seiner Vertreter. Man erwartet, daß er in allen ihm zur Kenntnis kommenden Fachfragen vorgeht. Der Vorstand ist befugt, diese Aufgabe einem ihm geeignet erscheinenden Mitglied der Gesellschaft zu übertragen oder sich dafür durch Zuwahl von Mitgliedern zu ergänzen.

- V. Besprechung wegen der Materialbeschaffung für die anatomischen Anstalten.

Es wird empfohlen, daß die Direktionen der anatomischen Anstalten mit den Gemeindevorständen in unmittelbare Fühlung treten. Die Abneigung der Bevölkerung gegen die Übergabe der Leichen Angehöriger zur Sektion an die anatomische Anstalt soll dadurch bekämpft werden, daß man bezüglich Bestattung der Leichen nach der Sektion den Angehörigen möglichst entgegenkommt (Übernahme der Kosten, Zusicherung kirchlicher Bestattung und einer Grabstätte).

- VI. Von der Festsetzung eines Referates für die nächste Versammlung wird abgesehen und der Wunsch ausgesprochen, daß, wie bisher, der derzeitige Vorsitzende die Tagung durch einen wissenschaftlichen Vortrag einleitet.

#### VII. Kassenbericht.

Die Mitgliederbeiträge werden auf jährlich M. 15.— erhöht. Ablösung der Beiträge kann erfolgen durch einmalige Zahlung von M. 150.— Es wird die Erwartung ausgesprochen, daß Mitglieder, die bereits für dieses Jahr ihren Beitrag entrichtet haben, und ebenso lebenslängliche Mitglieder den früher von ihnen gezahlten Beitrag auf M. 15.— bzw. M. 150.— ergänzen.

- VIII. Eine Eingabe des Präparators und 1. Dieners der Anatomie wird zur wohlwollenden Kenntnisnahme empfohlen. Darin ist gebeten, daß die Leiter der anatomischen Anstalten bei der Neuordnung

der Beamtenbesoldung für möglichste Förderung dieser Dienststellen entsprechend ihrer Tätigkeit und Tüchtigkeit eintreten und befürworten möchten, daß sie in Gehalt und Stellung den mittleren Beamten mit verantwortungsvollem Dienst gleichgestellt werden.

- IX. Für die nächstjährige Tagung wird auf Einladung von Herrn GÖPPERT Marburg in Aussicht genommen.

Danach wird der Rest des wissenschaftlichen Programms erledigt.

#### Fortsetzung der Demonstrationen:

4. Herr VOGT: Projektion von Lichtbildern zu seinem Vortrag Nr. 4.
5. Herr AICHEL zeigt einen Penisknochen vom Waschbären und knüpft daran allgemeinere Ausführungen.
6. Herr MAURER weist auf seine Präparate von kernlosen Erythrocyten bei Urodelen hin.
7. Herren Dr. KUHLENBECK und cand. med. VON DOMARUS (als Gäste): Zur Ontogenie des menschlichen Großhirns.

Der Nachmittag sowie die Abende dienen dem langentbehrten geselligen Beisammensein.

#### Mitgliederbeiträge.

Seit der letzten Quittung in Bd. 52, Nr. 9/10 sind folgende Beitragszahlungen eingegangen:

für 1919 von den Herren: FUCHS (M. 5.—), GÖPPERT, HAMANN, HASSE, HEIDERICH, KÜLLIKER, KRAUSE, LUBOSCH, v. MÖLLENDORFF, MOSER, PETERSEN, SPANDOW, THILENIUS, TORNIER, UNNA, VEIT, VONWILLER, WEISSENBERG;

für 1920 von den Herren: BENDER, HASSE, JACOBSHAGEN, KAZZANDER, MARCHAND (6.— M.), ROSENBERG (6.— M.), SUSSDORF.

Ablösung erfolgte mit M. 75.— durch Frl. FREY und die Herren ELZE, KAJAVA, VEIT, VOIT, WICHMANN.

Nachzahlungen haben geleistet im Sinne der neuen Bestimmungen die lebenslänglichen Mitglieder Herren v. WALDEYER-HARTZ, (100.— M.), GRÄPER (75.— M.), v. EGGELING (100.— M.).

Mit ihren Beitragszahlungen sind von früheren Jahren folgende Mitglieder im Rückstande: ANDERSON (16), ARIËNS (19), BALDWIN (17), BERTELLI (16), BOEKE (19), BOTEZAT (19), BRACHET (17), BRINKMANN (19), BRODERSEN (19), BUGNION (15), BUJARD (19), CORI (16), CROZEL (15), DE GAETANI (15), DOWNEY (15), ECKSTEIN (17), EISMOND (15), EMMEL (15), FAURÉ-FRÉMIET (15), FAVARO (16), FEDOROW (15), FIRKET (15), FORSTER (19), GANFINI (15), GEDOELST (15), GEMELLI (16), v. GENERSICH (19), GEROTA (17), GIACOMINI (15), GIGLIO-TOS (15), GREIL (17), HANSEN (19), HENNEGUY (15), HOLMGREN (19), HOWDEN (19), HOYER (19), JOLLY (15), JOSEPH (19), KINGSBURY (16), KOLMER (19), KREDIET (19), LACHI (15), LANGELAAN (19), LECHE (19), LEVI (16), LOW (16), MANGIAGALLI (16), MINGAZZINI (16), OGUSHI (15),

PALADINO (16), PENSA (15), PÉTERFI (15), PRENANT (15), RETTERER (14), RICHTER (17), RUBASCHKIN (15), RUFFINI (16), RUPPRICHT (16), SAINT-HILAIRE (16), SALA (16), SCHLATER (13), VIKTOR SCHMIDT (15), SCHUBERG (19), SHELTON (17), SHINO (15), SIEGLBAUER (19), SIMONETTA (16), SKODA (19), STERZI (15), STRECKER (18), STUDNIČKA (19), SWAEN (15), TERRY (16), TOLDT (19), TOURNEUX (15), TUCKERMAN (17), VAN BAMBEKE (15), Freiherr VON WIESER (17), ZIMMERMANN (19).

Die in ( ) beigefügten Zahlen bedeuten das Jahr, seit welchem die Zahlung unterblieben ist.

Es wird hierdurch um baldige Einzahlung der rückständigen Beiträge, auch für das laufende Jahr, gebeten, unter Hinweis auf § 14 der Geschäftsordnung. Die Geldsendungen bitte ich nicht an mich persönlich, sondern möglichst durch Überweisung an die Bank für Thüringen Filiale Jena in Jena, Weigelstraße, Konto Anatomische Gesellschaft, zu richten.

#### Neue Mitglieder.

Als Mitglieder wurden aufgenommen: GÖSTA HÄGGQVIST, Dozent der Histologie und mikr. Anatomie in Lund. Dr. PHILIPP STÖHR, Prosektor für Histologie in Würzburg, Dr. FRANZ STADTMÜLLER, Privatdozent für Anatomie und Assistent am anatomischen Institut Göttingen, Dr. HERMANN HÖPKE, 1. Assistent am anatomischen Institut Breslau, Dr. FAHRENHOLZ, Assistent am anatomischen Institut Leipzig, Dr. DAVID EDW. HOLMDAHL, Dozent der Anatomie in Lund.

## Personalia.

Wien. Hofrat Prof. Dr. TOLDT feierte am 3. Mai seinen 80. Geburtstag. Die herzlichsten Glückwünsche der in Jena versammelten Anatomischen Gesellschaft wurden dem hochverehrten Jubilar durch den Schriftführer übermittelt. Herr TOLDT spricht dafür der Gesellschaft aufrichtigen, herzlichen Dank aus.

Der Schriftführer:  
H. v. EGGCLING.

---

INHALT Aufsätze. Otto Grosser, Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie, mit besonderer Anwendung auf Vererbungsfragen und den Bau der Plazenta S. 49—57. — Marie Pell, Ueber die LORENZINI'schen Ampullen der Torpediniden. Mit 9 Abbildungen. S. 57—70. — Yrjö Kajava, RUDOLF KOLSTER †. Mit einem Bild. S. 70—73. — Bücherbesprechungen. v. BAUMGARTEN, P., S. 74. — LUBOSCH, W., S. 74. — RUSS, VIKTOR K., S. 74. — TANDLER, JULIUS, S. 74—75. — WETZEL, GEORG, S. 75. — Anatomische Gesellschaft. Vorläufiger Bericht über die 29. Tagung in Jena vom 23. bis 25. April 1920. — Mitgliederbeiträge. — Neue Mitglieder. — Personalia.

---

Abgeschlossen am 14. Mai 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.

---

53. Bd.

✻ 20. Juni 1920. ✻

No. 4.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Über die Entwicklung und die Verbindungen des Sarkolemmis.

Von GÖSTA HÄGGQVIST.

Mit 7 Abbildungen.

In TH. SCHWANN'S bekannten „Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen“ (24) finden sich u. a. einige Äußerungen über die Entwicklung und den Bau der quergestreiften Muskulatur. Diese beginnen mit folgendem, VALENTIN'S Entwicklungsgeschichte (S. 268) entnommenem Zitat, die frühesten Entwicklungsstadien betreffend (S. 156):

„Lange vorher als gesonderte Muskelfasern wahrgenommen werden, sieht man die Kügelchen der Urmasse nach Längslinien geordnet, vorzüglich wenn diese zwischen zwei Glasplättchen leise gepreßt wird.“ Diese Kügelchen verschmelzen zu einer durchsichtigen Masse, wodurch Fasern entstehen. Diese haben oft das Aussehen von Perlenschnüren. Späterhin verschwindet jede Spur von Körnigkeit oder „Abteilung“ und die Faser wird „gleichmäßig durchsichtig begrenzt und zylindrisch“. Im sechsten Monate erscheint die erste Querstreifigkeit. Oben geschilderte Fasern sind die primitiven Muskelfäden. Diese zerfallen erst später in Primitiv-Fibrillen. So weit VALENTIN. Die jüngsten Stadien,

die SCHWANN selbst zu untersuchen Gelegenheit hatte, waren Schweineembryonen von  $3\frac{1}{2}$  " Länge. Bei diesen findet er die Muskelfäden aus Zylindern bestehend. „Man unterscheidet an den Zylindern einen dunklen Rand und einen inneren hellen Teil.“ Es scheint, als wäre der Zylinder „hohl“. In seinem Hohlraume sieht man die Zellenkerne liegen. Der dunkle Rand ist in einigen Fällen scharf nach innen hin begrenzt. SCHWANN meint, es unterläge keinem Zweifel, daß der primitive Muskelfaden eine Sekundärbildung sei, entstanden durch Verschmelzung primärer Zellen. Die Zellwände seien an den Verschmelzungsstellen resorbiert worden, in gewissen Fällen jedoch könne man sie noch als Streifen wahrnehmen. Die sekundäre Muskelzelle funktioniere nach der Verschmelzung wie eine einfache Zelle. In der nun folgenden Entwicklung verdichtet sich die Wand auf Kosten des zentralen Hohlraumes, wobei die Zellenkerne von der verdichteten Wand umschlossen und endlich ganz resorbiert werden. Nun entsteht die Frage — ich zitiere fortgesetzt SCHWANN —, ob man die Verdichtung der Zellwand als eine Verdichtung der Zellmembran oder als eine sekundäre Ablagerung auf deren Innenseite anzusehen hat. Er findet letzteres aus gewissen, von ihm aufgeführten Gründen (S. 165) als das Wahrscheinlichste. „Aber auch ohne diesen Grund hätte man dies vermuten müssen, da die Muskelbündel, wie es scheint, außen von einer strukturlosen Membran umschlossen sind. Man schrieb längst den Muskelbündeln eine Scheide zu, aber betrachtete sie als aus Zellgewebe gebildet und als bei den Primitivbündeln dem entsprechend, was bei den größeren Bündeln das Zellgewebe ist, wodurch sie voneinander getrennt werden. Allein diese Membran scheint eine ganz andere Bedeutung zu haben und die Zellenmembran der sekundären Muskelzelle zu sein. Sie ist strukturlos, sehr durchsichtig und erscheint als ein sehr schmaler, nach außen scharf begrenzter Saum um jedes Primitivbündel.“ „Es scheint mir daher äußerst wahrscheinlich, daß sie die Bedeutung der Zeilenmembran der sekundären Muskelzelle hat. Sie dient also nicht bloß zum Isolieren des Muskelbündels, sondern ist ein wesentlicher Bestandteil desselben.“ Durch diese Membran verbleibt der Muskelfaden durch das ganze Leben eine Zelle mit einheitlicher Membran und Zellraum ausgefüllt von einer festen Substanz, der eigentümlichen Muskelsubstanz. Diese Substanz ist zunächst bei ihrer Ablagerung homogen, differenziert sich jedoch späterhin in Fibrillen, den sog. Primitivfasern der Muskeln.

SCHWANN'S Äußerungen betreffs der Entwicklung der Muskulatur

weichen, wie man sieht, wesentlich von der jetzt allgemeinen Auffassung hierüber ab. In gewisser Hinsicht sind sie indessen auch noch heute von aktuellem Interesse. Dies ist in diesem Zusammenhange z. B. vor allem der Fall mit der Membran der Muskelzellen. Aus den hier angeführten Zitaten geht deutlich hervor, daß bereits vor SCHWANN'S Auftreten eine membranöse Grenzschicht zwischen der Muskulatur und dem interstitiellen Muskelbindegewebe bemerkt worden war. Diese Grenzschicht war jedoch als zu letztgenanntem Gewebe gehörig und als von gleicher Art wie dieses angesehen worden. Oben zitierte Äußerungen veranlaßten eine Umwälzung in dieser Hinsicht und bis in unsere Zeit ist die von SCHWANN vertretene Ansicht die vorherrschende gewesen. So finden wir z. B. in PH. STÖHR'S Lehrbuch aus dem Jahre 1918 (22) folgendes (S. 104): „Jede Muskelfaser wird von einer strukturlosen Hülle, dem Sarkolemma, welches die Bedeutung einer Zellmembran hat, eng umschlossen. Somit besteht die quergestreifte Muskelfaser aus Fibrillen, Sarkoplasma und Sarkolemma.“

Die Motive, welche SCHWANN'S Opposition gegen die ältere Auffassung betrifft die Natur des Sarkolemmas zugrunde lagen, sind vom Standpunkte der damaligen Zeit aus leicht zu verstehen, und SCHWANN selbst entwickelt in der Abteilung „Theorie der Zellen“ der oben erwähnten Arbeit seine Anschauung — an die hier erinnert werden soll — in äußerst übersichtlicher Weise. Er ist der Meinung, folgendes festgestellt zu haben: Durch ein Art Kristallisationsprozeß bildet sich erst das Kernkörperchen. Um dieses herum lagert sich darauf eine Schicht von anderer Beschaffenheit ab, der Kern. Durch Anhäufung neuer Moleküle zwischen den bereits vorhandenen wächst der Kern, stärker nach Fläche als nach Dicke, und auf diese Weise entsteht zwischen dem Kernkörperchen und dem Kern (Kernmembran) ein Hohlraum. Rund um den so entstandenen Kern lagert sich eine neue Schicht ab, die Zelle, dadurch, daß derselbe Prozeß, der bei der Bildung des Kernes vor sich ging, sich wiederholt, „nur mit dem Unterschiede, daß diese Prozesse, namentlich das Wachstum dieser Schicht und die Bildung des Zwischenraumes zwischen ihr und der vorigen Schicht (Zellenhöhle) hier schneller und vollkommener vor sich gehen.“

In SCHWANN'S Vorstellung waren die Membrane (Zellen- und Kernmembrane) von ausschlaggebender Bedeutung und ohne Membran wurde das Ganze für ihn keine Zelle. Daß die Flüssigkeit, welche die Zellenhöhle ausfüllte, sich möglicherweise selbst vermöge ihrer

Oberflächenspannung von der Außenwelt abschließen könne, das konnte man zu jener Zeit, wo die Kenntnisse in bezug auf die Bedeutung der physikalisch-chemischen Prozesse sowie derjenigen des Protoplasmas für die Biologie noch in gewisser Hinsicht wenig entwickelt waren, unmöglich einsehen. Für SCHWANN war es ganz einfach notwendig bei jeder Zelle eine Zellmembran zu finden. In seiner Einleitung teilt er seine Absicht mit der vorliegenden Arbeit mit und sagt u. a. folgendes (S. 7) „Wenn man Zellen tierischer Gewebe jenem Elementargebilde der Pflanzen analog stellen will, so kann dies mit Sicherheit nur auf einem der folgenden Wege geschehen, entweder 1. dadurch, daß man zeigt, daß ein großer Teil der tierischen Gewebe aus Zellen, von denen jede ihre besondere Wand haben muß<sup>1)</sup>, entsteht oder besteht“, usw. Da SCHWANN gewisse Übereinstimmungen im Bau der Pflanzen und Tiere nachzuweisen sucht, muß er auch die Existenz von Zellmembranen nachweisen.

Die fortschreitende Entwicklung der Histologie machte diese Bildungen überflüssig, und bald wurde das Fehlen derselben bei fast sämtlichen tierischen Zellen nachgewiesen. In bezug auf die Muskelzellen verhielt es sich anders. Hier fand sich faktisch eine Membran auf der äußeren Fläche des Muskelgewebes und dieselbe konnte auch bei kleinen Muskeln, bei denen das interstitielle Bindegewebe im übrigen wenig oder gar nicht entwickelt war, wahrgenommen werden. Einen solchen Tatbestand schildert z. B. O. SCHULZE (23) beim Hippocampus in der Muskulatur der Rückenflossen. Es ist unter diesen Umständen nicht zu verwundern, daß diese Bildung für eine Zellmembran erklärt wurde. Hierzu trug auch das von einer großen Anzahl Verfasser festgestellte Fehlen jeder Struktur bei.

SCHWANN'S Ansicht blieb jedoch keineswegs ohne Opposition, vielmehr erklärten im Laufe der Jahrzehnte mehrere Forscher, daß sie an die Richtigkeit der ursprünglichen Auffassung glaubten. In einer 1845 erschienenen Arbeit stellt REICHERT (21) fest, daß der primitive Muskelfaden (Bündel) frei in einem Sack aus Bindegewebe liege. In seinem „Lehrbuch der Histologie“ (17) vom Jahre 1857 sagt LEYDIG (S. 47): „Die Abschließung einer kleineren oder größeren Gruppe von Primitivzylindern (die ursprünglichen umgewandelten Muskelzellen) zu der neuen histologischen Einheit oder dem sog. Primitivbündel erfolgt durch homogene Bindesubstanz (Sarkolemma).“ In

1) Gesperrt vom Verfasser.

seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Muskelfasser vom Jahre 1861 hat sich MARGO (18) dieser Ansicht angeschlossen. DEITERS (2) verneint in einer im selben Jahr erschienenen Arbeit über die Regeneration der Muskulatur im Froschschwanz nach Beschädigungen die Möglichkeit einer Auffassung des Sarkolemm als Zellmembran, spricht sich aber auch nicht zugunsten von dessen eventueller Bindegewebe-Natur aus. In einer Abhandlung über die Veränderungen der quergestreiften Muskulatur bei Thyphus abdominalis äußert WALDEYER (25, S. 490) im Jahre 1865, daß man „weder örtlich noch zeitlich“ das Sarkolemma vom Perimysium internum unterscheiden könne. WILHELM HIS (14) sagt in seinem akademischen Programm vom selben Jahre: „Die Häute und Höhlen des Körpers“ (S. 10), daß „das Sarkolemm als ein sekundäres interzelluläres Gebilde dem eigentlichen Muskel nicht integrierend angehört“. ECKHARD (1866) spricht sich im selben Sinne aus.

Eine neue Stütze erhielten diese Ansichten durch das Erscheinen von FRORIEPS Abhandlung „Über das Sarkolemm und die Muskelkerne“ (5). Er bedient sich für seine Untersuchung des von KÜHNE in die histologische Technik eingeführten Pankreasfermentes und stellt im Gegensatz zu EWALD-KÜHNE fest, daß das Sarkolemm nicht digeriert wird, sondern nach der Behandlung die Membran wie ein leerer Schlauch zurückbleibt. Es glückte FRORIEP nicht, hierbei irgendwelche Struktur wahrzunehmen, sondern des Ganze erscheint ihm als eine homogene Röhre. (S. 420): „In diese strahlt die Sehne in feinsten Fäserchen aus, und zwar in der Weise, daß sich das Sehnenbündel unregelmäßig tütenförmig öffnet und in den Sarkolemm Schlauch fortsetzt.“ Er konstatiert weiterhin (S. 421): „Das Sarkolemm ist, wie sich daraus ergibt, ein Gebilde der Binde substanz, und zwar scheint es, wie wir später sehen werden, dem kollagenen Gewebe sehr nahe zu stehen.“ Um diese Ansicht noch mehr zu stützen, erwähnt er ein Experiment, welches zeigt, daß Substanzen, die das Kollagen in Leim überführen und es hierdurch aus dem Präparate auslösen, sich in gleicher Weise zum Sarkolemma verhalten.

Da somit sehr schwerwiegende Gründe für die Annahme einer bindegewebigen Natur des Sarkolemm vorgebracht worden sind, erscheint es recht eigentümlich, in wie geringem Grade eigentlich die allgemeine Ansicht über diese Frage, wie sie in diesbezüglichen Lehrbüchern zutage tritt, von diesen Gründen beeinflußt worden ist.

Doch auch in anderer Hinsicht brachte die fortschreitende Ent-

wicklung der Histologie bald schärfere Beobachtungen mit sich. Die Struktur des Sarkolemmis wurde beschrieben. Der erste, welcher, soviel ich weiß, diese Struktur wahrnahm, war PAPPENHEIMER (20), welcher im Jahre 1908 in einer Arbeit „Über juvenile, familiäre Muskelatrophie“ auch einen Beitrag zur Histologie des Sarkolemmis liefert. Er wandte BIELSCHOWSKYS Verfahren an und fand hierbei (S. 437), daß das Sarkolemm „keine homogene, strukturlose Membran darstellt, sondern ein zartes, membranähnliches Fibrillengeflecht, welches sich von dem Perimysium internum nicht abgrenzen läßt“. Um dieses zu kontrollieren, untersuchte er noch weitere 3 Embryonen von 5, 6 $\frac{1}{2}$  und 8 Monaten. „Die Schnitte der fetalen Muskeln zeigten ein etwas abweichendes Bild. Hier fehlte auch vollständig jede Andeutung von Zellmembran oder Sarkolemm. In BIELSCHOWSKY'schen Präparaten, sowie in Querschnitten, die nach HEIDENHAIN-VAN GIESON gefärbt waren, konnte man leicht wahrnehmen, daß die sehr scharf gefärbten Fibrillen nur mit einem schmalen, etwas zackig konturierten Protoplasmasaum bekleidet waren. Das Perimysium internum ist gegen den erwachsenen Typus unvollkommen entwickelt, besonders in dem 5 monatigen Embryo. Am Querschnitt findet man viele, dicht nebeneinander liegende Muskelfasern, welche voneinander durch Bindegewebscheiden nicht getrennt sind. Auch am Längsschnitte sind nur die stärkeren Stränge, welche in der Längsrichtung die Gefäße begleiten, stark ausgeprägt. Man sieht zwar zarte Fibrillen, welche in der Querrichtung die Fasern umschlingen, aber die membranähnlichen Fibrillengeflechte sind noch nicht ausgebildet. In den älteren, 8 monatigen Embryomuskeln ist das Bindegewebe etwas reichlicher und membranähnliche Fibrillennetze sind schon zu bemerken. Im Vergleich mit den Muskeln Erwachsener sind die Septen zwischen den Muskelfasern verhältnismäßig zart, und man findet am Querschnitte eine relativ große Zahl von Fasern, welche keine umhüllende Bindegewebsseide besitzen. Das Sarkolemm entwickelt sich also später als die Muskelfasern selbst, welche in dem 5 monatigen Embryo schon völlig differenzierte Fibrillierung zeigen.“ Dieses läßt sich nach Ansicht des Verfassers nur vom sekundären, kollagenen Sarkolemm sagen. Das primäre Sarkolemm scheint PAPPENHEIMER entgangen zu sein<sup>1)</sup>. Das Verhältnis beim Erwachsenen wird wie folgt beschrieben (S. 438): „Die fibrilläre Natur dieser Muskelscheiden läßt sich am deutlichsten bei

1) Siehe weiter unten S. 91.

sehr starker Vergrößerung erkennen (Komp.-OK. Nr. 12, Imm. 2 mm — REICHERT). Von den Längssträngen ziehen in schräger Richtung oder mehr rechtwinklig wellige Stützfibrillen über die Muskelfasern, die sich zerteilen und verästeln und auch miteinander anatomisieren können. Die äußert zarten Fibrillen, welche aus der weiteren Verästelung der Stützfasern entstehen, verlaufen nach allen Richtungen und bilden in dieser Weise ein dichtgeflochtenes, membranähnliches Netz, welches die Muskelfaser umschlingt. Ob die feinsten Fibrillen sich auch miteinander vereinigen — also eine echte retikulierte Membran darstellen —, ist nicht sicher festzustellen, aber sehr wahrscheinlich.

Wenn man auch nicht die Silberimprägnation als spezifisch für die Darstellung der Bindegewebsfibrillen hält, muß man doch anerkennen, daß die beschriebenen schwarzgefärbten Fibrillen und Fibrillennetze zum größten Teil bindegewebiger Natur sind. Elastische Fasern sind in normalen Muskelbündeln ziemlich spärlich und verlaufen meist in der Längsrichtung. Ferner vereinigt sich das Retikulum mit den stärkeren Bindegewebssepten sowie mit der Adventitia der Gefäße und Nerven. Über die Identität dieser Faserkomplexe mit dem Perimysium internum kann kein Zweifel bestehen.“

In gleicher Richtung sprechen sich ATHANASIU und DRAGOIU 1910 (1) aus. Sie verwendeten zu ihren Untersuchungen eine Modifikation von CAJALS Silberimprägnationsverfahren und ihr Material bestand aus Muskulatur von Fröschen und Säugetieren. Das Muskelbindegewebe ist in drei Hauptschichten geordnet: „1° une externe (A), où les fibres conjonctives prédominent; elles sont d'épaisseur variable et disposées en différents sens, mais la plupart sont obliques ou parallèles par rapport au grand axe de la fibre musculaire; 2° une moyenne (B) formée de fibres élastiques grosses, s'anastomosant entre elles pour former un réseau à mailles très larges; 3° une interne (C), le sarcolemma proprement dit, formé d'une membrane élastique continuée et doublée à sa face externe d'un réseau de fibrilles élastiques des plus fines.“

Sie glauben ferner nachweisen zu können, daß die Muskelfasern selbst von elastischen Elementen, gelegen in dem HENSEN'schen Streifen und in der isotropen Substanz, durchsetzt sind, was mit einer von RANVIER im Jahre 1880 geäußerten Ansicht übereinstimmen soll.

Hier mag es dem Verfasser gestattet sein, sein Erstaunen laut werden zu lassen über die weitgehenden Schlüsse, die oben genannte

Forscher auf Grund des angewandten Verfahrens ziehen zu können glauben. Zunächst sagen sie, daß sie vermöge ihres Verfahrens zuwege bringen können „l'imprégnation des éléments élastiques à l'exclusion de tous les autres ou des éléments conjonctifs“. Darauf erhalten sie sowohl die elastischen wie auch die übrigen Bestandteile gefärbt, können aber trotzdem feststellen, welche gewöhnliches Bindegewebe sind und was elastisch ist.

Noch eine Mitteilung über den Bau des Sarkolemm's machte 1913 GRIESMANN (6). Dieser wandte die Digestionsmethode an und färbte nach der Art von WORONIN und TRAINA<sup>1)</sup>. Im großen und ganzen kommt er zum selben Resultat wie FRORIEP, findet jedoch, daß das Sarkolemm wie ein Netz gebaut ist.

Das einzige, was nach all diesen Untersuchungen über das Sarkolemm noch als unzureichend bezeichnet werden kann, ist unsere Kenntnis seiner Entwicklung. Im nachstehendem will ich nun einen Beitrag zur Erkenntnis in dieser Richtung liefern, da es mir klar erscheint, daß nur auf diese Art die Frage bezüglich des Verhältnisses der Membran zu Muskulatur und Bindegewebe eine definitive Lösung erhalten kann. Auch schien es mir einer Untersuchung wert, wie sich das Sarkolemm in verschiedenen Entwicklungsstadien bei der HANSEN'SCHEN Bindegewebsfärbung verhält. Diese Färbeweise ist, soweit man nach bisher vorliegender Erfahrung urteilen kann, die einzige, vermöge welcher man in bezug auf die Farbe die kollagenen Fasern von sowohl elastischen als auch anderen Geweben unterscheiden kann.

### Eigene Untersuchungen.

#### Technik.

Für meine Untersuchung bediente ich mich des Digestionsverfahrens zum Teil an vorher nicht behandelten Froschmuskeln, zum Teil auch an fixiertem und in gewöhnlicher Weise zerlegtem Material. Zu einer 3 proz. Sodalösung fügte ich eine entsprechende Menge Trypsin in Substanz (GRÜBLER'S Präparat). In die so gewonnene Fermentlösung hängte ich frische Froschmuskeln oder stellte Gläser mit dem geschnittenen Material. Letztgenannte Präparate wurden nach 1—24

1) Beizung 1—2 Stunden in 1 proz. Resorcinlösung; Auswaschen; Färbung 10—20 Minuten in 1 proz. Acridinrotlösung; Auswaschen; Färbung in einer Mischung von gesättigter Pikrinsäurelösung 95 cm<sup>3</sup> und 1 proz. Wasserblaulösung 5 cm<sup>3</sup> während 1—3 Minuten; Entwässern, Einschließen. Siehe übrigens Zentralbl. allg. Pathol. Bd. 20; 1909.

stündiger Digestion mittels HANSENS Eisentrioxyhämatein- und Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode gefärbt. In den Fällen, wo ich ganze Froschmuskeln verwendete, wurde die Digestion unter 24 Stunden fortgesetzt, worauf die Präparate in einer Mischung von gesättigter Sublimatlösung und 10 proz. Formaldehydlösung fixiert wurden. Hierauf wurde auch dieses Material in 5  $\mu$  dicke Schnitte zerlegt und vermöge beider erwähneter oder auch nur letztgenannter Methode gefärbt. Ich habe außerdem für meine Untersuchung Froschlarven in verschiedenen Entwicklungsstadien verwendet, wie ich bereits früher in meinem Aufsätze über die Entwicklung der Myofibrillen beschrieben habe (16). Ich wiederhole hier nicht, was ich dort bereits über die zur Anwendung gekommene Untersuchungstechnik mitteilte, will jedoch statt dessen in Kürze auf das Eisentrioxyhämatein und dessen Verwendung hinweisen, da dieses Verfahren oft mit der HEIDENHAINschen Eisenalaunhämatoxylinmethode verwechselt zu werden scheint und im übrigen meiner Ansicht nach nicht die Beachtung gefunden hat, welche es durch seine Einfachheit und die mit demselben erzielten guten Resultate verdient. Die Farbe wird nach HANSEN (11, S. 55) auf folgende Weise bereitet:

- I. 10 g Ferriammoniumsulfat (Eisenalaun) werden in 150 g aqua destillata gelöst.
- II. 1,6 g Hämatoxylin löst man in 75 g warmem destilliertem Wasser auf.

I wird nun unter Umrühren in II gegossen, das Ganze wird unter langsamem Rühren bis zum Kochen gebracht. Kocht während  $\frac{1}{2}$  Minute, worauf die Flüssigkeit abgekühlt wird. Sie soll etwas Bodensatz vom Farblack enthalten und von dunkelbrauner Färbung sein. Die Flüssigkeit wird in gut schließenden Gefäßen aufbewahrt und vor dem Gebrauch filtriert.

Das Färben: Schnitte werden 1—5—10—20 Minuten oder event. mehrere Stunden lang gefärbt. Wird Differenzierung gewünscht, so kann diese durch 1 proz. Schwefelsäure erzielt werden. Zum Kontrastfärben können, wenn dies gewünscht wird, verschiedene saure Anilinfarben verwendet werden. Soll Färbung der Bindegewebe vorgenommen werden, will ich HANSENS Säurefuchsin-Pikrinsäuremethode empfehlen, die jedoch nicht mit v. GIESONS Methode zu verwechseln ist. Das Resultat gleicht dem der Eisenalaunhämatoxylinmethode, doch bestehen zwischen beiden Methoden wichtige Ungleichheiten, z. B. färben sich Mitochondrien und damit verwandte Bildungen nicht bei Anwendung des HANSEN'schen Verfahrens.

### Die frühesten Entwicklungsstadien des Sarkolemmis.

In einer früher in dieser Zeitschrift veröffentlichten Arbeit (16) habe ich dargelegt, daß die jüngsten Myoblasten in 5 mm langen Froschlarven aus polygonalen, deutlich gegeneinander abgegrenzten Zellen bestehen. Untersucht man das Protoplasma dieser jungen Muskelzellen genau, so findet man an dessen Peripherie einen schmalen Saum, der vermöge Eisentrioxyhämatein um einiges dunkler als das übrige Protoplasma gefärbt wird und die alleräußerste Grenze der Zelle bildet. Innerhalb dieser Abgrenzung kann mit den mir zu Gebote stehenden optischen Hilfsmitteln keinerlei Struktur wahrgenommen werden. Sie geht nicht in das Protoplasma des Myoblasts über,



Abb. 1.

sondern ist auch gegen dieses durch einen deutlich wahrnehmbaren Rand abgegrenzt und bildet so, genau genommen, eine mit doppelten Konturen versehene Membran (Abb. 1.). Der Begriff Membran ist hier nicht dahin zu verstehen, daß es sich bei der betreffenden Bildung um eine

feste Haut handelt, es ist hier vielmehr nur von einer Ausdifferenzierung innerhalb der Grenzschicht der Myoblasten die Rede, deren Dichtigkeit von derjenigen des im Inneren der Myoblasten vorkommenden Protoplasmas verschieden ist. In diesem Stadium bestehen die Muskelfibrillen, wo solche beobachtet werden können, aus einer kurzen Reihe von Körnchen, welches früheste Entwicklungsstadium derselben ich in meiner vorerwähnten Arbeit beschrieben habe. Die Zellen sind mit Dotterkörperchen überfüllt, wodurch ihre Abgrenzung oft schwer wahrnehmbar ist. Zwischen den Myoblasten kommen keine Zellen anderer Art vor, und es ist daher ausgeschlossen, daß die oben erwähnte Membran aus embryonalen Bindegewebszellen oder aus anderen mesenchymalen Elementen entstanden sein kann. Es handelt sich hier zweifellos um eine innerhalb des Myoblasts selbst entstandene membranöse Abgrenzung seines Protoplasmas, —

um ein Sarkolemm. Zum Unterschiede vom voll entwickelten Sarkolemm, so wie dasselbe beim ausgewachsenen Frosch auftritt, will ich diese strukturlose, doppeltkonturierte Membran das primäre Sarkolemm nennen.

Geht man bei der 5 mm langen Kaulquappe mehr kranialwärts und untersucht die in der Entwicklung weiter vorgeschrittenen Segmente der Muskelplatte, so findet man auch hier die gleiche membranöse Abgrenzung der Myoblasten. Man beobachtet sie am besten in den äußeren Partien der Muskelplatte, dort, wo diese an denjenigen Teil des Mesoderms grenzt, aus welchem sich das embryonale Bindegewebe entwickelt (Abb. 2). Auf dieser Abbildung sieht man einen Teil der Muskelplatte

mit einem deutlich wahrnehmbaren primären Sarkolemm. Außerhalb desselben einige Mesenchymzellen. Die Muskelsegmente bestehen auf dieser Entwicklungsstufe aus langen spindelförmigen Zellen



Abb. 2.

mit mehreren Kernen. Ob diese Zellen sich durch das ganze Segment erstrecken, so daß jeder Faden aus einer ursprünglichen Muskelzelle besteht, oder aber ob mehrere Zellen mit schräg abgeschnittenen Enden in einer Reihe liegen und die Myofibrillen in ihrem Verlauf durch das Segment von der einen Zelle auf eine angrenzende Zelle übergehen, habe ich nicht entscheiden können. In den seitlichen Partien der Segmente, wo die Zellengrenzen nicht durch dicht aneinandergelagerte Kolumnen und reichliche Fibrillenentwicklung und durch Anhäufung von Dotterkörperchen verdeckt werden, kann man oft eine spindelförmig zugespitzte Zelle beobachten, welche während der Präparation disloziert wurde und nun von der Muskelplatte fortgebogen ist. Dieses scheint mir darauf hinzudeuten, daß die einzelnen Zellen sich nur über einen Teil der Länge der Muskelplatte, und daß die Fibrillen sich innerhalb des Protoplasmas mehrerer Zellen erstrecken. In diesem Falle findet man indessen immer, daß die spindelförmigen Zellen von den erwähnten doppeltkonturierten Membranen umschlossen sind. Dort, wo, wie z. B. in den

zentralen Teilen des Segmentes, die Muskelfäden dicht beieinander liegen, wird im Längsschnitt das primäre Sarkolemm von Fibrillen und Dotterkörperchen verdeckt, so daß es nur ausnahmsweise festgestellt werden kann, und die Muskelplatte ergibt in dem Falle scheinbar das Bild eines einheitlichen Synzytiums. Der Querschnitt gestattet indessen in diesem Falle immer eine Begrenzung der einzelnen Muskelfäden.

Im 7 mm langen Stadium hat sich die Anzahl der Fibrillen bedeutend vergrößert, wodurch die Schwierigkeit, im Längsschnitt die einzelnen Muskelzellen zu begrenzen, bedeutend erhöht worden ist.



Abb. 3.

Im Querschnitt (Abb. 3) ist dieses jedoch möglich. Die Muskelfäden sind auch hier von einer deutlichen doppelkonturierten strukturlosen Membran begrenzt. Da ich nicht sicher war, ob nicht etwa durch Diffraktion das Bild solch einer Membran hervorgebracht werden könne, wandte ich mich mit einer diesbezüglichen Anfrage an Prof. FR. C. C. HANSEN. Diese Autorität auf dem Gebiete der mikroskopischen Optik erklärte jedoch nach Untersuchung meiner Präparate dieses für ausgeschlossen. Er glaubte im Gegen-

teil, daß die doppelkonturierte Linie, welche überall die Muskelfäden umgab, unzweifelhaft den Querschnitt einer membranösen Ausdifferenzierung in deren Protoplasma darstelle.

Im 9 mm langen Entwicklungsstadium finden wir wieder das gleiche Verhältnis. Die Muskelfäden werden noch immer durch eine Membran von gleichem Aussehn wie bisher umgrenzt. Gewisse Kerne sind während der Entwicklung der Fibrillen nach der Peripherie der Fäden zu verschoben und abgeplattet worden (Abb. 4*k*). Dieses beruht möglicherweise auf dem Druck, dem sie durch ihre Lage zwischen den Fibrillenbündeln und der Membran ausgesetzt sind. Letztere muß in diesem Falle eine gewisse Unnachgiebigkeit zugesprochen werden. Für die Richtigkeit dieser Annahme spricht ohne Zweifel ein Vergleich mit Abb. 5. Hier sieht man 2 Kerne zwischen

den Fibrillenbündeln und dem primären Sarkolemm liegen. Je nach dem jedem der beiden Kerne zur Verfügung stehenden Raume weist jeder der Kerne einen ungleichen Grad von Abplattung auf. In keinem der Fälle jedoch hat diese Abplattung einen solchen Grad erreicht wie in Abb. 4, wo die Fibrillen auch der äußeren Umgrenzung des Muskelfadens bedeutend näher liegen. Auch auf dieser Entwicklungsstufe können Zellen anderer Art innerhalb der Muskelplatte nicht wahrgenommen werden. Dotterkörperchen sieht man hier nur spärlich.

In den 11 bzw. 12 mm langen Stadien nehmen die Dotterkörperchen noch mehr an Zahl ab, um endlich bei der 13 mm langen Kaul-

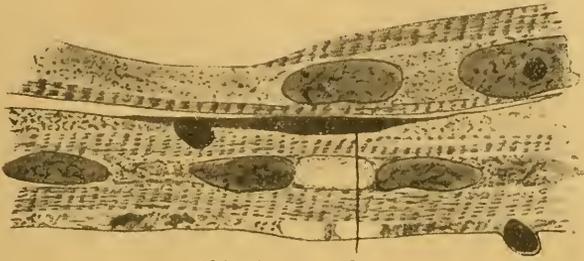


Abb. 4. k

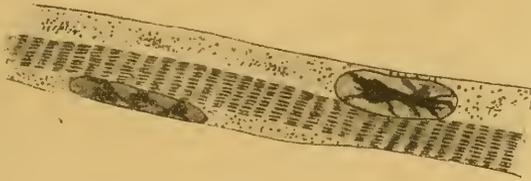


Abb. 5.

quappe ganz zu verschwinden. Parallel mit diesem Verbrauch des im Embryo gelagerten Reservenernährungstoffes geht indessen eine zunehmende Entwicklung des Gefäßsystems vor sich. Schon auf der 11 mm langen Entwicklungsstufe bemerkt man Gefäße, die bis in die unmittelbare Nähe der Muskelplatte und in die Myosepta zwischen die Segmente vorgedrungen sind. Bei 12 mm Länge dringen die Verästelungen der Gefäße in die Segmente zwischen die Muskelzellen ein, und bei der 13 mm langen Kaulquappe sieht man die Gefäße in wohlentwickelten Bogen zwischen oder über denselben verlaufen (Abb. 6).

Das Sarkolemm zeigt während dieser Entwicklung keinerlei Veränderung, sondern behält das oben beschriebene Aussehen bei. Dies ist auch der Fall im 14 mm langen Stadium, wo der Reichtum an Gefäßen sich noch vergrößert hat.

Bei der 16 mm langen Kaulquappe kann der Anfang der Entwicklung des Perimysium internum (Abb. 7) beobachtet werden. Man findet hier zwischen den Muskelfasern ein zierliches Netzwerk von feinen Fäden, welche die für das Kollagen charakteristische rote Färbung annehmen. Einige dieser Fäden sind etwas gröber, andere so fein, daß sie an der Grenze des überhaupt Sichtbaren liegen. Diese Fäden verlaufen nicht wie isolierte Fibrillen, sondern lösen ihre Verzweigungen und fließen wieder in anderer Weise ineinander,



Abb. 6.

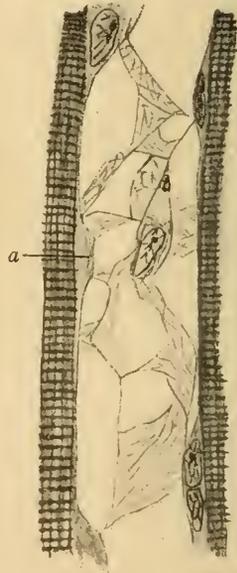


Abb. 7.

so ein äußerst graziles Netzwerk bildend, wie dies HANSEN (10, S. 433 und 12, S. 735) und E. MÜLLER (19) bereits früher beim Studium der Entwicklung der kollagenen Substanzen beobachtet haben. Dieses feine Netzwerk hängt eng mit der Membran zusammen, welche die äußerste Abgrenzung der Muskelfäden bildet. Unter Anwendung von HANSENS Säurefuchsin-Pikrinsäure-Verfahren nimmt nun auch diese Membran die für das Kollagen charakteristische Färbung an. Dieses weist darauf hin, daß an der Stelle des primären Sarkolemm

eine Ausdifferenzierung eines mit dem Kollagen verwandten Stoffes vor sich gegangen ist. Untersucht man indessen die betreffende Membran genauer unter Beobachtung der von mir in meiner vorigen Arbeit angegebenen Vorsichtsmaßregeln, findet man, daß diese kollagenartige Substanz keine homogene Haut bildet, sondern daß auch sie aus einem feinen Netzwerk von der Art des bei Beschreibung des ersten Auftretens des Perimysiums erwähnten besteht. Bei Benutzung der Mikrometerschraube erhält man den Eindruck, als wären feine Fäden quer, schräg oder der Länge nach geschnitten worden. Deutlicher wird dieses an Stellen, wo, (wie bei a Abb. 7) das Sarkolemm etwas schräg geschnitten worden ist. Dort kann man deutlich sehen, daß sich ein Netzwerk in der Peripherie der Muskelfäden gebildet hat. Beim Studium dieser feinen Strukturen habe ich außer ZEISS' homogener Fluoritimmersion mit großer Appertur mich mit Erfolg der HANSEN'Schen  $\frac{1}{7}$ -Immersionen im Verein mit stärkeren Kompensationsokularen 12—18 bedient.

Hiermit hat das Sarkolemm seinen Charakter verändert. Anstelle der strukturlosen Membran, die sie nur durch eine gewisse Nuancierung im Farbenton vom Sarkoplasma unterschied, finden wir das Sarkolemma ausgefüllt von einem feinen Netzwerk, gebildet aus einer der kollagenen Gruppe angehörenden Substanz. Zum Unterschied von dem früheren Stadium, von mir oben das primäre Sarkolemm genannt, sollte man nunmehr vom definitiven oder sekundären Sarkolemm sprechen.

Man könnte nun folgende Frage zur Diskussion bringen: Ist dieses kollagenartige Netzwerk von Mesenchymzellen, die mit den Gefäßen in die Muskelsegmente eingedrungen sind, gebildet worden, oder ist es innerhalb der Muskelzellen selbst entstanden? Hinsichtlich des Perimysium internum dürfte wohl die erste Annahme als ziemlich sicher angesehen werden können. Anders gestaltet sich die Frage in bezug auf das Netzwerk, welches das definitive Sarkolemm bildet. Hier läßt es sich entweder denken, daß die Stoffe, durch deren Umsetzung dieses Netzwerk sich bildete, eingedrungen waren, innerhalb der Muskelzelle verarbeitet wurden und von dort aus an die Außenfläche der Kolumnen abgesondert wurden, oder aber läßt es sich auch denken, daß sie durch die Zellen des Perimysiums an die Außenfläche der Muskelkolumnen geleitet worden sind, wo sie, um einen von HANSEN eingeführten Ausdruck anzuwenden, der jedoch nicht wörtlich zu nehmen ist, sich zu einem Netzwerk zusammenhängend

mit dem, welches die Zellen des Perimysiums durchsetzt, auskristallisiert haben, oder mit anderen Worten, daß sie von einer flüssigen Kolloidphase in eine feste Phase übergegangen sind. HANSEN bezeichnet mit dem neutralen Ausdruck Albumoid eine Gruppe von Substanzen, welche ein Vorstadium sowohl des Kollagens als auch des Elastins bilden und welche in die eine sowohl als auch in die andere dieser beiden Substanzen übergehen können. In welcher Ausdehnung dergleichen Substanzen an der Bildung des „primären Sarkolemm“ beteiligt gewesen sind, um dann nachher das für das Kollagen charakteristische Aussehen anzunehmen, wie auch in welcher Ausdehnung im allgemeinen derlei präkollagene Substanzen als innerhalb der Muskelzellen vorkommend gedacht werden können, dürfte augenblicklich noch schwer zu entscheiden sein. Es mag zugegeben werden, daß die erstgenannte Ansicht nicht mit den modernen Ansichten in Einklang steht, nach welchen die verschiedenen Fibrillenbildungen für ihre respektiven Gewebe spezifisch sein sollen.

Dieses beweist indessen keineswegs, daß eine andersartige Entwicklung undenkbar wäre, vielmehr müssen wir die Frage einer derartigen Möglichkeit, namentlich im Hinblick auf unsere mangelhaften Kenntnisse in bezug auf die ultramikroskopische Bildung der kollagenen Strukturen im allgemeinen, noch offen lassen. Was die Verbindung des Sarkolemm mit den Grundmembranen betrifft, so werde ich noch weiterhin Gelegenheit haben, einige Worte hierüber zu sagen. Was ich indessen nach den von mir vorgenommenen Untersuchungen als sicher ansehen muß, ist, daß das Netzwerk, welches das definitive Sarkolemma bildet, sich durch seine Färbbarkeit als aus der kollagenen Gruppe angehörenden Substanzen bestehend erweist, und daß es sich innerhalb der Grenzschicht der Muskelfäden ausbreitet.

#### Das definitive Sarkolemm und seine Verbindungen.

Im Laufe der fortschreitenden Entwicklung vermehren sich sowohl die Zellen als das Kollagen innerhalb des Perimysiums. Letzteres hängt noch immer mit dem Sarkolemm zusammen und auf diese Weise ergibt sich bei Digestionsversuchen ein Bild, nach welchem das Sarkolemm die dem Muskelgewebe am nächsten liegende Schicht des Perimysium internum bildet, wie dies FRORIEP, GRIESMANN u. a. feststellen. Wie ich indessen bereits gelegentlich meiner Beschreibung der Bildung des Netzwerkes erwähnt habe, ist dieses nicht immer notwendig der Fall.

Das Sarkolemma umgibt, soweit ich aus meinen Präparaten habe ersehen können, die Muskelfäden von allen Seiten. Irgendwelche Lücken, durch die die kollagenen resp. Muskelfibrillen auf die von O. SCHULTZE angegebene Art austreten könnten, habe ich nirgends gefunden. Mir scheint vielmehr, daß das Sarkolemma bildende Netz in die parallel laufenden Fibrillen der Sehnen überzugehen, in derselben Weise wie in die netzartig geordneten Fäden, aus welchen das Perimysium internum zum großen Teil besteht.

Die Ergebnisse meiner Digestionsversuche bestätigen in jeder Beziehung GRIESMANN'S Beobachtungen, und da mir eine Wiederholung derselben hier überflüssig erscheint, verweise ich den interessierten Leser auf die Arbeit des genannten Forschers.

Beim 19 mm langen Froschembryo finde ich am frühesten die von mehreren Forschern (HEIDENHAIN 13, HOLMGREN 15) wahrgenommene Verbindung zwischen Grundmembran und Sarkolemm. In einer früher erschienenen Arbeit (16) habe ich nachgewiesen, daß die vorerwähnte Bildung schon in einem sehr frühen Stadium der Entwicklung der Muskulatur auftritt. Sie beschränkt sich dort indessen auf das Gebiet der Fibrillen und gelangt niemals durch das diese umgebende Sarkoplasma hindurch bis zum primären Sarkolemm. Letzteres geschieht, soweit ich auf Grund meiner Präparate feststellen konnte, erst in oben erwähntem, verhältnismäßig spätem Entwicklungsstadium. Auf späteren Entwicklungsstufen, wie auch im voll ausgewachsenen Stadium habe ich dieses Verhältnis regelmäßig angetroffen. Eine interessante Beobachtung bezüglich der Grundmembrane will ich hier nicht unerwähnt lassen. Bei Färbung mit Säurefuchsin-Pikrinsäure nehmen diese Bildungen, namentlich in der Peripherie der Zellen, dem Sarkolemm zunächst, eine schwach rötliche Färbung an. Ich habe oben erwähnt, wie spezifisch sich das HANSEN'SCHE Bindegewebsfärbungsverfahren gegenüber dem Kollagen verhält. — Vergleiche auch die von HANSEN hierin gemachten Versuche (12). Hieraus könnte man die Schlußfolgerung ziehen, daß die Grundmembranen aus einer dem Kollagen nahe verwandten Substanz bestehen. Aus Färbungsversuchen allein einen so weittragenden Schluß zu ziehen, schien mir indessen doch sehr gewagt. Ich richtete deshalb bei Digestionsversuchen mein spezielles Augenmerk auf die Grundmembranen und suchte vermöge Untersuchung von Präparaten mit verschiedener Digestionsdauer nach Verschiedenheiten in der Resistenz dieser Bildungen sowohl als auch des Sarkoplasmas gegenüber dem Ferment. Eine solche Verschiedenheit konnte ich nicht finden, sondern scheinen die

Grundmembranen in der amorphen Masse aufzugehen, welche schon nach kurzer Digestionsdauer aus dem Muskelgewebe entsteht. Diese Versuche sind jedoch meiner Ansicht nach für die Natur der Membran nicht ausschlaggebend. Alle Arten Kollagen sind nicht von gleicher Resistenz gegenüber der Trypsindigestion. So schreibt z. B. GOLOWINSKI (nach BÖHM und OPPEL) den jungen kollagenen Fibrillen nur wenig Resistenz zu. Möglich ist, daß es sich mit den Grundmembranen ebenso verhält und diese dennoch aus einer mit dem Kollagen verwandten Substanz bestehen.

Wir kommen somit darauf zurück, daß eine Ausdifferenzierung kollagener Substanzen innerhalb der Muskelzellen nicht mit der Lehre von der Spezifität der Fibrillen übereinstimmt. Ich weise in diesem Zusammenhange und einzig in der Absicht, die Frage offen zu lassen — nicht um auf diesem noch unvollkommenen Stadium der Erkenntnis bereits ein endgültiges Urteil zu fällen —, auf das hin, was ich oben in bezug auf diese Frage geäußert habe. Es soll hier außerdem noch daran erinnert werden, daß RANVIER der Ansicht war, diese Membranen seien elastischer Natur, eine Behauptung, deren tatsächliche Übereinstimmung mit der Wirklichkeit ATHANASIU und DRAGOIU (1) meinen beweisen zu können. Erinnert sei auch daran, daß HANSEN eine Umwandlung von glatten Muskelzellen in kollagene Fäden beobachtet hat. Alles dieses scheint mir darauf hinzudeuten, daß die Frage, ob mit dem Kollagen verwandte Substanzen auch innerhalb der quergestreiften Muskelzellen ausdifferenziert werden können, einstweilen noch offen gelassen werden muß. Diese Schlußfolgerung scheint übrigens auch anderen Forschern auf diesem Gebiet nicht fremd zu sein. So äußert O. SCHULTZE (23) in seinen Arbeiten über den direkten Übergang der Myofibrillen in Sehnenfibrillen, er habe die letztgenannten sich durch das Sarko'emm in die Muskelzelle hinein erstrecken sehen, wo sie allmählich in Myofibrillen übergegangen seien. Ich erwähne dies nur, um zu zeigen, daß der von mir als möglich angenommene Tatbestand keinen neuen Gedanken enthält. Im übrigen habe ich SCHULTZES Beobachtungen nicht bestätigen können, sondern es bilden meiner Ansicht nach die Telophragmen die einzige Verbindung zwischen Myofibrillen und kollagenen Fibrillen.

Suche ich meine Beobachtungen bezüglich der Entwicklung des Sarkolemmis in Kürze noch einmal zusammenzufassen, so ergibt sich folgendes:

Schon bei den jüngsten von mir beobachteten Myoblasten kann man in der Peripherie des Zellprotoplasmas eine doppeltkonturierte

membranöse Ausdifferenzierung wahrnehmen. An der Stelle, wo diese Membran entsteht, bildet sich darauf gleichzeitig mit der Bildung des Perimysium internum und in unmittelbarer Verbindung mit demselben ein feines kollagenes Netzwerk<sup>1)</sup>. Dieses Netzwerk ist das definitive, kollagene Sarkolemm und dieses tritt in Verbindung mit den Grundmembranen, welche sich in bezug auf ihre Färbung wie das Kollagen verhalten.

Vorliegende Arbeit ist zum Teil am Normalanatomischen Museum der Universität zu Kopenhagen und zum Teil in meinem eigenen Laboratorium am anatomischen Institut der Universität zu Lund ausgeführt worden. Im Laufe meiner Arbeit habe ich oft den Vorzug einer Besprechung mit dem Leiter des erstgenannten Institutes, Herrn Prof. FR. C. C. HANSEN, genossen, und seine tiefgehende Kenntnis bezüglich der Entwicklung des Mesoderms ist mir von unschätzbarem Werte gewesen. Hierfür und für die liebenswürdige Gastfreundschaft, die mir zuteil wurde, spreche ich hiermit meinen wärmsten Dank aus.

#### Literaturverzeichnis.

1. ATHANASIU, J., et DRAGOIU, J., „Association des Elements élastiques et contractiles dans les muscles lisses et striés.“ *Compt. rend. Acad. sc.* T. 151, Nr. 2, 1910, S. 551.
2. DEITERS, O., „Beitrag zur Histologie der quergestreiften Muskeln.“ *Arch. f. Anat. Jahrg.* 1861, S. 393.
3. ECKARD, C., „Zur Entwicklungsgeschichte der Herzmuskulatur.“ *Zeitschr. f. rat. Med.* III. Reihe, Bd. 29, 1867, S. 55.
4. FLEMMING, W., „Die Histogenese der Stützsubstanzen der Binde-Substanz-Gruppe.“ *Handbuch der vergl. und experimentalen Entwicklungslehre der Wirbeltiere*, herausgegeben von O. HERTWIG.
5. FROBIEP, A., „Über das Sarkolemm und die Muskelkerne.“ *Arch. f. Anat. u. Physiol.*, anat. Abt. Jahrg. 1878, S. 416.
6. GRIESMANN, B., „Über die fibrilläre Struktur des Sarkolemm.“ *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol.* Bd. 29, 1913, S. 268.
7. HANSEN, FR. C. C., „En paalidelig Metode till Farvning af Bindevaevet.“ *Hospitaltidende* Nr. 42, 1898.
8. HANSEN, FR. C. C., „Eine zuverlässige Bindegewebefärbung.“ *Anat. Anz.* Bd. 15, 1898.
9. HANSEN, FR. C. C., „Om Udviklingen af Grundsubstanzen i Bindevaevs-grupper.“ *Hospitaltidende* Nr. 48—50, 1899.

1) Nachtrag zur Korrektur: In einem Aufsatz im *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 83, 1913, S. 1 teilt PETERFI mit, daß er das Sarkolemm teils aus einem kollagenen Netze, teils auch aus einer homogenen Grundsubstanz bestehend gefunden hat, was mit der oben beschriebenen Entwicklung gut übereinzustimmen scheint.

10. HANSEN, FR. C. C., „Über die Genese einiger Bindegewebsgrundsubstanzen.“ Anat. Anz. 16. Jahrg., 1899, S. 417.
11. HANSEN, FR. C. C., „Über Eisenhämatein, Tonerdealaunhämatein, Hämateinlösungen und einige Cochenillefarblösungen.“ Zeitschr. f. wiss. Mikr. Bd. 22, 1905, S. 45.
12. HANSEN, FR. C. C., „Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen: I. Der Hyalinknorpel.“ Anat. Hefte Bd. 27, 1905, S. 535.
13. HEIDENHAIN, M., „Plasma und Zelle.“ 2. Lief. Jena 1911.
14. HIS, W., „Die Häute und Höhlen des Körpers.“ Basel 1865.
15. HOLMGREN, E., „Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 71, 1908, S. 165.
16. HÄGGQVIST, G., „Über die Entwicklung der quergestreiften Myofibrillen beim Frosche.“ Anat. Anz. 1920.
17. LEYDIG, F., „Lehrbuch der Histologie.“ 1857.
18. MARGO, TH., „Neue Untersuchungen über die Entwicklung, das Wachstum, die Neubildung und den feineren Bau der Muskelfasern.“ Wien 1861.
19. MÜLLER, E., „Untersuchungen über ein faseriges Stützgewebe bei den Embryonen von *Acanthias vulgaris*.“ Kungl. Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar Bd. 49, 1912.
20. PAPPENHEIMER, A. M., „Über juvenile familiäre Muskelatrophie. Zugleich ein Beitrag zur normalen Histologie des Sarkolemm.“ ZIEGLERS Beiträge zur Patholog. Anat. Bd. 44, 1903, S. 430.
21. REICHERT, K. B., „Bericht über die Fortschritte der mikroskopischen Anatomie im Jahre 1845.“ MÜLLERS Archiv 1846, S. 176.
22. STÖHR, PH., „Lehrbuch der Histologie.“ 17 Aufl., bearbeitet von O. SCHULTZE.
23. SCHULTZE, O., „Über den direkten Zusammenhang zwischen Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen.“ Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79, 1912, S. 307.
24. SCHWANN, TH., „Mikroskopische Untersuchungen über die Übereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen.“ Berlin 1839.
25. WALDEYER, „Über die Veränderungen der quergestreiften Muskeln bei der Entzündung und dem Thyphusprozeß, sowie über die Regeneration derselben nach Substanzdefekten.“ Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. Bd. 34, 1865, S. 473.

Nachdruck verboten.

## Über die teratogenetische Bedeutung der Proigenese des Amnions.

Vorläufige Mitteilung

von ALFRED GREIL, Innsbruck.

Die bei Fledermäusen, manchen Nagern, wahrscheinlich allen Affen und dem Menschen gelingende frühzeitige Ausbildung des Amnions, die Persistenz der bei allen Säugerkeimen das Blastulastadium begründenden Sonderung des Embryoamnioblastems (Embryonal-knotens) gewährt die Möglichkeit eines — unter Umständen äußerst verhängnisvollen — Naturexperimentes größten Stiles, welches die

tiefsten Einblicke in die allgemeine und spezielle Dynamik der menschlichen Entwicklung eröffnet und auch dem Geschwulstproblem verlässliche Richtlinien weist. — In seiner für das Verständnis der Säugerentwicklung grundlegenden Schilderung früher Embryonalzustände der Fledermaus (*Vespertilio murinus*) hat VAN BENEDEN<sup>1)</sup> eine Keimblase abgebildet, in deren Embryoamnioblastem dicht nebeneinander zwei Höhlungen aufgetreten waren, ohne jedoch diesen Befund weiter zu erörtern<sup>2)</sup>. Die Folgeerscheinungen, welche sich aus einer so tiefgreifenden Sonderung im Zellenstammbaume ergeben, hängen von folgenden Momenten ab:

1. Vom Größenunterschiede der — mitunter multipel auftretenden — Blasenbildungen bzw. Sonderungen. Alle Übergänge leiten von — relativ und absolut — winzigsten marginalen, peripheren Knötchen zur vollen Halbgröße des Einheitskeimes. In letzterem Falle entstehen eineiige Zwillinge (ca. 1 ‰ der Geburten), die sich zum Verwechseln ähnlich sehen können. Bestehen Größenunterschiede, so können dieselben z. T. auf geringgradige Inäqualität der Sonderung des Embryoamnioblastems zurückgeführt werden.

2. Von der Orientierung der beiden Partialkeime. Die Sonderung der beiden Kugelgewölbekonstruktionen kann in allen Ebenen, senkrecht oder schräg auf die Bodenfläche des kuchenförmigen Embryoamnioblastems erfolgen. Die kleinere Blase kann an irgendeiner Stelle des gesamten Umkreises der größeren abgeschnürt werden. Infolge des polarbilateralen Eibaues ist der Boden der Amnionhöhle hinsichtlich aller artgemäßen zellulären Fähigkeiten prävalent und baut den Embryo auf. Aber auch innerhalb dieses Gebietes sind als letzte, minutiöseste Konsequenzen jener Ungleichheit des Eibaues vom Zentrum nach der Peripherie hin subtilste Abstufungen der zellulären Leistungsfähigkeit anzunehmen. Es erscheint demnach nicht gleichgültig, ob gleich große Bläschen oder solide Knötchen am vorderen oder am hinteren Rande der mit dem Beginne der Gastru-

1) Anatom. Anzeiger, Bd. 16, 1899 (Abb. 14).

2) Verf. hat diese Variante sowohl in den Richtlinien des Entwicklungs- und Vererbungsproblems (1912), wie in den Tafeln zum Vergleiche der Entwicklung der Wirbeltierembryonen (1914) für die Erklärung der Entstehung eineiiger Zwillinge verwertet. Die Darstellung der weiteren Konsequenzen war für eine spezielle Arbeit geplant, die in der 5 1/2 Jahre dauernden Kriegsgefangenschaft ausgeführt wurde. Das Manuskript wurde 1916 konfisziert und befindet sich in unbekanntem russischen Händen.

lation — dem Auftreten des Primitivstreifens und Urdarmes — sichtbar orientierter Embryonalanlage abgesprengt werden.

3. Von dem Umstande, ob sich die gesonderten Bläschen im Verbande mit dem Dottersackepithel entwickeln oder nicht. Die Unterlage des Dottersackes ist — entsprechende Minimalonstruktion des Bläschens vorausgesetzt — für den normalen Ablauf der Urdarmbildung für die Richtungsbestimmung des Längenwachstumes des Urdarmes sowie der zur Erhebung und Abschnürung des Embryos führenden, entspannenden Faltenwürfe und Verwerfungen unerlässlich, notwendig — so interessant und lehrreich auch die freie Urdarmbildung ohne Unterlage eines Dottersackes bzw. einer subgerminalen Zellschichte für die Gastraeatheorie ist. Aus solchen Urdärmen gehen die manchmal in Dermoiden zu beobachtenden darmähnlichen Formationen hervor.

4. Von den peripheren Widerständen, welche sich dem Längenwachstum der Embryonalanlagen (Amnionböden) entgegenstellen. Dies gilt vor allem für die symmetrischen Doppelbildungen Minutiöseste, in der Gesamtanordnung, insbesondere in der allgemeinen äußeren Beugung gelegene Momente entscheiden darüber, ob die Hauptspannungsrichtungen, in denen die Invagination und die Längenzunahme der Neuralplatte erfolgen, miteinander parallel, in schrägem oder rechtem Winkel zueinander stehen. Daraus ergeben sich verschiedene Stellungen bzw. Verwachsungsmöglichkeiten der beiden Embryonen.

5. Von den gegenseitigen, unmittelbaren Lagebeziehungen der Partialkeimlinge. Je nach dem Größen- und Einstellungsverhältnis, sowie anderen sich epigenetisch ergebenden Momenten bestehen vier Kategorien:

a) Die Sonderung der beiden Amnionhöhlen bleibt während der ganzen Entwicklung aufrecht erhalten (80% aller eineiigen Zwillinge).

b) Die beiden oder die multipel aufgetretenen Amnionhöhlen konfluieren. Tritt dies frühzeitig, noch im Blastulazustande ein, so entsteht eine normale Einheitsbildung. Erfolgt dies später, so entwickeln sich beide Feten in einer Amnionhöhle und ihre Nabelschnüre können sich verwickeln. Je nach den Größenverhältnissen ergeben sich alle Zwischenstufen zwischen der Normalbildung und dem Amorphus. Reste der trennenden amniotischen Scheidewand können in Form von Falten oder Sporne an beliebigen Stellen der Zirkumferenz des Embryonalschildes am Boden der Amnionshöhle erhalten und bei den verschiedenen Wachstumsbewegungen emporgehoben, mitgezogen und durch Dehiscenz bandartig umgestaltet werden. Sie können

die verschiedensten Formationen der Körperoberfläche mit der Amnioswand verbinden und den Ablauf gewisser Entwicklungsvorgänge störend beeinflussen.

c) Die beiden Keimanlagen entwickeln sich so nahe, daß es (nach erfolgtem Amniodurchbruch) zu deren partiellen Verbindung kommt. Ein derartiger Zusammenhang findet ausschließlich bei symmetrischen Doppelbildungen statt. Je nach der gegenseitigen Orientierung entstehen die Kranio-, Cephalothoraco-, Thoraco-, Xypho-, Ileoxypho-, Pygo- und Ischiópagen, the bidden maids.

d) Sämtliche asymmetrischen Doppelbildungen, alle Teratome, Dermoide, Enterocysten und teratoiden Mischgeschwülste sind Einschlüsse (Inklusionen). Sie gehen aus marginalen, kleinen oder größeren Bläschen bzw. Knötchen hervor, welche beim Flächenwachstum der Hauptblase sowie des Dottersackes nicht peripherwärts verlagert werden, sondern unter die ektodermale Randzone der sich über sie hinweg-schiebenden Embryonalanlage gelangen. Sie werden von deren Wachstumsbewegungen, insbesondere Auffaltungen erfaßt und mitgeschleppt. Auf solche Weise können sie an alle Stellen des Autositen gelangen, mit Ausnahme der axialen und pariaxialen Regionen. In erster Linie kommen hierbei die beiden primären, das Breiten- und Längenwachstum entspannenden Faltenwürfe — der Neuralfalten- und der vordere Grenzfaltenwurf — sowie der später erfolgende hintere Grenzfaltenwurf (die Einleitung zur Schwanzbildung) in Betracht. So werden diese Gebilde zu äußerst markanten Marken für die wichtigsten Wachstumsbewegungen.

In der sekundär, durchaus epigenetisch erworbenen Situation ergeben sich nun neue, die coätane Entwicklung der Inklusionen in wesentlichem Belange mitbestimmende Abhängigkeitsverhältnisse:

Von den lokalen Beziehungen zu den speziellen Formationen des Autositen. Im Allgemeinen kommt hierbei nur das Ektoderm und das Mesoderm, sowie deren Derivate in Betracht; das invaginierte Entoderm nur ausnahmsweise. Der Parasit kann unter dem Ektoderm liegen bleiben, von den Seitenplatten, bzw. dem prostomal entstandenen Mesoderm über-, um- oder unterwachsen werden, demgemäß von der Splanchno- bzw. Somatopleura bedeckt sein und diese vorwölben. Er kann auch vom zentralen, nicht invaginablen Entodermmassiv des Primitivstreifens überwachsen werden und dann bei dessen Umstürzung an die Ventralseite der Schwanzknospe geraten. Die in den verschiedenen Körpergebieten des Autositen immer inniger werdenden, das Teilungswachstum, die Anordnung und Strukturdifferenzierung mitbestimmenden lokalen, dynamischen Beziehungen betreffen:

a) Die physikalischen Korrelationen. In allen Fällen setzt ein Ringen des inkludierten Keimlings mit der Nachbarschaft ein; er hat sich in seinem, gleichen Schritt haltenden Wachstum gegen Hindernisse und Hemmnisse aller Art zu behaupten, sie zu überwinden oder ihnen auszuweichen. Beide Teile müssen sich in innigster wechselseitiger Anpassung weiterentwickeln; sie stören sich gegenseitig, es entstehen daraus auf beiden Seiten Mißbildungen und neue Formbildungen im gemeinsamen Ringen um den beengten Raum. Alle sich epigenetisch ergebenden Wachstums- und Differenzierungsgelegenheiten werden ausgenützt — und schließlich überschwemmt der Parasit seinen Ernährer mit seinen höchst malignen Metastasen und gefährdet so das symbiotische Verhältnis.

b) Von den chemischen Korrelationen. Die Entwicklung ist umgewandelte Energie der Ernährung. Sowohl hinsichtlich des formativen wie des funktionellen Stoffwechsels, der Gewinnung formativer und funktioneller Energie können an den verschiedenen Stellen des Autositen für den Parasiten verschiedene Ernährungsbedingungen bestehen. In dem trefflichen Nährboden der Keimstätten kann sich die Inklusion reicher entfalten als in einem weniger vaskularisierten Gebiete — *ceteris paribus* — wengleich die Bedeutung sekundärer Anpassungsweisen des Gefäßsystems bei erhöhter Beanspruchung nicht unterschätzt werden soll.

Für sämtliche Inklusionen, welche im Ausgangsstadium Bläschen sind und nicht durch sekundäre Proliferation solid werden, besteht noch eine spezielle Abhängigkeit ihrer Lagerung.

6. Von der Beschaffenheit der sich über sie hinwegwölbenden ektodermalen oder mesodermalen Epithelschicht. Das Entoderm kommt, wie bereits erwähnt, nur ganz ausnahmsweise im Betracht, wenn z. B. Mediastinal- oder Beckendermoide in die Luftwege bzw. Harnblase durchbrechen und auf solchen Wegen Haare nach außen gelangen. Wenn das bedeckende Epithel, welches sich in Blastula- oder Neurulastadium des Autositen über das marginale Bläschen hinweggeschoben hat, im Wachstum mit der Amnionhöhle des Parasiten nicht gleichen Schritt hält, so erfolgt ein Durchbruch der beiderseitigen Schichten und der Parasit wird frei. So kommt es, daß die nabelstrangartigen Verbindungen oder die breiten Stiele der Parasiten an der Schädelbasis (dicht vor der ehemaligen Insertion der Rachenhaut) oder am Scheitel inserieren.

Es wird allgemein angenommen und trifft sicherlich zumeist zu.

daß eineiige Zwillinge desselben Geschlechtes sind; doch muß es nicht so sein. Es ist stets an jenen Goldfinken zu erinnern, der an den beiden Körperhälften konträrsexuell differenziert war. Die Entstehung einer solcher Verschiedenheit ist entweder auf eine ungleiche Centrosomenteilung oder auf das Verbleiben protoplasmatischer Abschnitte des Spermatozoons in einer der beiden ersten Blastomeren zurückzuführen, falls die Symmetrieebene des Keimlings mit der ersten Furchungsebene zusammenfällt. Erfolgt an einem Säugetiere eine solche Differenzierung des Zellenstammbaumes in Übereinstimmung mit der Sonderung zweier Partialkeime, dann können sich daraus sowohl hinsichtlich des Teilungswachstumes, wie der Struktur differenzierung ganz erhebliche Verschiedenheiten beim epigenetischen Form-erwerb ergeben. Abgesehen von diesen Möglichkeiten, besteht in der Ausgestaltung des Parasiten eine besondere Abhängigkeit.

7. Vom Geschlecht der Keimzelle, bzw. ihrer latenten Geschlechtsbestimmung und späterhin zum mindesten hinsichtlich des erhaltend-formativen Stoffwechsels (durch Hormonwirkung) vom Autositen. Dieser Einfluß äußert sich in besonders intimen und markanten epigenetischen Reaktionen, indem z. B. in den Ovarien die Dermoidcysten, in den Hoden der Autositen die zellreichen, rascher wachsenden, aber sich weniger weit differenzierenden, daher auch nicht alternden teratoiden Mischgeschwülste überwiegen. Auch die chorion-epitheliomatösen Teratome sind beim Manne viel häufiger anzutreffen, das Struma ovarii ist ebenfalls das Derivat eines Knötchens.

Der gesamte Erscheinungskomplex bildet insofern eine einheitliche Kategorie, als die Sonderung des Embryoamnioblastems in zwei oder mehrere, einander neben- oder untergeordnete Formationen auf einem wenigstens in den kritischen Stadien als Ganzbildung erhalten bleibenden Dottersack erfolgt. Bei dem alsbald einsetzenden Abrücken und gegenseitigen Verspreizen der beiden Teilsysteme muß der Dottersack in die Länge gezerrt, bzw. in dieser Richtung zum Mitwachsen angeregt werden, bis schließlich früher oder später eine Sonderung erfolgt. Außer dieser großen umfassenden Kategorie (I) bestehen noch zwei andere, oder sind wenigstens als möglich anzunehmen; nämlich: II. Die (höchstwahrscheinlich auch beim menschlichen Keimlinge erfolgende) Aushöhlung eines soliden, subgerminalen Zellhaufens zur Kugelgewölbekonstruktion des Dottersackes erfolgt nicht einheitlich. Es können zwei oder mehrere, gleich oder verschieden große Dottersäcke entstehen, welche an dem einheitlich ausgehöhlten, auflagernden Embryoamnioblastem eine korrespondierende

Sonderung in Partialsysteme induzieren können. Eine dritte Möglichkeit (III) bestände darin, daß die Entstehung der Kugelgewölbe-konstruktionen sowohl im soliden Embryoamnioblastem wie im subgerminalen Zellhaufen doppelt erfolgt. Die Orientierung dieser Partialeonstruktionen würde vom Zufall (s. v. v.) abhängen. Jedenfalls würde im Falle einer Inkongruenz die durch die Sonderung des Embryoamnioblastems induzierte Doppelbildung das Feld beherrschen.

Für die grobe Klassifikation der Erscheinungsweisen dürfte sich die Gruppierung in folgende drei Kategorien bei genau gleicher tera-topogenetischer Terminationsperiode (SCHWALBE) empfehlen:

I. Vollkommen freie, selbständige Entwicklung der Doppel-, Mehrfach- oder Sonderkeime in getrenntem oder gemeinsamem Amnios. Dieser Zustand kann auf dreierlei Weise eintreten:

1. durch typische Einzelentwicklung am Boden zweier oder mehrerer im Blastulazustande gesonderter Amnioshöhlen;

2. durch das Vorwachsen einer soliden, ausgehöhlten bzw. parasitären Formation in die Amnioshöhle des Autositen mit nachfolgender Abschnürung. Je nach der Lagerung des parasitären Keimlings ist das Gebilde vom Amniosepithel oder vom Ektoderm des Autositen überkleidet;

3. durch nachträgliche Konfluenz der Amnioshöhle eines Parasiten mit jener des Autositen. Hierbei sind die beiden Sonderfälle zu unterscheiden, je nachdem das Amnios des Parasiten vom Amniosepithel oder vom Ektoderm des Autositen bedeckt war (temporäre Inklusion).

II. Entwicklung der Doppel- bzw. Mehrfachbildungen in enger nachbarlicher Korrelation, doch stets in nebengeordnetem Verhältnis mit erheblicher Wahrung der Entwicklungsfreiheit des Einzelindividuum (Gruppe der Verwachsungserscheinungen).

III. Dauernde Entwicklung eines oder mehrerer Sonderkeime im Zustande völliger Unterordnung, in allseitiger Umschließung von den Geweben des Autositen.

Vom Standpunkte der Entwicklungsdynamik ist die Gruppierung der Erscheinungsweisen vor allem in topographischer Hinsicht konstruktiv durchzuführen. Es muß für jeden Sektor und jede Kalottengröße des Randes des kuchenförmigen Embryoamnioblastems, für jedes Radiusgebiet des Embryonalschildes angegeben werden, was bei senkrecht und was bei schräg zur Grundfläche erfolgender Absonderung zu erwarten ist. Von der Größe des nicht in die Einheitskonstruktion aufgenommenen marginalen Abschnittes hängt es ab, ob dieser sich

solid weiterentwickelt oder ob auch er Flüssigkeit abscheidet, zu einem Bläschen wird. Diese Entscheidung begründet die erste, fundamentale Divergenz in der weiteren Gestaltung, welche von den übrigen Umständen abhängig ist. In letzter Linie ist der gesamte enorm umfassende Erscheinungskomplex wohl auf eine Variante in der Abscheidung der Amniosflüssigkeit zurückzuführen und in dieser zellulären Note auch vererbbar. Der Ort der hierdurch induzierten Soudierung kann jedoch nur epigenetisch bestimmt werden.

Die ausführliche Publikation mit den pro- und retrospektiven Konstruktionen der markantesten Fälle, sowie der eingehenden Würdigung der entwicklungs-dynamischen Bedeutung der Erscheinungsweisen — insbesondere auch mit Rücksicht auf das Geschwulstproblem — ist in Vorbereitung. An dieser Stelle soll nur noch die eine Tatsache hervorgehoben werden, daß alles, was sich in dieser proteusartigen, unerschöpflich variierbaren Mannigfaltigkeit der großenteils durchaus neuen Erscheinungsweisen vollzieht, eine glänzende Bestätigung der fundamentalen entwicklungs-dynamischen Lehrsatzes ist: „Die Entwicklung ist eine epigenetische Evolution essentiell zellulärer Mannigfaltigkeit und Eigenart, ausschließlich zellulärer Qualitäten.“

Taschkent, Zentralasien. Krepost, Juni 1916.

(Eingesandt am 26. März 1920.)

Nachdruck verboten.

### Zum „Problem der Entstehung der Zahnform“.

Von Priv.-Doz. Dr. B. PEYER, Zürich.

Mit meiner in Nr. 3/4 Bd. 52 des Anat. Anz. erschienenen Mitteilung über die Flossenstacheln der Welse verfolgte ich die Absicht, die sich immer weiterspinnenden theoretischen Erörterungen abzuschneiden durch den Hinweis darauf, daß die Zacken an den Flossenstacheln der Welsgattung *Doras* gar keine Zähne sind, sondern nur aus Knochen bestehen, und daß damit die gesamten Folgerungen *ATCHELS*, soweit sie sich auf „das Geschehen an den Flossenstacheln von *Doras*“ beziehen, hinfällig sind. Nachdem nun O. *ATCHEL* im Anat. Anz. nochmals seine Hypothesen ausführlich wiederholt hat, ohne irgendwelche Beweise für die Zahnatur der genannten Bildungen zu erbringen, sehe ich mich genötigt, mit allem Nachdruck die Diskussion auf den Ausgangspunkt, auf *ATCHELS* Untersuchungen an den Flossenstacheln von *Doras*, zurückzuführen. Ich wiederhole mit aller Bestimmtheit, daß nach meiner Untersuchung die von *ATCHEL* als echte Zähne bezeichneten Zacken nur aus Knochen bestehen. Es kann wohl füglich davon abgesehen werden, in einer anatomischen Fachschrift

die Unterschiede von Knochen und Zahn auseinanderzusetzen, oder auf die bekannte Tatsache hinzuweisen, daß Knochengewebe eine Veränderung in seiner mechanischen Beanspruchung prompt mit einer Veränderung seiner Anordnung beantwortet. Wenn, wie nach meinen Ergebnissen sichersteht, die Zacken an den Flossenstacheln von Doras nur aus Knochen bestehen, so ist es klar, daß die von AICHEL geschilderten Vorgänge nicht die theoretische Bedeutung haben können, die er ihnen beimißt, sondern daß er alle darauf gegründeten Schlußfolgerungen, als auf unrichtiger Beobachtung beruhend, fallen lassen muß. Wenn er seine Hypothesen weiter verfechten will, so muß er unbedingt den Nachweis der Zahnatur der fraglichen Bildungen erbringen. Prof. STROMER v. REICHENBACH<sup>1)</sup> bezweifelte, daß AICHEL die Struktur der „Zähne“ überhaupt mikroskopisch nachgeprüft habe. Dies geschah wohl jedenfalls deswegen, weil sich in AICHELs Abhandlung<sup>2)</sup> nur Abbildungen der makroskopischen Verhältnisse finden, und weil STROMER eine Verwechslung von echtem Knochengewebe und echten Zähnen nicht für möglich hielt. Ganz abgesehen von dem Aufbau der Zacken an den ausgebildeten Flossenstacheln lediglich aus Knochengewebe lassen es mir schon Beobachtung und einfache Überlegung über das Längen- und Dickenwachstum des Flossenstachels von vornherein als ausgeschlossen erscheinen, daß AICHEL wirklich Zahnkeime gesehen hat. Meinerseits muß ich hinsichtlich des Beweises meiner Behauptung auf Zeichnungen und Text meiner längst abgeschlossenen Untersuchung verweisen, deren Publikation bisher noch nicht möglich war. Meine Präparate stehen zur Einsicht zur Verfügung.

Nun noch ein Wort zur ganzen Diskussion über das Problem der Entstehung der Zahnform. Wenn man von AICHELs so betitelter Abhandlung alles auf die „Zähne“ und „Zahnkeime“ von Doras Bezügliche, als auf unrichtiger Beobachtung beruhend, streichen muß, so bleiben noch die Erörterungen allgemeinerer Natur. Es seien mir auch hierzu einige Bemerkungen gestattet:

Die Aufstellung und weitläufige Beantwortung der Frage: „Werden die Zahnformen von niederen Tieren zu höherstehenden komplizierter?“ (AICHEL, loc. cit. S. 35) scheint mir nicht gerade notwendig zu sein, nachdem man doch schon längst davon abgekommen ist, die Tierwelt nach der Organisationshöhe uniserial in aufsteigender Linie anzuordnen. — Was soll ein Ausspruch wie der folgende: „Wie im Flossenstachel unter mechanischer Einwirkung der Umgebung der Zahnkeime verschiedene Formen von Höckerzähnen entstehen, aber auch Zahnschwund bewirkt wird, so werden im Beginn der phyletischen Entwicklung auch im Kiefer mechanisch nicht zu verwertende Zahnformen und zahnlose Kiefer entstanden sein.“ Ich

1) Abhandl. Bayrische Akad. d. Wissensch., math.-phys. Klasse, Bd. 28, Abh. 8. München 1917.

2) Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. Jahrg. 1915, Supplement, Leipzig 1916.

möchte da denn doch darauf aufmerksam machen, daß in vielen wichtigen Fällen paläontologisch und entwicklungsgeschichtlich der Nachweis erbracht worden ist, daß Zahnlosigkeit nicht zu Beginn, sondern am Ende der uns bekannten Stammesgeschichte von jetzt zahnlosen Wirbeltieren sich einstellt, ganz abgesehen davon, daß es sich bei Doras überhaupt nicht um Zähne handelt.

Bei der auf die Einsprache von STROMER hin angebrachten Änderung der Ausdrucksweise, der zufolge nun die Schwertfische von AICHEL nicht mehr als „nahe Verwandte“, sondern als „Formverwandte“ der Sägefische bezeichnet werden, habe ich mich gefragt, warum um jeden Preis der fatale Ausdruck „verwandt“ beibehalten werden soll. — In seiner Abhandlung hat AICHEL ganz apodiktisch erklärt (loc. cit. S. 37), „die Schneckengehäusen gleichenden Zähne von *Cochliodus contortus* und die fächerförmigen Zähne von *Ceratodus* zeigen hochkomplizierte Formen, die durch Faltung entstanden sind“. Für *Ceratodus* hat er dann in einem späteren Aufsätze, ohne seiner eben erwähnten Angabe Erwähnung zu tun, die durchaus andersartige, auf wirkliche Beobachtung hin gebildete Anschauung R. SEMONS berücksichtigt. Was *Cochliodus* anlangt, so sei erwähnt, daß auch hier eine Entstehung der Zahnform nur durch Faltung weder bewiesen, noch sehr wahrscheinlich ist. (Vgl. A. S. WOODWARD, The evolution of sharks teeth. Natural science, Vol. I, Nr. 9, London 1892.)

Eines dagegen ist an AICHELS Arbeit mit Anerkennung hervorzuheben. Es ist nachdrücklich auf die Schwierigkeiten hingewiesen worden, welche für eine Annahme funktioneller Anpassung bei Zähnen aus dem Umstände sich ergeben, daß der einmal fertig gebildete Zahn, abgesehen von der Abnutzung, seine Form nicht mehr ändern kann. Diese Überlegung ist aber nicht neu. Sogar im knappen Rahmen eines Lehrbuches hat z. B. STROMER v. REICHENBACH in vorsichtiger Weise darauf hingewiesen<sup>1)</sup>.

Meines Erachtens ist bei der Behandlung dieses Problems stets der Zusammenhang mit der allgemeineren Frage im Auge zu behalten: Gibt es eine Vererbung von Reizwirkungen? Denn die den Zahn treffenden mechanischen Reize stoßen dicht unter der an sich toten Schmelzkappe, nach der Ansicht einiger Untersucher sogar in manchen Fällen möglicherweise schon innerhalb derselben, auf Zellausläufer des lebenden Gewebes und werden so dem Organismus übermittelt. (Siehe hierzu auch AICHEL loc. cit. S. 70.)

Das Vorhandensein eines auf einmal ausgebildeten und dann formunveränderlichen, toten Panzers, der zudem zur Zeit seiner Bildung noch gar nicht derselben mechanischen Beanspruchung ausgesetzt ist wie im fertigen Zustande, macht allerdings für diejenigen, welche für alle weitgediehenen Anpassungen eine Vererbung von Reizwirkungen postulieren, gerade diesen Fall zu einer der am schwierigsten zu verteidigenden Posi-

1) Lehrbuch der Paläozoologie, II. Teil, S. 303/304. Teubner, Leipzig 1912.

tionen. Sie befinden sich hier in einer ähnlich schwierigen Lage wie bei dem Versuch, die zahllosen, oft geradezu raffiniert fein ausgebildeten Formanpassungen des imaginalen Exoskelettes holometaboler Insekten — ich greife als ein Beispiel nur die Mundwerkzeuge von *Cicindela*<sup>1)</sup> heraus — auf Grund funktioneller Anpassung zu erklären. Denn in beiden Fällen, beim Säugetiermolaren z. B. wie beim Chitingebilde des holometabolen Insektes, müßte angenommen werden, daß mechanische Reize, welche z. B. infolge eines definitiven Überganges zu einer anderen Nahrung im Verlaufe von Generationen in gegenüber früher veränderter Weise durch den starren Panzer, sei es des chitinösen Exoskelettes, sei es der Schmelzkappe des Zahnes, hindurch den lebenden Organismus, sagen wir das Soma, getroffen haben, im Verlaufe langer Zeit schließlich zu einer Beeinflussung des Keimplasmas, einer somatischen Induktion im Sinne von DETTO geführt hätten, mit dem Effekt, daß erst verhältnismäßig spät im individuellen Leben der folgenden Generation, nämlich bei der Bildung des Exoskelettes der Insektenimago, bei der Ausbildung des definitiven Gebisses des Säugetieres, die somatische Induktion sich durch veränderte Anlage der betreffenden Hartgebilde manifestiert.

Es ist mir sehr wohl bewußt, wie sehr hypothetisch diese Vorstellungen sind und wieviel einfacher es ist, alle Anpassungen unter Ausschluß einer Vererbung von Reizwirkungen allein durch die Allmacht der Selektion, welcher durch die Variabilität Gelegenheit zur Auslese geboten wird, und durch die Veränderung der Selektionsbedingungen zu erklären. Ich verhehle mir auch nicht, einen wie schweren Stand die Verteidiger der Annahme einer Vererbung von Reizwirkungen gegenüber den zurzeit vorliegenden Resultaten der modernen Vererbungslehre haben, sondern ich mache nur die bloße Denkbarekeit und Möglichkeit geltend, um zu zeigen, daß eine funktionelle Anpassung der Zahnform nicht, wie es AICHEL will, a priori von der Hand zu weisen ist<sup>2)</sup>.

Eine Entscheidung kann vielleicht herbeigeführt werden durch das Experiment AICHEL schreibt (loc. cit. S. 80), daß experimentelle Untersuchungen resultatlos verlaufen müssen, deswegen, weil die fertiggebildete Zahnkrone, abgesehen von der Abnutzung, nicht mehr formveränderlich ist. Natürlich sind am Versuchstier selber keine Formveränderungen der Zahnkrone zu erwarten. Die Frage ist die, ob bei planmäßig durch viele Generationen hindurch künstlich erzwungener Änderung der Funktion, bei möglichst scharfer Änderung der mechanischen Beanspruchung des Zahnes

1) HESSE-DOPFLEIN, Tierbau und Tierleben Bd. 1, S. 288, Abb. 178.

2) Es mag eingewendet werden, daß eine derartige Beeinflussung der Zahnform durch die Funktion, wenn sie jemals nachgewiesen werden könnte, doch nicht unbedingt eine funktionelle Anpassung im Sinne AICHELs wäre. Das wäre dann ein bloßer Streit um Worte, eine Frage der Konvenienz, während es mir bei der ganzen Auseinandersetzung darum zu tun ist, auf eine wirkliche Lücke in AICHELs Gedankengängen hinzuweisen.

und der damit verbundenen Änderung der auf den Organismus wirkenden Reize sich nicht eine Veränderung der Zahnform erzwingen ließe. Über die Schwierigkeit solcher Experimente, sowie über die wahrscheinlich notwendige Zeitdauer, innerhalb welcher überhaupt erst an einen sichtlichen Erfolg zu denken wäre, darf man sich allerdings keinen Illusionen hingeben. Es sei aber gegenüber der unbestreitbaren Feststellung, daß bisher noch keine experimentellen Ergebnisse in unwiderlegbarer Weise eine Vererbung von Reizwirkungen beweisen, darauf hingewiesen, wie wenig und seit wie kurzer Zeit erst planmäßig in diesem Sinne experimentiert wird. Es erscheint sehr fraglich, ob Experimente in der oben angedeuteten Richtung erfolgreich sein werden. Sollten aber solche Versuche, die Zahnform von Wirbeltieren oder aber das chitinöse Exoskelett einer Insektenimago durch künstlich geschaffene Bedingungen im Laufe von Generationen zu ändern, positive Ergebnisse zeitigen, so wären diese von großer theoretischer Bedeutung, weil es sich dabei um eine Vererbung von Reizwirkungen, um eine somatische Induktion handeln würde und um eine wirkliche Veränderung des Erbgutes, gegenüber welcher die anlässlich der Versuche von Frl. v. CHAUVIN und dann derjenigen von KAMMERER geltend gemachten Einwände nicht mehr vorgebracht werden könnten.

Noch sind zurzeit derartige Experimente im nötigen Umfange nicht angestellt worden, und es ist durchaus ungewiß, wie das Ergebnis sein wird. Ich habe es aber doch für notwendig gehalten, schon die bloßen Möglichkeiten zu besprechen, um zu zeigen, daß es nicht angeht, von vornherein zu sagen: „Experimentelle Untersuchungen (über funktionelle Anpassung der Zahnform) müssen resultatlos verlaufen“<sup>1)</sup>, sondern daß wir auch hier uns nicht nur in hypothetischen Vorstellungen ergehen dürfen, sondern Tatsachen kennen lernen müssen.

Zürich, den 10. August 1919.

1) AICHEL, loc. cit. S. 80/81.

### Buchbesprechung.

**Schaffer, Josef.** Vorlesungen über Histologie und Histogenese nebst Bemerkungen über Histotechnik und das Mikroskop. 528 Seiten mit 589 zum Teil farbigen Abbildungen. Leipzig, W. Engelmann. 1920. Geheftet 28.— Mk., gebunden 34.— Mk. + 50% Verlagsteuerzuschlag.

SCHAFFERS Buch zerfällt in zwei Hauptteile, die etwa gleichen Raum beanspruchen: Die Lehre von den einfachen Geweben und die spezielle Gewebelehre oder mikroskopische Anatomie der Organe. Vorausgeschickt ist ein kurzer Abschnitt über das Mikroskop. Dessen Aufbau und seine einzelnen Teile, Messen und Zeichnen, Eigentümlichkeiten des mikroskopischen Sehens, Auflösungsvermögen, Ultramikroskopie und Dunkelfeldbeleuchtung werden knapp und klar behandelt.

Die Lehre von den Geweben beginnt mit dem Blut und nicht, wie gewöhnlich, mit einer Schilderung der Zelle. SCHAFFER begründet dies Vorgehen mit der Erwägung, daß die Zellenlehre eine Abstraktion aus der ganzen Gewebelehre sei und konkrete Kenntnisse der mannigfachsten Zellformen in den verschiedensten Geweben voraussetze. Das Blut wurde vorangestellt, weil es verschie-

dene Zellformen, darunter solche, die den Typus einer tierischen Zelle darstellen, der Beobachtung besonders leicht zugänglich zeigt. Ref. vermag sich von der Zweckmäßigkeit dieser Anordnung, durch welche genetisch eng zusammengehörende Gewebsformen voneinander weit getrennt werden, nicht zu überzeugen. Die der Beschreibung des Blutes beigegebenen Abbildungen stellen Befunde bei den verschiedensten Wirbeltieren dar, wobei der Mensch sehr zurücktritt.

Im Anschluß an das Blut wird ein Überblick über die Zell- und Kernteilung gegeben an der Hand von Bildern, die teils der Epidermis von Triton, teils den Befruchtungs- und Furchungsvorgängen von *Ascaris megaloccephala* entnommen sind. Es folgen dann einzelne Kapitel über das Epithelgewebe, die Stütz- und Bindsesubstanzen, Muskelgewebe und Nervengewebe. Besonders eingehend werden die Stütz- und Bindsesubstanzen abgehandelt. Hier ist in kurzen verständlichen Sätzen auch die Untersuchung im polarisierten Licht näher beschrieben und durch eine farbige Tafel erläutert. Auch die Schilderung des Nervengewebes ist eine sehr eingehende.

In der Anordnung des Stoffes weicht SCHAFFER auch bei der Darstellung der mikroskopischen Anatomie der Organe von der üblichen Einteilung ab. Er beginnt mit dem Gefäßsystem einschließlich Lymphknoten und Milz, wendet sich dann zu den Drüsen mit innerer Sekretion und schildert weiter in einzelnen Kapiteln die Haut, Verdauungsorgane, Atmungsorgane, Harnapparat, männliche und weibliche Geschlechtsorgane, wozu auch die Milchdrüse gerechnet wird, und endlich die höheren Sinnesorgane.

Das Buch von SCHAFFER ist außerordentlich inhaltsreich und wird nicht nur dem Studierenden, sondern auch dem Fachmann hervorragende Dienste leisten. Zur Einführung in das Studium der Histologie und mikroskopischen Anatomie dürfte sein Inhalt für den Durchschnitt der Studierenden sogar überreich sein, zumal im Hinblick auf die Bestrebungen zur Verkürzung des anatomischen Studiums. SCHAFFER gibt nicht nur eine Darstellung feststehender Tatsachen, sondern zieht auch strittige Punkte in die Betrachtung ein und nimmt zu ihnen Stellung, indem er neue Beobachtungen dazu beibringt. Auf die Schilderung der einzelnen Gewebe folgt je ein Abschnitt über ihre Entwicklung und Histogenese. Vielfach wird auf allgemeine Zusammenhänge hingewiesen. Neben dem Menschen finden nicht nur die üblichen Laboratoriumstiere, sondern auch andere Vertreter der Wirbeltiere, vielfach auch Wirbellose, Berücksichtigung. In einem besonderen Verzeichnis sind die tierischen Befunde, die in dem Buche erwähnt werden, übersichtlich zusammengestellt.

Autorennamen sind vielfach im Text erwähnt im Zusammenhang mit grundlegenden oder neueren Beobachtungen. Im übrigen ist von Literaturangaben abgesehen, nur ein Verzeichnis der wichtigsten Lehr- und Handbücher, auch über mikroskopische Technik, beigegeben.

Technische Angaben findet man hier und da im Text verstreut. Eine eigentliche Anleitung zur Herstellung von Präparaten ist nicht zu geben beabsichtigt. — Außerordentlich groß ist die Zahl der Abbildungen, der Mehrzahl nach Originale; viele sind auch der von EBNER'schen Bearbeitung von KÖLLIKER's Gewebelehre entnommen. Eine Anzahl der Abbildungen ist farbig, und zwar vorwiegend auf 12 lithographischen Tafeln. Die farbige Wiedergabe ist gut gelungen. Eine Reihe von Schemata fördert das Verständnis der beschriebenen Verhältnisse, z. B. sind besonders lehrreich die Schemata zur Erläuterung des Baues der Lymphknoten und der Milz.

Die Ausstattung des Buches, Papier und Druck sind gut. Die Seiten sind etwas größer und stärker ausgenutzt durch dichteren Druck als in dem bekannten Lehrbuch von STÖHR.  
H. v. E.

---

INHALT. Aufsätze. Gösta Häggqvist, Über die Entwicklung und die Verbindungen des Sarkolemmis. Mit 7 Abbildungen. S 81—100. — Alfred Greil, Über die teratogenetische Bedeutung der Proigenese des Amnions. S. 100—107. — B. Peyer, Zum „Problem der Entstehung der Zahnform. S. 107—111. — Buchbesprechung. SCHAFFER, JOSEF, S. 111—112.

---

Abgeschlossen am 6. Juni 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.

---

53. Bd.

✻ 12. Juli 1920. ✻

No. 5/6.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

**Einiges über die Hautsinnesorgane der Agamiden, insbesondere von Calotes, nebst Bemerkungen über diese Organe bei Geckoniden und Iguaniden.**

Von Prof. W. J. SCHMIDT, Bonn, Zoolog. Institut.

Mit 16 Abbildungen.

Die im folgenden mitgeteilten neuen Beobachtungen über die Hautsinnesorgane der Agamiden beabsichtigte ich ursprünglich erst im allgemeinen Teil meiner „Studien am Integument der Reptilien“<sup>1)</sup> zu veröffentlichen; sie reichen bis ins Jahr 1914 zurück; damals entstanden auch die Abbildungen 4—8a, 10a und b, 12, 13, während die Abbildungen 3, 8b, 9, 10c—e, 14—16 erst kürzlich aber, soweit es sich um Schnittbilder handelt, nach den alten Präparaten hergestellt wurden. Ein Aufsatz von L. COHN<sup>2)</sup>, der sich

---

1) Die „Studien“, nunmehr im speziellen Teil abgeschlossen, erschienen: I. Geckoniden in Zt. f. wiss. Zool. Bd. 101, 1912; II. Heloderma in Zool. Jahrb., Suppl. 15, Bd. 2, 1912; III. Gerrhosauriden *ibid.*, Anat. Abt., Bd. 35, 1912; IV. Uroplatus *ibid.* Bd. 36, 1913; V. Anguiden *ibid.* Bd. 38, 1914; VI. Krokodile *ibid.*; VII. Eidechsenkrallen *ibid.* Bd. 39, 1916; VIII. Acrochordinen *ibid.* Bd. 40, 1917.

2) Die Hautsinnesorgane von *Agama colonorum*, in Zool. Anz. Bd. 44, S. 145—155.

mit den Hautsinnesorganen von *Agama colonorum* beschäftigt, gibt mir Veranlassung, schon jetzt zu diesem Thema das Wort zu ergreifen: er erschien bereits 1914, kam mir aber erst jüngst infolge Durchblätterns der *Bibliographia zoologica* zur Kenntnis und wurde mir dann auf meine Bitte hin liebenswürdigerweise vom Verfasser im Sonderdruck überlassen.

So verdienstvoll nun die genannten Mitteilungen von COHN schon dadurch sind, daß hier Hautsinnesorgane der Agamiden zum ersten Male eingehender geschildert werden, und so zutreffend ein Teil der textlichen und bildlichen Darstellung ist, so kann ich doch nicht umhin, auf Grund meiner Untersuchungen bei *Calotes* dem Autor in einigen wesentlichen Punkten zu widersprechen, und das um so mehr, als COHN zum Teil auf Irrtümer zurückgreift, welche in der Arbeit TODAROS<sup>1)</sup> enthalten sind, die ich aber durch meine Untersuchungen bei den Geckoniden und *Uroplatus* endgültig beseitigt glaubte (Auffassung der „Sinneshaare“ als direkte Fortsetzung [= Ausläufer] der „Sinneszellen“). Aus meinen hier mitgeteilten Beobachtungen ergibt sich aber, daß zwischen den Hautsinnesorganen der Agamiden und Geckoniden ein wesentlicher Unterschied besteht, indem der histologische Wert der Tastborsten in beiden Fällen grundverschieden ist, ein Umstand, der COHN völlig entgangen ist und ihn deshalb auch an der richtigen Deutung des „interepithelialen Teiles des Organes“ gehindert hat. Also, selbst wenn die Darstellung TODAROS über die Sinnesorgane der Geckoniden zutreffend wäre, so vermag sie in diesem Punkte nicht die Auffassung COHNS betreffend die Hautsinnesorgane der Agamiden zu stützen. Die Irrtümer der COHN'schen Schilderung, von denen nur noch die Annahme eines Kanals in den Tastborsten erwähnt sei, sollen bei der Mitteilung meiner Befunde an den Agamiden dargelegt werden. Da der Autor aber auch — mißverstehend und entgegen meinen ausdrücklichen Angaben (s. u.) — einen Unterschied zwischen den Hautsinnesorganen von *Uroplatus* und den Geckoniden aus meinen „Studien“ herausliest, so scheint es mir zweckmäßig, zunächst einmal die Hautsinnesorgane der letztgenannten Formen kurz zu besprechen, zumal wir ja ihrer zum Vergleich mit denen der Agamiden bedürfen.

1) Sulla struttura intima della pelle de' rettili, in *Atti della R. Accad. dei Lincei*, anno. 275, 1877—78, *Memorie*, ser. terza, vol. 2, S. 1073.

## 1. Über einige Bauverhältnisse der Hautsinnesorgane der Geckoniden und von Uroplatus.

TODAROS Anschauungen über den Bau der Hautsinnesorgane der Geckoniden ergeben sich am einfachsten an Hand unserer Abb. 1a—c, die Kopien seiner Abb. 61, 53 u. 54, Taf. XI a. a. O. sind (vgl. auch „Studien“ I, S. 153—154).

Die Organe sollen rein epithelial sein, durchsetzen die ganze Dicke der Epidermis, berühren mit dem Grund die Oberfläche der Kutis und reichen mit dem anderen Ende bis zur Außenfläche der Haut, wo sie von einem Deckel verschlossen werden, der aus der sehr verdünnten kompakten Hornschicht und der darüber gelegenen

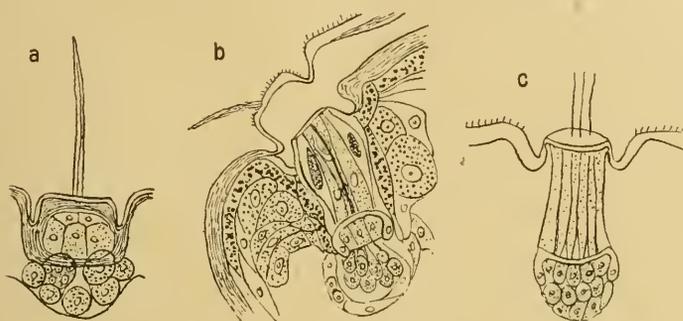


Abb. 1. Hautsinnesorgane von *Tarentola mauritanica* nach TODARO. *a* zur Zeit fern von der Häutung, *b* u. *c* während der Bildung der neuen Epidermisgeneration.

„Pellicola epidermica“ besteht. TODARO unterscheidet an dem Organ den „Körper“ und den vom Deckel verschlossenen „Kanal“. Das Aussehen der Organe ist nun sehr verschieden, je nach dem Zustand der Haut: fern von der Häutung (Abb. 1a) sind die Zellen, die den Kanal bilden, abgeplattet und polygonal — ein Kanal fehlt eigentlich ganz —, die Zellen des Körpers dagegen kuglig; zur Zeit der Häutung — nur alsdann zeigt das Organ nach TODARO seine volle Entwicklung (Abb. 1b u. c) — haben sich die Zellen des Kanals in die Länge gestreckt; sie ruhen jetzt einem „Ring“ auf (s. Abb. 1b u. c), der den Kanal vom Körper trennt; nunmehr haben die Zellen des Körpers birnförmige Gestalt angenommen, und ein Teil von ihnen entsendet schlanke kegelförmige Fortsätze, welche die ganze Länge des Kanals durchsetzen (Abb. 1c). Diese borstenartigen Gebilde sind also nach TODARO die unmittelbaren, fadenförmigen Verlängerungen der Sinneszellen, die im jugendlichen Zustand den

Kanal einnehmen, in der Folge aber gleich den Zellen, denen sie entspringen, verhornen und bei der Neubildung des Sinnesorganes (bei der Häutung) auf die Oberfläche der Haut gelangen. In den Abb. 1b u. 1c sehen wir die alten Deckelborsten und jene des auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung stehenden Organes nebeneinander.

Vergleicht man die Schilderung TODAROS mit seinen Abbildungen, so gewahrt man, daß in den letzten niemals ein unmittelbarer Zusammenhang der Borsten mit den Sinneszellen gezeichnet ist. Im Stadium fern von der Häutung (Abb. 1a) ist ja nach den Angaben des Autors eine solche Kontinuität nicht sichtbar, weil die Sinneszellen hier durch die Verhornung unkenntlich geworden sind: eine dicke Hornlage schaltet sich zwischen die Borsten und die obersten noch kenntlichen Zellen des Organes ein (die letzten wären, wenn ich TODARO recht verstehe, die Kanalzellen). Doch sollte nach TODARO zur Zeit der Häutung (Abb. 1b u. c) der Zusammenhang der Borsten mit ihren Zellen kenntlich sein: jetzt sind aber die Borsten von den Sinneszellen durch den „Ring“ geschieden. Wie ist dieser Widerspruch zu erklären? Vielleicht so, daß der Ring bei höherer Einstellung als die Sinneszellen gezeichnet ist und diese daher gerade an der Stelle überschneidet, an welcher die Zellen in die Fortsätze übergehen?

Eine sorgfältige Untersuchung dieser Verhältnisse bei TODAROS Objekt, *Tarentola mauritanica*, ferner bei der Geckonide *Phelsuma* (später auch bei dem den Geckoniden nahe stehenden *Uroplatus*), hat mir gezeigt, daß die Borsten in der Tat mit den unter ihnen gelegenen Zellen nicht unmittelbar, sondern durch Interzellularbrücken zusammenhängen (vgl. „Studien“ I, S. 211<sup>1</sup>) u. 234, Abb. 32, Taf. IX und insbesondere Abb. 65 u. 66, Taf. XII), daß sogar, mag das Organ nun in der Häutung oder fern von ihr sein, stets zwischen den Borsten und den sog. Sinneszellen (die der basalen Zellschicht der Epidermis angehören) mehrere Lagen von Zellen eingeschaltet sind, die fern von der Häutung allerdings nur als dünne Hornlamellen erscheinen (vgl. Abb. 32, Taf. IX a. a. O.). Ferner habe ich schon damals (1912) ausgesprochen, daß die

1) An dieser Stelle hätte ich (für *Phelsuma*) damals einigen Zweifel gelassen, daß die Brückenkörner am distalen Ende der Sinneszellen wirklich solche seien; diese Bedenken hege ich nun nicht mehr.

„Sinnshaare“ der Tastorgane völlig den übrigen „Cutikularhärchen“ auf der Epidermis der Geckoniden homolog sind und wie diese in den äußeren Häutungszellen entstehen. Sie müssen vergleichend histologisch in eine Reihe gestellt werden mit den bekannten Plasmafasern (Protoplasmafaserung, Epithelfasern, Tonofibrillen), die in den Zellen der Wirbeltierepidermis in weiter Verbreitung vorkommen und durch die Interzellularbrücken aus einer Zelle in die andere eintreten. Deshalb schlug ich damals für die Gesamtheit dieser haarartigen Bildungen, die Cutikularhärchen der älteren Autoren (CARTIER), die am mächtigsten entwickelt in den Haftbüscheln auf den Zehenlappen der Geckoniden vorliegen, den Namen Epithelfaserborsten bzw. -haare vor; alle diese faserigen Bildungen sind im fertigen Zustand verhornt<sup>1)</sup>.

Die im letzten Abschnitt im allgemeinen erwähnten Tatsachen sollen noch mit einem besonders klaren Beispiel, *Uroplatus*, belegt werden (vgl. „Studien“ IV, S. 417 f., Abb. 34, 35, 36, Taf. XXXV). Abb. 2 (Kopie nach Abb. 35 a. a. O., Hornschicht ergänzt nach Abb. 34 ebendort) stellt ein Hautsinnesorgan dieser Form dar zur Zeit, da eine neue Epidermisgeneration angelegt wird. Die äußerste Lage der Hornschicht der alten Epidermisgeneration (*k H*) ist von feinen Borsten bestanden, die über dem Sinnesorgan an Länge und Stärke beträchtlich zunehmen, aber mit ihrer Umgebung durch allmähliche Übergänge verbunden sind. Nach innen folgt zunächst die hier stark gefärbte lockere Hornschicht (*l H*) der alten Epidermisgeneration, dann eine einfache Lage von Zellen (*a Hz*), innerhalb deren (und zwar in ihrem basalen Teil) die Borsten der neuen Generation schon angelegt sind. Diese Zellen, die äußeren Häutungszellen (*a Hz*), sind an den gewöhnlichen Stellen der Epidermis verhältnismäßig niedrig, werden aber über den Tastorganen zu mächtigen Elementen, deren seitliche Grenzen nicht immer leicht festzustellen sind; ihr Plasma ist durch die Anwesenheit scholliger, stark färbbarer Massen (Keratohyalin) ausgezeichnet. Mit der Zunahme der Gesamtgröße dieser Elemente steigern sich auch die Dimensionen der in ihnen erzeugten Epithelfaserborsten (vgl. Abb. 2, *a Hz*). Die Borsten sind auf dem Sinnesorgan wie überall bei der in Bildung begriffenen Epidermisgeneration durch Inter-

1) Vgl. meine allgemeine Darstellung dieser Dinge in „Studien“ VII, S. 472 f.

zellularbrücken mit der nach innen folgenden Zellschicht, den inneren Häutungszellen (*i Hz*), verbunden.

Der auf das Sinnesorgan entfallende Anteil der inneren Häutungszellen stellt nun offenbar nichts anderes dar als die Anlage des Deckels bzw. seiner äußersten Lage, in der die Borsten verankert sind. Er besteht aus zwei Zellen, die zusammen ein Gebilde liefern, das einem Teller vergleichbar ist, dessen Höhlung gegen die Kutis gekehrt ist und der in seiner Mitte durch das Auseinanderweichen der beiden ihn bildenden Zellen eine kleine Öffnung besitzt (über diese s. u.). Die Kerne der beiden Zellen — einer ist in

Abb. 2 sichtbar — liegen in dem abgebogenen Randteil des Tellers.

Auch TODARO hat die Anlage des Deckels gesehen und als den oben erwähnten „Ring“ beschrieben, der in den Abb. 1 b u. 1 c wohl kenntlich ist und ganz richtig in dem abgebogenen Teil die Kerne zeigt. Es handelt sich aber tatsächlich nicht um einen Ring gewöhnlicher Form, sondern um eine kreisförmige Scheibe (bei *Uroplatus* mit sehr kleiner zentraler Öffnung).

Unter dem Deckel folgt bei *Uroplatus* das eigentliche Organ, eine zentrale Gruppe von Zellen (*Sz*, Abb. 2), die von einem

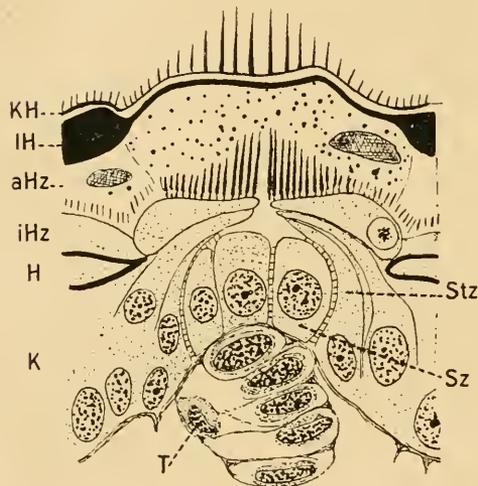


Abb. 2. Hautsinnesorgan von *Uroplatus fimbriatus* nach W. J. SCHMIDT. *kH* feste, *lH* lockere Hornschicht, *aHz* äußere, *iHz* innere Häutungszellen (= Oberhäutchen), *H* in Bildung begriffene Hornschicht der neuen Epidermisgeneration, *K* Keimschicht, *Stz* „Stütz- zellen“, *Sz* „Sinneszellen“, *T* kutaner Anteil des Sinnesorganes (Tastzellen). 1360:1.

Mantel schlankerere Elemente (*Stz*) umhüllt wird, welche sich auch zwischen den Deckel und die erstgenannten Zellen einschieben. Der zentrale Zellkegel stellt nach der Auffassung von TODARO die Sinneszellen dar.

Schon TODARO hatte aber festgestellt, daß die Organe der Kieferbeschilderung bei *Tarentola mauritanica* sich auf einer Kutispapille erheben, und ich konnte beim gleichen Objekt bisweilen in

der Kutis eine Ansammlung von Kernen beobachten, die in irgend einer Beziehung zum Sinnesorgan zu stehen schienen („Studien“ I, S. 237). Bei *Uroplatus* („Studien“ IV, S. 420) finde ich diesen kutanen Anteil des Tastorganes stets: er umfaßt eine Gruppe von Zellen (*T*, Abb. 2), die, nur durch dünne Bindegewebscheiden voneinander getrennt, in der Kutispapille übereinander geschachtelt sind. Während ich nun damals die Frage unentschieden gelassen habe, ob die sensiblen Zellen in dem der Kutis angehörigen Teil des Sinnesorganes zu suchen sind oder in dem epithelialen oder gar in beiden („Studien“ IV, S. 423), neigt COHN ganz entschieden der Deutung TODAROS zu, die Organe seien rein epithelial und die Kutispapille stelle nur ihren Träger dar, durch welchen der Nerv herantrete. Die Gründe, welche COHN für diese Anschauung ins Feld führt, bestehen nicht zu Recht, wie sich aus den folgenden Mitteilungen ergeben wird. Da es sich aber unter diesen Umständen nur um verschiedene Deutungen handeln kann, für die ein strenger Beweis nicht möglich ist, so kann ich auf eine Erörterung dieser Streitfrage verzichten, und das um so mehr, als ich mich vor nicht langer Zeit zusammenfassend über diese Dinge geäußert habe („Studien“ VIII, S. 185 f.; vgl. aber auch den Schlußabschnitt dieses Aufsatzes).

COHN findet nun, daß auf Grund meiner Darstellung bei den Geckoniden (im weitesten Sinne) „grundverschiedene Typen“ von Hautsinnesorganen vorkämen, indem bei dem einen die (epithelialen) Sinneszellen nicht direkt mit der Außenwelt in Berührung treten, bei dem anderen (= *Uroplatus*) dagegen ein unmittelbarer Kontakt zwischen Sinneszellen und Außenwelt infolge der „persistierenden“ (COHN) Öffnung im Deckel hergestellt sei. Und es sei klar, „daß ein so gebautes Organ, wie es für *Uroplatus* beschrieben ist, nicht auf gleiche Weise als Tastorgan dienen kann, wie das für das Organ der Agamiden und auch einiger Geckoniden anzunehmen ist. Ein so tiefgehender prinzipieller Unterschied innerhalb der sonst so einheitlichen Gruppe der Geckoniden wäre weitere Nachuntersuchungen wert.“

Diese Auffassung von COHN ist aber mit meiner Darstellung der Tatsachen ganz und gar unvereinbar; denn die Durchbohrung des Deckels findet sich nur bei dem in Bildung begriffenen Sinnesorgan von *Uroplatus*, das die Oberfläche der Haut noch nicht erreicht hat (vgl. Abb. 2). In meiner Beschreibung der Tastorgane von *Uroplatus* heißt es wörtlich: „Späterhin aber verschließt sich die

Öffnung des Deckels; bei dem Deckel der fertigen Epidermisgeneration ist ja keine Durchbohrung im Deckel nachweisbar, nicht einmal die Stellung der Borsten verrät ihren früheren Platz“ („Studien“ IV, S. 424). — Ich möchte vermuten, daß COHN zu seiner mißverständlichen Auffassung durch den Vergleich verleitet worden ist, den ich zwischen den Hautsinnesknospen der Amphibien und den Tastorganen von *Uroplatus* gezogen habe, an welcher Stelle gesagt wird: „. . . bei dem in Bildung begriffenen<sup>1)</sup> Sinnesorgan ist der Deckel durchbohrt und somit kämen<sup>1)</sup> die Sinneszellen mit der Außenwelt in Berührung, wenn<sup>1)</sup> jetzt schon die alte Epidermisgeneration abgeworfen würde.“ Übrigens bin ich jetzt nicht mehr geneigt, im Rahmen dieses Vergleiches der Durchbohrung des Deckels an dem in Bildung begriffenen Sinnesorgan bei *Uroplatus* eine wesentliche Rolle zuzuerkennen. Da diese Durchbohrung gemäß obigen Angaben über den Bau des Deckels dadurch zustande kommt, daß die den Deckel zusammensetzenden Zellen in der Mitte etwas auseinanderweichen, vielleicht infolge des gesteigerten Wachstums der darunter gelegenen Partie des Sinnesorganes, so möchte ich in ihr eine mehr zufällige Erscheinung erblicken. Jedenfalls besteht also kein grundsätzlicher Unterschied zwischen den Tastorganen von *Uroplatus* und denen der Geckoniden: „Die Hautsinnesorgane von *Uroplatus* schließen sich denen der Geckoniden eng an“ („Studien“ IV, S. 417).

COHN glaubt, den bei ihm für die Agamiden festgestellten Bau der Sinnesorgane in der Hauptsache auch bei Geckoniden (*Pachydactylus bibroni* und *Gecko vittatus*) wiederzufinden. Die Hautsinnesorgane der Agamiden werden im folgenden Abschnitt besprochen: aber schon hier sei betont, daß den Tastborsten der Geckoniden niemals eine kanalartige Durchbohrung zukommt, wie sie COHN für jene der Agamiden in Anspruch nimmt. Nur aus einer Abbildung von TODARO (s. unsere Abb. 1a) könnte man einen derartigen Bau der Borste vielleicht herauslesen; im Text erwähnt dieser Autor aber an keiner Stelle etwas von einem solchen Strukturverhältnis, das einem so gewissenhaften und gewandten Beobachter sicher nicht entgangen wäre. Auch ich habe niemals eine Durchbohrung der Tastborsten bei den Geckoniden wahrgenommen und hatte Gelegenheit, außer denen von *Phelsuma*,

1) Hier von mir durch Sperrdruck hervorgehoben.

Tarentola, Uroplatus, die riesigen Tastborsten von *Geckolepis* („Studien“ IV) zu untersuchen, bei deren Größe eine kanalartige Durchbohrung mit Leichtigkeit festzustellen sein müßte. Bei der histologischen Natur der Tastborsten der Geckoniden (verhornte Plasmafasern, s. o.) und bei der Art ihrer Entstehung ist eine solche Durchbohrung auch gar nicht zu erwarten, und für mich ist es daher außer allem Zweifel, daß nirgends bei Geckoniden durchbohrte Tastborsten vorkommen.

Für die folgende Erörterung über die Hautsinnesorgane der Agamiden ist aus der vorstehenden Auseinandersetzung festzuhalten, daß die Tastborsten der Geckoniden intrazellulär in den äußeren Häutungszellen entstehen, daß sie vergleichend histologisch als verhornte Plasmafasern betrachtet werden müssen, daß sie keinesfalls mit den „Sinneszellen“ unmittelbar zusammenhängen und auch eine kanalartige Durchbohrung nicht besitzen.

## 2. Über die Hautsinnesorgane von *Calotes*, einigen anderen Agamiden und Iguaniden.

Sieht man von einigen kurzen Bemerkungen CARTIERS<sup>1)</sup> — bei *DRACO* kämen die Borsten auf den Sinnesorganen in noch entwickelterer Weise und etwas anderer Form als bei den Geckoniden vor (S. 288) und die hier mehr keulenförmigen „Kutikulargebilde“ entstünden wie dort<sup>2)</sup> (S. 202) — ab, so verbleibt als einzige Mitteilung über die Hautsinnesorgane der Agamiden der eingangs genannte Aufsatz von COHN. Dieser Autor hat vornehmlich *Agama colonorum* untersucht, daneben aber auch andere Formen geprüft; von ihnen soll *Calotes versicolor* genau denselben Typ der Organe aufweisen, auch die Tastorgane bei (den Geckoniden) *Pachydactylus bibroni* und *Gecko vittatus* sollen in der Hauptsache mit denen von *Agama colonorum* übereinstimmen.

Meine Beobachtungen erstrecken sich vorwiegend auf *Calotes jubatus*, von dem mir zwei gut in Alkohol konservierte Tiere zur Verfügung standen, die ich zu Total- und Schnittpräparaten benutzte und an denen ich auch die Verteilung der Sinnesorgane unter dem Binokularmikroskop studierte. Ferner untersuchte ich Anordnung

1) Der feinere Bau der Epidermis bei den Geckotiden in: Verh. physik.-med. Ges. Würzburg N. F. Bd. 3, 1872, S. 281.

2) Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien in: Verh. physik.-med. Ges. Würzburg N. F. Bd. 5, 1874, S. 192.

und äußere Form der Tastorgane bei *Agama sanguinolenta* und *Agama inermis* und prüfte kurz die betreffenden Verhältnisse bei einigen Iguaniden. Schnittpräparate habe ich von den letzterwähnten Formen nicht hergestellt.

a) Die Anordnung der Organe.

Was COHN über die Anordnung der Tastorgane bei *Agama colonorum* berichtet, trifft in wesentlichen Zügen, so vor allem was die Häufung der Organe am Kopf angeht, auch für *Calotes jubatus* zu; die Vermehrung der Hautsinnesorgane

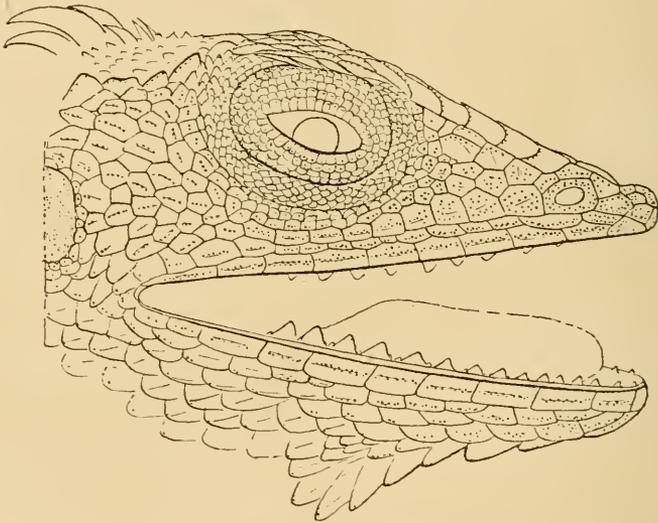


Abb. 3. *Calotes jubatus*. Seitenansicht des Kopfes. Die Hautsinnesorgane sind als Punkte wiedergegeben, ungefähr 3:1.

am Kopf ist eine ganz allgemeine und ja auch physiologisch verständliche Erscheinung bei den Reptilien<sup>1)</sup>. Während es nun infolge der Kleinheit der Tastorgane oft (vor allem bei den Geckoniden) schwer hält, Übersichtsbilder ihrer gesamten Anordnung zu geben, weil Untersuchung einzelner Schuppen unter dem Mikroskop nötig ist, sind die Hautsinnesorgane bei manchen Agamiden,

1) Vgl. „Studien“ V, Blindschleiche Abb. R, ferner in meiner Arbeit „Das Integument von *Voeltzkowia mira*“ in *Zt. f. wiss. Zool.* Bd. 94, 1910, Abb. Y, S. 676, schließlich bei Baumeister, „Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Rhinophiden“, Abb. 3a u. b, Taf. XXIII in *Zool. Jahrb.*, Abt. f. Anat., Bd. 26, 1908.

z. B. bei *Calotes*, so groß, daß sie mühelos bei Betrachtung des ganzen Tieres mit einem Binokularmikroskop aufgefunden werden können. Auf solchem Wege ist unsere Abb. 3 gewonnen worden. Sie zeigt sehr deutlich ein Zunehmen der als Punkte angedeuteten Organe nach der Schnauzenspitze und auch nach den Lippenrändern hin. COHN bemerkt für *Agama colonorum*, daß obere und untere Lippenschilder nur einzelne unregelmäßig zerstreute Sinnesorgane tragen, recht dicht dagegen die anschließenden Schuppenreihen besetzt sind, und möchte diesen Umstand daraus erklären, daß die Organe auf den Lippenschildern beim Fressen harter Nahrung zu sehr Insulten ausgesetzt seien. Bei *Calotes* dagegen sehen wir, daß die Lippenschilder selbst reich mit Tastorganen versehen sind, die fast ausschließlich zu einer Längsreihe nahe der kielartigen Erhöhung dieser Schuppen angeordnet erscheinen. Ein ähnlicher Unterschied besteht zwischen dem Verhalten der Sinnesorgane auf dem Nasale bei *Agama colonorum* und *Calotes*. Bei diesem (vgl. Abb. 3) ist das Nasalschild mit zahlreichen Tastorganen ausgestattet, bei jener trägt es nach COHN nur wenige Sinnesorgane, während die oberhalb der Nasenöffnung liegenden Schuppen besonders stark damit besetzt sind. Derartige Verschiedenheiten dürften sich bei einem Vergleich zahlreicher Formen aus einer und derselben Familie häufiger finden und aus den wechselnden plastischen Verhältnissen des Kopfes erklären, indem im allgemeinen die am meisten exponierten Stellen die Tastorgane tragen, wie COHN richtig bemerkt.

An der Spitze des Oberkiefers und Unterkiefers, ebenso zwischen Nase und Auge breiten sich die Organe über die ganze Fläche der Schuppe aus, während sie im übrigen, so auch zwischen Auge und Trommelfell, eine deutliche Beziehung zum Schuppenkiel nicht verkennen lassen (Abb. 3). Dort, wo sie in geringerer Zahl auftreten, halten sie sich am Hinterrand der Hautelemente. Die zahlreichen kleinen Schüppchen, welche das Auge umgeben, sind größtenteils frei von Sinnesorganen; nur die dem Lidspalt zunächst befindlichen Schuppenreihen tragen auf jedem Element 1—2 Tastorgane (Abb. 3).

In Abb. 4 sind isolierte Schuppen vom Kopf des *Calotes jubatus* bei stärkerer Vergrößerung dargestellt und lassen daher Zahl und Anordnung der Organe leichter überblicken. Das Rostrale (Abb. 4a), das Schild an der Spitze des Oberkiefers, zeigt 31 Tastorgane, die dicht seinen hinteren (von der Mundspalte abgekehrten) Rand entlang angeordnet sind; ihre Tastborsten weisen nach vorn,

zur Mundspalte hin. Das in Abb. 4b abgebildete Oberlippenschild besitzt 22 auf der firstartigen Erhöhung gelegene Sinnesorgane, deren Borsten nach hinten gerichtet sind, wie es gewöhnlich der Fall ist. Das Nasenloch im Nasale (Abb. 4c) wird von einem Kranz aus 34 Organen umrahmt, deren Tastborsten von allen Seiten her darauf hinweisen. Die eigentümlich geformten Schuppen (Abb. 4d), welche die Übergangsstelle von der Seite zur Dorsalfläche des Kopfes bekleiden (vgl. auch Abb. 3), weisen nur an ihrem Hinter-

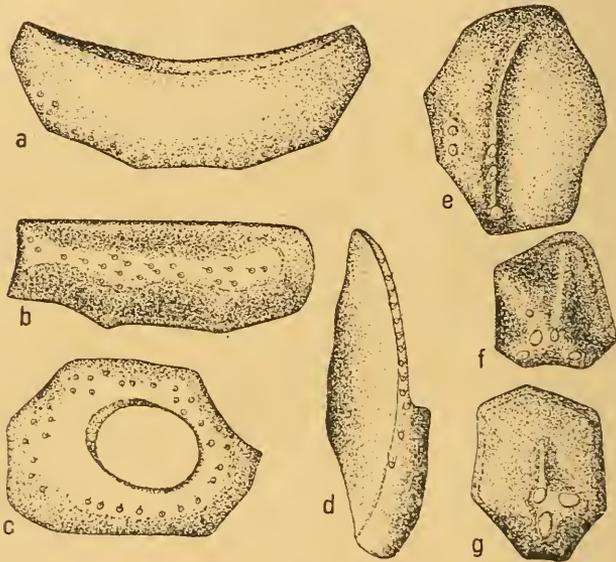


Abb. 4. Einzelne Kopfschuppen von *Calotes jubatus* mit Hautsinnesorganen. *a* Rostrale, *b* ein Oberlippenschild, *c* Nasale, *d* Schuppe vom Rand des Augenhulstes, *e, f, g* Schuppen mit großen Tastorganen aus der Gegend zwischen den Augen. *a-d* 13:1, *e-f* 16:1.

rand Sinnesorgane auf, deren Zahl sich bei der abgebildeten Schuppe auf 13 beläuft. So ist denn der Kopf mit vielen hundert Tastorganen ausgestattet.

Schon hier sei vorausgreifend bemerkt, daß die Sinnesorgane auf dem Kopf von *Calotes* von sehr verschiedener Größe sind. Die kleinen, hochgewölbten Schuppen auf der Dorsalfläche des Kopfes zwischen den Augen und vor dem Beginn des Rückenkammes, ferner die ähnlich geformten Hautelemente, welche am Vorderrand des Auges (vgl. Abb. 3) unmittelbar an die winzigen Augenschüpp-

chen anschließen, besitzen Tastorgane, die um ein Mehrfaches den Durchmesser der Sinnesorgane auf den Kieferschildern übertreffen und schon bei schwacher Vergrößerung als wulstige Erhebungen erscheinen. Doch finden sich alle Größenübergänge zwischen diesen Extremen. Abb. 4 e, eine Schuppe von den Augenwülsten, besitzt fünf Organe mittlerer Größe, von denen drei dem Kiel entlang geordnet sind, die zwei übrigen nahe beieinander mehr seitlich liegen. Ungewöhnlich große Organe zeigt die in Abb. 4 g dargestellte Schuppe aus der Gegend zwischen den Augen: die Tastorgane nehmen die höchste Erhebung des Hautelementes ein. Abbildung 4 f, eine Schuppe von derselben Stelle her, weist fünf Hautsinnesorgane von recht verschiedener Größe auf. Diese großen Organe sind teils kreisförmig, teils länglich, erheben sich z. T. unmittelbar über die Haut, sind z. T. aber auch etwas in Vertiefungen eingelassen.

Schon auf der Unterseite des Kopfes bildet sich die Anordnung der Sinnesorgane heraus, die bei *Calotes* auf dem ganzen Rumpf im wesentlichen stets wiederkehrt: jede der dachartig gekielten Schuppen

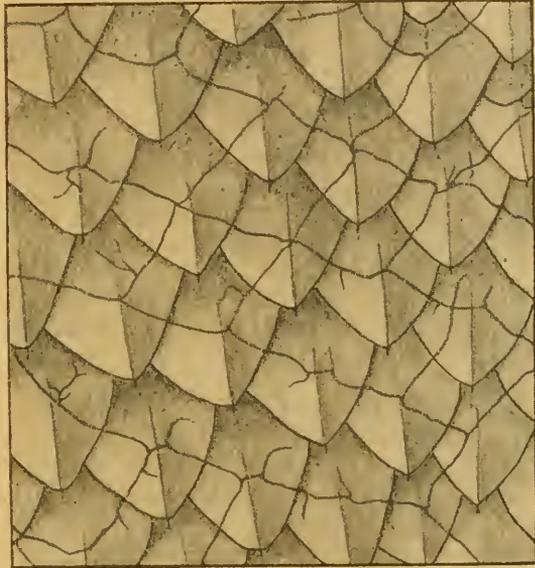


Abb. 5. *Calotes jubatus*. Stück der Rückenhaut. An der Spitze jeder Schuppe die Tastborste eines Sinnesorganes sichtbar; auch das am aufgehellten Hautstück sichtbare Gefäßnetz der Kutis eingetragen, schwache Vergr.

trägt nur ein Sinnesorgan, das, in der Fortsetzung des Kieles gelegen und mehr oder minder von seiner Spitze überragt, dem Hinterrand der Schuppe eingelassen ist. Jede der kleinen, stets nach hinten weisenden Borsten, die in Abb. 5, einem Stück der Rückenhaut von *Calotes*, am hinteren Ende der Schuppen zu sehen sind, gehört einem Hautsinnesorgan an. Auf der Bauchseite sind die Verhältnisse ganz ähnlich, nur daß die Tastborsten weniger

weit frei vorragen, da sie von der stärker entwickelten Endspitze des Schuppenkiels mehr verdeckt werden. Die sichelförmigen, seitlich flach zusammengedrückten Schuppen des Rückenkaumes (vgl. Abb. 3) tragen ihr Sinnesorgan, oder auch gelegentlich mehrere, etwas unterhalb der Spitze (vgl. Abb. 9). Auf dem Schwanz verhalten sich die Tastorgane dorsal wie auf dem Rücken, ventral fehlen sie, nehmen überhaupt nach dem Endabschnitt hin allmählich ab. An den Extremitäten fehlen die Sinnesorgane auf der Unterseite der Zehen und der Fußsohle, ferner in der Haut der Beugefalten: im übrigen finden sie sich auf Außen- und Innenseite von Vorder- und Hinterbein.

Vergleicht man diese Angaben über die Verteilung der Sinnesorgane am Rumpf von *Calotes* mit den entsprechenden bei *Cox*

für *Agama colonorum*, so ergeben sich allerlei bemerkenswerte Unterschiede, von denen hier nur die reiche Ausbildung der Organe am Schwanz bei *Agama* hervorgehoben sei. Solche Abweichungen zu erklären, wird eine sehr genaue Kenntnis der Lebensgewohnheiten dieser Eidechsen nötig sein, die uns einstweilen noch mangelt.

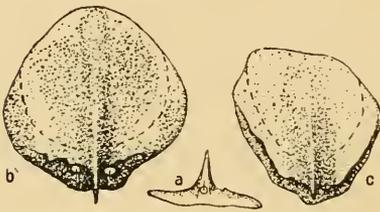


Abb. 6. *Agama sanguinolenta*. *a* Schuppe vom vorderen Teil des Rückens von hinten her gesehen; unter dem steil aufragenden Schuppenkiel ein Sinnesorgan; *b* Schuppe aus dem hinteren Teil des Rückens, von oben betrachtet; rechts und links vom Dorn des Schuppenkiels je ein Sinnesorgan; *c* Schuppe vom Bauch, von oben gesehen, rechts vom Ende des Schuppenkiels ein Sinnesorgan. 13:1.

Bei *Agama sanguinolenta*<sup>1)</sup> finde ich im vorderen Teil des Rückens auf jeder Schuppe ein, meist genau unter dem dornartigen Kiel gelegenes Sinnesorgan, das von oben her kaum

zu bemerken ist, vielmehr erst bei Ansicht der Schuppe von hinten (Abb. 6a) zutage tritt. Die Borsten solcher Organe sind daher im allgemeinen vor Berührungen geschützt, die das Integument in breiter Fläche treffen. Im hinteren Teil des Rückens finden sich neben dem soeben beschriebenen Verhalten Schuppen, deren einziges Sinnesorgan links oder rechts unter dem Dorn liegt, und andere, die zwei symmetrisch verteilte Organe besitzen (Abb. 6b). Manchen

1) Hier konnte ich nur die Verhältnisse am Rumpf untersuchen, da die Köpfe der betr. Tiere früher zu anderem Zwecke verwertet worden waren.

Hautelementen des Rückens fehlen die Tastorgane. Auf der Bauchseite sind die Sinnesorgane spärlicher, bei einem älteren Exemplar ganz erheblich seltener; ob es sich hier um individuelle Unterschiede handelt oder ob mit zunehmendem Alter ein Teil der Tastorgane zugrunde geht, muß ich unentschieden lassen. Meist besitzen die Bauchschuppen ein, seltener zwei Hautsinnesorgane. Berücksichtigt man die Angaben von COHN über *Agama colonorum*, so ergeben sich für die nah verwandte *Agama sanguinolenta* allerlei kleinere Unterschiede in der Zahl und Stellung der Organe.

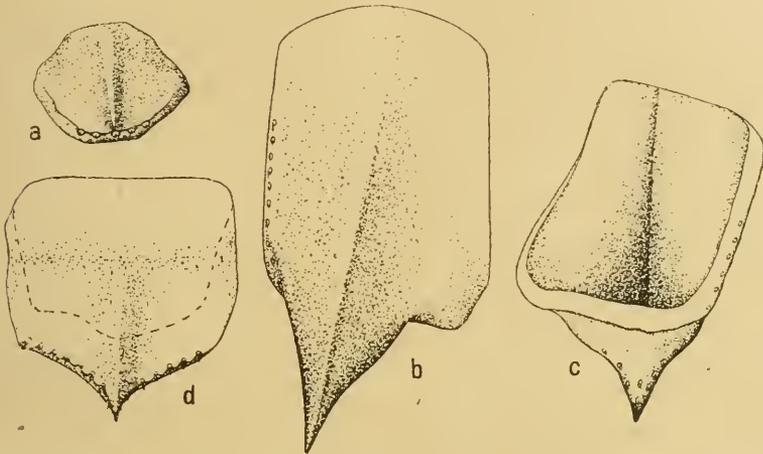


Abb. 7. *Hoplurus sebae*. *a* Rückenschuppe mit fünf Tastorganen; *b* (Horn-), Schuppe eines großen Schwanzwirtels von oben, *c* eine ähnliche Schuppe von unten gesehen; *d* Schuppe eines kleinen Wirtels vom Schwanz. 16:1.

Der Autor erwähnt z. B., daß bei seinem Objekt auf Rücken und Rumpfsseiten jede Schuppe drei Organe trägt, deren mittelstes stets ein wenig seitlich von der vorspringenden Spitze des Kammes gelegen ist. —

Hier mögen ein paar Bemerkungen über die Hautsinnesorgane der Iguaniden Platz finden. Ihre Verteilung und äußere Form bei *Hoplurus sebae* erinnert im allgemeinen an *Agama*: auch hier (Abb. 7a) liegen die Organe bei den Rückenschuppen am Hinter- rand, aber in größerer Zahl (etwa fünf); die Bauchschuppen verhalten sich ähnlich, die von den Seiten des Rumpfes weisen bei im übrigen entsprechender Ausbildung noch mehr Organe (bis etwa acht) auf. Sehr zahlreiche Tastorgane treten an den Schwanz-

schuppen auf. Abb. 7 b gibt eine jener Schuppen von einem breiten Wirtel des Schwanzes wieder, die sich mit ihren Seitenrändern gegenseitig decken. Der freiliegende Seitenrand jeder solchen Schuppe (in Abb. 7 b ist es der linke) trägt die Tastorgane dicht aufeinander folgend in einer Reihe, welche sich auf den dornartig vorspringenden Teil der Schuppe unterseits fortsetzt, wie man feststellen kann, wenn man die abgelösten Hornschuppen von unten her betrachtet (Abb. 7 c). Hier bleiben die Organe aber nicht nur auf der gleichen (linken) Seite, sondern gehen von der Spitze her auch auf die andere Seite über. Ein großer Teil der Organe liegt also hier auf der Unterseite des Schuppendornes, wenn auch nahe seinem Außenrand. Die ganz anders gestalteten Schuppen der schmalen Wirtel (Abb. 7 d) zeigen eine Anordnung der sehr zahlreichen Tastorgane, die an jene der Rumpfschuppen erinnert. Die Gestalt einer Schuppe ist eben von großem Einfluß auf die Stellung der Hautsinnesorgane.

Daß die Tastorgane bei den Iguaniden durchweg so große (nur äußere?) Ähnlichkeit mit denen der Agamiden besitzen, wie nach dem Befund an *Hoplurus* anzunehmen wäre, ist sehr fraglich, denn bei *Phrynosoma cornutum*, bei *Sceleporus*-, *Basiliscus*- und *Liolaemus*arten, konnte ich keine Borsten auf den Organen wahrnehmen, während bei *Chalarodon* und *Anolis*arten Tastborsten kenntlich waren. Scheint es mir doch selbst für die Agamiden noch zweifelhaft, ob hier überall die Sinnesorgane nach dem Typus von *Calotes* und *Agama* gebaut sind, da ich bei einem allerdings wenig gut erhaltenen Exemplar von *Uromastix acanthinurus* keine Tastborsten auf den Organen feststellen konnte. Derartige Verschiedenheiten der Organe innerhalb einer Familie erscheinen geeignet, die auf anderen Erwägungen fußenden Vorstellungen über die systematische Stellung der Formen nachzuprüfen. Eine Untersuchung der Tastorgane bei den Iguaniden an Schnittpräparaten, die allein über ihren Bau sicheren Aufschluß geben können, wäre sehr erwünscht.

#### b) Der Bau der Organe (bei *Calotes*).

Wir beginnen die Untersuchung des Baues der Tastorgane mit den Hautsinnesorganen auf den Rumpfschuppen von *Calotes*. Löst man von einer Rückenschuppe die Hornlage ab und betrachtet ihren hintersten, das Sinnesorgan tragenden Teil unter dem Mikroskop, so erhält man ein Bild wie in Abb. 8 a. Die ganze Oberfläche der Schuppe wird von einem zierlichen, erhabenen Netzwerk bedeckt,

das die äußerste Schicht der Hornlage, ihr Oberhäutchen, darstellt. Ein kleines Stück des Oberhäutchens ist in Abb. 8 b bei stärkerer Vergrößerung wiedergegeben; die einzelnen Zellen sind wie kleine Schüppchen geformt und dachziegelartig angeordnet; an der Hornschicht (*H*) in Abb. 15 sind sie im Schnitt zu sehen. Die Zellen des Oberhäutchens überkleiden in etwaß veränderter Gestalt auch den Schuppenkiel, der an der zur Abbildung benutzten Schuppe (Abb. 8a) schon etwas vor dem Hinterrande der Schuppe aufhörte, während er im allgemeinen weiter reicht. Der Hinterrand der Schuppe ist in der Verlängerung des Kieles halbkreisförmig ausgeschnitten, und in der so entstandenen Höhlung erhebt sich eine kuppelartige Vorwölbung, welche die Tastborste trägt. Dieser Teil des Sinnesorganes entspricht offenbar demjenigen, den COHN bei *Agama colonorum* als Glocke bezeichnet (vgl. unsere Abb. 11 nach COHN). Die „Glocke“ zeigt bei *Calotes* nicht das zierliche Netzwerk wie die Oberfläche der Schuppe, sondern erscheint glatt; aber auch sie wird (vgl. u. die Organe auf den Kopfschuppen) vom Oberhäutchen überzogen, nur fehlt die scharfe Ausprägung der Zellgrenzen.

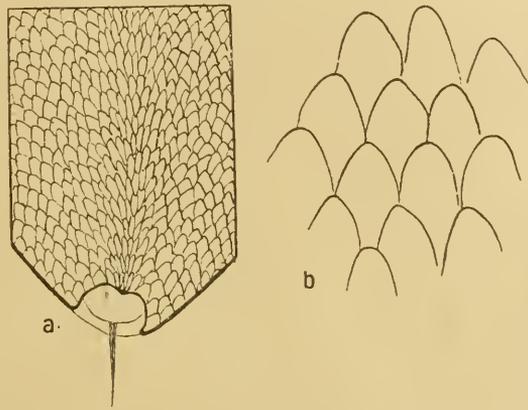


Abb. 8. *Calotes jubatus*. a Ausschnitt aus dem Hinterrand einer Rückenschuppe mit Sinnesorgan. 81:1. b ein Stück des Oberhäutchens, stärker vergrößert. 375:1.

Bei der Gestalt der Rumpfschuppen fällt es nicht leicht, das Sinnesorgan an der abgelösten Hornlage im Profil zu untersuchen; die von den Seiten her blattartig zusammengedrückten Schuppen des Rückenkamms bieten aber hierzu die beste Gelegenheit, da sie sich dem Objektträger ohne weiteres so anlegen, daß das Tastorgan in Seitenansicht erscheint (Abb. 9). Der die Borste tragende Deckel des Organes ist hier nicht kuppelartig vorgewölbt; sehr deutlich gewahrt man, daß die Hornschicht an der Stelle des Hautsinnesorganes unvermittelt und außerordentlich verdünnt ist, so daß unter dem

Deckel eine Höhle entsteht, in der die übrigen Teile des Organes Platz finden.

Abgelöste Hornschuppen eignen sich auch sehr gut dazu, den Bau der Tastborste zu studieren. Nach den Angaben von COHN (vgl. auch unsere Abb. 11 a) soll die Hornborste bei *Agama colonorum* ein kanalartiges, unten weites, nach oben sich verjüngendes und hier abgeschlossenes Lumen enthalten, in dem ein entsprechend geformter, mehr oder weniger pigmentierter Plasmafaden verlaufe, der die unmittelbare Fortsetzung einer oder auch mehrerer Sinneszellen darstelle. Die Anwesenheit eines kanalartigen Hohlraumes in den Tastborsten muß ich nach meinen besonders darauf gerichteten Beobachtungen an *Agama sanguinolenta*, *Agama inermis* und *Calotes jubatus* auf das bestimmteste in Abrede stellen: die Tastborsten dieser Formen und sicherlich auch von *Agama colonorum* sind solid, enthalten keinen Kanal! (Vgl. Abb. 10.)



Abb. 9. *Calotes jubatus*. Ende einer Kamm- schuppe in Profilsicht. Sinnesorgan, 47:1.

Wer die Tastborsten bei den Geckoniden kennt, mag beim ersten Anblick in denjenigen der Agamiden ihnen gleichwertige Gebilde vermuten: doch lehrt eine genauere Untersuchung, daß es sich hier und dort vom morphologischen Standpunkt aus um grundverschiedene Dinge handelt. Zunächst ist die außergewöhnliche Länge der Borsten bei den Agamiden auffallend: die Tast-

borste einer Bauchschuppe von *Agama sanguinolenta* maß 120  $\mu$ , eine solche einer Rückenschuppe von *Calotes* 160  $\mu$ , die einer Kamm- schuppe der gleichen Form gar 240  $\mu$ . Solche Dimensionen sind an den Tastborsten von Geckoniden nie festgestellt worden: die Borsten auf den Sinnesorganen von *Tarentola* besitzen eine Durchschnittslänge von 20  $\mu$ , die ganz außergewöhnlich großen bei *Geckolepis* von etwa 60  $\mu$ . Da nun gemäß unseren früheren Mitteilungen (s. S. 103) die Borsten bei den Geckoniden intrazellulär gebildet werden, so müßten, eine gleiche Entstehungsart bei den Agamiden vorausgesetzt, die Bildungszellen der Borsten hier ganz enorme Größe besitzen, sie müßten noch weit größer sein als die Zellen, welche die Haftbüschel der Geckoniden erzeugen: denn diese Büschel messen bei einer so großen Form wie *Uroplatus* nur etwa 70  $\mu$ .

Auch in der Form zeigen die Tastborsten der Agamiden — der folgenden Schilderung liegen die von *Calotes* zugrunde — Abweichungen gegenüber denen der Geckoniden, indem sie sich nicht immer gleichmäßig zur Spitze hin verjüngen, sondern bisweilen stellenweise unregelmäßig angeschwollen und auch im Querschnitt nicht kreisförmig und auf der Oberfläche glatt, sondern vor allem in ihrem basalen Teil mit leistenartigen Vorsprüngen versehen sind. Im allgemeinen entspringen die Tastborsten dem

Deckel mit etwas verbreiteter Basis und verschmälern sich allmählich, um zugespitzt zu enden (Abb. 10 a); selten ist die Spitze der Borste gegabelt (Abb. 10 e), bisweilen kommen auch derartige Auswüchse mehr nach unten im Anschluß an die erwähnten Leisten vor.

Fast stets und vor allem an den pigmentierten Stellen der Haut lassen sich an den Tastborsten von *Calotes* eine dünne, immer pigmentfreie Rinde und ein axialer, gewöhnlich mehr oder minder pigmentierter Teil unterscheiden (Abb. 10 a—d); in seltenen Fällen (Abb. 10 c) war die Rinde wenigstens streckenweise als doppelt konturierte Schicht scharf gegen das Innere abgesetzt; meist wird dagegen die Sonderung dieser beiden Teile nur durch die

Pigmentverteilung kenntlich. Das körnige Pigment (Melanin) zeigt schon

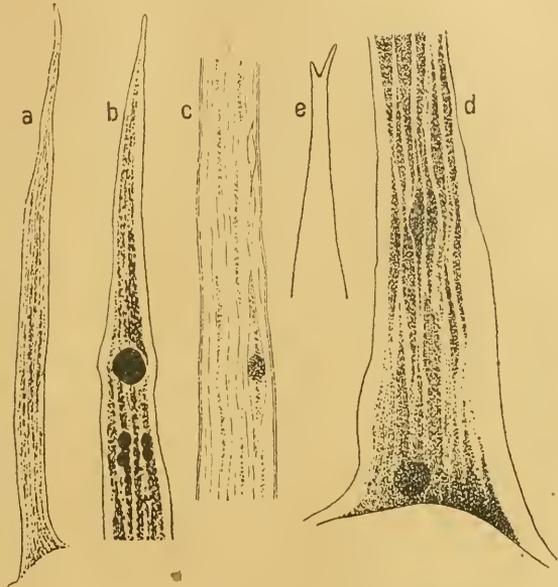


Abb. 10. *Calotes jubatus*. Tastborsten der Hautsinnesorgane. a mäßig pigmentierte Borste, 200:1. b Ende einer mit Schwefelsäure erwärmten Borste; Rinde und axialer pigmenthaltiger Teil der Borste kenntlich; in dem letzteren ein dicker Pigmentklumpen (intraepitheliale Melanophore) eingelagert; 270:1. c mittlerer Teil der schwach pigmentierten Borste einer Kammschuppe, Rinde doppelt konturiert, in der Achse einzelne Zellen kenntlich, 750:1; d basaler Abschnitt der stärker pigmentierten Borste einer Kammschuppe; die Zusammensetzung der Borstenachse aus Zellen wird durch die Verteilung des Pigments angezeigt; nahe dem basalen Ende der Borste eine Melanophore, 750:1; e gegabeltes Ende einer Tastborste; 375:1.

bei schwächeren Vergrößerungen eine Anordnung in Streifen, die in der Längsrichtung der Borsten verlaufen (Abb. 10 a). Manche Borsten lassen unter starken Vergrößerungen aufs deutlichste erkennen, daß diese Pigmentstreifen keineswegs durch die ganze Länge der Borsten sich erstrecken, sondern aus einer größeren Zahl von spindelförmigen Gebilden bestehen, die sich mit ihren verjüngten Enden zwischeneinander einkeilen (Abb. 10 d). Wer mit dem Bau der festen Hornschicht bei Reptilien vertraut ist, wird nicht zögern, jede dieser Spindeln als eine verhornte Zelle anzusprechen. Damit ergibt sich ohne weiteres, daß die Tastborste der Agamiden nicht wie bei den Geckoniden innerhalb einer Zelle (als Bündel von Plasmafasern) entsteht, sondern sich aus einer Anzahl von Zellen zusammensetzt, ein vielzelliges Gebilde ist.

Für diese Deutung der Struktur des axialen Teiles der Borsten spricht im einzelnen noch folgendes. An schwach pigmentierten Borsten kann man gelegentlich die Grenzen der Zellen unmittelbar beobachten (Abb. 10 c) und alsdann feststellen, daß das Pigment im Inneren der Zellen liegt, deren Kern bisweilen durch die Umlagerung mit Pigmentkörnchen hervortritt. Das ganze Bild stimmt ferner durchaus überein mit dem des stark verhornten Schuppenkiesels, der ja selbstverständlich aus zahlreichen Zellen besteht. Wenn man eine Borste mit konzentrierter Schwefelsäure behandelt, so wird sie weich und elastisch biegsam. Die Rinde hebt sich als eine dünne, farblose Hülle ab, und wenn man nun einen Druck aufs Deckglas ausübt, so zerfällt der pigmentierte Anteil der Borste in eine größere Anzahl sehr schlanker, spindelförmiger Gebilde, die einzelnen Zellen; dabei isoliert sich die Rinde manchmal im ganzen als ein gefaltetes Häutchen.

Schließlich kann ich für die vielzellige Natur der Borsten von Calotes noch eine Beobachtung von COHN anführen, der, ohne es zu wissen, die in Bildung begriffene Borste vor Augen gehabt hat: es ist der von ihm als „interepithelialer Teil“ bezeichnete Abschnitt des Sinnesorganes bei *Agama colonorum* (vgl. *Ie* unserer Abb. 11 b). Dieser Abschnitt des Tastorganes ist nach dem Autor aus „pigmentierten Mittelzellen“ und „farblosen Deckzellen“ zusammengesetzt; die letzteren spricht COHN als Stützzellen, die ersteren anscheinend als nervöse Zellen (leitende Elemente) an. Das Pigment der Mittelzellen, das nach COHN diese Zellen nur umhüllt, soll von Kutismelanophoren herrühren, die Ausläufer ins Epithel

entsandten, oder auch von kleinen intraepithelialen Pigmentzellen, die zum Teil auch selbst in den „interepithelialen Teil“ des Tastorganes eindringen. Ein Vergleich der Abb. 10 d mit der betreffenden Abbildung bei COHN (unserer Abb. 11 b) dürfte den Leser wohl von der Richtigkeit meiner Ausführungen überzeugen.

Wie es COHN für die in Bildung begriffene Borste angibt, finden sich auch in den fertigen Borsten von *Calotes*, dicke Pigmentklumpen (Abb. 10 b u. d), die offenbar nichts anders sind als kleine, in die Borste aufgenommene Melanophoren. Die genannte Abbildung von COHN läßt mich auch mit einiger Wahrscheinlichkeit vermuten, daß die „farblosen Deckzellen“ das die Borste bekleidende Oberhäutchen darstellten; und so dürfte es denn vielleicht richtig sein, auch die Rinde der fertigen Borsten als ihr (zelliges) Oberhäutchen zu betrachten; setzt es sich doch ununterbrochen auf die Oberfläche des Deckels fort und steht dadurch auch mit dem Oberhäutchen der übrigen Schuppe in Zusammenhang.

Gemäß vorstehenden Angaben über den Bau der Borsten muß ich also gegenüber COHN betonen, daß die Tastborsten der Agamiden wesentlich verschieden von denen der Geckoniden sind, daß sie nicht Ausläufer irgendwelcher Zellen darstellen, auch nicht in ihrem Innern ein von einem Plasmafaden erfülltes Lumen enthalten, sondern solid sind und aus einer größeren Anzahl von verhornten Zellen bestehen. Wie COHN dazu kommt, diesen Gebilden bei *Agama colorum* ein kanalartiges Lumen zuzusprechen, und auch wohl bei *Calotes versicolor* einen solchen Bau anzunehmen, ist mir ganz unverständlich; ich kann höchstens annehmen, daß COHN durch die Lichtbrechungserscheinungen an den Borsten im ganzen oder an ihren leistenartigen Bildungen, oder gelegentlich in den Borsten zwischen den Zellen auftretenden Spalten sich hat täuschen lassen. Ich bemerke noch, daß, wenn auch die vorigen Mitteilungen über den Bau der Borsten sich wesentlich auf ihre Untersuchung im ganzen stützt, Schnittpräparate genau zu demselben Ergebnis führten: die Tastborsten besitzen weder einen Kanal noch werden sie von einem Plasmafaden durchzogen.

COHN unterscheidet an den Hautsinnesorganen von *Agama colorum* zwei Hauptabschnitte, die unter dem Deckel gelegene Glocke und den interepithelialen Teil, der nach unseren Auseinandersetzungen nichts anderes als die Anlage der Tastborste in der neuen Epidermisgeneration sein kann. Die Glocke (Abb. 11 a u. b)

umschließt eine zentrale Gruppe keulenförmiger Sinneszellen (*Sz*), die nahe ihrem distalen Ende einen bandförmigen Pigmentstreifen enthalten: von ihnen allen oder nur von der mittelstgelegenen Zelle soll der Plasmafaden (Abb. 11a) ausgehen, den COHN in der Tastborste vermutete. Unsere Darstellung wird zeigen, daß die Tastborste in gar keiner unmittelbaren Berührung mit den von COHN als Sinneszellen angesprochenen Elementen steht. Die Sinneszellen sind nach COHN von einer Hülle von Stützzellen (*Dz*) umgeben (Abb. 11a u. b). Die Glocke steht durch einen stielartig verschmälerten Abschnitt mit dem interepithelialen Teil des Organes im Zusammenhang; das basale Ende

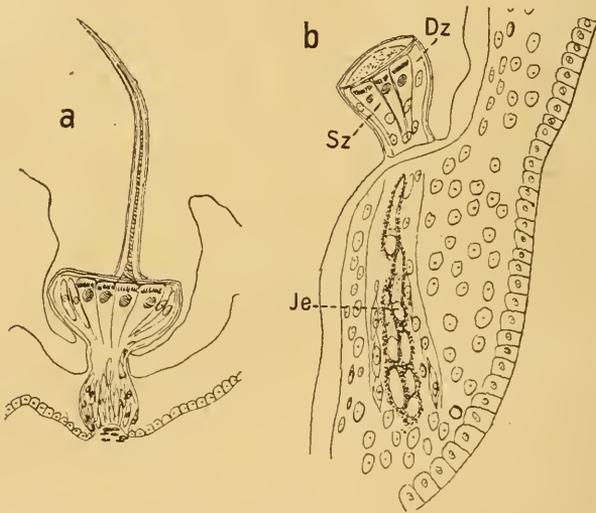


Abb. 11. Hautsinnesorgan von *Agama colonorum* nach COHN. *a* Schnitt durch ein Sinnesorgan (schematisiert), *b* Längsschnitt durch ein Sinnesorgan auf einem Schilde nächst den oberen Lippenschildern. *Dz* Deckzellen. *Sz* Sinneszellen, *Je* interepithelialer Teil des Organes mit den pigmentierten Mittelzellen und farblosen Deckzellen.

des letzteren liegt über einer kleinen Kutispapille, die eine Anzahl von schüsselförmigen Kernen enthält (Abb. 11a). Wie Glocke und interepithelialer Teil, in dem der Autor ein leitendes Verbindungsstück sehen möchte, untereinander zusammenhängen, konnte COHN nicht feststellen; nach unserer Deutung ist eine engere Verknüpfung beider Teile gar nicht zu erwarten. —

Ich finde dagegen an Schnitten folgenden Bau der Tastorgane auf den Rückenschuppen von *Calotes* (Abb. 12). Der die

Tastborste (*B*) tragende Deckel (*D*) hat sich an den Präparaten fast stets von dem daruntergelegenen Teil des Organs abgehoben und stellt eine unmittelbare Fortsetzung der festen Hornschicht dar (*H*), die sich an dieser Stelle zwar stark verjüngt, aber durch ihr Aufblättern in verschiedene Lamellen die Zusammensetzung aus einer Reihe von Zellagen verrät. So ist also die Borste unter allen Umständen durch verhornte Zellen von dem nun folgenden Teil des Organes getrennt und steht mit den gleich zu besprechenden zylinderförmigen Zellen in keinerlei Verbindung.

Die Keimschicht des Epithels (*K*, Abb. 12) besteht auf der Oberseite der Schuppe aus mehreren Zellagen, ist aber in dem vorliegenden Zustand der Epidermis (fern von der Häutung) ziemlich niedrig:

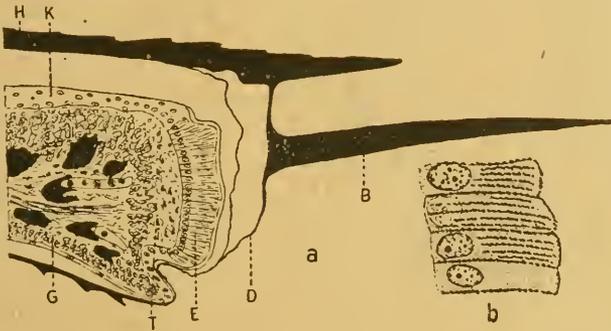


Abb. 12. *a* Längsschnitt durch ein Hautsinnesorgan auf einer Rückenschuppe von *Calotes jubatus*. *B* Borste, *D* Deckel, *H* Hornschicht, *K* Keimschicht, *E* Zylinderzellen der Keimschicht unter dem Deckel, *T* kutaner Anteil des Sinnesorganes, *G* Guanophorenschicht; 210:1. *b* einige Zylinderzellen, stärker vergrößert. 750:1.

auf der Unterseite der Schuppe, wo sie stets dünner befunden wird, läßt sie nur eine Lage von Zellen deutlich erkennen. Unterhalb des Deckels ist die Keimschicht (*E*) ebenfalls einschichtig, aber trotzdem viel höher als das Epithel auf der Schuppenoberseite: sie besteht nämlich aus sehr schlanken Zylinderzellen, deren Kerne nahe ihrer Basis gelegen sind. So weit der Deckel reicht, läßt sich erkennen, daß über diesen Elementen noch eine Lage weniger stark verhornter, abgeplatteter Zellen liegt. Betrachtet man die Zylinderzellen an mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten unter starker Vergrößerung, so gewahrt man zwischen ihnen und auch den letztgenannten Zellen über ihnen punktförmige Interzellularbrücken (Abb. 12 *b*). Stellt man auf die Oberfläche der Zylinderzellen ein, so erscheinen diese Zellbrücken in Längsreihen geordnet (Abb. 12 *b*). Offenbar sind

die hier beschriebenen Zylinderzellen den „Sinneszellen“ in der Glocke bei COHN zu homologisieren; den „Stützzellen“ vergleichbare Elemente fehlen, indem die Zylinderzellen allmählich in das gewöhnliche Epithel der Nachbarschaft übergehen.

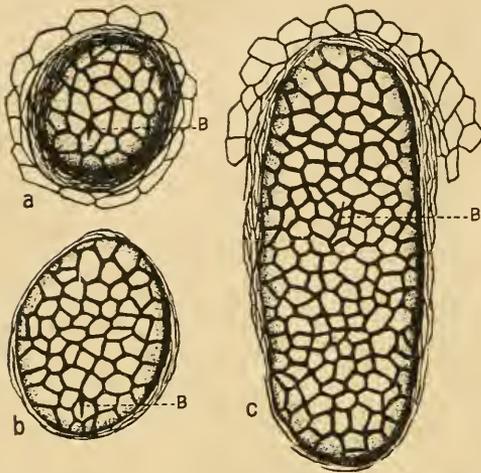


Abb. 13. Große Tastorgane auf Kopfschuppen von *Calotes jubatus* von der Fläche gesehen. Der Deckel ist vom Oberhäutchen überkleidet.  
B Tastborste. 17:1.

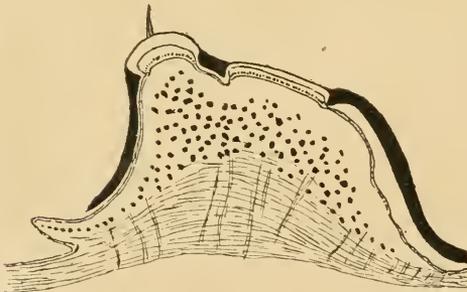


Abb. 14. *Calotes jubatus*. Schnitt durch eine Kopfschuppe mit zwei großen Sinnesorganen. 63:1.

unter dem Mikroskop auf dem flachkuppelartig vorgewölbten Deckel der Tastorgane sehr deutlich die Felderung des Oberhäutchens (Abb. 13 a—c); die auf den Organen des Rumpfes nicht nachzuweisen war. Die Tastborsten (B) dieser Organe sind — wenn auch in der Abb. 13 verkürzt dargestellt — im Verhältnis zum großen Deckel klein. Sie scheinen sich immer auf der Grenze benachbarter Zellen des Ober-

Unter dem Zylinderepithel tritt die sonst dicht an die Epidermis heranreichende Lage guaninhaltiger Zellen (G) etwas zurück und in dem so gewonnenen Raum findet sich eine Gruppe schüsselförmiger Kerne (T, Abb. 12 a).

Ehe ich auf die Deutung der einzelnen Teile des Tastorgans eingehe, sollen die oben erwähnten großen Organe auf den Kopfschildern noch kurz besprochen werden; wesentlich stimmt ihr Bau mit dem des Rumpfes überein, aber in einigen, für das Verständnis der Funktion nicht ganz bedeutungslosen Einzelheiten weichen sie von jenen ab. An der losgelösten Hornlage von Kopfschuppen erkennt man

häutchens zu erheben. Mochten die Organe noch so groß sein, niemals trugen sie mehr als eine Tastborste. Diese hält sich im allgemeinen (Abb. 13a u. c) in der Mitte des Deckels, kann aber auch gelegentlich mehr seitlich stehen (Abb. 13b).

Auf Schnitten zeigen die Tastorgane vom Kopf den gleichen Aufbau wie jene des Rumpfes. Infolge ihrer Ausdehnung stellen sie recht auffällige Bildungen dar, die schon bei schwacher Vergrößerung an der Ausbildung des Zylinderepithels unter der dünnen Hornlage des Deckels leicht zu erkennen sind. Besonders charakteristisch ist das Bild, wenn mehrere, große, dicht beieinander gelegene Organe im gleichen Schnitt getroffen sind (Abb. 14), die nur durch schmale Brücken normal ausgebildeter Hornschicht miteinander verbunden werden.

Abb. 15 stellt eine steil aufgerichtete Kopfschuppe dar, die auf ihrer höchsten Erhebung ein größeres Sinnesorgan trägt. Wie an den Rumpfschuppen tritt über dem Tastorgan eine unvermittelte und beträchtliche Verdünnung der Hornschicht (*H*) ein, die so zum leicht gewölbten Deckel (*D*) wird, dem die Borste (*B*) aufsitzt. Unter dem Deckel folgt ein Spaltraum, da sich hier wie überall an der Schuppe die Hornschicht von ihrer Unterlage abgehoben hat. Das Epithel (*E*) des Hautsinnesorganes zeigt denselben Charakter wie an den

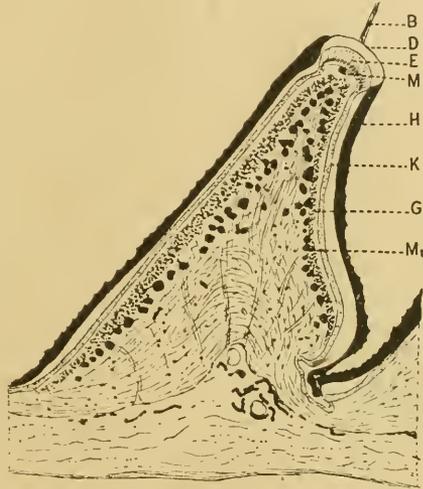


Abb. 15. *Calotes jubatus*. Schnitt durch eine Kopfschuppe mit einem größeren Sinnesorgan. *B* Borste, *D* Deckel, *E* Zylinderepithelschicht, *M* Melanophore in der Kutis (oberhalb der Guanophorenschicht *G*), *H* Hornschicht, *K* Keimschicht, *M*<sub>1</sub> Melanophorenschicht. 93 : 1.

Rumpfororganen, ist höher als die Keimschicht (*K*) im allgemeinen und besteht aus schlanken Zylinderzellen mit basal angeordneten Kernen. In der Kutis unter ihm tritt die Lage der Guanophoren (*G*) etwas zurück und hier finden sich neben den gleich zu erwähnenden schüsselförmigen Kernen öfters Melanophoren (*M*), die im allgemeinen erst jenseits der Guaninlage in dichter Schicht (*M*<sub>1</sub>) angeordnet sind. (Auch im Inneren der Keimschicht des Sinnesorganes begegnet man gelegentlich Melanophoren; vgl. Abb. 16.)

Die Einzelheiten im Bau eines Kopforganes ergeben sich aus Abb. 16; da sie durchaus mit denen eines Sinnesorganes vom Rumpf im Einklang stehen, ist eine besondere Besprechung wohl nicht mehr nötig. Ich möchte nur noch einmal darauf aufmerksam machen, daß unter dem Deckel noch verschiedene schwächer verhornte Zellagen folgen und sich somit auch hier mit größter Deutlichkeit ergibt, daß die Tastborste in gar keiner direkten Beziehung zu tiefer in der Epidermis gelegenen Elementen steht. Ferner ist in Abb. 16 auch die



Abb. 16. *Calotes jubatus*. Großes Sinnesorgan einer Kopfschuppe; im Epithel eine Melanophore. 500:1.

Gruppè der schüsselförmigen Kerne in der Kutis unter der Keimschicht des Sinnesorganes sichtbar.

Sowohl bei den Organen des Rumpfes als auch vor allem an jenen des Kopfes konnte ich den zugehörigen Nerv bis nahe an das Organ herantreten sehen: in der Gegend der eben genannten, in der Kutis gelegenen Zellgruppen findet

er sein Ende; die Art seiner Endigung im einzelnen vermochte ich nicht festzustellen. Der Nerv geht von größeren Stämmchen in der Subkutis aus und durchbohrt, senkrecht aufsteigend, von Blutgefäßen begleitet, die Bindegewebsmasse der Schuppe. Bei zwei Sinnesorganen auf einer Kopfschuppe erhielt jedes seinen Nerv von der Subkutis aus, es trat nicht etwa eine Gabelung eines Hauptstammes innerhalb des Schuppenkörpers auf.

COHN möchte, wie schon mehrfach angedeutet, die in der „Glocke“ gelegenen Zellen der Tastorgane als die sensiblen Elemente ansprechen. Sollte diese Deutung richtig sein, dann hätten wir unter dem Deckel jedes Organes bei *Calotes* eine beträchtliche Anzahl von Sinneszellen, ja bei den großen Hautsinnesorganen auf den Kopf-

schuppen träte ein förmliches Sinnesepithel auf; denn es kann ja keinem Zweifel unterliegen, daß die zylinderförmigen Zellen bei *Calotes* den keulenförmigen „Sinneszellen“ bei *Agama colonorum* entsprechen. Nachdem mit aller Sicherheit der Nachweis erbracht ist, daß die Borste in keiner direkten Beziehung zu diesen unter ihr gelegenen Zellen steht, muß ja auch die von COHN offen gelassene Möglichkeit, daß vielleicht nur eine einzelne, axiale Zelle die eigentliche Sinneszelle darstelle, fallen gelassen werden.

Nun scheint mir aber eine Deutung der Zylinderzellen als sensible Elemente im Hinblick auf die großen Organe am Kopf von *Calotes* recht unwahrscheinlich. Vielmehr halte ich die Erklärung des Organes als eines in der Kutis gelegenen Tastkörperchens, das aus den Zellen mit den schüsselförmigen Kernen besteht und mit einer Epidermisdifferenzierung verknüpft ist, die nur den Reizüberträger (Tastborste) liefert, für die einfachere. Da sich die Angabe COHNS, von den „Sinneszellen“ gingen Plasmafäden in die Tastborste hinein, als irrig erwiesen hat, fehlt ja auch jeder morphologische Hinweis auf die sensible Natur dieser Elemente. Ich möchte vielmehr vermuten, daß dieses besonders differenzierte Epithel unter dem Deckel mit dessen Neubildung bzw. derjenigen der Tastborste bei der Entwicklung einer neuen Epidermisgeneration zusammenhängt — wie im einzelnen, das müßten besonders darauf gerichtete Untersuchungen lehren. Die von mir bevorzugte Deutung der Hautsinnesorgane der Agamiden wird auch dadurch gestützt, daß die Tastorgane zahlreicher Reptilien (Krokodile, manche Schlangen; vgl. „Studien“ VIII) ohne jeden Zweifel als in der Kutis gelegene Tastkörperchen zu betrachten sind, die mit einer Differenzierung der darübergelegenen Epidermis Hand in Hand gehen, während nach der Darstellung von COHN *Agama colonorum* Tastorgane zukämen, die nicht nur bei den Reptilien, sondern wohl unter den Wirbeltieren überhaupt ganz vereinzelt ständen.

(Eingegangen am 16. Juni 1919.)

Nachdruck verboten.

## Über die Entwicklung der glatten Muskelfasern in der Haut der Anuren und über ihre Beziehungen zur Epidermis.

VON DR. WERNER KORNFELD.

Mit 16 Abbildungen.

Aus dem embryol. Institut der Univ. Wien. Vorstand: Prof. Dr. A. FISCHEL.

Vor kurzem hat SCHMIDT (1918) eine neue Beschreibung von den Beziehungen der glatten Muskelfasern in der Haut des Laubfrosches zum Epithel gegeben. Er gelangt zu dem Ergebnis, daß diese Muskelfasern nicht wie es MAURER (1895) und neuerdings WEISS (1916) angeben, in die Epidermis eindringen, sondern daß sie unter der „Epidermis enden, ähmlich wie es EBERTH (1869) beschrieben hat. Innerhalb der Epidermis aber findet SCHMIDT als Fortsetzung und als mechanischen Endapparat der Muskelfaser in einer besonders differenzierten Epithelzelle ein Fibrillenbündel, dem er nach seiner vermutlichen Funktion den Namen „Zellsehne“ beilegt.

Ich hatte mich im Zusammenhang mit Untersuchungen, welche der Fortführung einer experimentellen Analyse metamorphotischer Erscheinungen als histologische Grundlage dienen sollen, auf Anregung des Herrn Prof. FISCHEL auch mit dem Bau und der Entwicklung der glatten Muskelfasern in der Anurenhaut beschäftigt, weil die von MAURER und WEISS behauptete ektodermale Abstammung dieser Muskelfasern als eine der wenigen Ausnahmen vom Gesetz der Spezifität der Keimblätter zu einer eingehenden Untersuchung der Verhältnisse herausforderte. Die Befunde SCHMIDTS ließen mir eine weitere Untersuchung nicht nur nicht überflüssig, sondern sogar besonders anregend erscheinen. Denn einerseits sind die Angaben SCHMIDTS vom allgemein-histologischen Standpunkte aus neuartig und von hohem Interesse, andererseits wurde durch sie — soweit von den Befunden am entwickelten Tier überhaupt ein Rückschluß auf einen Entwicklungsvorgang erlaubt ist — die Annahme einer ektodermalen Abstammung dieser Muskelfasern wieder weniger wahrscheinlich und die nochmalige entwicklungsgeschichtliche Untersuchung dieser Frage erschien daher wünschenswert.

Als Material dienten mir Larven verschiedenen Alters von *Bufo vulgaris*, *Pelobates fuscus* und *Rana temporaria* sowie verwandelte Tiere von *Bombinator pachypus*, *Bufo viridis*, *Hyla arborea*, *Pelobates fuscus*, *Rana esculenta* und *Rana temporaria*. Meine entwicklungsgeschichtlichen Befunde beziehen sich nur auf *Pelobates* und *Rana*, da unter den zur Verfügung stehenden Larven von *Bufo* die entsprechenden Entwicklungsstadien nicht vertreten waren.

Als Konservierungsmittel wurden verwendet: Sublimat-Pikrinsäure nach RABL, ZENKERSCHE Flüssigkeit und das vielfach sehr gut bewährte Gemisch: 3 % Kaliumdibromatlösung-Formol-Eisessig (7 : 2 : 1). Gefärbt wurden die 5—8  $\mu$  dicken Schnitte meist mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin, das allein oder mit nachfolgender Gegenfärbung (Eosin, S.-Fuchsin, Lichtgrün, Fuchsin-Pikrinsäure nach VAN GIESON) zur Anwendung kam; ferner mit der Dreifachfärbung Säure-Fuchsin-Anilinblau-Orange nach MALLORY, die oft auch nach stark differenzierter Färbung mit HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin angewandt wurde. Die Färbung nach MALLORY erwies sich als besonders geeignet wegen der klaren, scharfen Farbdifferenzen zwischen plasmatischen Bildungen und Muskelfasern einerseits, kollagenen Elementen andererseits. Auch die Färbung nach VAN GIESON, die ähnliche Vorteile bietet, gab — nach Eisenhämatoxylinfärbung — gut verwendbare Bilder.

Meine histologischen Befunde bestätigen im wesentlichen die Angaben SCHMIDTS und ergänzen sie in einigen Punkten. So ermöglichte mir die Verwendung der genannten Färbungsmethoden den sicheren Nachweis, daß in den meisten Fällen zwischen dem distalen Ende der Muskelfaser und der Basis der epidermalen Muskelansatzzelle eine ununterbrochene kollagene Schicht hindurchzieht; dies konnte SCHMIDT nicht sicher feststellen, da die von ihm angewandten Färbungen Muskelfasern und kollagene Bildungen nicht scharf differenzieren. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht konnte ich feststellen, daß die Muskelzellen nicht von der Epidermis, sondern vom Corium abstammen also nicht ektodermaler, sondern mesodermaler Herkunft sind und daß ihre Beziehung zu einem in bestimmter Weise differenzierten Epidermisbezirk nicht eine primäre, durch ihre Abstammung gewährleistetete, sondern eine sekundäre ist. Diese Beziehung kommt dadurch zustande, daß die im Corium entstehenden Muskelzellen im Laufe ihrer Entwicklung mit ihrem distalen Ende an eine bis dahin nicht besonders differenzierte Epidermiszelle heran-

treten; diejenigen Epidermiszellen, an welchen dieser Anschluß erfolgt, erfahren sekundär, entsprechend der funktionellen Beanspruchung durch die Muskelzellen eine charakteristische Differenzierung im Gegensatz zu den übrigen indifferent bleibenden Epidermiszellen. In vergleichend anatomischer Beziehung endlich läßt sich feststellen, daß diese Differenzierung des Muskelansatzgebietes bei den verschiedenen Gattungen der Anuren eine sehr verschiedenartige ist, was mit allgemeinen Verschiedenheiten im Bau des Integumentes dieser Formen zusammenhängt.

Als erste unterscheidbare Anlagen der glatten Muskelfasern in der Froschhaut beschreibt MAURER bei Larven von *Rana*, bei welchen eben die hinteren Extremitäten als kleine Höcker sichtbar sind, in der basalen Zelllage der Epidermis zerstreut liegende birnförmige Zellen, die einen feinen Plasmafortsatz basalwärts senkrecht in das Corium hinein entsenden. WEISS konnte bei den von ihm untersuchten Larven (*Bombinator* und *Pelobates*) diese birnförmigen Zellen niemals finden; er verlegt die ersten Differenzierungsvorgänge, die zur Ausbildung der Muskelfasern führen sollen, in ein späteres Entwicklungsstadium, knapp vor der Metamorphose. Auch ich konnte weder irgendwelche Bildungen finden, die MAURERS birnförmigen Zellen vergleichbar gewesen wären, noch irgend eine andere Bildung, die in dem frühlarvalen von MAURER bezeichneten Entwicklungsstadium als Vorläufer der Muskelfasern erkennbar wäre. Als „birnförmige Zellen“ dürften MAURER, wie er selbst andeutet und wie auch SAGUCHI (1913) vermutet, jene basalen Epidermiszellen aufgefallen sein, in welchen zuerst die EBERTHSchen Fadenbildungen auftreten. Der Eindruck von basalen, in das Corium eindringenden Zellfortsätzen könnte durch Faltungen der basalen Grenzfläche der Epidermis hervorgerufen worden sein.

Die Weiterentwicklung soll nach MAURER in der Weise erfolgen, daß sich aus den birnförmigen Zellen durch wiederholte Zellteilungen ein in das Corium vordringender Zellpfropf bildet. Durch weiteres Auswachsen dieses Zellpfropfes soll die Umwandlung zu Muskelfasern eingeleitet werden. Die enge durch diese Entstehungsweise bedingte Beziehung der Muskelfasern zur Epidermis soll beibehalten bleiben und den für die erwachsenen Tiere behaupteten direkten Übergang der Muskelfasern in die epitheliale Elemente der Epidermis erklären. Von diesen Vorgängen konnte ich ebensowenig etwas wiederfinden wie von den als erste Anlage der Muskelfasern in

der Basalschicht der Epidermis beschriebenen birnförmigen Zellen. Aber auch die von WEISS für ein spät larvales Stadium angegebene Entstehung der Muskelfasern aus nicht besonders differenzierten Zellen der basalen Epidermisschicht durch einfaches Auswachsen kann ich nicht bestätigen. Meine Präparate zeigen vielmehr eine ganz andere Art der Entwicklung bei diesen Organen.

Abb. 1 stellt einen Schnitt durch die Rückenhaut einer 37 mm langen Larve von *Rana temporaria* dar, bei der die hinteren Extremitäten eine Länge von ca. 1 mm besaßen und bereits mit deutlich erkennbaren Zehenanlagen versehen waren. Ich finde auch hier noch die Epidermis überall glattrandig gegen die etwa 4  $\mu$  breite kollagene Faserschicht abgegrenzt, aus der im weiteren Entwicklungsverlaufe die einzelnen Schichten des Corium entstehen. Die Epidermis ist in diesem Stadium noch im wesentlichen zweischichtig. Die basale Schicht besteht durchwegs aus EBERTHschen Fadenzellen, die distale aus Pflasterzellen.

Zwischen beiden liegen die Zellkörper von Melanophoren, die ihre verzweigten Ausläufer in die Grenzschicht zwischen den beiden Epidermislagen und zwischen die Fadenzellen hindurchzwängen. An der Innenseite der Coriumanlage finden sich vereinzelte flache Bindegewebszellen, die mit den tiefer liegenden Zellkörpern des gallertigen Unterhautbindegewebes anastomosieren, stellenweise auch Melanophoren.

Die weitere Entwicklung des Corium hat SCHUBERG (1908) ausführlich beschrieben und ich kann nach meiner Untersuchung seine Angaben in der Hauptsache bestätigen. Die anfangs oft wabig strukturiert erscheinende, später deutlich lamelläre kollagene Lage an der Innenfläche der Epidermis erreicht eine beträchtliche Dicke, ohne daß in ihrem Inneren Zellkerne oder Zellkörper zu erkennen sind. Die Basalfläche der Epidermis bleibt auch weiter scharf gegen diese kollagene Schicht abgegrenzt, niemals konnte ich die von MAURER angegebene Abspaltung basaler Epidermiszellen zwecks Teilnahme am Aufbau des Corium beobachten. Einwandfrei dagegen ist in



Abb. 1. *Rana temporaria*, larval. Vergr. 760. Fixierung: Kal. bichr.-Formol-Eisessig; Färbung nach MALLORY. C Coriumanlage.

dem nun folgenden Stadium auch in meinen Präparaten die schon von MAURER und dann eingehender von SCHUBERG beschriebene Einwanderung von Bindegewebszellen vom Unterhautbindegewebe her in die breitgewordene Corinmanlage zu erkennen. Abb. 2 stellt diesen Vorgang bei *Pelobates* dar. In allen wesentlichen Erscheinungen verlaufen die Vorgänge bei *Pelobates* und bei *Rana* übereinstimmend. In dem gezeichneten Stadium — Körperlänge 44 mm — besteht die Epidermis aus zwei scharf getrennten Schichten. Ober-

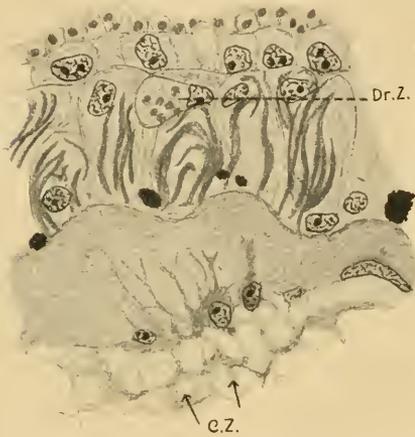


Abb. 2. *Pelobates fuscus*, larval. Vergr. 760. Fixierung: Subl.-Pikrins. Färbung nach MALLORY. Dr Drüsenzelle, C.Z. einwandernde Coriumzellen.

flächlich findet sich eine Lage von Pflasterzellen, die einen Bau aufweisen wie ihn schon EBERTH, F. E. SCHULZE und ausführlicher O. SCHULZE (1906) beschrieben haben: An ihrer freien Seite finden sich große Waben, deren Hohlräume von je einem großen Sekrettropfen eingenommen werden. Bisweilen scheinen die Waben nach außen offen zu sein, was aber ein durch Fixierung und Nachbehandlung hervorgerufener unnatürlicher Zustand sein könnte. Unter diesen Pflasterzellen sieht man eine etwa doppelt so hohe Lage schlanker Zellen, in denen

EBERTH'sche Fadenbildungen im Höhepunkt ihrer Ausbildung als breite Stränge zu finden sind, welche zum größten Teil die Zellen der Länge nach durchziehen. Die Kerne dieser Zellen liegen bald in der distalen, bald in der basalen Zellhälfte. Im basalen Teil dieser Schicht liegen zahlreiche Melanophoren. In der Grenzzone zwischen den basalliegenden Fadenzellen und den oberflächlichen Pflasterzellen finden sich vereinzelt Elemente vor mit hellem, von wabig angeordneten Plasmasträngen durchzogenem Zelleib und seitlich anliegendem Kern (Abb. 2. Dr.) In den Wabenhohlräumen zwischen den Plasmasträngen liegen Sekrettropfen, die nach Größe und Färbbarkeit jenen gleichen, welche in den oberflächlichen Waben der Pflasterzellen liegen. Diese Elemente könnten nach Lage und Bau vielleicht als ein — schon oft gesuchtes — Homologon der LEYDIG-

scher Zellen bei Urodelenlarven aufgefaßt werden. Andererseits aber macht es oft den Eindruck, als ob die Sekrettröpfchen in diesen Zellen in braune (Melanin?) Körnchen umgewandelt werden könnten. Durch diese Tatsache würden sie sich den von FISCHER (1919) in der Epidermis von Rana- und Bufolarven beschriebenen runden unverzweigten Melanophoren nähern. Die Coriumanlage dieses Stadiums stellt eine breite, stellenweise wabig gebaute, stellenweise regelmäßig lamelläre kollagene Schicht dar, welcher basal zahlreiche Zellkerne mit flachen Plasmakörpern dicht angelagert sind. Nach der anderen Seite — also proximal — stehen diese Zellen durch Plasmafortsätze in Verbindung mit dem hier anschließenden subkutanen Bindegewebe. Einzelne von diesen Zellen entsenden nun in die kollagenen Coriumlamellen, welche bisher weder Zellkerne noch Zellkörper enthielten, feine verzweigte Plasmafortsätze und rücken dann diesen allmählich mit ihrem ganzen Zellkörper nach (Abb. 2 C.Z.).

Diese einwandernden Zellen liefern den Zellbestand des sich nun weiterentwickelnden Coriums. Einige von ihnen nehmen in verschiedener Höhe innerhalb der dicht zusammengeschlossen bleibenden kollagenen Lamellen eine der Körperoberfläche und dem Lamellenverlauf parallele Lagerung ein und werden so zu den fixen Bindegewebszellen der späteren „Innenlage“ des Coriums (SCHUBERT). Andere Zellen aber beteiligen sich an der nun stattfindenden Sonderung der Coriumanlage in die drei Schichten des ausgebildeten Corium. Unter ihrer Mitwirkung wird nämlich innerhalb der bis dahin einheitlich lamellären Anlage eine locker netzig gebaute Schicht gebildet, die „Mittellage“ SCHUBERGS (Stratum spongiosum GAUPP) und durch sie die dünne lamelläre „Außenlage“ (SCHUBERG = kollagene Grenzschicht autorum); von der breiten, straffen lamellär geschichteten „Innenlage“ SCHUBERGS (= Stratum compactum GAUPP) geschieden. Gleichzeitig beginnen von der Epidermis her Drüsenanlagen in die in Bildung begriffene Mittellage einzusinken und andererseits Blutkapillaren aus dem Unterhautbindegewebe die Innenlage zu durchbrechen und in die Mittellage einzuwuchern.

Diese Zelleinwanderungen dauern nun längere Zeit hindurch an. So finden wir sie bei Rana zahlreich in allen Phasen ihres Ablaufes noch in einem Stadium, in dem die Mittellage des Corium bereits gut ausgebildet und die Fadenstrukturen in den basalen Epidermiszellen in Rückbildung begriffen sind (Abb. 3, 4, 5). Das Verschwinden der Fadenstrukturen aus den Epidermiszellen scheint durch zwei verschiedene Prozesse zustande zu kommen. Bei einem Teil der basalen

Epidermiszellen verlieren die Fadenbildungen ihre charakteristische Färbbarkeit (Abb. 4,  $E_1$ ), nehmen wieder die Färbbarkeit indifferenten plasmatischer Gebilde an und scheinen schließlich ganz eingeschmolzen zu werden. Das Plasma solcher Zellen erscheint dadurch auffallend dicht strukturiert. In dieser Zellart findet man auch häufig Mitosen, aus ihr allein gehen die gesamten weiteren Zellgenerationen der definitiven Epidermis hervor. Diese Zellen sitzen dem Corium mit breiter Basis auf. Oft bilden sie auch kleine, dicht zusammengedrückte Gruppen, die vielleicht durch Mitosen aus je einer Stammzelle hervorgegangen sind. Zwischen diesen indifferent ge-

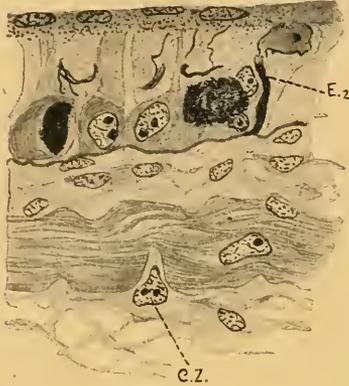


Abb. 3.

wordenen Zellen oder Zellgruppen steht eine andere Art von Zellen (Abb. 4 u. 5,  $E_2$ ). Diese sitzen der basalen Epidermisgrenze mit verschmälertem Fuße auf und tragen in ihrem distalen bauchig erweiterten Teil einen chromatinarm gewordenen oder sogar schon in Auflösung begriffenen Kern. In ihnen fand ich niemals Mitosen. In diesen



Abb. 4.

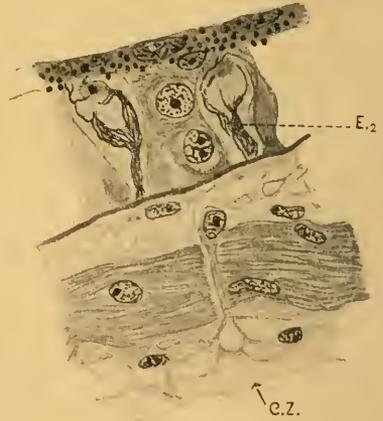


Abb. 5.

Abb. 3, 4, 5. *Rana temporaria*, spät-larval, Körperlänge 39 mm. Vergr. 760. Fixierung: Sublimat-Pikrinsäure. Färbung: Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN + MALLORYS Dreifachfärbung.  $E_1$  Epidermiszelle mit rückgebildeten EBERTH'schen Strängen,  $E_2$  Epidermiszelle mit stark ausgebildeten EBERTH'schen Strängen, C.Z. durchwandernde Coriumzelle.

wordenen Zellen oder Zellgruppen steht eine andere Art von Zellen (Abb. 4 u. 5,  $E_2$ ). Diese sitzen der basalen Epidermisgrenze mit verschmälertem Fuße auf und tragen in ihrem distalen bauchig erweiterten Teil einen chromatinarm gewordenen oder sogar schon in Auflösung begriffenen Kern. In ihnen fand ich niemals Mitosen. In diesen

Zellen sind die EBERTHSchen Stränge auffallend grob und stark tingierbar. Diese Zellart dürfte in der weiteren Entwicklung samt den Fadenbildungen in der Weise aus dem definitiven Zellbestande der Epidermis eliminiert werden, daß ihr basaler Stiel zwischen den fortwachsenden indifferent gewordenen Zellgruppen immer mehr verschmälert und rückgebildet wird, während ihr distaler Teil von nachrückenden aus den indifferenten Zellgruppen durch Teilung entstehenden Zellschichten immer weiter distalwärts gedrängt und schließlich bei einer Häutung mit abgestoßen wird.

Diejenigen Zellen, welche nach der Durchwanderung der jetzt als Innenlage abgesonderten Coriumschicht die neue entstehende Mittellage erreichen und hier als fixe Bindegewebszellen dieser Lage Verwendung finden, zeigen, bei dem Übergange zu dieser Funktion ein charakteristisches Verhalten (Abb. 6, B. Z.). Ihr Zellkern mit der ihm anhaftenden Hauptmasse ihres Protoplasmas biegt von der bei der Durchwanderung eingenommenen senkrecht gegen die Körperoberfläche gewendeten Richtung ab und legt sich parallel zur Körperoberfläche. Diese Zellen bilden ferner plasmatische Anastomosen mit den anderen hier bereits angelangten Bindegewebszellen. Gleichzeitig wird der als Zeuge der durchgeführten Wanderung noch eine Zeit lang nachweisbare, senkrecht in die lamelläre Innenlage reichende Plasmafortsatz rückgebildet oder eingezogen. In manchen Fällen scheint dieser Fortsatz auch in kollagene Substanz umgewandelt zu werden; derartigen Umbildungen dürfte wenigstens ein Teil der die Innenlage senkrecht durchsetzenden kollagenen Fasern ihren Ursprung verdanken.

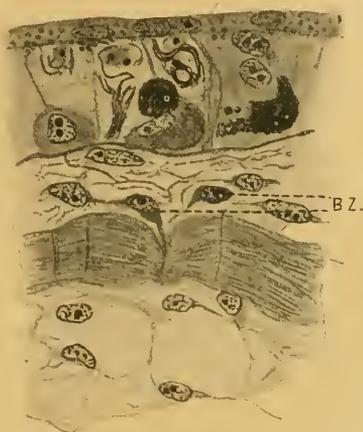


Abb. 6. *Rana temporaria*, spät-larval, Körperlänge 39 mm. Technik wie Abb. 3—5. B.Z. Bindegewebszellen der Coriummittellage kurz nach Einwanderung.

Einige von den durchwandernden Zellen aber zeigen ein wesentlich anderes Verhalten (Abb. 7, M. B. Z.). Bei ihnen bleibt der von der Durchwanderung herrührende, die Innenlage des Corium senkrecht durchsetzende Fortsatz in seiner ganzen Ausdehnung, mit Beibehaltung seiner ihn von kollagenen Bildungen deutlich unterscheidenden plasmatischen Färbbarkeit bestehen und bewahrt so

den primären Zusammenhang dieser Zellen mit der subkutanen Bindegewebsschicht, aus der sie stammen. Die Längsachse des Körpers dieser Zellen biegt nicht von ihrer ursprünglichen Verlaufsrichtung ab, sondern bleibt senkrecht oder nur wenig schief gegen die Körperoberfläche gerichtet. Die Zellen bilden keine Anastomosen mit den Bindegewebszellen der Umgebung, dagegen entsenden sie einen oder mehrere Plasmafortsätze zur Epidermis. An der Stelle, an welcher diese Fortsätze die Epidermis, beziehungsweise die dünne Coriumaußenlage, welche der Epidermis basal anliegt, erreichen, lassen sich bald Veränderungen in den Epidermiszellen erkennen, welche zeigen, daß diese Art von Coriumzellen nicht nur in morphologische sekundäre

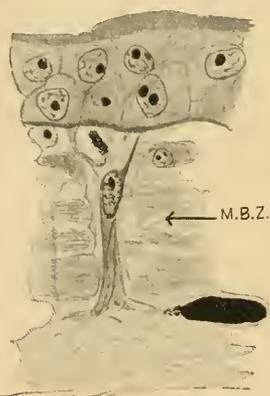


Abb. 7. Raqa temporaria, metamorphosierend; Vergr. 760. Fixierung: Sublimat-Pikrinsäure. Färbung nach MALLORY. M.B.Z. Muskelbildungszelle.

Beziehungen zur Epidermis tritt, sondern auf diese auch eine mechanische Einwirkung ausübt. Dieser Umstand stützt die bereits aus dem anatomischen Bilde dieser Zellen äußerst wahrscheinlich gewordene Auffassung, daß es sich in ihnen um die gesuchten Muskelbildungszellen handelt.

Die Epidermis verliert unterdessen immer mehr ihren larvalen Charakter und nähert sich dem Bautypus, den wir allgemein bei den erwachsenen Anuren vorfinden. Sie ist mehrschichtig geworden, die Fadenbildungen in der basalen Zellschicht sind verschwunden, gegen die freie Oberfläche zu finden wir eine zur Abstoßung bereite Schicht aus platten, stark tingierbaren Zellen.

Diejenigen basalen Epidermiszellen, an welche die distalen Fortsätze der Muskelbildungszellen herantreten, beginnen nun, wie bereits bemerkt, sich gegen die anderen, unverändert bleibenden Zellen der Epidermis zu differenzieren. Die erste Andeutung dieses Vorganges ist in einem abweichenden tinktoriellen Verhalten zu erblicken, dem eine Veränderung der plasmatischen Konsistenz oder Struktur zugrunde liegen dürfte. Die „Muskelansatzzellen“ werden entweder im ganzen stärker färbbar oder es weist eine der Muskelbildungszelle entgegenziehende Plasmaspitze lokal beschränkte dichtere Beschaffenheit und dunklere Färbung auf (Abb. 8, M. A. Z.). Endlich kommen Fälle vor, in denen je nach den wechselnden Ansatzverhältnissen der Muskelbildungszellen spezielle Strukturverhältnisse im

epidermalen Muskelansatzgebiete erkennbar sind, die offenbar der mechanischen Beanspruchung in den betreffenden Einzelfällen Rechnung tragen. So zeigt beispielsweise Abb. 9 zwei Zellen in der basalen Epidermisschicht, welche entsprechend mehreren an ihnen ansetzenden Muskelbildungszellen arkadenförmige Verdichtungen erkennen lassen, die auf Verdichtungs Pfeilern aufsitzen (Abb. 9, M. A. Z.). Die Fußpunkte dieser Pfeiler fallen mit den Berührungsstellen der Muskelzellenden zusammen.

Die epidermalen Muskelansatzzellen scheinen bei der Mehrzahl der untersuchten Anuren ihre Teilungsfähigkeit einzubüßen. Dieser

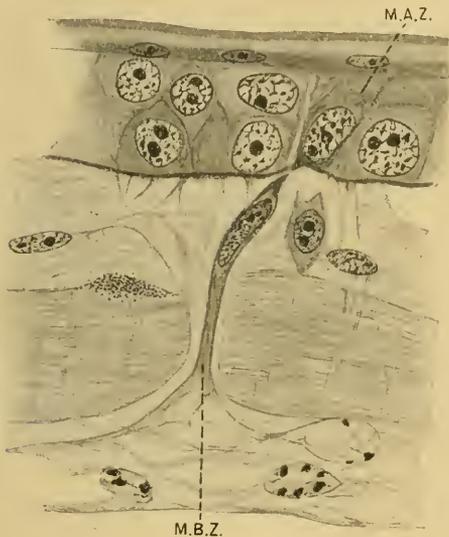


Abb. 8.

Abb. 8. *Rana temporaria*, metamorphosierend; Vergr. 1060. Fixierung und Färbung wie Abb. 7. M.B.Z. Muskelbildungszelle, M.A.Z. Muskelansatzzelle.

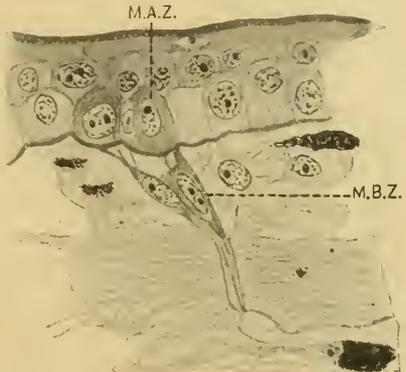


Abb. 9.

Abb. 9. *Rana temporaria*, metamorphosierend; Vergr. 760. Fixierung und Färbung wie bei Abb. 7. Bezeichnung wie bei Abb. 8.

Umstand bewirkt, daß die Stelle des Muskelansatzes beim erwachsenen Tier außer durch eventuelle Struktur-Besonderheiten der Muskelansatzzellen bei diesen Formen auch durch eine von der übrigen Epidermis abweichende Schichtung auffällt. Im einzelnen wechselt der Bau des epidermalen Muskelansatzgebietes bei den verschiedenen Anuren im Zusammenhang mit Verschiedenheiten des allgemeinen Aufbaues des Integumentes und auch die Muskelfasern selbst zeigen in Bau und Anordnung Abweichungen bei den einzelnen Formen.

Am auffallendsten sind die auch von SCHMIDT beschriebenen Verhältnisse bei *Hyla arborea*. Bei dieser Form ziehen die „perforierenden Muskelfasern“ einzeln durch das Corium und sind von eigenen Röhren umscheidet, deren Wandung, wie schon SCHUBERG bemerkte, von elastischen Fasern gebildet wird. Charakteristisch ist, daß die kontraktile Substanz dieser Muskelfasern nicht die ganze Länge der Zelle kontinuierlich durchzieht, sondern durch den Kern, der an seinen Längsseiten nur von einer dünnen plasmatischen Hüllschicht überzogen wird, unterbrochen ist. Wenn die Färbung in der Muskelfaser getrennte Fibrillen (Myofibrillen?) erkennen läßt, dann findet man diese an der proximalen Kernkuppe endend und an der distalen wieder neu beginnend. Bisweilen sind diese Fibrillenden von der Kernmembran durch einen wohl künstlich durch Schrumpfung entstandenen Spalt getrennt; sie erscheinen dann oft etwas verdickt, körnchenartig, ein Bild, das aber auch durch Abreißen und Abbiegen der Enden von der Hauptrichtung des Fibrillenverlaufes zustande kommen könnte. Die Fibrillen der Muskelfaser enden an der kollagenen Außenlage des Corium, während die nicht fibrillären Teile der Muskelfaser oft ohne scharf erkennbare Grenze in diese kollagene Grenzlamelle überzugehen scheinen. Fast ausnahmslos aber ist bei entsprechender Färbung zwischen der Muskelfaser und den Epidermiszellen diese kollagene Lamelle als zusammenhängende ununterbrochene Scheidewand nachweisbar. Sie bietet je nach dem Kontraktionszustande der Muskelfaser ein verschiedenes Aussehen dar: Bei stark kontrahierter Muskelfaser ist die kollagene Grenzlamelle — und mit ihr der basale Teil der epidermalen Muskelansatzzelle — kegelförmig gegen das Corium ausgezogen (Abb. 11, M. A. Z.). Bei einem mittleren Kontraktionszustande zieht die Lamelle glatt mit unveränderter Dicke zwischen Epidermis und Muskelfaser hindurch. Bei erschlafften Muskelfasern aber kommt es vor, daß die kollagene Substanz der Grenzlamelle sogar ppropfartig gegen das Innere der Muskelansatzzelle zu vorspringt. (Abb. 10, M. A. Z.). An ihrem proximalen Ende gehen die Muskelfasern entweder durch verzweigte plasmatische Fortsätze ohne scharfe Grenze über in die Ausläufer der Unterhautbindegewebszellen oder sie ziehen noch durch das Unterhautbindegewebe hindurch bis zur endothelartigen Auskleidung der Lymphsäcke, durch welche das Unterhautbindegewebe innen begrenzt wird, und inserieren an dieser. Sie haben also in beiden Fällen den durch ihre Entstehung bedingten engen Zusammenhang mit dem Unterhautbindegewebe beibehalten.

In der Epidermis sehen wir an der Stelle des Muskelansatzes die sonst mehrschichtig angeordneten indifferenten Epithelzellen unterbrochen durch eine zylindrische, die ganze Epithelhöhe durchsetzende Zelle (Abb. 10 u. 11, M. A. Z.), die sich auch durch ihre schwächere Färbbarkeit von den benachbarten Epidermiszellen unterscheidet. Sie wird der Länge nach von einem den Faserzug der Muskelzelle fortsetzenden Fibrillenbündel durchsetzt. Dieses Fibrillenbündel ist meist der Hohlseite des hufeisenförmig gekrümmten Zellkernes angelagert. Gegen die Oberfläche zu findet man die Muskelansatzzelle

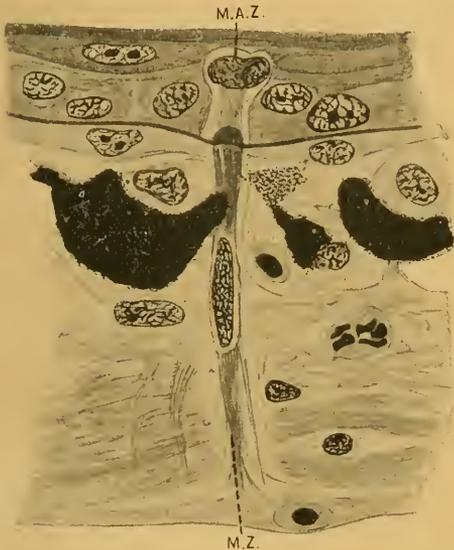


Abb. 10.

Abb. 10. *Hyla arborea*. Vergr. 1060. Fixierung: Sublimat-Eisessig. Färbung: HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin + MALLORY'S Dreifachfärbung. MZ Muskelzelle, M.A.Z. Muskelansatzzelle.

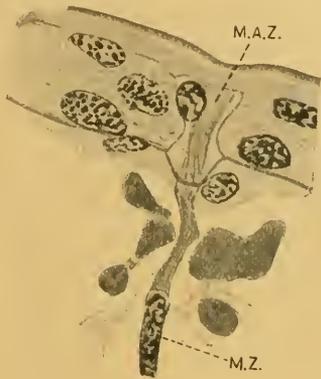


Abb. 11.

Abb. 11. *Hyla arborea*; Vergr. 760. Fixierung, Färbung und Bezeichnung wie bei Abb. 10.

oft trichterförmig verbreitert. Zwischen Rückenhaut und Bauchhaut finde ich keine prinzipiellen Unterschiede. Nur die Häufigkeit der Muskelfasern, die Deutlichkeit der fibrillären Differenzierungen in den Muskelansatzzellen und die Auffälligkeit dieser Zellen den anderen Epidermiszellen gegenüber schwankt beträchtlich.

Dieses mit der Beschreibung SCHMIDT'S übereinstimmende Verhalten des Muskelansatzgebietes bei *Hyla* fand ich aber nur an kleinen, jungen Exemplaren. Bei älteren Tieren fand ich abweichende Zustände, die im Hinblick auf die Befunde an den weiter zu besprechenden Formen und auf die allgemeine Anatomie des Muskelansatzgebietes

von Interesse sind. Bei älteren Individuen ragen die Enden der Muskelfasern tief in eine Einbuchtung der basalen Epidermisgrenze hinein. Die Muskelansatzzelle besitzt nicht mehr die gleiche Höhe wie die gesamten Zellschichten der übrigen Epidermis, sondern ist viel niedriger und bewirkt dadurch eine starke Verschmälerung der Epidermis an dieser Stelle. So kommt es zu einer mehr oder weniger engen Einkeilung des distalen Muskelfaserendes zwischen den breiteren Nachbarpartien der Epidermis. Oft ist die epidermale Muskelansatzzelle sogar so weitgehend reduziert, daß man sie ohne Vergleich mit

den anderen Fällen gar nicht als vollwertige Zelle erkennen würde.

Auch bei *Bombinator* (Abb. 12 u. 13) unterscheidet sich das Muskelansatzgebiet innerhalb der Epidermis durch einschichtig angeordnete hohe Zylinderzellen von der übrigen indifferenten mehrschichtigen Epidermis. Bei dieser Gattung sind die Muskelfasern meist in Gruppen von 4—8 angeordnet und enden in der kollagenen Coriumaußenlage mit feinen Auffaserungen. Die epidermalen Muskelansatzzellen unterscheiden sich von den anderen Epidermiszellen durch ihre Form und Anordnung, bisweilen auch durch stärkere Tingierbarkeit. An den einschichtigen Epithelstellen ist fast regelmäßig die basale, bis-

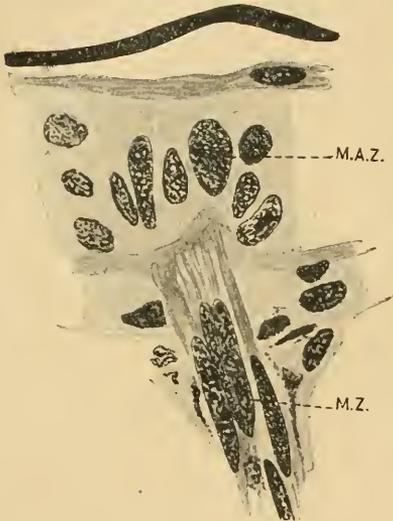


Abb. 12. *Bombinator pachypus*; Vergr. 760. Fixierung: Kal. bichr.-Formol-Eis-essig. Färbung: Eisenhämatoxylin + MALLORYS Dreifachfärbung. Bezeichnung wie bei Abb. 10.

weilen auch die distale Begrenzungsfläche der Epidermis im Muskelansatzgebiete eingebuchtet, das Epithel an dieser Stelle also verschmälert. Fibrilläre Bildungen konnte ich in den Muskelansatzzellen von *Bombinator* nicht erkennen.

Ähnlich sind die Schichtungsverhältnisse bei *Rana esculenta* (Abb. 14), doch kommt es hier kaum zu einer Verschmälerung der Epidermis im Muskelansatzgebiet. Auffällig ist bei dieser Form das oft tiefe wechselseitige Ineinandergreifen feiner basaler Zellausläufer der epidermalen Muskelansatzzellen mit fein-fadenförmigen Enden der Muskelfasern.

Bei *Rana temporaria*, die sich von *Rana esculenta* im allgemeinen durch eine viel dickere Epidermis mit einer größeren Zahl von Zellschichten unterscheidet, bleiben auch die Muskelansatzgebiete in der Epidermis nicht einschichtig (Abb. 15).

Die feinfädig ausgezogenen Muskelfaserenden lassen sich gegen und zwischen ebenso fein aufgefaserte basale Plasmafortsätze der epidermalen Muskelansatzzellen verfolgen, bleiben von ihnen aber meist deutlich durch die kollagene Coriumaußenlage getrennt. Die Muskelansatzzellen sind auch hier von der angrenzenden indifferenten Epidermis gut unterscheidbar; sie nehmen mit schmal zylindrischer Gestalt meist die Höhe von 2—3 basalen Zellschichten der übrigen Epidermis ein. Über diesen hohen Zylinderzellen aber findet sich hier im Gegensatz zu den bisher besprochenen Formen

noch eine Lage größer, schwach tingierbarer Zellen vor. Ich denke

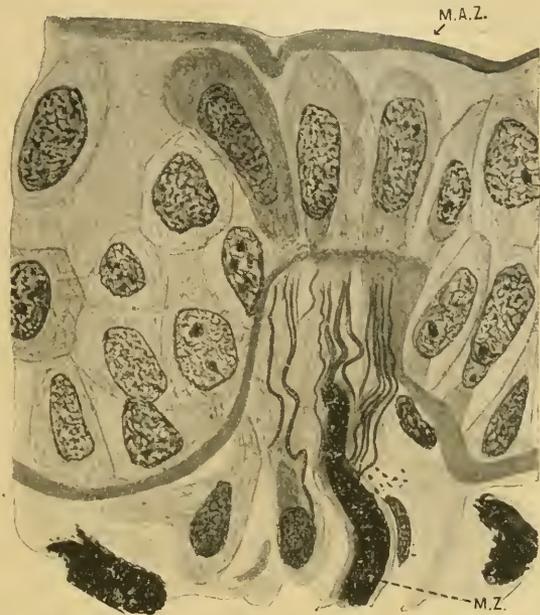


Abb. 13. *Bombinator pachypus*; Vergr. 1500. Fixierung: Sublimat-Pikrinsäure. Färbung und Bezeichnung wie bei Abb. 10.

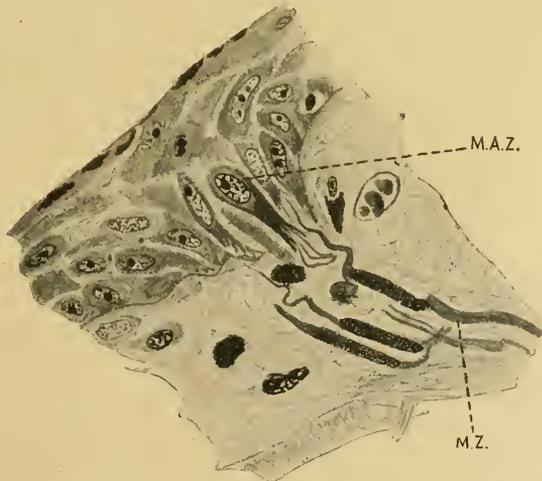


Abb. 14. *Rana esculenta*; Vergr. 760. Fixierung: ZENKER'sche Flüssigkeit. Färbung und Bezeichnung wie bei Abb. 10.

mir den Zusammenhang dieses Befundes mit den bisher besprochenen in folgender Weise: Bei *Hyla*, *Bombinator*, und *Rana esculenta* ist es durch die verhältnismäßig dünne Epidermis möglich, daß nach Abstoßung einiger distaler Zellagen bei den Häutungen die nicht mehr teilungsfähigen Muskelansatzzellen die ganze Höhe der sonst mehrschichtigen Epidermis durchsetzen und bis an die freie Oberfläche reichen. Bei älteren Exemplaren von *Hyla* und bei *Bombinator* kommt es im Zusammenhang damit zu Einziehungen der basalen, bisweilen auch der distalen Begrenzungsflächen der Epidermis. Bei

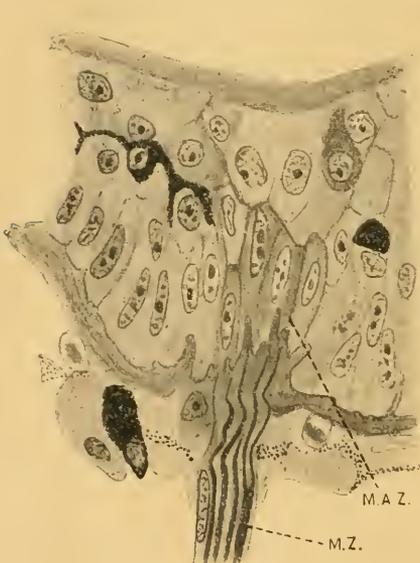


Abb. 15.

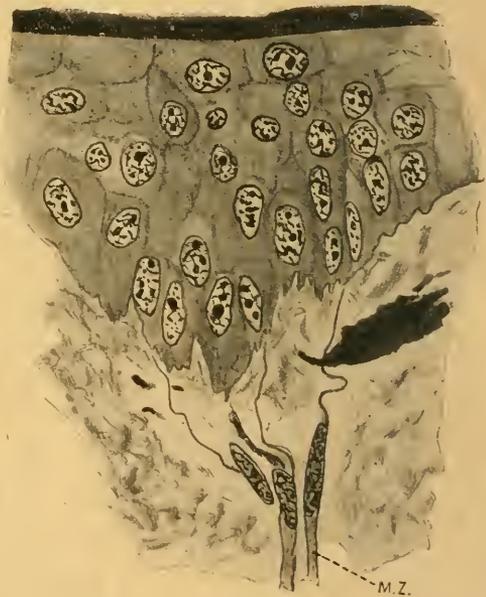


Abb. 16.

Abb. 15. *Rana temporaria*; Vergr. 760. Fixierung: ZENKER'sche Flüssigkeit; Färbung nach MALLORY. Bezeichnung wie bei Abb. 10.

Abb. 16. *Bufo viridis*; Vergr. 760. Fixierung: ZENKER'sche Flüssigkeit. Färbung und Bezeichnung wie bei Abb. 10.

*Rana temporaria* dagegen führen regere Zellteilungen nach der Metamorphose zu einer so großen Anzahl von Zellagen in der indifferenten Epidermis, daß Streckung der teilungsfähig werdenden Muskelansatzzellen (nach Abstoßung der sie im larvalen Zustande deckenden distalen Zellagen bei der ersten Häutung) nicht mehr genügt, um mit der Dickenzunahme der übrigen Epidermis Schritt zu halten. Auch die bei *Hyla* und *Bombinator* erfolgenden Einbuchtungen der epidermalen Grenzflächen reichen hier nicht aus um dieser Ungleich-

heit des Dickenwachstums Rechnung zu tragen. Es wölben sich nun vielleicht von den Seiten her indifferente Epidermiszellen über die distalen Enden der eigentlichen Muskelansatzzellen vor und bilden hier — unter geringeren Gewebsdruck gelangend — die großen plumpen, schwach tingierbaren Zellen des Muskelansatzgebietes. Die basalen Zylinderzellen allein würden dann den Muskelansatzzellen der anderen besprochenen Formen entsprechen, während die großen hellen distalen Zellen eine durch das stärkere epidermale Dickenwachstum bedingte Eigentümlichkeit von *Rana temporaria* darstellen würden.

Auch bei *Bufo* (Abb. 16) enden die Muskelfasern als feine Fäden, doch biegen diese dünnen Enden hier oft vor Erreichung der Epidermis von ihrem senkrecht aufsteigenden Verlaufe ab und ziehen dann eine verschieden lange Strecke schief oder sogar parallel zur epidermalen Grenzfläche weiter. Eine eigene Differenzierung des Muskelansatzgebietes in der Epidermis konnte ich hier nicht feststellen. Ich möchte diese Tatsache mit folgendem Befunde in Zusammenhang bringen: Bei *Bufo* findet sich im Gegensatze zu den anderen untersuchten Formen keine einheitlich-lamelläre kollagene Außenlage des Corium, sondern die Mittellage, die viel dichter und aus größeren Fasern und Balken als sonst gewebt ist, reicht hier bis an die basale Epidermisgrenze heran. Von den basalen Epidermiszellen wieder ziehen auffallend lange fingerförmige Plasmafortsätze in die Grenzzone des Corium hinein. Durch diese beiden Umstände kommt eine besonders feste Verankerung der ganzen Epidermis am Corium zustande, die eine spezielle mechanische Einrichtung zur Übernahme des Muskelzuges durch eigene intraepidermale Differenzierungen vielleicht überflüssig macht, insbesondere, wenn durch das erwähnte Abbiegen der Muskelfaserenden die Zugwirkung sich auch auf eine größere, weniger scharf umschriebene Angriffsfläche verteilt.

Die auffallenden Fibrillenstränge in den epidermalen Muskelansatzzellen bei *Hyla* und der scheinbar völlige Mangel entsprechender Bildungen bei *Bombinator*, bei *Bufo*, bei *Rana esculenta* und bei *Rana temporaria* bildeten einen schwer verständlichen Gegensatz, bis die Untersuchung von *Pelobates* mir hier wieder Aufklärung brachte und im Zusammenhange mit anderen Erwägungen auch ein gewisses Verständnis für die histologische Bewertung der „Zellsehnen“ von *Hyla* ermöglichte. Bei *Pelobates* ist die Schichtenfolge des epidermalen Epithels im Muskelansatzgebiete kaum von der in den übrigen Epidermisbezirken unterschieden. Die eine der vorkommen-

den Strukturbesonderheiten, nämlich die veränderte Schichtung als Folgeerscheinung der Teilungsfähigkeit bei den Muskelansatzzellen fehlt hier, dagegen findet sich bei *Pelobates* die zweite vorkommende Anpassungserscheinung der Muskelansatzgebiete, nämlich die intrazelluläre Differenzierung: Diejenigen basalen Epidermiszellen, an welchen perforierende Muskelfasern ansetzen, zeigen, besonders in ihrer basalen Hälfte, eine deutliche Faserung. Wenn es auch nicht zu so scharf abgrenzbaren intrazellulären sehnigen Strängen kommt, wie bei *Hyla*, so handelt es sich doch auch hier um sehr auffallende, die Zugrichtung der Muskelfasern fortsetzende fibrilläre Bildungen innerhalb der Epidermiszellen. Diese Fibrillen lassen sich auch hier nicht nur durch ihre Dimensionierung und Anordnung, sondern auch durch ihre Färbbarkeit von den stets unter der Epidermis endenden fibrillären Bildungen der Muskelzellen unterscheiden. Eine genauere Untersuchung zeigte, daß ähnliche, allerdings nicht so stark ausgebildete, senkrecht gegen die Epithelbasis ziehende Fibrillen bei *Pelobates* auch in den übrigen indifferenten basalen Epidermiszellen zu erkennen sind. Eine nochmalige Durchsicht meiner Präparate von den anderen Anurenformen zeigte mir nun ähnliche fibrilläre Bildungen in gewissen Epidermisbezirken bei *Bombinator*. Diese Bezirke unterscheiden sich von der übrigen Epidermis durch etwas größere Höhe und eine damit zusammenhängende flach-polsterförmige Vorwölbung der äußeren Epidermisgrenze sowie durch eine gleichmäßigere Ausbildung der hier flacheren und breiteren Epithelzellen. In diesen Epidermisbezirken von *Bombinator* zeigen die basalen Epithelzellen eine deutliche, senkrecht gegen die Coriumgrenze gerichtete Faserung, die oberen Zellschichten weniger deutliche und unregelmäßiger angeordnete Fibrillen.

Es ergab sich nun die Frage, ob und wie sich die bei *Hyla* und bei *Pelobates* vorkommenden intrazellulären Fibrillenbildungen in den Rahmen anderer bereits bekannter Gebilde ähnlicher Art einordnen lassen. Die Befunde bei *Pelobates* und bei *Bombinator* legen den Gedanken nahe, daß es sich um eine im Dienste einer besonderen Funktion stehende höhere Ausbildung von Differenzierungen handeln dürfte, die in geringerer Ausbildung auch sonst weiter verbreitet sind.

Fibrilläre Bildungen mit vermutlich mechanischer Funktion wurden in neuerer Zeit sowohl bei Wirbeltieren als auch bei Wirbellosen in Epithelzellen außerordentlich verbreitet vorgefunden. *STUDNICKA* (s. bes. 1909) bezeichnet derartige Fibrillenbildungen, welche die Aufgabe haben, die Festigkeit des an sich weichen Proto-

plasmas der Epithelzellen zu erhöhen, als „Tonofibrillen“<sup>1)</sup> und vergleicht sie in ihrer Funktion mit den Bindegewebsfibrillen, die im allgemeinen viel stärker entwickelt seien. Im Epithel komme es stets dann zu stärkeren Fibrillenbildungen, wenn dies durch eine besondere Funktion — besonders Zugbeanspruchung — erforderlich werde. Auch SCHMIDT faßt die „Zellsehnen“ von *Hyla* als Bündel von Tonofibrillen auf, deren besondere Ausbildung durch die Zugbeanspruchung bedingt ist.

Die hier vorkommenden intrazellulären Bildungen mit sehnenartiger Funktion erinnern aber besonders an einzelne Befunde aus dem Gebiete der wirbellosen Tiere. So bemerkte JOSEPH (1902), daß in den Borstenfollikeln bei *Lumbricus* an jenen Stellen, an denen kräftige Borstenmuskeln ansetzen, besonders zahlreiche und starke parallel angeordnete Fasern in den Epithelzellen zu finden sind, deren Richtung mit jener der ansetzenden Muskelfasern übereinstimmt. Ebenfalls an *Lumbricus* und außerdem auch an einigen Polychaeten beschreibt MAYER (1913) intraepidermale Fibrillen, die sie als eine Art Sehnenbildung entsprechend dem Muskelansatz auffaßt. Bei *Argulus* beschreibt GROBBEN (1911) „intrazelluläre Sehnenfibrillen“ im Hautepithel als Fortsetzung der an den betreffenden Stellen endenden Muskelfibrillen. GROBBEN findet bei der untersuchten Form drei verschiedene Arten von Muskelinsertionen. Im einfachsten Falle inserieren die Muskelfasern an einer Hypodermiszelle, in der sich als Fortsetzung eine der Zahl der Myofibrillen entsprechende Zahl von intrazellulären „Sehnenfibrillen“ findet. Dieser Fall entspricht etwa dem Verhalten von *Hyla* und *Pelobates*. Als zweite Insertionsart beschreibt GROBBEN bei *Argulus* das Verhalten von Muskelfasern, welche an einer verdickten Basalmembran des Hautepithels enden. Dies würde dem bei den übrigen untersuchten Anuren gefundenen Verhalten entsprechen, bei dem die Muskelfasern an oder in der kollagenen Außenlage des Corium enden, ohne daß in der Epidermis besondere fibrilläre Differenzierungen an der Muskelansatzstelle zu finden wären. Als dritte Möglichkeit endlich zeigt GROBBEN bei *Argulus* Muskelfasern, die unter Beteiligung von eingeschalteten sehnigen Bindegewebszellen am Epithel inserieren. Ob ein ähnlicher Fall auch bei Wirbeltieren vorkommt, scheint noch nicht bekannt zu sein.

Eine weitere durch die neuen Befunde aufgeworfene Frage ist

<sup>1)</sup> Der Name „Tonofibrillen“ scheint auf HEIDENHAIN (1899) zurückzugehen.

die nach der Entwicklung jener anderen Muskeln, für welche gleichfalls eine ektodermale Abstammung behauptet wird. Für die Muskulatur der Hautdrüsen von Amphibien glaube ich besonders nach Präparaten von *Bombinator* und von *Pelobates*larven Anhaltspunkte für eine nicht ektodermale, sondern mesodermale Herkunft gewonnen zu haben. Ein weiteres Objekt, dessen Untersuchung ich in diesem Zusammenhange in Angriff genommen habe, bietet die Muskulatur der Schweißdrüsen bei den Säugetieren.

Meine Ergebnisse lassen sich in folgender Weise zusammenfassen: Die glatten Muskelfasern, welche das *Corium* der Anuren senkrecht durchsetzen, sind nicht ektodermaler, sondern mesodermaler Herkunft; sie zeigen demnach keine Abweichung von dem Gesetze der Spezifität der Keimblätter. Ihre Beziehungen zu einem eigenartig differenzierten Bezirke der Epidermis sind nicht primäre, in einem genetischen Zusammenhange begründete. Es handelt sich vielmehr um sekundäre, durch die besondere funktionelle Beanspruchung bedingte Differenzierungen der Epidermis, die bei den verschiedenen Formen je nach den allgemeinen Bauverhältnissen des Integumentes beträchtlich wechseln. Ein dabei oft bestimmend wirkendes Prinzip ist der Verlust der Teilungsfähigkeit bei jenen Epidermiszellen, welche von dem Zuge der Muskelfasern direkt betroffen werden. In manchen Fällen bilden fibrilläre Differenzierungen in den epidermalen Muskelansatzzellen sehnenartige Stränge, welche den von den Muskelfasern ausgeübten Zug übernehmen. Auf die untersuchten Formen verteilen sich diese beiden hauptsächlichsten Differenzierungserscheinungen des Muskelansatzgebietes folgendermaßen: Veränderte Schichtenfolge im Zusammenhange mit Verlust der Teilungsfähigkeit der Muskelansatzzellen zeigen *Bombinator pachypus*, *Rana esculenta* und *Rana temporaria*. Intrazelluläre fibrilläre Differenzierungen im Muskelansatzgebiet zeigt *Pelobates fuscus*. Sowohl veränderte Schichtenfolge als auch intrazelluläre Differenzierungen bietet *Hyla arborea* dar. Bei *Bufo viridis* endlich fand ich überhaupt keine wesentliche Differenzierung im Muskelansatzgebiete, was im Zusammenhange mit einer festeren Verankerung der gesamten Epidermis in der *Cutis* stehen könnte.

Nachtrag bei der Korrektur: Während der Drucklegung der vorliegenden Arbeit erschien in dieser Zeitschrift (Bd. 52, S. 115—129) eine neue Mitteilung von SCHMIDT, in welcher er seine Befunde bei *Hyla* durch die Erörterung der Verhältnisse

bei *Rana temporaria* und *Rana esculenta* ergänzt. SCHMIDT beschreibt wieder nur die fertigen Zustände und in bezug auf diese stimmen seine Befunde auch für diese beiden Arten mit den meinen im wesentlichen überein. Auch betont SCHMIDT in dieser Publikation wieder, daß diese fertigen Zustände keinerlei Hinweis auf eine ektodermale Herkunft der Muskelzellen enthalten. — Die von SCHMIDT bei *Rana esculenta* als wesentlicher Unterschied gegen *Rana temporaria* beschriebene Bindegewebsschicht zwischen Muskelfaser und Epidermis stellt wohl nichts anderes als die Außenlage des Corium dar, welche nach meinen Befunden bei allen untersuchten Anuren als Grenzlamelle zwischen Muskelfaser und Epithel nachweisbar ist. Auch bei *Hyla arborea* und *Rana temporaria*, bei welchen Formen SCHMIDT eine durch Unterbrechung der „Basalmembran“ ermöglichte direkte Insertion der Muskelfasern an den Epithelzellen beschreibt, konnte ich, wie früher erörtert wurde, bei geeigneter Färbung diese kollagene Grenzschicht meist deutlich zwischen Muskelfaserende und Epidermis nachweisen. Im Gegensatz zu SCHMIDT finde ich daher keinen prinzipiellen Unterschied zwischen der Muskelfaserinsertion bei *Rana temporaria* und jener bei *Rana esculenta*. — Endigungen von Muskelfasern in Coriumpapillen, welche weit in die Epidermis vorspringen, ähnlich wie dies SCHMIDT in seiner Abb. 4 wiedergibt, fand ich besonders häufig bei älteren Exemplaren von *Hyla*. Dieses Verhalten erklärt sich, wie oben näher ausgeführt wurde, zwanglos einerseits aus dem Verluste der Teilungsfähigkeit der epidermalen Muskelansatzzellen, andererseits aus dem fortschreitenden Dickenwachstum der übrigen Epidermis und aus deren wiederholten Häutungen.

#### Literaturverzeichnis.

- EBERTH, C. J. Untersuchungen zur normalen und pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869.
- FICALBI, E., Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli Anfibi. Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae. Atti della R. Acc. Peloritana in Messina A XI. 1896/97 (zit. n. GAUPP 1904).
- FISCHEL, A., Beiträge zur Biologie der Pigmentzelle. Anat. Hefte, H. 174, 1919.
- GAUPP, E. A., ECKERS u. R. WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches. III. Braunschweig, 1904.
- GROBEN, K., Die Bindesubstanzen von Argulus. Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 19 1911.
- HEIDENHAIN, M., Über die Struktur der Darmepithelien. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 54, 1899.
- JOSEPH, H., Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems. Arb. d. zool. Inst. Wien, Bd. 13, 1902.

- MAURER, F., Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1895.
- MAYER, L., Die intrazellulären Fibrillen in den Epithelzellen von Oligochäten und Polychäten und das Skelet der Muskelzellen. Arch. f. Zellforsch. Bd. 11, 1913.
- SAGUCHI, S., Über Mitochondrien und mitochondriale Stränge in den Epidermiszellen der Anurenlarven . . . usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, 1913.
- SCHMIDT, W. J., Über die Beziehungen der glatten Muskelzellen in der Haut vom Laubfrosch zum Epithel. Anat. Anz. Bd. 51, 1918.
- SCHUBERG, A., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lederhaut der Amphibien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 90, 1908.
- SCHULTZE, O., Über den Bau und die Bedeutung der Außenkutikula der Amphibienlarven. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69, 1906/7.
- STUDNIČKA, F. K., Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte, Bd. 39, 1909.
- WEISS, O., Zur Histologie der Anurenhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 87, 1916.

Nachtrag zu meinem Aufsätze: „Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie“, Anat. Anz., 53. Bd. S. 49.

Von Prof. Dr. OTTO GROSSER, Prag.

R. FICK hat in seinem mir entgangenen Aufsätze „Über die Vererbungssubstanz“ (Archiv f. Anatomie 1907, auch in „Umschau“ und „Lancet“) Anschauungen über das individualspezifische Eiweiß und seine Rolle bei der Vererbung entwickelt, denen der bezügliche Teil meiner Ausführungen (S. 53—54) sehr nahe kommt, ohne ganz mit ihnen übereinzustimmen. In dieser Hinsicht möchte ich die wenigen Literaturangaben meines Aufsatzes jedenfalls ergänzen. Der Aufsatz ist die Niederschrift eines Vortrages, was leider nicht zum Ausdruck kommt, und erhebt daher im übrigen überhaupt nicht den Anspruch eines auch nur annähernd vollständigen Nachweises der einschlägigen Vorarbeiten.

---

INHALT. Aufsätze. W. J. Schmidt, Einiges über die Hautsinnesorgane der Agamiden, insbesondere von Calotes, nebst Bemerkungen über diese Organe bei Geckoniden und Iguaniden. Mit 16 Abbildungen. S. 113—139. — Werner Kornfeld, Über die Entwicklung der glatten Muskelfasern in der Haut der Anuren und über ihre Beziehungen zur Epidermis. Mit 16 Abbildungen. S. 140—160. — Otto Grosser, Nachtrag zu dem Aufsätze: „Die Lehre vom spezifischen Eiweiß und die Morphologie.“ S. 160.

---

Abgeschlossen am 26. Juni 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.

---

53. Bd.

✻ 4. August 1920. ✻

No. 7.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Das Ligamentum sphenopetrosum Gruber = Abducensbrücke und homologe Gebilde.

Eine Erwiderung an MAX VOIT.

Von RICHARD N. WEGNER, Frankfurt a. M., Anatomie.

Mit 2 Abbildungen.

VOIT (Anat. Anz. Bd. 52, S. 36—41, Jena 1919) berührt in seiner Beschreibung eines den Nervus abducens überbrückenden Bindegewebsstreifens am knöchernen Kranium ein altes Problem. HENLE (1856, S. 55) erwähnte ihn als ein Band „zwischen der Spitze der Schläfenpyramide und dem Processus clinoides posterior des Wespenbeins, unter welchem der Nervus abducens aus der hinteren in die mittlere Schädelgrube zieht“. Allerdings ist HENLE hier ein wenig ungenau, da das Band, wie GRUBER (1859, S. 12) und VOIT richtig beobachten, soviel wie regelmäßig zur ansteigenden Seitenkante des Dorsum sellae turcicae zieht, dort ein Ansatzhöckerchen hervorruft und nur selten aberrierende Faserzüge bis zum Processus clinoides hinaufsendet. Das Interesse, welches vergleichend-anatomische und embryologische Betrachtungen heute auf diese Bandverbindung beim Menschen lenken, lag damals ferner, denn HENLE ließ eine Bemerkung anschließen, daß sich noch kein Bedürfnis gezeigt habe, neben anderen Haftbändern am Schädel auch dieses zu benennen. Hierauf

ist es vielleicht zurückzuführen, daß dieses Ligament trotz der schon 1859 durch WENZEL GRUBER erfolgten eingehenden Beschreibung in vielen der üblichen deutschen Lehrbücher der Anatomie keine besondere Beachtung gefunden hat. Auch v. LUSCHKA (1867, S. 529) erwähnt es ohne besondere Benennung. In RAUBER-KOPSCH (Bd. 5, Abb. 273) finde ich es ohne Bezeichnung abgebildet. Ebenda (Bd. 3, S. 297, Abb. 260) kurz in der Figurenlegende als Ligamentum sphenopetrosum angeführt. In der ausländischen Literatur hat die GRUBER'sche Beobachtung eine bessere Würdigung erfahren. POIRIER (1899, S. 837) läßt den Nervus abducens durch dieses Band eng an den Knochen geheftet werden, woher die Häufigkeit einer Paralyse des sechsten Hirnnerven bei Frakturen der Felsenbeinspitze käme (die klinisch interessante Literatur darüber siehe bei POIRIER). TESTUT (1911, Bd. 3, S. 88) weist auf den Zusammenhang der Form des Durchlasses unter der Abducensbrücke mit der Größe der Venensinus hin. Die Erwähnung des Bandes in QUAIN'S Lehrbuch (1909, Bd. 3, S. 30) sei kurz vermerkt. GRUBER, dem wir so manche treffliche Monographie über das morphologische Detail am Schädel verdanken, bildet es aufs sorgfältigste ab und schildert mehrere Variationen an der Hand eines reichen Materials. Nach GRUBER führt dieses Band den Namen Ligamentum petrosphenoideum oder sphenopetrosum (posterius). Außer den bisher beschriebenen Variationen wäre noch zu erwähnen, daß sich dieses Band zuweilen zu zwei Schenkeln gabelt, von denen der eine zur Spitze der Felsenbeinpyramide verläuft, der andere zur Seite des Clivus, und zwar zwischen Sinus petrosus inferior und Nervus abducens. Diese Variation ist deswegen von Interesse, weil sich homologe Bildungen dafür bei den Anthropomorphen finden (Abb. 1).

Als Ansatzstellen dieses Bandes finden sich meistens deutliche Knochenspitzen ausgebildet. Der vordere Ansatz des Bandes in Gestalt einer Knochenspitze an der lateralen Seite des zum Processus clinoides posterior ansteigenden Knochenrandes des Dorsum sellae ist sogar ein fast regelmäßig vorkommender Vorsprung. GRUBER (1859, S. 5), dem ich auch in der Benennung dieses Knochenvorsprunges folge, nennt ihn Processus clinoides posterior inferior im Gegensatz zum Processus clinoides posterior superior, der dem bindegewebigen hinteren Hirnzeltchen zum Ansatz dient.

HEXLE (3. Aufl., 1871, Bd. 1, S. 112) zitiert den Processus clinoides posterior inferior nach GRUBER, ist aber auch hier unge-

nau, wenn er ihn als einen Fortsatz „des Seitenrandes der Sattel-  
lehne beschreibt, der durch eine Ausbuchtung oder einen Ausschnitt  
von der Lingula geschieden ist“. Das letztere trifft nämlich ebenso-  
gut für den Processus basilaris SUE zu, den HENLE als schmales rück-  
wärts gebogenes Plättchen am Fuße der Sattellehne beschreibt, wel-  
ches mit der Spitze der Schläfenpyramide zusammenstößt. — Diese  
beiden Fortsätze sind wohl auseinanderzuhalten: Der Processus basi-  
laris SUE (1759, Tab. 8, Abb. 1) = Processus occipitalis LODER (1803,  
Tab. 5, Abb. 9, 4) = Processus petrosus medius GRUBER (1859, S. 4)  
bildet die mediale Begrenzung des Sulcus caroticus an der Basis der  
Sattellehne, kann die laterale Wand der Rinne für den Sulcus petrosus  
inferior bilden und liegt lateral-kaudal vom Abducensausschnitt der  
Seitenkante der Sattellehne, unmittelbar über der kaudalen Öffnung  
des Canalis Vidianus. Seine Ossifikation erfolgt vom basisphenoidalen  
Knochenkern aus. Demgegenüber überbrückt der Processus clinoi-  
deus posterior inferior den N. abducens, liegt also cranialwärts vom  
Processus basilaris, zwischen beiden liegt ein Ausschnitt, die Incisura  
nervi abducentis, die selten fehlt. (Ohne Legendenbezeichnung sicht-  
bar bei SPALTEHOLZ (1913, Bd. 1, Abb. 4, rechts).

Bei den meisten Säugetieren, bei denen diese Fortsätze über-  
haupt zur Ausbildung gelangen, entstehen die Processus clinoidei po-  
steriores aus der Anlage zweier symmetrischer besonderer Knochen-  
kerne, oberhalb des Basisphenoids. Auch beim Menschen findet sich  
gelegentlich ein asymmetrischer (CALORI 1891, S. 301) oder beider-  
seits je ein besonderer Knochenkern, aus dem der Processus clinoi-  
deus posterior entsteht, und zwar geht aus der oberen Spitze dieses  
Knochenkerns der Processus clinoideus posterior superior, aus seiner  
unteren der Processus clinoideus posterior inferior hervor; die Inci-  
sura n. abducentis liegt am oberen Rande des basisphenoidalen  
Knochenkerns. Die Ausbildung eines solchen besonderen Knochen-  
kerns für die Processus clinoidei posteriores, der beim Menschen  
nur gelegentlich als überzähliger Knochenkern auftritt und den ich  
bei verschiedenen Rassen, unter anderem bei Chinesenschädeln sah,  
ist für die Anthropoiden die Regel. Bei einem großen Material jun-  
ger Orangschädel habe ich stets zwei besondere symmetrische Knochen-  
kerne für das Dorsum sellae gefunden. Wenn junge Orangschädel  
nicht mit großer Vorsicht mazeriert werden, gehen sie leicht ver-  
loren, da sie bis in den Zahnwechsel hinein nur durch lockeres Ge-  
webe mit dem Basisphenoid verbunden bleiben. Bei den übrigen

Anthropoidengattungen habe ich sie gleichfalls gefunden. Bei niederen Affen wurde ein besonderer Knochenkern des Dorsum schon von ALBRECHT (1881) (Basiepisphenoid ALBRECHTS) festgestellt, von STAURENGHI (1899) verschiedene Verknöcherungszentren für dasselbe bei *Bos* beschrieben usw. Sein Vorkommen unter den Säugetieren überhaupt scheint ziemlich allgemein verbreitet zu sein, doch sind darüber noch weitere Untersuchungen notwendig.

Den Ursprung des Ligamentum sphenopetrosum an der Schläfenbeinpyramide bezeichnet GRUBER als Processus sphenoidalis (posterior). Nicht zu verwechseln ist dieser Fortsatz mit einem zuweilen noch weiter kaudalwärts auf der Vorderfläche des Petrosums hinter der Impressio trigemini gelegenen zweiten Fortsatz, welcher den Nervus trigeminus überdacht und mitunter als seltene Variation in Gestalt einer knöchernen Vagina nervi trigemini mit einer vom Processus clinoideus posterior ausgehenden Knochenspange verschmelzen kann. Ist das Ligamentum sphenopetrosum = Abducensbrücke völlig verknöchert, so kommt es zur Bildung eines Foramen petrosphenoideum osseum anomalum GRUBER = Foramen nervi abducentis. Als äußerst seltene Variation kann sich über diese knöcherne Abducensbrücke noch eine zweite längere Knochenspange hinwegwölben infolge gleichzeitiger Ausbildung einer knöchernen Vagina n. trigemini. Sehr deutlich und vollständig habe ich diese gleichzeitige Ausbildung zweier übereinander gelegener Knochenbrücken über dem VI. und darüber wieder über dem V. Gehirnnerven und einem Venenaste bei *Hapale jacchus* L. gelegentlich beobachtet. Diese Knochenbrücken werden zu gleichen Anteilen vom Processus clinoideus posterior superior und inferior auf der einen Seite, dem Os petrosum auf der anderen Seite gebildet. Anders ist es bei einem von STAURENGHI (1906, S. 157, Taf. 5, Abb. 11) abgebildeten Schädel von *Ateles paniscus* WAGN. Die knöcherne Abducensbrücke wird bei diesem *Ateles* ganz vom Petrosum gebildet, sie verschmilzt oralwärts mit einer knöchernen Vagina N. V., welche kaudalwärts mit einem ziemlich ausgebildeten Tentorium osseum in Verbindung steht. Die kranialwärts gerichteten, nur durch einen kleinen vorderen Einschnitt angedeuteten, sonst miteinander verwachsenen Enden der beiden Knochenbrücken sind durch eine Naht vom Processus clinoideus posterior getrennt und richten noch einen duralen, von STAURENGHI (1906, S. 157) Processus tentorialis genannten Fortsatz nach oben. Derartige Bildungen sind bei den platyrrhinen Affen wie bei allen anderen Säugetiergruppen, die

ein mehr oder minder ausgebildetes Tentorium osseum besitzen, naturgemäß eher zu finden wie bei den höheren Primaten, im Gegensatz zu der eigentlichen knöchernen Abducensbrücke allein. Der oben erwähnte zweite Schenkel des Ligamentum sphenopetrosum, den ich zuweilen zum Clivus ziehend fand, kann dort ein kleines Höckerchen oder Leiste, Tuberculum s. Crista clivi hervorrufen.

Für die morphologische Bewertung eines knöchernen Abducenskanals liegt es nahe, nicht nur vergleichend-embryologische Betrachtungen heranzuziehen, sondern auch Beobachtungen aus der vergleichenden Anatomie. GRUBER (1859, S. 9) hat bereits darauf hingewiesen, daß der knöcherne Abducenskanal eine häufige Bildung bei Säugetieren ist, und zwar vor allem bei den Affen und Menschenaffen gefunden wird.

Diese Befunde bei den Affen und den Anthropoiden insbesondere sind es, die mich eigentlich zu diesen Ausführungen veranlassen. Einer monographischen Bearbeitung<sup>1)</sup> der Schädelbasis der Anthropoiden entnehme ich, daß ein knöchern umrandetes Foramen n. abducentis bei allen Anthropoiden mit Einschluß der Hylobatiden die Regel ist. Bei den niedrigen altweltlichen Affen kommt es häufig, bei den Platyrrhinen fast regelmäßig, bei den Halbaffen gelegentlich vor. GRUBER erwähnt den Canalis n. abducentis als eine Orang-Utan-Bildung. Er weist auch mit Recht darauf hin, daß der Hauptteil der knöchernen Umrandung dieses Nervenloches beim Orang-Utan fast stets von einem breiten Processus sphenoidalis des Schläfenbeins geliefert wird, während ein Processus clinoides posterior inferior selten zur Ausbildung kommt. Ich kann GRUBERS Befunde an einem größeren Material bestätigen und ergänzen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse beim Gorilla. Auch hier wird häufig ein breiter Processus sphenoidalis der Schläfenbeinpyramide gebildet und ebenso ist ein Processus clinoides posterior inferior eine seltenere Erscheinung. Beim Schimpansen (Abb. 1) habe ich gerade umgekehrt eine schmale Knochenbrücke beobachtet, die sich über ein weit ausgedehntes Loch hinüberbrückt und deren Hauptanteil von einem sehr langen und spitzen Processus clinoides posterior inferior gebildet wird. Bei den Gibbons kann ich an einem weit

1) Ihre Drucklegung konnte in den jetzigen Zeitläuften der beigegebenen Tafeln wegen bisher nicht ermöglicht werden, gleichwohl muß ich auf diese Arbeit in betreff eingehenderer Angaben verweisen.

reichlicheren Material die Angabe GRUBERS, daß hier das Foramen n. abducentis eine seltene Bildung sei, nicht bestätigen. Ich habe

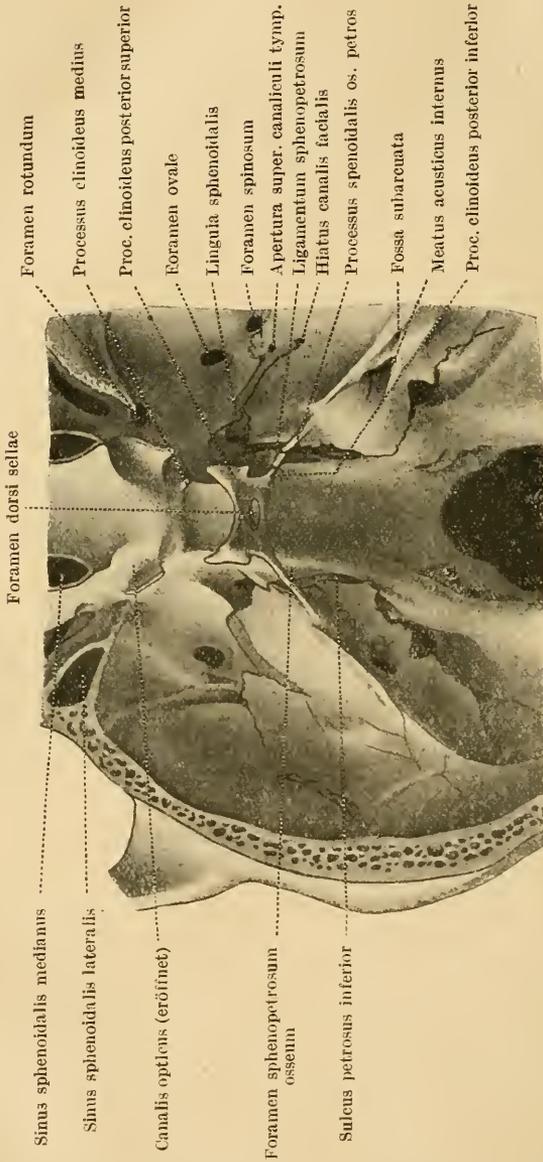


Abb. 1. Blick in die mittlere Schädelgrube eines Schimpansen. Der Schnitt zur Aufhängung des Schädels geht durch den Canalis opticus. Natürliche Größe.

auch hier ziemlich häufig einen geschlossenen knöchernen Kanal für den Nervus abducens beobachtet, oder doch wenigstens zwei sich fast

berührende Knochenvorsprünge, von denen der Processus clinoideus posterior inferior in gleicher Weise entwickelt ist wie der Processus sphenoidalis der Schläfenbeinpyramide. In Abb. 2 bilde ich einen Fall ab, in dem der Processus clinoideus posterior sich als breite Platte nach hinten erstreckt. Unter ihm zieht links nach meiner Deutung der Nervus abducens für sich in einem besonderen abgeschlossenen Kanal. Lateral

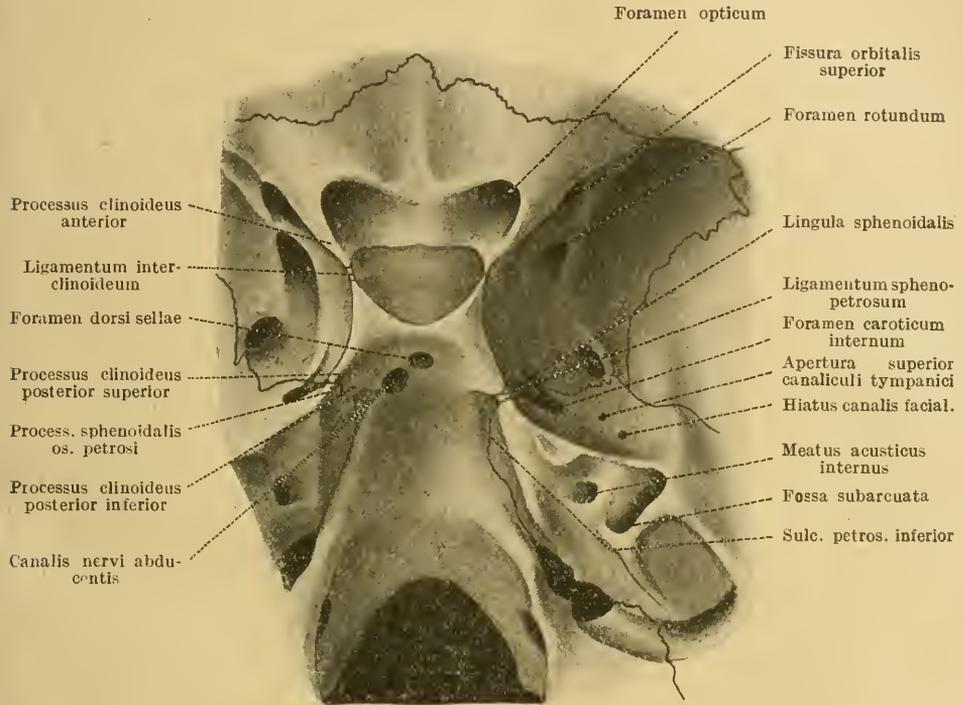


Abb. 2. Hypophysengegend eines *Hylobates leuciscus* Schreber mit einem besonderen völlig geschlossenen Abducenskanal auf der linken Seite. Vergr. 2:1.

kaudal von ihm verläuft ein zweiter besonderer Kanal für den Sinus petrosus inferior und erst über demselben spaltet sich der Knochenfortsatz in einen lateralen und oberen Processus clinoideus posterior superior und einen medialen und unteren Processus clinoideus posterior inferior. Die knöcherne Scheidewand zwischen Nerv und Sinus entspricht dem oben erwähnten, zum Clivus ziehenden Schenkel des Ligamentum sphenopetrosum. Auf der rechten Seite desselben Schädels ist die Knochenbrücke unvollständiger, der Processus clinoideus

posterior superior und inferior sind miteinander verschmolzen und Nerv und Sinus benutzen eine gemeinsame Öffnung.

Für gewöhnlich zieht, wie ich an mehreren Spiritusexemplaren verschiedener Gibbonarten feststellen konnte, der Sinus petrosus inferior hinter dem Nervus abducens vorbei, selten unter oder vor ihm. Beim Menschen erstrecken sich Ausbuchtungen des Sinus cavernosus, der bei den Affen nicht so weit nach hinten reicht, noch lateralwärts bis hinter das Dorsum sellae turcicae und gehen hier breit in den Plexus basilaris über, der die hintere Fläche des Dorsum sellae turcicae überzieht. Vom Plexus basilaris und Sinus cavernosus wird der Nervus abducens mehr oder minder eingehüllt. Wie überall im Bereich der Venen und ihrer Emissarien am Schädel, sind auch hier mannigfache Variationen vorhanden. Die Geflechtsbildung des Plexus basilaris kann geringfügiger entwickelt sein, in einem Strange, der sich nach vorn zu gabelt, verlaufen und in den Sinus cavernosus oder Sinus petrosus inferior münden. Ein seinem Kaliber nach geringfügiges Venenästchen kann durch ein beim Menschen selten vorkommendes Foramen dorsi sellae direkt mit der Hypophysengrube in Verbindung treten. Damit komme ich auf ein anderes, mitten im Dorsum sellae turcicae gelegenes Loch zu sprechen, das sich bei den Anthropoiden gleichzeitig mit dem knöchern umrandeten Abducensloch zu finden pflegt. Nach LE DOUBLE (1909, S. 250) kommt dieses Foramen oder Fontanella dorsi sellae auch beim Menschen vor. Er will in ihm vor allem eine Knochenatrophie des Alters an dieser gerade bevorzugten Stelle sehen. Meiner Ansicht nach können hier wohl auch gelegentlich Dehiscenzen durch Altersatrophie entstehen. Ein richtiges Foramen dorsi sellae kann aber schon im knorpeligen Vorstadium der Sattellehne vorgebildet sein. Letzteres ist beim Menschen ein sehr seltenes Vorkommnis. STAURENGHI (1903, S. 308) hat dieses Foramen dorsi sellae als Variation am knöchernen Schädel des Menschen beschrieben und gezeigt, daß dasselbe bei einer ganzen Reihe von Säugetieren vorkommt. Das Dorsum sellae wird beim menschlichen Embryo für gewöhnlich als ein einziger rechteckiger Vorsprung der einheitlichen primordialen Basalknorpelplatte angelegt. Es verknöchert, wie schon oben erwähnt, gelegentlich mit einem oder auch zwei besonderen Knochenkernen. Im letzteren Falle ist — nach homologen Gebilden bei den Anthropoiden und anderen Säugetieren zu schließen — der dem Dorsum entsprechende knorpelige Vorsprung der einheitlichen primordialen Basalplatte durchbohrt oder aus zwei

Zipfeln bestehend gewesen. Beim Gorilla unter den Anthropoiden zeigt das Dorsum schon im Stadium der knorpeligen Vorbildung ein ziemlich weites Loch (DENIKER, 1886, S. 45). Das Dorsum verknöchert dann bei den Anthropoiden und einigen anderen Primaten, wie schon erwähnt, von zwei getrennten Knochenkernen aus, die beiderseits von diesem Foramen dorsi sellae zuerst an der Stelle der Processus clinoides posteriores superiores als der Stelle der stärksten funktionellen Beanspruchung auftreten und später nach unten zu mit dem Basisphenoid knöchern verschmelzen. Bei den Anthropoiden berühren sich diese Knochenkerne in der Medianlinie nur kurz oder verschmelzen zu einer schwachen Brücke; die untere mediane Partie des Dorsum bleibt aber unverknöchert und wird von einer bindegewebigen Masse ausgefüllt, die wohl mitunter von einem kleinen Zweigchen des Plexus basilaris durchsetzt werden kann. Nach meinen Beobachtungen steht ein solches kleines Gefäß aber in keinem Verhältnis zur Größe des Foramens, das in seiner Weite sehr wechselnd und unregelmäßig umgrenzt wird. Bei den Gibbons speziell ist dieses Loch meistens kreisrund und von einem ziemlich dicken Knochenrande eingefasst. Gerade bei den Gibbons habe ich am deutlichsten eine kleine durchziehende Vene beobachten können, die von einer starken Bindegewebsmasse umgeben war. In einem Falle fehlte bei einem alten Orang-Utan das Dorsum sellae überhaupt und von den Processus clinoides anteriores spannte sich eine Knochenbrücke bis zum Petrosum hinüber. Hieran anschließend wäre eine Bildung zu erwähnen, auf die ich bereits schon weiter oben bei Beschreibung der knöchernen Vagina nervi trigemini vorweggreifend hingewiesen habe. Bei Ateles ist das Dorsum sellae normalerweise nicht durchbohrt, aber es kann als gelegentliche Bildung niedrig und nach vorn gekrümmt sowie von breiten lappenförmigen Knochenfortsätzen fast bis zur Medianlinie überdacht sein, zu denen die Processus sphenoidales ossis petrosi auswachsen können, nachdem sie vorher den N. abducens breit überbrückt haben. Bei einer Reihe von Gattungen der Sciuromorpha fehlt ein vom Sphenoid gebildetes Dorsum sellae völlig. Hier wird der Canalis nervi abducentis größtenteils vom Processus sphenoidalis os. petrosi umschlossen. Sehr häufig, z. B. bei Arctomys, krümmen sich die vorderen Enden dieser Knochenfortsätze nach medialwärts um und bilden so ihrerseits eine quere, dem Dorsum sellae entsprechende Knochenbrücke, unter der eine Öffnung von wechselnder Höhe diese Knochenbrücke vom Basisphenoid trennt. Eine Verbindung

dieser medialwärts gerichteten Enden findet entweder direkt miteinander durch eine mediane Naht (BOVERO, 1904, Abb. 3 u. 4) oder indirekt durch ein Band oder durch einen unpaaren Schaltknochen statt, von STAURENGHI (1906, Taf. 6, Abb. 15) Ossiculum inter processus petrosi dorsales postspenoidales genannt. Auch bei Halbaffen Galago (1906, Taf. 8, Abb. 41—43), einer Antilope usw. hat STAURENGHI diese Bildung beschrieben.

Beim Kaninchenembryo bildet VOIT (1909, Taf. 40, Abb. 6) das knorpelig vorgebildete Dorsum als aus zwei weitgetrennten Zipfeln bestehend ab. Ich selber fand bei einem Kaninchenembryo das knorpelig vorgebildete Dorsum als einen einzigen Vorsprung, ohne Einbuchtung am oberen Rande, aber von einem weiten Loch durchbohrt. Bei einem anderen Kaninchenembryo war überhaupt nur eine ganz kleine Durchbohrung des knorpeligen Dorsum mühselig aufzufinden. Die gleichen Variationen, wie sie eben von Kaninchenprimordialcranien beschrieben wurden, lassen sich schon an einer kleineren Serie von Kaninchenschädeln wiederfinden. Um Beispiele aus der Literatur anzuführen, weise ich auf eine Abbildung bei STAURENGHI (1903, Taf. 8, Abb. 4) hin, welche die gleiche Variation, die VOIT am knorpeligen Primordialcranium abbildet, am knöchernen Schädel aufweist. Ebenda, Abb. 5 findet sich die von mir beim Kaninchenembryo beobachtete Form mit nur einer Durchbohrung des Dorsum sellae am knöchernen Schädel.

Es scheint demnach, daß Variationen am knorpeligen Primordialcranium viel häufiger sind, als bisher angenommen wurde, und daß solche Variationen am Primordialcranium die eigentliche Veranlassung zur Entstehung bestimmter Variationen werden können, die sich am knöchernen Schädel dokumentieren. Um diese Behauptung weitgehend nachprüfen zu können, müßte man über große Serien von Plattenmodellen verschiedener Primordialcranien verfügen können.

Ich glaube darauf hinweisen zu können, daß die Ausbildung eines weiten Foramen dorsi in einer gewissen Wechselbeziehung zu einer Überbrückung des Abducenskanals stehen kann. Ist das mediane Foramen dorsi sellae weit ausgedehnt, wie bei den anthropoiden Affen, so war die Tendenz zu einer mächtigeren Entwicklung der lateral gelegenen Processus clinoidi posteriores und auch zu einer stärkeren Ausbildung einer knöchernen Überbrückung über den Abducenskanal gegeben. Fehlt das Dorsum sellae ganz, so springen für die Processus clinoidi posteriores die sphenoidalen Fortsätze des

Petrosums ein. Eine weitere Erklärung für die wechselnde Neigung zur Verknöcherung des Ligamentum sphenopetrosum ist dadurch gegeben, daß die Verknöcherung einer Brücke über einem schmalen Nervenstrang aus funktionellen Gründen weniger Widerstand finden könnte als über einem Venensinus mit wechselndem Füllungszustande. Die vergleichend anatomische Deutung der knöchernen Abducensbrücke als eines Restes der primären Schädelswand braucht durch diesen Hinweis auf funktionelle Beziehungen sekundärer Art keine Einschränkung zu erfahren. Das zeigt uns auch deutlich Abb. 2, wo das Nervenloch zu einem engen Kanal fest verknöchert ist, der davon abgetrennte Venensinus aber ist nur noch schwach überbrückt und über ihm ist die Verknöcherung weit weniger ausgesprochen. An sich besitzt auch die relative Weite des Abducensloches, soweit es vom Venensinus mitbenutzt wird, keinen Vergleichswert. Das trifft hier für das Abducensloch ebenso zu wie für den Canalis craniopharyngeus bei manchen Reptilien. Ich weise hierbei auf die variabel weite Hypophysenöffnung im Basisphenoid mancher Ichthyosaurier hin, die zweifellos auch Venen vom Sinus cavernosus aus zum Austritt gedient hat. Der Vergleich des Abducensloches der Säugetiere mit dem der Reptilien, den Vort anstellt, scheint mir daher um so weniger von der Hand zu weisen zu sein, als die relative Weite des Loches schon innerhalb der Säugetierreihe reichlich wechselt.

Wenn E. FISCHER (1903, S. 388. Taf. 12, Abb. 8) einen dem Processus clinoides posterior inferior entsprechenden Fortsatz des knorpeligen Dorsum sellae an der Basalplatte des Primordialcraniums von Semnopithecus sah, der dicht an die Ohrkapsel heranreichte und von dem weiterhin noch ein Bindegewebsstreifen zur Ohrkapsel hinüberzog und den Nervus abducens überbrückte, so beschrieb er ein Vorkommnis, das ich in gleicher Weise als knöcherne Abducensbrücke am knöchernen Schädel alter Semnopitheken sah. Häufiger findet sich statt der knöchernen Abducensbrücke bei Semnopithecus nur ein kleiner Knochenvorsprung am Seitenrande des Dorsum, und so wird in anderen Fällen auch die Knorpelspitze am Primordialcranium von Semnopithecus fehlen, wie sie an dem Primordialcranium von Macacus fehlt (FISCHER, l. c., Taf. 12, Abb. 7). Es wird auch hier mit Variationen am Primordialcranium bei einer und derselben Art zu rechnen sein. Das gleiche ist auch beim Menschen der Fall. VORT zitiert bereits die Abhandlung VIRCHOWS, nach der dieser bei einem dreimonatigen menschlichen Fötus einen Knorpelfortsatz fand,

der sicherlich mit dem *Processus clinoides posterior inferior* zu identifizieren ist, und nicht, wie es VIRCHOW (1857, S. 47) tat, mit dem davon wohl unterscheidbaren *Processus basilaris*, der erst nach weitgehender Differenzierung des basipostsphenoidalen Knochenkerns in die Erscheinung tritt.

Anschließend wäre noch eine Reihe überzähliger Knochenbildungen zu erwähnen, die außer den bereits zitierten, getrennt gebliebenen *Processus clinoides posteriores* (I) und ihnen etwa aufsitzenden *Ossicula complementaria dorsi sellae* (II) bei den Säugtieren in der Nähe der Abducensbrücke beobachtet wurden. Letztere möchte ich zum Teil als gelegentliche und selbständige Epiphysenbildungen betrachten. Weiterhin kommt das sogenannte *Os suprapetrosum* in Frage. Zwischen der Pyramidenspitze und der *Impressio trigemini* finden sich beim Menschen gelegentlich selbständige kleine Knöchelchen. Nach LE DOUBLE (1903, S. 337), dessen ausführliches Handbuch über die Variationen am Schädel am ersten zu konsultieren ist, wurde dieses Knöchelchen zuerst von MECKEL (1748, S. 21) beschrieben. Bei LE DOUBLE und GRUBER (1869, S. 27) ist auch die wichtigste Literatur über dasselbe angeführt. Unter den an dieser Stelle vorkommenden selbständigen Knöchelchen sind aber zweierlei Formen beim Menschen zu unterscheiden. Einmal handelt es sich um längliche Gebilde mit oft ausgesprochen langen, spitzen Fortsätzen, die mit der *Dura mater* auf das innigste verwachsen sind (III). Sie können als gelegentliche Verknöcherungen der Ansatzstellen der *Dura mater* bezeichnet werden. Außerdem finden sich aber an derselben Stelle unterhalb der *Dura mater* und ohne Verbindung mit ihr dem Felsenbein ziemlich dicht anliegende selbständige rundliche Knochenkörperchen (IV), die LE DOUBLE (1903, S. 338) als sekundär von der *Dura* losgelöste Verknöcherungen derselben erklärt. Für letztere Behauptung ist nicht so ohne weiteres ein Nachweis zu erbringen. Es ist ebensogut möglich, daß wir in diesen überzähligen Knochen gelegentliche Verknöcherungen kleiner, schon abgetrennt angelegter Knorpelstücke vor uns haben, wie sie von VOIT (1909, Taf. 40, Abb. 6) als sogenannte Restknorpel „b“ am *Primordialcranium* des Kaninchens abgebildet werden. Gerade am knöchernen Schädel des Kaninchens sind aber 1—3 *Ossicula petropostsphenoidalia* fast stets und gleich variabel in ihrem Vorkommen wie VOITS Restknorpel aufzufinden. STAURENGHI (1909, Taf. 8, Abb. 1, 4, 5) bildet *Ossicula petropostsphenoidalia* (V) beim Kaninchen ab, welche zwischen *Dorsum*

sellae und der Anlagerung des Trigeminus an das Felsenbein liegen und den antero-medialen Anteil zur knöchernen Vagina nervi trigemini bilden, also genau an der gleichen Stelle liegen wie VORTS sogenannte Restknorpel „b“ am Primordialcranium des Kaninchens. Von diesen ist ein Os petrobasioccipitale (VI) zu unterscheiden, welches STAURENGHI gleichfalls (1909, Taf. 8, Abb. 5) abbildet. Es liegt in der Fissura petrobasilaris und ist auch vom Menschen wohl bekannt, siehe HENLE (1871, S. 167). GRUBER (1867, S. 14, Taf. 1—3) beschreibt die variablen Ossicula petrosphenoidalia beim Menschen in einer großen Anzahl von Fällen; daselbst und bei LE DOUBLE (1903, S. 342) ist eine kritische Durchsicht der übrigen Literatur nachzulesen. Völlig zu trennen von diesen Knochenstückchen sind die Knochenplättchen, welche sich am Foramen caroticum internum finden, zu denen z. B. die schon von SÖMMERRING (1839, S. 48) als gelegentlich zum selbständigen Knochenplättchen abgetrennte Lingula sphenoidalis (VII) zu rechnen ist. Diese wird ja auch bekanntlich als besonderer Knochenkern frühzeitig während der embryologischen Entwicklung angelegt und verschmilzt erst später mit dem Sphenoid. Ebenso kommen Verknöcherungen der von der Lingula sphenoidalis medialwärts über die Carotis hinwegziehenden Bindegewebszüge (VIII) vor. Übrigens kommen obendrein gerade an dieser Stelle häufig pathologische Verknöcherungen oder Kalkablagerungen in den Wänden der Carotis vor. Sie sind bereits 1610 von Riolan (1626, S. 895) entdeckt worden.

Es ist nicht meine Absicht, auf alle diese Fugenknochengebilde zwischen Sphenoid und Petrosom, von denen ich acht verschiedene Formen (I—VIII) unterschieden habe, an dieser Stelle vergleichend anatomisch einzugehen. Ich wollte auch hier nur darauf hinweisen, daß unter diesen überzähligen Gebilden gleichfalls homologe Varietäten am Primordialcranium wie am knöchernen Schädel vorkommen können. Auf die Entstehung von Fugenknochen zwischen zwei Ersatzknochen des Chondrocraniums aus besonderen Knorpelstückchen, den sogenannten Restknorpeln, ist meines Wissens noch nicht aufmerksam gemacht worden. Die Fugenknochen werden damit von dem pathologischen Anstrich, den ihnen GAUPP (1906, S. 839) geben wollte, befreit.

Aus der italienischen Literatur insbesondere könnte das Literaturverzeichnis noch durch Anführung einiger Spezialarbeiten über die Processus clinoidi ergänzt werden, ihre Behandlung würde mich über den beabsichtigten Rahmen dieser Mitteilung hinausführen.

## Literaturverzeichnis.

- 1626: RIOLAN, JOH., *Anthropographia acc. Osteologica novantiqua ex recentiorum et veterum anatomicorum praeceptis*. Paris 1626.
- 1748: MECKEL, J. FR., *Trac. anat. physiol. de quinti pari nervorum cerebri*. Goettingae 1748.
- 1759: SUE, J. JOSEPH, *Traité d'ostéologie traduit de MR. MONROE*. Paris 1759.
- 1803: LODER, J. CH., *Tabulae anatomicae. Wimariae* 1803.
- 1839: SÖMMERRING, S. TH. V., *Lehre von den Knochen und Bändern des menschlichen Körpers*, herausgegeben von R. Wagner. Leipzig 1839.
- 1856: HENLE, J., *Handbuch der Bänderlehre*. Braunschweig 1856.
- 1857: VIRCHOW, R., *Untersuchungen über die Entwicklung des Schädelgrundes im gesunden und krankhaften Zustande usw.* Berlin 1857.
- 1859: GRUBER, W., *Beiträge zur Anatomie des Keilbeins und Schläfenbeines. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg. VII. Serie, Tom. 1., Nr. 3 m. 1 Taf.* St. Petersburg 1859. Menschliches Analogon der tierischen Vagina nervi trigemini ossea am Felsenbeine. Ebenda, VII. Serie, Tom. 1, Nr. 4. Petersburg 1859.
- 1867: LUSCHKA, v., *Die Anatomie des menschlichen Körpers. III. Bd., II. Kopf.* Tübingen 1867.
- 1869: GRUBER, W., *Beiträge zur Anatomie des Schädelgrundes. V. Über die Ossicula der Sutura petro-spheno-basilaris (Fissura petro-basilaris auct.)*. Mémoires de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg, VII sér., Tom. XIII, Nr. 7 m. 3 Taf. Petersburg 1869.
- 1871: HENLE, J., *Handbuch der Knochenlehre*, III. Aufl. Braunschweig 1871.
- 1884: ALBRECHT, *Sur les Spondylo-centres épipituitaires du crâne*. Bruxelles 1884 (33 S.).
- 1866: DENIKER, J., *Recherches anatomiques et embryologiques sur les singes anthropoïdes*. Poitiers 1886.
- 1891: CALORI, L., *Su varie particolarità osteologiche della base del cranio umano. Mém. della R. Accademia dell'Istituto di Bologna. S. V, T. II.* Bologna 1891.
- 1899: STAURENGHI, CE., *Dorso della sella turcica derivato dal basioccipitale in alcuni Bos taurus*. Boll. della Società med. chirurg. di Pavia, 1899.
- 1899: POIRIER, P. u. CHARPY, A., *Traité d'Anatomie humaine. Tome III.* Paris 1899.
- 1903: STAURENGHI, CE., *I. Foramen dorsi sellae in alcune specie dei Mammiferi. II. Formazione ordinaria di ossicla petro-post-sphenoidalia epifisari del canalis nervi trigemini nel Lepus cuniculus etc.* Atti della Società Italiana di Scienze naturali. Vol. 42, S. 303—322 mit Taf. VII u. VIII. Milano 1903.
- 1903: FISCHER, E., *Zur Entwicklungsgeschichte des Affenschädels. Zeitschrift für Morphologie und Anthropologie, Bd. V, S. 383—414 m. Taf. XI und XII.* Stuttgart 1903.
- 1903: LE DOUBLE, *Traité des variations des os du crâne de l'homme et de leur signification au point de vue de l'Anthropologie zoologique*. Paris 1903.
- 1904: BOVERO, ALFONSO, *Sulla costituzione del dorsum sellae nel cranio dell'Arctomys marmota*. Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino. Vol. 39, S. 161—174, m. 1 Taf. Torino 1904.

- 1906: STAURENGHI, CES., Processus petrosi postspenoidales negli Sciuromorpha, Prosimiae, Antilopinae e loro articolazione sostituyente, etc. Atti della Società italiana di scienze naturali etc. Vol. 45, S. 143—222, m. Taf. V bis VIII. Milano 1906.
- 1906: GAUPP, E., Die Entwicklung des Kopfskelets. In Handbuch d. vergl. u. experiment. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, III. Bd., II. Teil. Jena 1906.
- 1909: VOIT, M., Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen. Ein Beitrag zur Morphologie des Säugetierschädels. Anatom. Hefte, Bd. 38 (Heft 116), S. 425. Wiesbaden 1909.
- 1909: QUAIN'S Elements of Anatomy. 11th Edit. Vol. II. London 1909.
- 1911: TESTUT, L., Traité d'Anatomie humaine. 6. Edit. Tom. III. Paris 1911.
- 1913: SPALTERHOLZ, W., Handatlas der Anatomie des Menschen. I. Bd., VII. Auflage. Leipzig 1913.
- 1914: RAUBER-KOPSCH, Lehrbuch der Anatomie des Menschen, X. Aufl., Abteil. 3 und 5. Leipzig 1915.
- 1919: VOIT, M., Die Abducensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädelwand. Anatom. Anz., Bd. 52, S. 36—41. Jena 1919.

Nachdruck verboten.

## Über das Problem der Entstehung der Zahnform.

Von Prof. Dr. ADLOFF.

In mehreren Aufsätzen dieser Zeitschrift hat AICHEL zu meinen kritischen Bemerkungen über seine verschiedenen Arbeiten Stellung genommen. Das behandelte Thema ist nach vielen Seiten hin so wichtig, daß eine weitere Aussprache wohl gerechtfertigt erscheint, auch wenn zunächst eine Einigung zwischen den beiderseitigen Anschauungen kaum zustande kommen dürfte. Das liegt an den Besonderheiten, die gerade das Gebiß vor allen anderen Organsystemen auszeichnen und die die Lösung des Problems außerordentlich erschweren. In letzter Linie wird daher auch die Entscheidung über die zur Diskussion stehenden Fragen von dem grundsätzlichen Standpunkt bedingt werden, den die betreffenden Autoren gegenüber den großen Problemen der Entwicklungslehre einnehmen.

Die Beurteilung der Anschauungen AICHEL'S hängt aber zunächst davon ab, welchen Wert man seinen Untersuchungen an den Flossenstachelzähnen von Doras prinzipiell zuerkennt. Dabei setze ich voraus, daß dieselben in der Tat echte Zähne sind<sup>1)</sup>. Eigene, insbesondere entwicklungs-

1) Anmerkung: Auch diese Frage ist noch nicht entschieden. STROMER v. REICHENBACH hat die Natur der Flossenstachelzähne als „echte Zähne“ bezweifelt und PEYER teilt mir ebenfalls mit, daß es nach seinen Befunden vollständig sicher ist, daß die Zacken an den Flossenstacheln von Doras und anderen Welsen nur aus Knochen bestehen. Er stellt eine ausführliche Publi-

geschichtliche Untersuchungen habe ich bisher nicht vornehmen können. Von vornherein wird aber derjenige, der der Funktion einen gestaltenden Einfluß auf die Form der Zähne zuerkennt, der Ansicht sein müssen, daß die Vorgänge bei der Entwicklung der Flossenstachelzähne unmöglich auf das Säugetiergebiß übertragen werden dürfen, weil ihnen eben, ganz abgesehen von allen anderen Einwänden, eine Funktion nicht zukommt.

AICHEL verwarft sich dagegen, daß ich die zwei-, drei- und vierhöckerigen Zähne des Flossenstachels als regellose Bildungen bezeichnet habe. Der Ausdruck „regellos“ bezieht sich lediglich auf die Anordnung der Höcker, insofern in ihr kein Bezug auf eine Funktion, keine gesetzmäßige und zweckmäßige Gestaltung zum Ausdruck kommt. Daß gleichwohl die mehrhöckerigen Zähne des Flossenstachels für sich betrachtet und ohne Beziehung auf die Zähne der Säugetiere eine gewisse Regelmäßigkeit aufweisen, ist selbstverständlich, da unter denselben Bedingungen, unter denen sich die dicht nebeneinander stehenden Zähne im Flossenstachel entwickeln, naturgemäß auch dieselben Formen entstehen werden. Hieraus aber zu schließen, daß die Zahnformen der Säugetiere aus denselben Ursachen hervorgegangen sein müssen, erscheint mir in der Tat unzulässig.

Nach AICHEL soll die phylogenetische Entwicklung der Zahnformen in drei Perioden vor sich gegangen sein.

I. Periode. Entstehung der einfachen Kegelzähne aus Hautpapillen.

II. Periode. Entstehung primärer Höckerzähne ohne notwendige Stufenfolge der Entwicklung aus einfachen Kegelzähnen durch mechanische Beeinflussung der Zahnanlage seitens der Umgebung. Hierbei ist Voraussetzung, daß die Zahnform noch nicht erblich fixiert ist entsprechend den Vorgängen bei den Flossenstachelzähnen.

III. Periode. Umwandlung der in Periode II entstandenen primären Höckerzähne durch Reduktion einerseits, durch Höckererneuerwerb und Faltung andererseits. Letztere beruhen entgegen dem Geschehen in Periode II auf lokaler Abänderung der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe.

Die Entstehung der Höckerzähne in Periode II ist also nur möglich, wenn die Zahnform noch nicht erblich fixiert ist. Ist es nun überhaupt vorstellbar, daß es funktionierende Organe gibt, deren

---

kation hierüber mit beweisenden Zeichnungen in Aussicht. — AICHEL meint, daß nur die Entwicklungsgeschichte in zweifelhaften Fällen darüber entscheiden kann, ob wir einen echten Zahn vor uns haben. Diese Bemerkung setzt doch eigentlich voraus, daß er die Entwicklung der Flossenstachelzähne untersucht hat. Aus seinen Ausführungen geht das aber nicht hervor, er spricht nur von der mikroskopischen Untersuchung jugendlicher Flossenstacheln. Unter diesen Umständen wären Abbildungen sehr notwendig gewesen.

Form nicht erblich fixiert ist, daß es Tiere gegeben hat, deren funktionierende Zähne keine erblich festgelegte Form besaßen? Selbst die Form der funktionslosen Flossenstachelzähne ist doch erblich fixiert. Und selbst wenn es derartig erblich nicht fixierte Zahnbildungen gegeben hätte, werden dann derartige Höckerzähne, die doch ohne Beziehung zur Funktion entstanden sind, also in dem oben festgelegten Sinne regellose Bildungen darstellen, notwendigerweise weitervererbt und vor allen Dingen erblich fixiert werden? Und wie entwickelt sich in ihnen die Beziehung zur Funktion, die doch alle Zähne ohne Frage besitzen? Außerdem ist es ganz unbeweislich, daß durch die Verbreiterung des Flossenstachels mehrhöckerige Zähne entstehen. Woher weiß AICHEL dieses? Er hat lediglich festgestellt, daß die Bildung mehrhöckeriger Zähne selbstverständlich mit einer Verbreiterung des Flossenstachels zusammenfällt, denn sonst würden sie keinen Platz finden. Aber was ist hier Ursache, was Wirkung? Ist es nicht ebenso möglich, ja viel wahrscheinlicher, daß die Verbreiterung des Stachels zustande kommt, weil die Zähne größer werden, daß mithin die Größenzunahme derselben das Primäre ist? Die bei der Bildung der Zahnanlagen und der Alveole sich abspielenden Vorgänge zeigen deutlich, wie abhängig die Entwicklung des Knochens von der Entwicklung der Zahnanlage ist. Der sich entwickelnde Zahnkeim findet überall Platz und schafft sich überall die notwendige Knochenumhüllung.

Daß Raumbengung zur Zahnverkleinerung führt und hierauf die Reduktion des letzten Molaren beim Menschen beruht, ist ebenso hypothetisch und durch nichts beweisbar. Wir finden verkümmerte dritte Molaren und reduzierte seitliche Schneidezähne bis zum vollständigen Verlust beim Menschen, trotzdem reichlicher Raum vorhanden ist. Und wir finden normal entwickelte Weisheitszähne, die keinen Platz in der Zahnreihe finden und trotzdem nicht durch Raumbengung eine Verkümmierung erlitten haben.

AICHEL behauptet weiter, daß die durch die Periode I und III gekennzeichneten Vorgänge nicht Gegenstand der Diskussion geworden sind, wohl aber das Geschehen der Periode II. Das ist ein Irrtum! Ich habe auch gegen das Geschehen der Periode III sehr erhebliche Bedenken geäußert; denn die verschiedenen Formen der Periode II könnten natürlich nur durch verschiedene mechanische Einwirkungen, deren Ursache im übrigen vollständig dunkel bleibt, zustande gekommen sein. Im Grunde genommen handelt es sich hier also um dieselben Ursachen wie in Periode III, nur mit dem Unterschiede, daß in Periode II die Variabilität die Umgebung der Zahnkeime betrifft, während sie in Periode III in diesen selbst liegt.

Die zahlreichen und wichtigen Einwände, die gegen die Selektionstheorie gerade in den letzten Jahren erhoben worden sind, treffen natürlich auch für die Entstehung der komplizierten Zahnformen zu. Darüber hinaus besitzt aber gerade das Gebiß eine Anzahl ihm allein zukommender be-

sonderer Eigentümlichkeiten, die die Bedeutung der Variabilität und Zuchtwahl für seine Herausbildung aus niederen Formen noch viel unwahrscheinlicher, ja meiner Auffassung nach unmöglich erscheinen lassen.

Ich habe mich schon an anderen Stellen hierzu geäußert. Leider ist AICHEL gerade auf diesen Punkt nicht eingegangen. Ich bin daher gezwungen, noch einmal kurz auf diese Schwierigkeiten hinzuweisen.

Einer der bedeutungsvollsten Einwände gegen die Selektionstheorie ist ja die Tatsache, daß viele Variationen so geringfügige Abweichungen darstellen, daß ihnen ein Selektionswert nicht zukommen kann. Das gilt in ganz besonders hohem Grade auch für das Gebiß. Das Gebiß besteht bekanntlich aus bis zu 44 Einzelgliedern und es wird für das betreffende Tier ganz gleichgültig sein, ob sich an einem Zahne die Bildung eines neuen Höckers vorbereitet. Nehmen wir z. B. das CARABELLI'sche Höckerchen am ersten oberen Molaren des Menschen an, das nach AICHEL einen solchen neuen Höcker darstellt — in Wirklichkeit ist dieses bestimmt nicht der Fall; das CARABELLI'sche Höckerchen ist ein uralter Bestandteil des Primatenzahnes —, wie soll durch Variation in der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe überall gerade an derselben Stelle dieser Höcker entstehen und wie soll derselbe sich vor allen Dingen zu einem funktionell brauchbaren Bestandteil des Zahnes weiterentwickeln? Denn niemals oder nur in den allerseltensten Fällen erreicht er heute die Kaufläche, er nimmt an der Funktion des Zahnes gar keinen Anteil und bietet der Selektion gar keine Handhabe, einzugreifen, ganz abgesehen davon, daß, auch wenn er wirklich die Kaufläche erreichen würde, hierdurch die Funktionstüchtigkeit des ganzen Gebisses so unwesentlich vermehrt werden würde, daß die 8 % Individuen, die am ersten Molaren ein derartiges Höckerchen besitzen, kaum einen besonderen Vorteil vor ihren Artgenossen haben würden.

Ich habe auch noch auf einige andere Punkte hingewiesen, auf die mir AICHEL eine Antwort schuldig geblieben ist. Nach AICHEL sind im Beginne der phylogenetischen Entwicklung auch mechanisch nicht zu verwertende Zahnformen, ja sogar zahnlose Kiefer entstanden. Das setzt doch voraus, daß zahllose Tiere mit solchen unbrauchbaren Gebissen untergegangen sein müssen, bis aus den zufälligen Variationen der den Zahn zusammensetzenden Grundgewebe das heutige Säugetiergebiß entstanden ist. Wo sind alle diese Tiere mit den unzuweckmäßigen Gebissen geblieben?

Wenn aber schon die Tiere mit mechanisch nicht zu verwertenden Zahnformen untergegangen sind, dann sollte man doch viel eher annehmen, daß dieses Schicksal zunächst die vollkommen zahnlosen Formen betroffen haben müßte. Nun gibt es aber zahnlose Tiere, wie z. B. die Myrmecophagidae, die trotz ihrer Zahnlosigkeit existenzfähig geblieben sind.

Wie ist überhaupt nach der Hypothese AICHEL'S das Rudimentärwerden der Zähne zu erklären und die Tatsache, daß sich heute noch em-

bryonal Zähne anlegen, die uralte Vorfahren der betreffenden Formen besitzen haben?

Wie erklärt sich der Funktionswechsel der Zähne?

Wie erklärt sich die beginnende Homoiodontie bei Pinnipediern, die vollkommene Homoiodontie bei Cetaceen?

Ist das Gebiß dieser Tiere, die sonst bis zur Vollkommenheit dem Wasserleben angepaßt sind, allein von allen anderen Organen zufällig entstanden?

Ich habe dann auf jene Fälle hingewiesen, in denen Milchgebiß und bleibendes Gebiß in ihrer Form differieren, in denen also eine Art Funktionswechsel während des individuellen Lebens eintritt. Ich habe besonders den Halbaffen *Chiromys* erwähnt, ich erinnere aber auch an die Fledermäuse, die bekanntlich ein Milchgebiß mit lingualwärts gekrümmten, scharfen Spitzen besitzen, mit denen sich der Säugling auch im Fluge der Mutter an der Zitze festhält. Sind diese Zähne des Milchgebisses auch durch Variation entstanden und hat das junge Tier diese sehr zweckmäßige Verwendungsweise „gewählt“?

Wenn die komplizierten Zahnformen der Säugetiere nur aus Variationen hervorgegangen sein sollen, dann erhebt sich die Frage, warum nicht brauchbare Zähne aus den verschiedensten Grundformen entstanden sind. Es ist doch durchaus vorstellbar, daß ganz verschiedenartige Höckerkombinationen denselben Zwecken hätten dienen können. Statt dessen beherrscht die Differenzierung des Säugetiergebisses ein Gesetz. Der Urplan des Säugetierzahnes ist ein trituberkulärer Zahn. Auf ihn lassen sich mit Ausnahme der Multituberkulaten sämtliche Zahnformen zurückführen. Daran ändert auch nichts, wenn, wie ich AICHEL ohne weiteres zugebe, die Zurückführung auch noch einiger weniger anderer Formen Schwierigkeiten macht. Selbst Ausnahmen werden nur die Regel bestätigen. Ich muß daher meine früher ausgesprochene Behauptung, daß nach dem Stande unserer gegenwärtigen Kenntnisse die Entwicklung des Säugetiergebisses bei ganz verschiedenen Formen, zu allen Zeiten, in allen Erdteilen und unter ganz verschiedenen Bedingungen in einer und derselben Richtung verlaufen ist, durchaus aufrechterhalten. AICHEL allerdings fußt noch auf der alten COPE-OSBORN'schen Annahme, wonach die Stufenfolge der Entwicklung durch den haplodonten, protodonten, trikonodonten und trituberkulären Zahn repräsentiert wird. Ich habe schon seit vielen Jahren betont, daß das haplodonte und protodonte Stadium durchaus hypothetisch ist und daß es ein Ur-Säugetier mit einem homoiodonten Gebiß wohl niemals gegeben hat. Ich wüßte auch nicht, daß diese Anschauung heute noch von irgendjemand vertreten wird. Auch die Umwandlung des trikonodonten in den trituberkulären Typus ist durchaus hypothetisch und nach der COPE-OSBORN'schen Theorie schwer vorstellbar. Von dem trituberkulären Zahn an befinden wir uns aber auf

dem durchaus sicheren Boden der Tatsachen, die durch die paläontologische Forschung und die vergleichende Anatomie festgestellt sind.

AICHEL behauptet allerdings von neuem, daß die Tatsachen der Paläontologie nichts beweisen, da sie über phylogenetisches Geschehen und über die Ursachen phylogenetischer Umgestaltung nichts aussagen. „Finden wir in einer Tierreihe eine Komplizierung der Molären, 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.“ Das ist, wie ich schon einmal anerkannt habe, durchaus richtig. Wer aber diesen Standpunkt bis zur letzten Konsequenz vertritt, der muß schließlich die ganze Deszendenztheorie als eine theoretische Konstruktion betrachten, wie dieses auch von einzelnen Forschern, z. B. von dem Zoologen FLEISCHMANN, geschehen ist, der unter anderem auch an der Hand der Entwicklungsreihe der Pferde, die ja zweifellos keine echte Ahnenreihe darstellt, zu zeigen versuchte, daß trotz der vorliegenden paläontologischen Tatsachen die Annahme einer Abstammung der Pferde von mehrzehigen Ahnen reine Hypothese sei und daß daher der Entwicklungsgedanke nur zu Wahngebilden und Phantastereien verführe; „denn die Stammesgeschichte besteht nur aus leeren und haltlosen Vermutungen“. Etwas Ähnliches behauptet aber AICHEL, wenn er sagt: „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 zugunsten einer Hypothese gemacht ist.“ Dem muß ich ganz entschieden widersprechen. Die trituberkuläre Theorie ist nicht aufgestellt zugunsten einer Hypothese, sondern sie hat sich ergeben als das Resultat sehr umfangreicher und exakter Untersuchungen der Gebißformen der fossilen und rezenten Säugetiere. Sie ist so wohlbegründet wie irgendeine andere stammesgeschichtliche Theorie. Ich betone aber besonders: die Trituberkulärtheorie! Die Entstehung des trituberkulären Zahnes aus einem haplodonten, protodonten und trikonodonten, die Umwandlung des trikonodonten in den trituberkulären Typus ist dagegen Hypothese und als solche auch stets anerkannt und beurteilt worden. Wenn daher AICHEL immer wieder betont, daß nicht notwendigerweise der quadrituberkuläre und pentatuberkuläre Zahn aus dem einfachen Kegelzahn entstanden zu sein braucht unter Durchschreitung des trikonodonten und trituberkulären Stadiums, so dürfte dieses zutreffen, da es, wie ich schon vorher bemerkt, einen Ursäuger mit homoiodonten Gebiß gewiß niemals gegeben hat. Das ist aber durchaus keine neue Entdeckung, sondern eine heute wohl allgemein akzeptierte Annahme. Ich selbst habe schon vor vielen Jahren als die Urform des Primatengebisses eine trituberkuläre Grundform angenommen:

es ist aber nicht ausgeschlossen, daß schon die reptilienartigen Vorfahren der Säugetiere komplizierte Zähne besessen haben.

Daß aber aus einem trituberkulären Zahn ein vier- und fünfhöckeriger Zahn auf die verschiedenste Weise entstehen kann, und ein Haupthöcker rudimentär werden und an ihre Stelle sekundäre Zwischenhöcker treten können, ist ebenfalls eine bekannte und viel studierte Tatsache. Wenn daher AICHEL gefunden zu haben glaubt, daß der fünfhöckerige Molar des Menschen aus dem vierhöckerigen auf zweierlei Art entstanden ist, so wäre das — mehrere Menschenarten vorausgesetzt — an sich nicht unmöglich — ist doch z. B. von STEHLIN nachgewiesen worden, daß die drei verschiedenen Sektionen der Artiodactylen ihren ursprünglich triangulären Maxillar molarplan auf drei gänzlich verschiedenen Wegen in einen quadrangulären umgewandelt haben — wenn es nicht aus anderen Gründen sehr wenig wahrscheinlich wäre.

Diese Tatsachen sprechen also durchaus nicht gegen die Gültigkeit der COPE-OSBORN'schen Theorie.

Für AICHEL erhebt sich aber weiter die Frage, wie aus zufälligen Variationen eine so geradlinig verlaufende, über die ganze Säugetierklasse sich erstreckende Entwicklung zustande gekommen sein kann. Aus seinen Untersuchungen am Gebiß des Menschen zieht AICHEL allerdings den Schluß, daß die Variationsbreite der Zähne eine ungeahnt große ist. Das dürfte in diesem Grade wohl nur für den modernen Europäer zutreffen, bei welchem aus den verschiedensten Ursachen allerdings eine außerordentlich große Fülle von Variationen vorkommt. Schon die Durchsicht einer Reihe von Gebissen niederer menschlicher Rassen ergibt ein ganz anderes Bild. Außerdem aber kann die Anzahl der vorkommenden verschiedenen Variationen doch niemals den geraden Weg der Differenzierung erklären. Im Gegenteil: je mehr Variationen, um so mehr Möglichkeiten einer divergierenden Entwicklung.

Variabilität und Zuchtwahl geben jedenfalls keine ausreichende Erklärung für die gerade Richtung, in welcher die Differenzierung des Säugetiergebisses verlaufen ist. Es muß noch etwas anderes hinzugekommen sein. Bereits OSBORN, der Mitbegründer der Trituberkulärtheorie, hat sich mit dieser Frage beschäftigt. Er macht schon darauf aufmerksam, daß neue Höcker nicht durch Selektion aus zahlreichen Variationen hervorgehen, daß sie nicht aus einer Anzahl verschiedener Möglichkeiten ausgewählt werden, sondern daß sie sich direkt entwickeln. Er nahm daher an, daß in dem trituberkulären Zahn bereits die Richtung ein- für allemal festgelegt war, in welcher der Zahn sich weiterentwickeln mußte, ganz gleich, wo und unter welchen Umständen die weitere Differenzierung vor sich ging. Er nannte diesen Prozeß „rectigradation“, der aber ohne Vermittlung der Funktion zustande kommen sollte. Viel eher könnte man aber hier meines Erachtens von Orthogenese sprechen, die dann aller-

dings damit rechnen muß, daß die Zähne für die Wirkung des Gebrauchs zugänglich sind.

AICHEL glaubt nun, daß die paläontologisch nachgewiesene allmähliche Komplizierung der Zahnformen deswegen kein Beweis für einen genetischen Zusammenhang sei, weil das Zahnsystem nicht wie die Abänderungen des übrigen Knochensystems bewertet werden darf. Beim Knochen sind die Faktoren, welche die Knochenform abändern, bekannt und nachgewiesen, beim Zahnsystem kann die funktionelle Anpassung auf die Umwandlung der Zahnform keinen Einfluß gehabt haben. Dieselbe muß daher auf andere Weise zustande gekommen sein.

Auch welchen Gründen AICHEL die Wirkung der funktionellen Anpassung für das Gebiß leugnet, ist wohl bekannt. Die Zähne vollenden ihr Wachstum innerhalb der Kiefer und scheinen nach dem Durchbruch bis auf die mechanische Abnutzung unveränderlich zu sein. Auf die Schwierigkeiten, die sich aus dieser Tatsache ergeben, habe ich bereits mehrfach aufmerksam gemacht.

Diese Schwierigkeiten können aber niemals imstande sein, die funktionelle Anpassung für das Gebiß völlig abzulehnen, weil wir heute noch nicht imstande sind, die Art ihrer Wirkung zu erklären.

So sind auch die Gründe, die AICHEL gegen ihre Bedeutung als gestaltendes Prinzip bei der Umwandlung der Zahnformen anführt, keinesfalls beweisend.

Das gilt zunächst von der Tatsache, daß schon bei Fischen hochkomplizierte Zahnformen vorhanden sind, die nicht in Abhängigkeit von der verschiedenen Qualität der Nahrung entstanden gedacht werden können. Die Biologie der Fische ist mir zwar unbekannt, ich beziehe mich aber auf ABEL, der in seiner Paläobiologie der Wirbeltiere ebenfalls die Ansicht vertritt, daß auch ihre komplizierten Zahnformen durch funktionelle Anpassung entstanden sind. Jedenfalls ist aber ein Vergleich mit den Säugetierzähnen nach dieser Richtung hin auf jeden Fall undurchführbar.

Die Kompliziertheit eines Organs bedingt keineswegs allein seine Organisationshöhe. Diese wird vor allem bestimmt durch die Leistung. In dieser Beziehung aber überragen die einfachsten Säugetierzähne weitaus die kompliziertesten Fischzähne. Erst bei ihnen steht die Komplizierung des Kauflächenreliefs in so gesetzmäßiger Abhängigkeit von der Mechanik der Kaubewegungen, daß jedem einzelnen Höcker auch eine bestimmte Leistung zugewiesen ist. In diesem Sinne stellt das Gebiß der Säugetiere direkt einen feinmechanischen Apparat dar, dessen Kenntnis bei den einzelnen Formen noch durchaus unzureichend ist. Selbst das Gebiß des Menschen, das nach dieser Richtung hin gerade in den letzten Jahren aus praktischen Gründen — um die natürlichen Kaubewegungen künstlich nachahmen zu können — am eifrigsten und exaktesten studiert worden ist, birgt noch manche Rätsel. Daher sollte man auch vorsichtig sein mit

der Behauptung, daß die Formierung des Kauflächenreliefs bei einigen Arten nicht übereinstimmt mit der durch die Kieferbewegung geforderten Richtung. Wahrscheinlich wird eine genauere Untersuchung der betreffenden Formen die scheinbaren Unstimmigkeiten befriedigend erklären können.

Was aber für die äußere Form gilt, gilt ebenso für die Struktur der Zahnsubstanzen. Warum das Vasodentin der rückgebildeten Zähne von *Orycteropus* nur als Spezialisierung, also progressiv gedeutet werden kann, ist mir nicht ersichtlich. Ich halte es für viel wahrscheinlicher, daß auch dieses nur eine Reduktionserscheinung ist, wenn auch meiner Ansicht nach eine einheitliche Pulpa den Höhepunkt der Entwicklung darstellt. Ob Spezialisierung oder Reduktion vorliegt, ist in der Tat oft sehr schwer zu entscheiden, da ihre Resultate in vielen Fällen dieselben sind.

Im übrigen steht es noch gar nicht fest, ob die Säugetiere monophyletischen oder polyphyletischen Ursprungs sind. Es ist durchaus vorstellbar und mit den vorliegenden Tatsachen jedenfalls nicht unvereinbar, daß nicht alle heutigen Säugetiere aus einer Ausgangsform hervorgegangen sind. Dann wäre es aber auch nicht weiter wunderbar, wenn das Gebiß einiger weniger Formen aus dem allgemeinen Bauplan nicht ableitbar wäre. Diese Tatsache würde durch den verschiedenen Ursprung eine zwanglose Erklärung finden.

Wenn daher *AICHEL* behauptet, eine aufsteigende Entwicklung der Zahnform in der Tierreihe und im besonderen in der Säugetierreihe herauslesen zu wollen, daß das Ergebnis anthropogenetischer Betrachtungsweise, so muß ich ihm, was den ersten Teil des Satzes anbetrifft, ganz entschieden widersprechen. Ich glaube, es kann gar kein Zweifel darüber herrschen, daß das Säugetiergebiß in der Tat den Höhepunkt der Entwicklung innerhalb der Wirbeltierreihe darstellt, allerdings mit der eigentlich selbstverständlichen Einschränkung, daß die Organisationshöhe nicht durch die Kompliziertheit bestimmt wird.

Innerhalb der Säugetierreihe ist aber irgendeine aufsteigende Entwicklung der Zahnform bisher noch von niemand angenommen und vertreten worden.

Ich habe als Beweis für die Wirkung der Funktion zunächst den histologischen Bau des Zahnbeins angeführt. *AICHEL* bemerkt dazu, daß die Struktur der Zahnkrone während der Entwicklung durch Wachstumsvorgänge entstanden ist, indem der Zahnkeim bei seinem Wachstum Widerstände zu überwinden hat, durch die in der sich entwickelnden Zahnkrone eine fibrilläre Struktur erzeugt wird, die notwendigerweise auch der Beanspruchung beim Kauakt angepaßt sein muß, weil die Richtung der die Zahnkrone treffenden Widerstände in beiden Fällen gleich ist. Diese Erklärung der fibrillären Struktur des Zahnbeins, die von *GEBHARDT* stammt, war mir selbstverständlich wohlbekannt. *GEBHARDT*, der diese Verhältnisse wohl zuerst und am genauesten untersucht hat, war aber keineswegs

so sicher wie AICHEL. Er drückt sich sehr vorsichtig und gewunden aus, indem er meint, daß durch Variation erworbene und vererbte Wachstumsvorgänge zur Erklärung dieser Tatsachen wenigstens insoweit ausreichen, als sie nicht unwahrscheinlicher erscheinen als irgendeine andere mehr funktionelle Erklärung.

Daß im übrigen die Anordnung der fibrillären Struktur in der Krone und in dem Zahnteil, der in der Gebrauchsperiode des Zahnes entsteht — AICHEL meint wohl die Wurzel —, nicht gleichartig ist, ist wohl zu erwarten, da die Wurzel ja ganz andere mechanische Aufgaben zu erfüllen hat als der Kronenteil. Daß aber der Unterschied in dem Aufbau des Zahnbeins zwischen Krone und Wurzelteil lediglich dadurch zustande kommt, weil letzterer in der Gebrauchsperiode fertiggestellt wird, ist in diesem scharfen Sinne wohl nicht richtig, denn auch die Entwicklung der Krone eines Wurzelzahns wird ebenfalls in der Gebrauchsperiode vollendet. Es ist daher auch noch keineswegs sichergestellt, ob hier nicht vielmehr ein primärer Zustand vorliegt, durch funktionelle Anpassung erworben und vererbt.

Auch der Bau des Schmelzes, die Kreuzungen der Schmelzprismen und der für die verschiedenen Säugetierzähne typisch verschiedene Verlauf der Schmelzprismengürtel ist noch nicht mechanisch erklärbar, wenigstens nicht durch die beim Wachstum zu überwindenden Widerstände. Er muß also in anderer Weise erworben sein.

Ich habe nun die Ansicht ausgesprochen, daß die Funktion auf zwei verschiedenen Wegen eine Umformung der Zahnform herbeiführen kann. Ersteres direkt: Es wäre nicht unmöglich, daß auch die Zähne während des individuellen Lebens ganz unmerkliche Abänderungen erleiden könnten, die dann im Laufe der Generationen zu einer allmählichen Umwandlung der Form führen würden. Ich hatte diese Ansicht schon vor vielen Jahren ausgesprochen an der Hand eines Falles, in welchem durch mechanische Einwirkung, durch Pressung der Zähne aneinander eine Gestaltsveränderung der beiden betroffenen Zähne eingetreten zu sein schien. AICHEL bezweifelt die Möglichkeit, indem er meint, wenn das zuträfe, dann wäre es unmöglich, daß schon an jugendlichen Gebissen an der Berührungsfläche der Zähne gegenseitige Abschleifung stattfände: „nach ADLOFF müßte Abänderung der Form beobachtet werden“. Das ist ganz unzutreffend. Die Schlißflächen zwischen den einzelnen Zähnen kommen keineswegs durch Pressung zustande, sondern lediglich durch die Bewegung gegeneinander. Wie AICHEL schon aus dem Namen hätte entnehmen können, handelt es sich um eine Abschleifung, die bei der Bewegung der Zähne gegeneinander beim Kauakt ja ebenfalls zur Abnutzung führt. Unabhängig hiervon wird aber auch ein Druck ausgeübt werden, dessen Wirkung sich natürlich noch in anderer Weise äußern könnte.

Es kommt aber noch ein zweiter Weg in Frage, durch welchen eine Umformung der Zähne eintreten kann. AICHEL hat behauptet, der Schmelz be-

sitze nach dem Durchbruch der Zähne keine reaktionsfähigen Zellen mehr. Vorbedingung für die funktionelle Anpassung ist aber die Existenz reaktionsfähiger Zellen. Da der Schmelz keine reaktionsfähigen Zellen mehr besitzt, ist er in der Gebrauchsperiode des Zahnes nicht mehr reaktionsfähig, also unfähig einer Umgestaltung der Form. Ich habe demgegenüber darauf hingewiesen, daß, wenn auch der Schmelz keine Zellen mehr besitzt, er trotzdem reaktionsfähig und wohl imstande ist, äußere Reize, also auch die Wirkung der Funktion zur Pulpa, weiterzuleiten. Das wird ohne weiteres offenbar durch die Bildung von Ersatzdentin an den von einem dauernden Reiz getroffenen Stellen. Daß aber ein Reiz von der Peripherie des Körpers bis zu den Keimzellen weiterdringen und hierdurch eine erbliche Übertragung der somatogenen Eigenschaft zustande kommen kann, ist eine mit den heutigen Kenntnissen durchaus vereinbare Vorstellung. Wenn daher AICHEL hierzu bemerkt, daß „Voraussetzung für funktionelle Anpassung eines Organs ist, daß in der Ontogenese unter Einwirkung der Funktion eine Abänderung auftritt, die erblich übertragen wird. In diesem Falle müßte aber die Pulpa einen Reiz aufnehmen, der erst in der folgenden Generation eine Organabänderung bewirkte, wie sie für die vorhergehende Generation zweckmäßig gewesen wäre“, so scheint er nicht zu wissen, daß auch sonst mit dieser Möglichkeit gerechnet wird.

Ich denke dabei an die schönen Untersuchungen E. FISCHERS über die Vererbung erworbener Eigenschaften, die an Lepidopteren und Coleopteren angestellt worden sind und die in mancher Beziehung weitgehende Ähnlichkeit mit den hier behandelten Problemen besitzen. Es handelt sich dort um die Frage, in welcher Weise durch funktionelle Anpassung Umformungen des Chitinskelettes zustande kommen können. Auch der Schmetterlings- und der Käferflügel werden von vielen Autoren als tote Gebilde erklärt, deren Veränderung nach dem Erhärten vollkommen unmöglich wäre. WEISMANN hat z. B. mit hierauf seine Argumentation gegen das LAMARCK'sche Prinzip begründet.

FISCHER zeigt nun, daß diese Auffassung nicht richtig ist, daß der Falterflügel kein totes Gebilde ist, sondern daß zwischen ihm und dem übrigen Körper noch lange Zeit nach dem völligen Erhärten ein Stoffwechsel besteht.

FISCHER ist im Verlaufe seiner Untersuchungen zu Schlüssen gekommen, die genau — fast mit denselben Worten — mit meiner ganz unabhängig von ihm gewonnenen Auffassung übereinstimmen. Auch er nimmt zwei Wege an, auf denen die Umwandlung des Chitinflügels zustande kommen kann. Ich lasse seine Ausführungen wörtlich folgen:

„Auf jeden Fall ist es nicht widersinnig, vielmehr auf Grund vor-handener Tatsachen außerordentlich nahegelegt, anzunehmen, daß die Chitinschale in der ersten Zeit des Individuallebens durch von außen und von innen auf sie einwirkende mechanische und chemische Kräfte eine,

wenn auch allerdings zuweilen sehr geringe, aber im Laufe zahlreicher Generationen zufolge der Vererbung sich nach und nach steigende Umbildung erfahre. Wie sollten auch alle diese Kräfte spurlos an einem solchen Organismus vorübergehen, wirkungslos an ihm abprallen! Das ist an sich schon kaum annehmbar und wird überdies durch zahlreiche Beobachtungen sowohl als insbesondere durch die Temperaturexperimente widerlegt.

Indessen läge, selbst wenn man von all diesen hohen Wahrscheinlichkeiten, daß das Chitin nach dem Erstarren sich doch noch verändern lasse, absehen wollte, meines Erachtens noch eine weitere Erklärungsmöglichkeit vor. Wir brauchen uns nicht einmal vorzustellen, daß z. B. ein äußerer oder innerer Reiz eine Verdickung oder dergleichen erzeuge, sondern könnten uns denken, daß dieser Reiz, ohne zunächst die Peripherie des Körpers zu verändern, durch die Vererbungsbahnen (ähnlich wie durch die sensiblen Nervenbahnen zum Zentralnervensystem) direkt auf die Keime übertragen würde, dort deponiert bliebe und in der nächsten Generation (zentrifugal) nach der Körperoberfläche (des Nachkommen) ausstrahle, hier die Chitinabsondernden Zellen während des Puppenstadiums und noch kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen reize und damit erst eine Verdickung erzeuge. Also nicht eine Veränderung, nicht eine bedeutendere Dicke oder Härte des Chitins würde durch den primären Reiz erzeugt oder brauchte erzeugt zu werden, sondern es überträgt, es vererbt sich nach dieser Vorstellung zunächst nur der Reiz vom Soma auf die Keime; der morphologische Effekt kommt erst in der nächsten Generation zum Austrage, würde sich aber von Generation zu Generation steigern können.“

Diese Sätze können vollständig auch auf die Zähne übertragen werden, und aus ganz ähnlichen Gründen ist auch der weitere Einwand AICHELS, daß in der Ontogenese die Wirkung der Funktion lediglich eine Verkleinerung der Pulpa herbeiführt, ebenso hinfällig.

Nicht die vermehrte Fähigkeit zur Produktion von Zahnbein wird erblich fixiert; vererbt wird eine erhöhte vitale Energie der Odontoblasten und der benachbarten Pulpazellen, die sich in der nächsten Generation in einer quantitativ und qualitativ vermehrten Leistungsfähigkeit der Reizstelle der Pulpa äußern wird. Dadurch kann aber, wenn derselbe Reiz Generationen hindurch wirksam ist, sehr wohl eine allmähliche Umgestaltung der Krone die Folge sein.

Auch den Einwand AICHELS, daß die Pulpa in diesem Falle einen Reiz aufnehmen würde, der erst in der nachfolgenden Generation eine Organabänderung bewirkte, wie sie für die vorhergehende Generation zweckmäßig gewesen wäre, hat bereits FISCHER zurückgewiesen. Er sagt hierzu: „daß die Neubildung und somit ihr Vorteil immer erst in der nächstfolgenden Generation sich einstellt, ist bei der geringen Differenz desselben für die Existenz des Tieres ohne ausschlaggebende Bedeutung; es verhält sich da-

mit analog, wie etwa beim Menschen mit dem Nutzen der Erfahrung, der zuweilen erst bei einer späteren ähnlichen Situation zum Austrage kommen kann.“

Als Beweis für die Fähigkeit der Pulpa, auf alle Reize sofort zu reagieren, habe ich auch die Tatsache angeführt, daß dieselbe sich bei Karies gegen das weitere Vordringen der Infektion durch einen sofort gebildeten Wall von Dentin zu schützen versucht. Daß nicht entsprechend dem Vorschreiten des Prozesses eine entsprechende Zunahme der Zahnbeinproduktion erfolgt, wie AICHEL einwirft, ist selbstverständlich und ganz unerheblich, und daß die stärkere funktionelle Beanspruchung durch Karies verdünnter Partien keinen Einfluß auf die dort erfolgte Zahnbeinproduktion hat, ist ebenso selbstverständlich. Hier handelt es sich doch um pathologische Prozesse, die als Maßstab für normales Geschehen niemals dienen können. Es kam mir nur darauf an, auf die vielfachen durch äußere Reize erfolgenden Lebensäußerungen der Pulpa hinzuweisen. Und zwar äußert sich diese Tätigkeit der Pulpa sofort nach dem Durchbruch. Auch der Kronenteil des Zahnes ist, wie ich schon vorher erwähnte, wenn derselbe durchbricht, noch nicht fertiggestellt, sondern erfährt von der Pulpa aus noch eine weitere Verstärkung des Dentinmantels. Der Zeitpunkt, an welchem der Zahn in die Gebrauchsperiode eintritt, ist deutlich erkennbar an einer Abknickung der Dentinkanälchen. Es geht also auch hieraus die Reaktionsfähigkeit des Schmelzes mit aller Deutlichkeit hervor. Der Vergleich der vermehrten Zahnproduktion bei Karies mit einer vermehrten Speichelsekretion bei Genuß reizender Genußmittel entzieht sich der Diskussion.

Daß schließlich die Ablagerung des Dentins bei funktionierenden Zähnen nicht anders statthat als bei retinierten Zähnen in Dermoidzysten, die niemals funktioniert haben, darf nicht wunder nehmen. Die Struktur des Zahnbeins ist durch funktionelle Anpassung erworben und wird vererbt, ganz gleich an welcher Stelle schließlich die Entwicklung der versprengten Zahnanlage vor sich geht.

Auch nach den neuesten Arbeiten AICHELS sehe ich keinen Grund, meine Ansichten über die Faktoren, die zur Herausbildung des heutigen Säugetiergebisses aus niederen Formen geführt haben, zu revidieren. Den Satz, mit welchem ich meine letzte kurze Bemerkung über dieses Thema geschlossen habe: „Jedenfalls liegt für mich kein Grund vor, für das Gebiß die Wirkung des Gebrauchs prinzipiell auszuschließen. Ich glaube vielmehr, 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“, halte ich auch heute aufrecht. AICHEL hat aus diesen letzten Worten entnehmen zu können geglaubt, daß ich in der Sicherheit, mit der ich die funktionelle Anpassung beim Zahn verteidigte, wesentlich nachgelassen habe. Das ist ein Irrtum! Dieses scheinbare Zugeständnis bezog sich ledig-

lich auf den noch nachfolgenden Satz, den AICHEL in seinem Zitate ganz fortgelassen hatte: „Dagegen halte ich die Behauptung AICHELs, daß die Zahnform die Wahl der Nahrung bestimmt, für verfehlt.“ Ich wollte damit nur sagen, daß, während man über die Frage, ob das Gebiß durch Selektion oder durch funktionelle Anpassung entstanden sei, aus selbstverständlichen Gründen wohl verschiedener Ansicht sein könne, über diese letztere Auffassung eine Meinungsverschiedenheit nicht möglich sei.

AICHEL ist offenbar einer jener Autoren, die überall teleologische Anschauungen wittern und nicht genug betonen können, daß lediglich mechanisch wirkende Ursachen jedes Geschehen bedingen. In einem besonderen Artikel hat er den Begriff der Zweckmäßigkeit erörtert und die Frage erhoben, ob dieselbe als gestaltendes Prinzip bei kausalen Forschungen berücksichtigt werden darf. Es ist mir niemals eingefallen, zu behaupten, daß die Zweckmäßigkeit eines Organs imstande ist, Aussagen über seine kausale Entstehung zu machen, ich habe diese Frage überhaupt nicht in den Kreis meiner Betrachtungen gezogen, so daß die Erörterung AICHELs ganz gegenstandslos ist. Ich habe lediglich die zweckmäßige Gestaltung der Zähne festgestellt und zugegeben, daß wir nicht imstande sind, die Beziehung zwischen Funktion und Organ so aufeinander zurückzuführen wie in anderen Fälle funktioneller Anpassung, daß sie vielmehr in einer Weise zustande kommen müsse, die mir noch unbekannt ist. Was ich mit diesen Worten gemeint habe, wird aus meinen heutigen Worten klar hervorgehen. Sie waren meines Erachtens auch damals wohlverständlich und bezogen sich nur auf die Schwierigkeiten, die Wirkung der Funktion gerade auf die Zähne deutlich zu machen. Gerade gegenüber dieser starken Betonung seines kausal-mechanischen Standpunktes habe ich aber AICHEL darauf aufmerksam machen müssen, daß sein Satz, die Zahnform beeinflusse die Wahl der Nahrung, durchaus teleologisch ist, und auch seine letzten Ausführungen haben mich von dem Gegenteil nicht zu überzeugen vermocht.

Wenn bei einem kreodonten Insektivoren infolge Abänderung der Zahnform schmelzfaltige Nagermolaren auftreten, so ist es doch kaum vorstellbar, daß das Tier seine bisherige, reichlich vorhandene animalische Nahrung ohne den Zwang äußerer Verhältnisse, ohne sich plötzlich vollziehende Umwälzungen usw. freiwillig aufgeben und auf einmal seiner plötzlich veränderten Zahnform wegen die ganz ungewohnte Pflanzenkost „wählen“ sollte. Außerdem setzt die veränderte Nahrungs- und Lebensweise doch eine ganze Reihe korrelativer Umwandlungen voraus, für welche dann allein die Abänderung der Zahnform den auslösenden Reiz darstellen würde. Auch das ist schwer glaubhaft und wird auch durch Tatsachen widerlegt. Es ist doch keine Frage, daß die Fischotter im Begriff ist, sich dem Leben im Wasser ebensowohl anzupassen, wie es bei den Pinnipediern in höherem Grade, bei den Cetaceen vollständig der Fall ist. Bestimmte die Zahnform

die Wahl der Nahrung, so müßten wir bei allen drei Formen die gleiche Zahnform finden, die wesentlich als Greiforgan dient. Statt dessen finden wir aber bei den vollständig zum Wasserleben übergegangenen Cetaceen die hochgradigste Anpassung des Gebisses an das Wasserleben, bei den Pinnipediern eine minder vollständige, aber sehr bemerkbare Umformung in diesem Sinne, während *Lutra* noch ein typisches Karnivorengebiß besitzt. Hier ist also unfraglich die Umformung der Gebisse nicht zuerst aufgetreten, sie hat sich vielmehr als ein Glied der übrigen zahlreichen Anpassungserscheinungen mit diesen im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung allmählich herausgebildet.

Noch unwahrscheinlicher wird die Erklärung AICHELS in den Fällen, in denen die Zähne einer ganz besonderen Ernährungsart angepaßt sind. Ich erinnere nochmals an die nagezahnartigen Schneidezähne von *Chiromys*, die der insektivorenähnlichen ersten Dentition folgen und die zum Beißen von Löchern in harte Fruchtschalen, zum Abbeißen der Rinde beim Insektenfang, zum Zerbeißen des Rohrs, um das Mark zu gewinnen, verwendet werden. Dabei hilft der lange dünne Mittelfinger, von dem das Tier ja den Namen hat, mit und es wäre nun doch sehr verwunderlich, wenn gleichzeitig mit der Abänderung der Zahnform die Variation der Hand aufgetreten wäre und das Tier hiernach die „Wahl“ seiner Nahrung getroffen hätte.

Wir finden ferner Gebisse in allen Graden der Rückbildung bis zum völligen Schwunde, je nach der Nahrung. Ist es wirklich denkbar, daß z. B. der Ameisenfresser, nachdem er infolge Abänderung der Wachstumstendenz der Zahnkeimgewebe seine Zähne verloren hätte, mit Hilfe der aus der verengten Mundspalte weit vorstreckbaren und mit reichlichem Sekret der Submaxillardrüsen klebrig gemachten, langen und dicken Zunge Insekten zur Nahrung „wählte“?

Noch größere Schwierigkeiten bereitet die Erklärung derjenigen Zahnformen, in denen das Gebiß noch anderen Zwecken als allein der Nahrungsaufnahme dient. Das Gebiß der jungen Fledermäuse, mit welchem sie sich im Fluge an der Zitze der Mutter festheften, habe ich schon vorher erwähnt und schon dort gefragt, ob hier auch eine Wahl vorliegt.

In allen diesen Fällen, die noch beliebig vermehrt werden könnten, läßt die Hypothese AICHELS vollständig im Stich.

AICHEL behauptet, ich hätte seinen Erörterungen gegenüber erklärt, ich halte am Alten fest. Es sollte hierdurch wohl sehr zeitgemäß meine Rückständigkeit gegenüber den modernen Anschauungen AICHELS betont werden. Es ist mir natürlich niemals eingefallen, eine derartig törichte Bemerkung zu machen. Ich habe lediglich erklärt, daß weder die phantastischen Spekulationen BOLKS noch die Hypothese AICHELS instände sind, die Probleme der Gebißentwicklung befriedigender zu erklären als die alten wohlbegründeten Theorien, daß daher auch für mich vorläufig kein Grund vorliegt, die letzteren aufzugeben, wenigstens so lange nicht, als

nicht neue Tatsachen beigebracht sind, die ihre Unrichtigkeit erweisen. Das ist aber bis jetzt nicht geschehen. Die Resultate der Untersuchungen AICHELS an den funktionslosen Flossenstachelzähnen von Doras sind zwar recht interessant, aber sie reichen in keiner Weise aus, seine neue Hypothese, mit der sie übrigens doch nur in losem Zusammenhang stehen, auch nur einigermaßen ausreichend zu begründen. Daran ändert auch die Tatsache nichts, wenn AICHEL gewissermaßen als Empfehlung für seine Anschauung mitteilt, daß ROUX, der Begründer der Lehre von der funktionellen Anpassung, ihm geschrieben habe, daß von der Entstehung der Zahnformen durch funktionelle Anpassung gewiß keine Rede sein könne. Ich nehme von dieser persönlichen Ansicht des hervorragenden und ausgezeichneten Forschers mit dem größten Interesse Kenntnis, sie kann aber meine eigene Auffassung über diese Frage selbstverständlich nicht im geringsten beeinflussen. Dasselbe gilt von den Zustimmungserklärungen aus paläontologischen Kreisen. So wichtig und unentbehrlich gerade die Kenntnis der paläontologischen Tatsachen für die Deutung der Gebißprobleme ist, so sehr ist gerade für den Paläontologen die Gefahr einer einseitigen Stellungnahme vorhanden, die bisher sich allerdings gerade in der entgegengesetzten Richtung äußerte. Nur eine vorsichtige und objektive Beurteilung und Bewertung sämtlicher Tatsachen der Anatomie, Entwicklungsgeschichte, vergleichenden Anatomie und Paläontologie kann zu so sicheren Ergebnissen führen, als es bei einem phylogenetischen Problem überhaupt möglich ist.

Nachtrag: Nach Abschluß vorliegender Arbeit ist noch eine weitere Mitteilung AICHELS über dasselbe Thema erschienen, die insbesondere den Satz „Nicht die Nahrung beeinflusst die Zahnform, sondern die Zahnform die Wahl der Nahrung“ verteidigen soll und die auch auf einige von mir gestellte Fragen Antwort zu geben versucht. Das, was AICHEL hier gegen meine Einwände anführt, ist ebenfalls leicht zu widerlegen. Ich verzichte aber darauf, da dieses zum Teil bereits in meinen vorstehenden, zum Teil in meinen früheren Ausführungen geschehen ist, ich mich also nur wiederholen müßte. AICHEL bezeichnet die Annahme der Entstehung der Zahnformen durch funktionelle Anpassung nunmehr als „Märchen“ und behauptet, daß wir heute „wissen“, daß erblich noch nicht festgelegte Zahnformen durch mechanische Bedingungen in der Umgebung der Zahnkeime beeinflusst werden und die Zahnform abändern können, und daß wir ferner „wissen“, daß bei erblich fixierter Zahnform mechanische Beeinflussung der Zahnform nur Hemmungsbildungen hervorruft, daß aber die Variation in der Wachstumstendenz der den Zahnkeim zusammensetzenden Grundgewebe die Grundlage zur Bildung unendlich vieler verschiedener Zahnformen lieferte.

Damit wäre ja das Problem der Entstehung der Zahnform gelöst. Unter diesen Umständen erscheint mir aber eine weitere Diskussion zweck-

los. Im übrigen ist das Thema nunmehr auch so eingehend erörtert worden, daß jeder Leser sich selbst ein Urteil darüber zu bilden vermag, ob die ganz zweifelhaften und hypothetischen Behauptungen AICHEL'S als ein „Wissen“ zu bezeichnen sind und ob dieselben die Gebißprobleme wirklich befriedigender erklären, als die Annahme, daß neben anderen Faktoren, die ohne Frage mit tätig gewesen sind, auch die funktionelle Anpassung eine wesentliche Rolle bei der Entstehung der komplizierten Zahnformen gespielt hat. Hiermit schließe ich die Diskussion.

### Buchbesprechungen.

**Rauber-Kopsch**, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Neu bearbeitet und herausgegeben von FR. KOPSCHE. 11. vermehrte und verbesserte Auflage. Leipzig, Georg Thieme. 1920. Abt. I: Allgemeiner Teil. Preis gebunden M. 15,—. Teuerungszuschlag 60% und Sortimentsteuerungszuschlag. — Abt. V: Nervensystem. Preis gebunden M. 26,—. Teuerungszuschlag 60% + Sortimentsteuerungszuschlag.

Die beiden neu erschienenen Bände der 11. Auflage weisen, ebenso wie die vorhergehenden, zahlreiche Verbesserungen und Ergänzungen in Text und Abbildungen auf. Neue Forschungsergebnisse sind darin berücksichtigt, alte Abbildungen ausgeschaltet und neue wesentlich bessere an ihre Stelle getreten. In Abteilung I sind namentlich die Porträts von Anatomen durch eine große Zahl von besseren ersetzt. Die Gesamtzahl der Abbildungen ist dieselbe geblieben, der Text nur ganz unbedeutend vermehrt. Auch in Abteilung V sind zahlreiche weniger befriedigende Abbildungen durch neue, vollkommene ersetzt. Die Gesamtzahl der Abbildungen ist um fünf vermindert, der Text an vielen Stellen verändert, so z. B. bei der Darstellung des Sympathikus, der Umfang des Werkes aber im ganzen derselbe geblieben. Die Wiedergabe der Abbildungen unterscheidet sich kaum von derjenigen der vorigen Auflage. Der Druck des Textes ist trotz der Papiernot klar und deutlich.

**Tomor, Ernst**. Die Grundirrtümer der heutigen Rassenhygiene. Würzburger Abhandlungen Bd. 20, H. 4—5. Leipzig, Curt Kabitzsch, 1920. Preis geh. 3 M.

TOMOR fordert in dem kurzen, sehr anregenden Aufsatz das höchste Interesse des Arztes an der Rassenhygiene und deren möglicher Förderung. Zur Klärung der Anschauungen bekämpft er in einleuchtender Weise die Auffassung, daß Völker und Geschlechter nach ihrem Aufstieg zu einer gewissen Kulturhöhe dem Niedergang verfallen müssen, und zeigt die Fehler, die daraus entstehen, daß soziale und biologische Erscheinungen nicht genügend scharf auseinandergelassen werden. H. v. E.

## Anatomische Gesellschaft.

Neues Mitglied:

Professor Dr. J. A. J. BARGE, o. ö. Prof. der Anatomie u. Embryologie,  
Direktor des Anatomischen Kabinetts der Reichs-Universität Leiden.  
(Anschrift: Oegstgeesterlaan 6, Leiden.)

## Mitgliederbeiträge:

Seit der letzten Quittungsleistung im Anat. Anz. Bd. 53, Nr. 3, sind folgende Beitragszahlungen eingegangen:

Für 1919 von den Herren ARIËNS KAPPERS, BRODERSEN, BUJARD, HANSEN, HOLMGREN, KREDIET, LECHE mit je 6 M.

Für 1920 von den Herren BUJARD (6 M.), HANSEN (6 M.), HERTWIG (15 M.), HOLMGREN (6 M.).

Ablösung erfolgte mit je 150 M. durch die Herren HÄGGQVIST, HOLMDAHL, KREDIET.

Nachzahlung haben geleistet im Sinne der neuen Bestimmungen mit je 100 M. die lebenslänglichen Mitglieder Fräulein H. FREY und Herr BROMAN.

Um Zahlung der Jahresbeiträge für 1920 wird dringend gebeten, um die hohen Kosten durch Mahnkarten oder Postaufträge zu sparen.

### Teilnahme an der Naturforscherversammlung.

Die 86. Versammlung deutscher Naturforscher und Ärzte, die erste Versammlung nach dem Kriege, findet in Bad Nauheim vom 19. bis 25. September 1920 statt. Rege Teilnahme von Mitgliedern der Anatomischen Gesellschaft an dieser Versammlung ist sehr erwünscht. Einführende der Abteilung 16, Anatomie, Histologie und Embryologie sind die Herren BLUNTSCHLI, Frankfurt a. M., Gärtnerweg 54, und GÖPPERT, Marburg, Universitätsstraße 54.

Meldungen von Vorträgen und Demonstrationen wollen an einen der Herren Einführenden gerichtet werden. Für eine gemeinsame Sitzung der Abteilungen Anatomie, Physiologie, Pathologie, innere Medizin und Chirurgie ist eine Verhandlung über Physiologie und Pathologie der Milz in Aussicht genommen.

Der Schriftführer:  
H. v. EGGELING.

---

**INHALT. Aufsätze.** Richard N. Wegner, Das Ligamentum spenoterosum Gruber = Abducensbrücke und homologe Gebilde. Mit 2 Abbildungen. S. 161—175. — Adloff, Über das Problem der Entstehung der Zahnform. S. 175—191. — **Buchbesprechungen.** RAUBER-KOPSCH, S. 191. — TOMOR, ERNST, S. 191. — **Anatomische Gesellschaft: Neues Mitglied, Mitgliederbeiträge,** S. 191—192. — **Teilnahme an der Naturforscherversammlung,** S. 192.

---

Abgeschlossen am 15. Juli 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.

---

53. Bd.

✻ 20. August 1920. ✻

No. 8/9.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Bos taurus* L.

Von Dr. EDUARD MICHL.

Mit 8 Abbildungen.

Aus dem embryol. Inst. der Wiener Universität (Vorstand: ALFRED FISCHER).

Unsere Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte des Rindes, besonders in frühen Stadien, sind recht mangelhafte. Aus diesem Grunde scheint mir die nachstehende Beschreibung zweier Rinds-embryonen verschiedenen Alters nicht ohne Interesse zu sein.

Die beiden Embryonen, welche Herr Dr. A. JOKL dem Institute schenkte, wurden eine Stunde nach der Schlachtung der Muttertiere in ZENKERS Gemisch fixiert<sup>1)</sup> und nach Einbettung in Zelloidin von mir in kontinuierliche Schnittreihen zerlegt. Die Färbung erfolgte mit Hämatoxylin-Eosin.

Daten über die Dauer der Gravidität standen nicht zur Verfügung. Betreffs des Alters der beiden Embryonen ist man daher auf ihre Körpermaße angewiesen. Die Scheitel-Steißlänge der Embryonen betrug  $15\frac{1}{2}$  bzw. 21 mm. Leider läßt sich hieraus kein sicherer

---

1) Trotz sorgfältiger Nachbehandlung sind, wie man aus den Abbildungen 1 und 2 ersieht, an einzelnen Stellen der Embryonen Schrumpfung der Haut eingetreten.

Schluß auf das Alter der Embryonen ziehen, weil die Wechselbeziehungen zwischen Körperlänge und Alter bei Rindsembryonen nicht genügend bekannt sind. E. F. GURLT<sup>1)</sup> teilt das Fruchtleben des Rindes in sieben Perioden ein, in deren dritter die Embryonen die Länge von 14—16 mm bei einem Alter von sechs Wochen erreichen sollen und betreffs ihres Entwicklungsgrades einem 22—23 Tage alten Hundsembryo an die Seite gestellt werden können. Mit sieben Wochen erreichen dann die Rindsembryonen die Länge von 24 bis 30 mm und gleichen 24—25 Tage alten Hundefeten. Mit Hilfe dieser Angaben GURLTS und unter Verwendung eines Rindsembryos unserer Institutssammlung, dessen Alter nach Decktag und Abortus des Muttertieres genau bekannt ist (Scheitel-Steißlänge 20 mm, Alter 49 Tage), läßt sich ein annähernder Schluß auf das Alter der beiden in Frage stehenden Embryonen ziehen. Der erste, 15<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mm lange Embryo dürfte aus der sechsten Woche stammen. Das Alter des zweiten, 21 mm langen Embryos dürfte etwa 50 Tage betragen. Allgemein gültig sind diese Angaben schon aus dem Grunde nicht, weil sie durch individuelle Verschiedenheiten, vor allem auch durch Rasseeigentümlichkeiten des Rindes beeinflußt werden dürften.

Es soll hier zuerst die äußere Form der beiden Embryonen beschrieben werden, worauf einige Besonderheiten der inneren Organisation erörtert werden sollen.

### I. Äußere Form der beiden Embryonen.

Embryo 1 (Abb. 1)<sup>2)</sup>. Scheitel-Steißlänge 15<sup>1</sup>/<sub>2</sub> mm, Kopflänge 8 mm, 44 deutlich zählbare Ursegmente. Den embryonalen Körper als Ganzes kennzeichnet die relative Kleinheit des Kopfes gegenüber dem mächtigen Rumpfe. Scheitel- und Nackenbeuge treten deutlich hervor. Die geringe Entwicklung des Scheitelhöckers und der Stirnregion bildet den sichtbaren Ausdruck für die im Verhältnis zum Rhombencephalon geringe Ausbildung des Vorder- und Mittelhirnes. Die Halsregion beginnt sich eben abzusetzen. Der Rumpf ist nicht, wie dies vielfach bei anderen Embryonen dieses Entwicklungsstadiums beobachtet wird, um seine Längsachse gedreht,

1) Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. Bearbeitet von LEISERING und MÜLLER, 5. Aufl., Berlin 1873.

2) Die drei Photogramme stammen von Stereoskopaufnahmen, die von der Firma H. DÜMLER, Wien IX/3, gefertigt wurden. Die Diapositive dieser Aufnahmen sind bei dieser Firma erhältlich.

sondern überall genau median eingestellt, so daß die Schwanzspitze in die Medianebene des Kopfes fällt.

An der Seitenfläche des Kopfes tritt das Auge als relativ mächtige Vorwölbung hervor, als deren obere Begrenzung bereits eine Furche — der Sulcus supraorbitalis — entwickelt ist. Eine Pigmentierung des Augenbeckens ist äußerlich noch nicht erkennbar. Zwischen dem seitlichen Nasen- und dem Oberkieferfortsatz verläuft der tiefe Sulcus nasolacimalis. Von den Kiemenfurchen ist nur die erste entwickelt, sie wird in ihrer Mitte durch eine kurze, quer verstreichende Gewebsbrücke in eine obere und eine untere Hälfte geteilt. Im Bereiche der oberen Hälfte findet sich vor und hinter der Furche je ein Auricularhöcker vor, während im Bereich der unteren Hälfte nur vom zweiten Kiemenbogen, also bloß hinter der Furche, ein Auricularhöcker gebildet wurde. In welcher Weise sich diese Höcker an der Bildung der Ohrmuschel beteiligen, und welchen von den sechs Höckern des menschlichen Embryos sie entsprechen, vermag ich nicht anzugeben, da über die definitive Zahl und Lage dieser Höcker beim Rind nichts bekannt ist. Vielleicht werden sie, wie dies GRADENIGO<sup>2)</sup> angibt, zurückgebildet und in die Tiefe gedrängt. Hinter den beiden Hyoidalhöckern liegt deutlich erkennbar die sogenannte freie Ohrfalte (*Helix hyoidalis* GRADENIGO), die in gebrochenem Bogen, in Form eines dicken Wulstes, die beiden Höcker gegen die Rumpfregeion begrenzt.



Abb. 1. Embryo von *Bos taurus* L.  
Scheitel - Steißlänge  $15\frac{1}{2}$  mm.  
Vergr. 4.

Der mächtige Rumpf ist so gestellt, daß seine Längsachse mit jener des Kopfes einen nahezu rechten Winkel bildet. Der Herz-Leberwulst tritt deutlich, aber relativ schwach hervor. Die ihn bedeckende Haut weist ein dichtes, wohlausgebildetes Netzwerk auf — der sichtbare Ausdruck für die reiche Versorgung dieser Haut mit Blutgefäßen. Am dorsalen Abschnitt des Rumpfes sind die Ursegmente sichtbar. Die ihnen entsprechenden Felder werden

2) In MARTIN: Lehrbuch der Anatomie der Haussäugetiere. Stuttgart 1912.

durch zwei parallele, kranio-kaudal verlaufende Furchen in je drei Abschnitte geteilt, einen dorsalen, einen mittleren und einen ventralen. Diesen Abschnitten entspricht eine ganz bestimmte Gewebsdifferenzierung, die später noch erörtert werden soll. Unter dem Leberwulste hebt sich aus der Bauchwand ein sehr dicker Nabelstrang heraus. Sein Breitendurchmesser beträgt 5 mm, sein Höhendurchmesser  $3\frac{1}{2}$  mm. In der Nähe des Nabels ist sein Querschnitt nicht drehrund, sondern elliptisch.

Der Schwanz ist 7 mm lang, setzt sich unvermittelt vom Rumpfe ab und verläuft dann, sich nur ganz allmählich verschmälernd, nach



Abb. 2. Embryo von *Bos taurus* L. Scheitel-Steißlänge 21 mm. Vergr.  $3\frac{1}{2}$ .

vorn und ventralwärts, wobei er der kaudalen Fläche des Nabelstranges eng anliegt. Er endet mit einer leichten Verdickung und läßt seine Ursegmente deutlich erkennen.

Die vorderen Extremitäten sind in der Entwicklung so weit vorgeschritten, daß an ihnen die Schulter- und Ellbogenregione deutlich erkennbar ist. Das flossenartige Ende der Anlage läßt noch keine Abgliederung von Phalangen erkennen. Die Längsachse der Extre-

mitätenanlage verläuft in kranio-kaudaler Richtung, wobei sich die Extremität der seitlichen Rumpfwand anschmiegt. Die hinteren Extremitätenanlagen und ihre Längsachsen verlaufen, vom Rumpfe weit abgehoben, in lateraler Richtung. Zwischen den hinteren Extremitätenanlagen ist der Genitallöcker sichtbar.

Embryo 2. Scheitel-Steißlänge 21 mm, Kopflänge 8 mm. Die Ursegmente sind nur noch in der kaudalen Rumpfgegend erkennbar. Der Kopf ist stark entwickelt, so daß die Masse des Rumpfes ihm gegenüber nicht mehr so stark hervortritt wie bei dem früher be-

schriebenen Embryo. Der dem Mittelhirn entsprechende Anteil dominiert über den Stirnhirnabschnitt. Zwischen Scheitel- und Nackenhöcker befindet sich eine seichte Delle. Der mit seiner Längsachse senkrecht zur Längsachse des Rumpfes eingestellte Kopf ist durch einen bereits deutlich ausgebildeten Hals vom eigentlichen Rumpfabschnitt des Embryos geschieden. Bei seitlicher Betrachtung des Kopfes fällt die bereits stark vortretende Nase, das vorgequollene, noch lidfreie Auge, sowie die durch die Ohrmuschelanlage von hinten her verdeckte äußere Ohröffnung auf.

Ungemein lehrreich ist die Betrachtung des Schädels von der Frontalseite (Abb. 3 und 4).



Abb. 3.

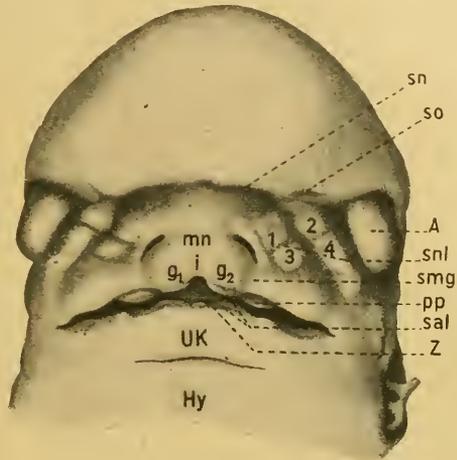


Abb. 4.

Abb. 3. Frontalansicht des Schädels eines Embryos von *Bos taurus* L. Scheitel-Steißlänge 21 mm. Vergr.: 5.

Abb. 4. Vergrößerte Skizze der Abbildung 3. A Auge, *sn* Sulcus supranasalis, *so* Sulcus supraorbitalis, *sal* Sulcus alveololabialis, *snl* Sulcus nasolacrimalis, *smg* Sulcus maxilloglobularis, *g*<sup>1</sup>, *g*<sup>2</sup> Processus globulares, *pp* Processus palatinus, *i* Incisura interglobularis, 1, 2 Höcker des lateralen Nasenfortsatzes, 3, 4 Höcker des Oberkieferfortsatzes des 1. Kiemenbogens, *Z* Zunge, *Hy* Hyoid.

Die starke Vorwölbung des Stirnschädels wird zwischen den Augen durch den Sulcus supranasalis (*sn*) nach unten abgeschlossen. Dieser Sulcus ist in seiner Mitte etwas flacher als in seinen Seitenteilen. In der Nähe und über dem inneren Augenwinkel beginnt eine kurze Furche, der Sulcus supraorbitalis (*so*), welcher lateralwärts in den oberen Augenwulst übergeht.

Ganz eigenartig ist die Konfiguration des Gesichtes. Hier fallen zunächst die schmalen, medialwärts konkaven Nasenlöcher auf; sie sind noch nicht durch die bekannten Epithelfröpfe verschlossen,

die, als äußerlich sichtbare Bildungen, erst bei 23 mm langen Rinds-embryonen nachweisbar sind. Der mediale Nasenfortsatz ist oben schmal, läuft aber nach unten in zwei relativ mächtige und deutlich vortretende Processus globulares ( $g^1$ ,  $g^2$ ) aus, die durch einen tiefen Einschnitt ( $i$ ) in der Mittellinie voneinander getrennt sind. Diese auch bei anderen Embryonen (z. B. Mensch, Huhn, Dohle, Krokodil u. a. m.) nachweisbare Kerbe könnte als *Incisura interglobularis* bezeichnet werden. — Gegen den Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens zu werden die beiden Processus globulares durch eine seichte, vom unteren Ende der Nasenlöcher zur Mundspalte verlaufende Furche getrennt. Diese, der Verwachsungsstelle des Oberkieferfortsatzes mit den Processus globulares entsprechende Furche kann als *Sulcus maxilloglobularis* bezeichnet werden. — Um über das Verhalten des seitlichen Nasenfortsatzes ins klare zu kommen, wollen wir vorerst das ganze Gebiet zwischen der Nasenöffnung und der das Auge umgreifenden Furche betrachten. Hier erblickt man vier Höcker (1—4), die durch zwei senkrecht aufeinander stehende Furchen getrennt werden. Die eine von diesen Furchen verläuft vom Sulcus supranasalis aus in schiefer Richtung nach unten und lateralwärts. Sie ist breiter, aber seichter als die zweite Furche, welche vom inneren Augenwinkel zum unteren Ende der Nasenöffnung verläuft. Diese Furche ist offenbar der Sulcus nasolacimalis (*snl*), also die Grenzfurche zwischen dem lateralen Nasenfortsatz und dem Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens. Von den erwähnten vier Höckern gehören also die über dem Sulcus nasolacimalis gelegenen (1 und 2) dem lateralen Nasenfortsatz und die unter dem Sulcus befindlichen (3 und 4) dem Oberkieferfortsatz an. Der laterale Nasenfortsatz reicht also nicht so weit nach abwärts als der mediale und er ist überhaupt relativ schwach entwickelt. Dem Oberkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens fällt ein relativ großes Gebiet zu, das ein wohlausgebildetes Relief aufweist: Im oberen Abschnitt liegen die erwähnten beiden Höcker (3 und 4), medianwärts (unter dem Höcker 3) befindet sich eine schmale Spange, welche an den Processus globularis angrenzt; seitlich von ihr folgt eine halbkugelige Vorwölbung, deren unterer Rand mit seiner Konvexität den Mundspalt einengt; seitlich folgt dann das unter dem Höcker 4 und unter dem Auge gelegene Gebiet des Oberkiefers, das keine weiteren Besonderheiten aufweist.

Entsprechend dem reichen Relief der ihn begrenzenden Gebilde ist auch die Form des breiten Mundspaltes eine komplizierte. Der

obere Mundrand ist in der Mitte, entsprechend der *Incisura interglobularis*, tief eingeschnitten, dann folgt eine dem *Processus globularis* entsprechende Vorragung, seitlich von ihr eine Einkerbung, dann wiederum eine Vorwölbung, unter und seitlich welcher der Mundwinkel sich findet. Der Unterkieferfortsatz des 1. Kiemenbogens besitzt in der Mitte des Mundrandes eine zapfenförmige Vorragung, die der *Incisura interglobularis* zugewendet ist. Seitlich von ihr folgt eine Vorwölbung, deren lateralem Ende an der Außenseite des Unterkiefers (*UK*) ein kleiner Höcker entspricht. Dann setzt sich der Unterkieferrand in leicht gewellter Linie zum Mundwinkel fort.

Sowohl am oberen wie am unteren Mundrand läßt sich bereits der *Sulcus alveololabialis*<sup>1)</sup> nachweisen. Als seichte, dem Mundrande parallel verlaufende Furche können wir ihn am Oberkiefer, im Bereich der *Processus globulares*, am Unterkiefer an einem großen Teil seines mittleren Abschnittes wahrnehmen (*sal*).

In der Mundspalte erblickt man in der Mitte die Zunge und, was besonders interessant ist, seitlich von ihr, unter und hinter der schmalen, den *Processus globulares* zugekehrten Spange des Oberkieferfortsatzes die beiden *Processus palatini* (*pp*), die aus dem Oberkiefer gegen die Mittellinie auszuwachsen beginnen.

Unterkiefer (*UK*) und Hyoidbogen (*Hy*) sind in der Mitte voneinander noch durch eine Furche getrennt<sup>2)</sup>.

Die Ohrmuschel besitzt an ihrer Innenfläche eine Querleiste, welche zwei napfförmige Gruben voneinander abgrenzt.

Hier sei auch erwähnt, daß bereits äußerlich sichtbare Haaranlagen, und zwar über dem Auge und am Oberkiefer erst bei einem 23 mm langen Rindsembryo sich vorfinden.

Der Rumpf mißt 16 mm, der Schwanz 7 mm; der größte Durchmesser des Herz-Leberwulstes (an der Seitenfläche) beträgt 9 mm. Der Rumpf hat sich im Vergleich zu dem früher beschriebenen Embryo in die Länge gestreckt, so daß seine dorsale Konturlinie nicht mehr konvex verläuft. Seine seitliche Fläche wird durch eine längsverlaufende Furche in eine dorsale und eine ventrale Abteilung geteilt. Diese Furche entspricht dem Rande der median verwachsenden Bauchmuskulatur. Der Nabel befindet sich an der Grenze zwischen der

1) Bezeichnung nach I. BROMAN: Normale und abnormale Entwicklung des Menschen. Wiesbaden 1911.

2) Auf Abb. 3 ist in der Verlängerung dieser Furche nach rechts noch eine Furche zu erkennen, welche indessen einen Einriß in die Haut darstellt.

kaudalen und ventralen Fläche des Bauchwulstes. Der Nabelstrang ist zum Unterschied von dem des  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryos drehrund, sein Durchmesser beträgt 4 mm. An seiner Insertionsstelle ist er stark eingeschnürt. Die weit in ihm verlagerten Dünndarmschlingen stellen den normalen Nabelbruch dar. Kaudal vom Nabelstrang erblickt man den stark vorragenden Geschlechtshöcker, dessen Spitze ein kleiner Epithelpfropf aufsitzt. — Der Schwanz erscheint infolge der Vergrößerung der Rumpfmaße relativ kürzer als der des früher beschriebenen Embryos. Ein Vergleich der Abbildungen beider Embryonen lehrt, daß die Stellung und der Verlauf des Schwanzes von der Stellung des Nabelstranges abhängen. Entsprechend der kranialwärts gerichteten Stellung des Nabelstranges des Embryos 1 verlief auch sein Schwanz in kranialer Richtung. bei Embryo 2 bildet der Nabelstrang mit der Längsachse des Rumpfes einen rechten Winkel, er hat also seine Stellung geändert. Da nun auch bei diesem Embryo der Schwanz der kaudalen Fläche des Nabelstranges innig anliegt, so ist er jetzt so eingestellt, daß er mit der Längsachse des Rumpfes einen rechten Winkel bildet. Sein Ende läuft nicht wie beim  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryo in einen Knoten, sondern in eine feine Spitze aus.

Die vordere Extremität ist  $6\frac{1}{2}$  mm lang und läßt eine Schulter-, eine Ober- und Unterarm-, sowie die Handregion deutlich erkennen. Auf den Oberarm entfallen 3, auf den Unterarm  $2\frac{1}{2}$ , auf die Handregion 1 mm. Die Längsachse der ganzen Extremitätenanlage steht senkrecht zu jener des Rumpfes. Ober- und Unterarm bilden einen nach vorn und innen offenen Winkel. Am Extremitätenende sind die Zehen und Afterzehen erkennbar. Unterarm und Handregion ruhen dem Herzwulst auf. Die Längenmaße der hinteren Extremität und ihrer Teile sind etwas geringer als jene der vorderen. Die Längsachse des Oberschenkels ist lateralwärts, jene des Unterschenkels und des Fußes medial- und kranialwärts gerichtet. Eine scharf ausgeprägte Furche trennt die flossenförmige Fußanlage von der Extremität. An der Fußanlage sind die Zehenstrahlen eben erkennbar; sie liegt der Seitenfläche des Nabelstranges an.

Überblickt man die bisher mitgeteilten Tatsachen, so läßt sich sagen, daß die äußere Konfiguration unserer beiden Embryonen eine im Verhältnis zu ihren Körpermaßen noch sehr einfache ist. Es handelt sich eben um eine Tierart, deren definitive Körpermaße recht beträchtlich werden. Die Differenzierung schreitet daher nur sehr

langsam mit dem Wachstum vor und selbst relativ recht große Embryonen stehen im Vergleich mit ungefähr gleich großen Embryonen kleiner Tierarten noch sehr weit in ihrem Differenzierungsgrade zurück.

## II. Einiges über die innere Organisation der beiden Embryonen.

Was zunächst das Ektoderm betrifft, so weist die Epidermis weder eine Differenzierung in Drüsen- noch in Haaranlagen auf. Sie besteht bei beiden Embryonen aus zwei Zellagen, von welchen die äußere (das Periderm) ein einschichtiges Plattenepithel darstellt, während die tiefere Zellige (das Stratum germinativum) aus mehr kubischen Zellen besteht. Besondere, mehrschichtige Ansammlungen von Epithelzellen finden sich an den Gliedmaßenenden, an der Schwanzspitze sowie am Rande der Ohrmuschel des älteren Embryos vor. Die unter der Epidermis gelegene Cutisanlage trägt noch den Charakter des embryonalen Bindegewebes. Einen bemerkenswerten Befund bieten die Schnitte durch den Schädel des 21 mm langen Embryos dar. Unter der Epidermis der Stirnhaut dieses Embryos findet sich nämlich eine im Verhältnis zu anderen Körperstellen ungewöhnlich dicke kollagene Schicht vor. Damit findet ein das erwachsene Tier kennzeichnender Zustand seinen auffällig frühen embryonalen Ausdruck; denn die Hautdicke ist an dieser Körperstelle beim erwachsenen Tier eine größere als in der Nachbarschaft. Sie beträgt hier nämlich nach Stross<sup>1)</sup> 4—5 mm. Diese größere Dicke kommt natürlich auf Rechnung der Cutis und nicht auf die der Epidermis.

Das Epithel der Mundhöhle besteht aus einer Schicht von zylindrischen Zellen. Zylinderzellen setzen auch, aber in mehrfacher Schichtung die Auskleidung der Nasenhöhle zusammen. Eine besondere Differenzierung in Regio respiratoria und olfactoria fehlt noch. Bei dem älteren Embryo sind die Nasenmuscheln bereits durch flache Faltenbildung der lateralen Wand angelegt. Bei diesem Embryo findet sich auch bereits das Septum narium, welches aber noch nicht bis nach abwärts vorgewachsen ist.

Von den Drüsen der Mundhöhle ist bei dem 21 mm langen Embryo nur die Glandula submandibularis ausgebildet. Sie stellt einen kolbenförmige, soliden Drüsenkörper dar, welcher mit einem gleich-

1) In ELLENBERGER, Handbuch der vergl. mikroskopischen Anatomie der Haustiere. Berlin 1906—1911.

falls soliden Ausführungsgang im vorderen Abschnitt der Mundhöhle neben der Zunge mündet. Nun ist beim Rind die Gl. submandibularis größer als die Gl. parotis und Gl. sublingualis. Es entwickelt sich also auch die größte dieser Speicheldrüsen auch zuerst. Bei dem älteren Embryo findet sich sowohl im Ober- als im Unterkiefer eine Zahnleiste vor.

Zur Kennzeichnung des Gehirnes des jüngeren Embryos erwähne ich, daß dieses zwar bereits sehr weit entwickelt ist, daß aber die beiden Hemisphären vom Vorderhirn noch nicht abgegliedert sind. Die Hirnhüllen sind noch nicht differenziert. Das Gehirn des älteren Embryos ist in seiner Entwicklung entsprechend weiter vorgeschritten, so daß bereits die Hemisphären des Großhirnes ausgebildet sind. Doch sind sie noch nicht so weit entwickelt, daß sie mit ihren medialen Flächen einander sehr nahe kommen, vielmehr werden sie noch durch eine breite Schicht embryonalen Bindegewebes, in der sich die Anlage der Falx cerebri vorfindet, voneinander getrennt. An manchen Stellen des zentralen Nervensystems dieser Embryonen sind bereits die Anlagen der weichen und harten Hirnhaut deutlich zu erkennen. Das Rückenmark reicht bei beiden Embryonen bis in die Schwanzspitze. Im Schwanzende des 21 mm langen Embryos weist das Rückenmark eine deutliche Gliederung in Neuromeren auf. In seinem kaudalsten Abschnitt besteht das Rückenmark nur aus einer Menge von Zellen, die keine Schichtung in die Zellen des kranialen Rückenmarksabschnittes aufweisen. Im Endabschnitt verschwindet aus dieser Zellmasse auch der Canalis centralis. Bis in das Schwanzende läßt sich auch der Verlauf der Chorda dorsalis verfolgen. Lateral vom Rückenmark liegen im Schwanzende des jüngeren Embryos die Ursegmente, an denen Haut- und Muskelplatte noch deutlich zu unterscheiden sind.

Die Ausbildung des peripheren Nervensystems ist bei beiden Embryonen schon sehr weit vorgeschritten. Spinalganglien, vordere und hintere Wurzeln, sind wohlentwickelt. Der Ramus spinalis ist in einen Ramus posterior und anterior geteilt und steht bereits durch den Ramus communicans mit dem Grenzstrang des Nervus sympathicus in Verbindung. Auch in die Extremitätenanlagen sind die Nerven bereits vorgedrungen.

Von den Sinnesorganen nimmt vor allem das Auge des 15 $\frac{1}{2}$  mm langen Embryo unser Interesse in Anspruch (Abb. 5). Das äußere Blatt des Augenbeckers weist nur in seinen der Pupille näheren Abschnitten schwarze Pigmentkörnchen auf. Das innere, retinale Blatt

des Augenbechers ist noch nicht in besondere Schichten differenziert, sondern stellt ein mehrschichtiges Epithel dar, das gegen den Glaskörperraum zu durch eine relativ breite, kernlose Zone — die Nervenfaserschicht — abgegrenzt ist. In dieser Zone hebt sich eine Stelle durch ihre besondere Breite und Helligkeit von der Nachbarschaft scharf ab; diese Stelle entspricht jener Zone, an welcher nach C. RABL<sup>1)</sup> bei allen Wirbeltieren die Differenzierung der Retina beginnt und welche später zur Fovea centralis wird. Der Übergang des äußeren in das innere Augenbecherblatt vollzieht sich am oberen Pupillarrand, ziemlich unvermittelt und scharfkantig, am unteren Pupillarrand hingegen allmählich.

Von ganz besonderem Interesse ist das Verhalten der Linse (*Lb*). Sie befindet sich im Stadium des Linsenbläschens mit eben beginnender Differenzierung der Linsenfasern. Während aber das Linsenbläschen anderer Tiere im Querschnitt kreisförmig beziehungsweise quadratisch oder rechteckig begrenzt erscheint, bietet das Linsenbläschen unseres Embryos

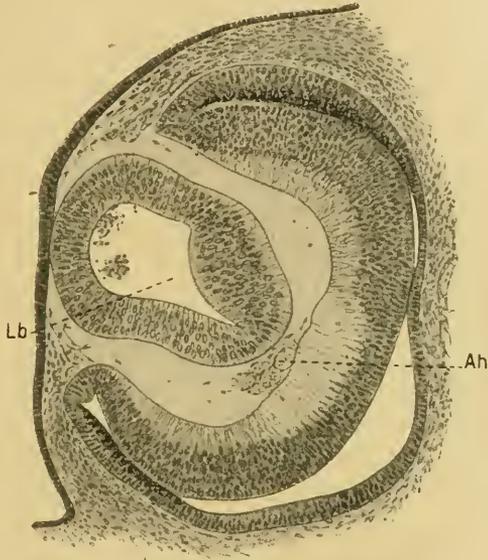


Abb. 5. Querschnitt durch das Auge eines Embryos von *Bos taurus* L. Scheitel-Steißlänge  $15\frac{1}{2}$  mm. Vergrößerung 80. *Lb* Linsenbläschen, *Ah* Arteria hyaloidea.

ein anderes Bild dar: Seine obere Wand ist kürzer als eine untere und infolgedessen ist die diese beiden Wände verbindende, mediale, dem Glaskörperraum zugekehrte Wand schief gestellt, und zwar verläuft sie von oben lateral nach unten medial. Die Umrißfigur der Linse ist demnach eine ganz ungewöhnliche. Daß diese schief gestellte Wand des Linsenbläschens wirklich der medialen Wand anderer Linsenbläschen entspricht, kann daraus

1) Über den Bau und die Entwicklung der Linse. *Z. f. wiss. Zool.* Bd. 63, 1898. — Über die bilaterale oder nasotemporale Symmetrie des Wirbeltierauges. *Arch. f. mikrosk. Anat.* Bd. 90, 1917.

geschlossen werden, daß an ihren Zellen der Beginn der Differenzierung der Linsenzellen in Linsenfasern wahrgenommen werden kann. Die in die Länge wachsenden Zellen bilden ein gegen das Lumen des Linsenbläschens vorspringendes Polster, das der Form dieser Bläschenwand ein weiteres charakteristisches Merkmal verleiht. — Daß es sich bei dieser eigenartigen Form des Linsenbläschens nicht vielleicht um eine nur diesem einen Embryo zukommende Zufallserscheinung, sondern um eine dieses Entwicklungsstadium kennzeichnende, also konstante Eigenform der Linse handelt, kann daraus gefolgert werden, daß sich die Linse auf beiden Körperseiten unseres Embryos in vollkommen gleicher Weise verhält, was wohl gewiß nicht der Fall wäre, wenn es sich nicht um eine konstante Entwicklungsform handelte. Bei dem älteren Embryo ist der Unterschied zwischen der oberen und unteren Wand des Linsenbläschens bereits ausgeglichen. Ebenso ließ sich an einem 23 mm langen Rindsembryo von dieser eigenartigen Form der Linse nichts mehr wahrnehmen. Die Linsenfasern füllen in diesem Stadium das Lumen des Linsenbläschens bereits völlig aus und die Linse besitzt eine regelmäßige, annähernd kugelartige Form. Um diesen Formausgleich zu bewirken, muß sich daher in den Zwischenstadien die obere Wand des Linsenbläschens verlängert haben, bis ihre Länge jener der unteren Wand gleich kam; diese Verlängerung der oberen Wand des Linsenbläschens bewirkte dann die allmähliche Einstellung der ursprünglich schiefgestellten medialen Wand in vertikaler Richtung. Diese Umformung vollzieht sich offenbar sehr rasch, da sie bei Embryonen von  $15\frac{1}{2}$  mm noch im Gange, bei solchen von 23 mm aber schon vollendet ist.

Auffällig ist ferner an dem  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryo der Zellreichtum des Linsenbläschens. Alle seine Wände sind aus mehrschichtigen Epithellamellen zusammengesetzt. Die Linse des Rindes erreicht eben eine besondere Größe und es muß daher das zur Bildung eines so großen Organes notwendige Zellmaterial schon im Linsenbläschen enthalten sein.

Da die fertige Linse des Rindes wie jene anderer Säugetiere ein einschichtiges Epithel besitzt, so muß eine bedeutende Größenzunahme der Linsenanlage und eine Umgestaltung des Epithelcharakters ihrer Wände erfolgen, um die ursprüngliche Mehrschichtigkeit derselben zum Schwund zu bringen. Das Linsenbläschen unseres Embryos entspringt daher einem relativ sehr frühen Entwicklungsstadium und es ist daher auffällig, daß schon jetzt die Umbildung von

Linsenzellen in Linsenfaser einsetzt, besonders wenn man beachtet, daß die Wand des Linsenbläschens, an welcher diese Umwandlung erfolgt, gleichfalls ein mehrschichtiges Epithel darstellt. Bedenkt man aber die gewaltige Menge von Linsenfaser, welche die fertige Linse des Rindes enthält, so erscheint es sehr zweckmäßig, daß mit deren Bildung so frühzeitig begonnen wird.

Bei der regen Zellvermehrung, die in den mehrschichtigen Epithelwänden des Linsenbläschens von sich geht, kann es naturgemäß leicht geschehen, daß einzelne der neu entstandenen Zellen aus dem Epithelverband herausgedrängt und in das Lumen des Linsenbläschens verlagert werden. So finden wir denn auch zahlreiche solcher Zellen im Innern des Linsenbläschens vor. Sie liegen besonders in der Nähe der lateralen Wand des Bläschens und sind zumeist zu kleinen Gruppen geballt. Am Aufbau der Linse nehmen diese Zellen natürlich keinen Anteil, gehen vielmehr sehr bald zugrunde. Schon bei dem 21 mm langen Embryo besitzen sie den Charakter absterbender Zellen und entbehren zum Teil schon ihrer Kerne. Einige von ihnen erscheinen größer als in dem früheren Stadium, was wohl auf die mit dem Absterben verbundene Flüssigkeitsaufnahme aus dem Linsenlumen zurückzuführen ist. Sie liegen dichtgedrängt in dem nur mehr schmalen Spalt zwischen der lateralen Wand des Linsenbläschens und den vorgewachsenen Linsenfaser, welche das Lumen fast ganz verdrängt haben.

Mit der starken Größenzunahme der Linse beim Rinde hängt ferner eine andere auffällige Erscheinung zusammen: Die Arteria hyaloidea (*Ah*) unserer Embryonen stellt ein außerordentlich starkes Gefäß dar, das, abgesehen von seinen zur Retina ziehenden Ästen, auch relativ sehr starke Zweige an die Linsenkapsel abgibt, so daß die Linse allseitig von einem ungewöhnlich gut ausgebildetem Gefäßnetz umgeben ist <sup>1)</sup>.

Außer durch seine Gesamtform und durch seinen Zellreichtum zeichnet sich das Linsenbläschen des Rindes auch durch seine Größe aus. So sind also alle Bedingungen vorhanden, die zur Bildung einer großen Linse notwendig sind. Im Verhältnis zu diesem großen Linsenbläschen erscheint der Augenbecher relativ klein und das Linsenbläschen füllt einen unverhältnismäßig großen Teil des Glaskörperaumes aus. Dieser Raum enthält außer der Linse und der

1) In dem der Abb. 5 zugrunde liegenden Schnitte ist dieses Gefäßnetz nicht getroffen, wohl aber die Arteria hyaloidea.

Arteria hyaloidea das zarte Netzwerk des Glaskörpers, in welchem aber auch einzelne vom Mesoderm stammende zellige Elemente zerstreut sind.

Die bindegewebigen Hüllen des Augenbeckers sind nur ihrer Anlage nach vorhanden, und zwar in Gestalt einer etwas dichteren Zone embryonalen Bindegewebes um die äußere Lamelle des Augenbeckers. Eine Scheidung in Sklera und Chorioidea ist noch nicht wahrzunehmen.

Auch die Iris und die vordere Augenkammer sind noch nicht gebildet, das Linsenbläschen liegt vielmehr mit einem Teile seiner lateralen Wand dem Ektoderm dicht an. Im Bereiche dieser Kontaktstelle sind die Ektodermzellen höher als in ihrer Umgebung und heben sich auch sonst von den Nachbarzellen in ihrem Aussehen etwas ab. In dieser Ektodermzone liegt demnach die erste Andeutung der Differenzierung des Hornhautepithels vor. — Augenlider sind noch nicht entwickelt. —

Das Auge des 21 mm langen Embryos fällt vor allem dadurch auf, daß das Linsenbläschen durch die ausgewachsenen Linsenfasern bis auf einen schmalen Spalt ganz ausgefüllt erscheint. Das Ektoderm ist von der lateralen Wand des Linsenbläschens durch eine dünne Schicht embryonalen Bindegewebes getrennt. Das innere Blatt des Augenbeckers ist noch nicht in einzelne Schichten differenziert. Im äußeren Blatt lassen sich überall Pigmentkörnchen nachweisen. Über und unter dem Auge hat die Entwicklung der Lider mit je einer Faltenbildung des Ektoderms begonnen.

Bei dem  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryo findet sich noch ein epithelialer Augenblasenstiel mit einem weiten Lumen vor, welches letzteres aber bei dem älteren Embryo nicht mehr vorhanden ist.

Die Anlagens des Gehörorgans besteht bei dem jüngeren Embryo aus einem Säckchen, welches in zwei Teile, den Utriculus und Sacculus, geteilt ist. In den oberen Teil, den Utriculus, mündet ohne besondere Abgrenzung der Ductus endolymphaticus als verhältnismäßig weiter Epithelschlauch. Die Wand des Utriculus weist die Anlagen der Bogengänge in Form von Epithelverdickung und Faltenbildung auf. Diese ungleich dicke Epithelauskleidung fällt besonders an den Querschnitten durch das Labyrinthbläschen in der Höhe der Mündungsstelle des Ductus endolymphaticus auf. Im dorsalen und medialen Teil ist das Epithel mehrschichtig und hoch, im unteren Abschnitt ist es einschichtig und flach, im untersten Abschnitt hingegen

einschichtig und hoch. Die Gehöranlage des 21 mm langen Embryos ist durch die fertige Ausbildung der Bogengänge und die Anlage des Trommelfelles gekennzeichnet. An diesem Embryo findet sich auch bereits ein äußerer Gehörgang, an welchen sich die Lamina epithelialis meatus anschließt. Dicht gelagerte Mesodermzellen stellen die Anlage der Ohrkapsel und der Gehörknöchelchen dar.

Das Riechorgan stellt bei dem 15 $\frac{1}{2}$  mm langen Embryo erst ein gegen die Mundhöhle abgeschlossenes Säckchen dar. Die Membrana bucco-nasalis ist bereits vorhanden. Bei dem älteren Embryo besteht bereits eine offene Verbindung der primitiven Nasen- mit der Mundhöhle. Eine besondere Regio olfactoria kann noch nicht unterschieden werden. Das JAKOBSON'SCHE Organ findet sich bei dem jüngeren Embryo als rinnenförmige Einsenkung in der medialen Wand des Riechsackes, während es bei dem älteren Embryo bereits als Schlauch ausgebildet ist.

Gehen wir nunmehr zur Besprechung des Differenzierungsgrades des Entoderms, und zwar zunächst des Verdauungskanales über, so wird es sich empfehlen, nicht nur die Differenzierungshöhe des Entoderms selbst, sondern auch jene des ihm anliegenden Mesoderms zu behandeln, also alle Wandschichten der betreffenden Darmabschnitte zu besprechen.

Der Ösophagus ist ein in seiner ganzen Länge durchgängiges Epithelrohr; sein Querschnitt ist im pharyngealen Teil kreisrund, wird im mittleren Abschnitt elliptisch und gewinnt vor dem Übergang in den Magen die Form eines dorsoventral verlaufenden Spaltes. Das Rohr wird von einer mehrschichtigen Lage von Epithelzellen ausgekleidet, welche von einer konzentrischen Schicht undifferenzierten embryonalen Bindegewebes umgeben wird. An diese schließt sich eine Schicht von zirkulär verlaufenden Muskelfasern an. Eine Differenzierung von Drüsen ist noch nicht erfolgt. Ebenso wenig finden sich Vakuolen im Epithel vor. In seinem ganzen Verlauf wird der Ösophagus von den beiden Nervi vagi begleitet. In seinem oberen Abschnitt liegen die beiden Nerven an der Seitenwand, vor dem Übergang in den Magen an der dorsalen und ventralen Wand des Ösophagus.

Eine genauere Besprechung verdient der Entwicklungszustand des Magens. Der Magen zerfällt bekanntlich beim erwachsenen Rinde in vier Abteilungen. Aus dem Ösophagus gelangt die Nahrung zuerst in den Pansen (Rumen) und hierauf in den Netzmagen (Reti-

culum); aus dem Netzmagen wird sie wieder in die Mundhöhle geleitet, um nach dem Wiederkäuen durch eine besondere Ösophagealrinne in den Blättermagen (Omasus) geleitet zu werden. Aus dem Blättermagen tritt die Nahrung in den Labmagen (Abomasus), in welchen das Duodenum einmündet. Obzwar es sich bei unseren beiden Embryonen um zwei relativ junge Stadien handelt, sind die vier genannten Magenabschnitte bereits wohlentwickelt vorhanden. Der Ösophagus mündet in den größten Abschnitt (Pansen), an welchen sich seitlich der Netzmagen anlegt. Unter diesen beiden Abschnitten liegt der Blättermagen mit dem Labmagen. Diese vier Abteilungen werden durch flache Vorragungen des Epithels geschieden, so daß schmale Spalten die Trennungsstellen zwischen den einzelnen Magenabschnitten darstellen. Das Epithel besteht aus einer mehrschichtigen Zelllage. In der dicken Wandschicht fällt die reiche Versorgung mit Blutgefäßen und Nerven auf. Bei dem älteren Embryo ist die Ringmuskelschicht schon deutlich erkennbar. Bei beiden Embryonen ist bereits das große Netz angelegt. Differenzierungen in Drüsen fehlen.

Hier sei auch erwähnt, daß sich die beiden ösophagealen Abschnitte, Pansen und Netzmagen, durch eine besonders dicke Wandschicht auszeichnen.

Diese beiden Magenabteilungen bieten nun schon bei schwacher Vergrößerung einen interessanten mikroskopischen Befund dar. Innerhalb der mesodermalen Wandschicht treten schon bei geringer Vergrößerung zahlreiche Zellanhäufungen besonders stark hervor. Die genauere Untersuchung und Verfolgung in der Schnittserie ergibt nun, daß es sich dabei um die Endverzweigungen des Nervus vagus handelt. An der Wand des Pansens angelangt, gibt jeder Vagusstamm eine große Anzahl von Zweigen ab, welche in die Wand dieses und des folgenden Magenabschnittes eindringen und dort endigen. Schnitte durch diesen Wandteil liefern das in der beistehenden Abbildung (vgl. Abb. 6) wiedergegebene Bild.

Im embryonalen Bindegewebe erkennt man zahlreiche, in besonderen (im Präparate offenbar infolge von Schrumpfung durch die Fixierung und Härtung stark hervortretenden) Spalträumen liegende Nerven, die sich durch einen außerordentlich großen Reichtum an Zellen auszeichnen. Die Enden dieser Nerven werden direkt von Zellkonglomeraten gebildet, zu welchen die Nervenfasern ausstrahlen. Gerade dieser Reichtum an Zellen ist nun ein Beweis dafür, daß das

Wachstum dieser Vagusverzweigungen noch nicht abgeschlossen ist, sondern sich vielmehr in vollem Gange befindet. Aus der großen Zahl dieser Zweige und ihrem Zellreichtum folgt ferner, daß die Nervatur dieses Magenabschnittes, so dick sie auch im späteren Wachstum sein wird, eine sehr gut ausgebildete ist.

An den Magen schließt sich das Duodenum an, das von einer Lage hoher Zellen ausgekleidet wird, welche mit ihrer Längsachse senkrecht auf dem Lumen des Darmrohres stehen. Die bei anderen Embryonen (Mensch) im Duodenum zeitweise vorhandene Atresie und die Vakuolenbildung im Epithel ist bei unseren beiden Embryonen nicht

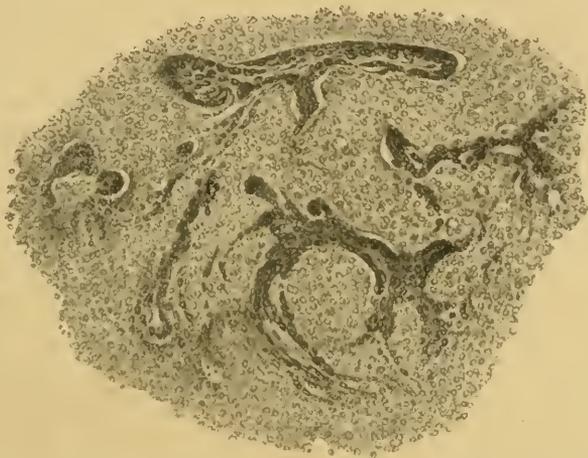


Abb. 6. Schnitt durch die mesodermale Wand des Pansen eines Embryos von *Bos taurus* L. Scheitel-Steißlänge 21 mm. Vergr. 110.

vorhanden. Die Ringmuskulatur ist deutlich angelegt, steht aber bezüglich ihrer Dicke der des Colons nach. Zotten- und Faltenbildungen, sowie Drüsenentwicklung fehlen im Verlaufe des ganzen Darmrohres, welches in den bereits offenen ektodermalen After mündet.

Vom Schwanzdarm ist bei den beiden Embryonen nichts mehr wahrzunehmen.

Gehen wir nun zu den Anhangsdrüsen des Mitteldarmes über, so finden wir schon bei dem jüngeren Embryo das Pankreas als einheitlichen Drüsenkörper vor, dessen dorsale und ventrale Anlagen bereits verschmolzen sind. Die Drüse liegt im Bindegewebe des dorsalen Mesogastriums und mündet mit offenem Ductus pancreaticus in das Duodenum.

Die Differenzierung der Leber ist weit vorgeschritten. Sie stellt ein großes, die Bauchhöhle zum großen Teil ausfüllendes Organ dar, das bereits in zwei mächtige Lappen gesondert ist. In histologischen Aufbau fallen die Leberzylinder auf, deren Kerne sich von den Erythroblasten durch ihre relative Größe unterscheiden. Die Erythroblastenkerne treten ferner dadurch besonders hervor, daß sie in dichten Ballen nebeneinander liegen.

Der Larynx stellt bei beiden Embryonen ein kurzes, kaudalwärts sich verjüngendes Rohr dar. Schon beim jüngeren Embryo fallen die deutlich angelegten Arytaenoidwülste an der ventralen Wand des Vorderdarmes auf, welche dessen Lichtung bis auf einen schmalen, quer verlaufenden Spalt verdrängen. Auch zwischen sich lassen die beiden Wülste noch einen Spalt frei, so daß im Querschnitt die bekannte Ankerform des Larynx entsteht. Bei dem älteren Embryo zeigen die beiden Arytaenoidwülste epitheliale Verschmelzung. Die den Larynx umgebende Bindegewebshülle zeigt bei diesem Embryo, auch die Anlage der Larynxknorpel durch dichte Lagerung von Zellen, entbehrt jedoch noch einer deutlich ausgebildeten Muskulatur.

Die Trachea erscheint im Querschnittsbild rund. Ihre Auskleidung besteht aus einer mehrschichtigen Lage von Epithelzellen. Die mesodermale Wand zeigt eine Differenzierung in dicht gelagerte Zellen, welche zirkulär verlaufen.

Die Thyroidea ist bereits bei dem jüngeren Embryo vom Mundhöhlenboden abgeschnürt und liegt ventral von der Trachea. Die Lappenbildung hat schon bei diesem Embryo begonnen. Die Thymus stellt bei dem  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryo einen paarigen Schlauch dar, dessen epithelialer Aufbau auch bei dem älteren Embryo noch wahrzunehmen ist.

Die Lungenanlagen besitzen bei beiden Embryonen den Bau einer alveolären Drüse. Sie sind von einer mächtigen Schicht embryonalen Bindegewebes umgeben, die eine oberflächliche Lappenbildung (Incisurae interlobulares) aufweist. Die rechte Lunge reicht höher in die Pleurahöhle hinauf und ist stärker entwickelt als die linke. Diese ungleichen Größenverhältnisse entsprechen in diesem relativ frühen Entwicklungsstadium den definitiven Verhältnissen beim ausgewachsenen Tier.

Was nun die Differenzierung des mittleren Keimblattes angeht, so interessiert uns vor allem die Entwicklungshöhe der Anlage des Achsenskelettes. Beim jüngeren Embryo steht diese noch auf

embryonal-bindegewebiger Stufe. Das axiale Bindegewebe stellt hier eine Mesodermmasse vor, deren peripher gelegene Zellen durch dichtere Gruppierung auffallen, welche Verdichtung zentralwärts gegen die Chorda dorsalis zu allmählich abnimmt. Die Chorda ist ein gleichmäßig zylindrischer Stab, welche diese Bindegeweßsäule der Länge nach durchsetzt. Eine Verästelung der Chorda an ihrem vorderen Ende läßt sich bei den Embryonen nicht nachweisen. — Die Anlagen der Wirbelkörper und der Neuralbogen sind deutlich zu erkennen. — Bei dem  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryo finden sich, wie bereits früher erwähnt wurde, an der Seitenfläche des Rumpfes zwei längs verlaufende Furchen vor (Abb. 1). Auf den Querschnitten läßt sich nun auf dem Grund dieser Furchen unterhalb der Epidermis eine Verdichtung des embryonalen Bindegewebes nachweisen. Dieses verdichtete Gewebe erscheint förmlich als ein Strang, der vom Grunde der Furchen in die Tiefe des embryonalen Körpers hinzieht. Der vom Grunde der dorsalen Furchen nach innen ziehende Verdichtungsstrang reicht bis an eine Zellmasse heran, welche die Anlage der Rückenmuskulatur darstellt. Der von der zweiten, mehr ventral gelegenen Furchen ausgehende Strang zieht zum seitlichen Abschnitt der Anlage der ventralen Seitenrumpfmuskulatur herab. Die früher geschilderten äußerlich sichtbaren Furchen entsprechen jenen Stellen der Epidermis, welche durch eine Verdichtung des embryonalen Bindegewebes mit der Rücken-, beziehungsweise mit der Bauchmuskulatur in Verbindung stehen. Welche Bedeutung diesen Verbindungssträngen zwischen Haut und Muskulatur zukommt, vermag ich um so weniger anzugeben, als bei dem älteren Embryo zwar noch die beiden äußerlichen Furchen als leichte Einziehungen, die Verdichtungszone des embryonalen Bindegewebes jedoch nicht mehr deutlich nachweisbar sind.

Rippen- und Extremitätenanlagen bestehen bei dem  $15\frac{1}{2}$  mm langen Embryo aus einer Verdichtung des embryonalen Bindegewebes, befinden sich also im Stadium des Vorknorpels. Bei dem älteren Embryo hingegen hat die Ausscheidung einer besonderen, chondrogenen Grundsubstanz bereits begonnen. Die Wirbelkörper mit den Neuralbogen, Rippen und Extremitäten weisen den Beginn der Verknorpelung auf. Die Knochen des viszeralen Skelettes sind auch bei dem älteren Embryo bis auf den MECKEL'schen Knorpel noch nicht als Knorpel ausgebildet.

Als besondere Differenzierung des Mesoderms sei auch das Ligamentum nuchae genannt, welches bei dem älteren Embryo bereits

entwickelt ist und eine Platte von dicht gedrängten Zellen des embryonalen Bindegewebes darstellt.

Aus dicht gelagerten Mesodermzellen besteht auch eine besondere, äußerlich als Wulst sichtbare Platte in der Ohrmuschel des 21 mm langen Embryos.

Beide Embryonen besitzen bereits eine deutlich ausgebildete Muskulatur. Myotome und Myosepten sind nicht mehr zu erkennen. Bei dem älteren Embryo wird die ventral vorwachsende Platte der Seitenrumpfmuskulatur an der äußeren Bauchwand durch eine seitliche Furche begrenzt, welche den Körper in eine dorsale, muskulöse und ventrale, muskelfreie Hälfte trennt (vgl. Abb. 2).

Was das Blutgefäßsystem betrifft, so sei hier nur bemerkt, daß im Herz bei beiden Embryonen bereits die Scheidung in Kammern und Vorkammern ausgebildet ist. Auch das Gefäßnetz ist in seiner Entwicklung verhältnismäßig weit vorgeschritten. Die Gefäße sind überall prall mit Blut gefüllt. An den Querschnitten durch den Funiculus umbilicalis fällt auf, daß in der WHARTON'schen Sulze sehr häufig freiliegende rote Blutkörperchen angetroffen werden, die an manchen Stellen in größerer Menge und dicht gedrängt nebeneinander liegen. Es sei hier ausdrücklich hervorgehoben, daß im Bindegewebe der Körper der beiden Embryonen nirgends solche freiliegenden Erythrozyten angetroffen wurden.

Im Zusammenhang mit dem Blutgefäßsystem sei auch die Milz erwähnt, die sich bei beiden Embryonen im Mesogastrium dorsale findet. Sie stellt einen in die Leibeshöhle vorgewachsenen Wulst in unmittelbarer Nähe der Geschlechtsleiste dar, der aus einer dichten Anhäufung von kleinen Rundzellen besteht. An manchen Stellen liegt die Milz des 21 mm langen Embryos der Geschlechtsleiste innig an. Trabekel und Pulpa sind noch nicht vorhanden.

Die Anlage der inneren Geschlechtsorgane stellt sich als Geschlechtsleiste dar, die sich als strangförmige Verdickung an der medialen Fläche der Urniere findet. Sie besteht aus einer dichten Anhäufung von Mesodermzellen. Am mittleren Teil der Geschlechtsleiste des älteren Embryos hebt sich eine äußere Zone von dem darunter gelegenen Mesoderm deutlich ab, welche aus einem mehrschichtigen, hohen Epitnel besteht: das Keimepithel.

In einer besonderen Falte der lateralen Fläche der Urnierenfalte findet sich bei dem älteren Embryo der MÜLLER'sche Gang vor. Das langgestreckte Ostium abdominale liegt in der Höhe des kaudalen

Lungenabschnittes und setzt sich in einen Gang fort, der sich beiderseits durch 61 Schnitte (Schnittdicke 0,015 mm) in kaudaler Richtung verfolgen läßt, um dann solid zu enden. Der solide Teil dieses MÜLLER-schen Ganges erstreckt sich durch 21 Schnitte; dann schwindet er und mit ihm auch die ihn bergende Falte.

Die äußeren Geschlechtsteile bestehen bei beiden Embryonen aus einem weit vortretenden Genitalhöcker, welcher von den beiden Genitalwülsten umgeben ist.

Was die Harnorgane betrifft, so besitzen beide Embryonen eine wohlentwickelte Urniere und der 21 mm lange Embryo bereits eine in Differenzierung begriffene Nachniere. Ein Querschnittsbild durch diese beiden Organe bei dem älteren Embryo gibt die Abb. 7 wieder.

Wir ersehen aus ihr, daß in der Nachniere die Bildung der metanephrogen Gewebskappen um die Verzweigungen des Harnleiters in vollem Gange ist. Der Schnitt trifft den medialen Teil der Nachniere, zeigt sie also nicht in der Zone ihrer vollen Ausbildung, in welcher die Differenzierung des metanephrogenen Gewebes und die Verästelung der Nierenknospe etwas weiter vorgeschritten ist.

Ventral von der Nachniere liegt die weit größere Urniere. Ihre relativ mächtige Ausbildung gestattet den Schluß, daß ihr auch funktionell eine große Bedeutung bei der Entwicklung des Rinds-embryos zukommt. Was ihren Aufbau betrifft, so sei hier nur be-

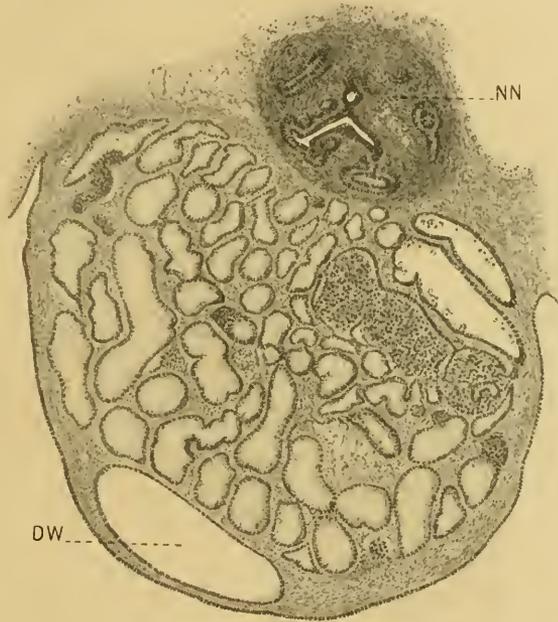


Abb. 7. Querschnitt durch die Ur- und Nachniere eines Embryos von *Bos taurus* L. Scheitel-Steißlänge 21 mm.  
DW Ductus Wolffii, NN Nachniere. Vergr. 42.

merkt, daß ihre vorwiegend im dorso-medialen Abschnitte liegenden Glomeruli schmale, langgestreckte Gebilde darstellen, sowie, daß die Hauptmasse des Organes von den Urnierkanälchen gebildet wird, diese also als lange, stark geschlängelte Gebilde aufzufassen sind, deren Lumina sich gegen den Urnierengang zu vergrößern. Dieser Gang nun liegt im ventralen Abschnitt der Urniere und zeichnet sich in seinem ganzen Verlauf durch seine ungewöhnliche Weite aus. Dieses weite Lumen behält er auch, wenn er am kaudalen Ende der Urniere diese verlassen und sich dem Sinus urogenitalis zugewendet hat.

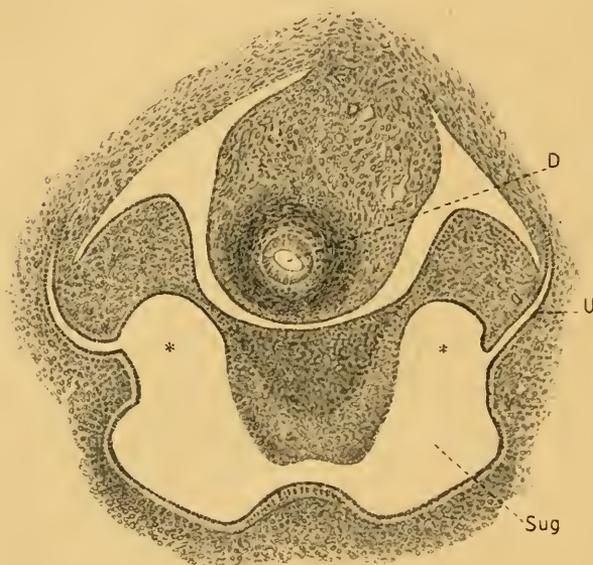


Abb. 8. Kombinationsbild aus fünf aufeinanderfolgenden Querschnitten durch die Beckenregion eines Embryos von *Bos taurus* L. Scheitel-Steißlänge 21 mm. *D* Darm, *U* Ureter, *Sug* Sinus urogenitalis, \* Ductus Wolffii. Vergr. 75.

Wie weit er an seiner Mündungsstelle in diesem Sinus noch ist, erhellt aus der Betrachtung der bestehenden Abb. 8.

Der Sinus urogenitalis besteht in der Höhe dieser Mündungsstellen aus einem mittleren, schmalen und zwei seitlichen weiteren Abschnitten, die aber nur als Fortsetzungen der weiten Endabschnitte der beiden Urnierengänge erscheinen. Von der Seitenwand jedes

dieser beiden Gänge gehen die Ureteren ab. Die Weite der Urnierengänge tritt voll zum Bewußtsein, wenn man sie an der Abb. 7 mit jener der Ureteren vergleicht: Ein so großer Unterschied in der Weite der Ausführungsgänge der Ur- und der Nachniere ist wohl noch von keinem Säugetier bekannt geworden.

Bekanntlich bleiben beim weiblichen Rind die Urnierengänge ausnahmsweise erhalten und werden beim erwachsenen Tier als GARTNER'sche Kanäle bezeichnet. Die außerordentlich gute Aus-

bildung steht mit dieser Tatsache ihres Erhaltenbleibens zweifellos in Beziehung; vielleicht in dem Sinne, daß so große Gebilde, wie sie die Urmierengänge vorstellen, einer Rückbildung nicht so leicht verfallen können wie die viel weniger gut ausgebildeten, gleichartigen Gänge anderer Tierarten.

Die Anlagen der Nebennieren sind bereits vorhanden, ohne daß jedoch schon eine deutliche Gliederung in Rinde und Mark nachweisbar wäre.

Von den hier geschilderten Organisationsverhältnissen seien zum Schluß noch jene besonders hervorgehoben, welche für die Geltung eines allgemeinen Prinzips zu sprechen scheinen: Wenn wir sehen, daß von den Speicheldrüsen jene zuerst angelegt wird, welche bei dem fertigen Tier die größte ist (*Glandula submandibularis*), daß die später so große Linse schon bei ihrer ersten Anlage einen außerordentlichen Zellreichtum aufweist, daß die später funktionell so bedeutungsvolle Gliederung des Magens in vier Abschnitte schon in einem relativ sehr frühen Entwicklungsstadium vorhanden ist, daß die Differenzierung des embryonalen Bindegewebes an jenen Stellen, an welchen sich später das Bindegewebe durch seine besondere Stärke auszeichnet (*Stirnhaut*, *Ligamentum nuchae*), weit früher als an anderen Stellen einsetzt, so sprechen alle diese Tatsachen dafür, daß die Entwicklung eines Organes oder Gewebes schon in ihrem frühesten Beginn von der Größe und Funktion dieses Organes oder Gewebes beeinflußt wird, daher um so frühzeitiger erfolgt, je wichtiger die Funktion des betreffenden Organes für das Leben des fertigen Tieres ist. Diese bereits von F. KEIBEL<sup>1)</sup> erkannte Tatsache wurde von C. RABL<sup>2)</sup> näher erörtert und als Prinzip der funktionellen prospektiven Anpassung bezeichnet.

---

1) Entwicklungsgeschichte des Schweines. *Morphol. Arb.* Bd. 3, 4, 1893, 1895.

2) Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. I. Teil. Leipzig 1910.

(Eingegangen am 15. Oktober 1919.)

---

Nachdruck verboten.

## Über Pigmentbrücken zwischen Corium und Epidermis bei Anuren.

Von Dr. WERNER KORNFELD.

Mit 9 Abbildungen.

(Aus dem embryologischen Institute der Wiener Universität.

Vorstand: A. FISCHEL.

Es ist bekannt<sup>1)</sup>, daß die Epidermis von erwachsenen Laubfröschen (*Hyla arborea*) kein Pigment enthält. Die Untersuchung junger Laubfroschlarven zeigte mir aber, daß im larvalen Stadium in der Epidermis der Rückenhaut auch bei *Hyla*, wie bei den meisten anderen Anuren, zahlreiche typische Melanophoren vorkommen (Abb. 4—7).

Daraus ergab sich die Frage, auf welche Art diese Melanophoren im Laufe der Ontogenese aus der Epidermis der Laubfrösche verschwinden.

Diese Frage erschien mir aus folgendem Grunde von besonderem Interesse: Ich hatte kurz vorher bei Anuren zwei Fälle beschrieben<sup>2)</sup>, in welchen die Grenze zwischen Corium und Epidermis durch pigmentierte Gebilde durchbrochen wird.

Abb. 1. Aus der Rückenhaut von *Rana temporaria*; metamorphosierend. Vergr. 1000.

Der eine Fall betraf metamorphosierende Larven des Grasfrosches (*Rana temporaria*). Hier fand

<sup>1)</sup> Siehe z. B. bei FICALBI, E., Ricerche sulla struttura minuta della pelle degli anfi. Pelle degli anuri della famiglia delle Hylidae. Atti della R. Accademia Peloritana. Anno XI, 1896/97. Messina 1896.

<sup>2)</sup> Verhandl. d. zoolog.-bot. Ges. in Wien 1919.

ich neben Melanophoren, welche in der Epidermis und neben solchen, welche im Corium lagen, zahlreiche andere Melanophoren, deren Körper zum Teil in der Epidermis, zum Teil im Corium lag (Abb. 1). Dabei ließen sich alle Übergänge nachweisen von Melanophoren, welche zum größten Teile in der Epidermis liegen und nur mit einem kleinen Fortsatz in das

Corium reichen, über solche, welche, in ihrer Mitte durch die kollagene Außenlage des Coriums eingeschnürt, zu etwa gleichen Teilen dem Corium und der Epidermis angehören, bis zu Melanophoren, welche mit der Hauptmasse ihres Zellkörpers im Corium liegen, aber einen kurzen Fortsatz in die Epidermis entsenden. Der zweite Fall betraf



Abb. 2.

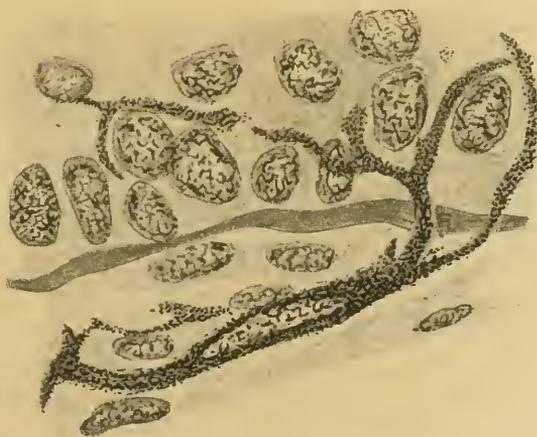


Abb. 3

Abb. 2 u. 3. Rückenhaut von *Bombinator pachypus*.  
Vergr. 1000.

die Rückenhaut von erwachsenen Bergunken (*Bombinator pachypus*) (Abb. 2 und 3). Hier ziehen dünne, pigmentierte Fortsätze von typischen Coriummelanophoren durch die Coriumaußenlage hindurch in die Epidermis, zwischen deren Zellen sie sich oft noch verzweigen. Es lag nun die Annahme nahe, daß solche Durchbrechungen der Grenze zwischen Corium und Epidermis der morphologische Ausdruck von Pigmentverschiebungen zwischen Corium und Epidermis sein könnten. Als ich dann bei *Hyla* eine so auffällige Verschiedenheit der Pigmentierung zwischen der Haut der Larven und derjenigen der erwachsenen Tiere gefunden hatte, drängte sich die Frage auf, ob nicht auch hier zu der Zeit, in welcher sich der Pigmentbestand der Haut ändert, pigmentführende Gebilde Verbindungen zwischen Corium und Epidermis herstellen und uns den Weg einer stattfindenden Pigmentverlagerung aufzeigen. Wenn sich derartige Verbindungen auch hier nachweisen lassen, dann gewinnt die Annahme, daß auch bei *Rana* und *Bombinator* die Pigmentbrücken zwischen Corium und Epidermis mit Pigmentverschiebungen zusammenhängen dürften, an Wahrscheinlichkeit. Tatsächlich gelang es mir bald, bei etwas älteren Laubfroschlarven gerade in jener Periode, in welcher das Melanin aus der Epidermis verschwindet, Pigmentbrücken zwischen Epidermis und Corium als regelmäßiges Vorkommen festzustellen.

Rein theoretisch sind drei verschiedene Vorgänge denkbar, durch welche es zu dem Verschwinden der Melanophoren aus der Epidermis der Laubfrösche kommen könnte. Erstens könnten die Melaninkörnchen innerhalb des epidermalen Epithels zerstört werden und die pigmentfrei gewordenen „Melanophoren“ dadurch ihre Unterscheidbarkeit gegen die übrigen Epidermiszellen verlieren; oder es könnten bei einer Häutung Melanophoren mit oberflächlichen Epithelpartien abgestoßen werden; drittens endlich könnte ein Abtransport von Melanin proximalwärts, aus der Epidermis in das Corium erfolgen. Für den erstgenannten Vorgang — Zerstörung des Melanins innerhalb der Epidermis — konnte ich keinen Anhaltspunkt finden. Dagegen scheinen die beiden anderen Vorgänge nebeneinander vorzukommen und gemeinsam das Verschwinden des Pigmentes aus der Epidermis zu bewirken. Es findet nämlich in einem bestimmten Stadium der Entwicklung eine Aufspaltung des epidermalen Melaninbestandes in zwei parallel übereinander liegende Schichten statt. Die distale, der freien Körperoberfläche genäherte Pigment-

schicht<sup>1)</sup> wird bei einer Häutung mit abgestoßen, während von dem basalen Pigmentlager, das länger als das distale nachweisbar bleibt, Pigmentbrücken in das Corium führen, welche eine Abwanderung dieses Pigmentes aus der Epidermis in das Corium vermitteln dürften.

Es lassen sich danach in bezug auf die Pigmentierung vier verschiedene Entwicklungsphasen der Epidermis bei *Hyla* unterscheiden: Die erste ist gekennzeichnet durch ein einheitliches Pigmentlager innerhalb des epidermalen Epithels, ohne direkte Beziehungen zum Corium; die zweite Phase durch eine Aufspaltung in ein distales und ein proximales Lager, wobei das letztere bald, die basale Epidermisgrenze durchbrechend, in Beziehung zu dem Pigmentbestande des Coriums tritt; darauf folgt ein Stadium, in welchem die distale Pigmentschicht verschwunden ist, die proximale mit den charakteristischen Pigmentbrücken zum Corium dagegen noch vorhanden ist, allmählich aber auch mehr und mehr zurücktritt; dadurch wird endlich das vierte Stadium, der definitive Zustand bei den verwandelten Laubfröschen erreicht, bei welchen die Epidermis ganz pigmentfrei geworden und nur im Corium das mächtig entwickelte Melanophorenlager anzutreffen ist, zu welchem jetzt auch noch die Guanophoren und Lipophoren des Coriums hinzugekommen sind (Xantholenkophoren SCHMIDTS). Alle diese Angaben beziehen sich auf die Haut der dorsalen und lateralen Körperabschnitte. Die Epidermis der ventralen Körperhälfte fand ich in allen von mir untersuchten Entwicklungsstadien pigmentfrei.

Das erste Stadium findet sich bei Laubfroschlarven vor, deren Epidermis aus zwei Schichten besteht, und auch bei solchen Larven, deren Epidermis im Begriffe steht, aus dem zweischichtigen in den dreischichtigen Zustand überzugehen. Dieser Zustand ist in Abb. 4 wiedergegeben. Das Präparat stammt von einer 21 mm langen Larve, deren hintere Extremitäten eine Länge von 1,5 mm erreicht hatten und kurze Fingerstummel aufwiesen. Die Coriumanlage besteht hier aus einer etwa 3—4  $\mu$  dicken Lage kollagener Fibrillen, welcher innen, gegen das subkutane Bindegewebe zu, von Stelle zu Stelle flache Zellen angelagert sind. Im epidermalen Epithel ist eine oberflächliche Lage von flachen, stark färbbaren Zellen, mit körnigem

<sup>1)</sup> Es ist mit dem Worte „Pigmentschicht“ oder „Pigmentlager“ natürlich nicht etwa eine zusammenhängende Lage von Pigmentkörnchen gemeint, sondern nur die Gesamtheit der in der Epidermis oder in einer bestimmten Zone derselben liegenden Melanophoren samt ihren Ausläufern.

Cuticularbesatz ziemlich scharf abgrenzbar; die darunterliegenden Zellen, welche in einem etwas jüngeren Stadium noch durchwegs der Coriumgrenze mit breiter Basis aufsaßen, beginnen sich in zwei Lagen zu gruppieren: eine untere, deren Zellen die breite Basis beibehalten haben und allmählich von der Berührung mit der oberflächlichen Zellschicht abgedrängt werden, und eine mittlere, deren Zellen von der basalen Epidermisgrenze abrückend allmählich eine geschlossene Zellschicht zwischen den basalen und den oberflächlichen Epithelzellen bilden. Die EBERTHSchen Fäden, welche in einem etwas jüngeren, rein zweischichtigen Stadium in allen Zellen der unteren

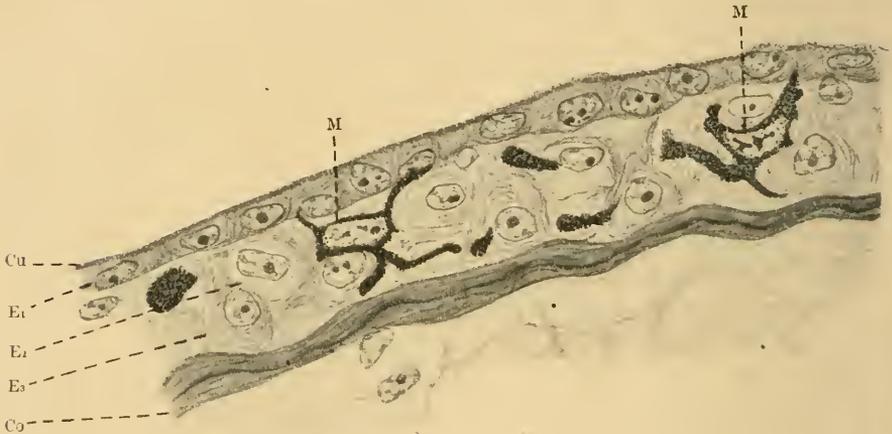


Abb. 4. Rückenhaut einer 21 mm langen Laubfroschlarve. *M* Melanophoren, *Cu* Cuticularsaum, *Co* Corium, *E*<sub>1</sub>, *E*<sub>2</sub>, *E*<sub>3</sub> oberflächliche, mittlere und basale Epidermisschichte.

Schicht gut nachweisbar waren, beginnen zurückzutreten. Dabei scheinen zwischen der unteren und der mittleren Zellage ähnliche Unterschiede zu bestehen, wie ich es an anderer Stelle<sup>1)</sup> für *Pelobates* und *Rana* beschrieben habe. Während in den basalen Zellen die EBERTHS'schen Fäden dünn und dicht bleiben, aber in großer Zahl vertreten sind, sind in den mittleren Zellen nur wenige, aber außerordentlich dicke Fäden nachweisbar. Während die basalen Zellen mit den zahlreichen dünnen Fäden ein dichtes, stark färbbares Protoplasma erhalten, nehmen die Zellen der Mittellage einen mehr blasigen Charakter an.

<sup>1)</sup> Diese Zeitschrift Bd. 53, 1920.

Die kernhaltigen Zellkörper der Melanophoren finden sich in diesem Stadium hauptsächlich in einer mittleren Höhenlage vor, eingekeilt zwischen die distalen Teile der basalen Epithelzellen oder zwischen die Zellen der mittleren Epithelschicht. Von hier aus entsenden sie schlanke pigmentierte Fortsätze einerseits basalwärts, zwischen die proximalen Teile der basalen Epithelzellen bis an die Coriumanlage heran, andererseits distalwärts, wo sie sich hauptsächlich unter der Innenfläche der pflasterförmigen bis flachen oberflächlichen Epithelzellen, parallel zur Körperoberfläche, ausbreiten. Bisweilen drängen sich diese Fortsätze auch noch eine kurze Strecke weit zwischen diese oberflächlichen Zellen vor und streben der freien Körperoberfläche zu, die sie aber nie zu erreichen scheinen. Die Ausläufer der Melanophoren zeigen bei geeigneter Färbung (besonders bei der Dreifachfärbung nach MALLORY) oft innerhalb der meist peripher angeordneten Melaninkörnchen einen axialen, rötlich gefärbten Strang, ein Beweis dafür, daß es sich wirklich um Zellausläufer mit plasmatischer Grundlage handelt und nicht etwa nur um Pigmentströme in den Interzellularräumen zwischen den gewöhnlichen Epidermiszellen. Diffus in den Epidermiszellen verteilte Melaninkörnchen, wie solche für andere Anuren (z. B. *Rana*) charakteristisch sind, fand ich bei *Hyla* weder in diesem noch in irgendeinem anderen Entwicklungsstadium.

Die zweite Phase, Aufteilung des epidermalen Pigmentzellenbestandes in zwei übereinanderliegende Schichten, fand ich in jener Periode der larvalen Entwicklung vor, in welcher das Corium bereits dreischichtig geworden ist. Diese Dreischichtigkeit wird dadurch erreicht, daß von der proximalen Grenze des Coriums, also von der Seite des subkutanen Bindegewebes her, Zellen zwischen die vorher dicht aneinanderliegenden kollagenen Lamellen der Coriumanlage einwandern. Diese einwandernden Zellen drängen nun die Lamellen, besonders in einer nahe unter der Epidermis liegenden Schicht, weit auseinander und bilden in dieser Schicht ein lockeres Faserwerk aus, die Coriummittellage. Proximal und distal von dieser, in der Innen- und Außenlage des Coriums, bleibt dagegen die dicht-lamelläre Struktur der Coriumanlage erhalten, nur finden sich jetzt auch innerhalb der Lamellen der Innenlage Zellkerne. Gleichzeitig werden von der Epidermis her Drüsenanlagen in die neugebildete Coriummittellage versenkt. Dieser Zustand ist bei Larven von etwa 25 mm Länge anzutreffen, deren Hinterextremitäten schon bis auf etwa 10 mm Länge

herangewachsen, während die Vorderbeine äußerlich noch nicht sichtbar sind. Von diesem Stadium stammen die Abb. 5—7.

Die epidermalen Melanophoren der oberflächlichen Pigmentschichte liegen knapp unter den jetzt noch flacher gewordenen ober-

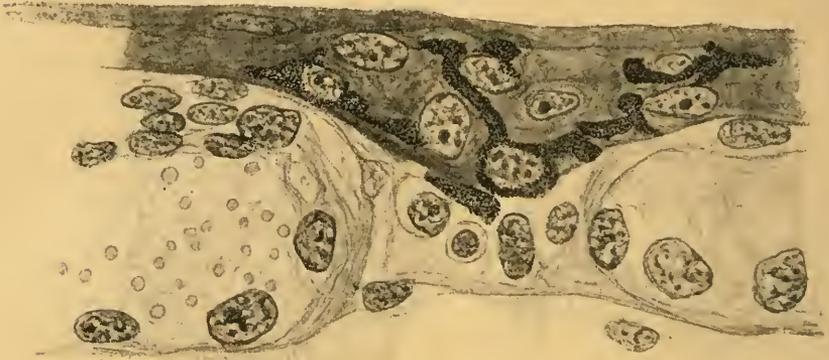


Abb. 5.



Abb. 6.

flächlichen Epidermiszellen (Abb. 6) oder zwischen den Zellen der mittleren Epithelschicht. Diese mittleren Epithelzellen werden in diesem Stadium in ihrer Gestalt und Beschaffenheit den Zellen der

oberflächlichen Schicht immer ähnlicher, so daß bald darauf die hohe basale Zellage von zwei Schichten stark färbbarer Plattenzellen überzogen wird. Auch die Ausläufer der erwähnten oberen Melanophoren verbleiben im allgemeinen innerhalb des Bereiches der beiden oberflächlichen Plattenzellschichten und nur stellenweise finden sich absteigende Fortsätze vor, welche in das Gebiet der tiefliegenden Pigmentschicht hineinreichen und Verbindungen mit den dieser Schicht zugehörigen Melanophoren herstellen. Diese weiter basal angeordneten Melanophoren (Abb. 5, 6) liegen zwischen den basalen Epidermiszellen, ihre Ausläufer verlaufen zum größten Teile parallel und sehr nahe der Coriumgrenze oder legen sich dieser sogar dicht an. Einzelne Fortsätze dieses proximalen Melanophorenlagers aber steigen schräg gegen die Körperoberfläche hinan und stellen so bisweilen Ver-



Abb. 7.

Abb. 5, 6 u. 7. Aus der Rückenhaut einer 25 mm langen Laubfroschlarve.  
Vergr. 1000.

bindungen mit dem oberflächlichen Pigmentlager her. Vereinzelt findet man Melanophoren, deren kernführender Teil tiefer liegt als die Reihe der gewöhnlichen basalen Epidermiszellen, so daß durch sie die proximale Epithelgrenze bisweilen gegen das Corium zu vorgebuchtet erscheint (Abb. 5). Solche Zellen können den Anschein erwecken, als ob sie im Begriff ständen, aus der Epidermis in das Corium auszuwandern. Sowohl von solchen besonders tiefliegenden als auch von anderen Melanophoren der unteren Lage sieht man stellenweise pigmentierte Fortsätze ausgehen, welche die basale Epidermisgrenze durchbrechen und in das Corium eintreten (Abb. 6). An der Durchtrittsstelle sind diese Fortsätze oft eingeschnürt; die kollagene Außenlage des Coriums weist an diesen Durchtrittsstellen meist eine

deutliche Unterbrechung auf, ein Loch, dessen Ränder bei vorsichtiger Benutzung der Mikrometerschraube sich oft um den durchtretenden pigmentierten Fortsatz herum — von diesem wohlunterscheidbar — verfolgen lassen. In der lockeren Coriummittellage angelangt, bilden diese pigmentierten Ausläufer der Epidermismelanophoren oft noch kurze Verzweigungen und enden dann frei in dem bindegewebigen Faserwerk oder legen sich einer Coriumzelle an. — In diesem Stadium kommen nun auch in der Coriummittellage bereits einige Melanophoren vor. Von diesen, mit dem kernhaltigen Hauptteil ihres Zellkörpers in der Mittellage des Coriums liegenden Melanophoren lassen sich bisweilen pigmentierte Fortsätze durch die distale Coriumgrenze hindurch in die Epidermis verfolgen (Abb. 7). Nach Durchbrechung der Coriumaußenlage in der Epidermis angelangt, biegen diese Fortsätze der Coriummelanophoren dann meist fast rechtwinklig ab und verhalten sich nun, eine kurze Strecke weit parallel der Coriumepidermisgrenze ziehend, so wie die intraepidermalen Fortsätze der basalen Epidermismelanophoren, von denen sie kaum zu unterscheiden sind. Diese Bilder legen den Gedanken nahe, ob nicht einige von den Coriummelanophoren dieser und späterer Stadien aus der Epidermis stammen oder ob sie nicht wenigstens ihre Pigmentkörnchen aus der Epidermis bezogen haben könnten. — Endlich stößt man auch auf Fälle, in welchen eine Pigmentmasse, die einen im Corium liegenden Zellkern umhüllt, durch eine Pigmentbrücke mit der Pigmentmasse einer Epidermismelanophore zusammenzuhängen scheint. — Feststellbar ist jedenfalls, daß Epidermismelanophoren mit ihren Fortsätzen in die Cutis und Cutismelanophoren mit ihren Fortsätzen in die Epidermis hineinragen.

Die dritte Phase der Entwicklungsgeschichte des epidermalen Pigmentes sei durch die Abbildungen 8 und 9 veranschaulicht. Sie stammen von einer 36 mm langen Laubfroschlarve, bei welcher auch die vorderen Extremitäten bereits durchbrochen waren, welche aber noch einen mächtigen, breiten Ruderschwanz besaß. In diesem Stadium ist das Corium noch höher geworden; die Epidermis ist vier- und mehrschichtig; ihre oberflächliche Begrenzung ist vielfach unregelmäßig, ausgezackt und weist dadurch auf eine knapp vorher erfolgte, vielleicht auch im Zeitpunkte der Konservierung noch nicht beendete Häutung, eine Abschilferung oberflächlicher Epithelfetzen, hin. Mit der abgestoßenen obersten Zelllage wurde offenbar auch das oberflächliche Pigmentlager abgestoßen. Darauf weist auch der Umstand hin,

daß man auch stellenweise auf der jetzt freien Epidermisoberfläche spärliche Gruppen von Pigmentkörnchen haften sieht, die also zwischen der abgestoßenen und der jetzt oberflächlichsten Zellage ihren Platz gehabt hatten. Sonst aber findet man in diesem Stadium innerhalb der Epidermis Pigment fast nur im basalen Drittel des Epithels vor,

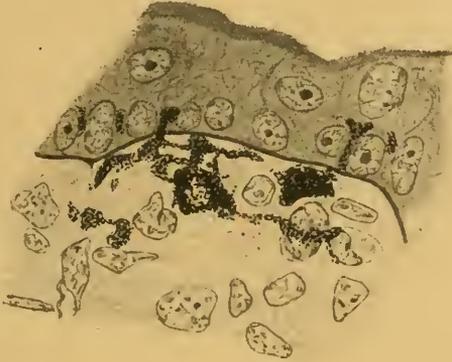


Abb. 8.

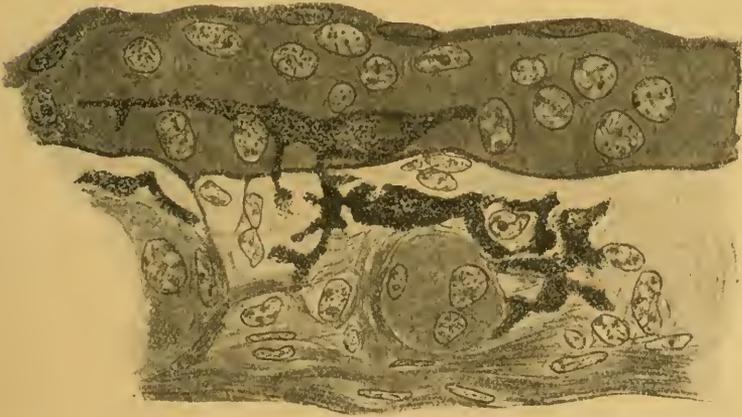


Abb. 9.

Abb. 8 u. 9. Rückenhaut einer 36 mm langen Laubfroschlarve. Vergr. 1000.

der Lage nach also in Zellen, welche den basalen Melanophoren des vorigen Stadiums entsprechen. Zwischen diesen basal liegenden epidermalen Melanophoren und dem gegenüber dem vorigen Stadium bedeutend vermehrten Pigmentlager im Corium finden sich wieder

Pigmentbrücken in großer Zahl vor. Auch hier kommen in ähnlicher Weise wie im vorigen Stadium verschiedenartige Beziehungen dieser Pigmentbrücken zu Zellkörpern vor. Es überwiegen jene Fälle, in welchen aus den syncytienartig miteinander zusammenhängenden Pigmentmassen der Coriummelanophoren ein einzelner Fortsatz in die Epidermis aufsteigt und hier — oft nach Verzweigungen — mit feinen spitzen oder mit plumpkolbenförmigen Ausläufern zwischen den Epidermiszellen frei endet (Abb. 8). Daneben finden sich Brücken, welche von typischen, hier aber schon spärlicher anzutreffenden Epidermismelanophoren in das Corium führen und hier entweder frei enden oder in das Pigmentlager der Coriummelanophoren übergehen (Abb. 9). Diese Epidermismelanophoren besitzen neben ein oder zwei in das Corium führenden Fortsätzen stets noch mehrere andere pigmentierte Ausläufer, welche sich zwischen den Epidermiszellen der Nachbarschaft verästeln. In der Ausdehnung ihres Zellkörpers und ihrer intraepidermalen Ausläufer überwiegt die Richtung parallel zur Körperoberfläche und zur Coriumgrenze. Die von ihnen eingenommene Höhenlage entspricht meist etwa der oberen Grenze des basalen Viertels der Epidermis; doch finden sich auch hier wieder einzelne Melanophoren, deren Kerne tiefer liegen als die der gewöhnlichen basalen Epitelzellen und deren Zellkörper gegen die Coriumgrenze zu vorspringt. Außerdem findet man in diesem Stadium stellenweise mehr unregelmäßige, zum Teil verklumpte Häufchen von Melaninkörnchen, welche oft keine bestimmten Beziehungen zu einzelnen Zellkörpern erkennen lassen und wie Reste von zugrunde gegangenen Melanophoren erscheinen.

Untersucht man noch ältere Larven, bei welchen der Ruderschwanz bereits in Rückbildung begriffen ist, dann findet man das Pigment in der Epidermis noch mehr verringert. Es beschränkt sich auf vereinzelt Klumpen von Melaninkörnchen, welche zwischen den basalen Epidermiszellen liegen. Mit dem Zurücktreten des epidermalen Pigmentes werden auch die Pigmentbrücken zwischen Corium und Epidermis spärlicher. Ganze, typische Melanophoren sind dann innerhalb der Epidermis nicht mehr nachweisbar. Die Melanophoren des Coriums werden jetzt durch zwei Zellschichten von der Berührung mit der Epidermis abgedrängt: Große blasige Zellen lagern sich in tiefe Buchten an der distalen Seite der Melanophoren und flache helle Zellen bilden über diesen in die Melanophoren eingebetteten blasigen Zellen eine fast zusammenhängende Schichte, welche der

dünnen Coriumaußenlage innen dicht anliegt. Diese beiden Zellarten sind die Vorläufer der späteren Guanophoren und Lipophoren, bew. der „Xantholeukosomen“, deren Doppelzellnatur neuerdings von SCHMIDT<sup>1)</sup> wieder betont wurde.

Mit Vollendung der Metamorphose wird schließlich die vierte Phase, der Endzustand, erreicht, indem durch Schwund der letzten Melaninreste die Epidermis völlig frei vom Pigment wird. Die geschilderten Bilder erwecken die Vorstellung, daß dieser Zustand allmählich durch Zusammenwirken zweier Vorgänge: Abstoßung von Pigment der distalen Lage bei einer Häutung und Abtransport von Pigment der basalen Lage in das Corium herbeigeführt wird. Es wäre möglich, daß gerade in den letzten Stadien des Pigmentschwundes auch noch jener dritte als denkbar angeführte Vorgang: Zugrundegehen von Melaninkörnchen innerhalb der Epidermis nach dem Verschwinden der zu den Coriummelanophoren führenden Pigmentbrücken, für das Verschwinden der letzten vereinzelt pigmentreste verantwortlich sein könnte. Doch fand ich dafür, wie bereits erwähnt, keine sicheren Anhaltspunkte.

Es bliebe noch die Frage zu erörtern, welcher zelluläre Vorgang dem Abtransport des Melanin aus der Epidermis in das Corium zugrunde liegt. Denkbar ist es, daß entweder die ganzen Melanophoren aus der Epidermis in das Corium wandern oder daß sie nur ihr Pigment an das Corium abgeben, worauf der zurückbleibende, pigmentfrei gewordene Zellkörper zugrunde geht oder seine Unterscheidbarkeit gegen die übrigen Epidermiszellen verliert. Die Abgabe des Pigmentes könnte durch Überströmen des Pigmentes in Interzellularlücken erfolgen oder aber es könnte eine Übergabe des Pigmentes von Zellfortsatz zu Zellfortsatz stattfinden. Für einen derartigen Vorgang würden jene Fälle sprechen, in welchen Pigmentbrücken den Zellkörper einer epidermalen Melanophore mit dem Lager der Cutismelanophoren verbinden. Bisweilen fand ich auch Bilder, welche die Vermutung nahelegten, daß durch Übergabe von Melanin aus dem Fortsatz einer Epidermis-melanophore an eine vorher unpigmentierte Coriumzelle aus dieser eine Coriummelanophore entstehen könne.

Für ein Auswandern ganzer Melanophoren aus der Epidermis in das Corium würde das Vorkommen solcher Melanophoren sprechen,

<sup>1)</sup> SCHMIDT, W. Über die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93. 1919.

welche noch in der Epidermis liegen, deren Kern aber an der Abgangsstelle eines in das Corium reichenden pigmentierten Fortsatzes weiter basal als die Kerne der gewöhnlichen Epidermiszellen liegt und bisweilen sogar in die Außenlage des Coriums vorzuspringen scheint. Auch die schon früher beschriebenen Melanophorenbefunde von metamorphosierenden Grasfroschlarven hatte ich als den Ausdruck von Melanophorenwanderungen durch die Epidermis-Coriumgrenze hindurch gedeutet, ohne über die Richtung, in welcher diese Wanderungen erfolgen dürften, etwas Sicheres aussagen zu können. Ich glaube, daß die Befunde bei *Rana* und bei *Hyla* einander gegenseitig in der Art ergänzen, daß wir aus ihnen wohl schließen können, daß Wanderungen ganzer Melanophoren durch die Corium-Epidermisgrenze hindurch vorkommen. Ob und wie weit diese Verhältnisse mit dem von EHRMANN, SCHUBERG<sup>1)</sup> u. a. bei Embryonen und Larven von Urodelen beschriebenen und seither wiederholt angezweifelt Durchwandern von Melanophoren durch die basale Epidermisgrenze zu vergleichen sind, erscheint fraglich, besonders weil ein Vergleich von Befunden, welche an Urodelen gewonnen wurden, mit Beobachtungen an Anuren sicher nicht ohne weiteres zulässig ist. Gerade in bezug auf das Verhalten der Pigmentzellen wechseln ja die Verhältnisse von Tierart zu Tierart und die verschiedenen Entwicklungsstadien liefern oft ganz entgegengesetzte Bilder. So scheint beispielsweise auch das Durchwandern der Melanophoren bei Larven von *Rana temporaria* nur in einem ganz kurzen, scharf abgegrenzten Zeitraum zu erfolgen und auch die einzelnen Phasen der Pigmentierungsänderungen bei *Hyla* scheinen zeitlich streng umschrieben zu sein. Diese Mannigfaltigkeiten der Pigmentverhältnisse nach Tierart, Körperregion und Entwicklungsphase dürften auch die oft widersprechenden Darstellungen und Anschauungen der verschiedenen Autoren bis zu einem gewissen Grade erklären und lassen bei jeder Verallgemeinerung Vorsicht geboten erscheinen. Immerhin ist es bemerkenswert, daß gerade in neuerer Zeit SCHMIDT<sup>2)</sup>, allerdings für die noch weiter abliegende Gruppe der Reptilien, wieder zugunsten von Melano-

<sup>1)</sup> EHRMANN, S. Das melanotische Pigment und die pigmentbildenden Zellen des Menschen und der Wirbeltiere in ihrer Entwicklung usw. Bibliotheca medica Abt. DII, Heft 6, 1896. SCHUBERG, A., Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 74. 1903.

<sup>2)</sup> SCHMIDT, W. Die Melanophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, 1917.

phorenwanderungen, und zwar auch aus der Epidermis in das Corium, Stellung nimmt. Auch dort handelt es sich um Formen, deren Epidermis in gewissen Entwicklungsstadien Melanophoren enthält, ihrer aber später entbehrt. Nach SCHMIDT sollen diese Melanophoren ursprünglich dem Corium entstammen und nur für eine gewisse Zeit in die Epidermis eingewandert sein.

Was endlich die in der Rückenhaut von erwachsenen Bergunken gefundenen Fortsätze betrifft, welche von den Coriummelanophoren in die Epidermis hineinziehen, so möchte ich auch diese als morphologische Reste einer in einer früheren Entwicklungsperiode stattgefundenen Abtransportierung von Pigment aus der Epidermis in das Corium auffassen. Dafür spricht der Umstand, daß ich auch in der Rückenhaut von Bombinatorlarven ebenso wie bei Laubfroschlarven typische Melanophoren in der Epidermis gefunden habe, während die erwachsenen Bergunken ebenso wie die Laubfrösche innerhalb der Epidermis keine eigenen Melanophoren zu besitzen scheinen.

Meine Untersuchungen ergaben also, daß bei Anuren in mehreren Fällen die Grenze zwischen Corium und Epidermis durch pigmentierte Gebilde durchbrochen wird: Bei erwachsenen Bergunken dringen Fortsätze der Coriummelanophoren in die Epidermis ein; bei metamorphosierenden Grasfröschen durchsetzen ganze Melanophoren die Grenze; bei älteren Laubfroschlarven finden sich Fortsätze von Coriummelanophoren vor, welche in die Epidermis, und solche von Epidermismelanophoren, welche in das Corium reichen. Ich fasse diese Pigmentbrücken zwischen Corium und Epidermis als den morphologischen Ausdruck einer Pigmentwanderung auf. Diese Pigmentwanderung dürfte bei *Hyla* und *Bombinator* mitbeteiligt sein an dem Zustandekommen einer Verschiedenheit zwischen der Pigmentierung der Larven und jener der verwandelten Tiere: Während die Larven zahlreiche typische Melanophoren in ihrer Epidermis besitzen, kommen solche in der Epidermis der verwandelten Tiere nicht vor. Bei *Hyla* wirkt bei dieser Veränderung außerdem noch eine Abstoßung von Pigment bei einer Häutung mit.

(Eingegangen am 18. Januar 1920.)

Nachdruck verboten.

## Einige Bemerkungen über „Doppelsternchromatophoren“ bei Urodelenlarven.

Von Prof. Dr. W. J. SCHMIDT in Bonn.

Mit 7 Abbildungen.

F. PERNITZSCH<sup>1)</sup> (1913) hat im Bindegewebe des Schwanzsaumes junger, 13—15 mm langer Axolotllarven einen Pigmentzellentypus beschrieben, den er als „ $\gamma$ -Zellen“ bezeichnet und folgendermaßen charakterisiert. Der Zellkörper dieser Chromatophoren „liegt mitten im Bindegewebe und sendet nach beiden Seiten unter die Epidermis Fortsätze, die sich hier jederseits in einem flächenartigen Netz verzweigen . . . Die beiden Ausläufernetze liegen also symmetrisch zum Zelleib und sind einander parallel oder neigen sich gegeneinander wie die Epidermis der beiden Seiten, unter der sie verlaufen“. Der Autor hat (in Abb. 29 b, Taf. XIII a. a. O.) eine solche Zelle, allerdings nur mit dem einen, dem Beschauer zugekehrten Ausläufernetz nach dem Flächenbild dargestellt und auch einen Schnitt abgebildet (Abb. 18, Taf. XII a. a. O.), in welchem der kernhaltige Teil einer solchen Farbzelle in der Mitte des von den beiden Epithelblättern umhüllten Bindegewebes erscheint und nun in zwei Richtungen der Epidermis seine Fortsätze entgegenstreckt.

Bei Salamanderlarven regelmäßig, aber auch bei solchen des Axolotl und von Triton beobachtete ich an der gleichen Stelle des Schwanzes einen Chromatophorentypus, der den  $\gamma$ -Zellen von PERNITZSCH nahesteht und mit ihnen durch Übergangsformen verbunden ist; insbesondere teilt er mit jenem den Besitz von zwei Ausläufernetzen, die sich flächenhaft beiderseits unter der Epidermis ausbreiten. Da die Ausläufersysteme, gut entwickelt, in der Aufsicht sich sternförmig darbieten und der Vergleich mit einem Stern bei den Pigmentzellen (insbesondere den scheibenförmigen der Fische) gang und gäbe ist, so glaube ich, daß „Doppelsternchromatophoren“ eine geeignete Bezeichnung für die in Rede stehenden Elemente sein dürfte.

<sup>1)</sup> Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl, in: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82, S. 148.

Die Eigenart der Doppelsternchromatophoren ist einerseits darin begründet, daß der kernhaltige Zellteil nicht wie bei den  $\gamma$ -Zellen inmitten des Bindegewebes liegt, sondern sich dicht unter dem Epithel der einen Seite befindet. Hier gehen von ihm zahlreiche sich stark verästelnde Fortsätze ab, die sich in der durch die Epidermis bestimmten Ebene ausbreiten. Sie sind in dieser Ebene stark abgeplattet, daher breit, und nähern sich infolgedessen einander fast bis zur Berührung (vgl. Abb. 2). Ihr Gesamtumriß ist mehr oder minder unregelmäßig

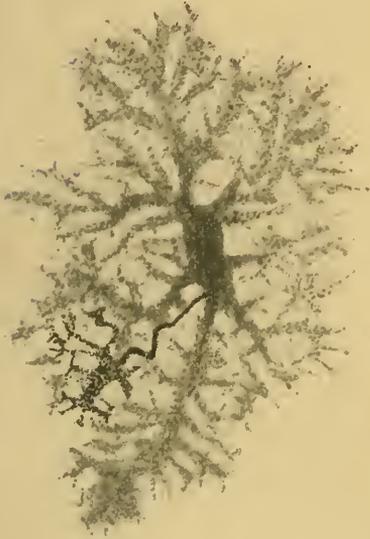


Abb. 1.

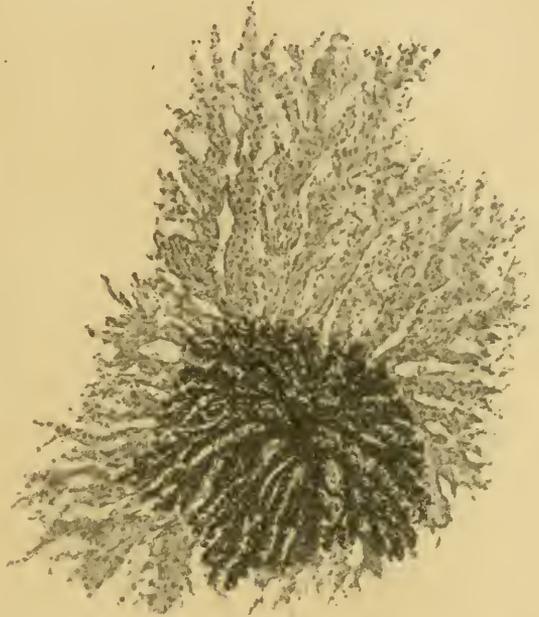


Abb. 2.

Abb. 1 und 2. Doppelsternmelanophoren aus dem Schwanzsaum von 3,5 cm langen Larven von *Salamandra maculosa*; in Abb. 1 ist der kernlose Pigmentstern nur schwach, in Abb. 2 gut ausgebildet; das geschlängelte Zwischenstück, in Abb. 1 gut sichtbar, ist bei Abb. 2 größtenteils verdeckt. Vergr. 500:1. (Zeiss' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 8.)

rundlich. Der zentral gelegene Kern springt bei seiner Dicke natürlich etwas mehr gegen das Bindegewebe vor als die dünnen, flachen Ausläufer. Betrachtet man eine solche Zelle von der Fläche, so glaubt man zunächst den üblichen sternförmigen Chromatophorentypus mit allseits in einer Ebene entwickelten Fortsätzen vor sich zu haben.

Auf der von der Epidermis abgekehrten Seite des kernhaltigen Zellteiles entspringt aber ein einziger — darin besteht ein weiterer

Unterschied gegenüber den  $\gamma$ -Zellen — dünner, meist etwas geschlängelter Fortsatz, der ins Bindegewebe eindringt und der Epidermis der Gegenseite zustrebt. Erst wenn er diese erreicht hat, beginnt er sich zu verästeln und liefert, indem seine Zweige sich unter dem Epithel der letztgenannten Seite in einer Fläche ausbreiten, ein sternförmiges Gebilde. Dieses kann an Umfang den kernhaltigen Pigmentstern erreichen, gleicht ihm in bezug auf Verzweigungstypus, Abplattung und Gesamtumriß der Ausläufer und unterscheidet sich von jenem wesentlich nur durch den Mangel eines Kernes.

Der Leser dürfte sich aus den beifolgenden, nach Balsamtalpräparaten des Schwanzsaumes gefertigten Abbildungen (insbesondere 2 und 5) leicht eine Vorstellung von der sonderbaren Gestalt der Doppelsternchromatophoren machen, wenn ich bemerke, daß für die Abbildungen durchweg Zellen gewählt wurden, deren kernhaltiger Pigmentstern vom Beschauer abgekehrt ist. Dieser wurde, weil in der Tiefe des Präparates gelegen, matter und nur in seinen allgemeinen Umrissen dargestellt; der bei hoher Einstellung sichtbare kernlose Pigmentstern konnte dagegen genauer ausgeführt werden. Der die beiden Pigmentsterne verbindende Ausläufer kam so zur Wiedergabe, wie er sich beim Gebrauch der Mikrometerschraube nach und nach darbot. Da er in seinem Verlauf wenigstens mehr oder minder mit der optischen Achse des Mikroskopes zusammenfällt, so erscheint er öfter nicht unwesentlich perspektivisch verkürzt. Im Interesse einer übersichtlicheren Abbildung habe ich schließlich vorwiegend solche Zellen gezeichnet, bei denen die beiden Sterne nicht genau übereinander lagen und sich in Flächenansicht verdeckten, sondern gegeneinander verschoben und daher durch ein schräg zur optischen Achse verlaufendes Zwischenstück verbunden waren.

Eine Betrachtung der Abb. 1—6 zeigt noch folgende Einzelheiten: Das „Zwischenstück“, welches die beiden Pigmentsterne verbindet, ist ziemlich dünn, fadenartig, nicht abgeplattet wie die übrigen Zellausläufer, sondern von kreisförmigem Querschnitt. Es entspringt nahe dem länglichen Zellkern, sei es an seiner Schmalseite (Abb. 1 und 4), sei es an seiner Längsseite (Abb. 5), selten auch (Abb. 6) mitten auf ihm. Gelegentlich sah ich auch, daß das Verbindungsstück nicht eigentlich vom kernhaltigen Zellteil ausging, sondern von einem der Ausläufer, allerdings nahe seiner Ansatzstelle, den Ursprung nahm. Das Zwischenstück durchsetzt den Raum zwischen den beiden Epithelblättern des Schwanzsaumes bald nur

leicht geschlängelt (Abb. 3, 4 und 5), bald stärker gekrümmt (Abb. 1), wobei seine Dicke sich wesentlich gleich bleibt. Seine Länge wechselt, je nachdem es den genannten Zwischenraum auf kürzestem Wege quer oder unter zahlreichen Windungen schräg durchmißt, so daß in Flächenansicht die beiden Pigmentsterne ganz oder teilweise nebeneinander erscheinen.

Dabei spielt natürlich auch eine Rolle, ob die betreffenden Doppelsternchromatophoren nahe dem Rand des Schwanzsaumes liegen, wo die Epidermis der beiden Seiten sich stark einandernähert, oder sich mehr nach der Mitte hin vorfinden, wo die vom Epithel umschlossene Bindegewebsmasse reichlicher ist.

Gerade die Zwischenstücke verraten die Anwesenheit der Doppelsternchromatophoren, indem sie sich in auffälliger Weise bemerkbar machen, wenn man das Objektiv auf die Bindegewebsmasse zwischen den beiden



Abb. 3. Doppelsternmelanophore aus dem Schwanzsaum einer 12 mm langen Axolotllarve. Vergr. 500:1. (Optik wie bei Abb. 1.)

Epithelblättern einstellt; da kann man bei schwächerer Vergrößerung oft in einem Gesichtsfeld fünf und mehr dieser wurmartigen pigmentierten Gebilde wahrnehmen und bei höherer und tieferer Einstellung ihren Zusammenhang mit Pigmentsternen feststellen. Da die Zwischenstücke im Gegensatz zu den übrigen, platten Zellfortsätzen mehr oder minder in der Sehachse des Mikroskops verlaufen, so kommt ihr

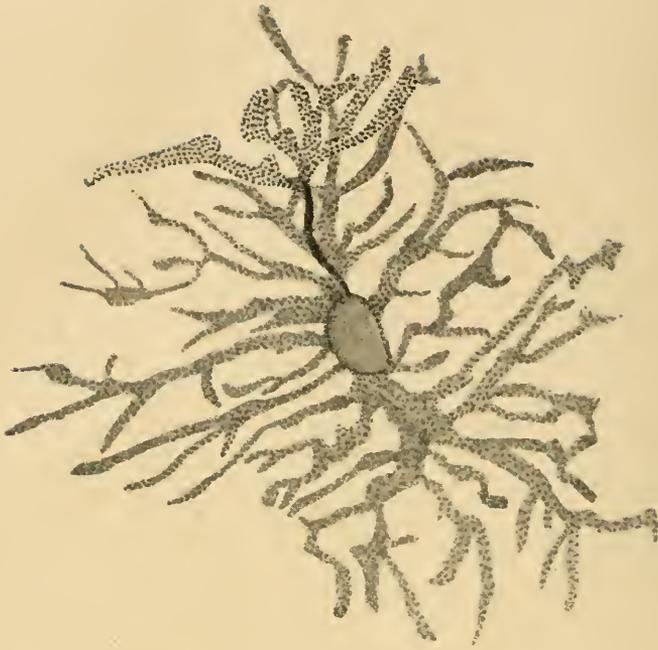


Abb. 4

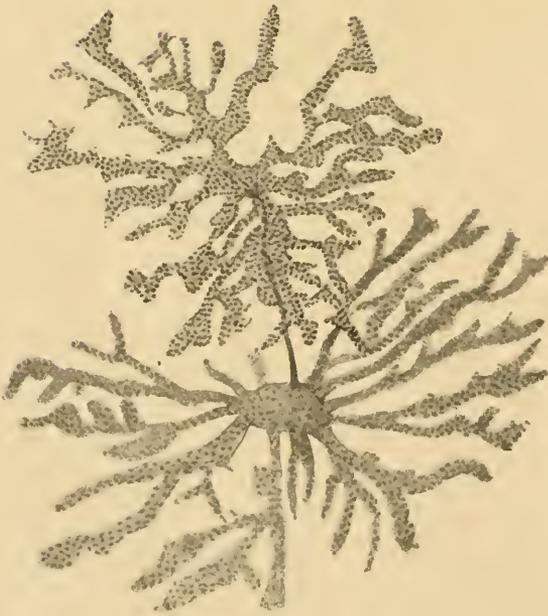


Abb. 5.



Abb. 6.

Abb. 4—6. Doppelsternlipophoren aus dem Schwanzsaum von 3,5 cm langen Salamanderlarven; in Abb. 5 u. 6 ist von dem kernhaltigen Pigmentstern nur ein Teil gezeichnet worden. Vergr. 500:1. (Optik wie bei Abb. 1.)

Pigmentgehalt in dickerer Schicht als bei jenen optisch zur Wirkung und daraus resultiert ihre dunklere Färbung, die ebenfalls zu ihrem leichteren Auffinden beiträgt.

Hat das Zwischenstück die gegenseitige Epithellage, genau genommen die dünne Bindegewebslage (Kutisanlage) unter ihr, erreicht, so beginnt die Verästelung zu einem (kernlosen) Pigmentstern (Abb. 1, 4, 5); nicht selten stellt man aber auch fest, daß der Ausläufer zunächst noch ein Stück parallel unter der Epidermis hinzieht, ehe die Verzweigung einsetzt (Abb. 2 und 6). Der Umfang des so entstehenden Pigmentsternes ist sehr verschieden, indem es sich bald nur um ein paar kurze Ausläufer handelt (Abb. 1, 3, 4), bald dagegen ein Gebilde zustande kommt, das, abgesehen von dem Mangel eines Kernes und dem deshalb oft nur schwächlich ausgebildeten mittleren Zellteil, durchaus einer sternförmigen Chromatophore gleicht. In der Regel bleibt allerdings der kernlose Pigmentstern an Größe hinter dem kernhaltigen zurück.

Bisher habe ich ganz allgemein von Doppelsternchromatophoren gesprochen. Nun kommen im Schwanz der Salamanderlarven und auch derjenigen vom Triton und Axolotl dreierlei verschiedene Farbzellen im weitesten Sinne innerhalb der interepithelialen Bindegewebschicht vor: die bekannten Melanophoren mit dunklem Pigment (Melanin), die ein gelbrotes Lipochrom führenden Zellen (Lipophoren)<sup>1)</sup> und Elemente, die Guaninkristalle umschließen (Guanophoren). Schon PERNITZSCH (a. a. O., S. 169) hat hervorgehoben, daß bei Axolotllarven Melanophoren und Lipophoren (Xanthophoren aut.) fast stets die gleiche Form an derselben Körperstelle aufweisen und in Übereinstimmung damit möchte auch ich betonen, daß die Doppelsternchromatophoren der Salamanderlarven bei den beiden genannten Zellarten in gleicher Weise auftreten (Doppelsternmelanophoren, Abb. 1 u. 2, Doppelsternlipophoren, Abb. 4—6). Unter den Guanophoren dagegen sind sie äußerst selten und der kernlose Stern bleibt bei ihnen wohl immer klein. Mit fortschreitender Entwicklung weicht nämlich der Verzweigungstypus der Guanophoren immer mehr von demjenigen der Melanophoren und Lipophoren ab; die Verästelungen bleiben spärlicher und plumper; das ist offenbar auf die An-

<sup>1)</sup> Vgl. W. J. SCHMIDT, Zur Kenntnis der lipochromführenden Farbzellen in der Haut nach Untersuchungen an *Salamandra maculosa*, in *Dermatol. Zeitschr.*, Bd. 25, 1918, S. 324.

häufung der ständig größer und zahlreicher werdenden Guaninkristalle zurückzuführen.

Die Tatsache aber, daß die drei angeführten Zellarten mit ihren chemisch so grundverschiedenen Einschlüssen in gleicher Weise die eigentümliche Wuchsform der Doppelsternzellen aufweisen können, beweist, daß dieselbe nichts mit den spezifischen Inhaltmassen zu schaffen hat, sondern möglicherweise schon eine Eigenart ihrer gemeinsamen Mutterzellform darstellen, der gewöhnlichen Elemente im Bindegewebe des Flossensaumes, von denen nach meiner Ansicht<sup>1)</sup> die dreierlei Farbzellen sich herleiten.

Doppelsternmelanophoren konnte ich schon bei 12 mm langen Axotyllarven (Abb. 3) beobachten, also in einem ähnlichen Stadium, wie es PERNITZSCH zur Untersuchung vorlag; auch bei Tritonlarven von entsprechender Größe treten sie bereits auf. Bei 15 mm langen Embryonen von *Salamandra maculosa* waren gleichfalls Doppelsternmelanophoren ausgebildet, aber ihre volle Entwicklung erreichen diese Elemente und auch die Doppelsternlipophoren hier erst nach der Geburt, bei Larven von 25—40 mm. Bei solchen zieht sich unter dem Epithel des Schwanzes eine geschlossene, aber nur einschichtige Chromatophorenlage hin, die sich aus Gruppen von Melanophoren, von Lipophoren und von Guanophoren zusammensetzt. Diese Zellgruppen, die makroskopisch als Flecken von entsprechender (schwärzlicher, gelblich-rötlicher, bzw. weißgrauer) Farbe erscheinen, sind vielfach so angeordnet, dass sie sich auf den beiden Seiten des Flossensaumes entsprechen. Die Chromatophoren der einen Seite lagern nun ihre kernlosen Pigmentsterne zwischen die gleichartigen, aber kernhaltigen der Gegenseite, und infolge dieser Gruppenanordnung der Chromatophoren ist wohl die merkwürdige Form der Doppelsternzellen bei den Salamandarlaren bisher den Beobachtern entgangen.

In mehrfacher Weise leiten die Doppelsternmelanophoren zu den  $\gamma$ -Zellen von PERNITZSCH und anderen Chromatophorentypen\*über. Zunächst kann die Verästelung des Zwischenstückes schon beginnen, bevor es die Gegenseite des Schwanzsaumes erreicht hat, und wenn so die Verzweigungsstelle schrittweise an den kernhaltigen Zellteileranrückt, entstehen Chromatophorentypen, die den  $\gamma$ -Zellen schon

<sup>1)</sup> Vgl. meine Arbeit: Einiges über die Entwicklung der Guanophoren bei Amphibienlarven; erscheint in: „Anat. Hefte“, und: Beobachtungen an den roten Chromatophoren in der Haut von *Rana fusca*. Ebendort Bd. 58, 1920, S. 643 (vgl. S. 663).

recht nahe stehen. Ferner sieht man bisweilen von einem Zwischenstück mit wohlausgebildetem Pigmentstern einen oder auch mehrere Seitenzweige abgehen was ebenfalls den charakteristischen Typus verwischen kann. Schließlich fiel mir (vor allen bei Tritonlarven) auf, daß der kernhaltige, dem Epithel angeschmiegte Zellteil mehrere, gelegentlich zahlreiche, auch von den Fortsätzen abgehende Ausläufer nach Art der Zwischenstücke entsenden kann; diese bildeten aber keine Pigmentsterne, sondern blieben unverästelt — oder verzweigten sich schwach schon innerhalb des Bindegewebes. So kommen Pigmentzellen zustande, die sich nicht nur in den durch die Epidermis bestimmten Ebenen verzweigen, sondern fast nach allen Richtungen des Raumes Fortsätze ausschicken.

Wie bereits frühere Forscher, so hat auch PERNITZSCH (a. a. O. S. 170) mit Recht darauf hingewiesen, daß die Form der Pigmentzellen in hohem Grade von dem umgebenden Gewebe abhängig ist, daß z. B. deshalb die  $\gamma$ -Zellen nur im äußeren Teil des Schwanzsaumes sich entwickeln können, weil sie hier allein, ungehindert durch feste Organe oder zu große Ausdehnung, von der Epidermis der einen Seite bis zur gegenüberliegenden sich ausbreiten können; umgekehrt vermögen Zellen, die an der Seite des Rumpfes zwischen Haut und Muskeln eingeschlossen liegen, nur in einer Ebene sich auszudehnen. Dieses Prinzip des Wachstums in den Richtungen des geringsten Gewebswiderstandes, wie man es wohl in seinem Wesen umschreiben könnte, erklärt wohl die Tatsache, daß unsere Doppelsternchromatophoren sich nur im Flossensaum des Schwanzes vorfinden können, nicht aber ihre eigentümliche Form, insbesondere die Ausbildung der typischen Zwischenstücke<sup>1)</sup>. Sollte man doch erwarten, daß in die weiche Bindegewebsmasse, die nur in geringem Maße durch mechanische Wirkung richtende Einflüsse auf die Fortsätze der Pigmentzellen auszuüben vermag, zahlreiche, sich vielfältig verästelnde Ausläufer einwachsen, nicht aber ein einziger, der sich in der Regel erst dann zu verzweigen beginnt, wenn er die Epidermis der Gegenseite erreicht hat. Sehr beachtenswert ist es in dieser Hinsicht auch, daß, wenigstens bei Salamanderlarven, die Pigmentsterne der Doppelsternzellen erst auf späteren

1) Auch FISCHER (Beiträge zur Biologie der Pigmentzellen, in: „Anat. Hefte“ Bd. 58, 1919) hat sich kürzlich (S. 24 a. a. O.) dahin ausgesprochen, daß die vier, von PERNITZSCH beim Axolotl unterschiedenen Pigmentzellentypen nicht einzig aus der (mechanischen) Wirkung des umgebenden Gewebes befriedigend erklärt werden können. (Zusatz bei der Korrektur.)

Stadien die Ausbreitung in einer Ebene streng ausgesprochen zeigen, während vorher die Ausläufer mehr nach allen Richtungen, also auch ins Bindegewebe hinein sich zu erstrecken scheinen.

In diesem Zusammenhange sei noch darauf hingewiesen, daß mir nicht selten Melanophoren nach Art der Doppelsternchromatophoren bei Salamanderlarven begegneten, die wohl ein, gelegentlich auch zwei Zwischenstücke aufwiesen, aber ohne daß es an ihrem Ende zur Ausgestaltung eines Pigmentsternes gekommen wäre (Abb. 7). Der distale Abschnitt des Zwischenstückes schloß verdünnt oder leicht angeschwollen ab. Es liegt nahe, in solchen Zellen Entwicklungsstufen der Doppelsternmelanophoren zu erblicken. Bisweilen schien es mir aber, als

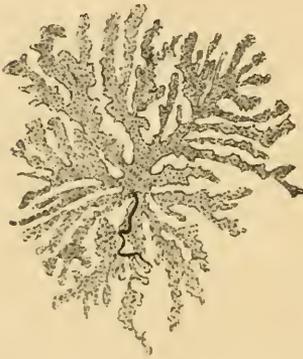


Abb. 7. Sternförmige Melanophore einer Salamanderlarve (14 Tage nach der Geburt) mit zwischenstückähnlichem Ausläufer, der aber keinen Pigmentstern ausbildet, sondern verjüngt endigt. Entwicklungszustand der Doppelsternchromatophoren? Vergr. 250:1. (Zeiss' Apochromat 4 mm und Komp.-Okular 4.)

ob die Ausbildung des kernlosen Pigmentsternes in derartigen Fällen deshalb unterblieb, weil die Zellen der gegenüberliegenden Gruppe lückenlos aneinanderschlossen und keinen Raum zu seiner Entfaltung boten.

Wie die Doppelsternchromatophoren rein morphologisch betrachtet, manchen bemerkenswerten Zug aufweisen, so dürften sie auch von physiologischen Gesichtspunkten, nämlich hinsichtlich des Ablaufes der intrazellulären Körnchenströmung (wenigstens bei den Melanophoren) nicht ohne Interesse sein. Vollzieht sich Ballung und Expansion im kernlosen und kernhaltigen Pigmentstern gleichmäßig und gleichzeitig? oder bleiben die Ausläufer des kernlosen Sternes bei ihrem großen Abstand vom Ballungszentrum im kernhaltigen Teil hinter jenem zurück? oder sollte gar der kernlose Stern sein eigenes

Ballungszentrum haben? Die letzte Erwägung birgt nicht viel Wahrscheinlichkeit, denn wir sehen sonst überall die Pigmentbewegung auf das zelluläre Zentrum bzw. die Sphäre<sup>1)</sup> orientiert und bei der üblichen Lage dieser Gebilde zum Kern haben wir keinen Grund zur Annahme, daß auch dem kernlosen Stern ein solches morphologisches

1) Vergl. W. J. SCHIMDT. Über pigmentfreie Ausläufer, Kerne und Zentren in den Melanophoren der Frösche, erscheint im Arch. f. Zellforschung.

Zentrum der intrazellulären Körnchenströmung zukommt. Leider boten meine Präparate zur Beantwortung der eben aufgeworfenen Fragen keine Anhaltspunkte; denn die Chromatophoren waren in ihnen durchweg expandiert.

### Bücherbesprechungen.

**Dürken, Bernhard.** Einführung in die Experimental-Zoologie. 446 Seiten mit 224 Textabbildungen. Berlin, Julius Springer. 1919. Preis geheftet 28 M., gebunden 32 M. + 10 % Teuerungszuschlag.

Förderung des Interesses und Verständnisses für die Experimentalforschung in der Zoologie ist das Hauptziel des Buches von DÜRKEN. Gleichzeitig sollen ältere Darstellungen durch Verwertung der neuesten Forschungsergebnisse ergänzt werden. Manche Spezialprobleme bleiben unberücksichtigt, da nur eine Einführung zu geben beabsichtigt ist, die mit den wichtigsten Fragen bekanntmacht. Die Aufklärung von Formbildungsprozessen durch Versuche an Tieren bildet den Stoff des Buches, der sich in zwei Hauptteile, die Formbildung im Leben des Individuums und die Formbildung im Leben der Art gliedert. Versuche an Pflanzen und sogenannte anorganische Analogien werden übergangen.

Eine kurze Einleitung geht den speziellen Darstellungen voraus. Es wird hier zuerst das zu schildernde Gebiet umgrenzt und eingeteilt. DÜRKEN will unter Experimental-Zoologie den ganzen Bereich experimentellen Forschens verstehen, der in die Entwicklungsmechanik, die Ergründung der ursächlichen Zusammenhänge und die experimentelle Morphologie, die experimentelle Erweiterung der beschreibenden Gebiete, zerfällt. Allerdings sind diese beiden Forschungsgebiete nicht scharf voneinander zu trennen. Weiterhin begründet DÜRKEN in Kürze die Berechtigung der kausalen Fragestellung gegenüber dem sogenannten Konditionismus und weist auf die Vielfältigkeit gemeinsam wirkender Faktoren sowie auf die Zusammensetzung des Gesamtgeschehens aus einer Anzahl von Einzelvorgängen hin. Ein näheres Eingehen auf die Anschauungen des Mechanismus und Vitalismus wird unterlassen und nur gezeigt, daß kausal-analytische Forschung unabhängig von beiden ihren Weg zu gehen hat.

Der erste Hauptteil behandelt die Formbildung des Individuums. Er beginnt mit einem Kapitel über den Anfang der embryonalen Entwicklung, die Entwicklungserregung und Befruchtung. Danach werden die Faktoren der embryonalen Entwicklung geschildert, und zwar zuerst die äußeren, dann die inneren, deren Träger die Anlagemasse oder das Idioplasma ist. In besonderen Kapiteln wird die Potenz der Furchungszellen, Relation und Korrelation, Regeneration, Explantation und Transplantation besprochen. Ein Schlußkapitel des ersten Hauptteiles bringt eine zusammenfassende Betrachtung der Gesamtheit der Entwicklungsfaktoren, welche den Ablauf der embryonalen und postembryonalen Formbildung leiten, nach allgemeinen Gesichtspunkten.

Im zweiten Hauptteil über die Formbildung der Art wird das Verhalten des Idioplasmas im Zusammenhange der Generationen betrachtet und ein Überblick über die experimentelle Vererbungslehre gegeben. DÜRKEN schildert hier zuerst in Kürze die MENDEL'sche Vererbungstheorie, behandelt dann die Frage der Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes und schließt mit einem Kapitel über die Veränderbarkeit des Idioplasmas und die Erwerbung neuer Anlagen.

DÜRKEN beschränkt sich nicht auf eine Nebeneinanderstellung von Forschungsergebnissen, sondern gibt eine völlig durchgearbeitete kritische Darstellung unter persönlicher Stellungnahme zu den Problemen, an deren Lösung er selbst durch Spezialforschungen sich vielfach beteiligt hat. Übersichtliche Anordnung des Stoffes, klare Ausdrucksweise, allgemeine Darlegungen am Anfang und Zusammenfassungen am Schluß größerer Abschnitte erleichtern die Übersicht über das Buch, so daß das gesteckte Ziel sicher erreicht wird. Eine große Anzahl von Abbildungen, darunter zahlreiche Originale, in vorzüglicher Wiedergabe erleichtern das Verständnis der Beschreibungen. In einem kurzen Literaturverzeichnis sind die wichtigsten und neuesten Arbeiten, auf die die Darstellung Bezug nimmt, zusammengestellt. Dadurch wird es leicht möglich sein, selbst zu den Quellen zu gelangen.

**Raubers Lehrbuch der Anatomie des Menschen.** Neu bearbeitet und herausgegeben von FR. KOPSCH. 11. verm. u. verb. Aufl. Abt. 4: Eingeweide. Leipzig, Georg Thieme, 1920. Preis geb. 21,50 M. + 40% Teuerungszuschl. + Sortimenterzuschlag.

Auch der vierte Band, der dem dritten rasch im Erscheinen folgte, zeigt mancherlei Ergänzungen und Verbesserungen im Text sowie die Ausschaltung einer Anzahl älterer Abbildungen, die durch viel vollkommenere ersetzt wurden. Der Umfang des Buches ist trotzdem unverändert geblieben. Die Wiedergabe der Abbildungen, namentlich der farbigen, ist eine viel gelungenere als in Band 2 u. 3 dieser Auflage und von denen der vorigen Auflage infolge des sehr viel besseren Papiers nicht mehr erheblich verschieden. H. v. E.

---

**INHALT. Aufsätze.** Eduard Michl, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Bos taurus* L. Mit 8 Abbildungen. S. 193—215. — Werner Kornfeld, Über Pigmentbrücken zwischen Corium und Epidermis bei Anuren. Mit 9 Abbildungen. S. 216—229. — W. J. Schmidt, Einige Bemerkungen über „Doppelsternchromatophoren“ bei Urodelenlarven. Mit 7 Abbildungen. S. 230 bis 239. — **Bücherbesprechungen.** DÜRKEN, BERNHARD, S. 239—240. — RAUBERS Lehrbuch der Anatomie des Menschen, S. 240.

---

Abgeschlossen am 31. Juli 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.

---

53. Bd.

✻ 15. September 1920. ✻

No. 10/11.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Über eine obere Extremität mit mehrfachen Arterienvarietäten.

VON GUSTAV MICHELSSON,

Prosektorgehilfe am Anatomischen Institut zu Dorpat

Mit einer Abbildung.

Vor einiger Zeit gelangte im Präpariersaal des anatomischen Instituts der hiesigen Universität die Leiche eines Finnen zur Zergliederung, welche eine Anzahl interessanter Besonderheiten aufwies. Am Brustkorb, welchen Prof. H. ADOLPHI<sup>1)</sup> beschrieben hat, fand sich eine bewegliche dreizehnte Rippe bei gleichzeitiger Reduktion der ersten Rippe. An der linken oberen Extremität fand sich eine Anomalie des Plexus brachialis und eine Kombination seltener Anomalien der Ober- und Unterarmarterien, welche im Folgenden beschrieben werden sollen.

Wir beginnen mit dem Armgeflecht. Der Plexus brachialis wird aus CV bis Th II gebildet, wobei auch noch C IV ein feines Fädchen zum Plexus abgibt. Unter dem Schlüsselbein vereinigen sich diese Nerven zu einem einzigen etwa 2 cm langen Strange, auf welchem man eine seichte Furche bemerkt, die ihn in eine obere und untere Partie gliedert. Dieser gemeinsame Stamm teilt sich in zwei Stränge; aus dem vorderen gehen die Nn. musculo-cutaneus, medianus, ulnaris und cutaneus antibrachii medialis, aus dem hinteren die Nn. radialis und axillaris hervor. Eine Medianusschlinge wird nicht gebildet.

1) ADOLPHI, H., Über die Wirbelsäule und den Brustkorb zweier Finnen (russ.). Russischer Arzt 1914, und Morph. Jahrb. 1914.

Die Topographie der großen Gefäße und Nerven in der Achselhöhle war folgende: Der einheitliche Nervenstamm und die von ihm abgehenden Nerven liegen lateral von der *A. axillaris*. Die *V. axillaris*, welche am unteren Rande des *M. pectoralis maior* aus den beiden *Vv. brachiales* entsteht, liegt zunächst medial von der *A. axillaris*. In ihrem weiteren Verlauf wendet sie sich unter der *A. axillaris* hindurch und gelangt auf die laterale Seite derselben, wo sie zwischen der *A. axillaris* und dem *Plexus brachialis* liegt. Proximalwärts von der *A. thoraco-acromialis*, unter welcher sie hindurchgeht, wendet sie sich vor der *A. axillaris* wieder auf die mediale Seite der Arterie hinüber, um dann in normaler Weise vor dem *M. scalenus anterior* in die *V. anonyma sinistra* zu münden.

Die *A. axillaris*, welche also anfänglich unter, dann über der *V. axillaris* und medial vom *Plexus brachialis* liegt, gibt in normaler Weise die *Aa. thoracalis suprema*, *thoracodorsalis*, *thoracalis lateralis* und *subscapularis* ab. Die beiden *Aa. circumflexae humeri* entspringen gemeinsam gegenüber dem Ursprung der *A. subscapularis*.

Am unteren Rande des *M. pectoralis maior* teilt sich die *A. axillaris* in eine tiefe und eine oberflächliche Oberarmarterie. Die stärkere *A. brachialis profunda* verläuft wie die normale *A. brachialis* im *Sulcus bicipitalis*, gelangt unter dem *Lacertus fibrosus* hindurch zur Ellenbeuge und teilt sich, der Sehne des *Biceps* aufliegend, in ihre beiden Endäste: die *A. interossea communis* und die *A. radialis*. Etwa im oberen Drittel kreuzen der *N. cutaneus antebrachii medialis* und der *N. ulnaris* die Arterie, um von deren lateralen zur medialen Seite zu gelangen. Der *N. medianus* macht seine Spiraltour in gewöhnlicher Weise vor der Arterie. Die tiefe Oberarmarterie wird von zwei Venen begleitet.

Im oberen Drittel ihres Verlaufes gibt die *A. brachialis profunda* drei Äste ab: einen Ast zum *Triceps*, einen selbständigen *Ramus deltoideus* und die *A. profunda brachii*. Im mittleren Drittel gehen die *A. collateralis ulnaris superior* und die beiden oberen *Aa. bicipitales* ab. Am unteren Drittel entspringen die *A. bicipitalis tertia*, welche unter dem Ansatz des *M. brachialis* hindurch zum *Biceps* gelangt, ferner die *A. collateralis ulnaris inferior* und einige Muskeläste zum *Triceps* und *Brachialis*.

Die oberflächliche Arterie des Oberarms — *A. brachialis superficialis* — liegt nach ihrem Ursprung ein kurzes Stück medial von der tiefen Arterie, wendet sich dann vor dieselbe, um im unteren Drittel auf die laterale Seite zu gelangen. Von der tiefen Arterie ist sie durch den *N. medianus*, der zwischen beiden Arterien verläuft, getrennt. Im oberen Drittel ziehen, wie schon erwähnt, der *N. cutaneus antebrachii medialis* und der *N. ulnaris* ebenfalls zwischen beiden Arterien hindurch. Nachdem die *A. brachialis anterior* unter dem *Lacertus fibrosus* hindurchgegangen ist, teilt sie sich am distalen Rande desselben in zwei Endäste: in eine oberflächlich verlaufende *A. ulnaris* und in einen *Ramus anastomoticus*, welcher in die, aus der *A. brachialis posterior* entspringende, *A. radialis* mündet.

Die *A. brachialis superficialis* gibt nur Muskeläste zum *Biceps*, drei von ihnen entspringen etwa in der Mitte ihres Verlaufes, ein vierter kurz vor dem proximalen Rande des *Lacertus fibrosus*. Von der obersten *A. bicipitalis* an wird die *A. brachialis superficialis* von einer Vene begleitet; diese entsteht aus dem Zusammenfluß der *V. collateralis ulnaris superior* und einer ansehnlichen Vene, welche die erste der oberflächlichen *A. bicipitales* begleitet. Die *Vena brachialis*

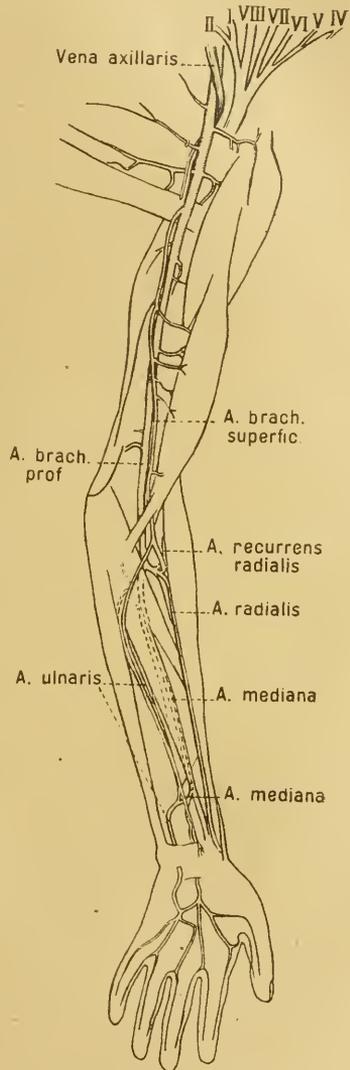
superficialis mündet an der Vereinigungsstelle der beiden Vv. brachiales profundae in die V. axillaris. Während ihres ganzen Verlaufes ist die A. brachialis superficialis von der Fascia brachii bedeckt.

In der Ellenbeuge teilt sich die A. brachialis profunda auf der Bicepssehne in eine A. interossea communis und eine etwas dünnere A. radialis.

Die A. radialis nimmt etwa 1 cm nach ihrem Ursprung den radialen Endast der A. brachialis superficialis auf. Vor dieser Vereinigung gibt sie von ihrer vorderen Seite zwei kleine Ästchen ab, welche mit sehr kurzem gemeinsamen Stauem entspringen, das obere dringt in den M. extensor carpi radialis longus, das untere stärkere Ästchen geht unter den Extensores carpi radialis hindurch und gelangt, dem Supinator aufliegend, in die Tiefe, versorgt die drei genannten Muskeln, wendet sich dann um den Radius herum und verzweigt sich im radialen Teil des Extensor digitorum communis und des Abductor pollicis longus. Außer diesen Ästen entspringt noch von der A. radialis vor der Einnümdung der oberflächlichen Oberarmarterie die schwache A. recurrens radialis. Nachdem die A. radialis in normaler Weise den Ramus volaris superficialis und die Rami carpei volaris und dorsalis abgegeben hat, teilt sie sich im Spatium interosseum dorsale, bedeckt vom M. interosseus dorsalis I, in die A. interossea prima und die A. indicis volaris radialis, welche letztere mit einem Ast der A. mediana anastomosiert.

Der zweite Endast der A. brachialis profunda, die A. interossea communis, entsendet bald nach ihrem Ursprung die A. recurrens ulnaris, ferner einen Muskelast für den M. flexor digitorum profundus und einen ziemlich starken Ast, welcher an der Unterseite des Flexor carpi ulnaris abwärts zieht und bis über die Mitte des Unterarms verfolgt werden kann. Diesen Muskelast findet man auch sonst recht häufig.

Ungefähr 1 cm unterhalb der Tuberositas radii teilt sich die A. interossea communis in die Aa. interossee volaris und dorsalis und A. mediana. Die A. mediana ist nicht nur die stärkste der drei genannten Arterien, sondern das stärkste Gefäß des Unterarms überhaupt. Sie zieht zwischen dem M. flexor digitorum profundus und sublimis zur Handfläche und liegt während ihres ganzen Verlaufes an der



radialen Seite des *N. medianus*, welcher in normaler Weise vor der *Interossea communis* und zwischen beiden Köpfen des *Pronator teres* hindurch zum Unterarm gelangt. Annähernd 3 cm über dem *Lig. carpi volare* tritt die *A. mediana* am radialen Rande des *M. flexor digitorum sublimis* an die Oberfläche und teilt sich in zwei ungleiche Äste. Der eine bedeutend dünnere Ast setzt die Richtung der *A. mediana* fort und gelangt zusammen mit dem *N. medianus*, jedoch jetzt an dessen ulnarer Seite, durch den *Canalis carpi* zur *Vola manus*. Der andere Ast, welcher ebenso dick ist, wie die *A. mediana*, geht unter rechtem Winkel ab, läuft quer über den *M. flexor digitorum sublimis* und vereinigt sich hier mit der *A. ulnaris superficialis*. Die Fortsetzung dieser beiden Arterien zieht in der Lage der normalen *A. ulnaris* zwischen den Sehnen des *Flexor carpi ulnaris* und *Flexor digitorum sublimis* durch ein besonderes Fach des *Lig. carpi volare* zur *Vola manus*. Die *A. mediana* gibt nur kleine Muskelästchen zu den benachbarten Muskeln ab.

Die *Interossea volaris* gibt außer einigen Muskelästen, kurz bevor sie unter den *M. pronator quadratus* gelangt, ein recht starkes Ästchen ab, welches ulnarwärts ziehend die *Ulna* überschreitet und zusammen mit dem *Ramus dorsalis N. ulnaris* unter dem *Flexor carpi ulnaris* hindurch bis zum *Processus styloideus ulnae* verfolgt werden kann. Dieses Ästchen, welches von TIEDEMANN auf Taf. XLVI, Fig. 1 abgebildet und als *A. dorsalis manus ulnaris* bezeichnet wird, verzweigt sich im *M. pronator quadratus* und *flexor carpi ulnaris*. Ein feines Ästchen zieht an der dorsalen Fläche der *Ulna* aufwärts. Die gut entwickelte *A. interossea dorsalis* zeigt keine Besonderheiten.

Die vordere Oberarmarterie teilt sich, wie schon erwähnt, nachdem sie unter dem *Lacertus fibrosus* hindurchgegangen ist, in zwei oberflächlich verlaufende Arterien. Der radiale Ast mündet nach 2 cm langem Verlauf in die *A. radialis*. Der ulnare Ast zieht in ziemlich starkem Bogen über den Ursprung der *Flexoren* abwärts zum radialen Rande des *M. flexor carpi ulnaris*, hier verläuft er zwischen dem genannten Muskel und dem *M. flexor digitorum sublimis*. Etwa in der Mitte des Unterarmes wird er von dem *M. palmaris longus* gekreuzt. Ungefähr 3 cm über dem *Lig. carpi volare* nimmt er unter rechtem Winkel den queren Ast der *A. mediana* auf und verläuft dann, wie oben beschrieben, im *Sulcus ulnaris*. Die Arterie ist während ihres ganzen Verlaufes von der Faszie bedeckt. In die Hohlhand setzen sich die *A. mediana* und *A. ulnaris* fort. Die *A. mediana* setzt sich unmittelbar in die *A. digitalis communis II* fort. Die *A. ulnaris* teilt sich gabelförmig in drei Endäste: die *A. volaris digiti V ulnaris* und die *Aa. digitales communes IV et III*. Kurz vor ihrer Teilung ist die *A. ulnaris* mit der *A. mediana* durch eine starke Anastomose verbunden. Gegenüber der Einmündung dieser Anastomose entspringt aus der *A. mediana* eine dünne Arterie, welche in die *A. indicis volaris radialis*, die aus der *A. metacarpea prima* stammt, mündet. In diesen Verbindungsast mündet ein feiner Zweig aus dem *Ramus volaris superficialis* der *A. radialis*. Der *Arcus profundus* verhält sich völlig normal.

Auch der rechte Arm dieser Leiche wies einige Besonderheiten auf. Dieselben Cervikal- und Thorakalnerven wie links vereinigten sich auch hier zu einem gemeinsamen Stamme, aus welchem in derselben Weise wie am linken Arm die langen Nerven hervorgingen. Die *A. axillaris* setzte sich nur in eine *A. brachialis*

fort. Diese liegt im oberen und mittleren Drittel medial vom N. medianus, im unteren Drittel geht der Nerv unter der Arterie hindurch auf deren mediale Seite. Sie entspricht also einer A. brachialis superficialis.

In der Literatur konnte ich keinen Fall finden, wo eine analoge Kombination von Arterienvarietäten der oberen Extremität beschrieben wäre. Jedoch ist unser Fall kein vollständiges Unikum; einzelne Teile der Anomalie sind in anderen Kombinationen oder als selbständige Varietäten schon beschrieben.

BARKOW<sup>1)</sup> beschreibt ein Oberarmpräparat, bei welchem die A. brachialis superficialis an der Grenze des oberen und mittleren Drittels des Oberarmes entspringt. Beide gleichstarken Oberarmarterien verlaufen darauf nebeneinander bis zur Ellenbeuge. Die oberflächliche teilt sich hier in eine oberflächliche A. ulnaris und eine normale A. radialis. Letztere nimmt ca. 4 cm unterhalb ihres Ursprungs eine starke, 1 cm lange Anastomose aus der tiefen A. brachialis auf. Der gemeinsame Stamm verläuft dann als normale A. radialis.

Bei einem anderen Präparat, welches BARKOW beschreibt und abbildet<sup>2)</sup>, sind die Verhältnisse ähnlich wie am Unterarm unseres Präparates. An der Grenze des oberen und mittleren Drittels des Oberarmes entspringt eine A. brachio-ulnaris<sup>3)</sup>. Die A. interossea communis teilt sich unter dem M. pronator teres nur in eine A. interossea dorsalis und eine sehr starke A. mediana. Etwa 6 cm oberhalb des Handgelenkes kommt die Mediana zwischen dem M. flexor pollicis longus und dem M. flexor digitorum sublimis aus der Tiefe hervor, bildet hier „nur von der Haut und der Faszie bedeckt, einen Arcus medianus anti-brachialis, der sich quer zur Ulnarseite des Vorderarmes hinüberbeugt und sich mit der A. ulnaris als deren stärkere untere Wurzel verbindet“. Abweichend von dem bei uns beschriebenen Fall setzt sich die Mediana nicht in die Hohlhand fort.

Auch E. MÜLLER beschreibt einen Fall<sup>4)</sup>, bei welchem eine querverlaufende Anastomose im unteren Teil des Unterarms eine normale A. ulnaris mit einer stark entwickelten A. mediana verband.

Die Varietät der Hohlhandarterien gehört zum Typus Mediano-ulnaris und ist sowohl von JASCHTSCHINSKY als auch GEORGIEWSKY häufig beobachtet worden und soll uns hier nicht weiter beschäftigen.

Während die mannigfaltigen Varietäten der Halsarterien durch das bekannte Kiemenarterienschema von RATHKE eine befriedigende Erklärung finden, sind wir für die Extremitätenarterien nicht in derselben glücklichen Lage.

Die ersten Erklärungsversuche wurden auch in einer ganz anderen Richtung gesucht, indem man annahm, daß die Varietäten der Armarte-

1) BARKOW, Die angiologische Sammlung im anatomischen Museum der K. Universität zu Breslau. Breslau 1869, S. 131, Präparat Nr. 548.

2) BARKOW, l. c. S. 330. Präparat Nr. 1751, Abb. 47.

3) Wir gebrauchen nach E. MÜLLER diese Bezeichnung statt: „A. brachialis superficialis, welche sich in eine A. ulnaris (resp. radialis) fortsetzt.“

4) E. MÜLLER, Die Arterien des Menschen. Embryo 160.

rien durch Erweiterung normal vorhandener kleiner und kleinster, in vielen Fällen konstanter Arterienästchen entstehen. Namentlich W. GRUBER hat diese Richtung vertreten. Er beschrieb in der Ellenbeuge auf dem *Lacertus fibrosus* eine konstante Arterie, die *A. plicae cubiti*, aus deren Erweiterung verschiedene Varietäten dieser Gegend abgeleitet werden können. Auch die neuerdings von TONKOFF vertretene Anschauung, daß die Arterienvarietäten durch Erweiterung von normal vorhandenen Nervenarterien hervorgehen, ist hierher zu rechnen.

AEBY, namentlich aber seine Schüler BAADER und KRAUSE, gingen noch weiter, indem sie die Arterienvarietäten des Oberarmes auf ein im embryonalen Leben vorhandenes Netzwerk zurückführten.

Nach ihrer Annahme besteht das Arteriensystem im embryonalen Leben aus einem regellosen Netze von Kapillaren. Aus diesem bilden sich durch Erweiterung einiger Maschen und Verödung anderer die bleibenden Arterien. Es ist leicht denkbar, daß bald dieser, bald jener Teil des Netzes zur endgültigen Arterie ausgebildet wird, was zu Varietäten führen muß. Die auffallende Ähnlichkeit, die oft mit Tierbildungen besteht, erklärt diese Theorie gewissermaßen durch Konvergenz, denn auch beim Tier entsteht das Arteriensystem in derselben Weise wie beim Menschen und daher können auch bei der großen Variabilitätsmöglichkeit zufällig dieselben Abweichungen vorkommen.

Der Erweiterungstheorie, namentlich aber der Netztheorie haftet eine große Schwierigkeit an, man müßte nämlich eine große Anzahl ganz regelloser Varietäten erwarten. Tatsächlich ist aber dieses nicht der Fall, vielmehr lassen sich die Varietäten des Oberarms mit wenigen Ausnahmen in ganz bestimmte Typen einordnen, ferner gibt es Arterienästchen, welche sehr häufig zu ganz bestimmten Varietäten führen, so daß der Gedanke naheliegt, daß sie Rudimente sind, welche sich im Falle von Varietäten in ihrer ursprünglichen Weise entwickeln. Diesen Weg einer phylogenetischen Erklärung der Varietäten des Oberarms hat RUGE betreten.

Im Anschluß an RUGES Arbeit sind eine Reihe von Forschern bemüht, die Arterienvarietäten auf Tierformen zurückzuführen. Wir werden zunächst die Resultate dieser Forschungen auf unseren Fall anzuwenden suchen. Wir beschränken uns dabei naturgemäß nur auf die in unserem Fall vorkommenden Arterien, nämlich: *Aa. brachio-radialis*, *A. brachio-ulnaris*, *A. mediana* und die beiden Anastomosen.

Durch die Untersuchungen von ZUCKERKANDL, BAYER, E. SCHWALBE, GÖPPERT, E. MÜLLER, MANNER-SMITH u. a. sind wir über die vergleichende Anatomie der Armarterien gut unterrichtet.

Eine *A. brachioradialis inferior* ist bei allen Beuteltieren und Zahnarmen immer vorhanden, sie entspringt im unteren Drittel des Oberarmes und falls ein Foramen condyloideum vorhanden ist, unmittelbar über demselben. Bei den Nagetieren ist diese Arterie nicht immer vorhanden. Sie fehlt bei *Atherura*

*africana*, *Coelogenys paca*, *Hydrochoerus capibara*. Bei diesen Tieren übernimmt die Gefäßversorgung der radialen Seite ein *Ramus mediano-radialis*. Bei *Cavia cobaya*, *Myopotamus capyus*, *Lepus cuniculus* und *Mus rattus* kommt neben der *Brachio-radialis inferior* auch noch der *Ramus mediano-radialis* vor.

Die Karnivoren haben keine *Brachio-radialis*, bei ihnen ist das radiale Gefäß eine *A. mediano-radialis*, d. h. ein Gefäß, dessen distaler Teil mit dem Endstück der *A. brachio-radialis* und folglich auch mit dem Endstück der menschlichen *A. radialis* homolog ist, dessen proximaler Teil aber aus der *A. mediana* entspringt. Die Ausbildung dieses Gefäßes ist bei den Karnivoren nicht gleich. Bei *Aretitis* und den Feliden ist die *A. mediano-radialis* das Hauptgefäß des Unterarms, die *Mediana* tritt bei ihnen zurück. Bei den übrigen Karnivoren ist dagegen die *Mediana* das Hauptgefäß und die *A. mediano-radialis* ist schwach entwickelt oder aber beide Gefäße sind annähernd gleich stark entwickelt.

Bei den Insektivoren, von denen nur der Igel entwickelt ist, finden wir wieder eine *Brachio-radialis*, welche etwas über der Ellenbeuge entspringt.

Die Pinnipedier, Cetaceen, Ungulaten und Chiropteren lassen wir beiseite, da sie bei der speziellen Anpassung ihrer vorderen Extremität für die Phylogenie des Menschen nicht in Betracht kommen. Bei den Halbaffen finden wir eine im unteren Drittel des Oberarms entspringende *A. brachio-radialis*. Bei den Affen der alten Welt entspringt die *A. brachio-radialis* ebenfalls im unteren Drittel des Oberarms, nur bei *Cercopithecus sabaeus* (E. MÜLLER) entspringt die *A. brachio-radialis* im oberen Teil des Oberarms. Bei den Neuweltaffen finden sich zwei Typen: *Mycetes seniculus*, *Lagothrix Humboldtii*, *Rhesus nemestrinus*, alle *Ateles*-Arten haben ebenso wie die Altweltaffen eine *A. brachio-radialis inferior*. Ferner wurde dieselbe als Variation am rechten Arm eines von E. MÜLLER beschriebenen *Cebus capucinus* und beim dritten von BAYER beschriebenen *Cebus hypoleucus* beobachtet. Bei den übrigen Neuweltaffen finden wir eine in der Tierreihe ganz neue Erscheinung: eine aus der *A. axillaris* oder aus dem Anfangsteil der *A. brachialis* entspringende *A. brachio-radialis superior*. Hierher gehören alle Hapaliden, ferner *Nyctipithecus vociferans*, *Chrysothrix* sp., *Cebus hypoleucus* und *patuellus* und der linke Arm des von E. MÜLLER beschriebenen *Cebus capucinus*. Bei den Anthropomorphen entspringt die *A. radialis* wie beim Menschen in der Ellenbeuge.

Wir sehen also, daß die *Brachio-radialis* im Tierreich weit verbreitet ist und bis auf eine Gruppe der Neuweltaffen immer als *A. brachio-radialis inferior* auftritt. Es liegt daher nahe, die *A. brachio-radialis superior* als eine sekundäre Erscheinung aufzufassen, auf welche sich die beim Menschen vorkommende gleichnamige Varietät beziehen läßt. Eine andere Anschauung finden wir bei BAYER, dem allerdings noch kein so großes Vergleichsmaterial über die Arterien der Säugetiere vorlag. Nach BAYER<sup>1)</sup> ist gerade der hohe Ursprung der *Brachio-radialis* das Ursprüngliche. Er motiviert diese Anschauung damit, daß nichts für ein allmähliches Heraufrücken der *Radialis* spricht, während die Zweckmäßigkeit für das Herabrücken spricht. Durch das Herabrücken wird nämlich der einheitliche Stamm der *Brachialis* länger, wodurch der Blutstrom einen geringeren Widerstand findet, was für die Blutversorgung günstiger sein

1) BAYER S. 32.

soll. Er behauptet daher, daß „diese Varietätenform des Menschen (Ursprung der *A. brachio-radialis* aus der *A. axillaris*) als atavistische Einrichtung“ zu betrachten ist, „als welche sie notwendig der Vorläufer der normalen menschlichen Bildung ist“. Sehen wir zunächst ganz davon ab, daß die Neuweltaffen wohl kaum zu den Ahnen des Menschen gehören, so scheint diese Auffassung auch aus anderen Gründen sehr unwahrscheinlich. Wäre die *A. brachio-radialis superior* wirklich ein Atavismus, so müßten wir annehmen, daß die Vorläufer der Menschen und Affen eine *A. brachio-radialis inferior* besaßen, da wir sie noch jetzt bei fast allen Säugern finden; darauf muß ein gemeinsamer Vorfahr der Alt- und Neuweltaffen und damit auch des Menschen eine aus der *Axillaris* entspringende *A. brachioradialis* haben, diese wurde dann nur von einigen Neuweltaffen beibehalten, während sie sich bei den übrigen und bei allen Altweltaffen wieder in die schon ursprünglich vorhandene *A. brachio-radialis inferior* zurückverwandelte. Ein derartiger Vorgang scheint uns höchst unwahrscheinlich.

GÖPPERT gelangt auf Grund anderer Erwägungen zu demselben Resultat. Er weist darauf hin, daß bei *Hapale pennicillata*, *H. rosalia* und *Cebus hypoleucus* gelegentlich eine *A. brachioradialis inferior* vorkommen kann. Bei den beiden letztgenannten Tieren fand GÖPPERT sie nur auf einer Seite, wobei gleichzeitig ein den *M. biceps* versorgendes Gefäß bestand, welches genau wie eine *A. brachio-radialis superior* aus der *A. axillaris* entsprang. Dieses Gefäß strebte auf den Stamm der *A. brachio-radialis inferior* zu, ohne ihn jedoch zu erreichen. Diesen Ast deutet GÖPPERT als stark entwickelte *A. alaris* und nimmt an, daß die normale *A. brachio-radialis superior* der Hapaliden aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt ist. Der distale Teil entspricht einer ererbten *A. brachio-radialis inferior*, während der proximale eine erweiterte *A. alaris* ist. Daher ist nach GÖPPERT auch nur die *A. brachio-radialis inferior* als Rückschlag aufzufassen. Schon RUGE hatte die *A. brachio-radialis superior* nicht als Atavismus aufgefaßt, sondern als exzessive Entwicklung eines auf der Medianusschlinge reitenden Muskelästchens, d. h. der *Arteria alaris*, welche sich in die atavistisch zu deutende *A. brachio-radialis inferior* einsekt.

Die phylogenetische Erklärungsmethode ist somit einer sehr typischen und nicht gar zu selten auftretenden Arterienanomalie gegenüber nicht ausreichend. Nach den Untersuchungen von E. MÜLLER<sup>1)</sup> bildete die hoch entspringende *A. brachio-radialis* 31,8% aller überhaupt beobachteten Fälle dieser Varietät. Noch häufiger fand sie GRUBER. Nach den Angaben seiner 1849 erschienenen Arbeit<sup>2)</sup> fand er den Ursprung der *A. brachialis superficialis* am häufigsten aus der *A. axillaris*. Bei späteren Untersuchungen<sup>3)</sup> an 440 Armen fand er eine *Brachio-radialis* insgesamt 25mal, darunter mit einem Ursprung aus der *Axillaris* 8mal und im oberen Drittel des Oberarmes ebenfalls 8mal, also bei 64% aller beobachteten Fälle. POPOFF fand an 200 oberen Extremitäten 14mal eine doppelte *A. brachialis*, davon waren fünf eine *A. brachialis superficialis superior*,

1) E. MÜLLER, Die Arterien des Menschen.

2) GRUBER, Neue Anomalien als Beiträge zur physiologischen, chirurgischen und pathologischen Anatomie. Berlin 1849.

3) GRUBER, Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. St. Petersburg 1852.

d. h. 35,7%; von diesen hoch entspringenden Arterien nahmen drei, d. h. 21,4% aller doppelten *A. brachialis*, ihren Ursprung aus der *A. axillaris*.

Zusammenfassend läßt sich also sagen, daß die typische und häufige *A. brachio-radialis superior* in ihrer ganzen Ausdehnung nicht phylogenetisch erklärt werden kann, nur der distale Abschnitt, welcher einer *A. brachio-radialis inferior* entspricht, kann auf Tierformen zurückgeführt werden, der proximale Abschnitt dagegen läßt sich in dieser Weise nicht erklären.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen führt eine Untersuchung der *A. ulnaris* bzw. *brachio-ulnaris*.

Beiden meisten Beutlern fehlt eine *A. ulnaris* ganz, bei anderen, z. B. *Dasyurus viverrinus*, *D. Mangei*, *Macropus giganteus*, *Phaseolomys Wombat*, findet sich an der ulnaren Seite des Unterarms ein unansehnliches Gefäß, welches als *A. ulnaris* gedeutet werden kann. Bei den Zahnarmen fehlt ein entsprechendes Gefäß oder Gefäßnetz. Bei den Nagetieren ist die *A. ulnaris* ebenfalls nicht konstant und, wenn vorhanden, dann nur sehr schwach ausgebildet. Bei den Karnivoren ist stets eine, allerdings sehr schwach ausgebildete *A. ulnaris* vorhanden, ebenso beim Igel. Bei den Halbaffen, Affen und Anthropomorphen hat die *A. ulnaris* dieselbe Ausbildung wie beim Menschen. Wir sehen also, daß die typische *A. ulnaris* bei den niederen Tieren fehlt oder sehr schwach entwickelt ist und erst verhältnismäßig spät sich entwickelt.

Für die phylogenetische Erklärung der oberflächlichen *A. ulnaris* und oberflächlichen *A. mediana* kommen die beiden oberflächlichen Unterarmarterien in Betracht, welchen E. MÜLLER ein besonderes Augenmerk zugewandt und als *Aa. antebrachiales superficialia* bezeichnet hat. Die *A. antebrachialis superficialis ulnaris*, welche uns hier allein beschäftigen soll, ist identisch mit GRUBERS *A. plicae cubiti superficialis*. Diese Arterie entspringt meistens aus der *A. brachialis superficialis*, kann aber auch, falls diese nicht vorhanden ist, aus der tiefen Oberarmarterie entspringen. Charakteristisch ist ihr Verlauf über die Flexorengruppe zur ulnaren Seite des Unterarms, wo sie nach längerem oder kürzerem Verlauf endet.

Die *Aa. antebr. superf.* sind sehr verbreitet. E. MÜLLER<sup>1)</sup> beschreibt sie fast bei allen Beutlern und Zahnarmen. Zwei Fälle bei den Beutlern müssen wir besonders erwähnen. Bei *Dasyurus viverrinus* teilt sich die *A. brachio-radialis inferior* in eine *A. radialis* und eine *A. antibr. superf. ulnaris*, welche im unteren Teil des Unterarms sich an den *N. ulnaris* anlegt und „dann als schwache typische *A. ulnaris* in die Hand verläuft“, wo sie mit der *A. mediana* die Finger versorgt. Ähnlich sind die Verhältnisse bei *Onychogale lunata*. Die *A. brachialis superficialis* teilt sich in zwei Äste. Der eine zerfällt bald in Muskeläste, „während der zweite als eine typische *A. antebr. superf. ulnaris* über der volaren Flexorenmasse nach unten bis zu der *Vola* und dem *Dorsum manus* zu verfolgen ist. Der zur *Vola manus* ziehende Ast der *A. antebr. superf.* legt sich im untersten Teile des Unterarms dem *N. ulnaris* an und versorgt die oberflächlichen Bildungen

1) Die Armarterien der Säugetiere. Anat. Hefte 81.

des ulnaren Teils der Vola manus.“ Bei einem zweiten Exemplare reichte die A. antebr. superf. ulnaris nicht so weit.

Bei den Nagetieren und Raubtieren scheint die A. antebr. superf. ebenfalls allgemein verbreitet zu sein. Bei den Neuweltaffen beschreibt E. MÜLLER nur bei *Cebus capucinus* eine schwache A. antebr. superf., übrigens weist er selbst darauf hin, daß die Injektion der Unterarmarterien bei diesen Affen nicht ganz gelungen war. Vielleicht sind daher einige Arterien übersehen worden. Für die Altweltaffen beschreibt E. MÜLLER diese Arterie bei allen von ihm untersuchten Exemplaren, bei den Anthropoiden kommt sie nicht vor. Für den Menschen hatte schon GRUBER diese Arterie nachgewiesen und sie als A. plicae cubiti beschrieben. Auch E. MÜLLER hat sie beim Menschen in verschiedener Ausbildung gefunden.

Für die Erklärung einer oberflächlichen A. ulnaris könnten zunächst solche Formen in Betracht kommen, von denen wir ausführlich für *Dasyurus* und *Onychogale* berichtet haben. Hierzu ist jedoch zunächst festzustellen, daß diese Gefäße außerordentlich stark variieren. Von *Didelphys azarae* untersuchte E. MÜLLER drei Exemplare. Die A. antebr. superf. ulnar. fand sich bei allen dreien, die A. antibr. superf. mediana nur bei zweien. Von *Onychogale lunata* wurden zwei Exemplare untersucht; während beim ersten die A. antebr. superf. ulnaris bis zur Vola manus reichte, verlor sie sich am zweiten Exemplar viel früher. Eine große Variabilität dieser Arterien zeigt sich auch bei den anderen Tiergruppen. Es scheint uns daher, daß eine Ausdehnung der A. antebr. superf. ulnaris bis in die Hohlhand eine variable und ganz vereinzelt Erscheinung ist, auf welche man in keinem Fall die ganze A. ulnaris superf. des Menschen als Rückschlag zurückführen kann.

Dennoch spielt die A. antebr. superf. ulnaris oder A. plicae cubiti eine große Rolle bei der Erklärung der oberflächlichen A. ulnaris. Schon GRUBER<sup>1)</sup> hatte 1852 dieselbe als erweiterte A. plicae cubiti gedeutet. Diese Auffassung erhielt eine starke Stütze dadurch, daß E. MÜLLER<sup>2)</sup> zwei Fälle beschrieb (Embryo Nr. 87 und 91), bei denen die A. plicae cubiti in eine normale A. ulnaris einmündeten, und zwar an der Stelle wo die A. ulnaris unter der Flexorengruppe hervortritt. Denkt man sich den proximalen Teil der normalen A. ulnaris geschwunden, so würde in diesen Fällen eine oberflächliche A. ulnaris vorliegen. Es entspricht also bei einer oberflächlichen A. ulnaris der distale Teil dem distalen Teil einer normalen menschlichen A. ulnaris, der proximale dagegen einer erweiterten A. plicae cubiti seu A. antebr. superf. ulnaris.

Wenn man nun auch zugeben wird, daß die A. plicae cubiti, welche im ganzen Tierreich beinahe konstant vorkommt, beim Menschen ererbt ist, so ist damit aber noch nicht bewiesen, daß auch ihre Erweiterung und Verschmelzung mit dem distalen Stück der A. ulnaris, d. h. die ganze A. ulnaris superf., als Rückschlag gedeutet werden kann, da sie in dieser Gestalt im Tierreich nicht vorkommt. Vielmehr müssen wir die Deutung auch dieser häufigen und typischen Varietät der Erweiterungstheorie überlassen.

1) GRUBER, Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie.

2) E. MÜLLER. Die Armarterien des Menschen.

Die nächste Arterie, die wir betrachten, ist die *A. mediana*.

Bei den Beutlern und Zahnarmen ist die *A. mediana* das Hauptgefäß des Unterarms, welches allein die Hohlhandgefäße abgibt, ebenso beim Igel. Bei den Nagern tritt zur *A. mediana* ein noch recht schwach entwickelter Ramus *mediano-radialis*. Bei den Karnivoren ist, wie schon gesagt, der *mediano-radiale* Ast schwächer oder ebenso stark entwickelt wie die *A. mediana*. Bei Aretitis und den Feliden ist die *A. mediano-ulnaris* schon das Hauptgefäß des Unterarms. Bei den Halbaffen, Affen, Anthropomorphen und dem Menschen ist die *Mediana* rudimentär und durch die mächtig entfalteteten *A. radialis* und *ulnaris* verdrängt.

Das weit verbreitete Vorkommen der *A. mediana* rechtfertigt daher vollkommen die Anschauung, daß sie und ihre Varietäten von Tierformen abzuleiten sind.

Wir haben jetzt noch die Anastomosen näher in Betracht zu ziehen. Die Kubitalanastomose scheint im Tierreich als normale Bildung nicht vorzukommen, beim Menschen findet sich sie dagegen etwa bei 6%. E. MÜLLER<sup>1)</sup> fand sie bei 200 Feten 12mal, wobei drei verschiedene Typen unterschieden werden müssen.

Beim ersten vereinigen sich die *A. brachialis profunda* und *superficialis* so, daß die *A. recurrens radialis* entweder oberhalb oder unterhalb der Anastomose entspringt (zwei Fälle). Beim zweiten Typus entspringen die Äste der *A. recurrens radialis* von der Anastomose selbst (sieben Fälle). Beim dritten geht die Anastomose unter dem Ansatz der tiefen Bicepssehne hindurch. Im zweiten Fall wird die Anastomose augenscheinlich durch Inokulierung und Erweiterung der *A. recurrens radialis*, im dritten Fall der *A. subtendinea bicipitis*, eines feinen Astes der *A. brachialis*, welcher unter der Bicepssehne hindurchgeht, gebildet.

Also auch in diesem Fall können wir die Anastomose nicht phylogenetisch erklären, sondern müssen uns wieder auf die Erweiterungshypothese beschränken. Unser Fall, wo die Äste der *A. recurrens radialis* von der Anastomose entspringen, gehört offenbar zum zweiten Typus, und die Anastomose ist als Teil der *A. recurrens* zu deuten.

Auch die *mediano-ulnare* Anastomose kann nicht als Rückschlag gedeutet werden. Ein Ramus *mediano-ulnaris* kommt im Tierreich sehr selten vor. E. MÜLLER<sup>2)</sup> beschreibt einen solchen bei zwei Zahnarmen: *Bradypus tridactylus* und *Myrmecophaga jubata*. Bei *Bradypus* entspringt von der *A. mediana* etwas oberhalb des Handgelenkes ein feiner Ast, der zum *N. ulnaris* zieht, eine kräftige Anastomose von der *A. interossea* aufnimmt und dann in den oberflächlichen Hohlhandbogen mündet. Ganz ähnlich sind die Verhältnisse bei *Myrmecophaga jubata*. Hier gibt die *A. mediana* erst einen *mediano-radialen* und dann einen *mediano-ulnaren* Ast ab. E. SCHWALBE<sup>3)</sup> beschreibt ein *mediano-ulnares* Gefäß bei *Putorius foetidus* und ZUCKERANDL<sup>4)</sup> eine Anastomose zwischen einer sehr schwachen *A. ulnaris* und *A. interossea* beim Kaninchen.

1) E. MÜLLER, Die Arterien des Menschen.

2) E. MÜLLER, Die Arterien der Säugetiere.

3) E. SCHWALBE, Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien.

4) ZUCKERANDL, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarms II.

In all diesen Fällen steht es nicht einmal fest, ob diese Gefäße konstant sind, namentlich für die Zahnarmen muß man in Betracht ziehen, daß durch die Wundernetzbildung eine sehr große Variabilität herrscht. Es lassen sich aber auch im unteren Teil des Unterarms feine Gefäße nachweisen, deren Erweiterung zu Varietäten führen kann. BARTHOLDY<sup>1)</sup> und unabhängig von ihm TONKOFF<sup>2)</sup> beschreiben eine feine Anastomose zwischen A. ulnaris und radialis am distalen Ende des Unterarms. Nach TONKOFF ist diese Anastomose konstant und gibt auf- und absteigende Ästchen zum N. medianus, welche ihrerseits mit den A. nutriciae nervi mediani anastomosieren. Bei starker Entwicklung der A. mediana, welche nach TONKOFFS Ansicht durch Erweiterung der Anastomosen, welche die A. nutriciae um den N. medianus bilden, zustande kommt, kann daher leicht durch Erweiterung des mediano-ulnaren Abschnittes der queren Anastomose eine Varietät entstehen, wie wir sie beschrieben haben. -

Überblicken wir noch einmal die Resultate, zu denen uns die vergleichende Anatomie geführt hat, so sehen wir, daß in unserem Fall sich nur der Hauptstamm der A. mediana zwanglos als Rückschlag auf frühere Formen erklären läßt. Bei der Brachialis superficialis superior könnte nur das distale, einer A. brachialis superficialis inferior entsprechende Stück als Rückschlag aufgefaßt werden. Bei der A. ulnaris superficialis und den beiden Anastomosen müssen wir vollends ganz auf dieses Prinzip verzichten.

Außer der vergleichenden Anatomie ist auch die Entwicklungsgeschichte zur Erklärung der Varietäten herangezogen worden.

Die ersten embryologischen Angaben stammen von HYRTL. Er hatte bei vier menschlichen Feten aus dem zweiten und vierten Monat eine doppelte A. brachialis gefunden und dies für den normalen Zustand beim Embryo erklärt. Zu demselben Resultat kam 36 Jahre später DUVERNOY, er fand bei einigen (die Zahl ist nicht angegeben) sechsmonatigen Feten eine doppelte A. brachialis und leitete von diesem, von ihm für normal gehaltenen Zustande die Arterienvarietäten der vorderen Extremität ab. Beide Forscher befanden sich aber im Irrtum, wie RUGE für HYRTL und TONKOFF für DUVERNOY nachgewiesen haben. Auf Grund ausgedehnter Untersuchungen konnte TONKOFF nachweisen, daß schon vom zweiten Monate ab die Feten dieselben Verhältnisse aufweisen wie der Erwachsene. Augenscheinlich hatten beiden Autoren zufällig Extremitäten mit Variationen vorgelegen.

Dieser Irrtum würde nur ein historisches Interesse haben, wenn nicht MANNER-SMITH in seiner jüngst erschienenen Arbeit behaupten würde, daß bei sechsmonatigen Feten eine oberflächliche A. brachialis häufiger vorkäme als beim Erwachsenen. Er begründet diese Ansicht damit, daß E. MÜLLER an 200 fetalen Extremitäten 83 mal, d. h. bei 41,5%, eine oberflächliche A. brachialis fand. QUAIN dagegen bei 481 Erwachsenen nur 94 mal, d. h. bei 19,8%. Er hält es daher für bezeichnend, „daß beim menschlichen Fetus vom sechsten Monat des Fetal-lebens an aufwärts eine Brachialis superf. sehr häufig vorhanden ist, wenn nicht gar das normale Verhältnis darstellt“. <sup>3)</sup>

1) BARTHOLDY, Die Arterien der Nerven.

2) TONKOFF. Anat. Anz. Bd. 30.

3) MANNER-SMITH, Bd. 45, S. 62.

Zunächst ist zu bemerken, daß MANNER-SMITH sich offenbar in den Zahlenangaben versehen hat. E. MÜLLER hat eine doppelte A. brachialis bei Feten nicht an 83 Armen, sondern bloß an 44, d. h. bei 22%, gefunden. Bei den Erwachsenen fand E. MÜLLER allerdings diese Varietät nur bei 14%. Es wäre aber ganz entschieden falsch, wollte man aus diesen Zahlen den Schluß ziehen, daß die Arterien sich noch vom sechsten Monat bis zur Geburt so ändern, daß etwa 8% der A. brachialis superf. schwinden. Das Mißverhältnis erklärt sich augenscheinlich durch das für statistische Untersuchungen viel zu geringe Material. Dies geht deutlich daraus hervor, daß andere Autoren beim Erwachsenen mehr doppelte Oberarmarterien gefunden haben als E. MÜLLER bei den Feten. So fand z. B. SCHWEGEL<sup>1)</sup> an 140 Armen 34%, GIACOMINI<sup>1)</sup> an 302 Armen 21,2%. POPOFF dagegen an 200 Armen nur 8%.

Die ersten an genügend frühen Stadien menschlicher Feten ausgeführten Untersuchungen verdanken wir B. DE VRIESE und fast gleichzeitig E. MÜLLER. Diesen Arbeiten folgten eine ganze Anzahl anderer, welche uns mit der frühesten Entwicklungsgeschichte der Armarterien gut bekannt gemacht haben. Für die Selachier haben wir Angaben von E. MÜLLER, für Lacerta von SVENSSON, für Vögel von RABL (Ente), BERGER (Hühnchen), E. MÜLLER (Pinguin), für die Maus von GÖPPERT und für den Menschen außer von B. DE VRIESE und E. MÜLLER noch von EVANS.

In den frühesten Entwicklungsstadien der Maus und des Hühnchens, in welchen sich die Extremitätenknospe eben anlegt, gehen von der seitlichen Fläche der Aorta eine Reihe ganz unregelmäßig angeordneter Kapillaren aus, welche sich sehr bald durch Anastomosen zu einem die Extremitätenanlage ausfüllenden Netzwerk vereinigen.

Bei der weiteren Entwicklung beginnt eine Verminderung der Anzahl jener Arterien; einige von ihnen, und zwar diejenigen, welche den segmental angeordneten dorsalen Ästen der Aorta entsprechen, werden stärker, die übrigen intersegmentalen werden schwächer und verschwinden allmählich ganz. Auf diese Weise wird das zweite segmentale Stadium gebildet. Dieses Stadium ist bei allen oben genannten Tieren beobachtet worden.

Die Variabilität ist sehr groß. EVANS fand bei einem Hühnerembryo von 34 Somiten rechts vier Arterien, von denen zwei nicht segmental waren, links nur zwei.

GÖPPERT fand an Mäuseembryonen nicht nur, daß die Anzahl der segmentalen Arterien an verschiedenen Embryonen stark variiert, selbst an der rechten und linken Seite desselben Embryos ist die Anzahl verschieden oder sie entspringen an verschiedenen Segmenten.

Teils wird diese große Variabilität durch den Entstehungsmodus erklärt, andererseits trägt zur Erklärung dieser Erscheinung ein von EVANS angeführter mechanischer Umstand bis zu einem gewissen Grade bei. Der Embryo macht nämlich eine Krümmung um die Sagittalachse, so daß die linke Seite fester dem Körperwall anliegt, während die rechte sich freier und schneller entwickeln kann, sie erhält daher früher und in größerer Anzahl Blutgefäße als die linke Seite.

1) Zitiert nach E. MÜLLER.

In einem weiteren Stadium bildet sich eine dieser segmentalen Arterien stärker aus und wird zur endgültigen A. subclavia. Bei den verschiedenen Tieren bildet sich nicht immer dieselbe Segmentalarterie aus, so daß die Subklavien untereinander nicht homolog sind.

Während über die Bildung und Entstehung der Subclavia Übereinstimmung herrscht, haben die Untersuchungen über die Arterien der freien Extremität noch zu keiner Einigung geführt.

Die ersten Arterien der Extremitätenanlage bilden ein unregelmäßiges, das ganze Blastem durchsetzendes Kapillargefäßnetz. Nach E. MÜLLER gehen die Arterien nicht direkt aus diesem Netzwerke hervor, sondern aus ganz bestimmt gelagerten Netzbildungen, welche sich meistens um die Nerven lagern. Hierin liegt, wie E. MÜLLER betont, ein wesentlicher Unterschied mit der BAADER'schen Anschauung, nach welcher die Arterien aus einem unregelmäßigen Netzwerk hervorgingen und somit auch die Variationsmöglichkeit unendlich war. Aus dem perineuralen Netzwerk bilden sich die Arterien durch Erweiterung einiger und Verkümmern anderer Maschen. Auf diese Weise kommt ein kompliziertes Arterienverhältnis zustande, wie es E. MÜLLER unter Zugrundelegung einer Rekonstruktion eines 11,7 mm langen Embryos beschrieben hat. Nach diesem Stadium hat er ein Schema für die Entwicklung der Arterien ausgearbeitet, aus welchem sich, in ähnlicher Weise wie aus dem bekannten RATHKE'schen Schema für die Kiemenarterien, die Varietäten der Arterien ableiten lassen sollen. In einer Reihe von Abbildungen<sup>1)</sup> hat E. MÜLLER die Entstehung der verschiedensten Varietäten in anschaulicher Weise dargestellt. Für unseren Fall können wir nach diesem Schema die Brachio-ulnaris gut ableiten. Für die Kubitalanastomose müßten wir eine, wenn auch geringe Wachstumsverschiebung annehmen. Die Medianä bildet auf diesem Stadium noch ein starkes Unterarmgefäß. Für die mediano-ulnare Anastomose finden wir keine Anhaltspunkte.

So bestechend auch dieses Schema von E. MÜLLER ist, da es imstande ist, die meisten typischen Varietäten in einfacher Weise zu erklären, so verliert es doch sehr an Bedeutung durch die enorme Variabilität der embryonalen Arterien. Es müßten, wie ja auch E. MÜLLER selbst betont, ausgedehntere Untersuchungen angestellt werden.

Die wenigen Stadien, welche E. MÜLLER untersuchte, haben auch kein ganz eindeutiges Resultat gegeben, gerade beim Embryo von 11,7 mm, welcher dem Schema zugrunde liegt, sind die linke und rechte Seite nicht unwesentlich verschieden. Es ist daher sehr gut möglich, daß E. MÜLLERS Schema keinen allgemeingültigen Typus darstellt.

Diese Vermutung wird durch GÖPPERTS Untersuchungen stark gestützt. GÖPPERT konnte an Mäusen eine weit größere Anzahl von Individuen in allen Stadien untersuchen und fand eine sehr große Variabilität; einen Typus, der im Sinne E. MÜLLERS als Schema hätte dienen können, fand er nicht. Er verwirft daher auch E. MÜLLERS Anschauung und läßt dessen Schema höchstens für das Gebiet der Extremitätenwurzel gelten.

GÖPPERT leugnet auch eine Gruppierung der Arterienetze um die Nerven. Seiner Meinung nach gehen die Arterien direkt aus dem diffusen kapillaren Netz-

1) E. MÜLLER, Die Arterien des Menschen, Abb. 14.

werk hervor, welches anfänglich das Blastem durchzieht. GÖPPERTE bestätigt also die AEBY-BAADER'sche Anschauung und leitet die Arterienvarietäten auch im Sinne dieser Theorie ab, außerdem aber nimmt er auch noch an, daß in späteren Stadien Varietäten durch Erweiterung normal vorhandener kleiner Arterienstämmchen entstehen. So erklärt er die Entstehung einer *A. brachialis superficialis superior* ebenso wie RUGE durch Vereinigung einer *A. alaris* mit einer *A. brachialis superficialis inferior*. Die *A. ulnaris superficialis* faßt auch er als Erweiterung eines *A. plicae cubiti* auf.

Bis jetzt haben also die embryologischen Untersuchungen sehr wenig zur Erklärung der Entstehung von Arterienvarietäten des Armes beigetragen.

Die ontogenetischen Befunde stimmen auch nicht in allen Beziehungen mit den phylogenetischen überein. Die *A. brachio-radialis* ist bei den Tieren sehr oft mit einem *Canalis condyloideus* verbunden, diese Erscheinung tritt auch beim Menschen als Varietät auf und muß wohl als Rückschlag gedeutet werden, dennoch finden wir in der Ontogenie keine Spur dieses Zustandes. Ebenso findet sich in keinem Stadium eine typische *A. brachio-radialis inferior*. Mehr Übereinstimmung zwischen Phylogenie und Ontogenie herrscht bei den Unterarmarterien. Als erstes Gefäß bildet sich eine *A. interossea dorsalis*, darauf ist lange Zeit die *A. mediana* das Hauptgefäß des Unterarmes. Erst später bildet sich die *Radialis*, allerdings nicht als *A. brachio-radialis*, und zuletzt die *A. ulnaris*. Außerdem kommt im Embryonalleben eine *A. antebrachii superf.* (*A. plicae cubiti*) vor, welche sowohl in die *A. mediana* als auch *A. ulnaris* mündet.

Fassen wir die Resultate zur Erklärung unseres Falles zusammen, so können wir uns die Entstehung der Varietätenkombination etwa folgendermaßen vorstellen. Der vor dem *N. medianus* am Oberarm verlaufende Arterienstamm besteht morphologisch aus zwei Komponenten, der proximale, aus der *A. axillaris* entspringende Teil ist durch Erweiterung eines feinen Arterienstämmchens entstanden, welches konstant vorkommt und auf der Medianusschlinge reitet. Die meisten Autoren fassen dieses Gefäß als eine *A. alaris* auf, wahrscheinlich handelt es sich aber um eine *A. nutricia nervi mediani*, und zwar um die konstante erste, welche sowohl von BARTHOLDY als auch TONKOFF unabhängig voneinander beschrieben worden ist. Der distale Teil des Arterienstammes ist ebenfalls durch Erweiterung eines Arterienstämmchens hervorgegangen. Nach RUGE ist es ein ziemlich konstanter *Ramus bicipitalis*, der vor dem *N. medianus* zum Muskel zieht. Jedoch hat TONKOFF darauf aufmerksam gemacht, daß das genannte Stämmchen nicht sehr konstant ist, weit konstanter ist auch hier eine *A. nutricia nervi mediani* und es ist sehr wahrscheinlich, daß diese zur Varietät führt. Wir werden uns vorstellen müssen, daß beide genannten Stämme miteinander anastomosierten, der Anfangsteil der unteren kleinen Arterie muß anfänglich die so entstandene *A. brachialis superficialis* im unteren Drittel des Oberarmes mit der tiefen Arterie verbunden haben.

und nach Schwund dieses kurzen Stückes waren beide Arterien völlig getrennt. Die Kubitalanastomose, welche beide Oberarmgefäße in der Ellenbeuge verbindet, ist offenbar durch Erweiterung und Verschmelzung von Ästen der *A. recurrens radialis* entstanden. Die oberflächliche *A. ulnaris* ist dadurch zustande gekommen, daß eine *A. plicae cubiti superficialis* sich in das distale Stück der *A. ulnaris* einsenkte an der Stelle, wo diese aus der Flexorenmasse hervortritt. Dadurch, daß der proximale Teil der *A. ulnaris* entweder gar nicht angelegt wurde oder bald verkümmerte, gewann die *A. plicae cubiti* an Bedeutung.

Die starke *A. mediana*, welche wir in unserem Fall beobachten, erklärt sich ohne Zwang durch Erweiterung einer fast immer vorhandenen schwachen *A. mediana* oder aber der konstanten, den Nerven begleitenden feinen Arterien, welche bis in die Hohlhand hinein verfolgt werden können und auf welche TONKOFF aufmerksam gemacht hat. Die mediano-ulnare Anastomose können wir ebenfalls auf konstant vorhandene feine Anastomosen zurückführen. Es sind nach TONKOFF feine *Aa. nutriciae* und *mediani*, welche von der *A. ulnaris* und *radialis* entspringen und zum *N. medianus* ziehen, wo sie sich mit der *A. mediana* oder einer den Nerven begleitenden *A. nutricia* desselben verbinden.

Wir können also die Wege, auf denen die Variationen zustande kamen, genau angeben, die Ursachen aber, welche zur Erweiterung gerade dieser Arterien führten und welche allein eine ausreichende Erklärung des Zustandekommens derselben bilden würden, können wir zurzeit noch nicht angeben. Es gibt eine Anzahl kleiner Arterien, namentlich konstanter *A. nutriciae nervorum*, welche, soweit wir wissen, nie zu Varietäten führen. Als Beispiel sei hier nur die sowohl von BARTHOLDY als auch von TONKOFF beschriebene unterste Arterie des *N. medianus* am Oberarm genannt, sie entspringt aus der *A. collateralis ulnaris* und anastomosiert, längs dem *N. medianus* aufwärtsziehend, mit den anderen *Aa. nutriciae* dieses Nerven. Andere Arterien wiederum führen häufig zu Varietäten. Es liegt nahe, vorauszusetzen, daß diese Bevorzugung sich durch Rückschlag auf frühere phylogenetische Stadien oder durch den entwicklungsgeschichtlichen Gang erklären müßten, aber wie wir gesehen haben, tragen diese beiden Wissenschaften wenig zur Lösung des Problems bei. Die embryologischen Untersuchungen dürften noch zu wenig zahlreich sein, um ein abschließendes Urteil zu fällen. Die Phylogenie des Arteriensystems wiederum ist wie die Phylogenie aller Weichteile ein äußerst unsicheres Gebiet, wo man volle Aufklärung kaum erwarten kann, da bei völligem Mangel paläontologischer Beweise wir allein auf den Vergleich fertiger Endformen angewiesen sind, über deren Entstehung wir nichts wissen.

Zum Schluß möchte ich noch ganz kurz die eigentümlichen Abweichungen am Plexus brachialis besprechen. Wie oben beschrieben, ver-

einigen sich die Nn. C IV—Th II zu einer einzigen Platte, aus deren oberer Partie die Nn. musculo-cutaneus, medianus, ulnaris und cutaneus antebrachii medialis hervorgehen, aus der unteren die Nn. radialis und axillaris. E. MÜLLER hat zwei analoge Fälle bei Erwachsenen beschrieben. Der Plexus wurde in beiden Fällen aus 5 Nerven gebildet, welche in derselben Weise zu einer Platte verschmolzen, aus welcher die Nerven in derselben Weise hervorgingen. Es liegt in diesem Falle offenbar eine interessante Erhaltung embryonaler Formen vor. Bei Embryonen von 8—11 mm wird nach E. MÜLLER der Plexus brachialis aus den vier letzten Cervikal- und beiden ersten Thorakalnerven gebildet. Diese Nerven treten zu einer vertikal gestellten Platte zusammen. Diese teilt sich in zwei kräftige Stämme oder vielmehr Platten. Aus dem dorsalen Stamm sprossen zwei Spitzen hervor, die Nn. axillaris und radialis. Der ventrale Stamm teilt sich in die Nn. musculo-cutaneus, medianus und ulnaris.

#### Literaturverzeichnis.

- BAADER, Über die Variationen der Armarterien des Menschen und ihre morphologische Bedeutung. Diss. Bern 1886.
- BARKOW, Die angiologische Sammlung im anatomischen Museum der K. Universität zu Breslau. Breslau 1869.
- BARTHOLDY, Die Arterien der Nerven. SCHWALBES Morphologische Arbeiten 7, 1897, S. 393.
- BAYER, Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Oberarmarterien. Morphol. Jahrb. 19, 1893, S. 1.
- BREMER, The development of the aorta and aortic arches in rabbits. Americ. Journ. of Anat. 18, 1912, S. 111.
- DE VRIESE, Recherches sur l'évolution des vaisseaux sanguines des membres chez l'homme. Archives de Biologie 18, 1902.
- DUVERNOY, Die Entwicklung und Klassifikation der Arterienanomalien der oberen Extremität (russ.). Diss. Moskau 1875.
- ELZE, Beschreibung eines menschlichen Embryo von ca. 7 mm größten Länge. Anat. Hefte H. 106, 1908, S. 411.
- ELZE, Entwickeln sich die Blutgefäße aus netzförmigen Anlagen unter dem Einfluß der mechanischen Faktoren des Blutstroms? Verh. d. Anat. Gesellsch. 27. Vers. 1913 in Greifswald, S. 12.
- EVANS, On an instance of two subclavian arteries of the early arm bud of man and its fundamental significance. Anat. Record. 2, Nr. 9, 1908, S. 411.
- Earliest blood-vessels in the anterior limb buds of birds and their relation to the primary subclavian artery. Am. Journ. of Anat. 9, 1909, S. 281.
- GÖPPERT, Gefäßsystem in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs 6, Abt. 5, 1905.
- Rückbildung und Ersatz der A. brachialis bei Echidna. Morph. Jahrb. 30, 1905, S. 535.
- Die Beurteilung der Arterienvarietäten der oberen Gliedmaßen bei den Säugtieren und beim Menschen auf entwicklungsgeschichtlicher u. vergleichend-
- Anat. Anz. Bd. 53. Aufsätze.

- anatomischer Grundlage. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. 14, 1904, S. 170.
- Über die Entwicklung von Varietäten im Arteriensystem. Untersuchungen an den Vordergliedmaßen der Maus. Morph. Jahrb. 40, 1910, S. 268.
- GRUBER, Neue Anomalien als Beiträge zur physiologischen, chirurgischen und pathologischen Anatomie. Berlin 1849.
- Abhandlungen aus der menschlichen und vergleichenden Anatomie. St. Petersburg 1852.
- Über die neue und konstante oberflächliche Ellbogenbugschlagader des Menschen (Art. plicae cubiti superf.) nebst deren beiden Anomalien, der Art. mediana antebrachii superf. und ulnaris superf. Zeitschr. d. k. k. Gesellsch. d. Ärzte zu Wien 8, Bd. 2, 1852.
- KRAUSE. In HENLE'S Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen Bd. 3. 1876.
- MANNER-SMITH. The limb arteries of Primates. Journal of Anatomy and Physiology Vol. 44, S. 271 und 45, S. 23.
- E. MÜLLER. Beiträge zur Morphologie des Gefäßsystems:
- I. Die Armarterien des Menschen. Anat. Hefte H. 70, 1903, S. 379.
- II. Die Armarterien der Säugetiere. ibid. H. 81, 1905, S. 73.
- III. Zur Kenntnis der Flügelarterien der Pinguine. ibid. Heft 107.
- POPOFF, Zur Morphologie der Arterien der oberen Extremität des Menschen (russ.). Kasau 1914.
- QUAIN. The anatomy of the arteries of the human body. London 1844.
- RABL, Die erste Anlage der Arterien der vorderen Extremitäten bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. 69, 1906, S. 340.
- RUGE, Beiträge zur Gefäßlehre des Menschen. Morphol. Jahrb. 9, 1884.
- E. SCHWALBE, Über die Varietäten der menschlichen A. mediana in ihrer atavistischen Bedeutung. Diss. Heidelberg 1895.
- Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien. Morph. Jahrb. 23. 1895, S. 412.
- Beiträge zur Kenntnis der Arterienvarietäten des menschlichen Armes. SCHWALBE'S Morph. Arbeiten 8, 1898, S. 1.
- STIEDA, Über die Varietäten der Oberarm-Arterien. Anat. Anz., 37. Erg., 1910, S. 59.
- SVENSSON, Zur Morphologie der A. subclavia und axillaris bei Lacerta. Anat. Hefte, H. 113. 1908, S. 603.
- TIEDEMANN, Beobachtungen über die hohe Teilung der Armschlagader in die Speichen- und Ellbogenschlagader. Denkschr. d. k. Akad. d. Wiss. zu München 6, 1820.
- TONKOFF, Zur Morphologie der Ober- und Unterarmarterien (russ.). Kasan 1907.
- Die nervenbegleitenden Gefäßnetze beim Embryo und die Arteriae nutritivae nervorum beim Erwachsenen. Anat. Anz. 30, 1907, S. 471.
- ZUCKERKANDL, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarms. I. Anat. Hefte H. 11. II. ibid. H. 15.

Dorpat, September 1919.

Nachdruck verboten.

## **Vergrößerte Zahnmodelle für den anatomischen und zahnärztlichen Unterricht.**

Von Prof. FR. W. MÜLLER, Tübingen.

Mit 3 Abbildungen.

Der Besprechung der Zahnformen im anatomischen Unterricht stehen erhebliche Schwierigkeiten entgegen. Die Zeichnungen an der Tafel während des Unterrichts können nur die erste, grundlegende Auffassung der Zahnformen anregen, nicht aber das Verständnis des Reliefs der Zähne, insbesondere der Kronen, vermitteln. Hier ist als Ergänzung die genaue Demonstration und außerdem das häufige Anschauen der Objekte selbst durch die Studierenden unumgänglich nötig; aber auch so wird sich eine befriedigende Lösung dieser Frage kaum erzielen lassen. Der Grund für diese Schwierigkeit besteht teils in der Kleinheit der Objekte, teils in der Unmöglichkeit, tadellos geformte und gut erhaltene Zähne in genügender Zahl zur Demonstration zur Verfügung zu stellen.

Die geringe Größe der Zähne macht die Anwendung der Lupe nötig, wenn es gilt, über feinere Reliefverhältnisse ins klare zu kommen. Nun ist aber bekannt, wie unvollkommen die mit Hilfe der Lupe gewonnenen Eindrücke sind, und wie schwer es ist, aus den einzelnen Bildern das Gesamtbild zu konstruieren. Für die meisten Studenten ist diese Aufgabe entschieden zu schwierig. Dazu kommt der weitere, oben angeführte Grund, daß es nicht möglich ist, für eine größere Anzahl von Höreyn die nötigen Anschauungsobjekte zu beschaffen. Unter den Tausenden von Zähnen, welche von dem Präpariersaalmaterial gewonnen werden, sind ja immer nur sehr wenige, die sich durch ihre gute Erhaltung und Ausbildung zur Demonstration eignen, und diese entstammen dann ganz verschiedenen Gebissen. Kein anatomisches Institut wird wohl in der Lage sein, so viele vollständige, gut erhaltene Gebisse zum Unterricht aufzubringen, wie für die Zahl der Studierenden nötig wäre.

In besonders schwieriger Lage sind wir nun aber den Studierenden der Zahnheilkunde gegenüber, deren Zahl sich in letzter Zeit stark vergrößert hat. Für diese ist die genaue Kenntnis der Zahnformen noch von erheblich größerer Wichtigkeit als für die Mediziner, und ihnen gegenüber dürfte der Mangel an gutem Anschauungsmaterial am fühlbarsten sein.

Wie hinderlich dieser Mangel im Unterricht ist, habe ich selbst erfahren, als ich im letzten Sommer für mehr als 80 Studierende der Zahn-

heilkunde eine Spezialvorlesung über Anatomie des Kopfes hielt. Es ergab sich gebieterisch die Aufgabe, Anschauungsobjekte herzustellen, welche die oben gekennzeichneten Mängel vermeiden.

So entstand eine Serie von 16 Modellen aller Ersatzzähne der rechten Seite in achtfacher Vergrößerung. Über diese Vergrößerung hinauszugehen, fand ich unnötig, weil sie schon für ein ziemlich großes Auditorium ausreichend ist: das kleinste der Modelle mißt 18 cm, das größte 26 cm.

Es konnte nun nicht die Aufgabe sein, ein vorhandenes, typisch ausgebildetes und gut erhaltenes Gebiß vergrößert zu modellieren, weil auf diese



Abb. 1. Schneide- und Eckzähne des Ober- u. Unterkiefers in natürl. Stellung.

Weise der größte Teil der Zähne im abgenutzten Zustande dargestellt worden wäre, und es kam ja gerade darauf an, die charakteristischen Eigentümlichkeiten der einzelnen Zähne und ihrer Bestandteile zur Anschauung zu bringen. Die Kronen modellierte ich deshalb nach solchen Objekten, welche zwar völlig ausgebildet, aber noch in keiner Weise abgenutzt, also im Durchbruch begriffen waren. Für die Wurzeln dagegen konnte diese Erwägung nicht maßgebend sein; im Gegenteil, sie mußten solchen Objekten entsprechen, welche schon ihre volle Ausbildung erlangt hatten und durch ihre Antagonisten in Anspruch genommen waren, weil bekanntlich nur unter dieser Bedingung die Wurzel zur günstigsten Entfaltung kommt. Die Länge und Form der Wurzel entspricht also dem tätigen, an seiner Krone schon etwas abgenutzten Zahn. Wollte man diesen Umstand umgehen und der Natur völlig getreu bleiben, so müßte man für die meisten Zähne zwei Modelle haben, deren eines die intakte Krone, aber eine unvollständige Wurzel, deren anderes die abgenutzte Krone und die vollständig ausgebildete Wurzel zeigt. Ich glaubte, bei der Herstellung der Modelle von dieser Kom-

plikation absehen zu sollen, zumal sich diese beiden Formen, wenn sie erwünscht sind, aus den fertigen Gipsmodellen leicht herstellen lassen. Auch die Frage des Preises kommt dabei in Betracht.

Bei der Modellierung wurden die in der Literatur vorhandenen guten Beschreibungen der Zähne und eine größere Anzahl schön erhaltener Präparate von Zähnen, größtenteils aus der Sammlung der Tübinger anatomischen Anstalt, benutzt. Varietäten wurden, soweit möglich, vermieden, um die typische Form der Krone und Wurzel recht deutlich hervortreten zu lassen.

Die Maße wurden mit Zirkel und Schiebelehre auf 0,1 mm genau genommen, zuerst die wichtigsten Ansichten in achtfacher Vergrößerung gezeichnet, und dann wurde unter steter Kontrolle durch das Objekt die Modellierung mit Plastilin um einen hölzernen Kern durchgeführt.

Ich lasse nun eine kurze Beschreibung der wichtigsten Merkmale der einzelnen Zähne folgen, um zu zeigen, welche Besonderheiten hauptsächlich bei der Modellierung beachtet wurden.

1. *Incisivus superior medialis*: Krone groß und breit; die Schneidekante ist leicht gewellt und bildet mit dem unteren Ende der medialen Kronenkante einen rechten Winkel, geht dagegen in den gebogenen lateralen Kronenrand mit einer Rundung über. Die labiale Fläche ist gegen die Wurzel hin stärker gekrümmt als nach der Schneidekante hin und trägt zwei flache Längsrinnen. Der Kronenabsatz am Zahnhals ist scharf. Die linguale Fläche zeigt zwei kräftige Randwülste, deren medialer gegen den Zahnhals hin in ein deutliches Tuberkulum übergeht. Der Zahnhals ist leicht eingezogen. Die Wurzel ist etwa um ein Drittel länger als die Krone, endigt stumpf und ist abgerundet vierkantig, mit sehr stumpfer Kante vorn; sie weicht gegenüber der Krone leicht nach lateralwärts ab.

2. *Incisivus superior lateralis*: Der Zahn ist im ganzen bedeutend schwächer als der mediale Schneidezahn. Die Krone ist erheblich schmaler und etwas kürzer; ihre laterale Kante ist im ganzen und namentlich nach der Schneidekante zu stark abgerundet. Die labiale Fläche ist von zwei Längsrinnen durchzogen und labialwärts stark konvex. Die linguale Fläche ist tief gehöhlt und trägt neben zwei Randleisten ein deutliches Tuberkulum. Der Schmelzüberzug ist am Zahnhals scharf abgesetzt. Die Wurzel ist 1,3mal so lang wie die Krone, abgerundet vierseitig und leicht lateralwärts abgebogen; sie erscheint im ganzen viel schlanker als die des medialen Schneidezahns.

3. *Caninus superior*: Die Krone hat annähernd dieselbe Breite wie die des medialen Schneidezahns; statt der horizontalen Schneidekante trägt sie eine Spitze. Von den beiden Schneidekanten geht die hintere mit einer allgemeinen Abrundung unter sehr stumpfem Winkel in die hintere Kronenkante über, während vorn an der entsprechenden Stelle ein schärferer Winkel vorspringt; die hintere Kronenfläche erscheint deshalb etwas kürzer als die vordere. Die labiale Kronenfläche zeigt zwei flache Längsfurchen und ist in querer Richtung sehr stark gewölbt. Diese Wölbung ist aber ungleich, vorn stärker als hinten. Gegenüber den Schneidezähnen fällt der große Durchmesser der Kronenbasis in labial-lingualer Richtung auf; dadurch erscheint die laterale Kronenfläche fast gleichseitig-dreieckig und die Wurzel, von dieser Fläche gesehen, sehr breit. Die linguale Kronenfläche läßt drei Leisten erkennen, zwei am Rande und eine in der Mitte gegen die Spitze zu. Oberhalb der letzteren liegt ein rund hervortretendes, kräftiges Tuberkulum. Das Zahnhals ist nur wenig eingezogen, der Schmelz

scharf abgesetzt. Die Wurzel ist sehr lang, mißt fast zwei Kronenlängen, erscheint abgerundet dreikantig und ist an ihrem Ende leicht lateralwärts abgebogen.

4. Praemolaris I superior: Die Krone hat zwei Höcker, deren labialer höher und spitziger ist als der linguale. Der labial-linguale Kronendurchmesser am Zahnhals ist fast doppelt so groß wie der quere. Die Spitzen der Höcker stehen sich nicht genau gegenüber, die des lingualen Höckers ist nach dem Eckzahn zu verschoben. Die Kaufläche ist wegen der Krümmungen der labialen und lingualen Kronenfläche, die nach unten hin konvergieren, viel kleiner als der größte Durchmesser der Krone und fast kreisrund. Sie ist durch eine quere Furche zwischen den beiden Höckern tief gespalten. Die Höcker zeigen wie alle der mehrhöckerigen Zähne drei Teile; nämlich den stärksten kegelförmigen Mittelteil, der die Höckerspitze trägt, und zwei Nebenleisten. Letztere verbinden sich bei den Prämolaren und Molaren untereinander und bilden so die Randleiste der Kaufläche. Die Grenze zwischen den den einzelnen Höckern zugehörigen Nebenleisten



Abb. 2. Prämolaren und Molaren des Oberkiefers in natürlicher Stellung, von der Kaufläche gesehen.

ist bei den meisten Zähnen an seichten Furchen zu erkennen. Bei den Prämolaren liegen diese Furchen in der Verlängerung der Hauptspalten der Kauflächen. Der Zahnhals besteht in einer flachen Einziehung und geht in die gespaltene Wurzel über. Die Wurzeln stehen sich, den Höckern entsprechend, gegenüber; die labiale Wurzel zeigt an ihrer labialen und an der gegenüberliegenden Fläche eine ziemlich tiefe Längsrinne, die linguale Wurzel ist pfriemenförmig. Die Enden der Wurzeln sind etwas gegeneinander gekrümmt, die linguale ist dazu noch leicht nach rückwärts abgebogen.

5. Praemolaris II superior: Die Krone ist massiger als beim ersten Prämolaren, die beiden Höcker sind fast gleich groß. Die Krone ist niedrig und breit, der bucco-linguale Durchmesser ist  $1\frac{1}{2}$  mal so groß wie der quere. Die buccale und die linguale Fläche der Krone konvergieren stark nach der Kaufläche hin und sind hoch gewölbt. Die Mittelspalte der Kaufläche ist kürzer als beim ersten Prämolaren, die Randleisten sind deshalb erheblich dicker. Der Zahnhals bildet eine deutliche Furche. Die Wurzel ist äußerlich einheitlich, trägt aber als Andeutung der Teilung des Wurzelkanals an der vorderen und hinteren Fläche je eine tiefe Längsrinne. Die Wurzel mißt  $2\frac{1}{2}$  Kronenhöhen, ihre Spitze ist leicht nach rückwärts umgebogen.

6. Molaris I superior: Großer, starker Zahn mit vier Haupthöckern und dreiteiliger Wurzel. Die Krone ist durch vier Außenflächen begrenzt.

die in zwei stumpfen und zwei spitzen Winkeln zusammentreffen; die Kaufläche hat deshalb Rautenform. Auf allen diesen Außenflächen sind die Gebiete der einzelnen Höcker durch flache Furchen abgegrenzt. Die spitzwinkligen Kanten liegen vorn buccal und hinten lingual, doch ist die letztgenannte Kante sehr stark abgerundet. Neben dem vorderen lingualen Höcker liegt lingualwärts der weit gegen die Kronenbasis zurückgeschobene CARABELLI'sche Höcker. Unter den vier Haupthöckern treten die beiden vorderen stärker aus der Kaufläche hervor als die beiden hinteren; alle vier zeigen die drei typischen Teile, Hauptkegel und Nebenleisten. Der vordere linguale und der hintere buccale Höcker hängen, wie das sehr häufig beobachtet wird, durch eine Brücke zusammen. Gegen letztere sind die beiden anderen Höcker durch je eine tiefe Spalte abgesetzt. Die Randleisten sind gut ausgebildet, nur an der lingualen Seite ist die Leiste durch eine tiefe Rinne, die sich gegen den CARABELLI'schen Höcker hinzieht, durchbrochen. Die Wurzeln haben fast doppelte Kronenhöhe, die Spitzen der einzelnen Wurzeln konvergieren gegeneinander und sind leicht rückwärts gebogen. Die linguale Wurzel ist die bei weitem stärkste, die hintere buccale die schwächste.

7. Molaris II superior: Der Zahn ist schwächer als der erste Molar. Die Krone ist in bucco-lingualer Richtung etwas breiter als die des ersten, im ganzen aber kleiner. Es sind drei Begrenzungsflächen der Krone zu unterscheiden, eine buccale, eine vordere und eine hintere: die beiden letzteren gehen mit einer starken Abrundung, nicht mit einer Kante, ineinander über. Die Kaufläche ist bedeutend kleiner als die des ersten Molaren, was sich durch die Reduktion des hinteren lingualen Höckers erklärt. (Häufig ist die dreihöckerige Varietät des Zahns.) Der größte der Höcker ist der vordere linguale, dann folgt der vordere buccale, der hintere buccale und schließlich der hintere linguale Höcker. Auch bei diesem Zahn hängen der vordere linguale und der hintere buccale Höcker durch eine Brücke zusammen, die aber nicht so weit hervortritt wie beim ersten Molaren. Die Randleisten sind hoch und ziemlich stark, an der lingualen Seite liegt wieder zwischen dem vorderen und dem hinteren Höcker eine tiefe Furche. An der Stelle, wo sich beim ersten Molaren der CARABELLI'sche Höcker findet, ist beim zweiten ein kleines Gebiet der Krone durch ganz feine Furchen teilweise abgegrenzt; doch kann man von einer Höckerbildung nicht sprechen. Der Zahnhals ist ringsherum gut abgesetzt und erscheint als flache Furche. Von den drei Wurzeln ist die vordere buccale mit der lingualen an der Basis breit verschmolzen, während die Spitzen getrennt sind. Die hintere buccale, schwächste Wurzel steht frei. Gerade am zweiten oberen Molaren sind teilweise Verschmelzungen der beiden genannten Wurzeln häufig.

8. Molaris III superior: Kräftig ausgebildete Krone, drei verschmolzene Wurzeln. Die Krone ist kleiner als die des zweiten Molaren und ab-

gerundet dreiseitig; an der buccalen Seite verläuft hinter der Mitte der letzteren eine breite, ziemlich tiefe Rinne, welche die beiden buccalen Höcker gegeneinander absetzt. Anstelle der lingualen Fläche findet sich eine gleichmäßige Abrundung. Die Zahl der Höcker ist drei, da von dem hinteren lingualen Höcker der vorderen Molaren keine Spur vorhanden ist. Der größte der Höcker ist der linguale, der auch in den stärksten, lingualen Wurzelteil übergeht; der kleinste ist der hintere buccale, welcher lingualwärts verschoben ist, so daß die quere Spalte zwischen den beiden vorderen Höckern gerade auf ihn zuläuft. Die Seitenflächen der Krone sind stark konvex und konvergieren nach der Kaufläche hin, so daß die letztere, verglichen mit der Masse der Krone, klein wirkt. Der Zahnhals ist nur durch eine seichte Furche angedeutet. Die Wurzel ist im ganzen kegelförmig, die drei den Höckern entsprechenden Wurzelteile sind bis gegen die Spitze hin verschmolzen, aber nach außen durch teilweise tiefe Furchen abgesetzt. Die Spitzen der Wurzeln sind frei. Nach vorn, gegen den zweiten Molaren hin, liegt eine sehr breite, nur schwach mit Furchen an Krone und Wurzel versehene Fläche.

9. *Incisivus inferior medialis*: Die Krone ist sehr schlank mit schwach gewölbter labialer Fläche und einem stark hervortretenden Tuberkulum. Auf der labialen und lingualen Fläche verlaufen je zwei deutliche, in ihrer Lage korrespondierende Längsfurchen auf die Schneidekante zu, die deshalb drei kleine Vorsprünge trägt. Die Seitenflächen der Krone gehen in annähernd gleichen Winkeln in die Schneidekante über. Die linguale Fläche trägt eine schwache mittlere Leiste und zwei Randleisten; die erstere geht an der Kronenbasis in das große Tuberkulum über. Der Zahnhals ist ringsherum deutlich. Die Wurzel ist seitlich stark zusammengedrückt und enthält an der medialen und lateralen Fläche je eine Furche, von denen die auf der lateralen Seite die tiefere ist. Die Länge der Wurzel beträgt etwa  $1\frac{1}{4}$  Kronenlängen. Die Wurzelspitze ist nach vorn lateralwärts abgebogen.

10. *Incisivus inferior lateralis*: Der Zahn ist im ganzen kräftiger und etwas länger als der mediale Schneidezahn. Die Krone ist breiter, die Winkel zwischen der Schneidekante und den beiden Seitenflächen der Krone sind verschieden; der mediale ist spitz, der laterale stumpf. Da nun die Seitenflächen annähernd symmetrisch zur Zahnachse liegen, so folgt, daß die Schneidekante schief von medial-oben nach lateral-unten gerichtet ist. Im übrigen stimmen die Merkmale der Kronen der beiden Schneidezähne überein, mit Ausnahme des Tuberkulum, welches mehr der medialen Randleiste zugeneigt ist. Zahnhals und -wurzel entsprechen im wesentlichen denen des medialen Schneidezahns.

11. *Caninus inferior*: Langer, schlanker Zahn, bedeutend schwächer als der obere Eckzahn. Die Krone ist schmal im Verhältnis zu ihrer Länge, die beiden Winkel beim Übergang der Schneidekanten zu den Seitenflächen sind abgerundet, und zwar der hintere Winkel noch mehr als der vordere.

Die Spitze ist sehr hervortretend und durch zwei konvergierende Furchen gegen die Seitenteile abgegrenzt. Die linguale Fläche trägt drei sehr deutliche Leisten, dagegen ist das Tuberkulum an der Kronenbasis nicht abgesetzt. Die mittlere Leiste wird gegen die Schneidekante zu höher, so daß sie dort einen auffallenden Höcker bildet, der in der Seitenansicht besonders hervortritt. Die Wurzel ist mehr als  $1\frac{1}{2}$  Kronenhöhen lang, seitlich abgeflacht und mit zwei Längsrinnen versehen; die Spitze weicht nach rückwärts ab.

12. Praemolaris I inferior: Vor allen übrigen Prämolaren zeichnet sich der erste untere durch die auffallende Winkelstellung seiner Krone gegenüber der Wurzel aus. Der Grund für diese Erscheinung liegt in der Reduktion des lingualen Höckers, der nur etwa halb so hoch ist wie der labiale. Die labiale Fläche geht mit starker Biegung abwärts-lingualwärts, und die linguale Fläche wendet sich nach der gleichen Richtung. Die Krone ist kurz und kräftig, der labiale Höcker sehr hoch und fast konstant durch eine Brücke mit dem lingualen verbunden. Die beiden seitlichen Randleisten sind hoch und durch tiefe Gruben gegen die Brücke abgesetzt, die beiden Seitenflächen der



Abb. 3. Prämolaren und Molaren des Unterkiefers in natürlicher Stellung, von der Kaufläche gesehen.

Krone lingualwärts konvergent; der Zahn bildet daher einen keilförmigen Abschnitt des Zahnbogens. Der Zahnhals ist nur als flache Furchung angedeutet. Die einheitliche Wurzel ist seitlich komprimiert und mit schwachen Längsrinnen versehen; ihre Spitze weicht nach rückwärts ab.

13. Praemolaris II inferior: Alle Teile des Zahns sind kräftiger als die des ersten Prämolaren. Die Krone ist mehr zylindrisch gestaltet, eine Abbiegung gegen die Richtung der Wurzel ist nicht vorhanden. Die drei Höcker sind von verschiedener Größe, aber die Differenzen machen sich nicht so stark geltend wie beim ersten, weil der linguale Haupthöcker größer ist als bei jenem. Die Höcker verteilen sich so, daß der eine, der größte, auf der buccalen Seite steht, die beiden anderen an der lingualen; der hintere Höcker ist der kleinste. Die Randleisten sind deutlich, die Kaufläche kraterförmig. Die Wurzel unterscheidet sich nicht wesentlich von der des ersten Prämolaren.

14. Molaris I inferior: Krone sehr groß mit fünf Höckern, welche in der Richtung von vorn nach hinten an Größe abnehmen. Die Furchen der Kaufläche bilden ein Kreuz, dessen vorderer und hinterer Schenkel gespalten ist; ersterer umfaßt dabei die vordere Randleiste, letzterer den hinteren Höcker. Der hintere Höcker schließt sich an die beiden buccalen an, bildet aber doch einen besonderen, nach rückwärts gerichteten

Vorsprung an der Krone. Auf die buccale und linguale Fläche geht der Querschäkel der Kreuzfurche über. Von den beiden Wurzeln ist die vordere, bei weitem stärkere, durch zwei Längsfurchen eingeteilt, die hintere Wurzel, die auch kürzer ist als die vordere, zeigt Andeutungen zweier Furchen. Die Wurzelspitzen sind nach rückwärts abgelenkt.

15. *Molaris II inferior*: Der Zahn ist etwa ebenso kräftig entwickelt wie der erste Molar, es fehlt ihm jedoch der fünfte Höcker. Die Krone ist deshalb abgerundet vierkantig und enthält vier ziemlich gleichmäßig ausgebildete Höcker, nur sind die vorderen ein wenig größer als die hinteren. Die vordere Kronenfläche ist die flachste, während die übrigen starke Abrundung zeigen. Die Kaufläche ist kraterartig vertieft und enthält eine tief eingeschnittene Kreuzfurche; die Randleisten sind hoch, die auf der lingualen und buccalen Seite sind von der Querschnittsfläche durchschnitten; letztere geht auch ein Stück weit auf die entsprechenden Kronenflächen über. Die Wurzel ist wenig schwächer als beim ersten Molaren, und auch die einzelnen Teile zeigen die entsprechenden Merkmale.

16. *Molaris III inferior*: Der Zahn ist in allen Teilen etwas schwächer als der zweite Molar, demselben aber sonst sehr ähnlich. Die Kronenform ist etwas abweichend insofern, als die buccale und linguale Fläche nach rückwärts konvergieren, auch sind die vier Flächen mehr plan und deshalb deutlicher. Die Kaufläche zeigt eine Reduktion der beiden hinteren Höcker, besonders des lingualen; die Furchen sind entsprechend denen beim zweiten Molaren angeordnet. Die Wurzeln sind wesentlich schwächer als beim zweiten und so dicht zusammengedrängt, daß nur ein schmaler Spalt zwischen ihnen bleibt. Auch hier ist die hintere Wurzel wesentlich kleiner als die vordere, welche zwei Längsrinnen hat.

Um nun diese Zahnmodelle auch für den Unterricht an anderen Instituten nutzbar zu machen, habe ich sie durch den Gipsformator J. Haberland, Stuttgart, Stöckachstr. 7, in Gips reproduzieren lassen. Von dort kann die ganze Serie von 16 Modellen zum Preise von 72 M. bezogen werden. Vorteilhaft ist es, die Gipsmodelle nach Imprägnierung mit Schellack in den natürlichen Farben kolorieren zu lassen; die Übersichtlichkeit der einzelnen Teile gewinnt dadurch.

### Bücherbesprechungen.

**Lubosch, Wilhelm.** Das Problem der Form als Gegenstand der anatomischen Wissenschaft und die Aufgaben einer Reform des anatomischen Unterrichts. Jena, Gustav Fischer. 1920. Preis geheftet 4.50 M.

Unmittelbar nachdem die Anatomische Gesellschaft auf ihrer Tagung in Jena zur Frage nach der Neuordnung des anatomischen Unterrichts durch eine Reihe von Beschlüssen Stellung genommen hat (vgl. Anat. Anz. Bd. 53, Nr. 3), erscheint eine Schrift von Lubosch, deren Hauptinhalt ebenfalls die

Reform des anatomischen Unterrichts bildet. Die hier wiedergegebenen Anschauungen gehen von allgemeinen pädagogischen und historischen Erwägungen aus und enthalten manche neue und beachtenswerte Gesichtspunkte.

Die Schrift zerfällt in vier Abschnitte. In deren erstem wird davon gehandelt, ob wirklich unter den heutigen Verhältnissen die Anatomie eine unberechtigte Vormachtstellung im vorklinischen Unterricht besitzt und welche Vorschläge zu einer Verminderung im bisherigen Umfang des anatomischen Unterrichts gemacht wurden. Sehr berechtigt ist der Hinweis darauf, daß keineswegs alles, was der Anatom vorträgt, auch Anatomie ist, sondern ein sehr wesentlicher Teil der Zeit, die dem anatomischen Unterricht angehört, der Darstellung von Wissensgebieten gewidmet wird, die von allgemein medizinischem Wert sind und eigentlich der Physiologie zugerechnet werden müßten, z. B. die Funktion des Bewegungsapparates, Wachstum der Knochen, Wirkung der Kehlkopfmuskeln, Faserverlauf im zentralen und peripheren Nervensystem, Zellenlehre. Kein Kliniker beklagt sich bei seinem Praktikanten über ein „Zuviel“ an Anatomie, sondern er meint, daß der Anatom nicht das Wesentliche und für die Praxis Bedeutsame in kurzer und eindringlicher Weise seinen Hörern übermittle. Dieser Auffassung gegenüber sucht LUBOSCH nachzuweisen, daß eine Unterscheidung zwischen Wichtigem und Unwichtigem in der Anatomie den größten Schwierigkeiten begegne und es für den Lehrer der Anatomie eine unerträgliche Beschränkung bedeuten würde, wenn ihm der Umfang und die Grenzen des von ihm zu behandelnden Gebietes vorgeschrieben würden. Nicht das Nützlichkeitsprinzip der Praktiker dürfe die Norm für den anatomischen Unterricht darbieten, sondern aus dem Kreise der Fachgenossen heraus müsse bestimmt werden, in welcher Weise sich eine Konzentration des Unterrichts durchführen lasse, wenn nun einmal festgestellt sei, daß eine Verkürzung des Umfanges des anatomischen Unterrichts im Interesse der Gesamtwissenschaft liege. In letzterem Punkte dürfte LUBOSCH wohl weitgehende Zustimmung finden, aber in seinem Urteil über die Möglichkeit einer Unterscheidung von Wichtigem und Unwichtigem vermag ihm Ref. nicht beizupflichten. Unter Unwichtigem könnte das verstanden werden, was der Studierende und Arzt, soweit er nicht Spezialist ist, nicht ständig in seinem Gedächtnis bereit zu haben brauchte, sondern im Bedarfsfalle im Handbuch oder Atlas nachlesen könnte, während das Wichtige eine Reihe von allgemeinen Vorstellungen neben denjenigen Einzeltatsachen umfaßt, die jeder Arzt zur sofortigen Hilfe bei einem Kranken in seinem Gedächtnis bereit haben sollte. Selbstverständlich sind die Grenzen zwischen Wichtigem und Unwichtigem auch in diesem Sinne schwankend. Es dürfte aber eine Betonung dieses Unterschiedes im Unterricht und in der Prüfung den Studierenden erheblich entlasten und die Gewinnung eines abgerundeten anatomischen Wissens, eines Rahmens, in den sich je nach Begabung und Neigung Einzelheiten in wechselnder Fälle einfügen lassen, erleichtern. Gerade die Unterscheidung der wichtigen, grundlegenden Vorstellungen vom Bau der Organe von den weniger wichtigen Einzelheiten wird dem Anfänger oft sehr schwer. Eifrige und gewissenhafte Schüler vermögen nicht selten über die feinsten Strukturverhältnisse an dieser oder jener Stelle genaueste Auskunft zu geben und besitzen doch nur ein für die Praxis ganz unge-

nügendes anatomisches Wissen, da ihnen die großen Zusammenhänge fehlen. Vielfach bemerkt man auch eine genaue Kenntnis solcher Tatsachen, die leicht auf dem Präpariersaal darstellbar sind, wie z. B. der Ansätze der Sehnen, während andere, gerade für die Praxis wichtigen Dinge, die Anordnung der Fascien, die Schleimbeutel, Sehnenscheiden und Gelenke, weniger berücksichtigt und oft unvollkommen verstanden sind.

Im zweiten Abschnitt seiner Schrift beleuchtet LUBOSCH den historischen Entwicklungsgang des heutigen anatomischen Unterrichts. In sehr beachtenswerten Ausführungen wird der grundsätzliche Unterschied zwischen physiologischer und anatomischer Betrachtungsweise aufgezeigt. Eine Übertragung des vergleichend-anatomischen Unterrichts vom Zoologen an den Anatomen wird als vorteilhaft angesehen. Die Ergebnisse dieses Abschnittes sind besonders wichtig, weil die aufgefundenen formalen, inhaltlichen und prinzipiellen Gegensätze, die nach den angestellten Erwägungen in der Anatomie sich hervorragend bemerkbar machen, bei der Neuordnung des anatomischen Unterrichtes auszugleichen sind.

Im dritten Abschnitt gibt LUBOSCH einen Überblick über den gegenwärtigen Zustand des anatomischen Unterrichtes in Deutschland. Er geht dabei von einer tabellarischen Zusammenstellung auf Grund der Vorlesungsverzeichnisse aus. Das Bedenkliche einer solchen Übersicht sollte noch schärfer betont werden. Es geht daraus keineswegs hervor, wieviel Stundenzahlen an den einzelnen Universitäten „für die Bewältigung des anatomischen Pensums benötigt“ werden. Repetitorien, Seminare und Kolloquien können z. B. nicht eingerechnet werden, ebensowenig embryologische Kurse und vergleichende Anatomie, die ja in sehr vielen Fällen vom Zoologen gelesen wird. Es ist nicht sicher, wie weit die für Demonstrationen verwandte Zeit in den Stundenzahlen mitberechnet ist. Bisweilen wird auch die größere Zahl der Dozenten, die an demselben Institut lehren, zu einer Abspaltung von Teilen der Hauptvorlesung Anlaß geben. Unter den Ergebnissen der Zusammenstellung hebt LUBOSCH besonders hervor, daß nirgends Vorlesung und Präpariersaal zu einer organischen Einheit verschmolzen sind. Da der große Umfang des heutigen anatomischen Unterrichtes viel weniger in dem Zuviel des Stoffes als in zu häufigen Wiederholungen läge, will LUBOSCH diese Wiederholungen streichen. Darin vermag ihm Ref. nicht zuzustimmen. Wiederholungen sind aus pädagogischen Gründen erwünscht und es kann nur anregend wirken, wenn verschiedene Dozenten über dieselbe Frage in abweichender Weise sich äußern. Darin liegt ja gerade der Vorteil des Wechsels der Hochschule.

Der vierte Abschnitt bringt endlich die Vorschläge, die LUBOSCH zur Neuregelung des anatomischen Unterrichtes zu machen hat. Sein Hauptgedanke ist die Einteilung des Stoffes in einen theoretischen Abschnitt, der die wissenschaftliche Anatomie umfaßt und den Inhalt der Vorlesung bilden soll, und einen praktischen Abschnitt, den LUBOSCH allein den praktischen Übungen vorbehalten wissen will. Vorlesung und Präpariersaal sollen zu einer organischen Einheit verschmolzen werden. Jede spezielle Beschreibung von Knochen, Muskeln, Gefäßen, Nerven usw. soll in der Vorlesung unterbleiben. Auch die mikroskopischen und embryologischen Übungen bringt LUBOSCH in nächsten Zusammenhang mit der Vorlesung. An die theoretische

Darstellung soll unmittelbar die Erlernung und Durcharbeitung am Präparat sich anschließen. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit zur Aufstellung eines bis ins kleinste gehenden Programms, dessen Abwicklung in den Händen eines einzigen Lehrers bleiben muß. Die Schwierigkeiten der Durchführung dieses Gedankens dürften außerordentlich groß sein. LUBOSCH geht näher darauf ein, wie er sich den Ablauf des Unterrichts denkt. Seine Forderungen bezüglich der Mindestzahl von Stunden für den anatomischen Unterricht decken sich mit den Beschlüssen der Anatomischen Gesellschaft. Er hält 29 Vorlesungsstunden und 24 Präparieraalstunden in zwei Semestern für notwendig. Die Vorlesungsstunden teilt freilich LUBOSCH in ganz anderer Weise ein, als dies von der Anatomischen Gesellschaft vorgeschlagen wurde. Da aber nach den gefaßten Beschlüssen jedem einzelnen Lehrer Verschiebungen im Inhalt der Stunden freistehen müssen, so ist der Gegensatz kein tiefgreifender.

Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati, Diretto e Pubblicato dal Prof. G. L. Sera, Incaricato di Antropologia Nella R. Università di Pavia. Anno I<sup>o</sup> — 1917 — Fascicolo 1—3. Preis 20 Lire in Italien, 25 Lire im Ausland. 227 Seiten, 2 Tafeln und einigen Textabbildungen. — Anno II<sup>o</sup> — 1918 — Fascicolo 1—3. Preis 30 Lire in Italien, 35 Lire im Ausland. 296 Seiten, 8 Tafeln und Textabbildungen. — Anno III<sup>o</sup> — 1919 — Fascicolo 1<sup>o</sup>. Preis für den Jahrgang 30 Lire für Italien, 35 Lire im Ausland.

Die neue Zeitschrift will neben wissenschaftlichen auch sittlichen Zwecken dienen; denn, wie der Herr Herausgeber in der Einführung darlegt, kann nur die Wissenschaft, und besonders die Wissenschaft vom Menschen, am raschesten die mannigfaltigen Schäden, die der verheerende Krieg gebracht hat, wieder heilen. Die wissenschaftliche Berechtigung für das Wagnis einer neuen Zeitschrift in dieser wirtschaftlich so schwierigen Zeit wird damit begründet, daß eine Lücke ausgefüllt werden soll zwischen den bestehenden anthropologischen und anatomisch-embryologischen Zeitschriften Italiens durch einen Sammelpunkt für Arbeiten über physische Anthropologie oder Morphologie des Menschen. Das anatomische Studium der verschiedenen Menschenrassen bedarf dringend der Ergänzung durch das Studium der verschiedenen Gruppen von Primaten. Diesem will die neue Zeitschrift dienen. Wenn ihr nächstes Ziel auch die Erforschung der Entwicklung des Menschen aus niederen Formen sowie des Ursprungs und der Bedeutung der Rassendifferenzierung innerhalb des Menschengeschlechtes ist, so sollen doch nicht nur die Primaten, sondern auch andere Säuger, unter Umständen auch tiefer stehende Wirbeltiergruppen berücksichtigt werden. Auch Untersuchungen aus der Paläontologie und Methodologie, im besonderen der Meßwissenschaft, können Aufnahme finden. Größeren Werken aus dem Gebiete der physischen Anthropologie und Primatenanatomie werden ausführliche Besprechungen gewidmet.

Ausstattung und Druck der Zeitschrift sind gut. Vom Jahrgang 1919 lag das zweite Heft im August 1920 noch nicht vor. Die Titel der einzelnen Aufsätze werden in die Literaturbeilage aufgenommen.

**Stromer, Ernst.** Paläozoologisches Praktikum. Berlin, Gebrüder Bornträger. 1920. Preis geheftet M. 10.

Das Büchlein STROMERS ist der Niederschlag mehrjähriger praktischer Kurse, in denen eine Anleitung zum Sammeln und Konservieren tierischer Fossilien gegeben wurde. In dem Heftchen werden die hierhin gehörigen Angaben, die in größeren Werken enthalten und vielfach in der Literatur verstreut sind, in übersichtlicher und leicht verständlicher Form gesammelt. In einem allgemeinen Teil wird die Ausrüstung des Forschers, das Verfahren beim Verpacken, der Transport gefundener Stücke und die verschiedenen Präparationsmethoden tierischer Fossilien besprochen. Der spezielle Teil behandelt in 15 einzelnen Abschnitten die verschiedenen Gruppen von Wirbellosen und Wirbeltieren, von denen fossile Reste zur Untersuchung gelangen. Ein Literaturverzeichnis und ein Sachregister sind beigegeben. Das mit einigen Textabbildungen ausgestattete Büchlein wird gewiß hervorragende Dienste leisten können. Papier und Druck sind sehr gut, aber der Preis erscheint ziemlich hoch.

Die Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft zu Frankfurt a. M., die in ihren „Abhandlungen“ (bis Band 37 erschienen) größere wissenschaftliche Arbeiten mit Tafeln veröffentlicht und in ihrem „Bericht“ (bis 49. Jahrgang erschienen) eine naturwissenschaftliche illustrierte Zeitschrift herausgibt, die in gemeinverständlicher Weise über Neuaufstellungen im Senckenbergischen Museum, über die Natur des Mainzer Beckens und des Taunus, sowie über Reisen und Forschungen berichtet, fügt dazu eine neue Zeitschrift

### „Senckenbergiana“.

Die „Senckenbergiana“, von welchen der erste Band bereits abgeschlossen vorliegt, bringen in raschster Veröffentlichung kurze wissenschaftliche Arbeiten aus dem Museum der S. N. G. und aus ihren naturwissenschaftlichen Universitätsinstituten. (Arbeitsgebiet: Zoologie, Geologie — Paläontologie, Mineralogie — Petrographie — Lagerstättenkunde usw.) Jährlich 15 Bogen in 8<sup>o</sup> mit zahlreichen Textabbildungen. Bezugspreis M. 18.

## Anatomische Gesellschaft.

### Mitgliederbeiträge.

Seit der letzten Quittung in Bd. 53, Nr. 3 sind folgende Zahlungen eingegangen: Von Herrn DE BURLET Nachzahlung als lebenslängliches Mitglied M. 100.—, von den Herren BERTELLI und FAVARO Jahresbeiträge 1916—20 mit je M. 6.—, desgl. von Herrn HOYER für 1919 und 1920, von den Herren HANSEN und STÖHR Ablösung der Mitgliedsbeiträge mit je M. 150.—.

Weitere Zahlungen werden an das Konto der Anatomischen Gesellschaft bei der Bank für Thüringen Filiale Jena in Jena, Weigelstraße, erbeten.

Der Schriftführer:  
H. v. EGGELING.

## Personalia.

**Halle a. S.** Am 9. Juni 1920 beging Herr Geheimrat Prof. Dr. W. ROUX seinen 70. Geburtstag. Wenn er sich auch jede größere Feier verbeten hatte, so wurden dem Begründer der Entwicklungsmechanik doch an diesem Tage von Kollegen und Freunden, Fachgenossen und Schülern, gelehrten Gesellschaften und Behörden zahlreiche Beweise der Verehrung, Anerkennung und Dankbarkeit dargebracht. Die herzlichsten Glückwünsche der Anatom. Gesellschaft wurden durch den Schriftführer persönlich übermittelt.

Unter den zahlreichen Ehrengaben stand an hervorragender Stelle die WILHELM ROUX-Stiftung für Entwicklungsmechanik. Sie wurde durch Herrn Prof. WETZEL überreicht, von dem der Gedanke zu ihrer Begründung ausgegangen war und dessen Bemühungen der schöne Erfolg zum großen Teil zu verdanken ist. Er wurde dabei wesentlich gefördert durch den Dekan der medizinischen Fakultät, Herrn Prof. PAUL SCHMIDT, und einen Arbeitsausschuß, welchem noch folgende Herren angehörten: E. ABDERHALDEN, G. ANTON, R. BENEKE, R. DISSELHORST, W. v. DRIGASKI, P. EISLER, G. FRÖHLICH, V. HAECKER, G. KARSTEN, E. SELLHEIM, Th. ZIEHEN.

Die Stiftung besteht aus zwei Teilen, einer Sammlung von entwicklungsmechanischen Präparaten, Schriften und Wandtafeln und einer Geldsammlung. Die erstere soll sowohl der Forschung wie dem Unterricht dienen. Zu ihr gehört auch die Gründung einer Sammlung von Diapositiven durch SPEMANN und WACHS (Rostock), von welcher ROUX hundert Stück entwicklungsmechanischen Charakters überreicht werden sollen. Die Geldsammlung beläuft sich bis jetzt auf 46 000 M. Die Zinsen dieses Kapitals sind durch ROUX teils zur Unterhaltung und Vermehrung der Sammlung, teils zur Förderung entwicklungsmechanischer Forschungen bestimmt. Letzteres soll geschehen durch Verteilung von Preisen für ausgezeichnete Arbeiten, durch Beihilfen zu geplanten oder begonnenen Untersuchungen oder durch Unterstützung entwicklungsmechanischer Forscher.

Um die Ziele der Stiftung zu erreichen, ist ein weiteres Wachstum derselben sehr zu wünschen. Es wird deshalb die Bitte und Hoffnung ausgesprochen, daß auch weiterhin alle diejenigen, denen die Förderung der Entwicklungsmechanik am Herzen liegt, die WILHELM ROUX-Stiftung durch Einsendung von Präparaten, Schriften und Abbildungen sowie durch Zuwendung von Geldmitteln vermehren und in ihrem Bekanntenkreis, besonders bei Kapitalisten, dafür werben.

**Gießen.** Prof. HENNEBERG hat einen Ruf als Nachfolger von Geheimrat STRAHL in der Leitung der anatomischen Anstalt und dem Ordinariat für Anatomie erhalten und angenommen.

## Mitteilung.

Im Namen des Wistar Institute of Anatomy and Biology, Philadelphia, Pa., teilt dessen Direktor, Herr MILTON J. GREENMAN, durch Schreiben vom 20. Mai 1920 dem Unterzeichneten mit, daß ihm zur Förderung der Wiederanknüpfung wissenschaftlicher Beziehungen zwischen deutschen Anatomen und denen der Vereinigten Staaten alle Veröffentlichungen des Institutes zugehen werden. Dementsprechend sind eingegangen:

Journal of Morphology von Vol. 34, Nr. 1 an,  
 The Journal of Comparative Neurology von Vol. 31, Nr. 5 an.  
 The American Journal of Anatomy von Vol. 27, Nr. 2 an,  
 The Anatomical Record von Vol. 19, Nr. 1 an,  
 The Journal of Experimental Zoology von Vol. 30, Nr. 4 an,  
 Biological Bulletin von Vol. 37, Nr. 1 an

und außerdem Bibliographic Service von Nr. 619 an. Letzteres Unternehmen stellt einen Zettelkatalog aller derjenigen Veröffentlichungen dar, die für die oben erwähnten Zeitschriften sowie für

American Journal of Physical Anthropology,  
 The American Anatomical Memoirs,  
 Endocrinology

angenommen sind. Für jede Arbeit werden zwei Karten ausgegeben, deren gleichlautende Vorderseite außer Titel und Zeitschrift mit einigen Stichworten die in der Arbeit berührten Forschungsgebiete namhaft macht. Die Rückseite der einen Karte gibt außerdem eine ganz kurze, vom Verfasser gelieferte Inhaltsangabe der Arbeit.

Die außerordentlich wertvolle Gabe vermittelt die Kenntnis eines sehr erheblichen Teiles anatomischer und zoologischer Forschung in den Vereinigten Staaten von Nordamerika. Sie wird nach Möglichkeit im Sinne der hochherzigen Stifter verwandt werden, denen auch an dieser Stelle für ihr Geschenk herzlichst gedankt sei.

Der Herausgeber.

---

INHALT. Aufsätze. Gustav Michelsson, Über eine obere Extremität mit mehrfachen Arterienvarietäten. Mit einer Abbildung. S. 241—258. — W. Müller, Vergrößerte Zahnmodelle für den anatomischen und zahnärztlichen Unterricht. Mit 3 Abbildungen. S. 259—266. — Bücherbesprechungen. LUBOSCH, WILHELM, S. 266—269. — Giornale per la Morfologia, S. 269. — STROMER, ERNST, S. 270. — Senckenbergiana, S. 270. — Anatomische Gesellschaft, S. 270. — Personalia, S. 271. — Mitteilung, S. 272. — Literatur, S. 1—16.

---

Abgeschlossen am 4. September 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.

---

---

53. Bd.

✻ 1. Oktober 1920. ✻

No. 12/13.

---

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

**Wie überträgt sich die Zugkraft der Muskeln auf die Sehnen?**

Von GÖSTA HÄGGQVIST.

Mit einer Tafel und einer Textabbildung.

### **Kritische Übersicht über einige neuere Versuche zur Lösung der Frage.**

In einer Reihe von Veröffentlichungen regt O. SCHULTZE im Jahre 1911/1912 eine Diskussion an bezüglich des Verhältnisses der Muskel- und Sehnenfibrillen zueinander sowie der Verbindungen zwischen Muskelgewebe und Bindegewebe im allgemeinen. Wie dringend notwendig die Aufnahme einer solchen Diskussion war, geht ohne weiteres aus der Entwicklungsstufe hervor, bis zu welcher genanntes Problem beim Eingreifen SCHULTZES vorgeschritten war, und aus der Lösung, die man seit langem für das bereits in den dreißiger Jahren debattierte Problem gefunden zu haben glaubte. Diese Lösung war das Resultat teils von WEISMANN (32) und teils von RANVIER (21) mitgeteilter Versuche.

Ersterer verwendete als hauptsächlichstes Untersuchungsmittel 35-proz. Kalilauge, in welcher er die Muskeln oder Muskelteile während einer halben Stunde liegen ließ. Darauf konnte er durch „leichtes Streichen“ die Primitivbündel der Muskeln von ihren Sehnen lösen. Bei mikro-

skopischer Untersuchung findet er dann, daß die Muskelfäden überall von einem vollständigen Sarkolemma umschlossen sind, und zieht daraus den Schluß, daß dieses durch einen Kitt mit dem Ende der Sehne verbunden sein müsse. Dieser Kitt, den er näher zu untersuchen jedoch nicht Gelegenheit gehabt hat, ist in 35proz. Kalilauge löslich und daher lösen sich die Muskelfäden von den Sehnen. Im Gegensatz zu REICHERT (22), der annahm, daß das Sarkolemma als Bindegewebe direkt mit dem Sehngewebe zusammenhänge, sagt WEISMANN (32): „Eine Continuität zwischen Sarkolemma und Bindegewebe der Sehne findet hier also unzweifelhaft nicht statt.“

Die hier geschilderten Verhältnisse entsprechen nach Ansicht des zitierten Verfassers den Fällen, welche von KÖLLIKER (16) als „Muskeln, welche winklig in ihre Sehnen übergehen“ beschrieben werden. Für die Muskeln, die in gerader Linie in die Sehne übergehen, gilt folgendes: „Die zweite Art der Verbindung von Muskelende und Sehne besteht also darin, daß das Fasernende von einer Sehnenhülse umfaßt wird, welche mit dem Sarkolemma durch denselben Kitt vereinigt ist, der auch die Verbindung bei dem Flächenansatz herstellt.“ WEISMANN führte seine Untersuchungen hauptsächlich an Froschmuskeln aus, doch stellte er fest, daß der geschilderte Tatbestand auch für Arthropoden, Insekten, Fische, Reptilien, Vögel und eine große Anzahl Säugetiere gälte. Der Verfasser schließt (S. 141): „Auch hier war überall, wo die Fasern des Muskels winklig auf einer Fläche aufstanden, die Verbindung durch einfache Verkittung hergestellt, während überall da, wo die Fasern an eine zipflige Aponeurosenkante anstießen, oder allgemeiner, wo die Richtung des Primitivbündels und des ihm zugehörigen Sehnenfaszikels die gleiche war, die kompliziertere Verbindung mittels Einkittung in eine Sehnenhülse stattfand.“

Bezüglich eines eventuellen direkten Überganges der Muskelfibrillen in Sehnenfibrillen äußert er: „Diese Ansicht wird jetzt von niemand mehr verteidigt, ebenso aber muß, wie ich glaube gezeigt zu haben, die Kontinuität der Sehne mit dem Sarkolemma aufgegeben werden und infolge davon also auch die Auffassung des letzteren als Bindegewebe.“

An WEISMANN'S Theorie knüpfte RANVIER an, welcher außer Versuchen mit Kalilauge noch Versuche anstellte, bei denen er lebende Frösche in Wasser von 55° ließ und darauf die von der Wärme steifen Muskeln untersuchte. In diesen fand er die kontraktile Masse von der Sehne zurückgezogen, welche jedoch noch immer mit dem Sarkolemma

in Verbindung stand. Dadurch erschien beim Versuche die letzt-erwähnte Bildung wie ein Schlauch mit doppelt konturierten Wänden, gefüllt mit einer mit Jod färbbaren Substanz. Aus diesem Versuche zieht RANVIER (21) folgenden Schluß (S. 508): „Il reste plusieurs points à discuter au sujet de l'union intime des fibres musculaires et des tendons. Ce mode d'union n'est pas aussi simple que l'a dit WEIS-MANN et que l'ont répété à sa suite la plupart des histologistes. D'après les faits que nous avons exposés, il ne suffit pas d'admettre l'existence d'un ciment, il faut en supposer deux et de nature différente: l'un qui relierait la fibre musculaire au sarcolemme et qui se dissoudrait à une température de 55°, l'autre qui reunirait le sarcolemme à la cupule du tendon et qui conserverait à cette température toute sa solidité.“

Hiermit war die Ansicht fertig, die in der Folge galt, bis SCHULTZE 1911 mit den Veröffentlichungen seiner diesbezüglichen Untersuchungen begann, und man ist jetzt vielleicht erstaunt über die Vorstellung, die man sich vom tierischen Körper gemacht hatte, als sei dieser aus Zellen aufgebaut, ungefähr in derselben Weise wie ein Haus aus Ziegeln, verbunden durch eine Kitt- oder Zementsubstanz. Es muß daher zweifellos als ein großes Verdienst SCHULTZES angesehen werden, daß er die Frage wieder aufnahm, obschon das Resultat, zu welchem er gelangte, als ein Rückfall in ältere Ansichten bezeichnet werden muß, wenig geeignet, die Forscher jener Zeit zufriedenzustellen, noch weniger, heutige Forscher zu befriedigen.

Ich habe nicht die Absicht, diesen Gedankengang durch seine anfänglichen Entwicklungsstadien zu verfolgen, sondern will nur vorübergehend bemerken, daß derselbe bereits im Jahre 1836 auftaucht und zwar ist es EHRENBERG (2, S. 42) welcher äußert: „Ich bemerke dabei, daß ich seit langer Zeit auch die feinste Muskelfaser, die ich aber nicht hohl sehe, ebenfalls spindelförmig erkannt habe, indem jeder einzelne quergefaltete fleischige Faden an beiden Enden in einen einzelnen zarten spiralförmigen Sehnenfaden übergeht.“ Zu jener Zeit dürfte sich die Behauptung auf den Muskelfaden im allgemeinen und nicht auf die einzelnen Fibrillen bezogen haben, welche damals nicht anders als nur als Längsstriierung in gewissen Muskeln beobachtet worden waren. Von dem Augenblick an, wo die Fibrillen mehr allgemein beobachtet wurden, übertrug man die Ansicht von den Muskelfäden auf die Fibrillen und auf dieser Stufe der Entwicklung finden wir die Frage in den älteren Auflagen von KÖLLIKERS Gewebelehre.

SCHULTZE machte seine ersten Mitteilungen im Februar 1911 vor der „Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg“ und darauf in einer Reihe von Veröffentlichungen während desselben Jahres, zudem wurden die von ihm erzielten Resultate der „Anatomischen Gesellschaft“ gelegentlich eines Kongresses in Leipzig vorgelegt. Am eingehendsten ist diese Frage jedoch im Archiv f. mikr. Anat. 1912 behandelt.

Er kommt in diesen Arbeiten zu dem Resultat, daß die Muskelfibrillen, jede für sich, in direkter Verbindung mit den Sehnenfibrillen stehen. Der Übergang sei ein allmählicher, so daß die Substanz, die die Myofibrillen bilde, sukzessive durch Kollagen ersetzt werde, welches seinerseits das Sarkolemma durchsetze.

Die hier in Kürze wiedergegebenen Resultate von SCHULTZES Untersuchungen fanden auf dem Kongreß zu Leipzig fast einstimmige Anerkennung, indem FRORIEP, MAURER, HELD, ROUX, STRAHL, FICK, MOLLIER und EMMEL sich seiner Ansicht vollkommen anschlossen. Nur v. EBNER scheint sich direkt abweisend verhalten zu haben, während R. HEIDENHAIN geltend machte, daß die äußersten Enden der Myofibrillen kontraktile seien, da man den Verlauf der Kontraktionswelle verfolgen und ein scharfes Abschließen derselben beim Sarkolemma beobachten könne. Er ist der Meinung, daß es durch Beobachtung der Kontraktionswelle möglich sein müsse, die genaue Grenze zwischen Muskelsubstanz und Bindegewebe festzustellen. MAURER gab an, er habe bei „Vertretern sämtlicher Wirbeltiere“ die Muskelfibrillen sich bis weit hinein in die Sehnen erstrecken sehen, so daß ein terminaler Abschluß des Sarkolemmaschlauches undenkbar sei.

Im Jahre 1912 erschien außerdem eine Publikation von LOGINOW (17), einem Schüler SCHULTZES, welcher, unter Benutzung von dessen Technik, eine weitere Anzahl Tiere untersucht und hierbei die Richtigkeit von SCHULTZES Ansicht kontrolliert hatte. Ich komme weiterhin auf die Arbeiten dieser Forscher zurück.

Schon im Jahre 1913 indessen begannen Einwände gegen SCHULTZES Auffassung laut zu werden. Zunächst veröffentlichte BALDWIN (1) eine auf sehr umfassendem Material basierte Arbeit. Er verwendete zur Färbung Pikrinsäure, Methylenblau, Fuchsin S und Eosin und verschiedene Zusammensetzungen derselben, sowie auch mehrere Arten Hämatoxylinmischungen, worunter auch diejenige SCHULTZES. Außerdem wandte er Isolierungsmethoden an. In keinem seiner Präparate konnte er die von SCHULTZE beschriebenen Übergänge von Muskelfibrillen in Sehnenfibrillen feststellen. Im

Gegenteil betont er, daß die Muskelfibrillen immer beim Sarkolemma abschließen und die Sehnenfibrillen erst auf der anderen Seite desselben anfangen. Was die Enden der Muskelfibrillen betrifft, unterscheidet er zwischen zwei verschiedenartigen Typen, einen Typus, bei welchem die Hauptaxis der Muskelfäden und Sehnen zusammenfallen, und einen anderen, bei dem diese im Winkel aufeinander treffen. Im ersteren Falle endet der Muskelfaden in einer Reihe konischer Spitzen, von welchen Spitzen im embryonalen Muskel die einzelnen Bindegewebsfibrillen ausgehen. Beim zweiten Typus ist das Sarkolemma am Ende des Muskelfadens verdickt und von den Sehnenfasern durch Peritenium getrennt. BALDWIN nimmt an, daß SCHULTZE zwischen Schnitten, die winklig das Muskelende trafen, und solchen, die schräg getroffen hatten, nicht unterschieden habe, und daß hierdurch eine Überlagerung von Muskel- und Sehnenfibrillen zustande gekommen sei. Hierdurch sei der von SCHULTZE beobachtete Übergang innerhalb der Muskelfasern hervorgerufen worden. Bezüglich einer von mehreren Verfassern auf dem Gebiete — darunter auch SCHULTZE — angewendeten Färbemethode sagt BALDWIN (S. 260): „A word should be said about the combination of fuchsin S with alcoholic-hematoxylin as recommended by several investigators. I have used these stains upon many of my own preparations, with the result that, depend upon the relative concentration of the former constituent and the time of exposure, I was able to stain with the fuchsin not only the tendonfibrillae but also that portion of the terminal undifferentiated muscle fibrillae lying adjacent to and attached to the sarkolemma end. Indeed, by carrying the staining a little further I was able to stain the neighboring portions of the muscle fibrillae which presented all of the features of cross striation. Hence, this combination of stains seems to be most unreliable as a criterion of morphological values.“

Im selben Jahre (1913) erschien ein Aufsatz von VAN HERWERDEN (12). Dieser Forscher verwendete die Schwanz- und Stamm-Muskeln von *Salamandra maculosa*, welche in HERMANN'S Flüssigkeit fixiert, mit molybdensaurem Hämatoxylin nach HELD gefärbt und vermöge Pikrinsäure differenziert waren. Er betont, daß diese Methode dem Untersucher ein scharfes Unterscheiden zwischen Muskel- und Bindegewebsfibrillen ermögliche, da erstere sich hierbei grau gelb, letztere dunkelblau färbten. Auch dieser Forscher konnte keinen Übergang der beiden Fibrillenarten ineinander wahrnehmen, sondern es bildete das Sarkolemma immer eine scharfe Grenze zwischen beiden. Bei

scharfer Einstellung (S. 194) „kommen scheinbar im Gebiete der Muskeln feine dunkelblaue Fibrillen zum Vorschein“. Diese Fäden sind Fortsetzungen der Sehnenfibrillen, die längs des Sarkolemmas aufsteigen. VAN HERWERDEN digerierte auch Froschmuskeln in Trypsin nach vorhergehender Alkoholfixierung und konnte hiernach feststellen, daß die Sehnenfibrillen, wenn sie das Sarkolemma erreichen, abbiegen und längs dessen Seitenwänden verlaufen. Zum Schluß erklärt er, er sei durch seine Untersuchung zur Überzeugung gekommen, daß SCHULTZES Auffassung unrichtig sei.

Die hier wiedergegebene Kritik richtete sich also teils gegen SCHULTZES Technik und teils gegen die vermöge dieser Technik erzielten Resultate. In einer noch im selben Jahre veröffentlichten Erwiderung (27) übergeht SCHULTZE indessen vollständig diese wichtigen Punkte, indem er erklärt, er überlasse es der Zeit, die Richtigkeit seiner Auffassung zu bestätigen. Hinsichtlich BALDWIN'S Untersuchung meint er, dies um so mehr tun zu können (S. 478), „als mich die freundliche Übersendung eines Präparates des Autors ohne weiteres überzeugte, daß hier Mangel an Technik und Selbstkritik vorliegen. Zudem konnte mich aus den gleichen Gründen die Entdeckung BALDWIN'S, daß die ‚Muskelzellen‘ (bzw. Muskelkerne) zwischen Perimysium und Sarkolemma liegen, das Sarkolemma nur das Sarkoplasma und die Muskelfibrillen umschließt, die Muskelfibrillen ‚extrazelluläre Bildungen‘ seien, sowie die Behauptung, daß die Zonulafasern ‚plötzlich‘ in der Interzellulärsubstanz der Zellen der Pars ciliaris retinae ihr Ende finden, nicht veranlassen, den Autor ernst zu nehmen.“

Diese Kritik von BALDWIN'S Arbeit muß einfach als vernichtend bezeichnet werden. Jeder, der sich für die Frage interessiert und oben wiedergegebene Äußerungen SCHULTZES liest, ohne BALDWIN'S Arbeit zu kennen, muß ein sehr nachteiliges Bild von letzterer erhalten, und es steht zu bezweifeln, ob er sich überhaupt die Mühe nehmen wird, eine Abhandlung durchzublättern, die angeblich so von Widersinnigkeiten strotzt. Wer jedoch erst BALDWIN'S Beitrag zur Frage gelesen hat, ist erstaunt, keine der SCHULTZE'Schen Anschuldigungen in der fraglichen Abhandlung wiederzufinden. Nirgends trifft man auf die Behauptung, die Muskelkerne lägen außerhalb des Sarkolemmas. Wenn BALDWIN auch in anderen Arbeiten eine sehr eigentümliche Anschauung gezeigt hat, ist dies — meiner Meinung nach — nicht Ursache genug, alle seine Arbeiten ohne eingehende und sachgemäße Prüfung zu verwerfen. In diesem Falle handelt aber SCHULTZE eben in dieser

Weise. Liest man aber die von SCHULTZE und mir zitierte Arbeit, findet man dieselbe gar nicht so von Widersinnigkeiten strotzend, wie man sich nach der Durchlesung von SCHULTZES Kritik vorstellen möchte. Anstatt dessen scheint mir diese Arbeit wohl wert, daß man derselben Rechnung trägt.

Auch VAN HERWERDEN wird als „Anfänger“ bezeichnet und auch gegen ihn richten sich Vorwürfe wegen mangelhafter Technik. „Geradezu komisch wirkt es, wenn er sagt, daß die Trypsinmethode ohne weiteres den Beweis des Nichtvorhandenseins der Kontinuität von Muskel- und Sehnenfibrillen liefere, weil die Muskelfibrillen vollkommen durch die Trypsinverdauung gelöst, das Bindegewebe aber ungelöst bleibt.“ Hier muß festgestellt werden, daß SCHULTZE den Gedankengang mißverstanden hat, denn VAN HERWERDEN sagt wörtlich: „Am Muskelende wird das Sarkolemm von den feinsten sich umbiegenden Fibrillen verdeckt, welche die Fortsetzung der parallel verlaufenden Sehnenfibrillen bilden. Dieser parallelfaserige Verlauf hört auf, sobald die kollagenen Fibrillen in der Nähe des Sarkolemmes geraten; sich umbiegend, schmiegen sie sich den Seitenwänden des Sarkolemmes an. Im leeren Muskelschlauch werden sie niemals angetroffen.“ Das Trypsinverfahren gestattet also dem Beobachter ein besseres Übersehen des Verlaufes der kollagenen Fibrillen und gibt ihm die Möglichkeit, festzustellen, daß in dem leeren Muskelschlauche (wo die Myofibrillen gelegen hatten und wo deren Übergang in kollagene Fäden, nach SCHULTZE, stattgefunden haben sollte) keine kollagenen Fäden wahrgenommen werden können, was ja doch der Fall gewesen wäre, wenn SCHULTZE recht gehabt hätte. Diese Gedankenfolge enthält für mich nichts, was ich als „komisch“ bezeichnen könnte<sup>1)</sup>. Die in Rede stehende Erwiderung schließt: „Den genannten Herren möchte ich von Herzen eine bessere Schulung in mikroskopischer Technik wünschen.“

Nach vorstehendem muß es recht eigentümlich anmuten, daß sich in der Folge die Kritik hauptsächlich gerade gegen SCHULTZES Technik richtet. Dieses ist indessen wirklich der Fall in einer im Jahre 1913 erschienenen Arbeit von PÉTERFI (20), Assistenten von v. LENHOSSÉK in Budapest. Die Arbeit war an v. FRORIEPS Institut und unter HEIDENHAINS Leitung ausgeführt. Da sowohl v. FRORIEP als auch

---

1) Vgl. STÖHRS Lehrbuch der Histologie, 17. Aufl., herausgegeben von O. SCHULTZE, S. 189, wo SCHULTZE selbst diese Methode als Beweis anführt.

HEIDENHAIN auf dem Kongresse in Leipzig Gelegenheit hatten, SCHULTZES Präparate zu sehen, und ersterer wenigstens den Schlußfolgerungen letztgenannten Autors beigestimmt hatte, scheint mir eine gewisse Garantie vorhanden dafür, daß PÉTERFIS Arbeit, ehe sie veröffentlicht wurde, von kompetenter Seite einer eingehenden Kritik unterzogen worden war. PÉTERFI arbeitete teils mit SCHULTZES Technik und teils mit verschiedenen „elektiven“ Bindegewebsfärbungen. Außerdem hat er einige von letztgenanntem Verfasser erhaltene Präparate untersucht. Sein eigenes Material bestand in Larven von Salamandern und Tritonen sowie in Frosch- und Mäusemuskeln. Die Larven wurden teils in Trichloressigsäure, teils in Sublimatrichloressigsäure fixiert. Das übrige Material wurde auf dreierlei verschiedene Arten behandelt: 1. Färbung und Isolierung nach SCHULTZE (s. unten); 2. nach v. FRORIEP, Isolierung in 2,5 proz. salizylsaurem Alkohol, wonach das Material vermöge verdünnter Hämatein- und Säurefuchsinlösungen gefärbt wurde: 3. das fixierte Material wurde so behandelt, daß je zwei gleichartige Muskeln gewählt wurden, von denen die eine nach SCHULTZE behandelt, die andere nach einer Menge verschiedenartiger gebräuchlicher Methoden fixiert wurde. Letztgenanntes Material wurde gefärbt 1. mit Azokarmin MALLORY, 2. nach neutralen Färbemethoden wie bei HEIDENHAIN, 3. mit Hämatein-Pikro-Nigrosin nach HEIDENHAIN oder endlich 4. mit Eisenalaunhämatoxylin nach HEIDENHAIN.

Aus dem auf so mannigfaltige Weise bearbeiteten Material wurde das nach der Isolierungsmethode behandelte, nach erschöpfender Motivierung als unbrauchbar und ohne Beweiskraft, ausgeschieden. Das fixierte und in Schnitte zerlegte Material, nach SCHULTZES Verfahren behandelt, sprach zweifellos für eine Kontinuität, das übrige jedoch läßt eine solche als vollkommen unwahrscheinlich erscheinen. Zum Schluß fragt PÉTERFI (S. 36): „Woran liegt es, daß das Ergebnis meiner Untersuchungen so schnurstracks den Beobachtungen von SCHULTZE und LOGINOW zuwiderläuft?“ und antwortet darauf selbst: „Nach meinem Dafürhalten liegt der Grund hierfür in erster Linie in der von diesen Forschern angewandten Technik, welche geeignet ist, die zweierlei Fibrillen in unmittelbarer Kontinuität erscheinen zu lassen.“

Die SCHULTZE'sche Technik, die auch LOGINOW befolgte, ist in allen ihren Einzelheiten so ausgearbeitet, daß die mit derselben gewonnenen Präparate in scharfer Weise und mit überzeugender Kraft die Theorie der Kontinuität erweisen müssen. Vielleicht nicht ge-

flissentlich, doch immerhin zweckmäßig ist in dieser Technik alles vereint, was die Darstellung der scheinbaren Kontinuität erleichtert und die richtige Erkennung der Lage der Bindegewebsfibrillen zu erschweren instande ist.

Den größten Teil der Untersuchungen hat SCHULTZE an isolierten, teils ungefärbten, teils mit Chromhämatoxylin (eventuell mit Rubin) gefärbten Präparaten durchgeführt.

Über diese Präparate äußerte ich mich bereits vorher, daß ihnen keine beweisende Kraft zukommt.“

So weit PÉTERFI. Um dem Leser ein eigenes Urteil über die Zuverlässigkeit von SCHULTZES Technik zu ermöglichen, will ich dieselbe hier in Kürze beschreiben:

Dieser Forscher hat die Rückenflossen des Hippocampus untersucht, wobei er 1. einen Teil derselben in 0,8 proz. Kochsalzlösung isolierte, worauf er die Muskelenden mit daranhängenden Sehnen vermöge des Immersionssystems untersuchte; 2. einen Teil solcher Flossenmuskelpreparate konservierte er 24 Stunden lang in 1 proz. „möglichst kühl gehaltener“ Osmiumsäure, worauf einzelne Muskelbündel isoliert und untersucht wurden; 3. einige dieser Muskelbündel isolierte er nach der Fixierung in 0,2 proz. Osmiumsäure, wodurch die Muskelfasern gebrochen wurden und er leere Sarkolemmaschläuche erhielt. Andere Fasern wiederum 4. wurden mit 0,01 proz. Chromsäure während 1–3 Wochen maceriert, oder 5. wurden in Formol fixiert (1:4 Aqua dest.) und darauf für 12 Tage in Alcohol. abs. gelegt, um darauf 4 Tage lang mit 20 proz. Essigsäure behandelt und schließlich isoliert zu werden. Ferner behandelte er eine Anzahl Fasern auf folgende Weise: Fixierung in einer Mischung von 96 proz. Alcohol und 1 proz. Wasserlösung von Kaliumbichromat während 24 Stunden, Färbung in einer reifen 0,5 proz. Hämatoxylinlösung in 70 proz. Alcohol; Differenzierung in 70 proz. Alcohol während einiger Stunden; Isolierung in 70 proz. Alcohol oder in einer Mischung von Kaliumacetat, Aq. dest. und Methylalcohol zu gleichen Teilen. Einen Teil seines Materials behandelte er in Stücken, wie 6., worauf dasselbe eingeschlossen und, in 2  $\mu$  dicke Schnitte zerlegt, entweder direkt oder auch nach Nachfärbung nach VAN GIESONS Methode untersucht wurde. Einige Stücke wurden anstatt nachher vor dem Zerlegen in Schnitte in 1 proz. Säurefuchsinlösung nachgefärbt. Vom Amphioxus gewonnenes Material wurde 8. nach Formol-Alkoholfixierung stückweise mit 2 proz. Kaliumbichromat-Hämatoxylin und 1 proz. Säurefuchsin (letz-

teres während 24 Stunden) gefärbt. Material von Amphibien wurde in Formolalkohol fixiert und in Stücken gefärbt, entweder in oben erwähnter Hämatoxylinalkohollösung allein oder in dieser und—in 1proz. Säurefuchsinlösung während 24 Stunden. Über die Behandlungsweise des vom Menschen stammenden Materials liegen keine Angaben vor.

SCHULTZES Untersuchungen basieren, wie man sieht, teils auf Isolierungsversuchen an ungefärbtem oder vorher gefärbtem Material, teils auf dem Studium von Schnitten. Ersteren kann, wie PÉTERFI hervorhebt, keine Beweiskraft zugesprochen werden. Um dies zu verdeutlichen, genügt es, an WEISMANN'S, RANVIERS und BOWMANN'S Isolierungsversuche an Muskeln zu erinnern. Aus diesen geht deutlich hervor, daß wir bei Wahl der geeigneten Methode zu nahezu jeder Art Resultaten kommen können.

Welchen Wert haben nun SCHULTZES Schnittpräparate? Diese wurden in Stücken gefärbt, ehe sie eingeschlossen und in Schnitte zerlegt waren. Das Färben geschieht auf die Weise, daß die Muskelstücken nach Behandlung mit Bichromat in die Farblösung (Hämatoxylin) gelegt werden, worauf sie während einer willkürlich gewählten Zeit in 70proz. Alkohol differenziert werden. Die Methode ist also regressiv. Was diese Methoden betrifft, so habe ich (14) bereits früher das Subjektive hervorgehoben, welches darin liegt, daß der Untersucher auf diese Weise wegfärbt, was ihm unwichtig erscheint, und das, was ihm von Wichtigkeit erscheint, gefärbt läßt. In diesem speziellen Falle hat diese Methode jedoch einen besonders willkürlichen Charakter, da es vom Zufall und nicht vom Untersucher abhängt, wieviel gefärbt werden soll oder nicht. Der Verlauf der Entfärbung wird nicht kontrolliert. Wenn SCHULTZE „die überschüssige Farbe“ durch Behandlung mit 70proz. Alkohol „einige Stunden“ fortlöst, wie kann er wissen, ob er nicht diese Entfärbung eine Stunde zu lange ausgedehnt hat? Er kann den Tatbestand im Mikroskop nicht kontrollieren, denn die Färbung wird am ganzen Stück vorgenommen. Weiter entfärbt er dazwischen „einige Stunden“, dazwischen aber auch während ganzer 24 Stunden. Man hat also bei dieser Methode keinerlei Garantie, daß nicht die Muskeln mehr oder weniger entfärbt worden sind, und, wie ich (14) bereits früher hervorhob, trifft bei nicht ausgewachsenen Individuen die Entfärbung gerade die zugespitzten Fibrillenenden. SCHULTZES Methode gestattet uns nicht, festzustellen, wie weit die Muskelfibrillen reichen. Die Fär-

bung der Bindegewebe wird teils nach VAN GIESONS Methode ausgeführt, teils werden die heilen Stücke (in gewissen Fällen bis zu 24 Stunden) in 1proz. Säurefuchsinlösung gefärbt. Was erstgenannte Methode anbelangt, sagt HANSEN 1905 (9, S. 617): „Überhaupt wird man sehen, wo VAN GIESONS Methode in den späteren Jahren angewandt wurde, daß eine Eigenschaft ihr charakteristisch ist, nämlich die große ‚Geschmeidigkeit‘, oft Launenhaftigkeit, indem die Farbenverteilung keineswegs konstant, sondern sehr wechselnd ist, was allen bekannt sein wird, die sich mit derselben beschäftigt haben.“ Die in dieser Weise charakterisierte Methode kommt jedoch bei SCHULTZES Untersuchungen nur in vereinzelten Fällen zur Anwendung. Gewöhnlich verwendet er, wenn er eine charakteristische Färbung der Bindegewebe wünscht, 1proz. Wasserlösung von Säurefuchsin. In seiner ausführlichen Darlegung über die Färbbarkeit der verschiedenen Gewebearten mittels Säurefuchsin-Pikrinsäure macht uns HANSEN indessen mit den Ergebnissen einer (1,25proz.) Säurefuchsinkonzentration bekannt, die fast mit derjenigen SCHULTZES übereinstimmt. In diesem von HANSEN genau untersuchten Falle (9, S. 632) färben sich „das Bindegewebe stark kirschrot, das Elastin rot, die Kerne rot (namentlich der Kernsaft), die (quergestreiften und glatten) Muskeln dunkelorange . . .“ Also, worauf SCHULTZE im besten Falle seine Entscheidung basieren kann, ist eine Farbennuance zwischen „kirschrot“ und „dunkelorange“. In Wirklichkeit ist der Unterschied noch bedeutend geringer. HANSENS Mitteilungen beziehen sich auf in gesättigter Pikrinsäurelösung gelöstes Säurefuchsin, während SCHULTZES Säurefuchsin in Wasser gelöst ist. Damit kommt der gelbe Einschlag in „dunkelorange“ in Fortfall und wir erhalten einen rein roten Farbenton. Indessen, „verstärkt man die Konzentration<sup>1)</sup>, so erhält man andere Resultate der Färbung, indem dann die Affinitäten des Säurefuchsin sich, wie oben bezeichnet, im Verhalten zu den anderen Gewebsbestandteilen gegen die Affinitäten der Pikrinsäure geltend machen können . . .“ (HANSEN, 9, S. 629). Dieser Ausspruch HANSENS beweist, daß es sich bei der Säurefuchsin-Pikrinsäurefärbung um ein Gleichgewichtsverhältnis der Affinität gegenüber dem Gewebe zwischen den beiden Farbkomponenten handelt. Verschwindet der eine der Komponenten (die Pikrinsäure), hört dieses Gleichgewichtsverhältnis auf und der andere Komponent (das Säurefuchsin) hat Gelegenheit, sich mehr auszubreiten,

1) Von Säurefuchsin. (Der Verf.)

d. h. stärker zu färben. Gerade dieses ist bei SCHULTZE der Fall; dieser Ausbreitung kann das Hämatoxylin nur innerhalb der von demselben gefärbten Gebiete (Q, Z) entgegenarbeiten, nicht aber auf den vorher ungefärbten Gebieten (Fibrillenenden, J), und hiermit übereinstimmend findet man, wenigstens in einem von LOGINOWS Bildern, J schwach rot gefärbt in der ganzen Ausdehnung der Muskelfäden. Will man indessen den Zusammenhang der beiden Fibrillenarten noch deutlicher machen, muß man, wie SCHULTZE dies in gewissen Fällen tut, die Kerne, Q usw. mit Karmin (vgl. Abb. 13, Taf. XV) färben. Man braucht nicht erst SCHULTZES bedauernde Bemerkung bezüglich dieses Präparates: „Leider war es zur Zeit der Demonstration in Leipzig schon stark abgeblaßt“. (26, S. 323) zu lesen; um zu verstehen, daß dasselbe wohl mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit sowohl die Muskelfibrillen als auch die Sehnenfibrillen rotgefärbt gezeigt hatte. Es ist aber auch ohne weiteres klar, daß der unparteiische Beurteiler PÉTERFI recht geben muß, wenn dieser sagt (S. 36): „Die SCHULTZE'sche Technik, die auch LOGINOW befolgte, ist in allen ihren Einzelheiten so ausgearbeitet, daß die mit derselben gewonnenen Präparate in scharfer Weise und mit überzeugender Kraft die Theorie der Kontinuität erweisen müssen.“

Die hier beschriebene Technik ist es, auf welche SCHULTZE seine Beobachtungen gründet. Mit einer anderen Technik erhält man nicht das gleiche Resultat. Er sagt nämlich selbst (26, S. 320): „Ich beschränke mich hier jedoch auf die Beschreibung der Herstellung weniger Präparate, das sind diejenigen, welche mir die besten und beweisendsten Ergebnisse lieferten.“ Nach oben Gesagtem hoffe ich, ist es klar, daß diese Präparate eine nur äußerst unbedeutende oder gar keine Beweiskraft haben und daß SCHULTZES Ansicht somit eine Behauptung darstellt, der jede Stütze mangelt.

Dem gegenüber finden wir, daß die Beobachtungen von BALDWIN, VAN HERWERDEN und PÉTERFI wenigstens in diesem Falle auf gewissenhaften, mit nötiger Kritik ausgeführten Untersuchungen zu fußen scheinen. Wenn sich auch über gewisse Einzelheiten ihrer Untersuchungen streiten ließe, so kann ich in der Hauptsache nicht umhin, die gewonnenen Resultate gutzuheißen, und da mir eine Wiederholung derselben hier überflüssig erscheint, will ich diesen Teil meiner Untersuchung übergehen. Nur drei Punkte, die für die Klarlegung der Frage von großer Wichtigkeit sind, sollen hier erwähnt werden:

- I. Die Kontraktionswelle kann bis zum Sarkolemma verfolgt werden, wo dieselbe plötzlich aufhört (HEIDENHAIN).
- II. Innerhalb des Muskelfadens sind die Fibrillen quergestreift bis zu ihren beim Sarkolemma belegenen Enden (HÄGGQVIST).
- III. Diese Fibrillenenden sind gerade derjenige Teil, wo die Verlängerung der Muskelfibrillen vor sich geht (HEIDENHAIN, HÄGGQVIST).

Aus diesen drei Punkten geht deutlich hervor, daß die Myofibrillen nicht innerhalb des Sarkolemmis in kollagene Fibrillen übergehen (resp. in solche verwandelt werden) können, wie SCHULTZE behaupten will.

Eine Zusammenfassung vorliegender Literaturkritik ergibt ein rein negatives Resultat. Wir wissen vorläufig noch nicht, wie die Zugkraft der Muskeln auf die Sehnen übertragen wird, und wir können ebensowenig die Lösung gutheißen, die die älteren Histologen WEISMANN und RANVIER für dieses Problem gefunden zu haben glaubten.

### Die Verbindung des Muskelgewebes mit dem Bindegewebe. Eigene Untersuchungen.

Von den von mir angewandten Färbemethoden.

Bei meinen Untersuchungen habe ich in ausgedehntem Maße HANSENS Eisentrioxinhämatein- und Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methoden angewandt. Nach ersterer behandelte ich die Schnitte während verschieden langer Zeit, zwischen 2 und 60 Minuten. Die kurze Behandlungszeit kam zur Anwendung da, wo ich vermöge dieser Methode nur die Kerne und Q in den Muskeln gefärbt wünschte, im Gegensatz zu der Säurefuchsin-Pikrinsäure-Färbung; die längere Zeit verwendete ich, wo ich vermöge des Eisentrioxinhämateins die Muskelfibrillen intensiver färben wollte. Die Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode verwandte ich, um das Vorhandensein von Kollagen nachzuweisen. Zu diesem Zwecke wurden auch MALLORYS und TRAINAS Methoden von mir angewandt, auf welche ich gleich zurückkommen werde. Die HANSEN'sche Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode färbt, wie bekannt, das Kollagen rot, alles andere jedoch, sogar elastische Substanz, gelb, und hat sich zur Nachweisung von kollagenen Fibrillen, der feinsten sowohl als der größten, als vollkommen zuverlässig erwiesen. Was die Zuverlässigkeit der Methode anbelangt, so liegen, namentlich sei-

tens des Normalanatomischen Museums der Universität in Kopenhagen, empirisch gewonnene Erfahrungen von 25jähriger Arbeit mit derselben vor, und namentlich ist Prof. HANSEN selbst sowohl bei ihrer Ausarbeitung wie auch späterhin immer bemüht gewesen, sie fortgesetzter Kritik zu unterwerfen, wobei er zu dem Schlusse gekommen ist, daß dieser Methode volle Zuverlässigkeit zugesprochen werden kann in den Fällen, wo das Kollagen nicht, wie z. B. beim Knorpel, durch andere Substanzen verdeckt wird. Niemals jedoch hat die Methode durch Rotfärben Kollagen simuliert an Stellen, wo dieses bei genauer Untersuchung nicht angetroffen wurde. Diese von HANSEN gemachte Erfahrung wird von einer Menge von Forschern in Dänemark sowohl als auch in anderen Ländern bestätigt, und soweit mir bekannt ist, ist gegen die Methode niemals der Vorwurf der Unzuverlässigkeit erhoben worden.

TRAINAS Methode wurde im Jahre 1909 vom pathologischen Institut an der Universität in Pavia veröffentlicht. Ich habe bereits früher (15) in Kürze über dieselbe berichtet. TRAINA hatte, als er seine Veröffentlichung niederschrieb, eine dreijährige Erfahrung hinter sich. Er hält seine Methode für absolut zuverlässig, wo es gilt, Bindegewebe nachzuweisen, da die kollagenen Fibrillen sich immer in einer konstanten und von den übrigen Fibrillen (sogar den elastischen) verschiedenen Weise färben („himmelblau“). Eine ganze Anzahl von Forschern, die mit genannter Methode gearbeitet haben, bestätigt angeblich diese Erfahrung.

MALLORYS Methode ist zu bekannt, als daß es nötig wäre, dieselbe noch besonders zu befürworten, da sie zu den populärsten sowohl von Histologen als auch Patologen angewandten Bindegewebsfärbemethoden gehört. Die Methode ist keine so ausschließliche Kollagenmethode wie die beiden erstgenannten, da sie nicht die elastischen und kollagenen Fibrillen different färbt, auch färben sich bei Anwendung dieser Methode Amyloid und Schleim blau wie letztgenannte. Es muß ihr aber jedenfalls, abgesehen von dem Erwähnten, eine recht große Zuverlässigkeit zuerkannt werden.

Außer den hier beschriebenen Methoden habe ich HEIDENHAINS Eisenalaunhämatoxylin-Färbung verwendet. Die Fixierung geschah durch Injektion von gesättigter Sublimat- und 10 proz. Formaldehydlösung vom Herzen aus nach Ausspülung des Blutes vermöge physiologischer Kochsalzlösung. Die Frösche lagen darauf noch während einiger Zeit in der Fixierungsflüssigkeit, nachdem ihnen die Haut

abgezogen war. Paraffineinbettung, 5  $\mu$  dicke Serienschnitte, welche vor der Färbung mit Jod-Thiosulfat nach HEIDENHAIN behandelt wurden. Auf das bei der Untersuchung angewandte Verfahren werde ich in der Folge im Zusammenhang mit den von mir gemachten Beobachtungen näher einzugehen Gelegenheit haben.

### Resultate.

Bei Darlegung der Resultate meiner Untersuchungen bezüglich der Verbindung zwischen Muskeln und Sehnen wende ich mich zunächst den passiven, übertragenden Teilen zu und gehe sodann auf die aktiv wirksamen Teile des Muskel-Sehnenkomplexes über. Die Muskelkraft wird vom Muskelfaden erzeugt und erst sekundär auf die Sehne übertragen. Bei meiner Analyse will ich mich erst beim Verhalten der letzteren aufhalten und nachher suchen, die Strukturen zu verfolgen, die zur Übertragung der Muskelkraft auf die Sehne dienen könnten.

Verfolgt man in dieser Weise die Sehnenfibrillen nach dem Muskelfaden zu in einem Muskel, bei welchem die Hauptachsen der Sehnen- und Muskelfäden zusammenfallen, so findet man, daß die Fibrillen der Sehne in der von VAN HERWERDEN beschriebenen Weise nach den Seiten zu abweichen und die Enden der Muskelfäden umfassen. Hierbei verbindet sich bereits am Ende des Muskelfadens ein Teil der Sehnenfibrillen direkt mit dem kollagenen Fibrillennetz des Sarkolemmis. Andere wiederum weichen zur Seite ab und gehen ins Perimysium über, auf diese Art längere oder kürzere Strecken zwischen den einander naheliegenden Muskelfäden zurücklegend.

Besonders veranschaulichend sind meiner Erfahrung nach in dieser Beziehung die Verhältnisse im M. rectus abd. beim Frösche und in dieser Hinsicht muß ich die von SCHULTZE gemachte Erfahrung bestätigen. Meine Beobachtungen gehen jedoch in vollkommen entgegengesetzter Richtung im Vergleiche zu denen des genannten Verfassers. Ich beschränke mich darauf, in diesem Zusammenhange einen Teil eines Präparates abzubilden (Abb. 1). Hier findet man zwei Partien des betreffenden Muskels durch eine Inscriptio tendineae vereinigt. Das Bild ist in ungefähr 1500 facher Vergrößerung gezeichnet und die beiden Muskelbündel werden, wie man sieht, genau genommen nur durch eine ungefähr 10  $\mu$  breite Bindegewebsschicht voneinander getrennt. Diese ist nach HANSENS Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode mit Säurefuchsin gefärbt worden. Die Kerne und auch Q, wenn letztere auch schwach, in den Muskeln sind mit Eisentrioxihämatoxylin gefärbt.

Das Präparat gestattet dem Untersucher zwischen Muskulatur und Bindegewebe scharf zu unterscheiden, und die einzelnen Fäden in letzterem treten äußerst deutlich hervor. Diese setzen sich nicht, wie SCHULTZE, Abb. 28 und 29 (26, Taf. XVII), abbildet, als eine lange, aus parallelen Fäden bestehende Sehne aus dem Muskel fort, anstatt dessen sind hier die kollagenen Fibrillen in sehr komplizierter Weise ineinander verflochten. Teils findet man Fibrillenbündel, die, eine direkte Fortsetzung des Perimysium internum des einen Muskelbauches bildend, in die entsprechende Bildung des anderen Muskelbauches übergehen (*a*, *a*<sup>1</sup>), teils findet man Fibrillenbündel (*b*), die von der einen Seite des Muskelfadens kommend, auf der Mittellinie

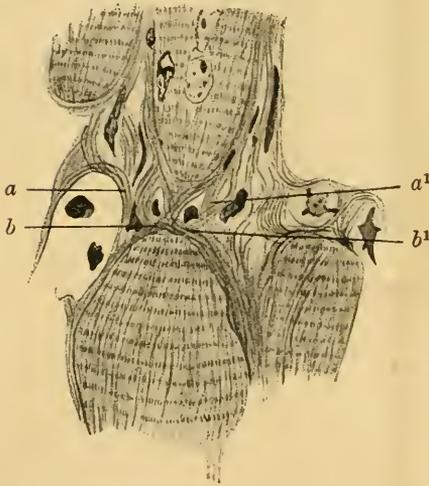


Abb. 1.

mit den entsprechenden Fibrillenbündeln (*b*) von der anderen Seite derselben verflochten und gekreuzt werden, um sich endlich in das andere Perimysium hinein fortzusetzen. Während dieses Verlaufes gehen die verschiedenen Fibrillen zahlreiche Anastomosen miteinander ein und verbinden sich auch mit dem sarkolemmalen Kollagenetz der beiden Muskelfäden. Auf diese Zwischensehne zwischen den beiden Muskelbäuchen wird ein Teil der Spannung der Muskeln übertragen, wenn diese sich zusammenziehen. Die Erklärung hierfür kann nicht in

SCHULTZES Annahme gesucht werden, nämlich daß die Myofibrillen am Muskelende in Sehnenfibrillen übergehen. Eine solche Annahme konnte sich auch bei der günstigsten Beurteilung vorliegender Präparate nur auf eine geringe Anzahl der gekreuzten Fibrillen stützen. Diese Fibrillen jedoch sind teils in allzu geringer Zahl vorhanden, als daß sie der uerhörten Menge von Myofibrillen entsprechen könnten, teils kann man dieselben längs der Seite des Muskelfadens hinauf verfolgen, wo sie ins Perimysium internum übergehen. Ferner finden sich hier außerhalb des Feldes, das überhaupt für SCHULTZES Theorie in Anspruch genommen werden kann, eine

Menge Fibrillen ( $\alpha$ ,  $\alpha^1$ ). Diese bestehen nicht aus irgendeinem formlosen, interstitiellen Bindegewebe, sondern haben den Charakter von wirklichen Sehnenfäden, welche aus dem Perimysium des einen Muskelbauches in das des anderen übergehen. Diese Fäden weisen schon durch ihre Menge darauf hin, daß ein großer Teil der Spannung, die auf der *Inscriptio tendineae* ruht, durch dieselben dorthin übertragen werden muß. Das einzige Resultat, zu dem eine derartige Analyse führen kann, ist, daß das Perimysium internum eine große Rolle spielen muß bei Übertragung der Muskelkraft auf die Sehnen. Damit dieses jedoch geschehen kann, muß man annehmen, daß die Kontraktion der Muskeln hauptsächlich in einem Plan wirken müßte, welcher senkrecht zu der Längsrichtung der Myofibrillen liegt.

Auch in diesem Falle muß das Sarkolemma die Rolle des Vermittlers spielen, und es scheint auch für eine solche Rolle wohl geeignet zu sein, wenn man das kollagene Netz in Betracht zieht, welches von einer Menge von Forschern (PAPPENHEIMER, GRIESMANN, PÉTERFI) als ein integrierender Bestandteil der genannten Bildung bezeichnet wird.

Wie ich bereits in einer früheren Arbeit (15) hervorhob, bilden die in Z und M gelegenen Membranen das einzige Verbindungsglied zwischen den Muskelfibrillen und dem Sarkolemma bzw. dem außerhalb des Muskelfadens gelegenen kollagenen Fibrillennetz. Mir erschien es daher in diesem Zusammenhange notwendig, zu versuchen, betreffs der Natur dieser Membranen zur Klarheit zu kommen, und gehe ich daher zu einer Darlegung meiner Beobachtungen hierbei über.

#### Von den Grundmembranen und den Mittelmembranen.

Schon in einer früheren Arbeit (15) habe ich darauf hingewiesen, daß die Grundmembranen sich vermöge HANSENS Säurefuchsin-Pikrinsäure-Methode rot färben. Diese Farbenreaktion ist indessen für das Kollagen in seinen verschiedenen Formen charakteristisch. Oben habe ich hervorgehoben, daß eine 25 jährige Erfahrung in der Benutzung genannter Methode deren Zuverlässigkeit bewiesen hat, wo es galt, Kollagen nachzuweisen, und ich teilte in diesem Zusammenhange mit, daß es nie bemerkt worden sei, daß diese Methode durch Rotfärben anderer Strukturen Kollagen an Stellen vorgetäuscht habe, wo dasselbe nicht vorhanden war. Die Färbung der Grundmembranen muß von diesem Gesichtspunkte aus als bemerkenswert betrachtet werden. Bevor ich jedoch hieraus weitere Schlüsse zog, wollte ich erst tiefer

in dieses Problem eindringen. Ich veranstaltete daher Digestionsversuche mit Trypsin. Es zeigte sich jedoch, daß die Grundmembranen fast ebenso schnell wie die übrigen Bestandteile des Muskelfadens digeriert wurden. Diese Tatsache muß indessen nicht als ein Beweis dafür angesehen werden, daß die Grundmembranen nicht aus einer dem Kollagen verwandten Substanz bestehen. Dazu weichen die Beobachtungen, die man namentlich an dem Kollagen der kaltblütigen Wirbeltiere in seinem Verhalten gegenüber Trypsin gemacht hat, allzusehr voneinander ab. Eine veranschaulichende Übersicht über diese Tatsachen gibt uns SPALTEHOLZ (28) und verweise ich hiermit auf diese Darlegung.

Eine zweite Art, um in dieses Problem einzudringen, erschien mir die Vornahme von Untersuchungen nach ungleichen, von verschiedenen Verfassern ausgearbeiteten Methoden zum Färben des Bindegewebes. Allen diesen Methoden ist es gemein, daß sie mit größerer oder geringerer Sicherheit das Vorhandensein von Kollagen nachweisen. Im übrigen unterscheiden sie sich in mehrfacher Hinsicht. Für meine Untersuchungen wählte ich die Methoden, die mir am zuverlässigsten erschienen, und ich habe bereits oben im Zusammenhange mit der Beschreibung meiner Technik von diesen Methoden und von dem, was über ihre Zuverlässigkeit bekannt ist, gesprochen.

In bezug auf HANSENS Methode sagte ich schon oben, daß die Grundmembranen bei Anwendung dieser Färbetechnik eine rote Farbe annehmen. Ihre Farbe ist nicht so scharf rot wie die des Sehnenkollagens oder des Perimysium internum, sondern zeigt eher ein blasses Weinrot. Nahe an den sarkolemmalen Enden tritt die rote Farbe scharf hervor und gleicht hier mehr der gewöhnlichen Kollagenfarbe. Mit dieser Färbung ist es mir nicht gelungen, die Mittelmembranen festzustellen. Diese Membranen sind ja eigentlich noch feiner als die Grundmembranen und liegen an der Grenze des Sichtbaren überhaupt. Es erscheint da recht natürlich, daß sie, wenn sie auch mit HANSENS Methode eine rote Farbe angenommen hatten, nicht durch die langen Lichtstrahlen, die für die Färbemethode spezifisch sind, sichtbar wurden. Mit MALLORYS Methode wurden indessen diese Membranen sowohl als auch die Grundmembranen ganz deutlich wahrnehmbar und zeigen beide, wie das Kollagen, eine blaue Farbe. Diese Blaufärbung ist sehr scharf und bildet einen Gegensatz zu einer gelblichweißen Färbung der J, was die Grundmembranen anbelangt, und zur roten Farbe der Q, wo es sich um die Mittelscheibe handelt.

Unter den von mir gebrauchten Methoden zeigt die MALLORY-Färbung die erwähnten Bildungen am besten. An solchen Präparaten kann man beobachten, daß sich die Grundmembranen nahe beim Sarkolemma verdicken, ja in einigen Fällen sogar dort spalten. Der Zuwachs der Dicke an diesen Teilen des Z. scheint mir auch die Erklärung für die bessere Wahrnehmbarkeit der roten Farbe bei Säurefuchsin-Pikrinsäure-Färbung zu liefern. Leider aber hat die Methode doch große Schwächen. Bei ungeeigneter Fixierung nehmen die verschiedenen Bestandteile der Gewebe äußerst wechselnde Färbungen an. Dieses gilt sowohl von dem Bindegewebe selbst als auch von der Muskulatur, und dieser Launenhaftigkeit ist man auch bei der empfohlenen Sublimatfixierung ausgesetzt, wenn die Färbungs- und Beizungszeiten nicht in rechter Weise abgepaßt werden. Es ist also zwecklos, diese Methode allein als Beweis anzuführen, jedoch im Zusammenhange mit den übrigen Bindegewebsfärbungen scheint sie mir eine gute Stütze zu bieten. Meine Färberesultate mit dieser Methode werden übrigens von PÉTERFIS Beobachtungen in bezug auf die Färbung Z bestätigt.

Mit TRAINAS Methode endlich färbt sich der Muskelfaden grün. Eine Ausnahme hiervon bilden die Grund- und Mittelmembranen, welche wie das Kollagen eine blaue Farbe annehmen. Also auch die mit dieser Methode ausgeführten Untersuchungen weisen in die gleiche Richtung wie die beiden vorher erwähnten.

Zu den hier geschilderten Beobachtungen kann noch eine ganze Reihe der Literatur entnommene, hauptsächlich von HEIDENHAIN gemachte Erfahrungen hinzugefügt werden. Mit Blauschwarz B färbt sich die Muskelsubstanz rot-violett, eine Ausnahme hiervon machen die Z-Streifen, welche sich wie das Bindegewebe blau färben. Brillantschwarz 3 B gibt ähnliche Bilder (S. 186): „Die besonderen Eigentümlichkeiten in der Färbung des Bindegewebes der Kapillarwände, der Z-Streifen und der Schaltstücke sind diesem Farbstoffe mit dem vorigen gemeinsam.“

Auch das Vanadiumhämatoxylin (HEIDENHAIN) gibt analoge Resultate. Das Bindegewebe, das Sarkolemma und die Grundmembranen färben sich blau, während die fibrilläre Substanz der Muskeln sich ockergelb färbt.

Hinsichtlich der Spezifizität dieser Methoden, wo es gilt, vermöge Farbenreaktion das Vorkommen von Kollagen festzustellen, ist meine Erfahrung eine allzu geringe, als daß ich mich, einzig nur auf diese

gestützt. über die zarten Strukturen äußern könnte, von denen hier die Rede ist. Indessen findet sich in PÉTERFIS oben erwähnter Arbeit vom Jahre 1913, ausgeführt an HEIDENHAIN'S Laboratorium, wo zu jener Zeit eine in mehr als zehn Jahren gesammelte Erfahrung vorlag, ein Ausspruch, dahin lautend, daß die beiden erstgenannten dieser Färbemethoden „spezifische, elektive Bindegewebsfärbungen“ seien.

In tinktorieller Hinsicht liegt also eine ganze Reihe von Erfahrungen vor, welche beweisen, daß sich die Grundmembranen wie das Kollagen verhalten. Alle oben erwähnten Methoden können nicht als gleich beweiskräftig angesehen werden. Von diesem Gesichtspunkte aus betrachtet, dürfte HANSENS Methode die erste Stelle einnehmen. Aber auch die übrigen Methoden unterscheiden sich, was Bereitungsweise und Färbetechnik betreffen, wesentlich voneinander. Das einzige, was ihnen allen gemeinsam ist, ist ihre Eigenschaft, das Kollagen auf eine spezifische, von fast allen übrigen Substanzen des Körpers abweichende Art zu färben. Wenn unter diesen Verhältnissen sämtliche diese Methoden einstimmig zeigen, daß der Z-Streifen in den Muskeln sich wie das Kollagen färbt, muß dieses als ein ziemlich sicherer Beweis angesehen werden.

Unter den Eigenschaften, die das Kollagen charakterisieren und die in Frage kommen, wo es die mikroskopische Analyse von Strukturen derselben Größenstufe wie die Grundmembranen zu charakterisieren gilt, beobachtet man in erster Reihe die Eigenschaft des Anschwellens in verdünnten Säuren bzw. durch Zuführung von Wasser nach Behandlung mit Säuren. Meine Versuche zur Feststellung des Verhaltens der Telophragmen gegenüber Säuren wurden auf zwei verschiedene Arten ausgeführt. Teils isolierte ich Fasern von verschiedenen Froschmuskeln in 0,6 proz. Kochsalzlösung und untersuchte dieselben mikroskopisch bei 1580 facher Vergrößerung. Abb. 1 Taf. I zeigt eine Mikrophotographie eines solchen ungefärbten Präparates. Die Grundmembranen sind schwer wahrzunehmen, treten aber doch hier und da (*a, a*) als schwache, dunkelgefärbte Streifen zutage. Nachdem die Muskelfasern auf diese Weise in physiologischer Kochsalzlösung untersucht waren, träufelte ich an den Rand des Deckglases des immer noch unter dem Mikroskop liegenden Präparates einen Tropfen 5 proz. Essigsäurelösung. Gleichzeitig wurde am entgegengesetzten Rande des Deckglases die Kochsalzlösung fortgesogen, so daß die Essigsäurelösung in den den Muskelfaden umschließenden Kapillarraum eindrang. Abb. 2, Taf. I zeigt die Mikrophotographie eines solchen isolierten, einer kurzen Essigsäurewirkung

ausgesetzten ungefärbten Froschmuskels. Es ist ohne weiteres ersichtlich; daß die Grundmembranen bedeutend an Dicke zugenommen haben: diese Schwellung ist sogar so bedeutend, daß man an isolierten Muskelfäden in einzelnen Fällen Z deutlich bei Untersuchung vermöge des Trockensystems wahrnehmen kann (Leitz' Objektiv Nr. 7, Okular Nr. 3).

Läßt man die Essigsäure ein wenig länger einwirken, so verändert sich das Bild in charakteristischer Weise. In einem isolierten, unfixierten Muskelfaden wird das Bild, wie bekannt, vollständig von Querstriierung beherrscht, während Längsfibrillierung nur undeutlich oder gar nicht hervortritt. Bei Behandlung mit verdünnter Essigsäure ändert sich dieses Verhältnis allmählich. Die Längsstreifung tritt immer deutlicher hervor und beherrscht schon nach kurzer Zeit das Bild, so daß die Querstriierung nur noch mit Mühe erkennbar ist. Abb. 3 zeigt ein derartiges Präparat in Mikrophotographie. Auch dieses Präparat ist ungefärbt und die Vergrößerung die gleiche wie bei den beiden vorher erwähnten Präparaten. Alle Bilder rühren von Präparaten von einem und demselben Froschmuskel her. Bei Abb. 3, Taf. I kann man trotz der Längstriierung auch recht gut die Querstriierung erkennen, und es wird hier deutlich, daß die Grundmembranen noch mehr an Dicke zugenommen haben. Die eben mitgeteilte Beobachtung erscheint mir von großem Interesse und werde ich unten nochmals darauf zurückkommen und suchen, eine Erklärung dafür zu finden.

Während ich meinen Assistenten die Arbeit des Einsaugens von Essigsäure unter das Deckglas ausführen ließ, hatte ich die Möglichkeit, unter dem Mikroskop die Entwicklung der Anschwellung und das Hervortreten der Längstriierung zu beobachten.

Die zweite Art, auf welche ich die Veränderung der Grundmembranen in verdünnten Säuren studiert habe, ist folgende. Ein Froschmuskel wurde in gewöhnlicher Weise extendiert und für die Dauer von 15 Minuten in 5proz. Essigsäure gelegt, worauf sie während einer ebenso langen Zeit in 0,6proz. Kochsalzlösung lag. Letzteres in der Absicht, dem mit Säure behandelten Muskel ausreichend Wasser zuzuführen, um das Anschwellen des Kollagens zur rechten Entfaltung zu bringen. Der Muskel wurde hierauf fortgesetzt extendiert, in ZENKERS Mischung fixiert, eingebettet, geschnitten und gefärbt in oben erwähnter Weise. Zur Kontrolle untersuchte ich Muskeln, die die gleiche Behandlung erfahren hatten, mit Ausnahme der Behandlung mit Essigsäure. Die mit Essigsäure behandelten Präparate

weisen eine stark ausgeprägte Schwellung der Grundmembranen wie auch des Kollagens in Perimysium und Sarkolemma auf. Die Färbbarkeit der Grundmembranen hat sich wenig verändert, sie färben sich mit HANSENS Säurefuchsin-Pikrinsäure nach wie vor rot (Sehnen und Perimysium werden auch rot gefärbt, so wie dies auch bei nicht mit Säure behandeltem Material der Fall ist). Bei MALLORY-Färbung jedoch färben sich die Grundmembranen nicht mehr rein blau, sondern zeigen einen mehr violetten Farbenton.

Die oben beschriebenen Versuche wurden nicht nur mit Essigsäure gemacht, sondern auch mit einer Reihe anderer organischer Säuren und mit verdünnten Mineralsäuren. In jedem einzelnen Falle war eine ausgesprochene Verdickung der Grundmembranen und eine Fibrillierung des Muskelfadens die Folge. Letzteres bewirkt, daß man am geschnittenen und gefärbten Präparat deutlich die verschiedenen Fibrillen, die voneinander isoliert liegen, wahrnehmen kann. Bei diesem Präparat ist es auch deutlich, daß sowohl Q als auch die interfibrillären Sarkoplasmakörnchen bei der Mischung mit Säure angeschwollen sind.

Behandelt man dagegen isolierte Muskelfäden mit mehr konzentrierten Mineralsäuren oder mit verdünnten Alkalien, so kann bei den Grundmembranen keine Schwellung entdeckt werden, was mit den Mitteilungen übereinstimmt, die uns von E. STRAUSS (29) betreffs des Kollagens gemacht werden.

Die Eigenschaft, die vielleicht für das Kollagen am charakteristischsten ist und welche dieser Substanz auch ihren Namen gegeben hat, ist die, daß es beim Kochen in löslichen Leim übergeht. Durch diese Lösbarkeit unterscheidet es sich, soviel ich weiß, von sämtlichen bei den Vertebraten auftretenden Albumoiden. Die für die Muskeln spezifischen Eiweißsubstanzen koagulieren leicht, teilweise bei ziemlich niedriger Temperatur, 40—80°, und lösen sich nachher nicht mehr auf. Durch seine Lösbarkeit in kochendem Wasser unterscheidet sich das Kollagen also von erstgenannten Substanzen sowohl als auch überhaupt von allen übrigen mir bekannten physiologisch bei den Wirbeltieren auftretenden Eiweißstoffen. Es ist daher ganz natürlich, daß ich untersuchen wollte, wie sich die Grundmembranen der Froschmuskeln bei langandauerndem Kochen verhalten. Dieses wurde in der Weise ausgeführt, daß dünne Froschmuskeln nach Extension in kochendes Wasser gelegt wurden, worauf das Kochen derselben während 30—60 Minuten fortgesetzt wurde. Sie wurden darauf in

ZENKERS Flüssigkeit fixiert, in Schnitte zerlegt und auf gewöhnliche Art gefärbt. Es zeigte sich nun, daß die Grundmembranen nach genügend lange ausgedehntem Kochen verschwunden waren (Abb. 4, Taf. I). Wurde das Kochen nicht genügend lange ausgedehnt, so konnte ich in den Präparaten Andeutungen eines schwachen Streifens an der Stelle der Grundmembranen in gewissen zentralen Partien des Muskels wahrnehmen. Dieses war namentlich in dickeren Muskeln der Fall (*M. gastrocnemius* u. dgl.). Bei Färbung nach MALLORYS Methode zeigte es sich jedoch, daß diese Reste von Z sich nicht länger durch Anilinblau blau färbten, sondern rot durch Säurefuchsin. Ich beschloß daher zu untersuchen, wie Gelatine sich färbt. Ein Stück gewöhnliche Blattgelatine wurde in der bekannten Weise in ZENKERS Flüssigkeit fixiert und darauf nach MALLORY gefärbt. Es färbte sich rot. Diese Versuche zeigen, daß die nach MALLORY blaugefärbten Grundmembranen beim Kochen in eine sich nach der gleichen Methode rotfärbende Substanz übergehen, wonach sie aufgelöst werden können. In der gleichen Weise verhält sich auch das Kollagen.

In den Präparaten, wo die Grundmembranen fortgekocht waren, konnten trotzdem die Fibrillen noch immer wahrgenommen werden. Sie waren nicht in kleinere Stücke zerfallen, was sicher der Fall gewesen wäre, wenn diese Membranen in der Form von Scheiben die Fibrillen durchsetzt hätten. Hieraus geht deutlich hervor, daß die Grundmembranen ein Netz bilden, das zwischen den Myofibrillen ausgespannt ist, sie aber nicht durchsetzt, und ich muß daher H. MARCUS vollständig zustimmen bezüglich seiner Beobachtungen an den Muskeln der Libelliden, wenn er sagt: „Die Zwischenstreifen werden durch ringförmige Umschließung der Fibrillen durch die Fasern des Transversalsystems gebildet.“ Er sagt weiter: „Ob eine Zwischenscheibe, d. h. ein die Fibrille selbst durchquerendes Gebilde besteht, erscheint mir sehr zweifelhaft.“ Mein oben erwähnter Versuch zeigt deutlich, daß die Grundmembranen die Fibrillen nicht durchsetzen, sondern zwischen denselben, diese umschließend, verlaufen. Hier liegt auch die Erklärung für das Zutagetreten der Längsfibrillierung bei Behandlung mit Essigsäure. Wenn das Fibrillennetz der Grundmembranen anschwillt, müssen die Myofibrillen auseinandergetrieben werden, und sie werden dann auch deutlicher sichtbar, als wenn sie wie sonst intim vereinigt sind und dicht nebeneinander liegen. Nach dem Fortkochen von Z kann innerhalb der Myofibrillen keinerlei Differenzierung anstelle von Z wahrgenommen werden. Die Unmög-

lichkeit für die Fibrillen, sich in der Längsrichtung zu verschieben, ohne daß Z sich mit verschiebt, zeigt indessen, daß ein äußerst intimer Zusammenhang zwischen dem Transversalsystem der Grundmembranen und den Fibrillen bestehen muß. Bei Bildungen, die auf dießer Größenstufe stehen, dürften indessen die Molekularkräfte eine ausreichende Erklärung für die Vereinigung liefern.

Das Verhalten der Grundmembranen gegenüber verschiedenen Färbesubstanzen wie auch verschiedenen chemischen Reagentien zeigt eine vollkommene Übereinstimmung mit dem Kollagen. Ich betrachte mich also als berechtigt, mit einem bis an Gewißheit grenzenden Grade von Wahrscheinlichkeit anzunehmen, daß die Grundmembranen aus einem kollagenen Netzwerk bestehen, das zwischen den Myofibrillen ausgespannt ist und in direktem Zusammenhange mit dem gleichgearteten Fibrillensystem des Sarkolemmas steht. Sie sind daher wohl geeignet, die im Muskelfaden entstandene Kraft nach dem außerhalb des Fadens liegenden Bindegewebe überzuleiten, und ich will weiter unten darlegen, daß eine solche Übertragung eine in mechanischer Hinsicht weit mehr befriedigende Erklärung der Verbindung von Muskeln und Sehnen bildet als frühere unhaltbare Theorien.

Die Färbungen lassen es als wahrscheinlich erscheinen, daß auch die „Mittelscheibe“ aus einem gleichen, wenn auch noch feineren Netz gebildet ist. Infolge der außerordentlichen Feinheit dieser Bildung ist es jedoch unmöglich gewesen, sie genauer zu analysieren.

### Die Bedeutung der Grundmembranen.

Hinsichtlich der mechanischen Bedeutung der Grundmembranen erscheinen mir HEIDENHAIN'S Untersuchungen äußerst bedeutsam und ich werde mich im folgenden wegen Mangel an Raum begnügen, diese Untersuchungen zu zitieren. Ich will mir zunächst, ehe ich zu dem übergehe, was mir in genannten Untersuchungen als von besonders großer Bedeutung erscheint, noch einige Anmerkungen gestatten. HEIDENHAIN sagt (10, S. 621) betreffs der Bedeutung der Telophragmen: „Wir unsererseits glauben das Richtige zu treffen, wenn wir den Inophragmen zwar eine sehr vollkommene Elastizität, aber zugleich auch eine außerordentliche Dehnbarkeit zuschreiben, so daß die von ihnen entwickelten elastischen Kräfte im ganzen gering sind.“

Diese von HEIDENHAIN angenommene große Dehnbarkeit scheint mir mit seiner Annahme, daß durch diese Membranen die Struktur der Muskeln an Festigkeit zunähme, wenig übereinstimmend. Auch

nicht die vom Verfasser weiterhin als bedeutungsvoll hingestellte Tatsache, daß beim Kontraktionsakt sämtliche identischen Strukturelemente in den gleichen Querschnitt zu liegen kommen, würde in diesem Falle eine Erklärung finden. Diese Verhältnisse können nur erklärt werden, wenn man den Grundmembranen eine starke Resistenz gegenüber Dehnungsversuchen zuerkennt. Ein derartiger Tatbestand stimmt auch besser zu dem Auftreten von „Festbildungen“ des Sarkolemmas sowie mit MERKELS Untersuchungen an in Essigsäure angeschwellten Muskeln überein. Alle diese Beobachtungen finden ihre Erklärung, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, daß die Grundmembranen ein kollagenes Netzwerk und als solches wenig dehnbar sind.

Indessen äußert HEIDENHAIN weiter (10, S. 620): „Die Grundmembranen scheiden voneinander die Kommata, welche, wie ENGELMANN zuerst gezeigt hat, in diesem Falle die physiologischen Muskelemente sind, insofern jedes derselben in sich alle strukturellen Bedingungen enthält, welche für das Zustandekommen der Kontraktion notwendig sind.“

Erinnern wir uns ferner daran, daß die Reizung wie eine Welle den Muskelfaden durchläuft, so daß alle im gleichen Querschnitt desselben liegenden derartigen kontraktile Elemente sich während des Verlaufes der Kontraktion im gleichen Aktivitätsstadium befinden, so scheint mir die Bedeutung der Grundmembranen klar zu werden. Durch dieses kollagene Netzwerk wird von allen sich gleichzeitig kontrahierenden Fibrillenelementen im ganzen Querschnitt des Muskelfadens die gesammelte Zugkraft auf Sarkolemma, Perimysium und Sehne übertragen.

Fassen wir alle innerhalb des gleichen Muskelfaches gelegenen Fibrillenteile, die sich immer gleichzeitig im gleichen Funktionsstadium befinden, unter einem neuen Begriff — funktionelles Muskelement — zusammen, so können wir sagen, daß zwei einander naheliegende Grundmembranen die Sehnen eines funktionellen Muskelementes darstellen.

Die Physiologen haben nachgewiesen, daß der schlaaffe Muskel in bedeutend höherem Grade dehnbar ist als der kontrahierte Muskel. Diese Ungleichheit in der Dehnbarkeit muß den Veränderungen zugeschrieben werden, die der Muskelfaden während des Kontraktionsaktes erfährt, Veränderungen, die, wie oben erwähnt, sich wellenförmig in der Längsrichtung des Muskelfadens ausbreiten. Am Anfang bzw.

Schluß des Kontraktionsaktes gibt es also solche Teile des Muskelfadens, die kontrahiert, und solche, die schlaff sind. Übertrüge sich nun die Zugkraft, wie alle bisherigen Verfasser angenommen haben, durch die ganze Länge der Muskelfäden, so würde natürlich in einem solchen Falle eine Dehnung in den nicht kontrahierten Teilen desselben stattfinden, was einen bedeutenden Verlust an Kraft zur Folge hätte. Dadurch, daß jedes funktionelle Muskelement seine Kraft direkt durch die Grundmembranen auf die Sehne überträgt, wird ein solcher Kraftverlust vermieden.

Durch oben Gesagtes erklärt sich auch HOLMGRENS (13) Beobachtung, nämlich daß bei gewissen Insekten die Grundmembranen über die breiteren Sarkoplasmabrücken gespannt sind, welche in gewissen Fällen die Fibrillenbündel voneinander trennen. Die Muskelfächer, die von zwei solchen Grundmembranen abgeschlossen werden, gehören trotz des Sarkoplasmapeilers zum gleichen funktionellen Muskelement, dessen gesammelte Kraft durch die Grundmembranen auf die Sehne übertragen wird.

Oben Gesagtes kann wahrscheinlich auch in großer Ausdehnung auf die „Mittelscheibe“ angewandt werden, weshalb ich hier nicht näher auf diese Bildungen einzugehen brauche.

Fassen wir das oben Gesagte noch einmal kurz zusammen, so hoffe ich, daß es mir gelungen ist, die intimen Verbindungen, die durch die Grundmembranen zwischen jedem kontraktilem Fibrillenteil und dem Perimysium bzw. der Sehne zuwege gebracht wird, klarzulegen.

Beim Übergang in das Sarkolemma erreicht die Spannung innerhalb der Grundmembranen ihren Höhepunkt; denn hier ist es, wo sich die in entgegengesetzter Richtung wirkenden Kräfte in gesammelter Stärke treffen. Hiermit übereinstimmend findet man diesen Teil der Grundmembranen, wie oben erwähnt, verdickt, event. verdoppelt. Der in mechanischer Hinsicht wichtigste Teil des Sarkolemmas ist sein kollagenes Netzwerk, welches in seiner ganzen Ausdehnung in naher Beziehung zum Perimysium steht. Die Spannung verteilt sich daher auf das ganze sarkolemmale Netzwerk und sammelt sich nicht nur an den Verbindungspunkten mit den Grundmembranen, worin man wenigstens eine teilweise Erklärung für das Auftreten von Festonbildungen beim Kontraktionsakt erblicken kann. Das Perimysium teilt seinerseits seine Spannung den Sehnen mit, und deren Spaltung an den Muskelenden und Übergehen in das interstitielle Bindegewebe der Muskeln erklärt sich nun auf eine andere Weise, als wenn die Kraft an den Enden der Muskeln übertragen würde.

Im ganzen genommen erscheint es mir, daß man die Strukturen, die als Überleiter der Muskelkraft auf die Sehne dienen, mit einem modernen Hebekran vergleichen kann. In beiden Fällen finden wir ein graziles Balkenwerk, das durch seine Anordnung ein mechanisch tragfähiges Ganzes bildet. Dieses stimmt mit einer in der Natur öfters vorkommenden Erscheinung überein, die vielleicht am deutlichsten in der Struktur des spongiösen Knochens zutage tritt und deren Charakteristik in Kürze lauten könnte: „Größtmögliche Haltbarkeit bei minimalstem Materialverbrauch“.

#### Die embryonalen Muskeln.

Beobachtet man ein Froschei während dessen Entwicklung zur Kaulquappe, so findet man, daß die Kaulquappe ihren Schwanz zu bewegen beginnt auf einer Entwicklungsstufe, wo die histologischen Untersuchungen nur wenig ausdifferenzierte Fibrillen in den kranialen Segmenten der Muskelplatte nachweisen können.

In diesem Stadium der Entwicklung sind die Grundmembranen noch nicht wahrnehmbar, und auch das sarkolemmale Netzwerk und das Perimysium fehlen noch. Da ist nun die Frage, wie in diesem Falle die Kontraktion der Muskeln zustande kommt und wie die Bewegung der Muskeln in Schwimmbewegungen übergeleitet werden kann. Offenbar steht diese Frage in intimum Zusammenhang mit der Beobachtung, daß sich das Herz gewisser Tiere bereits kontrahiert, bevor sich dort Fibrillen entwickelt haben. Auf diesem Gebiete sind weitere Untersuchungen nötig, um festzustellen, ob das Protoplasma selbst in den embryonalen Muskelzellen kontraktile ist oder ob die Erklärung in anderen Umständen gesucht werden muß.

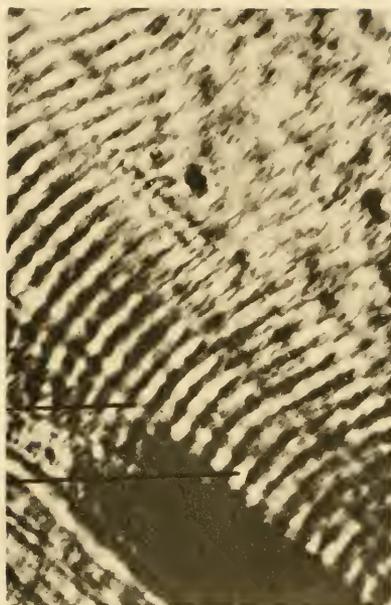
Die Frage, die ich hier zu lösen gesucht habe, begann mich schon im Jahre 1913 zu interessieren. Erst im Sommer 1919 jedoch wurde es mir möglich, mich während meines Aufenthaltes in Kopenhagen am dortigen Normal anatomisk Museum der Universität ernstlich mit der Lösung dieses Problems zu beschäftigen, worauf ich dann die Arbeit in meinem eigenen Laboratorium am anatomischen Institut der Universität zu Lund weiter fortsetzte. Es ist mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. F. C. C. HANSEN von der Universität Kopenhagen meinen aufrichtigen und ehrerbietigen Dank für das Interesse und Entgegenkommen, welches mir dort zuteil wurde, wie auch für so manchen mir erteilten wertvollen Rat auszusprechen.

Ebenso bin ich Herrn Prof. emeritus C. M.-FÜRST zu ehrerbietigem und tiefgefühltem Danke verpflichtet, da seine lebenswürdige Vermittlung es war, die mir die Möglichkeit bereitete, meine Arbeit am Normal anatomisk Museum der Universität Kopenhagen auszuführen.

#### Literaturverzeichnis.

1. BALDWIN, W. M., The Relation of Muscle Fibrillae to Tendon Fibrillae in voluntary stripped muscles of Vertebrates. *Morphol. Jahrb.* Bd. 45, 1913, S. 249.
2. EHRENBERG, C. G., Beschreibung einer auffallenden und bisher unerkannten Struktur des Seelenorganes. Berlin 1836.
3. GRIESMANN, B., Über die fibrilläre Struktur des Sarkolemm's. *Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.* Bd. 29, 1913, S. 268.
4. HAMMARSTEN, O., Lehrbuch der physiologischen Chemie. 8. Aufl. Wiesbaden 1914.
5. HANSEN, FR. C. C., En paalidelig Metode til Farvning af Bindvaevet. *Hospitalstidende* Nr. 42, 1898.
6. HANSEN, FR. C. C., Eine zuverlässige Bindegewebsfärbung. *Anat. Anz.* Bd. 15, 1898.
7. HANSEN, FR. C. C., Om Udviklingen af Grundsubstanser i Bindevaevsgrupper. *Hospitalstidende* Nr. 49 og 50, 1899.
8. HANSEN, FR. C. C., Über Eisenhämatein, Chromalannahämatein, Tonerdealaannahämatein, Hämatoxylinlösungen und einige Cochenillefarblösungen. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.* Bd. 22, 1905.
9. HANSEN, FR. C. C., Untersuchungen über die Gruppe der Bindesubstanzen: I. Hyalinknorpel. *Anat. Hefte* Bd. 27, 1905, S. 537.
10. HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle. Bd. 2. Jena 1911.
11. HEIDENHAIN, M., Über die zweckmäßige Verwendung des Congo und anderer Amidazokörper, sowie über neue Neutralfarben. *Zeitschr. f. wiss. Mikr.* Bd. 20, 1903, S. 179.
12. VAN HERWERDEN, M. A., Über das Verhältnis zwischen Sehnen- und Muskelfibrillen. *Anat. Anz.* Bd. 44, 1913, S. 193.
13. HOLMGREN, E., Über die Trophospongien der quergestreiften Muskelfasern, nebst Bemerkungen über den allgemeinen Bau dieser Fasern. *Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 71, 1908, S. 165.
14. HÄGGQVIST, G., Über die Entwicklung der querstreifigen Myofibrillen beim Frosche. *Anat. Anz.* Bd. 52, 1920, S. 389.
15. HÄGGQVIST, G., Über die Entwicklung und die Verbindungen des Sarkolemm's beim Frosche. *Anat. Anz.* 1920.
16. KÖLLIKER, A., Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1850.
17. LOGINOW, W., Zur Frage von dem Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. *Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt.*, 1912, S. 171.
18. MARCUS, H., Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen. *Anat. Anz.* Bd. 52, 1920.





1



2



3



4

J. B. Obernetter, München, repr.

19. PAPPENHEIMER, A. M., Über juvenile, familiäre Muskelatrophie. Zugleich ein Beitrag zur normalen Histologie des Sarkolemmis. Beiträge zur pathol. Anat. u. Pathol. Bd. 44, 1908.
20. PÉTERFI, T., Untersuchungen über die Beziehungen der Myofibrillen zu den Sehnenfibrillen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 83, 1913, S. 1.
21. RANVIER, L., Traité Technique d'Histologie. Paris 1875.
22. REICHERT, Vergleichende Beobachtungen über das Bindegewebe und die verwandten Gebilde. Dorpat 1845.
23. SCHULTZE, O., Die Kontinuität der Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Sitzungsber. physik.-med. Ges. Würzburg 1911, S. 22.
24. SCHULTZE, O., Über den direkten Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg. Neue Folge Bd. 41, 1911, S. 33.
25. SCHULTZE, E., Die Kontinuität der Muskelfibrillen und der Sehnenfibrillen. Anat. Anz. Ergänzungsheft 38, 1911, S. 65.
26. SCHULTZE, O., Über den direkten Zusammenhang zwischen Muskeln und Sehnenfibrillen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 79, 1912, S. 307.
27. SCHULTZE, O., Zur Kontinuität von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Anat. Anz. Bd. 44, 1913, S. 477.
28. SPALTEHOLZ, W., Verdauung, künstliche. Enzyklopädie der mikr. Technik, 2. Aufl., Bd. 2, S. 570. Berlin 1910.
29. STRAUSS, E., Albumoide. Biochemisches Handlexikon, herausgegeben von E. ABDERHALDEN. S. 169. Berlin 1911.
30. TRAINA, H., Eine neue und einfache Bindegewebsfärbung. Zentralbl. f. allg. Pathol. Bd. 20, 1909.
31. UNNA, P. G., Collagen. Enzyklopädie der mikr. Technik, 2. Aufl., Bd. 1, S. 245. Berlin 1910.
32. WEISMANN, A., Über die Verbindung der Muskelfasern mit ihren Ansatzpunkten. Zeitschr. f. ration. Medizin, 3. Serie, Bd. 12, 1861, S. 126.

#### Tafelerklärung.

Abb. 1. Muskelfaden aus *M. triceps femoris* des Frosches in 0,6 proz. Kochsalzlösung isoliert. Ungefärbt; noch kontraktionsfähig. Mikrophoto. HÄGGQVIST-MATTSSON. Vergrößerung etwa 1580. *a, a* Grundmembranen.

Abb. 2. Dasselbe Präparat wie Abb. 1 nach kurzer Einwirkung von verdünnter Essigsäure. Grundmembranen gequollen.

Abb. 3. Dasselbe Präparat wie Abb. 1 und 2 nach einige Minuten länger dauernder Essigsäureeinwirkung. Grundmembranen noch mehr gequollen. Die Längsfibrillierung des Muskelfadens deutlich hervortretend.

Abb. 4. *M. sartorius* des Frosches, 45 Minuten gekocht. Nachfixierung in ZENKERS Mischung; Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin nach HEIDENHAIN. Mikrophoto. Vergrößerung wie vorher. Grundmembranen verschwunden.

Nachdruck verboten.

**Der perilymphatische Raum des Meerschweinchenohres.**

VON H. M. DE BURLET.

Mit 5 Abbildungen.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Utrecht, Holland.

## Einleitung.

Das Meerschweinchenohr weist in verschiedener Beziehung eigenartige Zustände auf. Erinnern wir uns an die ungewöhnliche Form des Stapes, an die große Anzahl der Schneckenwindungen, an die Knochen-  
spanne, welche die beiden gegenüberliegenden Wände der Fossula vestibuli verbindet und dabei durch die Öffnung des Steigbügels tritt. In den folgenden Zeilen wird von dem perilymphatischen Raum des Meerschweinchenohres die Rede sein. Es läßt sich hier eine Eigentümlichkeit, welche bei Wirbeltieren überhaupt weite Verbreitung hat, besonders klar erkennen. Sie kommt ohne Zweifel auch anderen Säugern zu, hat hier aber, soviel ich weiß, bisher keine Beachtung gefunden.

Das häutige Labyrinth des Säugerohres ist in einer Kavität des Petrosium eingeschlossen, welche seine Form in groben Zügen wiederholt. Bekanntlich füllt das häutige Labyrinth diesen Hohlraum nicht ganz aus. Zwischen der knöchernen Innenwand der Höhlung und dem Kanalsystem des inneren Ohres befindet sich eine Schicht von Perilymphe, welche den sogenannten perilymphatischen Raum ausfüllt. Dieser Raum wird als eine einheitliche Kammer beschrieben, dessen Inhalt, die Perilymphe, das häutige Labyrinth umspült.

Diese letztere Ansicht, das Spatium perilymphaticum sei als ein einheitlicher Raum aufzufassen, trifft, was das innere Ohr des Meerschweinchens betrifft, nicht zu. Es besteht bei diesem Tier eine deutliche Abgrenzung zwischen einem oberen und unteren Abschnitt desselben. Der obere Abschnitt enthält die Bogengänge mit deren Ampullen, sowie den größten Teil des Utriculus. Der untere enthält die Flüssigkeit, welche den Sacculus umspült und die Scalae ausfüllt. Die Abgrenzung der beiden Unterabteilungen gegeneinander ist in Abb. 1 schematisch dargestellt. Die Abbildung stellt das rechte innere Ohr, von lateral gesehen, dar. Der horizontale Bogengang, der

Ductus endolymphaticus, sowie dessen Verbindungen mit Sacculus und Utriculus, ebenfalls die Verbindung von Sacculus mit Ductus cochlearis sind nicht eingezeichnet. Der obere perilymphatische Raum, welcher die Bogengänge (auch den horizontalen!) und teilweise den Utriculus umgibt, ist von zahlreichen Bindegewebsbalken durchsetzt. Diese verdichten sich zu einer Membran, welche von der knöchernen Labyrinthwand zum Utriculus ausgespannt ist. Durch diese Membran ist der obere perilymphatische Raum abgetrennt von dem unteren. Im Gegensatz zum oberen enthält der untere perilymphatische Raum keine Bindegewebsbalken, was man sich so zurechtlegen kann, daß auf diese Weise Schwingungen der Flüssigkeit unbehindert die Cochlea und damit das Corti'sche Organ, erreichen können.

Das ovale und das runde Fenster sind in dem unteren perilymphatischen Raum eingelassen.

Zunächst wollen wir uns mit der Topographie der Membran, welche die beiden Abteilungen des perilymphatischen Raumes von einander abgrenzt, beschäftigen.

#### Material.

Das Material, welches ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, wurde in unserem Institute ursprünglich zu ganz anderen Zwecken bearbeitet. Zwecks Untersuchung der Funktion der Maculae hatten die Herren MAGNUS und DE KLEYN durch Zentrifugieren die Otolithen-Membranen von den Maculae acusticae beim lebenden Tiere abgeschleudert, um dann die Ausfallserscheinungen zu beobachten. Hinterher wurden dann die Gehörorgane auf Serienschnitte untersucht, um festzustellen, inwiefern die Otolithen-Membran tatsächlich von den Maculae entfernt worden waren. Für die sehr interessanten Ergebnisse ihrer erfolgreichen Experimente sei auf die Publikationen der genannten Herren hingewiesen. Die anatomische Bearbeitung der Serien wurde von DE KLEYN in unserem Institute vorgenommen, und ich hatte dadurch Gelegenheit, diese mit durchzusehen.

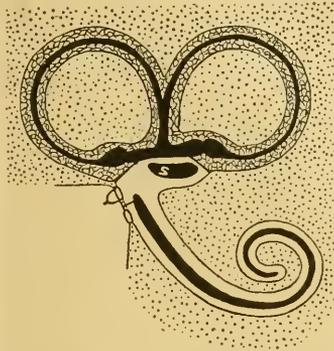


Abb. 1. Schema des rechten Labyrinthes von *Cavia cobaya*. Vereinfacht. Erklärung im Text.

Die Gehörorgane wurden mitsamt der Schädelbasis nach der Methode von WITTMACK behandelt und in Celloidin geschnitten. Die Fixation erwies sich als eine sehr gute, nur waren leider hie und da die Ampullen der Bogengänge zusammengefallen.

### Die Topographie der Grenzmembran.

Die Lagebeziehungen der Membran, welche das Spatium perilymphaticum superior vom unteren perilymphatischen Raum abgrenzt, sind auf frontalen Schnittserien am besten zu untersuchen. Es hält schwer, ein plastisches Bild von ihrer Ausdehnung zu entwerfen; als Übersichtsbild sei auf Abb. 2 verwiesen, welche in halb

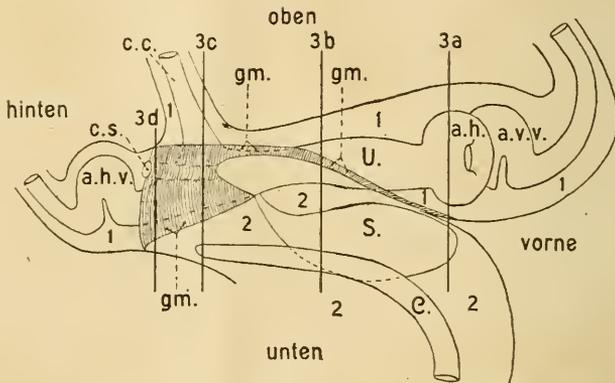


Abb. 2. Schema des rechten Utriculus von *Cavia cobaya*, von lateral gesehen. *gm.* Grenzmembran; *U.* Utriculus; *S.* Sacculus; *C.* Ductus cochlearis; *a.v.v.* Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges; *a.h.* Ampulle des horizontalen Bogenganges; *a.h.v.* Ampulle des hinteren vertikalen Bogenganges; *c.c.* Crus commune; *c.s.* Crus simplex des horizontalen Bogenganges; *1* Spatium perilymphaticum superius; *2* Spatium perilymphaticum inferius.

schematischer Weise ihre Befestigungsart an dem Utriculus einerseits, teilweise auch an der knöchernen Labyrinthwand andererseits, veranschaulicht. Auf diese Abbildung beziehen sich die Querschnittsbilder (Abb. 3 a—d), deren Lage mitangegeben wurde, und mit deren Hilfe eine Vorstellung von der Befestigungsweise der Membran erworben werden kann. Diese zerfällt, was ihre Lage im Raum anbelangt, in zwei Abschnitte, einen vorderen horizontalen und einen hinteren vertikalen. Auf den Schnittbildern der Abb. 3 sind die beiden Abteilungen des perilymphatischen Raumes, durch das Vorhandensein, resp. durch das Fehlen des Balkengerüsts kenntlich.

In den beiden nach vorn gelegenen Schnitten (3 a und b) ist der obere von dem unteren Raum durch eine horizontal gestellte Membran abgegrenzt. Das Spatium perilymphaticum superius liegt ober-

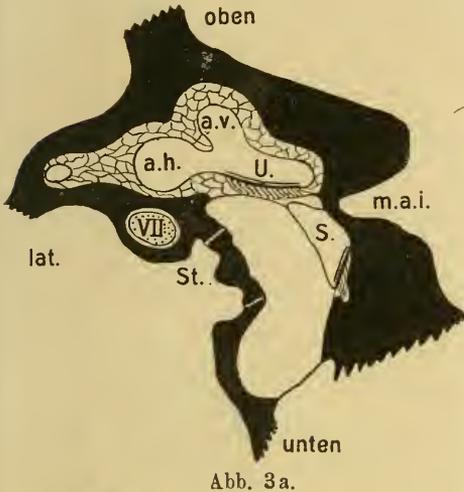


Abb. 3 a.

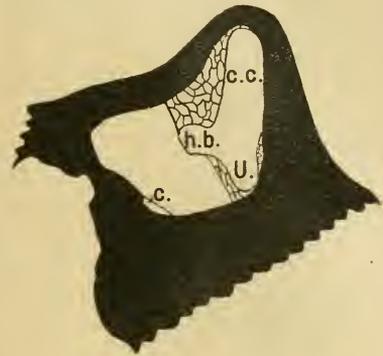


Abb. 3 c.

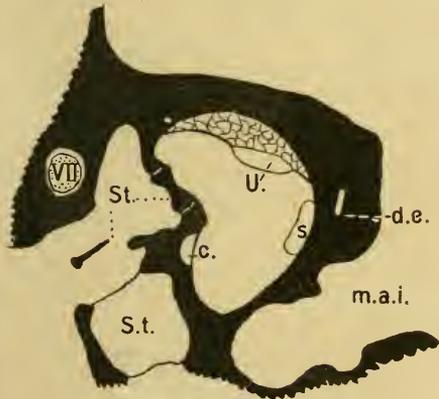


Abb. 3 b.

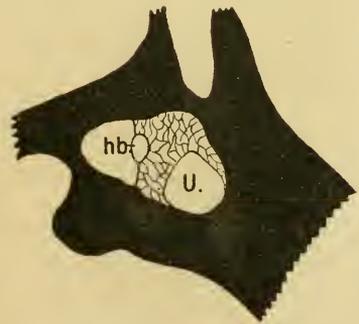


Abb. 3 d.

Abb. 3. Vier Schnitte durch das rechte Labyrinth von *Cavia cobaya*, deren Lage in Abb. 2 angedeutet ist. *U.* Utriculus; *S.* Sacculus; *C.* Ductus cochlearis; *a.v.* Ampulle des vorderen vertikalen Bogenganges; *a.h.* Ampulle des horizontalen Bogenganges; *c.c.* Crus commune; *h.b.* Crus simplex des horizontalen Bogenganges; *St.* Stapes; *m.a.i.* Meatus acusticus internus; *VII.* N. facialis; *S.t.* Scala tympani.

halb des Spatium perilymphaticum inferius. Anders in den beiden anderen Schnitten (3c und d); hier steht die Grenzmembran ungefähr

vertikal, der mit dem Balkengerüst versehene obere perilymphatische Raum liegt hier medial von dem unteren.

Betrachten wir die einzelnen Schnittbilder etwas näher, und erinnern wir uns dabei zunächst daran, daß sie einem rechten Labyrinth entnommen sind, dessen Schnitte wir von vorne besehen. Auf Abb. 3a sind die Ampullen des vorderen vertikalen (a. v.) und des horizontalen (a. h.) Bogenganges getroffen. Lateral von letzterer Ampulle liegt der Querschnitt des horizontalen Bogenganges selbst. Die Ampullen münden in denjenigen Teil des Utriculus (U), auf dessen Boden sich die Macula befindet, worauf die Otholithenmembran ruht. Der perilymphatische Raum, welcher diese Teile des häutigen Labyrinthes umgibt, ist mit Bindegewebsbalken durchsetzt. Die Grenzmembran erstreckt sich von der lateralen knöchernen Wand oberhalb des ovalen Fensters, bis zu einer Stelle der medialen Wand, welche in der menschlichen Anatomie als *Crista vestibuli* bezeichnet wird. Diese *Crista vestibuli* grenzt die Anlagerungsstelle des *Sacculus* (*Recessus sphaericus*) von einer darüber gelegenen Delle (*Recessus ellipticus*) ab. Sie ist auch hier schwach vorhanden und bezeichnet die Stelle, wo die Grenzmembran an die mediale Labyrinthwand befestigt ist. Zwischen der unteren Fläche des Utriculus und der oberen Fläche der Grenzmembran befinden sich keine Bindegewebsbalken. Dieser schmale Raum wird ganz ausgefüllt von Nervenbündeln, welche von medial nach lateral ziehend, sich zur *Macula utriculi* begeben. Unterhalb des medialen Teiles der Grenzmembran liegt der *Sacculus*, dessen lateraler oberer Zipfel teilweise unmittelbar, teilweise mittels eines feinen Häutchens (Abb. 3a) an der unteren Fläche der Grenzmembran befestigt ist. Das *Spatium perilymphaticum inferius* umgibt den *Sacculus*, dessen mediale Wand die *Macula sacculi* enthält und dessen laterale Wand dem ovalen Fenster gegenüber liegt. Der Raum erstreckt sich weit nach unten, wo er in die *Scala vestibuli* übergeht.

Über das zweite Schnittbild (Abb. 3 b) können wir uns nach dem oben Gesagten kurz fassen. Für seine Lage vergleiche man die Abb. 2. Der Utriculus ist zu einem flachen Schlauch geworden, dessen obere Fläche dem *Spatium perilymphaticum superius*, dessen untere Fläche dem unteren freien Raum zugewendet ist. Die Grenzmembran ist in feinem Bogen von lateral nach medial ausgespannt, sie ist an den Seiten des Utriculus befestigt. Der medialen Wand des *Spatium inferius* ist der *Sacculus* wiederum angelagert, in der lateralen Wand liegt das *Caecum vestibulare* des *Ductus cochlearis* (c). Außerdem

ist in dem Schnitt das Ende der Scala tympani (s. t.) mit der Membrana tympani secundaria getroffen.

In Abb. 3c, deutlicher noch in Abb. 3d verläuft die Grenzmembran von der oberen knöchernen Labyrinthwand nach der unteren. Das Spatium superius enthält in Abb. 3c denjenigen Teil des Utriculus, wo das Crus commune (cc) und das Crus simplex des horizontalen Bogenganges (hb) einmünden. Alle diese Teile sind von Bindegewebsbalken umgeben, außer der lateralen Wand des horizontalen Bogenganges, welcher dem freien, perilymphatischen Raume zugewendet ist. Letzterer enthält außerdem das äußerste Ende des Caecum vestibulare cochleae. Ähnliches zeigt Abb. 3d, wo der Recessus posterior utriculi getroffen ist, außerdem wiederum das Crus simplex des horizontalen Bogenganges, welches halb dem oberen, halb dem unteren perilymphatischen Raume angehört.

Wir haben schließlich noch auf Abb. 2 zurückzukommen. Der hintere vertikale Abschnitt der Grenzmembran läßt sich in dieser Seitenansicht ziemlich gut überblicken. Man kann sich leicht vorstellen, wie er den Recess. post. utriculi verdeckt, wie das Crus simplex des horizontalen Bogenganges in ihm eingelagert ist. Oben ist er an der knöchernen Labyrinthwand befestigt (vgl. Abb. 3c und d), diese Befestigungslinie verschiebt sich allmählich lateralwärts, wenn man die Serie nach vorne verfolgt. Damit geht die vertikale Lage des hinteren Abschnittes langsam in die horizontale des vorderen Abschnittes über. Die untere Befestigungslinie des vertikalen Membranabschnittes (vgl. Abb. 3d) befindet sich zunächst an der unteren knöchernen Labyrinthwand. Nach vorne zu verläuft diese Befestigungslinie ein wenig ansteigend lateralwärts, um dann plötzlich dort, wo der Ductus endolymphaticus seinen knöchernen Kanal verläßt, nach oben umzubiegen. Wir sehen daher auf Abb. 2 den unteren Teil des vertikalen Membranabschnittes nach vorne zu plötzlich aufhören; die Befestigung des medialen horizontalen Membranabschnittes, welche hier anschließt, liegt hinter dem Utriculus (Abb. 3 a, b) und ist in der Seitenansicht nicht zu sehen. Um die etwas komplizierten Verhältnisse der Grenzmembran in dieser Gegend dem Verständnis näher zu bringen, wurde ein Modell bei 100facher Vergrößerung hergestellt. Wie unten zu erörtern ist, hat die Lagebeziehung des Spatium perilymphaticum inferius zum Ductus endolymphaticus vom vergleichend anatomischem Standpunkt aus Bedeutung; daher ist es nötig, den Sachverhalt genau aufzunehmen.

Das Modell stellt einen Teil der knöchernen Labyrinthwand mit den dort befindlichen Teilen des häutigen Labyrinthes dar, welcher gelegen ist zwischen den Stellen bezeichnet als 3b und 3c der Abb. 2. In Abb. 4 ist es von unten, lateral, und etwas von vorne abgebildet. Die vordere Schnittfläche entspricht ungefähr der Abb. 3b. Der Utriculus hat die Form eines abgeplatteten Schlauches, welcher occipitalwärts sich nach unten erweitert. Der medialen Wand liegt der Sacculus an; das Modell enthält nur dessen hinteren Abschnitt. Dieser

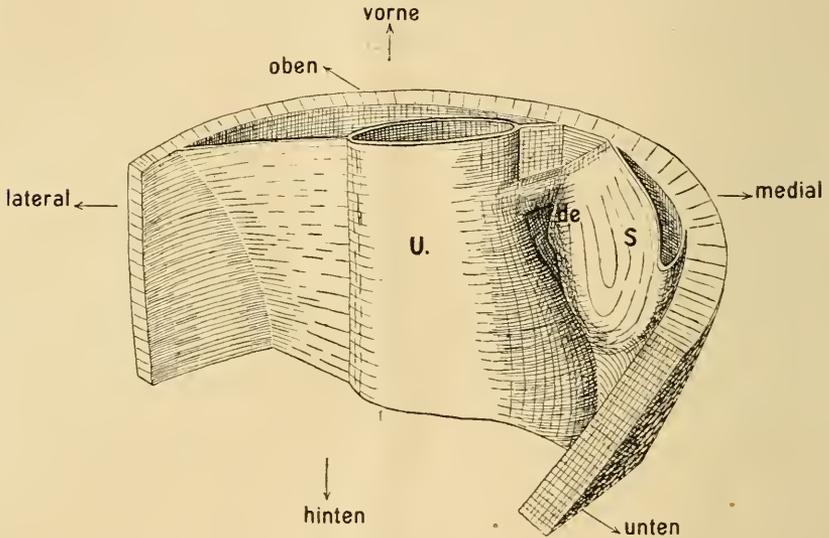


Abb. 4. Modell eines Teiles des Utriculus, des Sacculus, der Labyrinthwand; letztere künstlich außen abgerundet. Zur Veranschaulichung der Lage der Grenzmembran. U. Utriculus; S. Sacculus; d.e. Ductus endolymphaticus. Vergr. des Modells 100 mal, in der Abbildung auf  $\frac{1}{3}$  verkleinert. Näheres im Text.

geht hier in den Ductus endolymphaticus über, welcher durch einen kurzen Stiel mit dem Utriculus verbunden ist. Die Einmündungsstelle des letzteren kurzen Rohres liegt in der unteren Wand des Utriculus. Vom hinteren Sacculusabschnitt geht außerdem der Ductus reuniens aus, dieser ist in Abb. 4 nicht eingezeichnet. Betrachten wir jetzt die Befestigungsweise der Grenzmembran. Von der oberen Wand aus sehen wir sie ausgespannt nach der lateralen Kante des Utriculus, sie verläuft dabei vorne etwa horizontal, hinten etwa vertikal. Von der gegenüberliegenden Utriculuskante ausgehend sieht man auf der vorderen Schnittfläche den medianen Abschnitt der Grenzmembran. In diesem ist das kurze Verbindungsstück zwischen

Ductus endolymphaticus und Utriculus aufgenommen. Occipitalwärts von diesem Röhrechen setzt sich die Membran fort und begegnet nun, zusammen mit der lateralen Wand des eben eingetretenen Ductus endolymphaticus eine ziemlich tiefe Nische, welche von unten her zugänglich ist. Noch weiter occipitalwärts tritt die Utriculuswand mit der knöchernen medialen Labyrinthwand unmittelbar in Berührung, und bildet somit streckenweise auf diese Art die Grenze zwischen oberem und unterem Spatium. Diese Strecke ist nur kurz, denn alsbald tritt die Grenzmembran unten wieder auf. Sie verläuft nun in vertikaler Richtung von der unteren Labyrinthwand bis zum Utriculus, ein Verhalten, das man sich leicht vorstellen kann, wenn man Abb. 3c zum Vergleich heranzieht. Dieser Schnitt liegt nur wenig weiter occipitalwärts als die untere Schnittfläche des Modells.

Wir können das bisher Gesagte auf folgende Weise zusammenfassen: Von dem Spatium perilymphaticum inferius aus erstreckt sich ein Recessus in medialer Richtung nach oben, bis an die Stelle, wo der Ductus endolymphaticus das Vestibulum betritt. Rostralwärts von diesem Recessus bildet die Grenzmembran ein horizontal stehendes, occipitalwärts von ihm ein vertikal stehendes Septum zwischen den beiden Abteilungen des perilymphatischen Raumes.

Der Vollständigkeit halber ist hier einiges hinzuzufügen. In manchen Serien liegt der Ductus utriculo-sacularis nicht in, sondern diesseits der Grenzmembran. An dieser Stelle kann es vorkommen, daß die Membran sich nicht vollkommen scharf abgrenzen läßt, so daß man in Zweifel sein kann, ob sie hier als abschließendes Septum funktioniert. Die Möglichkeit eines Zusammenhanges der beiden Räume ist hier demnach nicht bei allen Serien als ausgeschlossen zu betrachten. Daß die Grenzmembran im allgemeinen als eine solche in der Tat gelten kann, geht aus einigen Exemplaren besonders klar hervor, bei welchen Blutungen im perilymphatischen Raum aufgetreten waren. Das Zentrifugieren, welches mit einer Geschwindigkeit von 960 M. per Minute stattgefunden hatte, verletzte hie und da Blutgefäße im inneren Ohr, und es ist nun von besonderem Interesse, festzustellen, wo sich das Blut in diesen Fällen angesammelt hat. Es zeigt sich nämlich, daß es sich hinter der Grenzmembran staut und diese teilweise aufbauscht. Man erhält so Bilder, welche als Injektionspräparate des oberen perilymphatischen Raumes aufzufassen sind; dieser ist, soweit er im Vestibulum liegt, mit Blut angefüllt, während die angrenzenden Teile des unteren perilymphatischen Raumes kein Blut enthalten.

Eine Einteilung des perilymphatischen Raumes in zwei Abteilungen, wovon der eine von Bindegewebsbalken durchsetzt ist, der andere diese nicht enthält, kommt auch bei anderen Wirbeltieren vor. Nachdem die oben beschriebenen Verhältnisse des Cavia-Ohres festgestellt waren, versuchte ich vergebens in der Literatur Anhaltspunkte zu finden, ähnliche Befunde bei anderen Säugern betreffend. Die Abgrenzung der beiden Abteilungen des perilymphatischen Raumes ist im Ohr des Meerschweinchens so klar und eindeutig, daß man nur annehmen kann, es handele sich hier um Einrichtungen, denen eine mehr allgemeine Bedeutung zukommt. Diese Vermutung wurde bestätigt. In einer auf Anregung E. GAUPPS unternommenen Untersuchung des perilymphatischen Systems des Amphibienohres beschreibt H. S. HARRISON (4) dort angetroffene anatomische Verhältnisse, welche in vieler Hinsicht an die Zustände des Meerschweinchenohres erinnern. Ein Satz, welcher dieses sofort erkennen läßt, möge hier wiedergegeben werden: „The labyrinth is not surrounded by fluid; on the contrary the enclosing space is occupied partly by connective tissue and partly by definite, constant, and restricted spaces, containing a non corpuscular fluid, the perilymph. It is therefore necessary to distinguish between perilymphatic tissue<sup>1)</sup>, in which fixed, formed elements predominate, and perilymphatic spaces, which are bounded by well-defined walls and have fluid contents only.“ Dieser Satz hat auch für das Cavia-Ohr Geltung; die Übereinstimmung wird aber größer, wenn man die topographischen Verhältnisse der beiden Abteilungen des perilymphatischen Raumes zueinander in Betracht zieht. Es zeigt sich nämlich, daß der balkenfreie Abschnitt ventrolateral von dem mit „perilymphatic tissue“ angefüllten medial oberen gelegen ist.

Letzterer enthält auch hier wiederum die Bogengänge; Fenestra vestibuli (ovalis), operculum (stapes) stehen in Beziehung zum balkenfreien Raum. An einer schematischen Abbildung (5), welche ich der Arbeit HARRISONs entlehne, lassen sich die uns interessierenden Verhältnisse leicht ablesen. Lateral vom Sacculus liegt der freie Raum, hier Spatium sacculare bezeichnet, welcher dem Spatium perilymphaticum inferius des Cavia-Ohres zu vergleichen ist. Die verdünnte laterale Wand des Sacculus ist diesem Raum zugewendet. Eine mit

1) The amount of fluid within the interstitial spaces of this tissue varies in different regions, being apparently greatest around the canals. (HARRISON 4, S. 3.)

Endothel ausgekleidete Röhre, Ductus perilymphaticus, zieht im Bogen medialwärts über den Sacculus hinweg, und erreicht medial unten die mediale Wand der Ohrkapsel. Sie nimmt ihren Weg durch das Spatium perilymphaticum superius, jedoch ohne daß die Perilymphe, welche sich zwischen den Maschen befindet, sich mit derjenigen des Rohres vermischen könnte. Durch eine Öffnung in der medialen Wand der Ohrkapsel verläßt sie diese, um in das „Spatium meningeale“ geschlossen zu enden. Der Ductus perilymphaticus tritt auf seinem Weg durch das Spatium perilymphaticum superius an zwei Stellen in Beziehung zum häutigen Labyrinth. Eine nach oben gerichtete Ausbuchtung ist in Abb. 5 als Recessus partis neglectae bezeichnet; dieser gegenüber liegt eine zweite Ausbuchtung (Recessus partis basi-

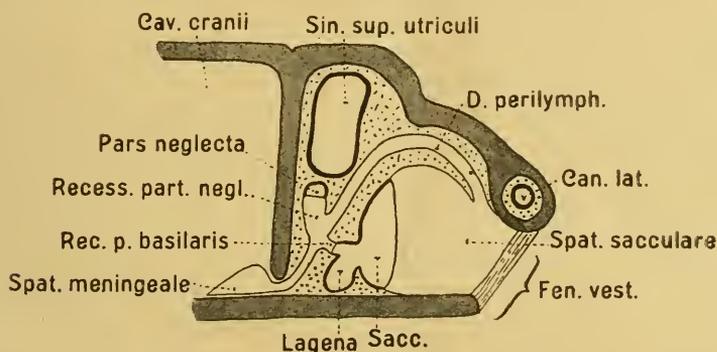


Abb. 5. Schematischer Frontalschnitt durch die Ohrkapsel eines Urodelen, nach H. S. HARRISON.

laris). Die Wand des häutigen Labyrinths ist an diesen Stellen zu einer Lage platter Zellen reduziert; diesen angelagert liegen die Endothelzellen, welche die Ausbuchtung bekleiden. Der zuletzt genannte Recessus partis basilaris ist bei Urodelen schwach entwickelt, oder fehlt, nimmt dagegen bei Anuren an Bedeutung zu.

Den Anlagerungsflächen der Ausbuchtungen des Ductus perilymphaticus an den verdünnten Wandstellen des häutigen Labyrinths, „Tympanal areas“, mißt Harrison große physiologische Bedeutung zu. „It can scarcely be doubted that the function of the thin membranes . . . is connected with the function of hearing (vgl. YERKES, 8). Vibrations pass along Ductus perilymphaticus and set in motion the tympanal areas of the wall of the pars neglecta and pars basilaris respectively . . . It is interesting to note, that the pars

superior of the labyrinth is not in a position to receive vibrations directly from the perilymph.“

Die Ergebnisse HARRISONS wurden ausführlich wiedergegeben, weil sie es uns möglich machen, den Sinn des Befundes am Cavia-Ohr zu würdigen. Wenn unsere Kenntnisse über die phylogenetische und ontogenetische Entwicklung des perilymphatischen Raumes auch als im höchsten Grade lückenhaft bezeichnet werden müssen, so können wir uns doch aus den wenigen Daten, welche bisher vorliegen, eine Vorstellung bilden von dem ungefähren Gang der Sonderung dieses Raumes in zwei Abschnitte. Aus den unregelmäßigen Hohlräumen, welche im perilymphatischen Gewebe des Fischlabyrinthes vorkommen<sup>1)</sup>, gelangen im Verlaufe der Stammesgeschichte zwei zu besonderer Bedeutung. Eine von diesen hat Beziehungen zur lateralen Sacculuswand, die andere zu demjenigen Abschnitt des Labyrinths, aus dem der Ductus cochlearis hervorgeht, wahrscheinlich auch zu anderen Endapparaten, deren funktionelle Bedeutung noch unklar ist<sup>2)</sup>. Diese beiden Hohlräume verbinden sich untereinander durch einen Ductus perilymphaticus (Abb. 5); es kommen in der Labyrinthwand Öffnungen zustande, welche zu dem jetzt einheitlichen Raum in Beziehung stehen. (In einer dieser Öffnungen ist die Fußplatte des „Stapes“ eingelassen, Schwingungen werden durch den so gebildeten perilymphatischen Raum an bestimmte Stellen des häutigen Labyrinthes geleitet). Bei den Säugetieren erweitert sich dieser Ductus, bis schließlich die ursprüngliche Trennung der beiden Abschnitte nicht mehr kenntlich ist. Eineinheitlicher perilymphatischer Raum (oben als Spatium perilymphaticum inferius bezeichnet) umgibt den Sacculus, und dehnt sich als Scala vestibuli und Scala tympani bis an die Spitze des Ductus cochlearis aus. Dieser Raum ist bei Cavia nach oben durch die Grenzmembran gegen das Spatium perilymphaticum superius abgegrenzt, letzterer hat den primitiven Charakter behalten; er ist von Bindegewebsbalken, welche zum Teil Blutgefäße führen, durchsetzt.

Diese etwas apodiktisch abgefaßte Entwicklungsgeschichte des perilymphatischen Raumes stützt sich auf eine zu geringe Anzahl tatsächlicher Beobachtungen, als daß sie als gesichert gelten kann. Merkwürdigerweise haben verschiedene Autoren, welche sich mit der

1) HARRISON, S. 25.

2) Es ist hier zu denken an die Crista quarta (2) (Macula neglecta) an die beim Cavia-Embryo gefundene Macula ductus reunientes (1), an das hohe Epithel im Ductus endolymphaticus von Hynobius, Cryptobranchus, Onychodactylus, Salamandra (6).

Entwicklung des häutigen Labyrinthes befaßt haben, diesem Gegenstand wenig Interesse entgegengebracht, obwohl die Arbeit HARRISONS diesbezüglich viel Anregung bot<sup>1)</sup>.

Doch ist, wie mir vorkommen will, die Ausdehnung des balkenfreien perilymphatischen Raumes wohl von einiger Wichtigkeit, es scheint sehr möglich, daß die Lage und Ausbildung der nervösen Endapparate durch dieselbe beeinflußt wird. Auch andere Fragen, den feineren Bau des inneren Ohres betreffend, stehen hiermit in Zusammenhang, so die Gefäßversorgung des häutigen Labyrinthes, vielleicht auch die Verteilung des Pigmentes in dessen Wand.

Darauf, wie sich bei anderen Vertebraten und beim Menschen die beiden Abschnitte des perilymphatischen Raumes zu einander verhalten, hoffe ich an anderer Stelle zurückzukommen.

Bei der Besprechung der Topographie der Grenzmembran im Cavia-Ohr wurde eine Nische des Spatium perilymphaticum inferius erwähnt, welche an der Übergangsstelle des hinteren vertikalen, in den vorderen horizontalen Abschnitt dieser Membran angetroffen wird (vgl. Abb. 4). Es liegt nahe in diesem balkenfreien Recessus eine der Recessusbildung im Urodelenohr ähnliche Bildung zu sehen. Das auffallende Vordringen des unteren Spatium bis an die Einmündungsstelle des Ductus endolymphaticus wäre somit einer Ausbuchtung des Ductus perilymphaticus (Abb. 5) analog zu erachten. Die Ausbuchtungen dieses Ductus treten im Urodelen-Ohr mit Wandbezirken des häutigen Labyrinths in Beziehung, denen Sinnesepithel gegenüberliegt. Ein Zusammenhang zwischen Recessus und Nervenendstellen ist hier nicht nachweisbar, die von ALEXANDER entdeckte, beim Cavia-Embryo vorübergehend auftretende Macula ductus reunientis, kommt, wie ich glaube, diesbezüglich nicht in Betracht. Wohl kommen aber bei niederen Vertebraten an der verlangten Stelle, nämlich der medialen Wand des Ductus endolymphaticus, eigenartige hohe Zellen vor; sie wurden von OKAJIMA bei Hynobius, Salamandra usw. beschrieben (Nr. 6). Es ist nicht unmöglich, daß in dieser Richtung eine Deutung der Recessusbildung im Cavia-Ohr zu versuchen ist.

Was die physiologische Bedeutung der Trennung der beiden Abteilungen anbelangt, so ist folgendes zu erwägen. Es ist anzu-

1) So wird sie in den neueren entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten von FLEISSIG (3) (Geckolabyrinth), DENIS (Vespertilio) nicht erwähnt. OKAJIMA kannte sie, als er über Hynobius arbeitete, nur als Referat (6, S. 77).

nehmen, daß die Auffassung HARRISONS über die Bedeutung des balkenfreien Raumes und des Ductus perilymphaticus im Amphibienohre stichhaltig ist. Er sieht darin die freie Bahn für die Fortleitung von Schwingungen in der Perilymphe. Damit ist die Tatsache in Übereinstimmung, daß den Ausbuchtungen des Ductus perilymphaticus dünne Wandstellen des häutigen Labyrinthes entsprechen, während diese Wand bei diesen Formen sonst verdickt, und sogar von einer Art Knorpelhülle umgeben ist. In ähnlicher Weise kann man im Spatium perilymphaticum inferius des Säugerohres die freie Bahn nach dem CORTI'schen Organ, vielleicht auch nach den Maculae acusticae erblicken. Die Grenzmembran hätte dann die Aufgabe, eine Zerstreung dieser Schwingungen in den perilymphatischen Raum um die Ampullen und die Bogengänge zu verhüten, eine Zerstreung, welche vielleicht einer Abschwächung der Schwingungen für das CORTI'sche Organ bestimmt, gleichkäme. Gerade für das Ohr des Meerschweinchens, mit seinen zahlreichen Schneckenwindungen, wäre dieser Verlust unangebracht; er wird durch die wohlausgebildete Grenzmembran verhindert. Bei anderen Formen mit kürzerer Schnecke wäre die Gefahr des Energieverlustes weniger zu befürchten; ein gewisser Parallelismus zwischen dem Ausbildungsgrad einer abschließenden Grenzmembran und der Länge des Ductus cochlearis hätte von diesem Gesichtspunkte aus nichts Befremdendes. Auch außergewöhnliche Kleinheit der Bogengänge und des sie umgebenden perilymphatischen Raumes könnte von Einfluß sein, man denke an das Gehörorgan der Wale. Die Bogengänge sind dort so klein, daß man lange glaubte, den Cetaceen fehle überhaupt dieser ganze Apparat. Der Energieverlust, der für den Ductus cochlearis (dieser ist hier groß) bestimmten Schwingungen, käme bei der Kleinheit des oberen Abschnittes des inneren Ohres vielleicht kaum in Betracht, eine Grenzmembran fände in diesem Sinne keine Verwendung. Es liegt aber außer der vorgetragenen Auffassungsmöglichkeit noch eine zweite vor, welche neben der ersteren Geltung haben mag. Die Grenzmembran verhindert eventuell Energieverlust für den Ductus cochlearis, zugleich schützt sie die Cristae ampullares gegen den inadäquaten Reiz. Die Bogengänge, die Ampullen mit ihren Cristae, haben sozusagen ein eigenes perilymphatisches System. Die Cristae, so nehmen wir an, sind empfindlich für Druckänderungen der Endolymphe. Diese Empfindlichkeit für minimale Druckschwankungen setzt eine gewisse Starre der Wand von Bogengang und Ampulle voraus. Bei niederen

Formen (Fischen, Amphibien) wird dieses erreicht durch einen Knorpelüberzug des epithelialen Rohres. Bei Säugern ist diese Verstärkung der Wand verloren gegangen, und es ist denkbar, daß ein erhöhter Gegendruck der Perilymphe die verlorene Wandstärke ersetzt. In diesem Sinn nun wäre es begreiflich, daß ein Septum, welches diesen Abschnitt des perilymphatischen Raumes nach unten ganz oder teilweise abschließt, ein Ausweichen der Perilymphe dieses Raumes in den freien unteren Sinus aufhebt oder erschwert. Dabei ist dann noch zu bedenken, daß Strömungen oder Druckschwankungen, welche durch Bewegungen des Kopfes in der Endolymphe entstehen, in ganz ähnlicher Weise in der Perilymphe, welche diese Endolymphe umhüllt, auftreten müssen. Druckschwankungen, welche in der Endolymphe einer Ampulle zustande kommen, können zu erhöhter Einwirkung auf die Crista führen, wenn ein Ausweichen der Ampullenwand durch entsprechende Druckschwankungen in der Perilymphe, welche diese Ampulle umgibt, verhindert wird. Bei diesem fein abgestuften Mechanismus, so ist anzunehmen, spielt die Grenzmembran eine Rolle.

In dem Auftreten der Teilung des perilymphatischen Raumes hätten wir somit eine alte Einrichtung zu erblicken, welche in erster Linie als Isolierung eines für Schwingungsfortleitung bestimmten Abschnittes aufzufassen wäre. An diese Trennung knüpfen sich im Lauf der phylogenetischen Entwicklung Folgeerscheinungen, von denen oben einige angedeutet wurden.

#### Literatur.

1. 1901. ALEXANDER, G., Über Entwicklung und Bau der Pars inferior labyrinthi der höheren Säugetiere. Denkschr. d. kgl. Akad. d. Wissensch. Wien, math.-naturw. Klasse Bd. 70.
2. 1913. BENJAMINS, C. E., Bydrage tot de kennis van het vliezig oorlabrynth. een vierde Crista acustica. Nederl. Tydschr. v. Geneesk., 1<sup>e</sup> Helft, Nr. 23.
3. 1908. FLEISSIG, J., Die Entwicklung des Geckolabyrinth. Anat. Hefte Bd. 37.
4. 1902. HARRISON, H. S., On the perilymphatic spaces of the amphibian ear. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. 19.
5. 1903. HARRISON, H. S., The homology of the Lagena throughout Vertebrates. Anat. Anz. Bd. 23.
6. 1911. OKAJIMA, K., Die Entwicklung des Gehörorgans von Hynobius. Anat. Hefte Bd. 45.
7. 1914. OKAJIMA, K., Macula und Pars acustica neglecta. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 21, S. 143.
8. 1905. YERKES, ROB. M., The sense of hearing in frogs. Journ of comp. neurol. and Psychol. Vol. XV, Nr. 4.

Nachdruck verboten.

## Zur Ontogenese des menschlichen Großhirns.

VON DR. H. KUHLENBECK und cand. med. E. v. DOMARUS.

Mit 2 Abbildungen.

Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.

Durch die Forschungen BRODMANN'S sind wir in der Kenntnis des Aufbaues der menschlichen Großhirnrinde soweit gefördert, daß als Grundtypus des Zellaufbaues, der Architektonik, eine Sechsschichtung angenommen werden kann, wenn auch diese Ansicht nicht unwidersprochen geblieben ist.

Aber diese Anordnung ist nicht von Anfang an gegeben. Vielmehr entwickelt auch sie sich, wie alles organisch komplizierte, erst allmählich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung. Dies geschieht nun nicht auf dem Wege, der uns zunächst als der einfachste erscheinen würde, durch unmittelbare Sonderung aus einem indifferenten Zellmaterial, sondern die Sechsschichtung bildet sich erst nach Durchlaufen höchst eigenartiger Zwischenstufen aus.

Mit der Beschreibung dieser Zwischenstufen allein, die in durchaus charakteristischer Weise vom Bau des erwachsenen Gehirns abweichen, darf man sich nicht begnügen.

Im folgenden wird versucht, die gegebenen morphologischen Tatsachen im Sinne der biogenetischen Regel untereinander in Zusammenhang zu bringen. Diese Auffassung der Ontogenese als Rekapitulation der Phylogenese wirkt klärend auf die komplizierten Stadien in der embryonalen Entwicklung des menschlichen Großhirns.

Sehen wir von den schwachen Anfängen eines Palliums bei einigen Fischen ab, so können wir nach EDINGER als das einfachste Großhirn das Amphibienhirn betrachten. Beim Amphibienhirn fällt zunächst als erstes auf, daß man von einer eigentlichen Rinde, wie wir sie bei den höher entwickelten Vertebraten finden, überhaupt nicht reden kann. Die Schicht der zentralen nervösen Elemente, der Pyramidenzellen, die „psychogene“ Schicht lagert noch direkt dem Ventrikel-ependym auf, während die leitende Schicht peripher liegt. Das Gehirn entspricht also noch im wesentlichen dem Bau des Medullar-

rohres, graue Substanz nach innen, weiße nach außen. Die „weiße Substanz“, also die leitende Schicht, welche die Faserzüge enthält, den Tractus bulbo-corticalis und die anderen Riechleitungen, den Tractus cortico-thalamicus, cortico-habenularis lat. und med. usw., ist der Molekularschicht der höheren Vertebraten morphologisch zwar gleichwertig, homolog, aber funktionell gleichbedeutend, analog dem sub-corticalen Marklager, dem Centrum semiovale der Säugetiere, eine Bildung, die sich im Amphibiengroßhirn noch in keiner Weise erkennen läßt. Beim Amphibium ist eben die Molekularschicht die leitende Schicht  $\kappa\alpha\tau' \acute{\alpha}\xi\omicron\gamma\gamma\upsilon$ . Entsprechend dieser Bedeutung finden wir die Molekularschicht relativ ungemein breit und stark differenziert. Ganz allgemein lassen sich radiäre Fasern unterscheiden, die von Dendriten und Neuriten der Pyramiden und Körnerzellen gebildet werden. Die Neuriten biegen zum Teil allmählich um und gehen in die tangentialen Fasern über, die sich einesteils aus den erwähnten Faserzügen, zum anderen Teil aus den Dendriten der Tangentialzellen zusammensetzen. Endlich finden sich als nicht nervöse Elemente die stützenden Gerüstfasern der Ependymzellen und relativ wenig Gliazellen.

Gerade in den entwickeltsten Abschnitten des Amphibienpalliums, im medial gelegenen Primordium hippocampi, wo die Pyramidenzellen am besten ausgebildet sind, ist die Molekularschicht mit den erwähnten Tangentialzellen so durchsetzt, daß HERRICK vom cortex hippocampi und RÖTHIG von einem dorsal hiervon gelegenen Paläocortex spricht. Streng genommen läßt sich die Bezeichnung cortex aber wohl anfechten. Die Tangentialzellen wären eher der Molekularschicht zuzurechnen. Die Axone der Pyramidenzellen verlaufen auch hier peripher. Zwar senden einige Pyramidenzellen anscheinend ihre Neuriten zentralwärts in die Gegend der Ependymzellen. Aber auch diese Bildung, zumal man keinen einzigen jener Axone irgendwie weiter verfolgen kann, läßt sich noch durchaus nicht als Anlage eines subcorticalen Marklagers ansprechen.

Betrachten wir nun den histologischen Aufbau der menschlichen Großhirnrinde bei einem Embryo jüngsten Stadiums, so zeigt sich, daß diese ontogenetische Entwicklungsstufe dem phylogenetischen Stadium der Amphibien gleicht. Wie z. B. bei Salamandra, Rana oder Bufo sind die den Ventrikel umgebenden Zellmassen in durchaus ähnlicher Anordnung hier gegliedert und nach außen von dieser Zellschicht folgt die faserführende Lage als Molekularschicht. Eine

Vergleichung der beiden Schnittbilder ergibt eine geradezu überraschende Übereinstimmung (Abb. 1).

In der phylogenetischen Reihe weiter aufsteigend treffen wir erst bei den Reptilien eine eigentliche Rinde an. Beim Reptilienvorderhirn lassen sich bereits unterscheiden: Molekularschicht, Cortex, subcorticales Mark, rudimentäres, mit dem Ventrikelependym zusammenhängendes zentrales Grau. Hier ist bereits das subcorticale Mark die eigentliche leitende Substanz, aber dennoch — gewissermaßen ein durch die biogenetische Regel begründeter Atavismus — hat auch die Molekularschicht noch leitende Funktion und enthält regelrechte Faserzüge.

Verfolgt man weiterhin die Entwicklung des menschlichen Großhirns, so zeigt sich, daß am Ende des dritten Monats sich von der

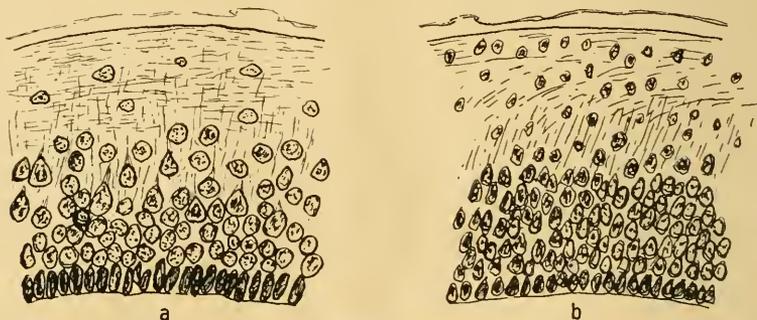


Abb. 1. a) Amphibienpallium (*Salamandra macul.*), b) Großhirnrinde eines jungen menschlichen Embryos. (Schema.)

den Ventrikel umgebenden ursprünglich einheitlichen Zellmasse Zellen absondern und nach der Peripherie hin in immer mehr zunehmender Zahl zu liegen kommen. Ob es sich hierbei um ein amöboides Wandern handelt, oder ob nicht vielmehr diese Loslösung von Zellen rein passiv durch die sich vermehrenden und sich verdrängenden Zellen oder durch das Auswachsen der Neuriten zustande kommt — die Entscheidung dieser Fragen sei für uns dahingestellt. Jedenfalls ergibt sich schließlich folgendes Bild: der Kanal umgeben von einer dicken Zellschicht, nach auswärts von dieser eine gelockerte Lage von Zellen, die sich noch weiter peripherwärts zu einem dichten, zunächst einheitlichen Schleier ansammeln; das weitere Schicksal dieses Zellschleiers, seine Aus- und Umdifferenzierung, soll uns hier nicht interessieren; noch weiter zentral abwärts von diesem einheitlichen Zellmantel folgt die ganz und gar zellarme aber breite Molekularschicht. Dieses

Stadium, wie wir es eben beschrieben haben, müssen wir als einen Übergang zwischen dem vorangehenden Amphibienstadium der menschlichen Gehirnentwicklung und dem nun zu schildernden, dem des Reptils, auffassen. In diesem Zustand, im 4.—5. Fötalmonat, bietet sich folgendes Bild: der Hohlraum ist wieder umgeben von einer dichten Zellenlage; peripherwärts von dieser folgt nun eine mehr oder minder, eventuell sogar äußerst breite Schicht, die zwar sehr zellarm erscheint, aber eine gewaltige Masse von Fasersystemen führt. Diese breite



Abb. 2. a) Reptilienpallium (*Lacerta agilis*), b) Großhirnrinde eines etwa 4—5 Monate alten menschlichen Embryos. (Schema.)

neu entstandene Zone ist nichts weniger als das hier zum erstenmal in mächtiger Ausdehnung auftretende Centrum semiovale Vieusseni, entstanden durch die Fasern, deren Zellen in dem breiten, nach außen folgenden Zellmantel, wie er schon oben beschrieben wurde, zu suchen sind und deren Neuriten nun nicht mehr allein — wie beim Amphibienstadium — in der Molekularschicht verlaufen, sondern vielmehr durch das Centrum semiovale als Corona radiata dringen. Das Stadium des Reptils ist ontogenetisch erreicht. (Die Übereinstimmung der beiden Schnittbilder zeigt Abb. 2.)

Wohl erhalten sich noch bis zum ausgewachsenen Hirn in der grauen Rinde Nervenzellen, deren Neuriten zur Molekularschicht ziehen und die hierin das Amphibienstadium gewahrt zeigen, die sog.

MARTINOTTI'schen Zellen, aber die Hauptmasse der Fasern zieht nunmehr als Corona radiata corticofugal durch das Centrum semiovale ihren Bestimmungsorten zu.

Doch in einer Beziehung scheint es, als ob die Molekularlage ihre alte Bedeutung als Faserschicht  $\alpha\alpha^2$  εζογγν gewahrt habe: die Ausbildung des Faserflechtwerks, die Myeloarchitektonik ist in keiner anderen Hirnschicht so außerordentlich mannigfaltig und kompliziert wie hier. Gerade die neuesten Arbeiten C. und O. Vogts haben diese Reichhaltigkeit, von deren physiologischer Bedeutung und anatomischem Aufbau wir uns eine anschauliche Vorstellung vorläufig nicht verschaffen können, bewiesen, diese Reichhaltigkeit, deren Prädisposition in der Phylogenie gesucht werden muß.

#### Literatur.

- BINDEWALD, Das Vorderhirn von *Amblystoma mexicanum*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 84, 1914.
- BRODMANN, Vergleichende Lokalisationslehre der Großhirnrinde. Leipzig 1909.
- EDINGER, Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane des Menschen und der Tiere. Leipzig 1911.
- HERRICK, The morphology of the cerebral hemispheres in Amphibia. Anat. Anz. Bd. 36, 1910.
- HERRICK, The morphology of the forebrain in Amphibia and Reptilia. Journ. of comp. Neur. and Psych. Bd. 20, Nr. 5, 1910.
- HIS, Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate. Leipzig 1904.
- HOCHSTETTER, Bilder der äußeren Körperformen einiger menschlicher Embryonen aus den beiden ersten Monaten der Entwicklung. München 1907.
- RÖTHIG, Zellanordnungen im Vorderhirn der Amphibien. Amsterdam 1912.
- RÖTHIG, Zellanordnungen und Faserzüge im Vorderhirn von *Siren lacertina*. Berlin 1911.
- C. u. O. Vogt, Allgemeinere Ergebnisse unserer Hirnforschung. Leipzig 1919.

---

INHALT. Aufsätze. Gösta Häggqvist, Wie überträgt sich die Zugkraft der Muskeln auf die Sehnen? Mit einer Tafel und einer Textabbildung. S. 273–301. — H. M. de Burlet, Der perilymphatische Raum des Meer-schweinchenohres. Mit 5 Abbildungen. S. 302–315. — H. Kuhlenbeck und cand. med. E. v. Domarus, Zur Ontogenese des menschlichen Großhirns. Mit 2 Abbildungen. S. 316–320.

---

Abgeschlossen am 20. September 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.

---

53. Bd.

✻ 26. Oktober 1920. ✻

No. 14.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

**Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Mm. serrati posteriores* bei Affen, nebst einer Bemerkung über die „Oligoneurie“<sup>1)</sup>.**

Von Prof. K. OGUSHI.

Mit drei Abbildungen.

Wie man den in BARDELEBENS Handbuch<sup>2)</sup> von EISLER geschriebenen Sätzen entnehmen kann, gehen in bezug auf die Frage nach dem phylogenetischen Ursprung der in Rede stehenden Muskeln die Ansichten der Autoren ziemlich weit auseinander. Da ich glaube, daß die Beobachtungen, die ich im anatomischen Institut in Zürich bei der Untersuchung der genuinen Rückenmuskulatur an verschiedenen Affen gemacht habe, zur Entscheidung dieser Frage etwas beitragen können, so übergebe ich sie im folgenden der Veröffentlichung, umso mehr, weil eine neue Tatsache, die mich die Bezeichnung „Oligoneurie“ konstruieren ließ, in dieser Angelegenheit ans Licht gefördert werden mag.

---

1) Dieser Aufsatz hätte eigentlich vor 5 Jahren in dieser Zeitschrift zur Publikation gelangen sollen. Leider ist dies durch den Abbruch der Beziehungen mit Deutschland bis heute unterblieben. Es ist zu bedauern, daß unter dem Weltkrieg auch die Wissenschaft hat leiden müssen.

2) EISLER, P. Die Muskeln des Stammes. Handb. d. Anat. d. Menschen. K. v. BARDELEBEN. Jena, 1912.

Hierbei spreche ich Herrn Prof. G. RUGE, der mir liberalerweise seine inhaltreiche Affensammlung zur Untersuchung überlassen hat, aufrichtigen Dank aus. Herrn Dr. H. BLUNTSCHLI, der mich eine Menge von seinen selbst gesammelten Neuweltaffen sezieren ließ, gebührt ebenso mein verbindlichster Dank.

Tabelle I. Prosimier.

Species	Zahl der Rippen	Nummer der Rippen															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Nycticebus tardigradus . . .	15										0	-	-	-	0		
Nycticebus tardigradus . . .	15										0	-	-	-	0		
Galago garnetti . . . . .	13		0	-	-	0		0	-	-	-	-	-	0	+	+	
Galago garnetti . . . . .	13		-	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	+	+	
Galago garnetti . . . . .	13		-	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	+	+	
Lemur macaco . . . . .	13		0	-	-	-	-	0		0	-	-	-	0	+	+	
Lemur macaco . . . . .	12	r.	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	+	+	+
Lemur macaco . . . . .	12	l.	0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	+	+	+
Lemur macaco . . . . .	12		0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	+	+	+
Lemur rufus . . . . .	12		0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	0	+	+	+

Tabelle II. Platyrrhine Affen.

Species	Zahl der Rippen	Nummer der Rippen															
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Ateles ater . . . . .	15		0	-	0						0	-	-	-	0		
Ateles ater . . . . .	15		0	-	0						0	-	-	-	0		
Nyctipithecus azarae . . . . .	14		0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	+	
Nyctipithecus azarae . . . . .	14		0	-	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	+	
Mycetes seniculus . . . . .	14		0	-	-	0		0	-	-	-	-	-	0		+	
Cebus flavus . . . . .	14		0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	+	
Cebus flavus . . . . .	14			0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0		+	
Pithecia nocturna . . . . .	13		0	-	-	0			0	-	-	-	-	0	+	+	
Lagothrix sp. . . . .	13		0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	+	+	
Chrysothrix sciurea . . . . .	13		0	-	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0	+	+	
Cebus apella . . . . .	13	r.	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	+	+	
Cebus apella . . . . .	13	l.	0	-	-	-	0	0	-	-	-	-	-	0	+	+	
Cebus apella . . . . .	13			0	-	-	0	-	-	-	-	-	-	0		+	+
Hapale jacchus . . . . .	12		0	-	-	0	0	-	-	-	-	-	-	0	+	+	+
Midas rosalia . . . . .	12		0	-	-	-	-	0	-	-	-	-	-	0	+	+	+

Tabelle III. Katarrhine Affen.

Species	Zahl der Rippen	Nummer der Rippen													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Cercopithecus Büttikoferi</i>	13	0	—	—	0		0	—	—	—	—	—	0	+	+
<i>Cercopithecus Maxwelli</i>	12		0	—	—	0	0	—	—	—	—	0	+	+	+
<i>Cercopithecus patas</i>	12		0	—	—	0	—	0	—	—	—	0	+	+	+
<i>Cercocebus fuliginosus</i>	12		0	—	0			0	—	—	—	0	+	+	+
<i>Colobus vellerosus</i>	12		0	—	0		0	—	—	—	0		+	+	+
<i>Semnopithecus cephalopterus</i>	12		0	—	0			0	—	—	—	0	+	+	+
<i>Semnopithecus cephalopterus</i>	12	0	—	—	0	0	—	—	—	—	—	0	+	+	+
<i>Papio maimon</i>	12		0	—	—	0			0	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus cynomolgus</i>	12		0	—	—	0			0	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus cynomolgus</i>	12		0	—	—	0		0	—	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus cynomolgus</i>	12		0	—	—	0			0	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus rhesus</i>	12	r.	0	—	—	0			0	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus rhesus</i>	12	l.	0	—	—	0		0	—	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus rhesus</i>	12		0	—	—	0			0	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus rhesus</i>	12	r	0	—	—	0		0	—	—	—	0	+	+	+
<i>Macacus rhesus</i>	12	l.	0	—	—	0	0	—	—	—	—	0	+	+	+

Tabelle IV. Anthropomorphen.

Species	Zahl der Rippen	Nummer der Rippen													
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Hylobates leuciscus</i>	13	0	—	—	—	0		0	—	—	—	—	0	+	+
<i>Hylobates syndactylus</i>	13	—	0	—	—	—	0		0	—	—	—	0	+	+
Schimpanzee	13		0	—	—	—	0			0	—	—	0	+	+
Gorilla	13			0	—	0						0		+	+
Orang-Utang	12								0	—	0	—	+	+	+

a) Beziehung der Ansatzzacken der betreffenden Muskeln zu den Rumpfsegmenten.

Zur Vereinfachung der Beschreibung und zur Erleichterung des Verständnisses lasse ich zunächst eine zusammenfassende tabellarische Darstellung der von mir beobachteten Fälle folgen<sup>1)</sup>:

1) Über die vorliegenden Tabellen bemerke ich folgendes: Die in Betracht kommenden Exemplare sind einfach nach der Rippenzahl angeordnet. Die Fächer, welche die an den Enden mit 0 versehenen — — Linien decken, entsprechen den Rippen, die den einzelnen Portionen der Serrati postt. zur muskulösen Insertion dienen. Die Rippenansätze der aponeurotisch verwandelten

Aus den Tabellen geht hervor, daß die kraniale Terminalzacke des *M. serratus post. sup.* bei den meisten Affen an der zweiten Rippe ansetzt. Die erste resp. die dritte Rippe jedoch kommt auch nicht selten als Befestigungsstelle in Betracht, so bei *Nyctipithecus*, *Midas*, bei einem Exemplar von *Semnopithecus* und *Hylobates*, bei je einem Exemplar von *Cebus apella*, *Cebus flavus*, *Cercopithecus Maxwelli*, *Cercopithecus patas*, bei zwei Exemplaren von *Macacus cynomolgus* sowie *M. rhesus* und bei einem Gorilla. Besonders beachtenswert ist, daß die kraniale Ausdehnung des *M. serratus post. sup.*, wie die obige Tabelle zeigt, nicht nur bei den einzelnen Affenarten, sondern auch individuell eine nicht unbedeutende Variation aufweist. In seltenen Fällen konnte als ein eklatantes Beispiel für die progressive Reduktion der ersten Ansatzzacke eine sehr schwach entwickelte sehnig-muskulöse resp. rein aponeurotisch ausgebildete Portion konstatiert werden, die als direkte kraniale Fortsetzung des genannten Muskels an der ersten Rippe befestigt ist. Dies war bei zwei Exemplaren von *Galago garnetti* und dem einen von *Hylobates syndactylus* der Fall.

Eine noch viel bedeutendere Schwankung zeigt die distale Begrenzung des *M. serratus post. sup.*, ebenso wie die proximale des *M. serratus post. inf.* Sie variieren nicht nur bei den einzelnen Affenarten und nicht bloß individuell, sondern auch je nach der Seite sehr stark und lassen kaum eine einheitliche Darstellung zu, wie aus der obigen Tabelle hervorgeht. Jedenfalls überschreitet die kaudale Zacke des *M. serratus post. sup.* im allgemeinen viel seltener die mittlere Rippe distalwärts, als die kraniale Terminalzacke des *M. serr. post. inf.* es proximalwärts tut. In ähnlicher Weise ist die zwischen den beiden *Serrati postt.* gelassene Lücke auch verschieden groß. Sie umfaßt gewöhnlich ein bis zwei, selten drei Rippen. Bei zwei Exemplaren von *Ateles ater*, welcher 15 Rippenpaare aufweist und durch einen schlanken Brustkorb ausgezeichnet ist, konnte ich sogar fünf solcher Schaltrippen konstatieren. Besondere Beachtung verdient die gemeinsame Insertion der beiden angrenzenden Terminalzacken der *Serrati postt.* an ein und derselben Rippe, wie sie bei platyrrhinen Affen sehr oft anzutreffen ist (O). Damit ist jedoch nicht gesagt, daß MAURERS Befund, nach welchem die betreffenden Muskeln nebeneinander in den gleichen Segmenten nachgewiesen worden sind, sich

rudimentären Portionen sind mit punktierten Linien angegeben. Die mit + versehenen Fächer bedeuten die fehlenden Rippen, sämtliche rechts, ausgenommen die Fälle, die mit r und l (links) bezeichnet sind.

hier auch ohne irgendeine Verschmälerung wiederfindet. Immerhin ist nicht zu leugnen, daß die Faserrichtung der beiden in Frage kommenden Ansatzzacken absolut nicht zueinander parallel verläuft, sondern sich vielmehr bei lateralwärts erfolgter Verlängerung, wie MAURER bemerkt, stets einander spitzwinklig durchschneidet. So findet man zwischen ihnen einen mehr oder weniger deutlichen, spitzwinkligen Raum frei gelassen. Auf Grund dieser Tatsachen könnte man gleich annehmen, daß genügende Argumente für die Lehre des heterogenen Ursprunges vorliegen. Gleichwohl ist dies als etwas verfrüht zu bezeichnen. Ich habe bei Lemuriden Fälle beobachtet, bei denen man vielleicht zur digenetischen Auffassung gedrängt würde, wenn nicht eine zwischen den beiden Serrati postt. gelegene, durchaus selbständige Zacke in ihrer Faserrichtung zwischen den beiden Hauptportionen vermittelte. Er liegt mir nahe, anzunehmen, daß auf dem angrenzenden Gebiet der in Rede stehenden Muskeln eine besondere intermediäre Segmentzone vorhanden ist, die als ein wichtiger Spielraum für die pro- bzw. regressiven Prozesse von diesen Muskeln in Anspruch genommen wird. So zeigen die Ansatzzacken der beiden Serrati postt. bei Lemur macaco eine ganz bunte Kombination, die sich ausschließlich auf Kosten einer von der sechsten bis zur neunten Rippe sich erstreckenden Segmentzone abspielt. Bei unseren Fällen wurde zugleich eine selbständige, wenn auch sehr schwach entwickelte, doch ziemlich interessante Portion ( $\phi$ ) gefunden, von der sich unmöglich entscheiden läßt, ob sie wirklich zu dem M. serratus post. sup. gehört oder dem M. serratus post. inf. zugeschrieben ist. Ich bedaure sehr, daß meine Bemühung, ihren Nerven darzustellen, vergeblich war. Immerhin ist es sehr wahrscheinlich, daß die erwähnte Muskelportion eine wichtige Verbindungskette zwischen den beiden Serrati postt. bildet und unter Umständen bald von dem einen, bald von dem anderen Muskel zu eigen gemacht wird (s. sp.). Eine spätere Untersuchung wird diese Frage klarstellen.

Die kaudale Begrenzung des M. serratus post. inf. fällt in der Regel mit der letzten Rippe zusammen. Aber nicht selten ist sie auch eine Rippe mehr kranialwärts verschoben, wie bei Mycetes, Ateles, einigen Exemplaren von Cebus, Colobus und Gorilla.

#### b) Entwicklungsgrad der Serrati postt.

Nach meinen Beobachtungen kann man, wie aus der Tabelle leicht ersichtlich ist, ganz allgemein sagen, daß von den beiden Serrati

postt. der kraniale Muskel als Regel viel schwächer entwickelt ist als der andere. Ja er ist sogar bei *Nycticebus* und Orang-Utang in Schwund geraten. Dagegen weisen die Fälle von *Lemur macaco* und *Gorilla* ein umgekehrtes Verhältnis auf. Diese Ausbildung hängt sehr wahrscheinlich teils mit der Gestaltung des knöchernen Brustkorbes, teils mit dem Entfaltungsgrad der gleich funktionierenden anliegenden Synergisten eng zusammen. Da meine Untersuchung damals nicht gestattete, hierüber eine weitläufige präparatorische Exkursion zu machen, so begnüge ich mich einstweilen mit dieser Vermutung.

Die Stärke der einzelnen Ansatzzacken ist für unsere Betrachtung auch nicht gering zu schätzen. Sie nimmt nämlich, sei es bei *M. serratus post. sup.* oder bei *M. serratus post. inf.*, gemeinsam gegen die Mitte des Thorax allmählich ab und ist an den beiden angrenzenden Terminalzacken am schwächsten. Wenn man jedoch diese Verhältnisse noch näher betrachtet, so ersieht man, daß die Stärkenabnahme nicht graduell, sondern zunächst ganz unbedeutend, aber, je näher sie den Terminalzacken rückt, desto stärker zum Ausdruck kommt, so daß als Extrem bisweilen eine selbständige, stark reduzierte muskulöse resp. aponeurotische falsche Zacke entsteht. Hierin findet sich eine genügende Begründung für die Annahme, daß die beiden Serrati postt. ursprünglich einheitlich gewesen sind und sich später auf Grund der funktionellen Anpassung im Bereiche der oben erwähnten intermediären Segmentzone in die beiden rezenten Muskelindividuen gesondert haben müssen. Die Lücke zwischen ihnen ist also ein Erzeugnis der Differenzierung.

#### c) Die Ursprünge der einzelnen Serratus-Zacken und deren Beziehung zu der Fascia lumbo-dorsalis.

Wie bereits früher von manchen Seiten behauptet wurde, liegt auch gegen die Annahme, daß die in Rede stehenden beiden Muskeln bei Affen von den oberflächlichen Faserzügen des Interkostalis-Systems ihren gemeinsamen Ursprung genommen haben, keine negierende Tatsache vor. So hat man sich zunächst zu denken, daß ihre spinalen Ursprünge durch die Vermittlung derjenigen Sehnenbündel sekundär entstanden sind, die sich, wie ROUX und KANEKO experimentell nachgewiesen haben, durch die wiederholte Zugtätigkeit der hierher übertragenen Muskeln in der die genuine Rückenmuskulatur überziehenden Faszie, d. h. Fascia lumbodorsalis, entwickelt haben müssen. Dies steht mit der Tatsache, daß die Ursprungssehnen der Serrati

postt. sich von den Elementen der letztgenannten Faszie unmöglich herauspräparieren lassen, in guter Übereinstimmung. Die Bezeichnung „Aponeurosis lumbodorsalis“, die von einigen Autoren als die sachlich richtige betrachtet wird, wie ich es selbst auch früher irrümlicherweise tat, ist aus diesen Gründen nicht korrekt, ebenso wenig wie bei der oberflächlichen derben Faszie des Vorderarmes bzw. des Unterschenkels, die von sich verschiedene Muskeln entspringen läßt. Der zwischen den Ursprüngen der beiden Serrati postt. befindliche aponeurotische Abschnitt der Fascia, der besonders bei den katarrhinen Affen entfaltet ist, hat bisweilen den Anschein, als ob er noch sein ursprüngliches Verhältnis beibehalten habe. Meines Erachtens jedoch spricht er offenbar von der früheren Ausdehnung der beiden Serrati postt. und stellt die letzte Spur der Reduktion dar. Auf ein ähnliches Prinzip ist die aponeurotische Beschaffenheit des kaudalen Teils der genannten Faszie zurückzuführen, nur daß hier die Ursprünge des *M. latissimus dorsi* und der breiten Bauchmuskeln in Frage kommen. Aus diesen Gründen halte ich die alte Bezeichnung „Fascia lumbodorsalis“ aufrecht und möchte die Auffassung als Aponeurosis fernhalten.

#### d) Innervation.

Da meine Untersuchung bezüglich der Innervation, wie ich gestehen muß, aus verschiedenen Gründen nicht in so befriedigender Weise ausgeführt werden konnte, wie ich es früher wollte, so bin ich vor der Hand nicht in der Lage, aus den Verhältnissen der Innervation auf die Herkunft der in Frage stehenden Muskeln zu schließen. Daher möchte ich mich einstweilen mit einer kurzen Bemerkung über den an drei Exemplaren von *Macacus rhesus* beobachteten eigenen Befund begnügen. Dieser ist gewiß nicht ohne Interesse, weil die Portionen des *M. serratus post. sup.* nicht, wie man bisher bei den anderen Säugetieren gesehen hat, von mehreren selbständigen Ästen der zugehörigen Interkostalnerven versorgt werden, sondern gemeinsam von einem einheitlichen ziemlich starken Ast des ersten Interkostalnerven.

Beim *M. serratus post. sup.* dieses Affen nämlich zeigen die Portionen, welche sich an die dritte bis fünfte Rippe festsetzen, eine gleichmäßig starke gute Entwicklung. Diejenigen Portionen hingegen, die an der zweiten bzw. sechsten Rippe ihren Ansatz finden, variieren individuell sehr stark, und zwar stellen sie sich als zarte, inkonstante

Gebilde dar, die bald direkt an den Rippenknöcheln, bald an die oberflächliche Interkostalfaszie inserieren. Der zugehörige Nerv ist ein Ast des ersten Interkostalnerven (vgl. Abb. 1 und 3). Er kommt

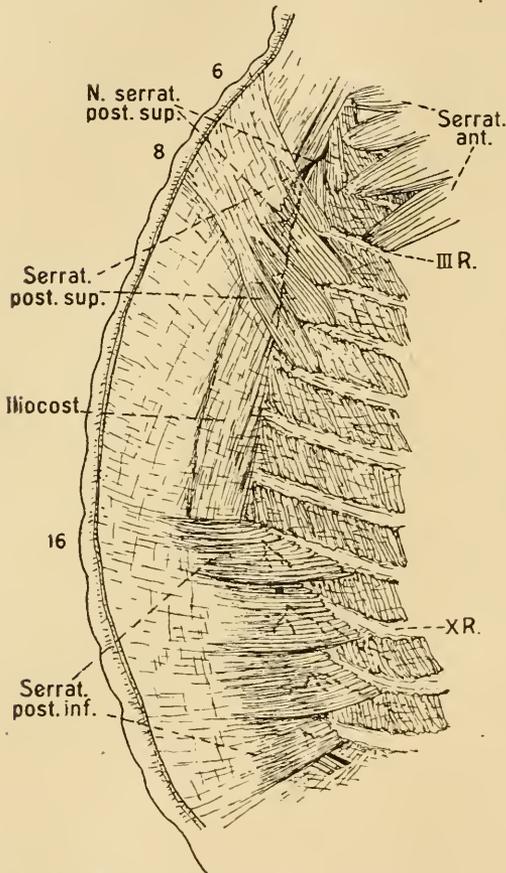


Abb. 1. *Mm. serrati posteriores* und deren Innervation bei *Macacus rhesus*. 6, 8 u. 16, die Nummer der entsprechenden Wirbeldorne. III R. u. X R., die Nummer der entsprechenden Brustrippen. Punktirte Linien im *M. serratus post. inf.* bedeuten die Nervenäste für die einzelnen Portionen desselben Muskels.

dicht am kaudalen Rande der ersten Rippe und zugleich unmittelbar lateral von der obersten Ansatzsehne des *M. iliocostalis dorsi* zum Vorschein und steigt auf dem *M. intercostalis externus* oder *iliocostalis dorsi* gerade distalwärts herab, um sich zunächst, falls die erste inkonstante, stark reduzierte Portion des Muskels vorhanden ist, unter dieselbe zu zwängen. Ob diese Portion ihre Zweige bekommt, konnte ich mittels der Lupe nicht entscheiden. Allem Anscheine nach jedoch passiert der Nerv unter dieser Portion ohne weiteres nach dem kranialen Rand der zweiten Portion, um dieselbe und dann die dahinter gelegenen nach der Reihenfolge kaudalwärts zu durchsetzen. Unterwegs versieht er die betreffenden Muskelpartionen mit Zweigen und wird zugleich an manchen Stellen

eine Strecke weit an der Oberfläche des Muskels sichtbar.

Der *M. serratus post. inf.* hingegen, der in myologischer Hinsicht kaum von dem gewöhnlichen Typus abweicht, wird von den sehr zarten Ästchen der Interkostalnerven der entsprechenden Seg-

mentnummer versorgt, ganz ähnlich wie beim Menschen. Es verdient hierbei eine besondere Beachtung, daß diese Ästchen mit Vorliebe in Gemeinschaft mit den proximal entstandenen Ästen für den *M. intercostalis externus* die zugehörigen Nervenstämme verlassen: — eine Tatsache die entschieden zu MAURERS Befund in Widerspruch steht.

#### Zusammenfassung.

Die oben ausführlich erörterten Tatsachen stehen leider mit der Annahme von MAURER sehr wenig, dagegen mit der alten von GEGENBAUR in gutem Einklang. Ich halte es deshalb für wahrscheinlich, daß die beiden *Serrati postt.* der rezenten Säuger in ihrer Phylogenese einst eine einheitliche Muskelplatte gebildet haben, die aus einer Summe der einzelnen von den Interkostalnerven versorgten, segmental angeordneten Portionen zusammengesetzt ist, und daß die Spaltung in die heutigen Formen erst durch die Entstehung der funktionell sie zur Reduktion motivierenden intermediären Segmentzone (s. o.) eingeleitet wurde.

Die Schwankungen in der Zahl und dem Entwicklungsgrad der einzelnen Portionen sind nicht nur nach der Tierart sowie individuell, sondern auch nach der Seite deutlich erkennbar. Diese Muskeln sind deshalb wesentlich von sehr variierender Natur, so daß man in ihrer vergleichenden Anatomie alle möglichen Gestaltungen erwarten muß. Dies ist der wesentliche Grund, warum die bisherigen Forscher betreffs unseres Gegenstandes in ihrer Auffassung nicht einig werden können.

Ferner ist es ein recht gefährlicher Irrtum, wenn man bei der Entscheidung der phylogenetischen Ableitung irgend eines Muskels durch Feststellung der Innervation stets denkt, daß die Muskeln ausschließlich haplo- bzw. pleoneur innerviert sein müssen. Unser Befund am *Macacus rhesus* ist sicher ein frappantes Beispiel dafür. Die Nervenäste nämlich, die bei anderen Tieren angeblich segmental angeordnet und für die einzelnen Portionen des *M. serratus post. sup.* bestimmt sind, nehmen beim betreffenden Affen nicht einzeln von den entsprechenden Segmental-, d. h. Interkostalnerven ihren Ursprung, sondern sind merkwürdigerweise zu einem einheitlichen Stamm vereinigt, der sich allein von dem obersten Interkostalnerven ablöst, wie oben geschildert wurde. Der

Muskel bewahrt somit nur in myologischer Hinsicht seine primitiven Verhältnisse, in Bezug auf die Innervation aber durchaus nicht, weil sein ursprünglicher haploneurer Charakter hier einem besonderen, bisher noch nicht angegebenen, sekundären Innervationsmodus Platz gemacht hat.

Betrachtet man nun einfach vom Standpunkt der Nervatur aus diesen Sachverhalt näher, so gelangt man zwanglos zu dem Gedanken,

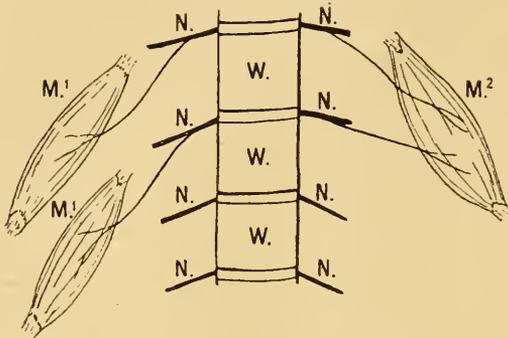


Abb. 2.

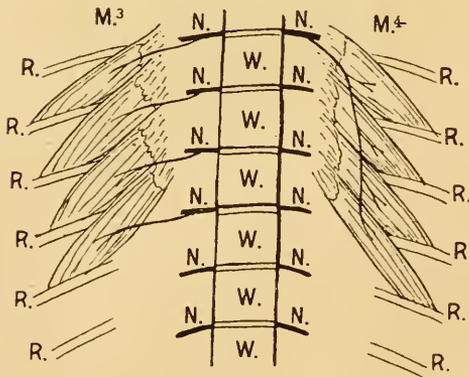


Abb. 3.

Abb. 2 u. 3. Schematische Darstellungen der verschiedenen Nervaturen. *W*, Wirbelkörper, die die Körpersegmente ausdrücken. *N*, Spinalnerven. *R*, Brustrippen. *M*<sup>1</sup>, monohaploneure Muskeln. *M*<sup>2</sup>, pleioneurer Muskel. *M*<sup>3</sup>, polyhaploneurer *M. serratus post. sup.* *M*<sup>4</sup>, oligoneurer *M. serratus post. sup.*

daß die motorischen Nerven, wie MAYS, EISLER u. a. annehmen, keineswegs zäh ihren ursprünglichen Segmentalcharakter beibehalten, sondern unter Umständen unabhängig von ihren Endorganen sowohl ihren peripheren als auch den zentralen Verlauf beliebig abändern können. Sonst wäre die Tatsache nicht erklärlich, daß die Nerven, die bei anderen Tieren für die kaudalen Portionen des *M. serratus post. sup.* bestimmt sind, sich bei *Macacus rhesus* mit einem segmental ganz verschiedenen Nervenast für die oberste Portion zu einem gemeinschaftlichen Stamm vereinigen können. Aus diesem Grund möchte ich EISLERS verallgemeinerndem Satz

eine bestimmte Elastizität gewähren und zugleich RUGES Kritik gegen denselben in gewissem Sinne als berechtigt anerkennen.

Zum Schluß möchte ich über die allgemeinen Verhältnisse der Innervation einige Worte hinzufügen. Es steht fest, daß die Muskeln, die sich von ein und demselben Myotom herausdifferenziert haben, als Regel von einem Nerven desselben Körpersegments versorgt werden. Das eine Muskelindividuum steht also im allgemeinen mit einem Ast des homosegmentalen Nerven in Verbindung (vgl. M<sup>1</sup>, Abb. 2). Diese Verhältnisse werden durch Fachleute unter der Bezeichnung „Haploneurie“ zusammengefaßt. Es gibt daneben eine Kategorie von Muskeln, in denen zwei oder noch mehrere heteromere Nerven gleichzeitig ihre Endigung finden wie bei M<sup>2</sup> (Abb. 2). Dieser Innervationsmodus wird als „Pleioneurie“ bezeichnet. Mithin ist der M. pectineus des Menschen ein pleioneurer Muskel.

Soviel ist bis heute bekannt. Mir scheinen jedoch diese Bezeichnungen nicht zu genügen, vor allem kommt hierbei der M. serratus post. sup. in Betracht. Da die ihn zusammensetzenden einzelnen Portionen (M<sup>3</sup>, Abb. 3), abgesehen von den Fällen, wie bei *Macacus rhesus*, streng genommen sowohl in myologischer Hinsicht, als auch in der Nervenversorgung deutlich ihre Individualität aufweisen, so folgt, daß derselbe Muskel morphologisch nicht ein rein individualisiertes Gebilde, sondern in Wirklichkeit nichts anderes als ein Aggregat der sogenannten haploneuren Individuen (M<sup>1</sup>, Abb. 2) ist, die etwa mit dem echt haploneuren M. rectus lateralis oculi gleichgestellt werden müssen. Deswegen hat man den Namen „M. serratus post. sup.“ so aufzufassen, daß die gegebene Benennung einfach aus den funktionellen Gründen geschehen ist. Folglich möchte ich die sogenannten haploneuren Muskeln in zwei Unterarten, und zwar in die „mono-“ und „polyhaploneuren“, unterscheiden. Der M. rectus lateralis oculi, bzw. die einzelnen Portionen des M. serratus post. sup. sind also die monohaploneuren, der M. serratus post. sup. und inf. als Ganzes bzw. der M. rectus abdominis hingegen die polyhaploneuren Muskeln.

Ganz verschieden verhält sich die Innervation des M. serratus post. sup. von *Macacus rhesus* (M<sup>4</sup>, Abb. 3). Dabei macht sich ein einziger Nerv geltend und verwaltet repräsentativ das ganze Geschäft, das bei den übrigen Säugern von mehreren Nerven betrieben wird (vgl. mit M<sup>3</sup>, Abb. 3). Ich stelle eine solche Innervierung als „Oligoneurie“ der Haplo- bzw. Pleioneurie gegenüber. Der M. spinalis dorso-lumbalis von *Trionyx japoni-*

cus<sup>1)</sup> stellt sich also im Vergleich mit der homologen Muskulatur der übrigen Wirbeltiere ebenfalls als ein echt oligoneurer Muskel dar.

Es bedarf keiner Überlegung, daß die Oligoneurie des *M. serratus post. sup.* von *Macacus rhesus* aus der Polyhaploneurie hervorgegangen ist. Aber die Frage, „in welcher Weise?“ — ist gewiß eine sehr interessante wichtige Aufgabe, die von den Morphologen gelöst werden muß.

---

1) K. OGUSHI, Anatomische Studien an der japanischen dreikralligen Lippen- schildkröte (*Trionyx japonicus*). *Morph. Jahrbuch.* Bd. 46. S. 362. Man korrigiere das Wort „Kenntnis“ (in der letzten Zeile) zu „Muskulatur“. Vgl. auch S. 495.

Nachdruck verboten.

### **Cavum mediastini serosum s. bursa infracardiaca.**

(Kritisches über das kaudale Mittelfell.)

Von MARKUS ZSCHOKKE, Dr. med. vet.

Mit 3 Abbildungen.

Aus dem veterinäranatomischen Institut der Universität Zürich.

Unter dem „Cavum mediastini“ versteht heute die systematische Anatomie allgemein den Zwischenraum zwischen den beiden Blättern des Mittelfells. Bekanntlich befindet sich dort nicht, wie vielleicht der lateinische Ausdruck vermuten ließe, eine vorgebildete Höhle, sondern das Spatium zwischen den beiden Mediastinallamellen wird, wo sie einander nicht unmittelbar berühren, durch Organe, Fett und Bindegewebe gänzlich ausgefüllt.

Daß nun aber trotzdem der Ausdruck „Cavum mediastini“ zu Recht bestehen bleiben muß, soll die vorliegende Arbeit — und zwar nicht als die erste — beweisen<sup>1)</sup>.

In seiner Abhandlung vom Jahre 1882 über den „Situs der Baucheingeweide des Pferdes“ beanstandet SUSSDORF die gebräuchliche Bezeichnungsweise „Cavum“ als unpassend, da es sich dabei doch tat-

---

1) Herr Dr. EBERH. ACKERKNECHT, ein Schüler SUSSDORFS, hat die Anregung zu vorliegender Studie gegeben; ihm sei auch für seine fördernden Ratschläge öffentlich gedankt.

sächlich nicht um einen Hohlraum handle, und schlägt vor, an seiner Stelle den Ausdruck „Spatium s. Interstitium“ zu wählen.

Zehn Jahre später beantwortet der gleiche Autor die Frage, ob es nicht doch ein wirkliches „Cavum mediastini“ gäbe (SUSSDORF 1892) in bejahendem Sinne, wenn auch zunächst für die Fleischfresser allein. Aber bald darauf weist SUSSDORF (1896) bei allen unseren Haussäugetern die Existenz einer allerdings nicht überall im selben Größenverhältnis ausgebildeten serösen Höhle im kaudalen Mittelfell nach, welche offenbar bis dahin von den Anatomen einfach übersehen worden war.

„Das Mediastinum . . . beherbergt nämlich in seinem postkardialen oder kaudalen, d. h. rückwärts (kaudal) vom Herzen und der Aorta gelegenen Abschnitt, dem Mediastinum posterius der Veterinäranatomen, dem hinteren Teil des unteren Mediastinum der menschlichen Anatomie, einen immerhin genügend umfangreichen Hohlraum, welcher sich — bei den Fleischfressern — von der Lungenwurzel bis zum Zwerchfell zieht, ventral von der Aorta thoracica und rechts neben dem Ösophagus liegt . . . Die Kapazität dieses Lymphraumes beträgt je nach der Größe des Tieres 8—10 ccm bei der Katze, bzw. bis 150 ccm beim Hunde, wenn man ihn nach der Eröffnung der Brust mit Gipsbrei füllt. Der dorsale Rand dieses Cavum läuft um ein wenig von der Aorta thoracica parallel dem unter ihm liegenden Ursprungsrande des Lig. mediastino-pulmonale dextrum in schwachem Bogen von der Lungenwurzel zum Zwerchfell. Der ventrale Rand des fraglichen Raumes läuft nicht weit unter dem Schlund in mehr horizontalem oder ventralwärts konvexem, bzw. winkligem Zuge von der Lungenwurzel zum Diaphragma . . . Innen wird dieses ‚Cavum mediastini serosum‘ allerwärts von einer glatten endotheltragenden Membran ausgekleidet, deren Zellbelag mittels der Silbernitratimprägnierung leicht nachgewiesen werden kann. Außen wird es von der linken bzw. rechten Lamelle des Mediastinum umfaßt, so daß seine beiden Seitenwände je von einer Doppelmembran hergestellt werden . . . Der linken Wand des geschilderten Lymphraumes, welche aus dem entsprechenden mediastinalen Teil des linken Brustfelsackes und dem ihm zugekehrten Abschnitt der eigenen Wand jenes Raumes zusammengesetzt wird, ist der Schlund, der dorsale Schlundast des rechten Vagus, dem sich etwa im Niveau des achten Interkostalraumes der Genosse der anderen Seite angeschlossen hat, und endlich der größere Teil des gemeinschaftlichen Stammes der ventralen Schlundäste beider Vagi eingefügt . . . Wenn der Schlund sehr ausgedehnt ist, so überragt auch der künst-

lich gefüllte Lymphraum dessen dorsalen und ventralen Rand nur wenig. Aus dem Verhalten des Schlundes zum Mittelfell geht somit hervor, daß er in seinem postkardialen Abschnitt, soweit er überhaupt neben dem Mittelfellraum herläuft, nicht einfach rechts und links vom Mittelfell, bzw. dem betreffenden Anteil des Mediastinalblattes des rechten und linken Brustfellsackes überzogen ist, sondern daß er links zwar von der Pleura, rechts dagegen von der Auskleidungsmembran des mediastinalen Lymphraumes bekleidet ist. Die rechte Seitenwand des Cavum komponiert sich entsprechend der linken aus dem korrespondierenden der rechten Mediastinalpleura und dem mit ihr verlöteten Teil der Eigenmembran desselben . . . Durch die rechte Seitenwand des Cavum mediastini lymphaticum werden je die in dessen linker Seitenwand entlangziehenden Portionen des Schlundes und der Schlundäste des rechten Vagus von rechts her gänzlich verdeckt und unsichtbar gemacht.“ (Vgl. Abb. 1 A *CMS* und Abb. 2 u. 3 *Cav. med. ser.*)

In ähnlicher Ausdehnung wie bei den Fleischfressern findet sich der fragliche Raum auch beim Schein. Er reicht bei diesem Tiere sogar durch den Hiatus oesophagi hindurch und findet sein Ende erst in den Blättern des Lig. gastrophrenicum, mit andern Worten: im kleinen Netz (vgl. Abb. 1 A *CMS* mit seiner gestrichelten Fortsetzung).

Beim Wiederkäuer, Pferd und Esel ist der Raum verhältnismäßig viel kleiner. Hier läuft der Schlund zuerst dorsal vom Cavum, dann in dessen linker Wand, entweder dicht anliegend oder geradezu an einem Gekröse hängend (vgl. Abb. 1 B).

Dieser von SUSSDORF (1892 u. 1896) so genau beschriebene Raum mußte — einmal gekannt — doch gewiß interessieren. Ganz abgesehen davon, daß er dem peinlichen Obduzenten, insbesondere bei Fleischfresser und Schwein, aber auch bei den anderen Haussäugetieren nicht entgehen sollte, ist man gezwungen, sich einerseits auch nach der embryologischen Erklärung und andererseits nach seiner physiologischen Bedeutung zu fragen. Auch lag für mich aus vergleichend-anatomischen Gründen die Vermutung nahe, es müßte das fragliche Cavum, nachdem ich es bei Kaninchen, Ratten und Affen (*Macacus Rhesus*) gefunden hatte<sup>1)</sup>, beim Menschen ebenfalls vorkommen. Die angestellten Untersuchungen sollten dies bestätigen<sup>1)</sup> (vgl. Abb. 1 C).

<sup>1)</sup> Den Herren Prof. Dr. O. ZIETZSCHMANN und Prof. Dr. W. FELIX, Zürich, Prof. Dr. W. HEDINGER und Prof. Dr. H. K. CORNING, Basel, möchte ich für die Überlassung von Material und Schnittserien, sowie für ihr teilnehmendes Interesse an dieser Arbeit meinen verbindlichen Dank aussprechen.

Bei fünf von sieben erwachsenen Leichen (3 Männer und 4 Frauen, im Alter von 40 — 70 Jahren) und bei einem dreizehnjährigen Knaben fand sich, der rechten Seite des Ösophagus anliegend, unmittelbar vor dem Eintritt der Speiseröhre in den Hiatus, ein von Serosa ausgekleideter Hohlraum vor von ca. 2—3 cm Länge und 1—2 cm Breite. Auch bei einem Feten von 40 cm totaler Länge ließ er sich als ein Spältchen von Reiskorngröße deutlich nachweisen. Auf totalen Längs- und Querschnitten durch Embryonen von schätzungsweise 10 bis 15 cm Scheitelsteißlänge war dieses Cavum in jedem Falle zu sehen).

Merkwürdigerweise wird nun diese Bildung sowohl in den anthropotomischen als auch in den veterinärwissenschaftlichen Lehrbüchern entweder überhaupt nicht oder aber dann nur ganz beiläufig erwähnt.

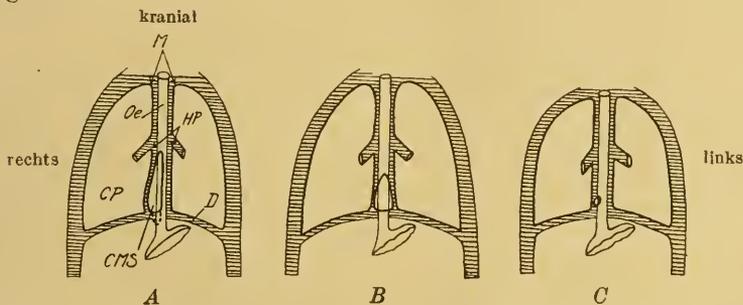


Abb. 1. Schematische Darstellung des Cavum mediastini serosum in drei Frontalschnitten: A. Fleischfresser, Schwein, Kerftiere; B. Wiederkäuer, Equiden, Nager; C. Mensch, Affe.

CP Cavum Pleurae, M Mediastinum, CMS Cavum mediastini serosum s. Bursa infracardiaca, Oe Ösophagus, HP Hilus Pulmonis, D Diaphragma. (Außerdem sei ausdrücklich verwiesen auf die Abbildungen in BROMANS Monographie und TANDLERS Herzanatomie [S. 261]).

Daß in der Humananatomie der kleine, unbedeutende Raum praktisch übergangen werden kann, ist verständlich. Anders aber gestalten sich die Verhältnisse für den Tierarzt, indem bei einzelnen Tieren der bewußte Mittelfellraum einen wesentlichen Bestandteil des kaudalen Mediastinums ausmacht.

Einen eigentümlichen Standpunkt nehmen ELLENBERGER und BAUM noch in ihrer neuesten Auflage (1915) ein. Einerseits zitieren sie SUSSDORF; andererseits wird an Hand dreier Abbildungen, die nach Querschnitten angefertigt und etwas schematisiert wurden, „demonstriert, daß es keine vorgebildeten Mittelfellräume gibt, sondern daß die beiden aneinanderliegenden Pleurasäcke nur an bestimmten Stellen durch

Organe, die zwischen ihnen liegen oder sich zwischen sie hineinschieben, auseinandergedrängt werden und daß die betr. Organe mit dem sie umgebenden Bindegewebe und Fett die so entstehenden Mittelfellspalten vollständig ausfüllen“.

Bei MARTIN (1912 u. 1915) vermißt man einen einheitlichen Gesichtspunkt, indem zwar an verschiedenen Stellen seines Werkes von dem Raum gesprochen wird, aber so, daß im anatomischen Teil nicht auf die Entstehungsgeschichte hingewiesen und im embryologischen Abschnitt nur im Anschluß an die Untersuchungen über die Entwick-

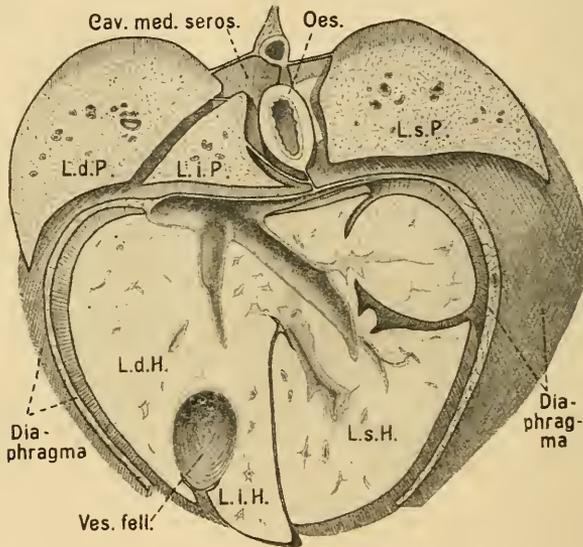


Abb. 2. Kraniale Fläche einer Segmentalscheibe durch die intrathorakalen Eingeweide eines Hundes (mit dem kaudalen Abschnitt des Cavum mediastini serosum). Natürliche Größe. Nach der Natur gezeichnet von Herrn Präparator E. ERNE. *L. d. P.* rechter, *L. s. P.* linker, *L. i. P.* intermediärer Lungenlappen (Lob. accessorius s. infracardiacus hom.); *L. d. H.* rechter, *L. i. H.* mittlerer, *L. s. H.* linker Leberlappen; *Ves. fell.* Gallenblase; *Diaphr.* Zwerchfell; *Oes.* Schlund; *Cav. med. ser.* der seröse Mittelfellraum SUSSDORFS. — Serosenschnittlinien: tiefsschwarz.

lung des Wiederkäuermagens die Persistenz des Raumes für diese Tiergattung betont wird. Auf solche Weise ist es nicht möglich, sich eine richtige Vorstellung vom Cavum zu machen.

SCHMALTZ (1895, 1904, 1919), wie auch die Franzosen CHAUVEAU, ARLOING und LÈSBRE (1911) scheinen den Raum gar nicht zu kennen, jedenfalls beschreiben sie ihn nicht.

Auch die mir zugänglichen anthropotomischen Lehrbücher von GEGENBAUR (1899), RAUBER-KOPSCH (1908), SPALTEHOLZ (1913), CORNING (1919), mit Ausnahme von TANDLER (1913), enthalten keine Notiz darüber.

Und doch liegen über diesen Raum, der in der Literatur auch unter dem Namen „Bursa infracardiaca“ figuriert, weitgehende, speziell embryologische Arbeiten vor. Diese Untersuchungen ergeben, daß es sich dabei um den durch die Bildung des Zwerchfells abgeschnürten, kranialen Teil des Recessus pneumato-entericus dexter handelt (HIS 1880, RAVN 1887, HOCHSTETTER 1888, STOSS 1889, MARTIN 1890, BRÄCHET 1895, SWAEN 1896, BROMAN 1895 u. 1902 u. a.).

Erschöpfend wird die ganze Frage in der wunderbaren Monographie von BROMAN: „Die Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezeßbildungen bei den Wirbeltieren“ (1904) dargestellt. Zusammenfassend sagt er dort:

„Ehe noch die Lungenanlage sich von dem Vorderdarm abtrennt hat, markieren sich die mesodermalen Lungenanlagen als laterale Ausbuchtungen des Mesenteriums, welche kaudalwärts durch zwei Rezesse, die Recessus pneumato-enterici, abgegrenzt werden. Der linke Recessus pneumato-entericus verlängert sich niemals so weit wie der rechte . . . und verschwindet spurlos wieder . . . Über die Art und Weise, in welcher dieser theoretisch hochinteressante Rezeß verschwindet, wissen wir noch nichts Bestimmtes. RAVN und HOCHSTETTER sind der Meinung, daß seine Obliteration durch Verlötung der Rezeßwände stattfindet. Ich meinesteihs möchte lieber glauben, daß der betreffende Rezeß durch Ausstülpung verschwindet. Denn nicht nur beim menschlichen Embryo, sondern auch bei Embryonen von Kaninchen, Ratte und Katze wird zu der Zeit seines Verschwindens die linke Lungenanlage stark kranialwärts vorgetrieben . . . Der rechte Recessus pneumato-entericus verlängert sich kranialwärts bis zur Höhe der Bifurkationsstelle der entodermalen Lungenanlage. Er persistiert und bildet in Verbindung mit zwei andern Rezessen (Recessus mesenterico-entericus und Recessus hepato-entericus) die gemeinsame Anlage der Bursa omentalis und der Bursa infracardiaca . . . Bei der Ausbildung der dorsalen Zwerchfellanlage (oder näher bestimmt: bei der Entstehung der beiden sog. kaudalen Begrenzungsfalten der Pleuralhöhle) werden die Wände des Recessus pneumato-entericus dexter an einer umschriebenen Stelle wahrscheinlich stark gegeneinandergepreßt und verwachsen hier miteinander. Durch diese Ver-

wachung . . . wird die kraniale Partie des ursprünglichen Recessus pneumato-entericus dexter von den vereinigten Rezessen abgeschnürt und bildet so die — sowohl beim Menschen wie auch bei allen von mir untersuchten Säugetieren persistierende — Bursa infracardiaca. . . . Sie verliert beim Menschen in allgemeinen ihre Beziehungen zur rechten Lunge, bei ältern Embryonen und bei Erwachsenen ist sie als eine sehr kleine Höhle zwischen der rechten Seite des Ösophagus und dem Zwerchfell zu finden . . . Die von Anfang an bei den Tieren relativ große Bursa infracardiaca verlängert sich in späteren Stadien noch mehr, als dies beim menschlichen Embryo der Fall ist. Diese stärkere Verlängerung der Bursa hängt ohne Zweifel davon ab, daß die betreffende Partie des Mediastinums stärker als beim Menschen in die Länge gezogen wird.“

Sowohl den besagten Umstand als die mehr oder weniger starke Ausbildung des intermediären Lungenlappens führt BROMAN auf die relativ größere Verlängerung des kaudalen Brustabschnittes zurück. „Daß diese Momente nicht immer zusammentreffen, hängt, glaube ich, davon ab, daß die Anlage der Bursa infracardiaca bei verschiedenen Tieren verschieden weit kranialwärts reicht.“

Die Auffassung einiger älterer Autoren, das Vorkommen des „Cavum“ sei an das Vorhandensein eines Lobus intermedius (accessorius s. infracardiacus) gebunden, hat BROMAN durch seine weitgehenden Untersuchungen ebenfalls widerlegt. Aus seinen Ergebnissen folgert er:

„Die Existenz eines Lobus infracardiacus kann nicht die Ursache sein, daß die Bursa infracardiaca an der betreffenden Seite entsteht und persistiert, denn: 1. persistiert die Bursa infracardiaca auch bei Säugetieren, welche eines Lobus infracardiacus ganz entbehren (Mensch, Schimpanse, Walfisch, Tatusia); und 2. entsteht an der linken Seite keine Bursa infracardiaca, wenn auch an dieser Seite ein deutlicher Lobus infracardiacus ausgebildet wird (*Cavia cobaya*, *Georhynchus capensis*, *Meles taxus*).“

Wenn nun durch die einschlägigen Arbeiten diese eigentümliche Bildung embryologisch verständlich wird, so erscheint mir das Fragen nach der physiologischen Bedeutung des Cavum mediastini zum mindesten berechtigt, wenn nicht erforderlich.

BROMAN erklärt sich die Entstehung eines Gekröses so, daß sich dadurch ein Organ seine Eigenbewegung sichert. Nun fällt in diesem Falle die Loslösung des Schlundes vom Zwerchfell am meisten in die Augen, die physiologisch dem Magen und der Atmung zugute kommen

muß. Bekanntlich nimmt das Diaphragma beim Menschen nicht in dem erheblichen Maße an der Atmung teil wie bei den Tieren. So wäre ein Freimachen des Schlundes für die ziemlich starken Exkursionen des Zwerchfells bei den Tieren verständlich. Andererseits aber wäre denkbar, es stände die mehr oder weniger starke Ausbildung eines Cavum mediastini im Zusammenhang mit der Art und Größe der Bissen, die verschluckt werden, und der damit verbundenen, notwendigen Beweglichkeit des Ösophagus. Tatsächlich stimmen auch die Befunde überein, indem das Cavum bei Tieren, die große und un-

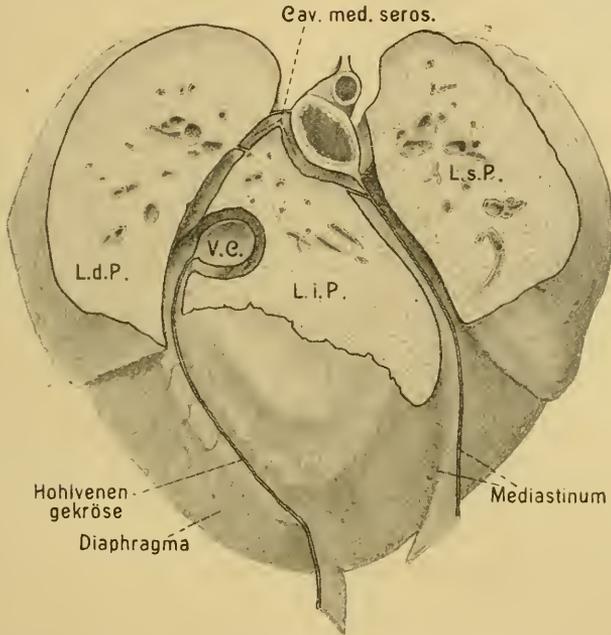


Abb. 3. Kraniale Fläche einer Segmentalscheibe durch die intrathorakalen Eingeweide eines Hundes. Natürliche Größe. Nach der Natur gezeichnet von Herrn Präparator E. ERNE. (An diese Scheibe schließt sich die in Abb. 2 dargestellte kaudal an.)

*L. d. P.* rechter, *L. s. P.* linker, *L. i. P.* intermediärer Lungenlappen; *V. C.* hintere Hohlvene. Man beachte den Verlauf des Mittelfells, ferner das Hohlvenengekröse und das Verhalten der Serosa am intermediären Lappen bezüglich des Sussdorf'schen Raumes.

regelmäßige Bissen formen, wie die Fleischfresser und das Schwein (SUSSDORF 1896) oder die Kerfjäger (BROMAN 1904), verhältnismäßig am größten ausgebildet ist.

Somit hätten wir in der Persistenz dieser Höhle eine Art Ausweichereinrichtung vor uns, die unmittelbar vor den Engpaß im Zwerch-

fell, den Hiatus, eingeschaltet ist. Daß es derartige Ausweichstellen gibt, hat SKODA (1911) festgestellt, indem die Luftsäcke der Equiden, wo infolge der außerordentlich langen Schädelbasis besondere Verhältnisse für die Schlingbewegung gegeben sind, „mechanische, für den ungestörten Ablauf des Schlingaktes unbedingt notwendige Hilfsapparate“ darstellen.

Mit Rücksicht auf die vergleichende Anatomie sowohl als auch auf die Darlegungen von SÜSSDORF und BROMAN möchte ich vorschlagen, die Bezeichnung SÜSSDORFS „Cavum mediastini serosum“ für den hier diskutierten Raum beizubehalten, da es sich bekanntlich in den meisten Fällen um eine wirkliche Höhle und nicht nur um ein bursaähnliches Gebilde handelt. FAVAROS Ausdruck „Cavum pleurae intermedium“ ist, abgesehen davon, daß man ja, wie wir gesehen haben, gar nicht einen von Pleura ausgekleideten Raum vor sich hat, sicherlich ungünstig, weil die Gefahr einer Verwechslung mit dem intermediären Brustraum der Veterinäranatomen (dem Raum zwischen Hohlvenengekröse und Mediastinum) allzu nahe läge (vgl. Abb. 3).

Es sei mir gestattet, noch auf einen Punkt zu sprechen zu kommen, der sich mir beim Literaturstudium der vorliegenden Frage besonders aufgedrängt hat. Ich denke, es wird dem Leser aufgefallen sein, wie umständlich sich SÜSSDORF ausdrücken zu müssen glaubt in der Beschreibung der Lage seines Cavum. Er sagt dort, es befinde sich „im Mediastinum posterius der Veterinäranatomen, dem hinteren Teil des unteren Mediastinums der menschlichen Anatomie“. Dieses bedauernde Mißverhältnis in der Nomenklatur der Anthropotomie und der Veterinäranatomie erschwert das Verständnis oft dermaßen, daß es angezeigt erscheint, darüber noch einiges zu sagen.

Für den vergleichenden Anatomen ist es bei der Wahl seiner Benennungen aus leicht begreiflichen Gründen ausgeschlossen, seine Orientierungsbasis außerhalb des Körpers zu suchen und seine Ausdrücke in Beziehung zur Richtung der Schwerkraft zu bringen oder sich an deskriptive Momente einer bestimmten Gattung zu halten (z. B. Vena cava inferior oder superior, Musculus serratus anterior oder posterior, Musculus gluteus maximus usw.). Vielmehr ist er gezwungen, die Begriffe für seine Nomenklatur im Körper selbst zu suchen und im Anschlusse an stereometrische Grundformen, an gewisse Ebenen und Achsen allgemein gültige Bezeichnungen zu wählen,

damit durch eine eindeutige, von der zufälligen Lage des Objektes im Raum unabhängige Bezeichnungsweise das Verständnis von vorn herein erleichtert wird.

So natürlich und selbstverständlich dies alles klingt, so belehren uns die Verhältnisse, die wir bei den Tochterwissenschaften der vergleichenden Anatomie, der Human- und Veterinäranatomie, heute vorfinden, eines anderen.

In der Gruppe der bilateral symmetrischen Tiere sind die Kardinalpunkte, von denen die vergleichende Anatomie ausgeht, die beiden Körperenden: der Kopf (cranium, vorn) und der Schwanz (cauda, hinten). Die sie verbindende heteropole Hauptachse sei praktisch repräsentiert durch die Wirbelsäule. Spinalwärts der Columna vertebralis liegt der Rücken (dorsum) und körperseitig der Bauch (venter), verbunden durch die heteropole Nebenachse: die Dorsoventralachse. Die beiden genannten Achsen bestimmen bekanntlich die Sagittalebene, als deren Spezialfall wir die Medianebene kennen, die für die bilateral symmetrischen Organismen die Hauptebene darstellt. Senkrecht zu ihr steht die isopole Nebenachse, die Translaterale. Diese letztere bestimmt zusammen mit der Dorsoventralachse die Transversal- oder Segmentalebene.

Die dritte Körperebene, gegeben durch den Schnitt der kranio-kaudalen und der translateralen Achse, ist die Frontalebene der Anthropomen, die von den Veterinäranatomern infolge der Stellung des Rumpfes ihrer Vierfüßer oft als Horizontalebene bezeichnet wird. Wenn auch beim Tier die Beziehungen zwischen Stirn und Richtung der besagten Ebene zumeist fehlen, so wäre es doch zu wünschen, den Namen Frontalebene als althergebrachten Ausdruck und in Ermanglung von etwas Besserem auch in der Veterinäranatomie beizubehalten.

Wenn nun die Achsen maßgebend werden für das Vorn und Hinten (kraniokaudale Achse) und das Oben und Unten (dorsoventrale Achse), während der Humanmediziner von seinem Objekte her das genaue Gegenteil gewohnt ist, so ist leicht einzusehen, daß sich die gleichen nomenklatorischen Ausdrücke mit ganz verschiedenen Begriffen verbinden.

Bei der uns hier interessierenden Frage über das kaudale Mittelfell zeigten sich diese Unzulänglichkeiten in besonderem Maße.

Die Einteilung des Brustraumes bei den Menschenärzten ist eine sagittale, hergeleitet von der dorsoventralen Abplattung des mensch-

lichen Thorax und den dadurch bedingten topographischen Eigentümlichkeiten. Für den Tierarzt dagegen ist eine solche Einteilung nicht aufrecht zu halten, da der tierische Brustkorb in den allermeisten Fällen stark seitlich (in Richtung der translateralen Achse) abgeplattet ist und auch für die Praxis eine Einteilung in segmentaler Richtung einzig Wert hat.

So ist in der Veterinäranatomie eine Bezeichnung gebräuchlich geworden, die, ausgehend vom Herzen als Mittelpunkt, die Brusthöhle in kraniokaudaler Richtung in eine Regio prae-, epi- und retro- oder postcardiaca einteilt.

Nach meiner Ansicht befriedigt keine Bezeichnungsart in dem Sinne, daß sie dem Wunsche nach einer einheitlich vergleichend anatomischen Nomenklatur gerecht wird. Auch hier sollte alles — und das ist ja leicht möglich — mit dem Herzen als Mittelpunkt auf die Haupt- resp. die heteropole Nebenachse bezogen werden, so daß man von einem kranialen, kardialen und kaudalen, resp. von einem dorsalen und ventralen Mittelfeld zu reden hätte.

Auf solche Weise würden die vielen Mißverständnisse vermieden, die aus den begrifflichen Differenzen heraus sich immer wieder einstellen.

Ich wage diese Überlegungen meiner Arbeit beizufügen als Beleg und Beispiel dafür, wie sehr das Postulat nach Zusammenarbeiten und wissenschaftlicher Vereinigung der jetzt noch stark in Einzelfächer gegliederten Anatomie nicht nur berechtigt, sondern eine zwingende Notwendigkeit ist,

Zürich, im November 1919.

#### Literaturverzeichnis.

1. BONNET, Entwicklungsgeschichte. Berlin 1918.
2. BRACHET, A., Die Entwicklung der großen Körperhöhlen und ihre Trennung voneinander. (Pericardial-, Pleural-, Peritonealhöhle), Entwicklung der Pleurocardialmembran. *Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch.* Bd. 7, 1897.
3. BROMAN, I., Die Entwicklung des Zwerchfells beim Menschen. *Verhandl. d. anat. Gesellsch.* 1902.
4. BROMAN, I., Die Entwicklungsgeschichte der Bursa omentalis und ähnlicher Rezeßbildungen bei den Wirbeltieren. Wiesbaden, Bergmann. 1904.
5. BROMAN, I., Normale und abnorme Entwicklung des Menschen. Wiesbaden 1911.
6. BOCHDALEK, Über das Verhalten des Mediastinums zur vorderen Brustwand, zu den Lungen, dem Herzen und dem Herzbeutel. *Vierteljahrsschrift f. prakt. Heilkunde*, 1860.
7. BUCHER, H., Topographische Anatomie der Brusthöhlenorgane des Hundes mit besonderer Berücksichtigung der tierärztl. Praxis. *Diss.* Dresden 1909.

8. DE BURLET, H. M., Die äußeren Formverhältnisse der Leber beim menschlichen Embryo. Diss. Zürich 1910.
9. CHAUVEAU, ARLOING u. LÈSBRE, Traité d'Anatomie comparée des animaux domestiques. 1903.
10. CLAUSS-GROBEN, Lehrbuch der Zoologie. Marburg i H. 1917.
11. CORNING, H. K., Lehrbuch der topographischen Anatomie. Wiesbaden 1919.
12. ELLENBERGER u. BAUM, Anatomie des Hundes. Berlin 1891.
13. ELLENBERGER u. BAUM, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Säugtiere. 1915.
14. FAVARO, Il rudimento del sinus subpericardiacus (Cavum pleurae intermedium) nell'uomo. Arch. di Anat. e di Embryol. Vol. 8.
15. FÖLGER, A. F., Über angeborene Zwerchfellsdefekte und durch diese bedingte Zwerchfellshernien der Haustiere. Den kgl. Veterinaer- ag Landshogskoles Aarsskrift for 1917.
16. FRANK, Anatomie der Haustiere. 1882.
17. GEGENBAUR, C., Anatomie des Menschen. 1899.
18. GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
19. GURLT, Handbuch der vergleichenden Anatomie der Haussäugetiere. Berlin 1860.
20. HAFNER, B., Die Entwicklung der Lage und Anordnung des Schweine- und Wiederkäuermagens. Diss. Gießen 1909.
21. HALLER, Encyclopédie ou dictionnaire raisonné des sciences. Bd. 21, 1778.
22. HENLE, Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Braunschweig 1875
23. HIS, W., Anatomische Nomenklatur. Leipzig 1895.
24. HERTWIG, Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena 1906.
25. HOCHSTETTER, F., Über das Vorkommen des Ductus pericardiacoperitonealis bei Kaninchenembryonen. Anat. Anz. Bd. 29.
26. HYRTL, Handbuch der topographischen Anatomie. Berlin 1860.
27. KEIBEL u. MALL, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1910.
28. KLAATSCH, H., Zur Morphologie der Mesenterialbildungen am Darmkanal der Wirbeltiere. I. u. II. Teil. Morphol. Jahrb. Bd. 18.
29. KRAUSE, Anatomie des Kaninchens. Leipzig 1868.
30. LEISERING, Atlas der Anatomie des Pferdes und der übrigen Haustiere. Leipzig 1899.
31. LUSCHKA, Anatomie der Brust des Menschen. Tübingen 1863.
32. MARTIN, P., Anatomie der Haustiere. 1912, 1914, 1915, 1919.
33. MARTIN, P., Zur Entwicklungsgeschichte des Schweine- und Wiederkäuermagens. Verhandl. d. anat. Gesellsch. Gießen 1909.
34. MARTIN, P., Die Entwicklung des Wiederkäuermagens und -darmes. Festschr. z. 50 jähr. Doktorjubiläum von NÄGELI u. KÖLLIKER. Zürich 1891.
35. MAYER, A. M., Praktische Anleitung zur Zergliederung des menschlichen Körpers. 1822.
36. MECKEL, Handbuch der menschlichen Anatomie. 1820.
37. PANSCH-STIEDA, Grundriß der Anatomie des Menschen. Hannover 1901.
38. RAUBER KOPF, Anatomie des Menschen. Leipzig 1908.

39. RAVN, E., Über die Entwicklung des Septum transversum. Anat. Anz. Bd. 15, 1899.
40. RAVN, E., Über die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle bei Säugetierembryonen. Arch. f. Anat. und Phys. 1889.
41. REICHARD and JENNINGS, Anatomie of the cat. New York 1901.
42. RODE, R., Die Luftbahn zwischen Brust- und Bauchhöhle. Dissertation. Bern 1909.
43. RUGE, Grenzen der Pleurasäcke des Affen und des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. 41, 1910.
44. SAPPEY, Traité d'anatomie. Paris 1879.
45. SCHMALTZ, R., Topographie der Körperhöhlen des Rindes. 1890.
46. SCHMALTZ, R., Präparierübungen am Pferd. Berlin 1900.
47. SCHMALTZ, R., Atlas der Anatomie des Pferdes. Berlin 1902.
48. SCHMALTZ, R., Anatomie des Pferdes. Berlin 1919.
49. SCHRAUTH, O., Beiträge zur Entwicklung des Netzbeutels, der Milz und des Pankreas beim Wiederkäuer und beim Schwein. Diss. Gießen 1909.
50. SCHWAB, Lehrbuch der Anatomie der Haustiere. 1821.
51. SCHULZE, F. E., Über die Bezeichnung von Richtung und Lage im Tierkörper. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. Göttingen 1893.
- 52 a. SCHULTZE, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere. Leipzig 1897.
- 52 b. SCHULTZE, Notiz über die Anwendung der Worte Cavum und Spatium in der Anatomie. Anat. Anz. 1903, Bd. 32, S. 414.
53. SHAW, Anleitung zur Anatomie. 1823.
54. SKODA, K., Über die Bedeutung der Tubenventrikel (Luftsäcke) bei den Equiden. Anat. Hefte Bd. 42, H. 128, 1911.
55. SÖDERLUND, H., Beiträge zur Kenntnis der Histologie der serösen Häute von Felis domestica. Diss. Dresden 1912.
56. SOULIÉ et RAYNAL, L'anatomie du péricard. Journ. de l'anat. et de la phys. 1896.
57. SPALTEHOLZ, W., Handatlas der Anatomie des Menschen. Leipzig 1913.
58. SPAMER, G., Beiträge zur Entwicklung des Wiederkäuermagens. Diss. Gießen 1907.
59. STOSS, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Diss. Erlangen 1892.
60. STOSS, A., Vergleichend-anatomische Untersuchungen über die Entwicklung des Verdauungskanals der Wiederkäuer. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin u. vergl. Pathol. Bd. 16, 1890.
61. SUSSDORF, M., Beiträge zum Situs der Baueingeweide des Pferdes. Als Festschrift am 7. Oktober 1880 der Dresdener Hochschule eingereicht. Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin Bd. 8, 1882.
62. SUSSDORF, M., Gibt es ein wirkliches Cavum mediastini? Deutsche Zeitschr. f. Tiermedizin Bd. 18, 1892.
63. SUSSDORF, M., Die Lagerung des Schlundes der Haussäugetiere im hinteren Mittelfell. Deutsche tierärztl. Wochenschr. 1896.
64. SUSSDORF, M., Persönliche Mitteilungen. 1910.
65. SWAEN, Recherches sur le développement du foie du tube digestif de l'arrière cavité du péritoine et du mésentère. Journ. de l'anat. et de la phys., 1896.

66. SWAEN, Recherches sur le développement du foie du tube digestif de l'arrière cavité du péritoine et du mésentère. Journ. de l'anat. et de la phys., 1897.
67. SWAEN, Nouvelles recherches sur le développement du grand épiploon et du mésocôlon chez les embryons humains. Bull. de l'Acad. royale de méd. de Belgique, IV Série, 1899.
68. TANDLER, J., Anatomie des Herzens. Jena 1913.
69. USKOW, Über die Entwicklung des Zwerchfells, Pericards und des Coeloms. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 22, 1883.
70. VERMEULEN, H., Die Tuba auditiva beim Pferde und ihre physiologische Bedeutung. Diss. Bern 1909.
71. VOINITSCH-SIANOGENSKY, Quelques particularités de la position du médiastin antérieur chez les animaux. Arch. des scienc. biologiques, 1897.
72. WEBER, Säugetiere. Jena 1904.
73. WIEDERSHEIM, Grundriß der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. 1909.
74. WÖLFEL, K., Beiträge zur Entwicklung des Zwerchfells und des Magens bei Wiederkäuern. Diss. Gießen 1907.

Nachdruck verboten.

## Über die Gaumendrüsen der Krokodile.

VON MARTIN W. WOERDEMAN.

(I. Assistent am histiologischen Institut der Universität Amsterdam).

Mit 5 Abbildungen.

Während einer Untersuchung über Zahnentwicklung bei Reptilien, welche ich im anatomischen Institute der Amsterdamer Universität auf Anregung des Herrn Prof. Dr. L. BOLK anstellte, habe ich ebenfalls die Entwicklung einiger Mundhöhlendrüsen näher studiert. Dabei fiel es mir auf, daß die Entwicklung der sogenannten Gaumendrüsen von *Crocodylus* in enger Beziehung zu der Entwicklung des Zahnsystemes stand.

Während die Mundhöhle der Reptilien sehr drüsenreich ist, bildet *Crocodylus* eine Ausnahme, denn verschiedene Forscher geben an, daß sie in seiner Mundhöhle keine Drüsen gefunden haben.

So hat STANNIUS geschrieben, daß bei Krokodilen keine Speicheldrüsen vorkommen. GAUPP (3) beschreibt das Vorkommen kleiner Gl. linguales; aber Gl. sublinguales und Gl. palatinae fehlen nach ihm. GEGENBAUR (4) teilt das Fehlen der Lippendrüsen bei *Crocodylus* mit, spricht auch über das Vorkommen von Gaumendrüsen bei Reptilien, aber erwähnt dabei die Krokodile nicht.

SCHIMKEWITSCH (6) dagegen spricht über mediale und laterale Drüsengruppen im Gaumen der Krokodile. Diese Gl. palatinae entsprechen nach ihm der Intermaxillärdrüse der Amphibien.

Die einzige, etwas ausführlichere Mitteilung über die in Frage stehenden Drüsen, welche ich finden konnte, ist von RÖSE (5). Er konnte, wie er schreibt, das Vorkommen von funktionell recht wichtigen Drüsen feststellen, welche er als Gl. palatinae bezeichnet hat. Er äußert sich aber dabei nicht darüber, ob sie den Gaumendrüsen anderer Reptilien homolog sind. In der Mitteilung von RÖSE heißt es dann: „Bekanntlich beißen bei Krokodilen die Zähne des Unterkiefers in von Schleimhaut ausgekleidete Knochengruben des Oberkiefers ein, welche zwischen und etwas nach innen von den Alveolen der oberen Zähne liegen.“

In der Schleimhaut, welche die erwähnten Knochengruben auskleidet, finden sich nun konstant eine oder mehrere azinöse Drüsen,

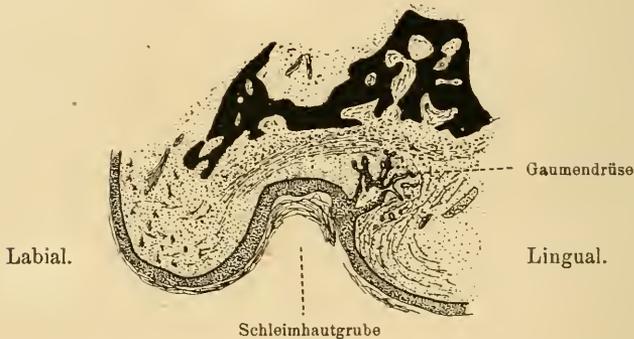


Abb. 1. Frontaler Schnitt durch den Oberkiefer von *Crocodilus porosus* (Serie: G. 30. I. 1.)  $\frac{10}{1} \times \frac{1}{2}$

deren Sekret offenbar dazu dient, diese von den Zahnsitzen getroffenen Schleimhautpartien feucht und schlüpfrig zu erhalten“. Auch über die Entwicklung der Drüsen teilt RÖSE etwas mit. „Die erste Entwicklung erfolgt erst in einem späten Stadium der embryonalen Ausbildung. Beim Embryo von 27 mm Kopflänge stülpen sich an den typischen Stellen, nach innen vom Abgange der Zahnleiste solide Epithelzapfen von der Kiefer Schleimhaut ins Mesoderm ein.“ — Die Gruben, worin später die Gaumendrüsen ausmünden, entstehen nach RÖSE in derselben Weise wie z. B. die Lippenfurche der Säuger durch Eindringen einer Epithelwucherung ins Kiefermesoderm. Bei *Crocodilus* wurde aber durch diese Einwucherung die Zahnleiste in ganz eigenartiger Weise verschoben, derart, daß sie im Bogen um die Epithelwucherung der Zahngrube herumläuft.

Durch diese Mitteilung und RÖSES Abb. 6, deren Erklärung mir nicht deutlich war, wurde ich angeregt auf die beschriebenen Drüsen beim Studium der Zahnentwicklung von *Crocodylus* achtzugeben.

Ich habe die Gaumendrüsen bei *Crocodylus* ebenfalls gefunden. In Abb. 1 (frontaler Schnitt durch den Oberkiefer eines jungen Krokodils) sieht man nämlich sehr deutlich eine der Schleimhautgruben, welche man stets zwischen zwei Oberkieferzähnen findet und in welche die Zähne des Unterkiefers beißen. In die mediale Wand dieser Grube mündet eine kleine Drüse. Diese Drüse liegt in dem weichen sukulenten Bindegewebe, das sich unter dem Schleimhautepithel (einem verhornten mehrschichtigen Pflasterepithel) befindet. Von dem Kieferknochen ist dieses Gewebe durch eine straffe Bindegewebsmasse getrennt.

Merkwürdig ist nun aber die Entwicklungsgeschichte der genannten Drüsen. Bei Krokodil-embryonen von ca. 20 mm Kopflänge fand ich konstant

eigenartige Knospen an der lingualen Lamelle der Oberkieferzahngleiste. Im Unterkiefer fehlten sie stets.

Abb. 2 gibt einen Eindruck, wie diese Knospen sich vortun. Es sei daran erinnert, daß bei der Zahnanlage Bindegewebspapillen in die labiale Zahnleistenlamelle einbohren. Zwei solcher Anlagen sind im abgebildeten Schnitt getroffen, eine ältere und eine jüngere. Da, wo die Zahnleiste aus dem Mundepithel entspringt, sieht man eine seichte Grube. Aus dem lingualen Zahnleistenblatt gegenüber dem älteren Zahnkeim nimmt nun eine massive Epithelknospe ihren Ursprung. In dieser Knospe sind die Zellen radiär geordnet. Weitere Besonderheiten weist sie aber nicht auf.

Dergleichen Knospen kommen nun an bestimmten Stellen vor, und keineswegs unregelmäßig verstreut. Ihre Zahl stimmt mit der Zahl der Zähne beim erwachsenen Tiere überein. In einigen „Beiträgen zur Entwicklungsgeschichte von Zähnen und Gebiß der Rep-

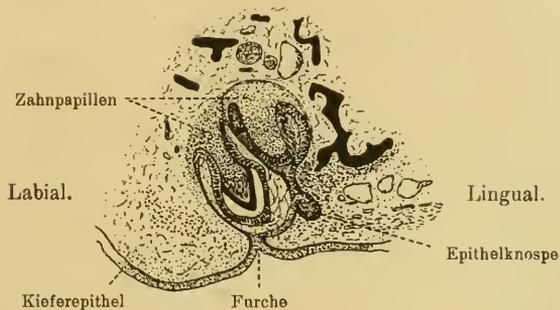


Abb. 2. Frontaler Schnitt durch den Oberkiefer von *Crocodylus porosus* (Serie: O. 7. II. 8.).  $80/1 \times 1/2$ .

tilien“, welche im Archiv f. mikrosk. Anatomie erscheinen werden<sup>1)</sup>, habe ich bestätigen können, daß die zuerst gebildeten Zahngenerationen des Krokodils noch vor der Geburt verkümmern (sog. Abortivzähne). Die zwei Zähne in Abb. 2 sind nun solche Abortivzähne. Sie werden vor der Geburt resorbiert und kommen niemals zum Durchbruch und zur Funktion.

Aber ich werde auch in den genannten Beiträgen zeigen, daß bei zahlreichen Reptilien der periphere Abschnitt der Zahnleiste zu einer Furche wird, in welche die Zähne später durchbrechen.

In Abb. 3 ist deutlich zu sehen, daß bei *Crocodylus porosus* F. (Kopflänge 29 mm) der periphere Zahnleistenabschnitt schon zu einer

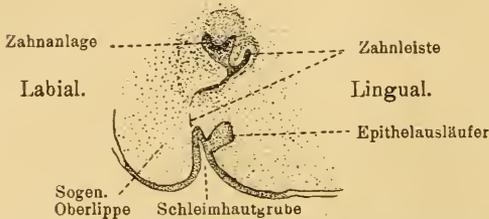


Abb. 3. Frontaler Schnitt durch den Oberkiefer eines *Crocodylus porosus* (Serie F. 9. III. 5.).  
 $60/1 \times 1/2$ .

Grube umgewandelt ist. Der Rest der Zahnleiste geht nun von dem Boden dieser Grube aus. Schließlich verliert aber die Zahnleiste den Zusammenhang mit der Schleimhautgrube durch weiteres Fortschreiten der Reduktion ihres peripheren Abschnittes und es

bleibt nur ein kleiner Zellstrang über (der distale Rest der Zahnleiste), welcher später die Ersatzzähne bildet.

Man kann deutlich sehen, daß die beschriebene Schleimhautgrube entsteht durch das Auseinanderweichen der zwei Zahnleistenlamellen. Während kurzer Zeit setzt die linguale Lamelle der Zahnleiste sich in die linguale Wand der Grube fort und die labiale Lamelle in die labiale Wand.

Daraus geht hervor, daß die linguale Wand der Schleimhautgrube der modifizierte periphere Abschnitt der lingualen Zahnleistenlamelle ist. Dann ist es auch deutlich, daß der Epithelausläufer, welchen die linguale Grubenwand besitzt, aus dem lingualen Zahnleistenblatt entstanden sein muß. Da nun die Zahl dieser Epithelausläufer wieder mit der Zahl der beschriebenen Epithelknospen übereinstimmt, besteht m.E. kein Bedenken gegen die Auffassung, daß der in Abb. 3 abgebildete Epithelausläufer aus der in Abb. 2 abgebildeten Knospe entstanden ist.

Vergleicht man nun Abb. 3 und Abb. 1, dann folgt daraus, daß man den Epithelausläufer von Abb. 3 betrachten muß als die Anlage der in Abb. 1 abgebildeten Drüse.

1) Schon erschienen Beitrag I—III (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92, Abt. I, 1919).

Und wirklich stellt sich bei genauer Untersuchung heraus, daß die sogen. Gaumendrüsen der Krokodile angelegt werden als Epithelknospen an der lingualen Lamelle der Oberkieferzahnleiste, wobei man sie stets im Gebiete einer Zahnfamilie<sup>1)</sup> findet. Nachdem die Abortivzähne verschwunden sind, entsteht aus dem peripheren Abschnitte der Zahnleiste eine Furche. Diese Furche ist stets ein wenig vertieft zwischen zwei Zahnfamilien des bleibenden Gebisses. Es entstehen da Gruben. In diesen Gruben zwischen den Oberkieferzähnen geht nun die Drüsenanlage von der lingualen Wand aus, d. h. von der ursprünglich lingualen Lamelle des peripheren Zahnleistenabschnittes.

Nun wird es wohl nicht mehr fraglich sein, ob man die beschriebenen Drüsen von *Crocodylus* „Gaumendrüsen“ nennen darf. Da sie eine ganz andere Genese haben als die echten *Gl. palatinae*, muß man einen ganz anderen Namen für sie suchen. BOLK hat den Vorschlag gemacht, bestimmte Arten von Lippendrüsen bei Reptilien, welche genetisch auch in sehr enger Beziehung zur Gebißanlage stehen „Zahndrüsen“ zu nennen (1). Die Gaumendrüsen von *Crocodylus* kann man m. E. auch mit diesem Namen belegen, denn auch sie stehen genetisch in enger Beziehung zum Gebiß. Sie unterscheiden sich aber nicht unwichtig von den Zahndrüsen, welche BOLK beschrieb, denn während diese letzteren an einer ununterbrochenen Epithelleiste entstehen (s. BOLK (1), entstehen die erstgenannten aus besonderen Epithelknospen. Vorläufig weiß ich aber keinen besseren Namen, um so mehr nicht, da ich bei keinem Reptile die Homologa dieser Drüsen fand und auch in der Literatur keine homologe Drüsen erwähnt finde.

Was ihre phylogenetische Bedeutung ist, kann vielleicht aus der folgenden Erwägung hervorgehen. Nach der Auffassung von BOLK (2), der ich mich in den obengenannten Beiträgen angeschlossen habe, entstand das Gebiß ursprünglich auf der Kieferoberfläche. Es gab da ein bestimmtes zur Zahnbildung fähiges Epithelfeld (Zahnepithelfeld). Es entwickelte sich nun lingual von dem Epithelfelde eine Schleimhautfalte, das Operculum, wie es von BOLK genannt wird, welche über das Epithelfeld hinwucherte und so das Gebiß in geschützte Lage brachte. Es entstand dadurch eine Schleimhautfurche (zwischen dem Operculum und dem Epithelfelde), in welche die Zähne zum Durchbruch kamen. In einem späteren Entwicklungsstadium kamen die einander zugewendeten Flächen von Operculum und Zahnepithelfeld zur Verklebung und es entstand in dieser Weise die doppelblättrige Zahnleiste. Von den beiden Blättern bildet folglich nur das ursprüng-

1) d. h. die Gesamtheit von einem Zahn und seinen Ersatzzähnen (BOLK).

liche Zahnepithelfeld (labiale Lamelle der Zahnleiste) Zähne. Die linguale Lamelle der Zahnleiste ist das Epithel der Schleimhautfalte (des „Operkulums“), die sich gegen das Zahnepithelfeld angelegt hat.

Da nun bei *Crocodylus* die sogen. Gaumendrüsen aus dieser lingualen Zahnleistenlamelle entstehen, muß man sie m. E. betrachten als Drüsen des Operkulums, die ursprünglich gerade gegenüber den Zähnen in die Schleimhautfurchen zwischen Operkulum und Zahnepithelfeld ausmündeten.

Leider eignete mein Material sich nicht für ausführliche histologische Untersuchungen. Einiges über den Bau der sogen. Gaumendrüsen möchte ich aber mitteilen.



Abb. 4. Photographie eines Rekonstruktionsmodells einer Gaumendrüse von *Crocodylus*.

Die Frl. med. cand. E. SANDERS und med. cand. A. J. A. C. YZER haben mit großer Genauigkeit einige Wachsmodele der Gaumendrüsen von *Crocodylus* nach der BORN'schen Plattenmethode hergestellt, wodurch es mir möglich wurde, den Bau der Drüsen genauer zu untersuchen als bei mikroskopischer Untersuchung von Schnitten allein möglich war. Es sei ihnen hier dafür mein bester Dank dargebracht!

Jede Drüse mündet mit einem einzigen busenartig erweiterten Ausführungsgang aus. Dieser Gang ist nur kurz und verzweigt sich ziemlich plötzlich in einer Zahl ebenfalls kurzer Äste, wobei der Hauptausführungsgang sich nicht weiter fortsetzt. Man hat hier mit einer dendritischen Verzweigung (Arborisation), nicht mit einer Abzweigung zu tun. Bei der Drüse, welche rekonstruiert wurde (Drüse eines Tieres, zwei Tage nach der Geburt), entstanden aus dem Hauptausführungsgang zwei sehr kurze Äste, deren sich jeder in drei Nebenäste verästelt; und zwei längere Äste,

die sich regelmäßig verzweigen. Die Nebenäste verlaufen nicht gerade, sondern sind leicht gekrümmt und lösen sich in einige Endtubuli (oft drei) auf. Diese Endstücke sind sehr unregelmäßig gestaltet, besitzen viele Ausbuchtungen des Lumens und geben also das Recht, von „Alveolotubuli“ zu reden.

Die Endstücke sind sehr unregelmäßig gekrümmt und durch einandergeschlingelt, wodurch die nur kleine Drüse mit ihrem einfachen Gangsysteme, noch ziemlich schwer zu entwirren war. In Abb. 4 sieht man eine Photographie des bei 135-facher Vergrößerung angefertigten Modelles. Es sind sichtbar der Hauptausführungsgang, einer seiner sehr kurzen Äste, der sich in drei Nebenäste verzweigt und die aus den Nebenästen entspringenden Endstücke, deren alveolotubulöser Charakter deutlich ist.

Man kann daher die Drüse als eine zusammengesetzte alveolotubulöse Drüse beschreiben. In den Schnitten war von einer Einteilung der Drüse in Drüsenläppchen nichts zu sehen. Nun konnte ich nur die Gaumendrüse eines neugeborenen Tieres untersuchen und die Möglichkeit besteht deshalb, daß die Ausführungsgänge sich noch weiter verästeln werden, so daß beim erwachsenen Tiere wohl Drüsenläppchen zu sehen sind. Das interstitielle Bindegewebe (Endadenium) ist stark entwickelt (s. Abb. 5), aber nirgends zu einem Septum zwischen zwei Lobuli verdichtet. Eine gering entwickelte Drüsenkapsel (Epadenium) kommt vor.

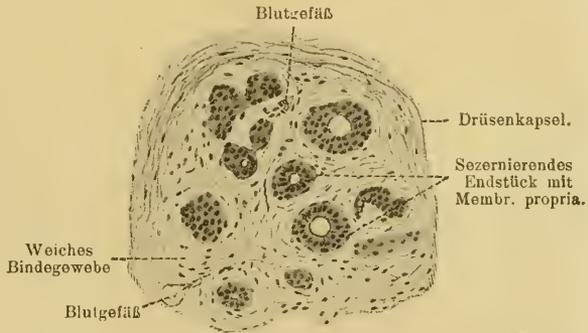


Abb. 5. Schnitt durch eine Gaumendrüse von *Crocodylus porosus* (Serie: Q. 12. II. 17.).  $\frac{250}{1} \times \frac{1}{2}$ .

Die Endstücke sind von wechselndem Kaliber; ihre Wand besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel und einer dünnen Membrana propria. Die Zellen sind serösen Schleimzellen sehr ähnlich; Schleimanhäufung in den Zellen (Schleimbecherzellen usw.) wurde nicht beobachtet. Der Kern befindet sich oft im basalen Teil der Zellen. Die Membrana propria enthält einige platte Kerne (Korbzellen?).

Die Endstücke sind von wechselndem Kaliber; ihre Wand besteht aus einem einschichtigen Zylinderepithel und einer dünnen Membrana propria. Die Zellen sind serösen Schleimzellen sehr ähnlich; Schleimanhäufung in den Zellen (Schleimbecherzellen usw.) wurde nicht beobachtet. Der Kern befindet sich oft im basalen Teil der Zellen. Die Membrana propria enthält einige platte Kerne (Korbzellen?).

Einen Unterschied in Bau zwischen Tubulus und Alveolus wurde nicht gefunden. Da auch keine Schleimabsonderung konstatiert wurde, war auch keine Bildung von „Halbmonden“ zu erwarten. Die Nebenäste der Ausführungsgänge haben auch eine Bekleidung von einschichtigem Zylinderepithel; in den unteren Abschnitten ist das Epithel oft zweireihig, um in den Hauptästen mehrreihig zu werden. Im Hauptausführungsgang schließlich ist das Epithel ein mehrschichtiges Pflasterepithel, ohne Bindegewebspapillen und mit auffallend starker Verhornung der oberen Schichten. Es geht allmählich in das Mundhöhlenepithel über.

Besondere Strukturen in den Nebenästen des Ausführungsganges, wie Stäbchensaum, Bürstenbesatz usw. wurden nicht beobachtet, so daß kein Grund vorliegt „Sekretöhre“ zu unterscheiden. Auch „Schaltstücke“ fehlen.

Die Blutgefäße und Nerven verzweigen sich zu einem dichten Netzwerke im Drüsenbindegewebe. Näheres über die Verzweigung kann ich nicht mitteilen. Es ist sehr erwünscht, diese bei meinen Exemplaren noch so einfachen Drüsen auch bei erwachsenen Tieren zu untersuchen, um so mehr, da in der Literatur keine Mitteilungen über den Bau dieser Drüsen vorkommen. Das Material dafür konnte ich bis jetzt noch nicht bekommen.

#### Literatur.

1. BOLK, L. Odontologische Studien I. Jena, Gustav Fischer. 1913.
2. BOLK, L. Odontologische Studien II. Jena, Gustav Fischer. 1914.
3. GAUPP, E. Anat. Untersuchungen über die Nervenversorgung der Mund- und Nasenhöhlendrüsen der Wirbeltiere. Morphol. Jahrb. 1888. Bd. 14.
4. GEGENBAUR. Vergl. Anatomie der Wirbeltiere Bd. II, § 289. Leipzig 1901.
5. RÖSE, C. Über die Nasendrüse und die Gaumendrüse von *Crocodilus porosus*. Anat. Anz. Bd. VIII. S. 145. 1893.
6. SCHIMKEWITSCH, W. Lehrbuch d. vergleich. Anatomie d. Wirbeltiere. Stuttgart 1910. S. 358.

---

INHALT. Aufsätze. K. Ogushi, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der *Mm. serrati posteriores* bei Affen, nebst einer Bemerkung über die „Oligoneurie“. Mit 3 Abbildungen. S. 321–332. — Markus Zschokke, *Cavum mediastini serosum* s. *bursa infracardiaca*. Mit 3 Abbildungen. S. 332 bis 345. — Martin W. Woerdeman, Über die Gaumendrüsen der Krokodile. Mit 5 Abbildungen. S. 345–352

---

Abgeschlossen am 10. Oktober 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.

---

53. Bd.

✻ 10. November 1920. ✻

No. 15/16.

---

## 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).

(Schluß.)

### Schlussbetrachtungen.

Ich bin, wie oben mitgeteilt, bei meinen Untersuchungen von der Frage ausgegangen, ob die Seeschildkröten, ausgenommen Dermochelys, über welche ich keine eigenen Erfahrungen habe, im ausgewachsenen Schädel Zustände des Innenskeletes zeigen, welche so zu deuten und nur unter der Annahme zu erklären sind, daß bei diesen Tieren, unter dem Einflusse des Meerlebens, eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes stattgefunden habe.

Gleichzeitig habe ich die Frage der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den Dermochelyidae und Chelonidae gestreift.

Wenn ich nun, am Schlusse der Arbeit, rückblickend das überschaue, was mir die Untersuchung der einzelnen Bestandteile des Innenskeletes des Schädels wirklich ausgewachsener Suppenschildkröten (*Chelone mydas*) ergeben hat, so muß ich es dahin zusammenfassen.

daß sich nirgends auch nur der geringste Anhalt für die Annahme ergeben hat, daß eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes stattgefunden hat, daß also eine solche Knorpelvermehrung auch nicht als charakteristisch für den Schädel der Seeschildkröten gelten kann. Die Verknöcherung des Knorpelskeletes ist an wirklich erwachsenen und ausgewachsenen Schädeln sehr vollständig, viel vollständiger, als man bisher angenommen hat. Weder das *Os articulare mandibulae*, nach das *Os quadratum*, noch die *Ossa occipitalia* nebst *Condylus occipitalis*, noch die *Ossa otica* oder das *Basisphenoideum* mit den *Processus clinoides* zeigen im wirklich erwachsenen Zustande irgendetwas, was auf Knorpelvermehrung hindeutete. Die oben gestellte Frage ist also glatt zu verneinen. Nicks entgegengesetzte Meinung findet in den tatsächlichen Verhältnissen völlig ausgewachsener Schädel keine Begründung und Stütze.

Überhaupt erscheint es mir sehr fraglich, ob die Annahme richtig ist, daß allgemein der Einfluß des Meerlebens bei Wirbeltieren am Skelete eine Vermehrung des Knorpels hervorruft. Nick führt (1912, S. 185) als beweisendes Beispiel die Ichthyosauria an. Es ist auch nicht zu leugnen, daß am Skelete dieser Tiere stellenweise offenbar ziemlich viel Knorpel vorhanden gewesen ist. So finde ich bei STROMER VON REICHENBACH (1912, S. 104) die Angabe, daß der Schädel „hinten nicht völlig verknöchert“ sei, und allbekannt ist, daß die Wirbelbögen mit den Wirbelkörpern nur locker verbunden gewesen sind. Hier, an der Stelle der neurozentralen Naht, klapft am fossilen Materiale eine ziemlich weite Lücke, und diese ist im Leben zweifellos, wenigstens teilweise, mit Knorpel ausgefüllt gewesen. Allein: ich halte es nicht für erwiesen, daß hier eine Wirkung des Einflusses des Meerlebens vorliegt. Auch bei den Krokodilen, welche keine Meerbewohner sind, erhält sich die neurozentrale Naht außerordentlich lange, bei manchen wahrscheinlich das ganze Leben hindurch. — Ich verweise ferner auf die Cetacea. Das sind gewiß dem Meerleben innig und gut angepaßte Tiere, ja in vieler Hinsicht in ganz ähnlicher Weise angepaßt wie die Ichthyopterygia, und zeigen daher, eben als Folge der Anpassung an die gleiche Lebensweise, viel Analogieentwicklung zu diesen Meersauriern: so z. B. in der „spindelförmigen“ Körpergestalt, dem großen Kopfe, den auffallend langen Kiefern, dem kurzen Halse, den kurzen Wirbeln, den rudimentären Gelenkfortsätzen der Wirbel, der Verschmelzung der ersten Halswirbel, den flossenartigen Gliedmaßen, der Verkürzung der Vorderextremitäten, der Vermehrung der Zehenglieder

(Hyperphalangie), den rudimentären hinteren Gliedmaßen (vor allem Beckenreduktion), der nackten Haut, usf.; so daß es bekanntlich Forscher gab und gibt, welche die, allerdings unhaltbare Hypothese aufgestellt und verteidigt haben, daß die Cetacea die direkten Nachkommen der Meersaurier seien (ALBRECHT, 1886; STEINMANN, 1908, S. 231—255. Entgegengesetzte Meinung z. B. bei M. WEBER, 1887; DÖDERLEIN, 1889/90, S. 640; und vielen Anderen). Jedenfalls sind die Cetacea so vollendete Meertiere, daß man, falls die Annahme, der Einfluß des Meerlebens bedinge allgemein eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes, richtig ist, erwarten sollte, diese Annahme durch die Verhältnisse des Walskeletes bestätigt zu sehen. Nun ist aber nichts davon bekannt, daß bei diesen, dem Meerleben so ganz außerordentlich angepaßten Tieren eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes stattgefunden hat. Bei STROMER VON REICHENBACH (1912, S. 184) finde ich die Bemerkung: das Skelet der Wale „besteht aus meist locker gebauten Knochen, deren Epiphysen spät verwachsen“. Dies stimmt überein mit den Angaben WEBERS, welche derselbe über das Skelet der Wale in seinem Buche „Die Säugetiere“ (1904) macht, in welchem es u. a. heißt: auf S. 554: „Am Skelet fällt der spongiöse Bau aller Knochen und ihr großer Fettreichtum auf“; auf S. 558: „Die kurzen Wirbelkörper haben dicke Epiphysen, die lange Zeit selbständig bleiben“; auf S. 560, daß die Carpalia lange knorpelig bleiben. Nach diesen Angaben bleibt also z. B. der Epiphysenfugenknorpel lange Zeit erhalten. Das ist aber keine Vermehrung des Knorpels, denn schließlich verschwindet er ja doch, und eine Erscheinung, welche offenbar mit einem langen Wachstum dieser Tiere zusammenhängt, das seinerseits wahrscheinlich wieder eine Folge der fast stets bedeutenden, oft sogar riesigen Größe der Tiere, und demgemäß nicht gerade auffällig ist. Und was den lockeren Bau der Knochen betrifft, so ist auch das keine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes. Außerdem ist dazu zu bemerken, daß derselbe vielleicht nicht bei allen Walen, wenigstens nicht im gleichen Grade, anzutreffen ist. Dieserhalb erwähne ich folgendes, auf das mich Prof. DÖDERLEIN aufmerksam gemacht hat. In der hiesigen zoologischen Sammlung befinden sich die losen Skelete zweier Ziphioiden, dasjenige einer *Balacnoptera sulfurea* und einige Wirbel einer nicht genau bestimmten großen Walart. Bei einer Prüfung der einzelnen Knochen, z. B. der Wirbel, der Unterkiefer, fällt nun sofort auf, daß die Knochen der beiden Ziphioiden,

trotz ihrer bedeutenden Größe, ganz auffallend leicht sind, diejenigen der *Balaenoptera sulfurea* und die Wirbel der nicht genau bestimmten Art auffallend schwer. Der ganz auffallende Unterschied kann nicht durch Größenverschiedenheit erklärt werden: es wurde Sorge getragen daß jeweils nach Möglichkeit gleich große oder wenigstens nahezu gleich große Knochen miteinander verglichen wurden. Mit aller Sicherheit die Ursache dieses ganz auffallenden Gewichtsunterschiedes festzustellen, hatte ich bis jetzt keine Gelegenheit und Möglichkeit, da ich, über das Material nicht frei verfügen konnte. Es liegt aber nahe, an Verschiedenheit der inneren Struktur zu denken: sehr locker und durchwegs spongiös gebaute Knochen werden relativ leicht, weniger locker und spongiös gebaute dagegen schwer sein. Beim äußeren Anblicke, auf den ich mich beschränken mußte, zeigten die Teile der beiden Ziphioidenskelete sofort sehr spongiösen Bau, diejenigen des *Balaenopteraskelotes* und die Wirbel der unbestimmten Art dagegen nicht; diese machten vielmehr den Eindruck, als seien sie recht fest gebaut. Da ich die Knochen nicht durchsägen konnte, andererseits natürlich auch daran zu denken ist, daß der Grad der Mazeration vielleicht nicht der gleiche sei, so ist mein Urteil über die Ursache des ganz auffallenden Gewichtsunterschiedes natürlich nur ganz unbestimmt; und ich teile diese Beobachtung nur mit, weil sie vielleicht zur Anregung beitragen kann, diese Frage an einem großen Material, welches zu diesem Zwecke in spezifischer Weise verwertet werden kann, zu prüfen. Denn prüfungswert erscheint sie mir. Auf alle Fälle habe ich bei der Prüfung dieser Walskelete, sowie eines größeren, mehrere Meter langen, montierten Walskeletes der hiesigen anatomischen Sammlung und mehrerer Schädel, insbesondere mehrerer Delphinschädel, sowie eines Schädels von *Physeter* und *Balaena*, nichts gefunden, was auch nur irgendwie auf eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes bei diesen, doch gewiß dem Meerleben sehr innig angepaßten Tieren hindeutete. Dieserhalb möchte ich besonders noch folgendes hervorheben: bekanntlich sind am Schädel mancher Waltiere, z. B. der *Odontoceti*, das *Basioccipitale* und das *Basisphenoid*, dann das *Praesphenoid* und *Mesethmoid* miteinander synostotisch verbunden, ankylosiert; der Fugenknorpel zwischen diesen Knochen also verschwunden (s. FLOWER, 1888, S. 195). Bei einer Vermehrung des Knorpels unter dem Einflusse des Meerlebens sollte man meines Erachtens erwarten, daß auch an diesen Stellen der Knorpel erhalten bliebe, wie es, worauf schon ALBRECHT (1886, S. 341) auf-

merksam gemacht hat, an der Grenze zwischen Basisphenoid und Praesphenoid in der Regel der Fall ist, indem bei den meisten Cetaceen die „Synchondrosis basipost-basipraesphenoidalis“ persistiert. Auf alle Fälle scheinen mir so vorzüglich an das Meerleben angepaßte Tiere wie die Wale keinen begründeten Anhalt zu bieten für die Annahme; daß unter dem Einflusse des Meerlebens am Skelete eine Vermehrung des Knorpelgewebes auf Kosten des Knochengewebes stattfindet. Ich bestreite es daher, daß es richtig ist, wenn NICK (1912, S. 185) sagt: „es ist eine allgemeine Erfahrung, daß bei Meerestieren eine starke Vermehrung des Knorpels eingetreten ist“. Ich will nicht bestreiten, daß es Meertiere gibt, welche viel Knorpel am Skelete besitzen, aber es ist keine allgemeine Erfahrung, daß dem so ist, noch weniger, daß dem so sein muß, und es ist auch nicht erwiesen, daß da, wo viel Knorpel vorhanden ist, dies die spezifische Wirkung des Einflusses des Meerlebens ist. Wirkte der Einfluß des Meerlebens in dieser Weise spezifisch, so müßte diese Erscheinung an allen Meerwirbeltieren festzustellen sein. Dies ist nicht der Fall, wie das Beispiel der Cetacea lehrt. Die Ursachen müssen also andere sein. Wenn z. B. bei Ichthyosauriern der hintere Teil des Schädels nicht vollständig verknöchert, so kann das einfach die Bewahrung eines sehr alten, primitiven Zustandes sein: die Ichthyosauria sind offenbar auf sehr altertümliche, rhynchocephalenähnliche Formen zurückzuführen.

Ich komme nun noch kurz auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der Dermochelydae zu den Chelonidae zurück.

Ich habe mich oben schon dahin geäußert, daß ich zwischen den beiden Gruppen verwandtschaftliche Beziehungen annehme. Es fragt sich nur, wie eng der Grad der Verwandtschaft ist. Hat etwa BAUR recht, wenn er (1886, S. 687) die Dermochelydae einfach „die am meisten spezialisierten, d. h. am besten an das Wasserleben angepaßten Formen der Chelonidae“ nennt, sie also direkt zu dieser Gruppe rechnet, und behauptet, sie könnten von derselben nicht getrennt werden? Ich glaube nicht, daß BAUR damit im Rechte ist. Nach meiner Ansicht ist die zwischen den Dermochelydae und den Chelonidae zweifellos bestehende Verwandtschaft viel entfernterer Natur.

Ich habe über den Schädel der Dermochelys zwar keine eigene Erfahrung. Allein es liegt NICKS eingehende Arbeit darüber vor. Eine Vergleichung von deren Ergebnissen an Dermochelys mit den meinigen an *Chelone mydas* läßt ein Urteil zu.

Nach NICK (1912) besteht am Schädel der Dermochelys ein außer-

ordentlicher Knorpelreichtum, und zwar gerade an denjenigen Stellen, an welchen ich denselben bei *Chelone mydas* am ausgewachsenen Schädel vermisste; also z. B. am Gelenkstücke des Unterkiefers, am *Condylus occipitalis*, im Bereiche der *Ossa otica*, des *Os basioccipitale*, *basisphenoideum*, usf. Meines Erachtens gibt es keinen Zweifel an folgendem: Bestehen die Angaben Nicks zu Recht, so ist der Unterschied zwischen *Dermochelys* und *Chelone* ganz außerordentlich groß, so groß, daß die Verwandtschaft beider, trotz *Intertrabecula* und geschlossenen Schläfendaches, nur ganz entfernt sein kann. Wie ich denn ja auch so wie so der oben bereits geäußerten Ansicht bin, daß die Verwandtschaft der *Dermochelyidae* und *Chelonidae* darin besteht, daß beide gemeinsame Vorfahren unter ganz primitiven *Cryptodiren* gehabt, sich aber nach ihrem Ursprunge sofort getrennt und nun ganz selbständig weiterentwickelt und an das Meerleben angepaßt haben. So erklärt sich das mancherlei Gemeinsame ihrer Organisation, auch in Einzelheiten (z. B. das geschlossene Schläfendach, die Anwesenheit der *Intertrabecula* in der *Sphenoidregion* des Schädels), so die zahlreichen Unterschiede. Keinesfalls kann ich der Ansicht zustimmen, welche die *Dermochelys* von *Cheloniden* abstammen läßt.

Nun habe ich noch etwas bezüglich der Angaben Nicks hervorzuheben.

Um jedes Mißverständnis auszuschließen, betone ich ausdrücklich, daß es mir vollkommen fernliegt, die Richtigkeit der Angaben Nicks für die von ihm beschriebenen Schädel irgendwie anzuzweifeln. Was mir aber nicht ganz außer allem Zweifel erscheint, ist das, ob das von Nick vornehmlich für die in Rede stehende Frage der Knorpelvermehrung verwertete Material wirklich völlig ausgewachsene *Dermochelys*-Schädel betrifft. So bildet Nick, in Abb. 17 seiner Tafel 3, zur Demonstration des Knorpelreichtums den *Paramedianschnitt* eines Kopfes ab, an welchem der Schädel, nach meiner Methode gemessen, nur 22 cm lang ist. Ich sage nur 22 cm lang im Hinblick auf *Chelone mydas*. Ich habe gezeigt, daß selbst ein *Chelone-mydas*-Schädel von sogar 26 cm Länge noch nicht in allem, besonders auch was die Verknöcherung des Knorpelskeletes betrifft, ausgewachsen zu sein braucht und vor allem noch nicht den endgültigen Grad der Verknöcherung erreicht haben muß. Nun ist aber folgendes zu erwägen und zu bedenken. *Dermochelys* ist zweifellos wesentlich größer als *Chelone mydas*. Übereinstimmend heben die Berichterstatter die riesige Größe der *Lederschildkröte* hervor. BREHM (2. Auflage) spricht von dem riesigen Tiere, das 2, 3 m Gesamtlänge und 500—600 kg Gewicht erreicht.

MATSCHIE (1897, S. 64) sagt: „Die Lederschildkröte ist die größte, jetzt lebende Schildkröte, ihr Panzer wird länger als 2 m.“ Da ist anzunehmen, daß auch ihr Kopf, und damit der Schädel, größer wird als derjenige der *Chelone mydas*. Ist nun aber, wie ich gezeigt habe, ein *Chelone-mydas*-Schädel von 26 cm Länge unter Umständen noch nicht ganz ausgewachsen, indem er noch nicht den höchstmöglichen Grad der Verknöcherung des Innenskeletes erreicht hat, so ist anzunehmen, daß bei *Dermochelys* der endgültige Zustand erst bei einer noch viel größeren Schädelgröße erreicht wird, vielleicht bei 30 cm Länge, ja vielleicht erst noch später, bei noch bedeutenderer Länge. Ist dem so, dann ist vielleicht zu erwarten, daß im endgültigen Zustande der Knorpelreichtum, infolge weiterer Verknöcherung, doch etwas geringer ist als an dem von NICK abgebildeten Schädel, wodurch der Unterschied zwischen *Dermochelys* und *Chelone* etwas verringert würde, so daß er nicht mehr ganz so groß wäre wie vorhin angenommen. — Was ich hier sage, ist ja alles nur Vermutung, wenn auch wohlbegründete Vermutung; und was ich damit bezwecke, ist nur, anzuregen, daß die Verhältnisse der *Dermochelys* vielleicht doch noch einmal, mit Rücksicht auf die hier in Rede stehende Frage nach dem Verknöcherungsgrade des Innenskeletes des Schädels im wirklich ausgewachsenen Zustande, geprüft werden. — So viel aber scheint doch festzustehen, daß in diesem Punkte auf alle Fälle ein bedeutender Unterschied besteht zwischen *Dermochelys* und *Chelone*. Und dies ist für die Frage der Verwandtschaft beider Formen von nicht geringer Bedeutung.

Abgeschlossen zu Straßburg im Elsaß am 1. Dezember 1918.

Nachtrag: Ich bin gezwungen gewesen, die Arbeit mit dem Obigen und so, wie geschehen, abzuschließen: ich wurde am 1. Dezember 1918 von der französischen Regierung aus Straßburg ausgewiesen und hatte Straßburg und das Elsaß innerhalb 24 Stunden zu verlassen. Da ich alles zurücklassen mußte, konnte ich, außer dem Manuskripte, nichts mitnehmen. Ich hätte sonst noch einige wichtige Nachträge zu machen gehabt und im Texte an entsprechender Stelle untergebracht. So z. B. über BOAS' Meinung von dem morphologischen Werte des geschlossenen Schläfendaches des Schildkrötenschädels, auf welche ich erst aufmerksam geworden bin, nachdem ich den oben in dieser Arbeit davon handelnden Abschnitt längst niedergeschrieben

hatte. Ich bin, wie aus meinen Ausführungen hervorgeht, nicht einer Meinung mit BOAS, auch nicht über die verwandtschaftlichen Beziehungen der Schildkröten. Der auch von HAECKEL, in seiner systematischen Phylogenie (dritter Teil, S. 318), vertretenen Ansicht, daß die Schildkröten direkte verwandtschaftliche Beziehungen zu den Anomodontia, bzw. Udenodontia, haben, kann ich nicht zustimmen: ich sehe zwischen beiden in der Hauptsache nur Konvergenzerscheinungen gegeben, und nur so weit verwandtschaftliche Beziehungen, aber nur mittelbarer Natur, als auch die Dicyodontia und Udenodontia, gleich den Anomodontia überhaupt und den Cotylosauria, zu den Theromorpha, im weiteren Sinne, gehören und gerechnet werden (z. B. von BROILI in der 2. Auflage von ZITTELS Grundzügen der Palaeontologie), die Dicyodontia und Udenodontia also in irgendwelchen verwandtschaftlichen Beziehungen stehen zu den Cotylosauria, zu welchen, als den primitivsten und ältesten Reptilien, meines Erachtens auch die Schildkröten Verwandtschaft besitzen, und zwar unmittelbar. Doch kann ich jetzt, da ich keine Literatur mehr zur Hand habe, nicht näher darauf, wie auch auf andere Fragen, welche ich noch berühren wollte, eingehen.

Schwäbisch Gmünd, den 6. Dezember 1918.

H. F.

#### Verzeichnis der benutzten Literatur.

1. ALBRECHT, PAUL, Über die cetoide Natur der Promammalia. 1886. Anat. Anz., Bd. 1, S. 338—348.
2. BAUR, GEORG, Osteologische Notizen über Reptilien. 1886. Zool. Anz. Bd. 9. S. 685—690.
3. BAUR, GEORG, Osteologische Notizen über Reptilien. Fortsetzung III. 1888. Zool. Anz. Bd. 11, Nr. 285, S. 417—424.
4. BAUR, GEORG, Die systematische Stellung von Dermochelys Blainv. 1889. Biol. Centralbl. Bd. 9, S. 149—153 u. S. 180—191. Jahreszahl des Bandes 1890.
5. BAUR, GEORG, Nachträgliche Bemerkungen über die systematische Stellung von Dermochelys Blainv. 1889. Biol. Centralbl. Bd. 9, S. 618—619. Jahreszahl des Bandes 1890.
6. BAUR, GEORG, Bemerkungen über die Osteologie der Schläfengegend der höheren Wirbeltiere. 1894/95. Anat. Anz. Bd. 10, S. 315—330.
7. BAUR, GEORG, Bemerkungen über die Phylogenie der Schildkröten. 1896. Anat. Anz. Bd. 12, S. 561—570.
8. BEMMELEN, J. F. VAN, Bemerkungen zur Phylogenie der Schildkröten. 1895. Comptes-Rendu des Séances du troisième Congrès international de Zoologie. S. 322—335.
9. BOAS, J. E. V., Die Schläfenüberdachung und das Palatoquadratum in ihrem Verhältnis zum übrigen Schädel bei den Dipnoern und den terrestrischen Wirbeltieren. 1914. Morphol. Jahrb. Bd. 49, H. 2. S. 229—307.

10. BOJANUS, L. H., *Anatome Testudinis Europaeae*. Vilnae. 1819—1821.
11. BOULENGER, G. A., *Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum*. London 1889.
12. BOULENGER, G. A., in: *Proceedings of the scientific meetings of the zoological society of London*. 1890, S. 618.
13. BREHMS *Tierleben*, 2. Aufl.
14. BROILL, FERDINAND. *Amphibien und Reptilien* in: *Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie) von KARL v. ZITTEL*, 2. Aufl., *Vertebrata*. 1911.
15. COPE, E. D., *On the homologies of some of the cranial bones of Reptilia and on the systematic arrangement of the class*. 1870. In: *Proc. Americ. Assoc. Adv. Sc.*, 19. Meeting 1871. S. 194—247.
16. COPE, E. D., *Synopsis of the extinct Batrachia, Reptilia and Aves of North-America*. 1871. *Trans. Americ. phil. Soc. Philadelphia*, Vol. 14, S. 1—253.
17. COPE, E. D., *Cheek-list of the North-American Batrachia and Reptilia, with a systematic list of the higher groups and a essay on geographical distribution, based on the specimens in the U. S. National Museum*. 1875. *Bull. U. S. Nat. Mus.* Nr. 1, 1875.
18. DÖDERLEIN, LUDWIG, *Vertebrata (Wirbeltiere)* in: STEINMANN-DÖDERLEIN, *Elemente der Palaeontologie 1889/1890*.
19. DOLLO, L., *Première Note sur les Chéloniens du Bruxellien*. 1886. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.* Vol. 4, S. 75—96.
20. DOLLO, L., *Sur l'origine de la Tortue Luth (Dermochelys coriacea)*. 1901. *Bull. de la Soc. roy. des sc. méd. et natur. de Bruxelles*, S. 1—26.
21. FLOWER, W. H., *Einleitung in die Osteologie der Säugetiere*. Nach der dritten unter Mitwirkung von Dr. HANS GADOW durchgesehenen Originalausgabe. 1888. Leipzig. Wilhelm Engelmann.
22. FUCHS, HUGO, *Untersuchungen über Ontogenese und Phylogenese der Gaumenbildungen bei den Wirbeltieren*. Erste Mitteilung: *Über den Gaumen der Schildkröten und seine Entwicklungsgeschichte*. 1907. *Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol.* Bd. 10, S. 409—463.
23. FUCHS, HUGO, *Betrachtungen über die Schläfengegend am Schädel der Quadrupeda*. 1909. *Anat. Anz.* Bd. 35, S. 113—167.
24. FUCHS, HUGO, *Über das Pterygoid, Palatinum und Parasphenoid der Quadrupeden, insbesondere der Reptilien und Säugetiere, nebst einigen Betrachtungen über die Beziehungen zwischen Nerven und Skeletteilen*. 1910. *Anat. Anz.* Bd. 36, S. 33—95.
25. FUCHS, HUGO, *Über die Beziehungen zwischen den Theromorphen COPES bzw. den Therapsiden BROOMS und den Säugetieren*. erörtert auf Grund der Schädelverhältnisse. 1911. *Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol.* Bd. XIV, H. 2, S. 367—438.
26. FUCHS, HUGO, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates der Wirbeltiere*. Erste Mitteilung: *Über die Entwicklung der Clavicula bei Talpa europaea und Erinaceus europaeus (nebst einigen vergleichend anatomischen Bemerkungen)*. 1912. *Zeitschr. f. Morph. u. Anthropol.* Sonderheft II, S. 141—226.
27. FUCHS, HUGO, *Über einige Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwicklung des Kopfskeletes der Chelone imbricata (Material VOELTZKOW)*. 1912. *Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 26. Versammlung in München im April 1912*, S. 81—106.

28. FUCHS, HUGO, Über den Bau und die Entwicklung des Schädels der *Chelone imbricata*. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie des Wirbeltiersehädels. Erster Teil: Das Primordialskelet des Neurokraniums und des Kieferbogens. 1915. VOELTZKOW: Reise in Ostafrika in den Jahren 1903–1905. Bd. V, S. 1–325. Stuttgart, E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung, Naegele und Dr. Sprösser.
29. GAUPP, ERNST, Die Entwicklung des Kopfskelettes. 1905. In: O. HERTWIGS Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 3. Bd., 2. Teil, S. 573–873. Jahreszahl des ganzen Bandes 1906.
30. GAUPP, ERNST, Beiträge zur Kenntnis des Unterkiefers der Wirbeltiere. 1911. Anat. Anz. Bd. 39, S. 97–135, S. 433–473 und S. 609–666.
31. GEGENBAUR, KARL, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. 1898.
32. GERVAIS, P., Ostéologie du *Sphargis Luth* (*Sphargis coriacea*). 1872. Nouvelles Arch. du Mus. d'Hist. natur. de Paris. Vol. 8, S. 199–228.
33. HAY, OLIVER P., On three existing species of sea-turtles, one of them (*Caretta remivaga*) new. 1908. Proceedings of the U. S. Nat. Mus. Vol. 34, S. 183–198.
34. HOFFMANN, C. K., Schildkröten. In: H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Fortgesetzt von C. K. HOFFMANN. 1890. Sechster Band. III. Abteilung. Reptilien. I.: Schildkröten. — Leipzig, C. T. Winter'scher Verlag.
35. HUXLEY, T. H., Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von Dr. F. RATZEL. Breslau, 1873.
36. O. JAEKEL, Über das System der Reptilien. 1910. Zool. Anz. Bd. 35, S. 324–341.
37. JAEKEL, O., Die Wirbeltierfunde aus dem Keuper von Halberstadt. II. Testudinata. Teil 1. *Triassoehelys dux* n. g. n. sp. 1916. Palaeont. Zeitschr. Bd. 2, H. 1, S. 88–214.
38. MATSCHIE, PAUL, Kriechtiere und Vögel. In: Der siebente Stamm oder Kreis des Tierreichs: Wirbeltiere Vertebrata. Hausschatz des Wissens. Abteilung VI (Band 8 und 9). Das Tierreich von HECK, MATSCHIE, v. MARTENS, DÜRIGEN, STABY, KRIEGHOFF. Wirbeltiere. Bd. II. 1897.
39. MERREM, BL., Tentamen systematis amphibiorum. 1820. Marburg.
40. NICK, LUDWIG, Das Kopfskelet von *Dermochelys coriacea* L. 1912. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. d. Tiere. Bd. 33, H. 1, S. 1–238.
41. RABL, KARL, Über einige Probleme der Morphologie. 1903. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft zu Heidelberg. S. 154–190.
42. RABL, KARL, Bausteine zu einer Theorie der Extremitäten der Wirbeltiere. I. Teil. 1910. Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.
43. RATHEKE, HEINRICH, Über die Entwicklung der Schildkröten. 1848.
44. RÜTMEYER, L., Die fossilen Schildkröten von Solothurn und der übrigen Juraformation. Mit Beiträgen zur Kenntnis von Bau und Geschichte der Schildkröten im allgemeinen. 1873. Neue Denkschriften der allgemeinen schweizerischen Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften. Bd. 25, S. 1–185 und mit 17 Tafeln.
45. SIEBENROCK, F., Zur Osteologie des Hatteriakopfes. 1893. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathemat. naturw. Klasse, Bd. 102, Abtlg. 1, Juni 1893.

46. SIEBENROCK, F., Das Kopfskelet der Schildkröten. 1897. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften in Wien. Mathemat. naturw. Klasse, Bd. 106, Abtlg. 1. Juli 1897.
47. SIEBENROCK, F., Synopsis der rezenten Schildkröten, mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. 1909. Zool. Jahrb. Suppl. 10, H. 3.
48. STEINMANN, G., Die geologischen Grundlagen der Abstammungslehre. 1908. Leipzig, Verlag von Wilhelm Engelmann.
49. STROMER v. REICHENBACH, ERNST Frhr., Lehrbuch der Palaeontologie. II. Wirbeltiere. 1912. Teubners Verlag.
50. VERLUYS, J., Ein großes Parasphenoid bei *Dermochelys coriacea* L. 1909. Zool. Jahrb. Anat. Vol. 28, S. 279—294.
51. VERSLUYS, J., Über Streptostylie und ähnliche Zustände bei Sauropsiden, in Zusammenhang mit Bewegungen im Schädel. 1910. Verhandlungen des VIII. internationalen Zoologenkongresses zu Graz vom 15.—20. August 1910. S. 490—503. Jena, Gustav Fiseher, 1911.
52. VERSLUYS, J., Streptostylie bei Dinosauriern, nebst Bemerkungen über die Verwandtschaft der Vögel und Dinosaurier. 1910. Zool. Jahrb. Anat., Bd. 30, S. 175—260.
53. VERSLUYS, J., Über die Phylogenie des Panzers der Schildkröten und über die Verwandtschaft der Lederschildkröte (*Dermochelys coriacea*). 1914. Palaeontologische Zeitschr. Bd. 1, S. 321—347.
54. WEBER, MAX, Über die cetoide Natur der Promammalia. 1887. Anat. Anz. Bd. 2.
55. WEBER, MAX, Die Säugetiere. Einführung in die Anatomie und Systematik der rezenten und fossilen Mammalia. 1904. Jena, Gustav Fischer.
56. WIELAND, G. R., Variability of external sutures in the skull of *Chelone mydas* L. 1897. The Amer. Natur. Vol. 31, S. 446.

### Nachtrag.

Ich will nun, in einem weiteren Nachtrage, noch Stellung nehmen zu Boas' Meinung über den morphologischen Wert und die Genese des Schläfendaches der Schildkröten, insbesondere der Chelonidae.

Mein Aufenthalt am Freiburger anatomischen Institute während des Zwischensemesters Februar-April (1919) gibt mir dazu die Möglichkeit und willkommene Gelegenheit.

Ich setze zunächst Boas' Ansicht mit seinen eigenen Worten (1915, S. 285—292) hierher.

Er schreibt: „Unter den jetzt lebenden Reptilien gibt es eine Gruppe, die zahlreiche Anschlüsse an die Therapsiden darbietet und auch in bezug auf die uns interessierenden Punkte sich den Therapsiden eng anschließt. Es sind dies die Schildkröten.

Was das Schläfendach betrifft, so hat dieses bei den Schildkröten ebenso wie bei den Therapsiden nur eine Lücke, der aber die hintere

Begrenzung, der Posttemporalbogen, abgeht, so daß die Lücke eine hinten offene Bucht geworden ist. Der Jochbogen ist eine kurze breite Brücke zwischen dem Quadratum und dem Orbito-Temporalbogen; letzterer ist von sehr verschiedener Stärke: bei einigen ganz schmal, bei anderen breiter, bei anderen wieder so breit, daß er mit dem Jochbogen zusammen, von dem er in solchen Fällen nicht zu unterscheiden ist, als ein zusammenhängendes Dach sich fast über die ganze Schläfengrube hinaus erstreckt und beinahe den Eindruck des lückenlosen Schläfendaches der *Cotylosaurier* macht<sup>1)</sup>. Am unteren Rande des Jochbogens, zwischen dem unteren Ende des Quadratum und dem Maxillare, findet sich eine breite Einbuchtung in den Rand, die übrigens schon bei *Sphenodon* nachweisbar und auch bei den *Cynodonten* vorhanden ist. Diese Einbuchtung ist bei einigen Schildkröten (*Chelydra* z. B.) sehr seicht, gewöhnlich aber ist es eine recht tiefe Bucht. Bei einigen Schildkröten hat sich nun diese Bucht weit nach oben in das vom Joch- und Orbito-Temporalbogen gebildete Dach hinein ausgedehnt, so daß von dem Dach nur die hintere Umgrenzung der Augenhöhle und dann noch ein hinterer Bogen übrig geblieben, der unten dem Quadratum, oben dem Schädel angeheftet ist. . . . Es macht dieser Bogen beim ersten Anblick den Eindruck, daß er dem Posttemporalbogen von *Sphenodon* usw. entspricht und derart habe ich ihn auch selbst zunächst gedeutet. Der Umstand aber, daß ein Vorhandensein dieses Pseudo-Posttemporalbogens, wie ich ihn nennen werde, stets mit dem Abhandensein des Jochbogens einhergeht, hat mir es klar gemacht, daß wir in demselben einen Überrest des bei gewissen Schildkröten sekundär über die Schläfengrube hinaus ausgedehnten Daches sehen müssen, entstanden durch eine starke Ausdehnung der unteren Einbuchtung des Jochbogens. Wir haben uns also die Sache derart vorzustellen, daß bei der Urform aller bekannten Schildkröten der echte Posttemporalbogen bereits fehlte, die Schläfenlücke bereits hinten offen war. Es hat sich nachher der vereinigte Orbito-Temporalbogen und Jochbogen bei manchen Schildkröten über die Schläfengrube ausgedehnt und in dieses Dach hat sich also die untere Einbuchtung des Jochbogens in einigen Fällen

<sup>1)</sup> „Diese starke Ausdehnung des vereinigten Orbito-Temporalbogens und Jochbogens trifft man bei sehr verschiedenen Schildkröten: innerhalb der *Pleurōdira* bei *Podocnemis*; innerhalb der *Cryptodira* bei *Chelydra*, *Platysternum*, *Chelonia*, *Sphargis*. Eine mäßige Entwicklung des Orbito-Temporalbogens und des Jochbogens ist aber weitaus das Gewöhnlichere.“

so weit eingesenkt, daß der Pseudo-Posttemporalbogen entstand, bei noch weiterer Ausdehnung der Einsenkung fällt auch dieser weg, so daß bei einigen Formen nur noch der Orbitotemporalbogen übrig geblieben, die Schläfenlücke also ganz offen geworden ist.“

So weit Boas' eigene Darstellung.

Ich füge noch hinzu, daß der Autor, auf S. 286 seiner Abhandlung, eine Reihe von (6) Schildkrötenschädeln (ohne Unterkiefer) in lateraler (linksseitiger) Ansicht und schematischer Darstellung wiedergibt, welche die Entstehung des „Pseudo-Posttemporalbogens“ veranschaulichen soll. Als Ausgangsstufe (A) wird dabei eine Form genommen, welche einen typischen Joch- oder Schläfenbogen besitzt, wie etwa *Emys* oder *Trionyx*, eine Form, welche das „ursprüngliche, bei den Schildkröten (sowohl Pleurodiren als Cryptodiren) gewöhnliche Verhalten“ aufweist. Dann folgt (B) „ein davon ableitbares Verhalten“, „charakterisiert durch die starke Verbreitung des Jochbogens nach oben (etwa wie bei *Chelydra* und *Chelonia*)“. Daran schließt sich (C) eine Form wie etwa *Podocnemis*: es „hat sich die Bucht des unteren Randes stark nach oben ausgedehnt“. Indem dieser Prozeß weitergeht, entstehen Formen, wie sie z. B. die Pleurodire *Platemys spixii* repräsentiert: es „ist ein Pseudo-Posttemporalbogen zustand gekommen“. Geht der Prozeß noch weiter, so geht auch dieser „Pseudo-Posttemporalbogen“ zugrunde, welches Boas durch seine letzte schematische Figur, F, erläutert.

Dazu bemerke ich:

Ich stimme Boas zu in der wichtigen Frage der Entstehung des „Pseudo-Posttemporalbogens“, wie er die occipitale Spange des Schläfenpanzers gewisser Schildkröten, insbesondere Pleurodiren, nennt. Wie aus meinen Ausführungen von 1909 hervorgeht, habe ich damals schon, gleich Baur, diese Spange durch Reduktion des Schläfendaches vom unteren Rande her entstehen lassen.

Warum aber die Spange nicht der occipitalen Spange, dem „Posttemporalbogen“, der diapsiden Formen, etwa *Hatteria*, gleichgesetzt werden soll, sehe ich nicht recht ein: sie besteht jedenfalls, wie diese, aus Teilen des Parietale und Squamosum. Die Genese ist zwar etwas verschieden: Bei *Hatteria* geht die Entstehung der Spange von einer Schläfenlücke, und zwar der oberen, aus, bei den betreffenden Schildkröten von einer Reduktion des Schläfendaches vom unteren Rande her. Trotzdem sind meines Erachtens beide miteinander vergleichbar, wenn sie vom Parietale und Squamosum gebildet werden.

da die Genese in beiden Fällen, wie leicht einzusehen, doch gewiß nicht prinzipiell verschieden ist.

Die Verschiedenheit unserer Auffassung in diesem Punkte rührt her von der Verschiedenheit unserer Meinung darüber, ob die Verfahren der Schildkröten und die Schildkröten selbst eine Schläfenlücke besitzen, die nur, wie Boas meint, hinten offen sei, und zwar offen geworden sei durch Verlust des „Posttemporalbogens“, oder nicht; welch' letzteres eben meine Ansicht ist.

In vielem kann ich Boas nicht zustimmen; wie aus meinen Ausführungen von 1909 und dem, was ich oben dargelegt habe, hervorgeht.

Diesbezüglich bemerke ich folgendes:

1. Die Darstellung, daß die Schildkröten eine Schläfenlücke hätten, und zwar die obere, der nur die hintere Begrenzung fehle, kann ich nicht annehmen: nach meiner festen, nach reiflicher Erwägung aller in Betracht kommender Tatsachen gewonnenen Überzeugung haben die Schildkröten nie eine Schläfenlücke gehabt. Sie stammen von stegokrotaphen oder stegalen Formen ab, und die Inzisur am hinteren oberen Rande des Schläfendaches ist da, wo sie vorhanden, nicht entstanden durch Durchbruch einer vorher bestandenen Schläfenlücke nach hinten, sondern durch Ausschneidung, d. h. durch Reduktion des Schläfendaches vom Rande her. Boas kennt nur eine Form einer solchen Reduktion vom Rande her und läßt nur eine gelten, nämlich, wie soeben angegeben, eine solche vom unteren Rande her; ich aber nehme zwei an, nämlich eine vom hinteren und eine vom unteren Rande her. Je nachdem die eine oder die andere überwiegt, oder, wie etwa bei *Podocnemis expansa*, gleichmäßig beide zur Geltung kommen, treten uns die so auffallend verschiedenen Formen des Schläfendaches der Schildkröten entgegen. Dieserhalb habe ich früher (1909) die Schildkröten von Osborns Synapsiden abgetrennt und sie Heterapsiden genannt, im Gegensatze zu den Synapsiden und Diapsiden.

2. Nach meiner Ansicht kann gerade der *Podocnemis*-Schädel nicht gut benutzt werden zur Erläuterung der Entstehungsweise der occipitalen Spange oder des „Pseudo-Posttemporalbogens“ gewisser Pleurodiren. Gewiß: *Podocnemis* hat eine tiefe Inzisur am unteren Rande des Schläfendaches; allein sie hat zugleich eine solche auch am hinteren Rande desselben, und zwar diese letztere so tief, daß für die Entstehung einer occipitalen Spange oder eines „Pseudo-Posttemporalbogens“ nichts mehr übrig geblieben ist.

3. Daß bei den Urformen aller bekannten Schildkröten der echte

„Posttemporalbogen“, d. h. die occipitale Spange, wie sie z. B. bei *Hatteria* besteht, bereits gefehlt habe und die Schläfenlücke demgemäß hinten schon offen gewesen sei, kann ich ebenfalls nicht annehmen. Ich habe es stets vertreten, daß die Vorfahren und die Urformen der Schildkröten stegokrotaphe oder stegale Formen gewesen sind. Und die ältesten Schildkröten selbst sind es auch gewesen. Diese Meinung, welche früher mehr einen hypothetisch-kombinatorischen Charakter hatte, dessen ich mir auch bewußt gewesen bin, als ich dieselbe (1909) aussprach, ist neuerdings mit größter Wahrscheinlichkeit sichergestellt worden durch die Untersuchungen und Befunde JAEKELS an *Triassochelys dux*, über welche ich oben berichtet habe.

4. Daß das geschlossene Schläfendach gewisser rezenter Schildkrötenformen, insbesondere der Seeschildkröten, durch gemeinsame Verbreiterung des „Orbitotemporalbogens“ (der orbitalen Spange) und des Jochbogens nach hinten entstanden sei, kann ich ebenfalls nicht annehmen. Ich habe die Gründe meiner entgegengesetzten Ansicht oben noch einmal ausführlich erörtert.

Ich will hier nur noch kurz eingehen auf den besonderen Einwand, welchen BOAS in dieser Frage gegen RABL und mich (auf S. 287 und 288, Fußnote) erhebt.

„Sowohl von FUCHS . . . wie von RABL . . .,“ — heißt es da — „die beide sich mit der Morphologie des Schildkrötenschädels befaßt haben, wird der stegokrotaphe *Chelonia*-Schädel als Ausgangspunkt genommen und die Schildkröten als eine Gruppe aufgefaßt, innerhalb welcher noch das Stegocephal-Schläfendach in seiner Ursprünglichkeit bewahrt worden ist. Ich sehe bei dieser Gelegenheit davon ab, daß *Chelonia* jedenfalls ein sehr unglücklicher Ausgangspunkt ist, da wir es hier ganz deutlich mit wenig primitiven Formen zu tun haben, die von Land- bzw. Süßwasser-Schildkröten abstammen; es gibt aber auch unter den Land- bzw. Süßwasserformen einige, die ein großes Schläfendach besitzen, und von denen man allenfalls ausgehen könnte. Es sind aber dabei zwei Momente zu beachten. Erstens ist der allgemeine Charakter der Schildkröten nicht derart, daß es wahrscheinlich ist, daß sie mit den echten stegokrotaphen Reptilien, den *Cotylosauriern*, nahe verwandt sind; ihre Charaktere weisen im Gegenteil nach den Therapsiden hin, bei denen bereits eine große Schläfenlücke vorhanden ist. Zweitens sind die Schildkrötengattungen, die ein breites Schläfendach besitzen, sonst absolut keine primitiven Formen; die starke Überdachung tritt innerhalb der Schildkrötenordnung hier und

da auf, ohne von sonstigen Merkmalen begleitet zu sein, die auf eine speziell primitive Stellung der betreffenden Formen hinweisen könnten: und der Charakter findet sich innerhalb der beiden großen natürlichen Abteilungen der Schildkröten. Dazu kommt noch, daß eine mäßige Ausbildung des Orbito-Temporalbogens und des Jochbogens unter den Schildkröten das weitaus allgemeinere Vorkommende ist. Wenn wir all dies zusammen betrachten, wird die oben gegebene Darstellung, nach welcher das ausgedehnte Schläfendach von *Chelonia* und anderen eine sekundäre Errungenschaft ist, die einzig annehmbare. Bemerkenswert ist auch, daß, während bei größeren Exemplaren von *Chelonia* der vereinigte Orbito-Temporal- und Jochbogen den ganzen Schädel hinten überragt, dies keineswegs bei ganz jugendlichen Exemplaren der Fall ist: bei solchen ist ein ansehnlicher hinterer Teil des Schädels von dem genannten Bogen unbedeckt, steht hinter dem Rande desselben frei hervor.“

Dazu bemerke ich:

1. Daß, bei Betrachtungen über das Schläfendach, *Chelone* eine jedenfalls sehr unglückliche Ausgangsform sein soll, kann ich nicht recht einsehen, selbst wenn es in allem Wesentlichen als endgültig festgestellt zu gelten hätte, daß wir es hier ganz deutlich mit wenig primitiven Formen zu tun hätten. Begründung: Es ist doch sehr häufig, daß sonst vom ursprünglichen Typus sehr entfernte, also sehr abgeänderte, nicht mehr primitive Formen gerade in irgendeinem oder einigen wenigen bestimmten Punkten ganz primitive Verhältnisse bewahrt haben. Und umgekehrt haben sonst und im allgemeinen primitive Formen oft ganz auffallenderweise in dem einen oder anderen Punkte den primitiven Charakter verloren. Ein Beispiel der letzten Art ist z. B. der Verlust der Carotidenkommissur bei der sonst im allgemeinen noch ziemlich primitiven *Hatteria*, d. h. der Verlust einer sehr alten, ursprünglichen Einrichtung, welche aber bei Schildkröten, z. B. bei *Emys* und *Chelone*, sich noch erhalten hat. — Dieser Einwand ist daher meines Erachtens nicht stichhaltig.

2. Ich stimme nicht zu dem Satze, der allgemeine Charakter der Schildkröten sei nicht derart, daß es wahrscheinlich sei, daß sie mit den echten stegokrotaphen Reptilien, den *Cotylosauriern*, nahe verwandt sind; ihre Charaktere wiesen im Gegenteile nach den Therapsiden hin, bei denen bereits eine große Schläfenlücke vorhanden ist.

Gewisse verwandtschaftliche Beziehungen der Schildkröten zu den Therapsiden leugne ich gewiß keineswegs, habe solche vielmehr

früher schon selbst vertreten. Allein diese Verwandtschaft ist meines Erachtens nur derart, daß sie auf mehr oder weniger weit entfernte gemeinsame Vorfahren zurückgehen. Die Beziehungen der Schildkröten zu den Cotylosauriern dagegen sind meines Erachtens recht eng und ganz unmittelbar. Wie ich oben ausgeführt habe, würden wir meines Erachtens die Vorfahren der Schildkröten, wenn sie uns schon mit Sicherheit bekannt wären, unter den Cotylosauriern einreihen, vielleicht unter Vornahme einer gewissen Erweiterung des Begriffes Cotylosauria. Auf alle Fälle stammen meines Erachtens die Schildkröten von echten stegokrotaphen primitiven Reptilien, und zwar von cotylosaurierartigem Typus, ab, nicht von zygotkrotaphen Formen, also Formen mit bereits vorhandener Schläfenlücke oder Schläfenlücken.

Ich darf bei dieser Gelegenheit folgendes erwähnen und zur Ergänzung hinzufügen.

Einige Zeit nach meiner Ausweisung aus Straßburg, im Januar 1919, hatte ich Gelegenheit, Herrn Professor BROILI in München zu sprechen. Unser hauptsächlich um wissenschaftliche Fragen sich drehendes Gespräch berührte auch die Frage der Abstammung der Schildkröten. Als ich meine Ansicht entwickelte, daß als Ahnformen der Testudinata irgendwelche Cotylosauria, oder noch unbekanntere Formen, die wir, wenn wir sie kennen, in die große Gruppe der Cotylosauria einreihen würden, auf alle Fälle aber primitive echte stegokrotaphe oder stegale Reptilformen in erster Linie, oder gar allein in Betracht kämen, da machte mich Herr BROILI auf WATSONS Arbeit „*Eunotosaurus afr. and the ancestry of the Chelonia*“ (Proc. Zool. Soc., London, 1914) aufmerksam, die mir, weil im Kriege (oder kurz vorher) erschienen, noch nicht bekannt sein könne, indessen engste Beziehungen zu meinem eben entwickelten Gedankengange habe. Die Eunotosauria, die also möglicherweise die Vorfahren der Schildkröten seien, seien aber vielfach cotylosaurierartige Formen und er, BROILI, bringe sie daher in der demnächst erscheinenden 3. Auflage von ZITTELS Grundzügen der Palaeontologie im Anhange zu den Theromorphen, welche auch die Cotylosauria enthielten. — Dies alles also paßt sehr gut zu der von mir vertretenen Ansicht der Abstammung der Schildkröten von cotylosaurierartigen Vorfahren. Leider ist mir WATSONS genannte Arbeit bisher noch nicht zugänglich gewesen, was ja in den Zeitumständen begründet ist.

3. Daß die Schildkrötengattungen, die ein breites Schläfendach besitzen, sonst, wie BOAS meint, absolut keine primitiven Formen seien,

beweist meines Erachtens nichts gegen die Richtigkeit der Annahme, daß ihr Schläfendach entsprechend primitiv sei; und zwar aus dem unter 1. erörterten Grunde.

Ich bemerke bei dieser Gelegenheit, daß die morphologisch wirklich primitiven Merkmale über die ganze Schildkrötenordnung weit zerstreut sind, worüber ich gelegentlich in einer anderen Arbeit zu berichten hoffe. Nur einige Beispiele: *Emys* hat einige zweifellos ganz primitive Merkmale, die anderen Schildkröten wahrscheinlich abgehen, und ihr fehlen solche, die bei anderen vorkommen. Bei *Emys* ist z. B. die Ontogenese des Hyobranchialskeletes, insbesondere des Zungenbeinkörpers, auffallend primitiv, wie ich früher (1907, Anat. Anz.) nachgewiesen habe: der Zungenbeinkörper entsteht, wie ich gezeigt habe, in ähnlicher Weise von den Bogenspangen aus wie das Sternum von den Rippen. *Emys* hat noch (rudimentäre) Processus basiptyergoidei nebst dazugehörigen Gelenkzwischenknorpeln und embryonal noch Reste der Schädelptyergoidmuskulatur. *Podocnemis* hat gewisse primitive Merkmale am Unterkiefer, auf die ich anderen Ortes zu sprechen komme, und *Hydromedusa* und andere Pleurodiren (z. B. *Chelys* und *Emydura*) haben wieder andere primitive Merkmale des Unterkiefers. Diese primitiven Unterkiefermerkmale fehlen *Emys*. usw.

4. Anstatt zu sagen: die starke Überdachung der Schläfengegend des Schädels tritt innerhalb der Schildkrötenordnung hier und da auf, würde ich eben sagen: dieselbe hat sich hier und da erhalten, und zwar in mehr oder weniger großer Ausdehnung und mehr oder weniger primitiver Zusammensetzung.

5. Daß dieses Merkmal, das (mehr oder weniger) geschlossene Schläfendach, sich innerhalb der beiden großen natürlichen Abteilungen der Schildkröten vorfindet, ist meines Erachtens ganz natürlich und meiner Ansicht günstig, und erklärt sich einfach daraus, daß die gemeinsamen Ahnen beider Abteilungen stegokrotaphe Formen mit geschlossenem Schläfendache gewesen sind.

6. Bei den oben im Texte besprochenen jungen Seeschildkröten-exemplaren hatte ich nicht den Eindruck, daß ihr Schläfendach vergleichsweise nennenswert wesentlich unansehnlicher gewesen wäre als dasjenige erwachsener Tiere. Doch ist mein diesbezügliches Material gering gewesen, und ich will mir, da ich zurzeit diese Frage nicht prüfen kann, da das Straßburger Material mir nicht mehr zugänglich ist, jetzt kein abschließendes Urteil erlauben. Auf alle Fälle ist dieser Punkt höchst beachtenswert.

Ich komme also zu dem Schlusse, daß meine wiederholt vorge-  
tragene Meinung zu Récht besteht, daß das geschlossene Schläfendach  
der Seeschildkröten, in der Einschränkung, die ich jederzeit gemacht  
habe, und die hauptsächlich die Zahl der Knochen betrifft, ein ur-  
sprüngliches, primitives Merkmal und eine primäre Einrichtung ist.

Freiburg im Breisgau, den 27. April 1919.

Nachdruck verboten.

## Das Bauchrippensystem von *Sphenodon (Hatteria) punctatus* Gray.

VON MARIE DAIBER.

Mit zwei Tafeln.

Die vorliegende Untersuchung bezieht sich auf ein in Alkohol  
konserviertes Exemplar von *Hatteria*, jener durch ihre Altertümlich-  
keit berühmten, sog. Brückenechse, die den einzigen heute lebenden  
Vertreter der Reptilienordnung *Rhynchocephalia* darstellt.

Das seltene Tier, für dessen gütige Überlassung ich dem Direktor  
des zoologischen Institutes, Herrn Professor Dr. KARL HESCHELER,  
meinen verbindlichsten Dank ausspreche, wurde vor Beginn der Prä-  
paration durch Röntgenaufnahmen geprüft und weiterhin in den  
verschiedenen Stadien der Bloßlegung des Skelettapparates photo-  
graphisch aufgenommen<sup>1)</sup>.

Das Vorkommen sog. „Bauchrippen“ ist nicht auf *Hat-  
teria* beschränkt. In der heute lebenden Fauna<sup>2)</sup> kommt diese  
interessante Skelettbildung allerdings nur noch vor bei den Krokodiliern.  
Unter den fossilen Wirbeltieren dagegen weisen nicht nur zahlreiche  
Reptilien sowie der Juravogel *Archaeopteryx* entsprechende Hautver-  
knöcherungen auf, sondern es ist auch nachgewiesen, daß alle diese  
Bildungen identifiziert werden dürfen mit der aus zahlreichen Schuppen-  
reihen sich zusammensetzenden Bauchpanzerung der ältesten Am-  
phibien, der Stegozephalen.

Die Bauchrippen von *Hatteria* stellen sich dar als ein System  
aufeinanderfolgender, parallel verlaufender, rippenartiger Knochen-

1) Für die Aufnahme des Röntgenbildes erlaube ich mir, Herrn Dr. AUGUST  
GROB, prakt. Arzt in Affoltern am Albis, meinen besten Dank auszusprechen.

Die photographischen Aufnahmen verdanke ich Herrn Professor Dr. E.  
WETTSTEIN, Zürich und Herrn Dr. A. GEBHARDT, Zürich-Enge.

2) BEDDARD hat 1904 und 1906 in den Proc. zool. Soc. London ein Para-  
sternum bei gewissen Lacertiliern (*Scincidae*) beschrieben.

spangen, die, dem oberflächlichsten Bauchmuskel (*M. rectus ventralis*) eingebettet, an der Ventralseite des Körpers unter dem Integument dahinziehen und, im Gegensatz zu den echten Rippen, keine Verbindung mit der Wirbelsäule besitzen. Sie erstrecken sich vom Hinterende des Sternum bis zum Beginn des Beckengürtels und bilden, durch fibröses Bindegewebe verknüpft, in ihrer Gesamtheit ein breites, an den Seiten leicht aufwärts gewölbtes Band, das wohl auch „Abdominalsternum“ (GÜNTHER 1867), „Plastron“ (BOULENGER 1889) oder „Parasternum“ (GEGENBAUR 1898) benannt worden ist. Von BAUR (1897) stammt die Bezeichnung „Gastralia“.

Dieses eigentümliche Gebilde steht nun aber, abgesehen von der durch Bindegewebe vermittelten Verknüpfung mit Sternum und Os pubis auch noch mit einem Teil der echten Rippen in Verbindung. Das Rumpfskelett von *Hatteria* gewinnt dadurch eine recht komplizierte Gestaltung.

Die erste Kenntnis vom Vorhandensein von Bauchrippen bei *Sphenodon* (*Hatteria*) verdanken wir GÜNTHER (1867). Er betrachtete diese eigentümlichen Knochenspangen als Sehnenverknöcherungen (*inscriptiones tendineae*) des *Musculus rectus*, verglich sie mit den Bauchrippen des Krokodils und suchte auch bereits über ihre Funktion bei *Hatteria* eine Vorstellung sich zu machen.

Erstmals in der Literatur erwähnt wurde das interessante Reptil selbst, wie es scheint, im dritten Reisebericht von COOK (1785), wo im Tagebuch von COOKS Reisebegleiter ANDERSON, bei der Schilderung der Fauna von Neuseeland eine Eidechse „von ungeheurer Größe erwähnt ist. ANDERSONS Gewährsmann Taweiharooa schilderte diese Eidechsen als 8 Fuß lang. Sie sollen sich Höhlen in die Erde graben, zuweilen Menschen anfallen usw.

Der erste wissenschaftliche Bericht über *Hatteria* stammt von GRAY. Im Jahre 1831 beschrieb dieser Autor in den „*Zoological Miscellaneas*“ einen Reptilienschädel, den er aus dem Museum des „*College of Surgeons*“ in London erhalten hatte, und dessen eigentümlicher Bau ihn veranlaßte, für die betreffende „*agamoide Eidechse*“ einen neuen Genusnamen vorzuschlagen: *Sphenodon*.

Im Jahre 1842 sodann veröffentlichte derselbe Autor (in derselben Zeitschrift) eine Abhandlung über eine Eidechse („aus der Familie *Agamidae*“), die er von Neuseeland erhalten hatte und benannte sie *Hatteria punctata*.

Im Jahre 1853 hinwiederum beschrieb OWEN im ersten Band des „*Descriptive catalogue of the R. College of Surgeons*“ (zitiert nach Gray 1869) einen neuen Lacertilierschädel unter dem Namen *Rhynchocephalus*. Offenbar aber handelt es sich bei diesem OWENschen Untersuchungsobjekt um denselben Schädel, den GRAY schon 1831 in Händen gehabt und *Sphenodon* benannt hatte. Nach GRAY fand sich dieser also zweimal und unter verschiedenen Namen beschriebene Reptilienschädel 1869 noch in der Sammlung vor. Nur der Unterkiefer war in der Zwischenzeit abhanden gekommen.

Aber nicht nur der Sphenodon- und Rynchocephaluschädel erwiesen sich als identisch, sondern auch die 1842 als neu beschriebene „Hatteria“ repräsentiert dieselbe Tierart. Als GRAY, so erzählt er selbst (1869), die „Hatteria“ beschrieb, hatte er keine Ahnung, daß es um dieselbe Tierart sich handle, die er schon ein Jahrzehnt vorher in Händen gehabt hatte. Nur eine Sektion hätte hierüber aufklären können. In der Tat, als im Jahre 1869 ein zweites Exemplar der GRAYschen „Hatteria“ punctata dem Museum zugewiesen und skelettiert wurde, entdeckte GÜNTHER die Identität mit dem erstmals 1831 als Sphenodon beschriebenen Reptilienschädel des College of Surgeons. Die Priorität entscheidet also für den Namen Sphenodon<sup>1)</sup>. Der Name Hatteria fällt als wissenschaftliche Bezeichnung dahin.

Was dieser letztere Name besagen soll, darüber war in der späteren Literatur (die Originalarbeit GRAYS war leider in den Schweizerischen Bibliotheken nicht erhältlich) kein Anschluß zu erhalten. Möglich, daß er im Anschluß an einen Eigennamen gewählt wurde. Oder Vulgärnamen des Tieres könnten durch eine gewisse Klangverwandtschaft den Namen veranlaßt haben. Die Maori nennen das Tier Ruatara, Tuatara, auch Tuatete. Das Wort Tuatara bedeutet nach NEWMAN (1877) „having spines“, nimmt also Bezug auf den aufrichtbaren Rückenknamm der Hatteria.

Kein Wunder, ist dies merkwürdige Reptil trotz seiner ansehnlichen Körpergröße (alte Männchen sollen eine Länge von  $\frac{3}{4}$  Meter erreichen) nur relativ selten und in spärlicher Zahl in die Hände der Untersucher gelangt. Nur ganz beschränkte geographische Gebiete beherbergen heute noch Hatterien, deren Beschaffung noch erschwert wird durch die mehr oder weniger versteckte, nächtliche, unterirdische Lebensweise dieser Tiere. Nur auf einigen kleinen, schwer zugänglichen Inseln in der Plentybucht an der Nordinsel von Neuseeland sind heute noch Hatterien zu finden. Dagegen erbeutete SCHAUMSLAND noch im Jahre 1899 das Material für seine embryologischen Untersuchungen auf steilen Felseninselchen der Cookstraße, und DENDY (1899) berichtet von einem Reservationsgebiet für Hatteria daselbst, auf Stephansisland. Noch ältere Angaben endlich beklagen das Verschwinden des Tieres auf der Südinsel (NEWMAN 1877). Buschbrände, verwilderte Schweine und Maoristämme (Hatteria diente auch als Nahrung), mögen dies Verschwinden beschleunigt haben (BULLER 1877).

Die Hatterien leben in unterirdischen Höhlen, die von Sturmvögeln (besonders Puffiniden) als Niststätten gegraben werden und die das Reptil mit Beschlag belegt. Vögel und Hatterien können in derselben Höhle getroffen werden. Die Ablage der wenig zahlreichen und sehr langsam, unter Einschaltung einer mehrmonatlichen Ruheperiode sich entwickelnden Eier der Hatteria erfolgt jedoch nicht in diesen Vogelbauten, sondern in eigens hiezu vom Muttertier selbst gegrabenen Nestern.

1) Auf Grund der hier erstmals durchgeführten anatomischen und besonders auch osteologischen Untersuchung sah sich GÜNTHER ferner genötigt, das fragile Reptil aus der Familie Agamidae auszuschneiden, ja auch eine eigene Familie „Hatteriidae“ kann er nicht gelten lassen. Er erhebt vielmehr die neue Tierform zum Rang einer Ordnung der rezenten Reptilien (speziell der Squamata), unter dem Namen Rynchocephalia.

Die Bauchrippen von *Hatteria*.

Betrachtet man eine *Hatteria* von der Bauchseite, so läßt sich schon rein äußerlich die Lage des Bauchrippensystems kennzeichnen. Die betreffende mittlere Rumpffregion zwischen Brustbein und Beckengürtel ist nämlich von großen, regelmäßigen, mehr oder weniger vier-eckigen, platten Schuppen bedeckt, die in Querreihen (ca. 26) angeordnet sind. Diese Querreihen verlaufen jedoch nicht völlig transversal, sondern konvergieren in einem stumpfen Winkel (ca.  $150^{\circ}$ ) nach vorn. Jederseits der Mediane waren bei dem untersuchten Exemplare 6—7 Schuppen angeordnet. Mit der Zahl dieser Schuppenreihen stimmt die Zahl der darunterliegenden Bauchrippen in weitgehendem Maße überein.

Nach Entfernung des Integumentes der betreffenden Region tritt das gesamte Bauchrippensystem zutage (Abb. 1). Seine Lage ist eine durchaus oberflächliche. Trotz der Einsenkung in die ventrale Längsmuskulatur ist die nachgewiesenermaßen rein dermale Herkunft desselben auch bei der Präparation sehr wohl zu bemerken, indem die zarten einzelnen Knochenstangen äußerst fest mit dem Unterhautbindegewebe verbunden sind.

Das vorliegende Exemplar besitzt 24 Bauchrippen, wie schon die Röntgenaufnahme (Abb. 2) vermuten ließ. Diese Zahl stimmt wohl mit derjenigen der Schuppenreihen überein aber nicht mit der Zahl der Wirbel in der betreffenden Region. Die Bauchrippen von *Hatteria* sind nicht wie diejenigen der Krododilier metamer angeordnet, sondern es entfallen deren 2 auf jedes echte Segment. Infolge der gleich zu erwähnenden eigentümlichen Verbindung zwischen Bauchrippen und Rumpfrrippen treten diese Beziehungen sehr scharf hervor.

Auch die Bauchrippen, wie die Schuppenreihen, konvergieren kopfwärts. Der durch diese dachförmige Gestalt entstehende, nach hinten offene Winkel beträgt im Maximum (z. B. an Bauchrippe Nr. 21)  $120^{\circ}$ . Die Schenkel der vordersten, kleineren, auch einfacher gebauten Bauchrippe konvergieren stärker, unter einem Winkel von ungefähr  $90^{\circ}$ . Die einzelne Bauchrippe ist kein einheitlicher Knochenstab, sondern bei *Sphenodon*, mit Ausnahme der ersten, aus 3 Teilen, einem medianen und zwei lateralen, zusammengesetzt. Das mediane Winkelstück, dem in der Mitte ein nach vorn gerichteter Fortsatz oder Sporn aufgesetzt erscheint, läuft nach den Seiten in fein sich zuspitzende Schenkel aus, die im größten Teil ihres Verlaufes auf ihrer Vorderseite (kopfwärts) überlagert werden von den umgekehrt, nach vorn sich verjüngenden Lateralstücken. Zwischen Medianstück und

Seitenstücken kommt so eine schräg verlaufende Naht zustande, deren Länge (ca. 14 mm) den median und lateral von der Berührung frei bleibenden Abschnitt (ca. 5 mm) der einzelnen Komponenten um mehr als das Doppelte übertrifft (Abb. 4). In der medianen Partie sind die Bauchrippen deutlich abgeplattet und liegen mehr oder weniger flach dem Muskel auf, die freien Enden dagegen erscheinen eher dreh- rund, außerdem etwas gegen die laterale Rumpfwand empor geschweift. Das letzte Ende erscheint häufig häkchenartig nach vorn abgebogen.

Die Rumpfrippen von *Sphenodon* zeigen verschiedene interessante Eigentümlichkeiten, so im proximalen Teil hackenförmige Fortsätze, *Processus uncinati*, wie sie für die Vögel charakteristisch sind, im distalen Abschnitt flügelartige Verbreiterungen, die sich dachziegelartig gegenseitig überlagern, und endlich, wie schon erwähnt, in der entsprechenden Region, Verbindungen mit den Bauchrippen.

Abgesehen von der Schwanzregion, die hier unberücksichtigt bleiben mag, sind die betreffenden Verhältnisse bei dem untersuchten Exemplar folgendermaßen gestaltet: erstmals am 4. Wirbel treten kurze, schlanke, schräg nach hinten gerichtete Rippen auf, und zwar ist dies erste Paar, im Gegensatz zu allen übrigen, zweiköpfig. Die folgenden Paare zeigen nur eine Andeutung eines Zerfalls in *Capitulum* und *Tuberculum costae* in Gestalt einer Furchenbildung, welche am verbreiterten proximalen Rippenende zwei Abschnitte voneinander trennt, von denen der eine mit dem Wirbelkörper, der andere mit dem Wirbelbogen in Verbindung steht. Es sind insgesamt 8 Halswirbel vorhanden, also 5 Halsrippenpaare. Dieselben werden von vorn nach hinten sukzessiv länger und kräftiger und endigen distal frei in der Muskulatur, in einen zarten Knorpelfortsatz sich verbreiternd. Die hinterste, bedeutend längere dieser Halsrippen, ist ungefähr in der Mitte ihres Verlaufs mit einem deutlichen *Processus uncinatus* versehen, der in durchaus typischer Weise vom Hinterrand der Rippe nach hinten und schräg nach oben verläuft, indem er zugleich die folgende Rippe überlagert.

Auf die 5 Halsrippen folgen noch insgesamt 17 Rumpfrippen, wovon die 3 ersten mit dem Sternum, die folgenden 11 mit Bauchrippen verbunden sind, während die kurzen letzten 3 Paare wiederum frei in der Muskulatur enden. Man kann daher Wirbel 9—11 als sternale, und 12—25 als poststernale Wirbel bezeichnen. Auf diese folgen die zwei mit dem Becken verknüpften Sakralwirbel (26 und 27). Eine typisch gestaltete Rippe aus der mittleren Rumpf-

region zeigt zunächst folgende 2 Abschnitte: proximal ein vom Wirbel schräg nach hinten ziehendes und im oberen Drittel mit Processus uncinatus ausgerüstetes Stück, distal, einen davon abgegliederten nach vorn gerichteten und nahe der Umbiegungsstelle mit zwei Knorpelflügeln versehenen Teil, der unter Vermittlung von Bindegewebe an eine der Bauchrippen Anschluß gewinnt (Abb. 3).

Die Sternalrippen zeigen, abgesehen von ihrer Verbindung mit dem Brustbein, ähnlichen Bau: dieselbe Abknickung in einem nach vorn offenen Winkel und die Ausrüstung mit Hackenfortsätzen im proximalen Teil. Die flügelartigen Verbreiterungen des distalen Abschnittes hingegen fehlen noch den zwei ersten und treten erstmals bei der hintersten Sternalrippe auf, und auch hier noch nicht in völliger Entfaltung, indem nur der eine Flügel — und zwar der nach hinten gerichtete — der schräg kreuzförmigen Fortsatzbildung in die Erscheinung tritt.

Abgesehen von der äußeren Gestalt sind nun aber an diesen Rumpfrippen auch dem inneren Baue nach zwei Teile zu unterscheiden: ein knöcherner und ein knorpeliger Abschnitt. Die Grenze zwischen beiden fällt jedoch nicht zusammen mit der Spitze des Winkels, dessen Schenkel soeben als proximaler und distaler Rippenabschnitt beschrieben wurden, sondern sie liegt innerhalb des proximalen Schenkels, nahe dessen Umbiegungsstelle in den distalen. Es ergibt sich somit eine Gliederung jeder Rippenspanne in drei Abschnitte. Der erste, zugleich längste, ist knöchern, zieht nach hinten und überlagert mit seinem Processus uncinatus die folgende Rippe, der zweite, zugleich kürzeste, ist knorpelig. Er behält die Richtung des ersten bei und zieht bis zur Umbiegungsstelle, wo der dritte, ebenfalls knorpelige, sich anschließt, der in seinem weiteren Verlauf mit Knorpelflügeln ausgerüstet ist und an der Bauchrippe endet. Die soeben erwähnten zwei flügel- oder schaufelförmigen Verbreiterungen des dritten Rippenabschnittes liegen auf verschiedener Höhe der Rippe, so daß die Figur eines verschobenen Kreuzes zustande kommt, und zwar ist die proximale Knorpelschuppe nach vorn, die distale nach hinten gerichtet. Die Knorpelkreuze der aufeinanderfolgenden Rippen überlagern sich gegenseitig, so daß eine Verfestigung und Versteifung des Brustkorbes auch im ventralen Abschnitt durch diese Bildungen bewirkt werden kann, wie eine solche in der dorsalen Partie beider Seiten durch die Anordnung der Hackenfortsätze gesichert erscheint.

Sämtliche 11 derart gestaltete poststernale Rumpfrippen sind

an ihrem distalen Ende mit einer der Bauchrippen verbunden. Da letztere in der Zahl 24 vorhanden sind, so bleibt noch die Frage zu beantworten, welche dieser letzteren von der Rippenverbindung ausgeschlossen bleiben. Daß bei *Sphenodon* je zwei Bauchrippen auf ein Segment entfallen, wurde schon hervorgehoben. Es ist also zwischen je zwei Rumpfrippen eine freie Bauchrippe zu erwarten. Im einzelnen zeigt das vorliegende Exemplar folgende Verhältnisse: Die erste, gewissermaßen rudimentäre, d. h. kleinere und nicht dreiteilige Bauchrippe ist frei; die 2., 4., 6. usw. bis 22. ist mit einer Rumpfrippe verknüpft. Abgesehen von Nr. 1 sind also frei die Bauchrippen Nr. 3, 5, 7 und alle folgenden mit ungeraden Zahlen, sowie die letzte der ganzen Reihe, Nr. 24. Vor der ersten Rippenverbindung liegt eine, hinter der letzten folgen zwei freie Bauchrippen.

Diese Verbindungsweise scheint Variationen unterworfen zu sein. In allen Publikationen, welche diese Frage berücksichtigen, kommt es darauf hinaus, daß die Bauchrippen der ungeraden Zahlen verbunden, die der geraden frei sind, sei es nun, daß die erste Bauchrippe der ganzen Reihe schon Rippenverbindung zeigt, sei es, daß — in zwei Ausnahmefällen von HOWES und SWINNERTON (1901) beobachtet — zwei vorderste Rippen frei waren, Nr. 3 also die erste mit einer Rippe verbundene darstellte. Das hier untersuchte Exemplar würde von diesen verschiedenen beobachteten Fällen sich unterscheiden, insofern als hier die freien Bauchrippen mit den ungeraden Zahlen zusammenfallen. Eine tiefere Bedeutung kommt diesem Umstande wohl nicht zu.

Über das Bauchrippensystem im allgemeinen seien nunmehr noch einige Bemerkungen gestattet, die sich beziehen sollen auf seine morphologische, seine physiologische und seine phylogenetische Bedeutung.

Günther (1867) hielt die Bauchrippen für echte Rippen, welche etwa den *Costae fluctuantes* der Säugetiere entsprechen sollten. Diese Annahme kommt heute nicht mehr in Betracht. Ihr ist übrigens schon zu GÜNTHERS Zeiten widersprochen worden von KNOX (1869), dem diese Gebilde eher dermalen Natur zu sein schienen "dermal productions, much resembling those rib-like processes as seen in the engraving of the *Plesiosaurus*." Die hier erstmals mehr beiläufig und vermutungsweise geäußerte Auffassung der Bauchrippen als Hautverknöcherungen ist dann von verschiedenen Forschern (BAUR 1889, FÜRBRINGER 1890, GEGENBAUR 1898, u. a.) des weiteren vertreten und begründet worden. Ihr stand zunächst gegenüber eine zweite Betrachtungsweise, die in den Bauchrippen *Inscriptiones tendineae*, Ossifikationen sehniger Teile der Muskeln sehen wollte. Diese letztere Ansicht hat heute keine Berechtigung mehr. Mit der

Aufdeckung der ontogenetischen Verhältnisse ist vielmehr die Entscheidung gefallen, und zwar zu gunsten der dermalen Natur der Bauchrippen.

Die Bauchrippen von *Sphenodon* (dasselbe gilt vom Krokodil), entstehen direkt knöchern, im tiefen Bindegewebe des Integumentes, aus vorgebildeten Bindegewebssträngen der Cutis. Es sind Hautverknöcherungen, vergleichbar dem Hautskelett der Stegozophalen, nur in die Tiefe gerückt und von der äußeren Haut von neuem bedeckt.

Die Untersuchung der Entwicklung (SCHAUMSLAND 1900, HOWES und SWINNERTON 1901) hat folgende Hauptpunkte ergeben: 1. eine sehr frühe Anlage der Bauchrippen in Form von aufeinander folgenden, bindegewebigen, rechts und links von der Mediane parallel verlaufenden Strängen von Längsfasern mit eingestreuten Kernen. Diese Stränge verlaufen zunächst ungefähr senkrecht (später schräg) zur Längsachse des Embryo. Sie sind in der Mediane voneinander getrennt durch den auf diesem Stadium noch weit offenen Dotternabel. Erst dessen Verschluß gestattet ein Zusammenfließen der Stränge beider Seiten in der Mediane. 2. Die Verknöcherung in dieser bindegewebigen Anlage erfolgt erst spät, gegen das Ende der Embryonalzeit, und zwar zuerst in den seitlichen Partien und oft unregelmäßig. Schließlich liegen in jeder Bauchrippe zwei laterale Knochenstäbchen, eins rechts, eins links, während median der Bindegewebsstrang noch ohne Ossifikationen sich vorfindet. 3. Sehr spät endlich, nach dem Ausschlüpfen erst, tritt auch in der axialen Partie ein Knochenstab auf, der den zwei lateralen sich anfügt, im übrigen aber noch längere Zeit von diesen getrennt bleibt (SCHAUMSLAND 1900). HOWES u. SWINNERTON (1901) haben beobachtet, daß die Verknöcherung rasch und unregelmäßig verläuft, unter Auftreten zahlreicher, einzelner Ossifikationsherde, was erklärt, daß beim erwachsenen Tier nicht allzu selten Asymmetrien im „Plastron“ zu bemerken waren.

Was die Funktion des Bauchrippenapparates von *Hatteria* anbetrifft, so stehen sich auch hier zwei Auffassungen gegenüber. Eine Entscheidung ist aber naturgemäß hier weniger leicht möglich. Es handelt sich mehr um Vermutungen, was verständlich ist, schon in Anbetracht der Schwierigkeit einer einwandfreien Beobachtung des lebenden Tieres unter natürlichen Bedingungen. Weder der gewiß schätzenswerten Beobachtung am gefangenen Tier, noch den Aussagen der Eingeborenen wird man entscheidendes Gewicht zuerkennen wollen. Selbstverständlich berechtigt auch die Kenntnis der anatomischen Verhältnisse zu gewissen Schlüssen über die Funktion der in Frage stehenden Bildung. Wiederum war es zuerst GÜNTHER (1867), der eine Vorstellung zu gewinnen suchte von der physiologischen Bedeutung des von ihm entdeckten Apparates. Die gleichzeitig vorhandenen Beziehungen zur Muskulatur einerseits, zu den Schuppen des Integumentes andererseits, schienen ihm für die lokomotorische Funktion zu sprechen, deren Nutzen bei der Lebensweise des Tieres in Sandhügelhöhlen, an felsigen Küsten, wohl einzusehen wäre. Die einzelnen, aufeinanderfolgenden Bauchrippen, so argumentiert GÜNTHER, könnten durch die Aktion des *Musculus rectus* einander genähert werden, könnten ferner zugleich mit den Rumpfrümpfen, denen sie verbunden sind, durch die entsprechenden Muskeln nach hinten gezogen werden, und so — da sie außerdem an der Basis der Schuppenreihen befestigt sind. — diese wie aus einem Stück gearbeiteten Schuppenreihen aufrichten, also in Fällen, wo die Extremitäten nicht oder nicht genügend funktionieren können

(in engen Gängen etwa usw.) bei der Lokomotion behülflich sein, ähnlich wie die Rippen der Schlangen, allerdings hier mit Hilfe der freien Rippenenden, an der Kriechbewegung beteiligt sind. Es würde durch dieses Aufrichten der Schuppenreihen vermehrte Rauigkeit des Bauchintegumentes, und größerer Reibungswiderstand gewonnen für genügenden Halt an der Unterlage, besonders etwa beim Schlüpfen durch enge Spalten, wo die Extremitäten vielleicht überhaupt nicht benutzt werden können. Auch die kurzen, mit bei frisch gefangenen, d. h. freilebenden Tieren sehr scharfen (also nicht abgenutzten) Krallen versehenen Extremitäten scheinen GÜNTHER für seine Ansicht zu sprechen.

Der Auffassung von einer lokomotorischen Funktion der Bauchrippen ist besonders von NEWMAN (1877) widersprochen worden. Die Möglichkeit einer Annäherung der aufeinanderfolgenden Bauchrippen durch die Tätigkeit des Bauchmuskels betrachtet er als gleich null in Anbetracht des reichlich zwischen den einzelnen Elementen des Systems vorhandenen Bindegewebes. Beobachtungen des lebenden Tieres sodann ergaben, daß beim gewöhnlichen Kriechen, besonders auch über Felsen, die Extremitäten benutzt werden, während Rumpf und Schwanz den Boden berühren. Beim schnellen Lauf, etwa bei der Jagd auf Beute, (Insekten, gewisse Käfer besonders) wird der ganze Rumpf von der Unterlage erhoben. Es scheint aber dann rasch Ermüdung einzutreten. Auch WERNER (1893) beschreibt den „Lauf“ der Hatteria als ähnlich wie beim Krokodil, mit hochoberhobenem Kopf, den Bauch vom Boden abgehoben. Fällt so eine Beteiligung der Bauchrippen an der Lokomotion dahin, so ist andererseits leicht einzusehen, daß durch ihre Verbindung mit den Rumpfrrippen ein starker, kompakter, und doch beweglicher Schutzbehälter für die inneren Organe geschaffen wird, und zwar besonders für die Eier. Schon zwei dieser Eier sollen nach NEWMAN ebensoviel wiegen, wie sämtliche übrigen inneren Organe zusammen genommen. Solcher enorm schwerer Eier waren aber nicht weniger als 10 in einem Tier vorhanden. Sie liegen in parallelen Reihen angeordnet, die von der Kloake bis an das Vorderende des Thorax sich erstrecken, und sie ruhen direkt der ventralen Rumpfwand auf, da die Aufhängeligamente der Ovidukte lang und dünn sind, sie also nicht in der Leibeshöhle zu suspendieren vermögen.

Es wäre vielleicht nicht ausgeschlossen, daß beiderlei Funktionen bis zu einem gewissen Grad in Betracht kommen könnten.

Endlich zum Schluß noch die Frage nach dem Woher? dieses Skelettapparates.

Man weiß, dank der vergleichend-anatomischen Untersuchung der fossilen und lebenden Formen, daß die Bauchrippen der rezenten Reptilien (Sphenodon und Krokodilia) nicht diesen eigentümliche, neue und schwer verständliche Bildungen sind, sondern nur Überreste eines Panzerkleides uralter Tetrapoden, fossiler Amphibien, der palaeozoischen Stegozephalen. Mit deren charakteristischen Hautverknöcherungen müssen all die verschiedenen, als „Bauchrippen“ bezeichneten Bildungen genetisch verglichen werden (DOEDERLEIN 1898). Auf diesen Zusammenhang hat BAUR (1889) zuerst hingewiesen. Unter den ältesten Stegozephalen besitzen viele Formen eine Panzerung der Bauchseite, die durch parallel angeordnete, gegen die Mediane und kopfwärts konvergierende Reihen von Schuppen oder in gewissen Fällen Stäbchen gebildet wird. Bei den jüngsten Stegozephalen der Trias ist dieser Bauchpanzer verschwunden. Die heute leben-

den Amphibien zeigen höchstens noch schwache Hinweise (Gymnophionen) auf das alte Schuppenkleid ihrer Vorfahren. Bei den Sauropsiden dagegen tritt das uralte Stegozophalenmerkmal wieder in die Erscheinung, so bei fossilen und rezenten Reptilien, so bei dem Urvogel *Archäopteryx*, freilich in mancherlei Weise abgeändert und rückgebildet. Es handelt sich nämlich jetzt nicht mehr um ein äußerlich den Körper zierendes und schützendes Verknöcherungssystem, sondern die Elemente des alten Kleides sind von der Oberfläche verschwunden. Sie erscheinen in die Tiefe versenkt, den unter der Haut dahinziehenden Muskeln eingebettet, während das Integument — nach wie vor ihr Mutterboden — seine in die Tiefe gewanderten Abkömmlinge bedeckt, seinerseits neue Schuppen erwirbt, die selbst wieder verknöchern können (Krokodil), oder wie bei *Hatteria*, nach Lage und Orientierung an den alten Stegozophalenpanzer erinnern.

Die verschiedenen Variationen in der Ausbildung, beziehungsweise Rückbildung dieser uralten Hautknochen der Stegozophalen innerhalb der Sauropsiden, wo sie nicht sehr zutreffend als „Bauchrippen“ bezeichnet werden, möge schließlich noch angedeutet werden in einer kleinen Zusammenstellung von Beispielen der wichtigsten diesbezüglichen Vorkommnisse:

Bei *Kadaliosaurus* † ist ein hochinteressantes Verhalten von *CREDNER* (1889) aufgedeckt worden. Nicht weniger als 80 dachförmig nach vorn gebogene Bauchrippen folgen auf einander. Jede Seite derselben besteht aus mehreren, innig mit einander verknüpften, eigentümlich gebauten flach stäbchenförmigen Knochenstücken. Die medianen Stücke beider Seiten stoßen in der Symmetrieebene mit abgerundeten Enden an einander, und an dieser Stelle fügt sich, gleichsam als Spitze des ganzen winkelförmigen Knochenstreifens, ein nach vorn gerichtetes Verbindungsmitglied an in Form eines dreiseitigen Blättchens, das *CREDNER* als minimales „Mittelstück“ auffaßt. Die so gestalteten, zahlreichen Bauchrippen sind mit echten Rippen verbunden unter Vermittlung von bogenförmigen Verbindungsstücken in entsprechender Zahl. Die Beziehungen sind derart, daß je 5—6 Bauchrippen zu einer Rippe gehören. Der ganze Apparat erstreckt sich nämlich über einen Rumpfabschnitt von 14 Segmenten.

Bei *Palaeohatteria* † ist die Zahl der auf ein Körpersegment entfallenden und mit einer Rumpfrippe verbundenen Bauchrippen schon auf drei reduziert. Aber immer noch besteht jeder laterale Schenkel aus mehreren Einzelstücken. Dagegen fehlt das unpaare Mittelstück. Dieselben Verhältnisse gelten für *Proterosaurus* †.

Bei *Sphenodon* (*Hatteria*) dagegen ist die Zahl der Lateralstücke jederseits auf 1 reduziert, ebenso vermindert sich die Gesamtzahl der vorhandenen Bauchrippen (ca. 24 gegenüber 80 bei *Kadaliosaurus*), sowie die Zahl der auf ein Segment entfallenden Stücke (2 gegenüber 6 bei *Kadaliosaurus*). Damit verbreitern sich natürlich die Lücken zwischen den einzelnen Bauchrippen der ganzen Reihe. Dagegen besitzt *Hatteria* noch ein wohlentwickeltes Mittelstück, dem noch ein nach vorn gerichteter Sporn aufgesetzt erscheint. Es ist wohl möglich, daß dies Mittelstück samt seinem Fortsatz betrachtet werden darf als ein Verschmelzungsprodukt der zwei vordersten Lateralstücke samt Mittelstück von *Kadaliosaurus* (*CREDNER*). Es ist von besonderem Interesse, daß bei dem zierlichen *Homoeosaurus* † durchaus dieselben Verhältnisse nachgewiesen sind wie bei *Hatteria*. Weiter reduziert erscheint das Bauchrippensystem bei den Krokodiliern. Nur noch

(je nach der Art). 7–8 Bauchrippen kommen in Betracht, die auf ebensoviele Segmente sich verteilen. Weite Lücken zwischen den einzelnen Gliedern der Reihe sind zu erwarten. Das Mittelstück ist verschwunden. Es sind jederseits zwei sich (wie bei Hatteria) überlagernde, stäbchenförmige Knochenstücke vorhanden. Es ist zu erwähnen, daß bei fossilen Verwandten, *Parasuchia* † (FÜRBRINGER 1900) ein Mittelstück vorkommt. Als Seltenheit sodann fand VOELTZKOW (1898) bei einem Alligator lucius der Straßburger Sammlung an der ersten Bauchrippe jederseits drei Lateralstücke. Zwei Lateralstücke jederseits, Fehlen des Mittelstücks und metamere Anordnung kennzeichnen auch das Bauchrippensystem der Ichthyosaurier †, während die weitestgehende Reduktion für *Archaeopteryx* † charakteristisch ist: nur ein Stück jederseits der Mediane, kein Mittelstück. Die in der Zahl von 12–13 vorhandenen Bauchrippen wiederum übereinstimmend mit der Wirbelzahl der betreffenden Rumpffregion.

Die vorliegende Arbeit ist Herrn Professor Dr. OTTO STOLL, Zürich, zur Feier seines 70. Geburtstages gewidmet.

#### Literaturverzeichnis.

1781. COOK, J., Capitän Cooks dritte und letzte Reise, oder die Geschichte einer Entdeckungsreise nach dem stillen Ozean. Bd. 1. (Übersetzung nach der zweiten großen englischen Ausgabe.) Anspach.
1831. GRAY, J., Note on a peculiar structure in the head of an Agama. Zoolog. Miscellanea.
1841. GRAY, J., Description of two hitherto unrecorded species of Reptiles from New Zealand. Zool. Miscellanea.
1868. GÜNTHER, A., Contribution to the anatomy of Hatteria (*Rhynchocephalus OWEN*). Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 157.
1869. KNOX, F., On the Tuatara (*Hatteria punctata* Gray) or great fringed Lizard of New Zealand. Trans. N. Zealand Inst. Vol. 2.
1876. BULLER, W., Notes on the Tuatara Lizard (*Sphenodon punctatum*) with a description of a supposed new species. Ibid. Vol. 9.
1877. NEWMAN, A., Notes on the physiology and anatomy of the Tuatara (*Sphenodon güntneri*). Ibid. Vol. 10.
1879. BULLER, W., Further notes on the habits of the Tuatara Lizard. Ibid. Vol. 11.
1886. AMMON, L., Über *Homoeosaurus maximiliani*. Abh. math. phys. Kl. Bayr. Akad. Wiss. München Bd. 15.
1887. BAUR, G., Erwiderung an Herrn Dr. A. GÜNTHER. Zool. Anz. Bd. 10.
1889. BAUR, G., Palaeohatteria CREDNER and the Proganosauria. Americ. Journ. Sc. (Ser. 3) Bd. 37.
1889. CREDNER, H., Die Stegocephalen und Saurier aus dem Rotliegenden des Plauen'schen Grundes bei Dresden. Zeitschr. Deutsch. Geol. Ges. Bd. 41.
1893. ANDREAE, A., *Acrosaurus frischmanni* H. v. MEY. Ein dem Wasserleben angepaßter *Rhynchocephale* von Solnhofen. Sitz.-Ber. Senckenb. nat. Ges. Frankf. a. M.
1893. WERNER, FR., Beobachtungen an *Sphenodon* (*Hatteria*) *punctatus*. Zool. Garten. Bd. 34.

1894. BERG, J., Zur Kenntnis der Brückenechse. Ibid. Bd. 35.
1896. MAURER, FR., Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Festschr. GEGENBAUR Bd. I., Leipzig.
1896. OSAWA, G., Beiträge zur feineren Struktur des Integumentes der *Hatteria punctata*. Arch. mikr. Anat. Bd. 47.
1897. OSAWA, G., Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden von *Hatteria punctata*. Ibid. Bd. 49.
1898. DENDY, A., Summary of the principal results obtained in the study of the development of the Tuatara (*Sphenodon punctatum*). Proc. R. Soc. London. Vol. 63.
1898. DENDY, A., The life history of the Tuatara. (*Sphenodon punctat*). Trans. N. Zealand Inst. Vol. 31.
1898. GEGENBAUR, K., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Leipzig.
1898. OSAWA, G., Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*. Arch. mikr. Anat. Bd. 51.
1898. OSAWA, G., Über die Stellung der *Hatteria* in der Tierreihe. Verh. anat. Ges. Kiel. Jahrg. 12.
1898. VOELTZKOW, A. u. DOEDERLEIN, L., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. III. Zur Frage nach der Bildung der Bauchrippen. Leipzig.
1899. DENDY, A., Outlines of the development of the Tuatara *Sphenodon (Hatteria) punctatus*. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. 42.
1899. GADOW, H., Zur Rettung von *Hatteria*. Anat. Anz. Bd. 15.
1899. OSAWA, G., Erwiderung an GADOW auf den Aufsatz „Zur Rettung von *Hatteria*“. Anat. Anz. Bd. 15.
1899. SCHAUNSLAND, H., Beiträge zur Biologie und Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Anat. Anz. Bd. 15.
1899. THILENIUS, G., Vorläufiger Bericht über die Eiablage und erste Entwicklung der *Hatteria*. Sitz.-Ber. Akad. Wiss. Berlin. Bd. 14.
1900. FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln. Jena, Zeitschr. Bd. 34.
1900. SCHAUNSLAND, H., Weitere Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Hatteria*. Arch. mikr. Anat. Bd. 56.
1901. HOWES, G. u. SWINNERTON, H., On the Development of the skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus* with remarks on the egg, on the hatching and on the hatched young. Trans. zool. Soc. London. Vol. 16 Part. 1.
1903. SCHAUNSLAND, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere. I. *Sphenodon*, *Callorhynchus*, *Chamaeleo*. Bibl. Zool. Bd. 16.

#### Tafelerklärung.

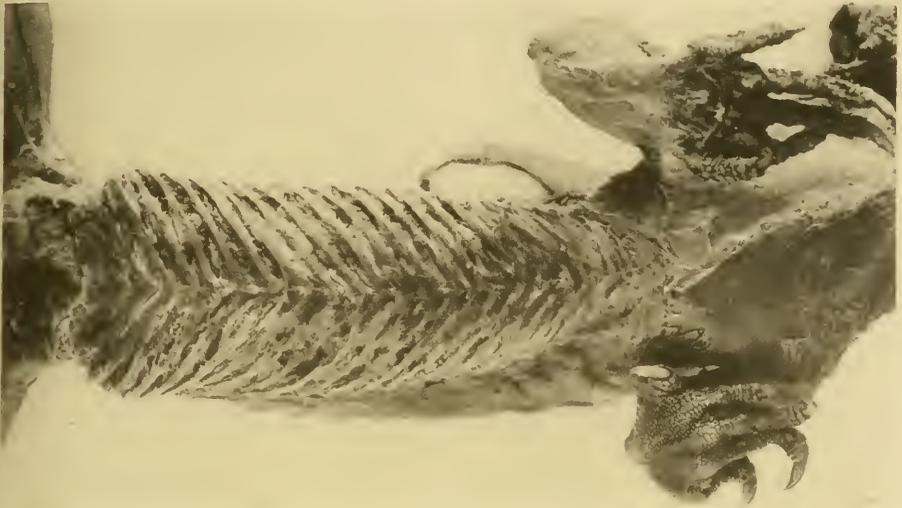
##### Tafel I.

- Abb. 1. Ventralansicht von *Hatteria* nach Entfernung des Integumentes.  
Abb. 2. Röntgenaufnahme des Tieres vor Beginn der Präparation.

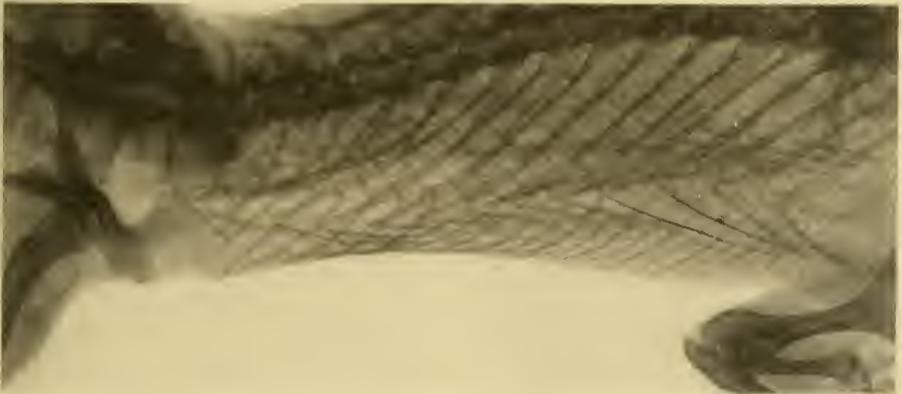
##### Tafel II.

Abb. 3. Seitenansicht des Rumpfskelettes. Verbindung jeder zweiten Bauchrippe mit dem distalen Ende einer echten Rippe.

Abb. 4. Das Bauchrippensystem nach Entfernung des die aufeinanderfolgenden Glieder verknüpfenden Bindegewebes. Die einzelnen Bauchrippen sind auf einem Gaze-streifen befestigt. Die Verbindung von Bauchrippen und Rumpfrippen ist intakt belassen.



*Fig. 1*



*Fig. 2*

J. B. Obernetter, München, repr.



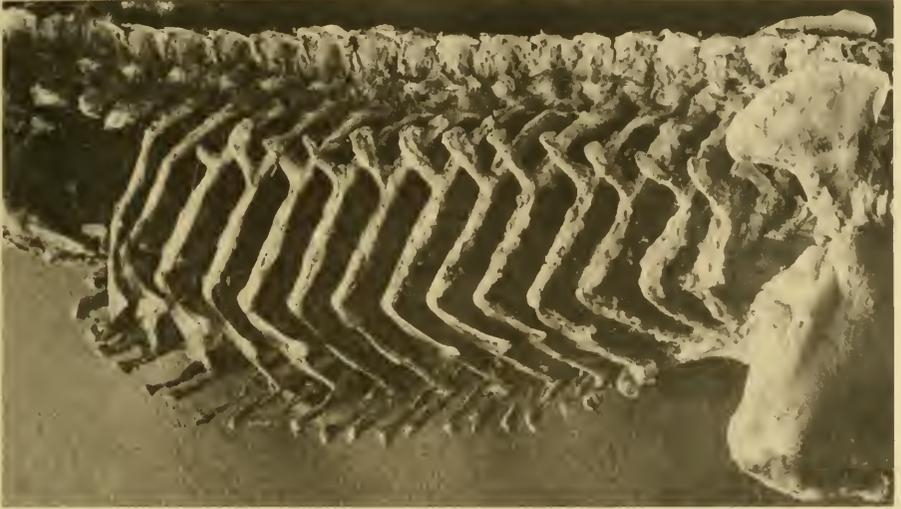


Fig. 3



Fig. 4

J. B. Obernetter, München, repr.



Nachdruck verboten.

**Über die Haarlosigkeit des Menschen. Eine Betrachtung.**

Von Prof. P. SCHIEFFERDECKER, Bonn.

Von verschiedenen Urreptilien haben sich seinerzeit abgeleitet die Vögel einerseits und die Säugetiere, und mit ihnen der Mensch, andererseits. Damit wurden sie zugleich die ersten und einzigen Warmblüter. TIGERSTEDT (1909, S. 557) sagt:

„Die Vögel und die Säugetiere unterscheiden sich von allen anderen lebendigen Geschöpfen dadurch, daß sich in ihrem Körper Mechanismen vorfinden, dank denen ihre Temperatur sich trotz ziemlich großer Schwankungen der Außentemperatur im großen und ganzen konstant erhält. Sie werden daher homoiotherme oder, da die Temperatur des umgebenden Mediums in der Regel niedriger als die ihres Körpers ist, warmblütige genannt“.

Um die Körperwärme zu schützen, haben sich einerseits die Federn, andererseits die Haare entwickelt, jene aus den Schuppen, diese wahrscheinlich zwischen den Schuppen. Die Entwicklung der Federn aus den Schuppen war wohl die einfachere, daher tiefer stehende, zumal auch keine Drüsen gebildet zu werden brauchten. Für die Säuger mußten sich erst die „primären Epithelkeime“ (MARKS) bilden, um die Haare mit ihren Drüsen entstehen zu lassen. Die Urreptilien, aus denen einerseits die Vögel, andererseits die Säuger sich herausgebildet haben, werden daher wahrscheinlich eine wesentlich verschiedene Beschaffenheit von Haut und Schuppen besessen haben. Federn und Haare dienten zum Schutze für die bei den neu entstandenen Tieren neu gebildete Körperwärme. Um diese Wärme zu erzeugen, entwickelte sich ein lebhafterer Stoffwechsel, um sie einigermaßen konstant zu erhalten, dazu entwickelten sich außer dem Feder- oder Haarkleide noch sonstige regulatorische Mechanismen. Je wärmer das Medium war, in dem das Tier lebte, und je dichter das schützende Feder- oder Haarkleid war, um so weniger lebhaft brauchte der Stoffwechsel zu sein, und um so weniger gut brauchten die regulatorischen Mechanismen ausgebildet zu sein, um die nötige Wärme zu erhalten, doch mußte auch ein zu starkes Ansteigen dieser durch die Wirkung der Regulatoren vermieden werden. Diese regulatori-

sehen Mechanismen haben sich während der Stammesentwicklung der Säugetiere, ebenso wie der lebhaftere Stoffwechsel, augenscheinlich erst allmählich herausgebildet, wie das ja auch nur natürlich ist. TIGERSTEDT (1909, S. 562) sagt:

„Die niedersten Säugetiere, die Monotremata, scheinen eine sehr niedrige und übrigens zwischen weiten Grenzen schwankende Temperatur zu haben. Bei einem Echidna war die Temperatur bei 4° C : 25,5, bei 20° : 28,6, bei 30° C : 30,9 und bei 35° C : 34,8. Ähnliche Variationen zeigten zwei andere Individuen dieser Tierart. Der Ornithorhynchus zeigte dagegen eine fast konstante Temperatur von 31,8 bis 33,6°, wenn die äußere Temperatur von 5 bis 32° C zunahm. Bei den Marsupialia ist die Temperatur höher und zwischen 5 und 30° C etwa ebenso konstant wie bei den höheren Wirbeltieren; Dasyurus: 36,6 bis 38,0, Bettongia 36,0 bis 36,2, Opossum: 36,1 bis 36,6 (C. J. MARTIN).“

Die Temperatur eines warmblütigen Tieres ist also dank den regulatorischen Vorrichtungen innerhalb gewisser Grenzen von der umgebenden Temperatur unabhängig und die Fähigkeit hierzu hat stammesgeschichtlich allmählich zugenommen. Der Mensch besitzt sie in hohem Grade. Wie steht es nun mit der Höhe der Körpertemperatur an sich? TIGERSTEDT (1909, S. 561—562) sagt darüber:

„Als Zahl für die mittlere Tagestemperatur (im Rektum) des gesunden erwachsenen Menschen wird im allgemeinen 37,2 bis 37,5° C angegeben. Es kommen aber individuelle Variationen um mehrere Zehntel Grad vor. Bei den meisten warmblütigen Tieren ist die Körpertemperatur (im Rektum) wesentlich höher als die des Menschen, wie z. B.: Pferd 37,7 bis 37,9, Rind 38,6 bis 38,9, Schaf 40,0 bis 40,6, Hund 37,9 bis 38,8, Katze 38,7, Schwein 38,7 bis 39,6, Kaninchen 38,7 bis 39,2, Meerschweinchen 37,4 bis 39,2, Affe (*Macacus rhesus*) 37,8 bis 39,7, verschiedene Vögel 41 bis 44° C.“

Der Mensch hat also eine sehr konstante Körpertemperatur, die aber verhältnismäßig niedrig ist. Dabei sind alle die anderen Tiere durch ein Haar- und Federkleid geschützt, auch die in warmem Klima lebenden Affen, während er so gut wie haarlos ist, also dieses Schutzes entbehrt. Daraus folgt, daß sein regulatorischer Apparat höher entwickelt sein muß als bei den anderen Tieren, und daß sein Stoffwechsel genügend stark sein muß, um selbst bei stärkerer Wärmeabgabe einen schnellen Ersatz zu bieten. Der regulatorische Apparat liegt im Sympathikus. Wir können mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß die höchsten Zentren für denselben im Corpus striatum liegen. Das Gehirn des Menschen ist weit höher entwickelt, als das aller sonstigen Tiere. Am weitesten ist die Entwicklung des Neencephalon vorge-schritten, man wird aber wohl annehmen dürfen, daß auch das Palä-

encephalon höher steht, als bei den übrigen Tieren. So ist es sehr wohl denkbar, daß beim Menschen in der Tat der regulatorische Apparat infolge der Entwicklung des Zentralnervensystems eine solche Höhe erreicht hat, daß der Mensch den Schutz des Haarkleides entbehren kann. Wir können uns demgemäß denken, daß mit der immer zunehmenden Ausbildung dieses Apparates während der Stammesentwicklung des Menschen, sein Haarkleid immer mehr abgenommen hat, bis der jetzige Grad der Haarlosigkeit erreicht war. Von einem Teile der Organe des regulatorischen Apparates, von den Hautdrüsen, habe ich vor kurzem (1917) zeigen können, daß er bei den Primaten eine besondere Entwicklung besitzt und am höchsten entwickelt ist beim Menschen. Dies spricht ebenfalls dafür, daß die soeben für den Menschen aufgestellte Forderung in der Tat erfüllt ist. Nach meinen Untersuchungen an ein paar Ostaffen konnte ich in meiner Hautdrüsenarbeit feststellen, daß die Affen einen Übergang von den sonstigen Säugern zum Menschen zu bilden scheinen, insofern bei ihnen die apokrinen und die ekkrinen Drüsen auf der Körperoberfläche gemischt vorkommen, Anthropoiden hatte ich daraufhin leider nicht untersuchen können. ROTHMANN und TEUBER (1915) ergänzen meine Untersuchungen aber durch die Angabe, daß ein von ihnen beobachtetes Tschegoweibchen stark schwitzte, woraus folgt, daß auf seiner Haut genügend ekkrine Drüsen vorhanden sein mußten. Trotzdem aber sind die Anthropoiden wie die sonstigen Affen auf ein warmes Klima zum Leben angewiesen. Der haarlose Mensch wird sich zuerst sicher auch in einem warmen Klima entwickelt haben, aus einem behaarten Vorfahren heraus, später war er aber fähig, trotz dem Fehlen des Haarkleides, auch in kältere Gegenden auszuwandern, ein weiterer Fortschritt. Die Menschen, welche jetzt in kälteren Klimaten leben, tragen im allgemeinen Kleidung und ersetzen dadurch das schützende Haarkleid. Diese Kleidung ist aber ursprünglich nicht nötig gewesen. Der ursprünglich im warmen Klima unbekleidet lebende Mensch ist unbekleidet in kältere Gegenden ausgewandert und hat dort viele tausende von Jahren unbekleidet weiter existiert. Wir sehen auf den bekannten bildlichen Darstellungen aus dem Aurignacien, Solutréen und Magdalénien den Menschen nur nackt dargestellt: auf spanischen Bildern sind die Männer ebenfalls nackt, die Frauen tragen Röcke, die aber den Oberkörper mehr oder weniger freizulassen scheinen und wahrscheinlich nur als Schmuck angelegt wurden. Von bekleideten Menschen findet man nur Männer, die in Tierfellen mas-

kiert sind, für Jagd oder Tänze. Allerdings findet man aus dem Solutrén und Magdalénien Nähadeln, aber diese sprechen nicht direkt für eine irgendwie vollständigere, allgemeinere Bekleidung gegenüber den bildlichen Darstellungen. Aber auch noch in unseren Zeiten haben wir solche Beispiele für Nacktheit. Die Feuerländer lebten bei ihrer Entdeckung und noch lange Zeit nachher nackt in ihrem rauhen Lande in ihren Booten und brauchten Felle nur zum Windschutze. Ganz ähnliches wird von den Tasmaniern berichtet. Die Eskimos lebten in ihren Sommerzelten ganz nackt und ebenso im Winter in ihren Erdhütten, die allerdings durch Tranlampen dauernd geheizt wurden, deren Temperatur aber sicher nicht sehr hoch gewesen sein wird. Aber auch aus Europa haben wir derartige Mitteilungen. Ich zitiere hier ein paar solcher nach HAVELOCK ELLIS: FYNES MORYSON berichtet 1617: In Cork sah ich mit diesen meinen Augen splitternackte Mädchen mit bestimmten Steinen Korn mahlen, um Kuchen daraus zu machen. (MORYSON: Itinerary Teil 3, Bd. 3, Kap. 5). An anderer Stelle sagt er: In den entlegensten Teiles Irlands, wo englische Gesetze und Manieren noch unbekannt sind, gehen die allermeisten Irländer, sowohl Männer als auch Frauen, im allerstrengsten Winter nackt, ihre Geschlechtsteile nur mit einem Leinenlappen und ihren Körper mit einem losen Mantel bedeckend. Dies erzähle ich aus eigener Erfahrung. (ELLIS, 1900). Also zu einer Zeit, in der Kleider überall getragen wurden, kamen diese Irländer augenscheinlich sehr gut ohne sie aus, auch im kalten Winter, ganz ähnlich wie die Leute im Magdalénien, oder im kalten Moustérien. Der Mensch, auch der Europäer ist also zweifellos befähigt, oder wenigstens befähigt gewesen, nackt auch unserem Klima zu trotzen. Man darf wohl annehmen, daß die Menschen, welche in kälteren Gegenden lebten, diese Widerstandsfähigkeit des Körpers noch erhöht haben werden durch die dauernde Übung. Andererseits werden wir sie zu einem mehr oder weniger großen Teile eingebüßt haben durch die dauernde Gewohnheit, Kleider zu tragen. Jedenfalls ist die Haarlosigkeit also nicht dadurch entstanden, daß die Menschen Kleider trugen, sondern der Mensch war zuerst haarlos, konnte so auch leben, legte aber Kleider an, zuerst wohl als Schmuck, später aus verschiedenen anderen Gründen und verlor so mehr oder weniger seine Fähigkeit, als haarloses Wesen ohne weiteren Schutz zu leben.

Der Mensch konnte haarlos werden, da sein Körper sich nach der Richtung hin entwickelt hatte, daß er genügend Wärme erzeugte und diese Wärme genügend richtig verwertete, um den verschiedenen Temperaturen der Umgebung Widerstand zu leisten, natürlich bis zu gewissen Grenzen hin. Welches die Ursache war, die diese Körperentwicklung veranlaßte, wissen wir nicht, ebensowenig, welche Folge der Verlust der Haare für die übrigen Organe hatte. Sicher sind infolge der engen korrelativen Verbindung der Organe untereinander durch die mangelhafte Entwicklung resp. die Rückbildung der früher vorhandenen, embryonal auch jetzt noch angelegten Haare andere Organe beeinflußt worden. Vielleicht hängt die starke Entwicklung des menschlichen Nervensystems, bis zu einem gewissen Grade wenigstens, hiermit zusammen, beides sind ektodermale Organe. Hierüber zu spekulieren, hat aber vorläufig nicht viel Zweck.

Weshalb sind nun aber bestimmte Haare erhalten geblieben, ja sogar zum Teil noch weit stärker entwickelt worden, während die meisten einer Rückbildung verfielen? Der nächstliegende und auch wahrscheinlichste Grund hierfür scheint mir, wie das auch schon von anderen angenommen worden ist, der zu sein, daß die Haare erhalten blieben, die als „Duftpinsel“ wirkten, d. h. Haare, die an Stellen lagen, welche Drüsen besaßen, deren Duft für den Menschen von besonderer Bedeutung war, namentlich in geschlechtlicher Hinsicht. Der geschlechtlich erregende Duft der Kopfhare des Weibes, der Barthaare des Mannes, der Duft der Achselhaare, der von den Achseldrüsen ausgeht, sind bekannt. Ebenso befinden sich an den Pubeshaaren und an denen der Labia majora apokrine Drüsen, die den den äußeren Geschlechtsorganen eigenen Geruch zum Teile erzeugen. Im höheren Alter können diese Haare mehr oder weniger ausfallen, dann hören auch die Geschlechtsfunktionen auf, infolgedessen sind die Dupftpinsel nicht mehr nötig. Im höheren Alter bilden sich dagegen an manchen Körperstellen stärkere Körperhaare erst aus. Aus welchem Grunde, wissen wir noch nicht.

Diese Entwicklung der Haare zu größeren Mengen an bestimmten Stellen des Körpers, diese „Duftpinselentwicklung“, wird im Laufe der Entwicklung des Menschenstammes immer stärker geworden sein, denn die Duftpinsel waren die Lockorgane, welche die beiden Geschlechter zur intimsten Annäherung reizten, sie wurden daher durch Vererbung immer stärker ausgebildet. So versteht man ihre Entwicklung, während die anderen Haare zurückgebildet wurden.

Die Drüsen, welche diese erregenden Düfte abgeben, brauchen nicht immer apokrine zu sein, es können auch ekkrine sein, wie ich das in meiner Drüsenarbeit (1917) gezeigt habe, denn diese Drüsen können augenscheinlich je nach den Körperstellen, an denen sie vorkommen, verschiedene Sekrete liefern. So finden sich auf der behaarten Kopfhaut der Europäer nur ekkrine Drüsen, ebenso an den Bartstellen.

Entsprechend diesem geschlechtlichen Charakter der Duftpinsel ist ihre Entwicklung als die von sekundären Geschlechtsmerkmalen anzusehen, z. T. entwickeln sie sich ja auch erst zur Pubertätszeit. Wenn Frauen im Klimakterium Barthaare bekommen, spricht das dafür, daß die beiden Geschlechter vom Tiere her gemeinsame Haaranlage an diesen Stellen nur durch die Geschlechtsanlage des Mannes zu stärkerer Entwicklung gekommen ist, durch die des Weibes im Gegensatze dazu zurückgehalten worden ist, und nun erst nach dem Aufhören der Geschlechtstätigkeit zur alten Entwicklung zu gelangen resp. einen Anfang zu dieser zu machen vermag.

WIEDERSHEIM bespricht in seinem bekannten Buche über den Bau des Menschen als Zeugnis seiner Vergangenheit (1908) auf S. 15 die Ursachen, welche zur allmählichen Enthaarung des heutigen Menschen geführt haben. Er sagt:

„CHARLES DARWIN erblickt dieselben in der geschlechtlichen Zuchtwahl, d. h. in dem Widerwillen der Frauen gegen die Körperbehaarung des Mannes. Der Geschmack des Mannes muß gerade so gerichtet gewesen sein, er wird aber bei der Zuchtwahl zu einem kräftigeren Resultate geführt haben, da die Männer immer mehr in der Lage waren, ihre Frauen nach Geschmack zu wählen, als umgekehrt. So entstand die noch vollständiger enthaarte Frau. Dieser Enthaarungsprozeß geht, da die betreffende Geschmacksrichtung im großen und ganzen dieselbe geblieben ist, wohl auch heute noch vor sich. Nach der Auffassung DARWINS ist aber nicht nur die Enthaarung des größten Teiles der Körperoberfläche Resultat der geschlechtlichen Zuchtwahl, sondern auch die mächtigste Entfaltung der Bart- und Kopphaare (letzterer zumal beim weiblichen Geschlechte) ist als sekundärer Geschlechtscharakter aufzufassen. Die meisten Haare des Menschen sind also degenerierte Organe, Residuen aus alter Zeit, damit ist aber nicht gesagt, daß sie physiologisch bedeutungslos wären.“

Diese Theorie geht jedenfalls nicht auf die eigentliche Ursache der Enthaarung zurück. Wenn die Männer und Weiber aneinander mehr Gefallen finden sollen, wenn sie weniger behaart sind, muß die Enthaarung doch schon angefangen haben, denn sonst hätten sie auf diese Idee gar nicht verfallen können. Hatte die Enthaarung erst begonnen, so ist es möglich, daß die geschlechtliche Auswahl durch das Auge dazu gekommen ist, um den Enthaarungsprozeß zu ver-

stärken, wie stark dieser Einfluß gewesen ist, kann man nicht wissen. Beim Menschen ist ja der Geruchssinn nicht mehr der mächtigste, es kommen andere Sinne zu starker Geltung, so namentlich der Gesichtssinn. Daß wir diesem Sinne die weitere Ausbildung des langen Frauenhaares zu verdanken haben, ist wohl möglich. Aber auch hier kann dies nicht die Grundursache gewesen sein: zuerst muß das Haar sich verlängert haben, aus einer uns noch unbekanntem Ursache, dann erst kann das Auge eine Auswahl bewirkt haben. Es gibt ja doch auch Menschenrassen, bei denen ein Unterschied im Aussehen des Kopfhaares bei Männern und Weibern gar nicht vorhanden ist, auch diese sind im wesentlichen enthaart, bei ihnen muß also für die Kopfhare der Grund zum stärkeren Längenwachstum niemals aufgetreten sein. Es kann also kein Grund sein, der mit der Enthaarung an sich zusammenhängt, sondern ein nach Rassen wechselnder Grund. Er ist uns bis jetzt noch völlig unbekannt. Durch diese Auswahl nach dem Auge kann aber nur die Entwicklung des Kopfhaares und Barthaares beeinflußt worden sein, neben dem Geruchssinne, alle anderen behaarten Stellen werden wohl nur den Geruchssinn beeinflußt haben, und von diesem wieder bei der geschlechtlichen Auswahl beeinflußt worden sein. Die eigenartige Entwicklung der Regulierung der Körperwärme muß also jedenfalls zuerst eingetreten sein und muß die wesentliche Ursache der Enthaarung gewesen sein.

Die Haare wirken als Duftpinsel, es ist aber nicht nötig, daß überall, wo duftbereitende Drüsen liegen, auch Haare vorhanden sind. So habe ich für einen Chinesen nachweisen können, daß bei ihm die Drüsen, welche an den Pubeshaaren sitzen, sich heraufzogen über den Bauch bis auf die Brust hin, ohne daß an diesen Stellen eine besonders hervortretende Behaarung vorhanden zu sein schien. Ich habe die vordere Rumpffläche als eine „Regio sexualis“ besonders bezeichnet, d. h. zunächst Brust und Bauch, ob Hals und Gesicht früher vielleicht auch noch dazu gehört haben, oder vielleicht auch noch jetzt bei manchen Rassen dazu gehören, müssen erst weitere Untersuchungen lehren. Über diese Regio sexualis hin scheinen sich eben die apokrinen Drüsen mehr oder weniger weit ausbreiten zu können. Andererseits habe ich nachweisen können, daß mitunter die apokrinen Drüsen sich nicht mehr entwickeln, wohl aber noch die Haare, so auf dem mons pubis deutscher Männer. Ob hier die ekkrinen Drüsen ebenfalls einen geschlechtlich wirksamen Duft abgeben und so die apo-

krinen, mit denen die sonst zusammen vorkommen, ersetzen, ist noch unbekannt, aber durchaus möglich.

WIEDERSHEIM fährt dann fort:

„Hören wir, wie sich ALEXANDER BRANDT zu der Haar- bzw. Bartfrage stellt! — BRANDT betrachtet die Ausbildung des rezenten menschlichen Bartes für noch nicht abgeschlossen und versucht seine weitere Übertragung auch auf das weibliche Geschlecht als wahrscheinlich hinzustellen. Er bestreitet also die DARWIN-HÄCKEL'sche Auffassung, „daß der Mensch, oder vielmehr ursprünglich die Frau, ihr Haarkleid zu ornamentalen Zwecken verlor“. Bei der allgemeinen Denudation der Hautdecke unserer Vorfahren mußten naturgemäß solche Stellen geschont werden, wo den Haaren eine spezielle physiologische Aufgabe zukommt, so auf dem den verschiedensten atmosphärischen Einflüssen beim aufrechten Gang zunächst ausgesetzten Scheitel, so in der Achselhöhle und auf dem Mons Veneris, wo die Haare nach S. EXNER als Walzen zur Verminderung der Friktion dienen. Die Tasthaare konnten beim Menschen deshalb verschwinden, weil für sie Äquivalente in den Fingerspitzen geschaffen wurden. Schon das späte an die Geschlechtsreife geknüpfte Auftreten des männlichen Bartes stempelt ihn zu einem sekundären Geschlechtsmerkmal und läßt ihn nicht als Überbleibsel aus einer früheren Periode auffassen. Er ist also nicht als ein auf dem Aussterbeetat befindliches Gebilde zu beurteilen. Träfe letzteres zu, so würde er vermutlich früher auftreten, und sich nicht so bedeutend differenzieren, wie dies tatsächlich der Fall ist. Der menschliche Bart gehört in die bei Säugetieren wenig verbreitete Kategorie der stärkeren Lang- oder Dauerhaare, wie Mähne und Schweif des Pferdes, und neigt nicht selten, wie Bärte von über zwei Meter Länge beweisen, sogar zur Überbildung. Dies wäre bei einem atavistischen Gebilde kaum denkbar. Wäre der Bart als ein solches zu betrachten, so müßte erwartet werden, daß er bei niederen Menschenrassen, namentlich in früheren Lebensperioden, am besten ausgebildet wäre, was tatsächlich nicht der Fall ist. Somit bleibt nach der Ansicht von BRANDT nur der Schluß übrig, daß der menschliche Bart ein progressives, sekundäres Geschlechtsmerkmal darstellt, in dessen Besitz viele Völker (Hottentotten, Nigritier, Urbewohner von Amerika, Malaien, Mongolen usw.) nicht oder noch nicht getreten sind. Eine befriedigende Erklärung dafür steht allerdings noch aus.“

Daß die Ausbildung des rezenten Bartes noch nicht abgeschlossen ist, ist sehr wohl möglich, denn die geschlechtliche Zuchtwahl wirkt noch weiter, aber, daß infolge dieser weiter fortschreitenden Ausbildung des Bartes auch die Frauen Aussicht auf einen immer stärker werdenden Bart haben sollen, ist meiner Meinung nach durchaus unrichtig. Wie ich oben schon bemerkt habe, ist der Bart als durch die Einwirkung der männlichen Geschlechtsorgane entstanden anzusehen, d. h. als eine unter Einwirkung dieser entstandene stärkere Ausbildung der an dieser Stelle befindlichen tierischen Haare. Beim Weibe wird die Entwicklung dieser, im Gegensatze hierzu, gerade ge-

hindert durch die Einwirkung der weiblichen Geschlechtsorgane, daher dann das Auftreten der ursprünglichen tierischen Behaarung im Klimakterium. Daß eine Anzahl von Völkern, die anderen bartlosen Menschenstämmen angehören, noch Aussicht haben sollen, einen Bart zu bekommen, halte ich für durchaus unwahrscheinlich. Es gilt hierfür das, was ich oben über das Haupthaar gesagt habe: aus bestimmten, uns noch unbekanntem Gründen ist bei verschiedenen Rassen keine resp. nur eine sehr geringe Bartentwicklung aufgetreten, infolgedessen kann der Bart bei diesen Rassen und Völkern natürlich auch nicht durch die geschlechtliche Zuchtwahl verstärkt werden.

Zu dem hier soeben Gesagten paßt sehr gut eine Mitteilung von KLEIWEG DE ZWAAN (1909). Dieser Autor hat die Malaien genauer studiert und spricht sich über die Bartbildung bei ihnen auf S. 173 folgendermaßen aus:

„Der Bart und die übrige Körperbehaarung mit Ausnahme von solchen der Schamteile, war meistens schwach. Wie bekannt, pflegen die Malaien die Achselhaare, auch oft die Haare vom Gesicht mit einer kleinen Zange (*sapi djanggui*) auszuziehen; die Haare, welche auf Warzen wachsen, werden jedoch meist mit großer Sorgfalt gepflegt. VAN HASSELT meinte dieser Gewohnheit des Ausziehens die geringe Körperbehaarung der Malaien zuschreiben zu müssen. Ich glaube das aber nicht, denn auf anderen Teilen des Körpers, auf denen von Ausziehen der Haare keine Rede sein kann, ist die Behaarung auch gering.

Wie bekannt, schrieb DARWIN die schwache Körperbehaarung der jetzigen Menschheit der „geschlechtlichen Zuchtwahl, dem Widerwillen der Frauen gegen die starke Körperbehaarung der Männer“ zu. Für den schwachen Bartwuchs der Malaien könnte man diese Erklärung nicht anwenden, denn die malaiischen Frauen finden seinen großen Backen- oder Schnurrbart sehr schön und werden bei ihrer Wahl sicher wohl darauf achten. BRANDT sieht in dem menschlichen Barte ein „progressives sekundäres Geschlechtsmerkmal“, zu dem eine Anzahl Völker, darunter auch die Malaien, noch nicht gekommen sein sollen. Nur kann ich dann nicht verstehen, weshalb die sehr alten Völker, wie die Chinesen und Inder, noch eine derartig schwache Körperbehaarung haben können. Ich glaube, daß man diese schwache Körperbehaarung als ein Kennzeichen der Rasse zu betrachten hat, und gewiß nicht als eine künstlich erzeugte somatische Eigenschaft.“

Wir ersehen hieraus also, daß, obwohl die malaiischen Frauen Männer mit starkem Bartwuchs bevorzugen würden, durch diese geschlechtliche Zuchtwahl doch keine Verstärkung des Bartwuchses erzielt worden ist, die Ursache, welche als Rasseneigentümlichkeit das Wachstum des Bartes hindert, hat eben einen stärkeren Einfluß als die geschlechtliche Zuchtwahl. Wo beide, Rasseneigentümlichkeit und geschlechtliche Zuchtwahl in derselben Richtung wirken, wird die

Zuchtwahl die Wirkung der Rasseneigentümlichkeit verstärken können, so z. B. bei der weißen Rasse, wo das aber nicht der Fall ist, scheint die Rasseneigentümlichkeit den stärkeren Einfluß zu besitzen.

Hieraus folgt übrigens noch etwas weiteres interessantes. Wir haben ja bis jetzt keine Ahnung davon, ob die Menschen die im Aurignacien, Solutréen und Magdalénien Europa bewohnten, schon einer bestimmten Rasse angehörten und gegebenenfalls welcher. Nun läßt sich aber, wie ich vor kurzem in zwei Arbeiten (1919 und noch nicht erschienen) hervorgehoben habe, zeigen, daß im Solutréen und Magdalénien Bärte getragen wurden, die auf den Bildern deutlich hervortreten und die scheinbar auch gut gepflegt wurden. Daraus folgt dann mit Sicherheit, daß die damaligen Menschen nur einer Rasse angehört haben können, bei der stärkerer Bartwuchs auftrat. Damit verengert sich der Kreis der möglichen Rassen erheblich. Übrigens ist es wohl sehr wahrscheinlich, daß damals schon verschiedene Rassen existiert haben, dafür spricht ja allein schon der Fund von zwei Mitgliedern der negroiden Grimaldirasse in den Höhlen bei Mentone. Daß auch die damals Mitteleuropa bewohnenden Stämme des Aurignacmenschen wesentlich verschieden voneinander waren, wird durch die bedeutenden Größenunterschiede bewiesen, welche im Innern von Frankreich und an der Mittelmeerküste vorkamen.

Eine weitere Frage ist es ja, ob man die jetzt vorhandenen Rassen sämtlich von demselben Urmenschenstamme ableiten soll oder von verschiedenen. Ich habe bis jetzt in meinen Arbeiten sie immer von einem Menschenstamme abgeleitet, dem *Homo sapiens*. Man wird diese Ansicht auch ruhig beibehalten können, die Frage ist nur die, zu welcher Zeit man die Entstehung dieses *Homo* legen soll. Wenn man sie in eine Zeit verlegt, in der dieser Mensch schon wirklich „Mensch“ war, dann ist es sehr fraglich, ob diese Ansicht richtig ist, wenn man sie aber zurückverlegt in jene Zeit der tierischen Verfahren, aus denen der *Homo sapiens* hervorgegangen ist, dann wird sie sicher zu bejahen sein. Denn zweifellos hat zu irgendeiner Zeit der Entwicklung des *Homo sapiens* ein mehr tierischer oder schon mehr menschlicher Stamm existiert, aus dessen Nachkommen alle die jetzt lebenden Menschen hervorgegangen sind. Neben diesem Urstamme des *Homo sapiens* haben damals andere ihm verwandte Stämme existiert, aus denen der Heidelbergmensch, der Neandertalmensch, vielleicht auch der *Pithecanthropus erectus* hervorgegangen sind, die sämtlich später ausstarben, da der Stamm des *Homo sapiens*

der kräftigste und zur weiteren Entwicklung tauglichste war. Die von diesem Urvorfahren herrührende Verwandtschaft der verschiedenen jetzt lebenden Rassen ist noch so eng, daß sie unter einander fruchtbare Bastarde erzeugen können. So würde sich alles gut erklären lassen. Eine weitere Frage ist die, zu welcher Zeit man die Abgliederung der Anthropoiden annehmen soll. Man könnte da einen früheren Urstamm annehmen, von dem zusammen die Anthropoiden und die Menschenstämme sich abgeleitet hätten, dann würde die Ansicht von KLAATSCH richtig sein können, daß der Gorilla eine nähere Verwandtschaft zum Neandertaler, der Orang eine solche zum Homo sapiens habe. Oder man verlegt die Abspaltung noch weiter zurück, dann würden die verschiedenen Menschenstämme von einem Vorfahren herkommen, der den Ostaffen nahe stand und von demselben würde sich die Gruppe der Anthropoiden herleiten. In diesem Falle würde die Ansicht von KLAATSCH unhaltbar sein. Welche von diesen Abstammungsmöglichkeiten die richtige ist, läßt sich jetzt noch gar nicht sagen, man muß sie aber immer alle im Auge behalten, um allmählich Beweise für die eine oder die andere zu sammeln. Berücksichtigt man bei der Beantwortung dieser Frage die Haarlosigkeit des Menschen, und das muß man tun, so würde die letztgemachte Annahme als die wahrscheinlichste anzusehen sein: Der Menschenstamm und der Anthropoidenstamm haben sich von einem den Ostaffen nahe stehenden Urwesen abgeleitet und sich nach verschiedenen Richtungen weiter entwickelt. Dabei ist der Anthropoidenstamm behaart geblieben, der Menschenstamm dagegen immer haarloser geworden. Dann würde die Annahme von KLAATSCH unhaltbar sein. Sie ist auch schon aus dem Grunde sehr wenig wahrscheinlich, weil Mensch und Anthropoiden sich gegenseitig nicht befruchten können. Die Verwandtschaft zwischen beiden ist also schon eine recht entfernte.

Hieraus würde dann weiter folgen, daß auch die ausgestorbenen Menschenstämme, wie der Heidelbergmensch, der Neandertaler, vielleicht auch der Pithecanthropus, schon mehr oder weniger haarlos gewesen sein müssen. Die Trennung des Anthropoidenstammes von dem Menschenstamme wird sich dann voraussichtlich im Oligocän oder vielleicht auch schon im Eocän vollzogen haben. Daß der Neandertalmensch nicht mehr stark behaart gewesen sein wird, folgt schon daraus, daß er schon Ocker zur Körperbemalung verwandt hat, was bei irgend stärkerer Behaarung ausgeschlossen gewesen sein würde.

Nach dieser kurzen Abschweifung will ich nun wieder auf das Thema dieser Arbeit zurückkommen.

Die Haare sollen nach BRANDT an den Stellen erhalten werden, wo ihnen eine besondere physiologische Funktion zukommt, das ist an sich sicher richtig, es fragt sich nur, welche Funktion das sein kann. Unser Scheitel soll bei dem aufrechten Gange den verschiedensten atmosphärischen Einflüssen ausgesetzt sein. Das ist ebenfalls sicher richtig, es ist mir aber sehr zweifelhaft, ob er diesen mehr ausgesetzt ist als z. B. die Schultern. Nun liegt im Schädel allerdings das Gehirn drin, und um dieses vor den Einwirkungen der Sonnenstrahlen, namentlich der ultravioletten, zu schützen, könnte das Haar in der Tat von Wichtigkeit sein. Es könnte aus dem Grunde an dieser Stelle erhalten worden sein, es liegt aber noch zunächst kein Grund vor, daß es länger werden mußte als die Tierhaare. Die Affen und die Anthropoiden laufen mit einem Haare herum, das auf dem Scheitel nicht anders ist, als auf dem übrigen Körper und ihr Kopf ist den Sonnenstrahlen ebenso ausgesetzt wie der der Menschen, auch haben Völker, welche in den Tropen wohnen, oft gerade keine langen Haare, wohl aber allerdings sehr dichte. Es muß also bei den einzelnen Völkern bzw. Rassen noch etwas dazukommen, was das Längenwachstum der Haare bedingt. Die Kopfhare können übrigens sehr wohl zwei verschiedenen Zwecken zu gleicher Zeit dienen, sie können die Strahlen abhalten und können Duftpinsel sein. Was das Primäre gewesen ist, weiß man nicht.

Von den Achselhaaren und denen des Mons pubis nimmt S. EXNER an, daß sie als Walzen dienen sollen, um die Friktion abzuhalten. Diese Annahme scheint mir recht gesucht zu sein; sie dienen hier sicher zunächst als Duftpinsel, sie könnten ja aber jene andere noch als Nebenfunktion erfüllen. Aber ist diese Friktionsverhinderung denn überhaupt nötig und wahrscheinlich? Die Haare des Mons pubis könnten diese Funktion ja nur beim Koitus ausüben. Nun ist der Koitus ja sicher eine wichtige Sache, aber schließlich nimmt er doch selbst in extremen Fällen immer nur eine kurze Zeit in Anspruch und in dieser dürfte eine Schädigung der Haut auch ohne Haare wohl kaum eintreten. Die alten Griechen und Römer entfernten aber zudem diese Haare beim Weibe vielfach gründlichst und verstanden sich dabei auf den Koitus in allen seinen Feinheiten doch recht gut. Es scheint also diese Walzenfunktion nicht so wichtig zu sein. Wohl aber erzeugt das Wiederwachsen der Haare an den weiblichen und männ-

lichen Geschlechtsteilen einen gewissen Reiz, der den Griechinnen und Römerinnen wohl angenehm gewesen sein wird. Dieser Reiz ist natürlich nicht der Grund zur Entfernung der Haare gewesen, der Grund wird wohl der Wunsch nach äußerster Reinlichkeit an diesen so wichtigen Stellen gewesen sein, um die Männer nicht abzustoßen, aber er wird eine angenehme Nebenerscheinung gewesen sein.

Ferner sind doch auch das Scrotum und das Perineum behaart und hier können die Haare doch sicher keine Walzenfunktion haben. Allenfalls ja noch am Scrotum wegen der Reibung an den Schenkeln.

Was die Achselhaare anlangt, so ist deren Funktion als Duftpinsel auch ganz sicher die hauptsächlichste. Ob sie außerdem noch als Walzen dienen, ist wohl sehr fraglich. Es gibt genug Menschen, die eine sehr schwache Behaarung der Achselhöhle besitzen, und doch hört man keine Klagen über eine zu starke Reibung. Auch diese Haare wurden übrigens im Altertume entfernt und ebenso jetzt noch bei den Malaien, ohne daß darnach Nachteile auftraten oder auftreten.

ROBINSON (S. 11, 1892) hat für das Vorhandensein der Scham- und Achselhaare die meiner Meinung nach etwas merkwürdige Erklärung versucht, daß ursprünglich das Neugeborene sich mit Händen und Füßen an diese Haarbüschel angeklammert haben sollte, um an seiner sonst glatten Mutter überhaupt Halt zu gewinnen. Diese Haarbüschel hätten sich dann auch auf den Mann vererbt.

FRIEDENTHAL endlich (1908, Abt. II, S. 18—19 u. 34—38) weist die bisherigen Erklärungsversuche für die Ausbreitung des Terminalhaares an bestimmten Körperstellen ebenfalls zurück und geht von zwei neuen Gesichtspunkten aus. Einmal gewährt nach ihm bei der ursprünglich für Baumtiere charakteristischen Hochstellung Behaarung von Kopf, Schulter und Oberrücken Schutz gegen Sonne und Witterung, besonders aber sind bei der aufrechten Körperhaltung Brust und Bauch den Witterungseinflüssen (so der Kälte) am meisten ausgesetzt, daher stärkere Behaarung dieser Teile und eine Haarform, die in mancher Hinsicht fast das Negativ der der Anthropoiden ist. Was das Schamhaar anlangt, so soll es seine Entstehung dem nach Verf. dem Menschen eigenen sexuellen Schamgefühl verlinken, es soll demnach zur Bedeckung und Verdeckung dienen und sei entstanden als Folge von Nervenreizen und Blutgefäßreaktionen hervorgerufen durch sexuelle Erregungen und deren seelische Einwirkungen (Schamunterdrückung). Endlich wird auch die Terminalbehaarung im Gesicht, der Bart, zu derartigen Empfindungen in Beziehung ge-

bracht: Erröten, Gefäßveränderung infolge von Scham. Auch diese Erklärungsversuche von ROBINSON und FRIEDLÄNDER möchte ich nicht als zutreffend ansehen.

Weder die DARWIN-HÜCKEL'sche noch die BRANDT'sche Theorie noch die Erklärungsversuche von FRIEDENTHAL und ROBINSON scheinen mir also die Frage zu lösen. Diese Meinung von diesen Theorien ist es ja auch gewesen, die mich immer wieder über diesen Punkt nachdenken ließ. So sind diese Betrachtungen zustande gekommen. Mehr konnte es noch nicht werden, direkte Untersuchungen konnte ich über diesen Punkt nicht ausführen, aber meine Untersuchungen über die Haut führten mich naturgemäß immer wieder zum Nachdenken über diese Frage hin. Möge diese Arbeit auch andere Forscher wieder dahin führen.

#### Literatur.

- ELLIS, HAVELOCK, Geschlechtstrieb und Schamgefühl. Übers. v. Julia E. Kötscher. Leipzig 1900, G. H. Wigand.
- FRIEDENTHAL, HANS, Beiträge zur Naturgeschichte des Menschen. I. Das Wollhaarkleid des Menschen. II. Das Dauerhaarkleid des Menschen. III. Geschlechts- und Rassenunterschiede der Behaarung, Haaranomalien und Haarparasiten. IV. Entwicklung, Bau und Entstehung der Haare, Literatur über Behaarung. Jena 1908.
- KLEIWEIG DE ZWAAN, Die anthropologischen Ergebnisse der Sumatrareise des Herrn A. MAASS. (Zeitschr. f. Ethnol. Bd. 41, 1909, S. 167—180, mit 14 Abb.)
- ROBINSON, LOUIS, On a possible obsolete function of the axillary and pubic hair tufts in man. (Journ. of Anat. and Phys. Vol. 26, p. 254, 1892.)
- ROTHMANN, M. u. TEUBER, E., Aus der Anthropoidenstation auf Teneriffa. I. Ziele und Aufgaben der Station sowie erste Beobachtungen an den auf ihr gehaltenen Schimpansen. (Abhandl. d. preuß. Akad. d. Wiss. Jahrg. 1915, Physik.-math. Kl., 2. S. 1—20.)
- SCHIEFFERDECKER, PAUL, Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung sowie die Muscularis sexualis. (Biol. Zentralbl. Bd. 37, 1917, Nr. 11, S. 534—562.)
- SCHIEFFERDECKER, PAUL, Über ein Relief aus dem Abri von Laussel. (Zeitschr. f. Ethnol. 1919, H. 2/3, S. 179—184, mit 1 Abb. im Text.)
- TIGERSTEDT, R., Die Physiologie des Stoffwechsels. (NAGEL, W. Handbuch d. Physiol. d. Menschen, Bd. 1.)
- WIEDERSHEIM, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. IV. Aufl. 1908. Tübingen, H. Laupp'sche Buchhandl. 303 S., mit 155 Abb. im Text.

Nachdruck verboten.

**Zweiter Beitrag zur Kasuistik der Varietäten der Art. radialis.**

VON DR. ALFONS M. SANKOTT.

Mit 2 Abbildungen.

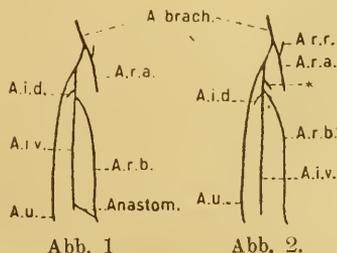
Aus dem II. anatomischen Institut der Wiener Universität.

Im Wintersemester 1919/20 konnte ich an der linken oberen Extremität eines Mannes eine Varietät der Art. radialis beobachten, die in weitgehendem Maße ähnliche Verhältnisse aufweist wie eine Varietät, die ich in Bd. 52, Nr. 21/22 des Anat. Anz. beschrieben habe.

An der Extremität, an der ich damals die Varietät beobachtet habe, sind an Stelle der normalen Art. radialis zwei Arterien vorhanden (vgl. Abb. 1). Die eine von beiden entspringt zwar wie eine normale Art. radialis, entsendet auch die Art. recurrens rad., endet aber bereits im proximalen Abschnitt des Sulcus antibrachii rad. Ich bezeichnete sie als Art. rad. a. Die zweite Arterie entspringt aus dem Anfangsteil der Art. interossea volaris, zieht durch eine sehnig umgrenzte Lücke im radialen Kopfe des M. flex. dig. subl. und biegt, vom M. pronator teres bedeckt, radialwärts ab. Distal von dem Ansatz des M. pronator teres betritt sie den Sulcus antibr. rad. Vom Eintritt in diese Muskelrinne an verhält sie sich, ich bezeichnete sie als Art. rad. b, wie eine normal entspringende Art. radialis; nur ist sie etwas schwächer als eine solche.

Proximal von der Handwurzel mündet die Art. interossea vol. in diese Art. radialis ein. Der Ram. vol. superf. der Art. radialis fehlt.

Der neue Fall — vgl. Abb. 2 — ist dem ersten recht ähnlich. Während die übrigen Vorderarmarterien normal ausgebildet sind, wird die Art. radialis wieder wie in dem zuletzt beobachteten Fall von zwei Arterien vertreten. Die eine Arterie, ich bezeichne sie als Art. radialis a. verhält sich genau so wie das gleichbezeichnete Gefäß im ersten Fall. Die zweite Arterie dagegen, die ich mit Art. radialis b' bezeichne, entspringt nicht aus der Art. interossea volaris, wie die mit Art. radialis b bezeichnete Arterie des ersten Falles, sondern aus der Art. interossea communis. Auch nimmt sie am distalen Ende des Vorderarmes keinen



Zweig aus der Art. *interossea* vol. auf. Die Art. rad. *b'* ist länger als die Art. rad. *b* des ersten Falles, was dadurch bedingt ist, daß sie etwas weiter proximal entspringt als diese. Bezüglich des Verlaufes und der Weite des Lumens unterscheiden sich die Aa. rad. *b'* und *b* der beiden Fälle fast nicht voneinander. Der Ramus vol. superf. fehlt auch in diesem Fall.

Proximal vom Ursprung der Art. rad. *b'* entspringt aus der Art. *interossea* comm. eine dünne Arterie (in Abb. 2 mit einem Stern bezeichnet). Diese tritt nach kurzem Verlaufe in den M. flex. dig. subl. ein, um sich in ihm zu verästeln. Dabei kreuzt dieser Zweig den N. medianus. Leider konnte ich nicht feststellen<sup>1)</sup>, ob er auch an den Nerven Zweige abgibt.

Die Aa. rad. *a* und *b'* werden von Venen begleitet.

Über das Verhalten der Arterien im Handgebiete kann ich keine bestimmten Angaben machen<sup>1)</sup>.

Bezüglich der Deutung des Falles und bezüglich der Literatur verweise ich auf das in Bd. 52 des Anat. Anz. bereits Mitgeteilte.

1) Das Präparat hatte, bevor ich es in die Hand bekam, bereits stark gelitten.

### Bücherbesprechungen.

**Sommer, Georg.** Geistige Veranlagung und Vererbung. Aus Natur und Geisteswelt. 2. Auflage. Leipzig Berlin, B. G. Teubner. 1919. Nr. 512. Preis kart. M. 2 80, geb. M. 3 80 u. Teuerungszuschläge (Verlag z. Z. 100 %).

Das bereits in Bd. 49 des Anat. Anz., S. 175, 1916 angezeigte Schriftchen erscheint in neuer Auflage, die sich von der ersten im wesentlichen Inhalt und in der Anordnung des Stoffes nicht unterscheidet. Der Text ist durchgesehen und durch Zusätze vermehrt worden. Das verhältnismäßig rasche Erscheinen einer neuen Auflage beweist am besten, daß die Darsteilung vielfache Anerkennung gefunden hat.

**Droogleever Fortuyn, A. E. B.** Die Leitungsbahnen im Nervensystem der wirbellosen Tiere. Vergleichende Anatomie des Nervensystems von C. U. ARIËNS KAPPERS und A. E. B. DROOGLEEVER FORTUYN. Teil 1. Haarlem, de Erven F. Bohn. 1920. Preis geheftet 12,50 holl. Gulden.

Das Buch von DROOGLEEVER FORTUYN bildet den Anfang eines breit angelegten Werkes über vergleichende Anatomie des Nervensystems, das unter der Führung von ARIËNS KAPPERS steht, dem durch zahlreiche Einzelforschungen auf diesem Gebiete rühmlichst bekannten Leiter des holländischen Instituts für Hirnforschung in Amsterdam. DROOGLEEVER FORTUYN sieht davon ab, auch den äußeren Bau des Nervensystems der Wirbellosen zu schildern und beschränkt sich auf die Darstellung der Leitungsbahnen. Von diesen gibt er eine gründliche, auf ausgedehnter Literaturkenntnis beruhende und kritisch

gesichtete Beschreibung. Sein Werk gliedert sich in einzelne Abschnitte, die den Tiergruppen entsprechen und von je einem ausführlichen Literaturverzeichnis gefolgt sind. In einem kurzen Absatz werden die Porifera behandelt, die kein Nervensystem besitzen. Es folgen dann die Coelenteraten, Würmer, Mollusken und Echinodermen. Von den Leitungsbahnen im Nervensystem der letzteren ist bisher nur sehr wenig bekannt. Um so inhaltreicher ist der Abschnitt über die Arthropoden. Spärlich sind wieder die Kenntnisse von den Bryozoen und Tunicaten. Das Buch schließt mit einem Abschnitt über den Amphioxus. Ein Sachregister sowie ein Verzeichnis der im Buche erwähnten Tiere und Autoren wird die Benutzung besonders erleichtern. Zahlreiche schematische Figuren, die nach Originalabbildungen entworfen wurden unter vielfältiger Abänderung, erläutern die Darstellung. Die Ausstattung in Papier und Druck ist vorzüglich. Das Werk ist von grundlegender Bedeutung für Zoologen wie für vergleichende Anatomen und Physiologen.

**Goldschmidt, Richard.** SELENKA-GOLDSCHMIDT, Zoologisches Taschenbuch für Studierende zum Gebrauch bei Vorlesungen und praktischen Übungen. 7. verb. Auflage. Heft 1: Wirbellose, Heft 2: Wirbeltiere. Leipzig, Georg Thieme. 1920. Steif geheftet M. 11.— und Teuerungszuschläge.

Nach längerer, durch den Krieg verursachter Pause erscheint das zoologische Taschenbuch in neuer Auflage. Die Anordnung ist im ganzen dieselbe geblieben. Im einzelnen sind an zahlreichen Stellen Verbesserungen angebracht. Die kurzgefaßte klare Charakterisierung der einzelnen Formengruppen, unterstützt durch die überaus große Anzahl anschaulicher Abbildungen, wird sich bei den Studierenden als Hilfe bei den Vorlesungen weitere Freunde erwerben. Auch bei vergleichend anatomischen Vorlesungen wird die systematische Übersicht der Wirbeltiere sowie die kurze Darstellung der vergleichenden Anatomie der einzelnen Organsysteme mit Vorteil verwendet werden können. Die Ausstattung ist einfach und zweckentsprechend, der Preis niedrig.

**Müller, Johannes.** Die Leibesübungen, ihre Anatomie, Physiologie und Hygiene, mit Anhang: Erste Hilfe bei Unfällen. Lehrbuch der medizinischen Hilfswissenschaften für Turn- und Sportlehrer, Turner und Sportsleute. 2. Auflage. Leipzig-Berlin, B. G. Teubner. 1920. Preis geheftet M. 10.—, gebunden M. 12.— und Teuerungszuschläge.

Die neue Auflage des während des Krieges vergriffenen Buches weist an den verschiedensten Stellen Umänderungen und Verbesserungen auf. Nicht nur ist die Literatur und die Ergebnisse neuerer Forschungen durchgesehen und berücksichtigt, sondern auch einzelne Abschnitte sind umgearbeitet, gekürzt und zusammengezogen. Die allgemeinverständliche Darstellung der Anatomie und Physiologie der einzelnen Organsysteme des menschlichen Körpers umfaßt etwa 250 Seiten. Sie ist klar und verhältnismäßig eingehend. Das Buch wird nicht nur zur Belehrung sportliebender Laien, sondern auch bei der Ausbildung von Turnlehrern vorzügliche Dienste leisten. Die Abbildungen sind gut gewählt. Ihre Wiedergabe ist sehr übersichtlich, der Druck klar, die Ausstattung gut.

Berichtigung zu der in Heft 8/9 erschienenen Arbeit von E. MICHEL:  
**Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von Bos taurus L.**

- S. 202, Z. 17 von oben: dieses Embryos (statt: dieser Embryonen);  
 S. 204, Z. 2 von unten: entspricht (statt: entspringt);  
 S. 209, Z. 4 von oben: er (statt: sie);  
 S. 210, Z. 4 von oben: Leberzellen (statt: Leberzylinder);  
 S. 210, Z. 5 von oben: Erythroblasten (statt: Erythroblastenkerne);  
 S. 211, Z. 13 von unten: Verdichtungszone (statt: Verdichtungszone);  
 S. 215, Z. 1 von oben: Hinter dem Worte Ausbildung ist einzuschalten: der Urnierengänge beim Embryo.

## Anatomische Gesellschaft.

Neues Mitglied:

Dr. MARTIN WOERDEMAN, Amsterdam, Histologisches Laboratorium,  
 J. D. Meyerplein 3.

Mitgliederbeiträge:

Seit der letzten Quittung in Nr. 11/12, Bd. 53 des Anatomischen Anzeigers sind folgende Zahlungen eingegangen: Jahresbeiträge von den Herren LECHÉ (20) 6 M, ROSENBERG (Nachzahlung für 1920) 9 M, RUPPRICHT (1916—20 je 5 M) 25 M, SIEGLBAUER (1919, 20, 21) 36 M.

Ablösung der Jahresbeiträge mit je 150 M durch die Herren BARGE, KOLMER (jetzt a. o. Prof. für Physiol., Abteilungsleiter am physiol. Inst. Wien), OERTEL, TRIEPEL, WOERDEMAN.

Nachzahlung als lebenslängliche Mitglieder mit je 100 M durch die Herren FICK, Graf SPEE, ZIMMERMANN.

## Personalia.

**Breslau.** Prof. Dr. H. TRIEPEL ist mit Ende September 1920 von den amtlichen Verpflichtungen als Abteilungsvorsteher am anatomischen Institut entbunden.

---

**INHALT. Aufsätze.** Hugo Fuchs, Über die Verknöcherung des Innenskeletes am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. (Schluß.) S. 353—371. — Marie Daiber, Das Bauchrippensystem von Sphenodon (Hatteria) punctatus Gray. Mit zwei Tafeln. S. 371—382. — P. Schiefferdecker, Über die Haarlosigkeit des Menschen. Eine Betrachtung. S. 383—396. — Alfons M. Sankott, Zweiter Beitrag zur Kasuistik der Varietäten der Art. radialis. Mit 2 Abbildungen. S. 397—398. — **Bücherbesprechungen.** SOMMER, GEORG, S. 398. — DROOGLEEVER FORTUYN, A. E. B., S. 398—399. — GOLDSCHMIDT, RICHARD, S. 399. — MÜLLER, JOHANNES, S. 399. — **Berichtigung,** S. 400. — **Anatomische Gesellschaft, Neues Mitglied, Mitgliederbeiträge,** S. 400. — **Personalia,** S. 400.

---

Abgeschlossen am 28. Oktober 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.

---

53. Bd.

✻ 2. Dezember 1920. ✻

No. 17.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Inwieweit ist der Wurmfortsatz am menschlichen Blinddarm ein rudimentäres Gebilde?

Von H. VON EGGELING.

Mit 6 Abbildungen und 5 Tabellen.

Über die morphologische und physiologische Bedeutung des Wurmfortsatzes, der außer beim Menschen nur noch bei wenigen Säugern als Anhang des Blinddarmes vorkommt, gehen die Meinungen der Forscher sehr auseinander. Nach der älteren Auffassung, die hauptsächlich durch GEGENBAUR (1870 S. 798, 1901 S. 180), WIEDERSHEIM (1908, 1909) und OPPEL (1897 S. 559), auch durch TREVES (1885 S. 529), CLADO (1892 S. 164), SCHRIDDE (1904) und MITCHELL (1905) vertreten wird, ist der Wurmfortsatz als ein rückgebildeter Endabschnitt des Blinddarmes anzusehen, der keine Funktion besitzt, vielleicht sogar schädlich wird. Neuerdings mehren sich die Stimmen, welche dem Wurmfortsatz eine funktionelle Bedeutung zuerkennen und ihn sogar als ein hochentwickeltes Organ erklären, das nicht rudimentären Charakter besitzt. Auf die Literatur über die physiologischen Leistungen des Wurmfortsatzes soll hier nicht näher eingegangen werden. Es sei nur hingewiesen auf die Abhandlungen von RIBBERT (1903) und ALBRECHT (1906). Als Vertreter der Ansicht, daß der Wurmfortsatz kein rudimentäres, rückgebildetes Organ

darstellt, sind vor allem zu nennen BERRY (1900, 1907), ELLENBERGER (1906), MUTHMANN (1913) und PETER (1918, 1920). Einen vermittelnden Standpunkt nimmt OPPEL in einer späteren Veröffentlichung ein. Er sagt hier (1901 S. 265 ff.), daß zwischen den Anschauungen von BERRY und den seinigen nur ein scheinbarer Widerspruch bestände. Je mehr sich der Blinddarm bzw. der Wurmfortsatz spezialisierten durch Übergang in die Dienste des Lymphgefäßsystems, um so mehr erfolge Rückbildung dieses Darmabschnittes als Nahrung aufnehmendes und verdauendes Organ. Es träte ein Funktionswechsel ein. Auch ALBRECHT (1906) erwägt das Vorkommen eines Funktionswechsels am Ende eines ursprünglich großen Blinddarmes unter einseitiger Fortbildung der lymphatischen Funktionen. Diese sind aber auch schon bei manchen niederen Säugern, deren Cäcum mit einem stark entwickelten lymphatischen Apparat ausgestattet ist, in reger Tätigkeit. Andererseits sieht MAGNAN (1912) in den kurzen Cäca von Vögeln trotz ihres Reichtums an lymphoidem Gewebe atrophische Organe, die wahrscheinlich ihre Rolle ausgespielt haben.

Um zu den sich widersprechenden Anschauungen Stellung nehmen zu können, ist es notwendig, ihre Begründung kennen zu lernen.

Die ältere Auffassung des Wurmfortsatzes als eines rückgebildeten Endabschnittes eines bei den Vorfahren viel umfangreicheren Blinddarmes ist hervorgegangen aus der Kenntnis eines sehr reichen vergleichend-anatomischen Materials und aus darauf sich gründenden stammesgeschichtlichen Erwägungen. Der feinere Bau dieser Darmabschnitte wurde dabei nur wenig berücksichtigt. Das Vorkommen reichlichen lymphoiden Gewebes war zwar erkannt, wurde aber in seiner funktionellen Bedeutung nur so weit bewertet, daß GEGENBAUR im Blinddarm die Ursprungsstätte lymphoiden Gewebes sieht, von der aus lymphoide Organe sich einerseits nach dem Mitteldarm, andererseits nach dem Enddarm ausbreiteten.

Nach GEGENBAURS Darstellung (1901 S. 181) muß bei niederen Säugetiergruppen oder deren Vorfahren ein langer und weiter Blinddarm vorhanden gewesen sein. Dieser spielte bei der Verdauung und Resorption, namentlich herbivorer Formen, eine wichtige Rolle. Mit der Änderung der Nahrung und Wechsel in der Gestaltung des Magens erfolgte bei den Nachkommen der niederen Formen eine an der Spitze des Blinddarmes beginnende und nach dem Anfang hin fortschreitende Abnahme an Länge und Durchmesser, so daß bei manchen Säugern nur ein ganz kurzer Blindsack sich erhielt, während

bei anderen ein wurmförmiger enger Darmabschnitt als Rest des ursprünglich langen und weiten Blinddarmendes bestehen blieb. Dieser Wurmfortsatz wird als ein rudimentärer und funktionsloser Anhang des nur noch auf eine kürzere Strecke weiten und funktionierenden Blinddarmes bezeichnet. Die Funktionslosigkeit des Wurmfortsatzes ist hier nur in dem Sinne aufzufassen, daß er bei der ursprünglichen Leistung des Blinddarmes, der Aufschließung und Resorption namentlich vegetabiler Nahrungsstoffe, nicht mehr mitwirkt.

Denjenigen Forschern, die in neuerer Zeit dem Wurmfortsatz eine hohe funktionelle Bedeutung zuschreiben und seine Entstehung aus einem viel umfangreicheren Blinddarm von Vorfahrenformen anzweifeln oder bestreiten, ist gemeinsam die besondere Berücksichtigung des lymphoiden Gewebes. Die vergleichend-morphologische Betrachtungsweise, bei welcher die verwandtschaftlichen Beziehungen der Tierformen für die Vergleichung maßgebend sind, tritt hier mehr zurück.

BERRY gibt in seiner ersten Abhandlung (1900), meist in aller Kürze, eine Beschreibung verschiedener Blinddärme. Er betrachtet besonders deren Spitze, die bei manchen Formen durch einen Wurmfortsatz dargestellt wird. Von den Fischen an durch die ganze Wirbeltierreihe bis zum Menschen hindurch untersuchte BERRY nur einzelne Vertreter der größeren Gruppen mit Ausschluß der Reptilien. Die ganze Prosimier-Primatenreihe wird hier mit zwei Arctopithecii und drei Catarrhinen in wenigen Sätzen abgetan. In allen Cäca mit Ausnahme der Fische, Amphibien, Marsupialier, Edentaten, des Igels und eines Nagers (*Dolichotis*) fand sich Lymphgewebe stärker ausgebildet als in anderen Dickdarmabschnitten. Das Lymphgewebe kann sich diffus über die ganze Länge des Cäcum verteilen, was besonders bei langen Blinddärmen der Fall ist, oder es kann, namentlich in kurzen Blinddärmen, zu abgegrenzten Massen zusammengeläuft sein. Stets ist es gegen die Spitze des Cäcum deutlicher ausgeprägt. BERRY schließt aus den vorliegenden Beobachtungen, daß das Cäcum niederer Tiere das histologische Homologon der menschlichen Appendix ist. Es besteht in der Wirbeltierreihe die Neigung zur Ansammlung des lymphoiden Gewebes in einem besonderen Abschnitt des Darmkanales. Der Wurmfortsatz des Menschen ist seiner Ansicht nach nicht ein Rudiment, sondern ein besonders differenzierter Teil des Verdauungsrohres. Zu denselben Schlüssen gelangt die mir nicht zugängliche Arbeit von BERRY (1907), über die SCHWALBE referierte (Jahresberichte 1907, B1. 3, S. 378). Hier sind auch Angaben über Lage und Größe verschiedener Typen von Cäcum und Wurmfortsatz gemacht.

Die außerordentlich inhaltreiche Arbeit von ELLENBERGER (1906), der eine sehr wertvolle physiologische Untersuchung desselben Forschers (1879) vorangeht, bringt ein umfangreiches, vergleichend-anatomisches Material, aus welchem der Verfasser den Schluß zieht (S. 170), daß keine genügenden Unterlagen vorhanden sind für die Auffassung der Appendix als eines rückgebildeten

Körperteiles. Er betont auch S. 171, daß die Ontogenese des Wurmes nicht als eine einfache Hemmung oder Rückbildung sich darstellt, sondern die Umwandlung eines Bindegewebs- und Epithelorganes in ein cytoblastisches Gebilde zeigt. Der Wurmfortsatz ist also nicht ohne weiteres ein rudimentäres Organ. Die Art seiner Funktion läßt sich freilich nicht feststellen (S. 181). Auch ALBRECHT (1906) kann über diese Frage nur Theorien bringen.

Auf Grund eigener Beobachtungen beschrieb MUTHMANN (1913) die Blinddärme der Säugetiere nur bei einzelnen Vertretern der größeren Gruppen. Unsere Kenntnis der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge in der Ausbildung der Blinddärme wird dadurch nicht wesentlich gefördert, zumal von einer eingehenden Heranziehung des großen, in der Literatur niedergelegten Materials abgesehen ist. Ohne nähere Beweisführung spricht MUTHMANN die Vermutung aus, daß die Säuger von reptilienähnlichen Vorfahren ein unbedeutendes Divertikel an der Grenze von Mittel- und Enddarm oder nur die Neigung zur Bildung eines solchen erben. Große Blinddärme hätten sich bei Säugern entwickelt, bei denen animalische Nahrung keine wesentliche Rolle spielt und die meist einen einfachen Magen besitzen. MUTHMANN hält aber den Beweis nicht für erbracht, daß die kleineren Cäca und Wurmfortsätze mancher Säuger aus der Reduktion umfangreicherer Gebilde hervorgegangen seien, er sieht vielmehr im Wurmfortsatz den höchsten Grad der Ausbildung eines lymphoiden Organes, das der Berührung mit dem Chymus fast vollständig entzogen und dadurch besonders vorteilhaft für seine Funktion gebaut ist. Diese Anschauung wird in unvollkommener Weise zu begründen versucht durch den Hinweis auf Befunde bei Tieren, die gar nicht unmittelbar vergleichbar sind, besonders Einrichtungen beim Kaninchen. Hier sind, ähnlich wie bei Tapir (SCHILLER 1915) und Mensch (JACOBSSON 1915), die Lymphfollikel von einer Berührung mit dem Darminhalt ferngehalten. Weder funktionell noch morphologisch ist nach MUTHMANNS Auffassung der Wurmfortsatz ein verkümmertes Überbleibsel von den Ahnen her. Er neigt vielmehr der Ansicht zu, daß der Wurmfortsatz aus dem Cäcalende herausgewachsen ist durch fortschreitende Vergrößerung der bei niedriger stehenden Tierformen hier vorhandenen, ursprünglich kleinen Ansammlung von lymphoidem Gewebe, der Tonsilla caecalis.

In jüngster Zeit endlich hat PETER (1918, 1920) in kurzen Ausführungen und ohne neues Material beizubringen, zu unserer Frage Stellung genommen. Er hält durch MUTHMANNS Untersuchungen den Nachweis für erbracht, daß vergleichend-anatomisch nicht zu beweisen sei, ob die Vorfahren des Menschen ein längeres Cäcum besessen haben. Die vergleichende Anatomie gäbe nicht den geringsten Anhaltspunkt dafür, daß der Wurmfortsatz des Menschen ein rudimentäres Organ sei. Andererseits hält es PETER für erwiesen, daß die Appendix eine wichtige Funktion zu erfüllen hat. Das enge Lumen, das Fehlen von Falten und Haustra soll für eine besondere Tätigkeit sprechen, ganz besonders aber der eigenartige lymphoide Apparat der Schleimhaut. Deshalb sei der Wurmfortsatz ein ganz besonders zweckmäßig gebautes Organ, das den lymphoepithelialen Organen (MOLLIER 1914) zuzurechnen ist. Seine spezielle Funktion bedürfe noch der Aufklärung.

Wie OPPEL (1905) betont, vollzieht sich die Ansammlung von lymphoi-

dem Gewebe im Wurmfortsatz bei Säugern aber keineswegs entsprechend dem Aufsteigen in der Wirbeltierreihe, sondern tritt in verschiedenen Gruppen unabhängig voneinander auf, z. B. bei den Monotremen. Das gesamte adenoide Gewebe des Darmes soll (1905, S. 115 ff.) dieselbe Bedeutung haben wie die Lymphdrüsen, nämlich der Lymphzellbildung zu dienen. Die lymphoiden Organe des Darmes seien keine Schutzorgane, sondern gerade ein *Locus minoris resistentiae* für das Eindringen von Schädlichkeiten. Den Lymphzellen werden von OPPEL verschiedene Aufgaben, z. B. die Bildung von Antikörpern, zugeschrieben.

Versuchen wir die von den verschiedenen Forschern vorgebrachten Meinungen gegeneinander abzuwägen, so muß zugegeben werden, daß der Wurmfortsatz nur insoweit funktionslos ist, als er an den Verdauungsvorgängen des Cäcum wohl keinen oder keinen wesentlichen Anteil hat. Die starke Entwicklung des cytoblastischen Gewebes im Wurmfortsatz bestärkt in der Annahme, daß ihm eine besondere Funktion zukommt, über welche sich aber noch nichts Sicheres hat feststellen lassen. Die auf ausgedehnte vergleichend-anatomische Beobachtungen gegründete Annahme, daß der Wurmfortsatz das Rudiment eines großen Blinddarmes sei, ist durch die neueren Untersuchungen (BERRY, MUTHMANN, PETER) nicht erschüttert, bedarf aber einer noch gründlicheren Nachprüfung<sup>1)</sup>.

Gegenüber ALBRECHT (1906), der fragt, welche Tierklassen herangezogen werden sollen, um zu beweisen, daß der Wurmfortsatz des Menschen ein rückgebildetes Organ ist, und PETER (1918, 1920), der der vergleichenden Anatomie jede Eignung zur Entscheidung dieser Frage abspricht, muß auf folgendes hingewiesen werden:

Es stehen zwei Wege vergleichend-anatomischer Forschung offen, die erst begangen sein müssen, ehe die Ungültigkeit der älteren Anschauung als dargetan gelten kann. Der erste Weg wäre eine ausgedehnte Durchforschung aller Blinddarmbildungen bei Wirbeltieren oder wenigstens bei Säugetieren, die unter eingehender Würdigung unserer bisherigen Vorstellungen von den verwandtschaftlichen Beziehungen der Tierformen untereinander den phylogenetischen Entwicklungsgang aufzuklären versuchten. Selbstverständlich ist dabei auch zu berücksichtigen, wie weit die verschiedenen Blinddarmformen

1) Dessen war sich auch GEGENBAUR wohl bewußt, wie daraus hervorgeht, daß im S.-S. 1893 mein Freund VICTOR VON HOFMANN im Heidelberger Anatomischen Institut, wo ERNST SCHWALBE und ich mit der Abfassung unserer Doktorarbeit beschäftigt waren, eine umfassende Bearbeitung der Säugetierblinddärme begann, die aber wegen des frühen Todes des jungen Forschers nicht zum Abschluß gelangte.

aus den Ernährungs- und sonstigen Lebensverhältnissen der Tiere sich ursächlich verstehen lassen. Für eine solche Untersuchung liegt bereits ein umfangreiches Material in der älteren Literatur vor. Es ist zum großen Teil, wenn auch keineswegs vollständig, in dem Werk von OPPEL (1897) zusammengetragen, aber nicht weiterverarbeitet. Einen wichtigen Anfang in der Beschreibung des ersten Weges bedeutet die Arbeit von KOSTANECKI (1913), die in demselben anatomischen Hefte wie die Abhandlung von MUTHMANN erschienen ist, aber leider nicht die gleiche Berücksichtigung erfahren hat. KOSTANECKI leitet seine Darstellung mit der sehr zutreffenden Bemerkung ein, daß zwar viele Einzelbeschreibungen die ungeheure Mannigfaltigkeit der Blinddarmbildungen bei den Wirbeltieren erkennen lassen, aber nur in spärlicher Anzahl Arbeiten vorhanden sind, „welche von morphologischen Gesichtspunkten die Beobachtungen vergleichen und sichten, um die allmähliche Herausbildung der Gestalt des Cäcums festzustellen“<sup>1)</sup>.

Der zweite Weg verläuft in umgekehrter Richtung von den Endzweigen des Stammbaumes nach der Wurzel hin. Er geht von der Vergleichung möglichst nahe verwandter Formen aus, stellt bei diesen Übereinstimmungen und Verschiedenheiten fest und sucht dadurch Aufschluß zu bekommen über den gemeinsamen Ausgangspunkt. Dieser dient dann wieder zur Vergleichung mit den nächstverwandten tieferstehenden Formen, woraus sich neue Unterlagen für die Rückwärtsverfolgung des stammesgeschichtlichen Entwicklungsganges ergeben werden. In dieser Weise soll auf den folgenden Blättern eine Vergleichung der Blinddarmbildungen im Prosimier-Primatenstamm durchgeführt werden. Auf die sehr zerstreute Literatur wird nur insoweit eingegangen, als sie zur Lösung unserer Frage unmittelbar wichtig erscheint. Besonders ist hinzuweisen aus der älteren Literatur

---

1) In diesem Zusammenhang ist es wohl gut, einmal wieder auf folgende Bemerkung GEGENBAURS (1901 S. 132) hinzuweisen: „Indem wir die mannigfaltigen, am Darmkanal der Wirbeltiere bestehenden anatomischen Tatsachen als Ergebnisse physiologischer Sonderung betrachten, welche den verschiedenen Abschnitten verschiedene Funktionen zukommen ließ, ist es doch nur ganz im allgemeinen möglich, diese Funktionen zu bezeichnen, da die vergleichende Physiologie in diesem Gebiete kaum ihr Arbeit begonnen hat. Wir meinen damit keineswegs die Behandlung verschiedener Tiere, die bloße Aufzählung von Tatsachen, sondern eben die ‚Vergleichung‘, welche im ganzen kaum geübt wird.“

auf die Schilderungen von CUVIER (1810 S. 452, 470 ff.) und MECKEL (1829 S. 728 ff.). Hier findet sich auch eine Reihe von Zahlenangaben.

Wir setzen die Zustände beim

### Menschen

im allgemeinen als bekannt voraus und beginnen unsere Untersuchungen mit den

### Anthropoiden.

Es ist seit langem bekannt, daß das Cäcum der Menschenaffen mit einem Wurmfortsatz versehen ist.

Eine Reihe von älteren Beobachtungen ist bei OPPEL (1897) zusammengestellt. Sie betreffen Hylobates, Gorilla, Orang und Schimpanse, machen auch Angaben über die Länge des Wurmfortsatzes, die zwischen 78 mm (Hylobates) und 212 mm (Gorilla) schwanken. In anderen Fällen wird nur mitgeteilt, daß der Wurmfortsatz ziemlich kurz wäre (bei Hylobates nur 35 mm [VROLIK 1841 S. 47, 1843 S. 34]) oder sehr lang (jugendlicher weiblicher Schimpanse, Gesamtlänge 140 mm, Scheitel-Afterlänge 490 mm [VROLIK 1841 S. 47], Gorilla [MITCHELL 1905 S. 513], vier Exemplare von Orang [DE HAAN und GRIJNS 1907]). Bei einem jugendlichen Orang fand MUTSMANN (1913) den Blinddarm 60 mm, den Wurmfortsatz 120 mm lang.

VROLIK (1841) vermutet, daß der verhältnismäßig kurze Wurmfortsatz des Gibbon den Übergang bildet zum völligen Fehlen dieses Gebildes bei anderen Affen. Meist ist der Wurmfortsatz deutlich vom Cäcum durch eine scharfe Abnahme der Lichtung abgesetzt (Gibbon, TREVES 1885, S. 473, Abb. 15 c, S. 528). Bisweilen aber gehen beide Teile unter allmählicher Abnahme des Durchmessers ineinander ohne scharfe Grenze über (Orang, VROLIK 1841). Nach der Ansicht von ELLENBERGER (1906 S. 144) ist das Cäcum der Anthropomorphen verhältnismäßig sehr klein und beträgt etwa  $\frac{1}{10}$  der Körperlänge. Auch nach MITCHELL (1905 S. 513, Abb. 45) ist das Cäcum des Gorilla kurz. Bei Orang und Schimpanse fand er es weiter und geräumiger. Über den feineren Bau des Anthropoidenblinddarms macht nur ELLENBERGER (1906 S. 171) die Mitteilung, daß der Wurmfortsatz wie beim Menschen ein cytotlastisches Organ ist und die Schleimhaut gewissermaßen eine einzige Follikelplatte darstellt.

Eine Übersicht über meine eigenen Beobachtungen gibt die beigefügte Tabelle I.

Bei den von mir untersuchten Tieren fand ich überall einen Wurmfortsatz, der sich deutlich vom Blinddarm unterscheidet. Nur bei dem einen Orang (vgl. Abb. 1) gingen beide Darmabschnitte allmählich ineinander über. Am Cäcum waren stets drei Tänien deutlich zu erkennen. Von diesen treten zwei, eine lateral und eine ventral gelegen, deutlich hervor, eine dritte (Taenia mesocolica) ist nur gering ausgeprägt. Aufgeschnitten wurden die beiden Präparate von Orang, ferner von Schimpanse I und von Hylobates. Bei den ersteren drei fand

Tabelle 1. Anthropomorphae<sup>1)</sup>.

		Länge in mm					Stamm <sup>2)</sup>	Dünnd.	Cäcum	Wurm <sup>3)</sup>	Colon	Stamm:	Dünndarm	Stamm:	Dickdarm <sup>3)</sup>	Dickdarm:	Cäcum + Wurm:	Cäcum:
		Länge in mm																
		total	Stamm <sup>2)</sup>	Dünnd.	Cäcum	Wurm <sup>3)</sup>												
Pan satyrus (Trog <sup>1)</sup> od. niger)	I ♀	—	—	4420	50	167	950	—	—	—	7.57	—	—	—	3.78	4.37	19.00	
desgl.	II ♂	700	420	3180	45	100	830	—	—	—	8.12	—	—	—	3.26	5.72	18.44	
desgl.	♂	780	480	3900	45	135	770	—	—	—	8.12	—	—	—	4.10	4.27	17.11	
Simia satyrus (Orang)	I ♀	780	380	2570	45	125	950	—	—	—	6.76	—	—	—	2.29	5.58	21.11	
desgl.	II ♀	—	—	3900	54	115	1050	—	—	—	—	—	—	—	3.12	6.21	19.44	
Hylobates agilis (rafflesi)	♂ + ♀	580	276	1252	20	37	345	—	—	—	4.53	—	—	—	3.11	6.05	17.25	

Tabelle 2. Menschliche Kinder.

I ♀ 6 Monate	580	375	4896	25	73	687	13.05	2.09	6.23	7.01	27.48
II ♂ 18 Monate	660	420	3385	32	66	670	8.06	1.82	4.30	6.83	20.93
III ♀ 24 Monate	670	440	4248	32	40	800	9.65	1.90	4.87	11.11	25.00

Pithecius pileatus ♀	420	380	1400	65	—	685	3.68	1.97	1.86	—	10.53
Nemestrinus (Inuus) nemestrinus ♂	600	490	3140	85	—	1130	6.40	2.47	2.58	—	13.29
Pithecius fasciatus (Inuus cynomolgus) ♀ I	750	350	1835	65	—	700	5.24	2.18	2.39	—	10.76
Pithecius fasciatus (Inuus cynomolgus) ♀ II	670	300	1420	58	—	465	4.73	1.74	2.71	—	8.01
Pithecius (Inuus spec.) ♂	590	255	1233	40	—	410	4.83	1.76	2.74	—	10.25
Pithecius (Inuus spec.) ♀	600	230	1275	40	—	350	5.54	1.69	3.26	—	8.75
Cercopithecus cynosurus ♀	840	400	1900	52	—	690	4.75	1.85	2.56	—	13.26
Cercopithecus callitrichus (sabaens) ♀	640	290	1760	50	—	790	6.06	2.89	2.09	—	15.80
Cercopithecus callitrichus (sabaens) ♂	—	—	1860	32	—	570	—	—	3.08	—	17.81
Erythrocebus (Cercopithecus) patas ♀	780	360	1580	37	—	500	4.38	1.49	2.94	—	13.51
Papio papio (Cynocephalus sphinx) ♂	800	420	1830	57	—	700	4.35	1.80	2.41	—	12.28
Papio (Cynocephalus) anubis doguera ♀	830	420	2670	63	—	820	6.35	2.10	3.02	—	13.01
Presbytis spec. ♀	1120	470	3350	112	—	960	7.12	2.28	3.12	—	8.57

1) In der Benennung der Tiere bin ich BREHM (1916) gefolgt. Die Namen, unter denen die Präparate meist wohl nach den Angaben der Händler oder Zoologischen Gärten, von denen sie bezogen waren, in dem Material der hiesigen Anatomischen Anstalt aufgeführt sind, wurden in Klammern beigefügt.

2) Scheitel-After bzw. Schwanzwurzel.

3) Dickdarm umfaßt hier Wurmfortsatz, Cäcum und Colon, aber nicht das Rektum.

sich eine scharfe Abgrenzung zwischen Blinddarm und Dickdarm, wie sie auf der Abb. 1 in etwas schematisierter Weise nach einem extremen Fall bei Schimpanse II dargestellt ist. Die Abgrenzung besteht in einer annähernd ringförmigen Schleimhautfalte, deren medialer Teil sehr hoch, der laterale sehr schmal ist. Zwischen den Rändern der Falte bleibt eine schmale spaltförmige Öffnung, durch welche Cäcum und Colon miteinander in Verbindung stehen. Die Längsachse des Spaltes steht in dorsoventraler Richtung und hat im vorliegenden Falle eine Länge von 28 mm. An der Unterfläche des medialen Abschnittes der Ringfalte liegt die Einmündung des Ileum in das Cäcum. Auch diese hat die Form eines engen, queren Spaltes von etwa 10 mm Längsdurchmesser. Dieselbe Art der Abgrenzung zeigt der zweite Orang. Bei Schimpanse I ist der äußere Teil der Ringfalte nicht so scharf ausgeprägt und die Mündung des Ileum liegt nicht so deutlich an der Unterfläche des medialen Faltenendes, sondern mehr an dessen Basis. Ganz anders verhält sich Hylobates. Hier fehlt eine ausgeprägte Grenzfalte zwischen Cäcum und Colon. Die Mündung des Ileum in das Cäcum wird von zwei Falten begrenzt, von denen die obere kürzer ist als die untere.

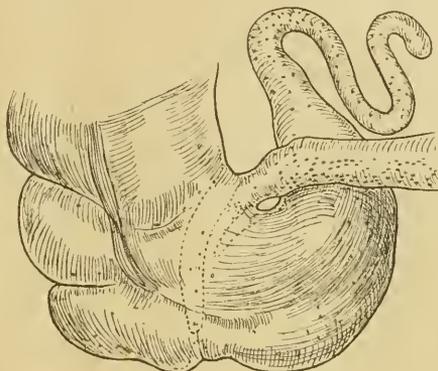


Abb. 1. Schimpanse I, Vergr. 1:2.

Abb. 1 zeigt auch das Verhalten der lymphoiden Organe, soweit aus der Betrachtung des aufgeblasenen Darmes mit bloßem Auge und der Untersuchung mit der Lupe nach dem Aufschneiden ein Aufschluß darüber zu gewinnen war. Am Ende des Ileum, finden sich dichte Ansammlungen von Lymphfollikeln, besonders gegenüber der Mesenterialinsertion. Im Blinddarm sind, ebenso wie im Beginn des Colon, einzelne Lymphfollikel verteilt, die im Grunde kleiner Schleimhautgrübchen liegen. Gegen den Anfang des Wurmfortsatzes scheint sich die Schleimhaut zu verdicken. Gleichzeitig nimmt die Zahl der Grübchen und lymphoiden Organe zu. Gegen die Spitze des Wurmfortsatzes werden sie wieder spärlicher und gleichzeitig nimmt anscheinend die Dicke der Schleimhaut ab.

Diese Befunde werden bestätigt durch die mikroskopische Unter-

suchung des Wurmfortsatzes von Orang II. Dieser wurde in sechs etwa gleich große Stücke zerlegt und von den fünf obersten eine Anzahl von Querschnitten, durch das blinde Ende Längsschnitte gelegt. In der Tat finden sich überall Ansammlungen von lymphoidem Gewebe, aber im ganzen doch nur sehr spärlich. Sie sind umfangreicher und zahlreicher am Beginn des Wurmfortsatzes, woselbst sie in der Wand von Schleimhautgrübchen gelegen sind. Gegen das Ende hin nehmen sie an Zahl und Umfang ab und erscheinen hier als einfache solitäre Follikel ohne Schleimhautvertiefung. Die Angaben von ELLENBERGER (1906) konnte ich also an meinem Material nicht bestätigen.

### Vergleichung.

In den allgemeinen Formverhältnissen von Blinddarm und Wurmfortsatz besteht zwischen unseren Befunden bei den Anthropoiden und den bekannten Zuständen beim Menschen Übereinstimmung. Im einzelnen lassen sich aber allerlei Verschiedenheiten feststellen. Bei der Durchführung des Vergleiches ist im Auge zu behalten, daß die von uns untersuchten Menschenaffen sämtlich jugendliche Tiere sind, also vor allem kindliche Leichen vom Menschen zum Vergleich herangezogen werden müssen. Über die Größe des Wurmfortsatzes beim Menschen liegen ausgedehnte Messungen von RIBBERT (1893) vor. Danach kann es im Vergleich mit den in der Literatur mitgeteilten Maßangaben bei Anthropoiden schon keinem Zweifel unterliegen, daß der Wurmfortsatz der Menschenaffen mit Ausnahme von *Hylobates* absolut eine erheblich größere Länge besitzt als der des Menschen. Das Verhältnis der Wurmfortsatzlänge zur Dickdarmlänge ändert sich beim Menschen während der Entwicklung nach RIBBERT bedeutend. Während es beim Neugeborenen 1:10 beträgt, sinkt es beim Erwachsenen auf 1:20. Leider enthält die Arbeit von RIBBERT keine Einzelzahlen. Die Ergebnisse von Darmmessungen sind ja wohl immer nur mit großer Vorsicht zu bewerten, weil der Kontraktionszustand der Muskulatur, der Erhaltungszustand des Präparates und das Verfahren des Messenden erhebliche Fehlerquellen in sich schließen. Mit dieser Einschränkung vergleichen wir die Maße der Tabellen I und II untereinander. Die letztere Tabelle enthält von mir vorgenommene Messungen an drei Kindern, deren Rumpflänge etwa mit der der untersuchten Anthropoiden übereinstimmt. Anscheinend ist beim menschlichen Kinde der Dünndarm absolut und im Vergleich mit der Stammlänge etwas länger als bei den Menschenaffen, der Dickdarm dagegen etwas kürzer. Auch unsere Messungen

lassen ebenso wie die von RIBBERT keinen Zweifel darüber, daß bei den meisten Menschenaffen Blinddarm und Wurmfortsatz absolut und in ihrem Verhältnis zum Dickdarm erheblich größer sind als beim menschlichen Kinde. Am wenigsten deutlich ist dies bei *Hylobates* der Fall. Ähnlich wie bei letzterem ist auch beim menschlichen Kinde keine scharfe Abgrenzung zwischen Cäcum und Colon vorhanden. Doch ist eine solche angedeutet äußerlich durch die sogen. TOLDT'sche Grenzfurche (TOLDT 1894, SCHRIDDE 1904 S. 159), innerlich durch Ausläufer der beiden Falten, die die Mündung des Ileum begrenzen. Beim erwachsenen Menschen soll häufig die untere Lippe dieser Falte die größere sein, wie wir es bei *Hylobates* fanden. Unser Präparat vom 1 $\frac{1}{2}$ jährigen Kinde zeigt dagegen ein umgekehrtes Verhalten.

Die Ausstattung des Anthropoidenwurmfortsatzes mit lymphoiden Organen ist offenbar sehr viel geringer als beim Menschen.

Es würde sich nun die Frage erheben, ob die gemeinsamen Vorfahren von Mensch und Menschenaffen einen kleineren Blinddarm und Wurmfortsatz besessen haben wie der Mensch und ob bei den Anthropoiden eine Vergrößerung beider Teile erfolgte, oder ob die gemeinsame Vorfahrenform einen größeren Blinddarm und Wurmfortsatz besaß, der in der Richtung der menschlichen Entwicklung eine Reduktion erfuhr. Keinesfalls kann die größere Länge des Wurmfortsatzes der Menschenaffen mit einer weiteren Ausbildung von dessen lymphoiden Organen in Zusammenhang stehen, da sie ja gerade hier am Ende recht spärlich sind. Wohl aber kann sich die reiche Ausgestaltung des kürzeren menschlichen Wurmes mit Lymphfollikeln dadurch erklären, daß mit der Verkürzung desselben eine Konzentration dieser Gebilde auf eine kleinere Oberfläche erfolgte. Die starke Ringfalte an der Grenze von Cäcum und Colon der Anthropoiden bewirkt jedenfalls einen längeren Aufenthalt der Kotmassen im Cäcum, vielleicht auch im Wurmfortsatz, wodurch möglicherweise sekundär eine Dehnung desselben zustande kam. Danach erscheint also wahrscheinlich, daß die gemeinsame Stammform einen mit einem Wurmfortsatz versehenen Blinddarm besaß, der mindestens dieselbe Größe hatte wie beim Menschen, vielleicht aber auch noch größer war.

Weitere Aufklärung kann uns nur die nächstniedere Primatengruppe bringen. Wir wenden uns deshalb zu den

#### **Catarrhinen.**

Der Blinddarm der Altweltaffen besitzt keinen Wurmfortsatz.

Die Literatur enthält darüber zahlreiche Angaben, von denen nur wenige bei OPPEL (1897) wiedergegeben sind. Viele Beobachtungen sind unter anderen Titeln derartig versteckt, daß sie nur schwer zu finden sind. Eine Vollständigkeit der Anführung wird sich wohl kaum erreichen lassen, braucht auch für unseren Zweck nicht angestrebt zu werden.

Aus der älteren Literatur sei hier nur auf die vielfach nicht berücksichtigte Arbeit von TREVES (1885 S. 472, *Cercopithecus fuliginosus*, Abb. 15 a und b S. 528) verwiesen. Es finden sich ferner Angaben bei BRADLEY (1903 S. 510, 511, *Cercocebus fuliginosus*), SCHRIDDE (1904), MITCHELL (1905 S. 511, *Cercopithecus*, verschiedene Arten, *Nasalis larvatus*), ELLENBERGER (1906 S. 144, Paviane, *Macacus rhesus*), WEINBERG (1906), TROUËSSART (1906, *Macacus, Cercopithecus*), MUTHMANN (1913 S. 73 und 93, *Cynocephalus, Cercopithecus sabaesus, Macacus rhesus*). Die Beobachtungen stimmen fast alle darin überein, daß der Blinddarm der Catarrhinen ein ziemlich weiter, meist kegelförmig zugespitzter Sack von wechselnder, aber stets ziemlich geringer Länge ist. Nur WEINBERG gibt eine kurze Beschreibung, daß er unter 19 *Macacus sinicus* zweimal und unter 19 *Macacus cynomolgus* ebenfalls zweimal kleine Appendices gefunden habe. Die Appendix saß 1–2 cm von der Ileocäcalöffnung entfernt. Sie besaß eine dicke gefaltete Schleimhaut mit LIEBERKÜHN'schen Drüsen und relativ spärlichen Lymphfollikeln. Wenn auch TROUËSSART bezweifelt, daß die Artbestimmung von WEINBERG richtig ist, so bleibt diese Beobachtung doch außerordentlich interessant. Ähnliches hat vielleicht MAUMUS (1912 S. 249) gesehen, welcher sagt, daß zwar bei Cercopitheken ein Wurmfortsatz fehle, dieser aber zu erscheinen beginne in Gestalt einer fingerförmigen, spitz zulaufenden Verlängerung, die sich an das Cäcum anschließt. Nach ELLENBERGER (1906) ist die Cäcumlänge bei Pavianen und *Macacus rhesus* etwa gleich  $\frac{1}{10}$  der Körperlänge. Bei den meisten Affen aber sei das Cäcum länger, etwa gleich  $\frac{1}{5}$  der Körperlänge. Die Ileocäcalöffnung beschreibt BRADLEY bei *Cercocebus fuliginosus* als rundlich, umgeben von einer kreisförmigen, dicken, vorragenden Schleimhautfalte, die nicht als sehr wirkungsvolle Klappe erscheint. Eine Faltung an der dorsalen Wand bildet hier an einem frischen Präparat eine scharfe Grenze zwischen Cäcum und Colon. In der Regel werden drei Tänien beobachtet. Nur OWEN (1868) gibt an, daß der Blinddarm von *Cercopithecus* durch vier Längsbänder gefaltet sei (OPPEL 1897).

Näheres über den lymphoiden Apparat bringt MUTHMANN (1913 S. 93). Er sah am Ende des Dünndarmes bei *Cercopithecus sabaesus* und *Macacus rhesus* eine Tonsilla iliaca und im Cäcum sowie dem Anfang des Colon etwa 2 mm große Lymphknötchen derartig verteilt, daß auf jedes Haustrium etwa 2–3 entfallen.

Das von mir verwertete, ziemlich umfangreiche Material ist in Tabelle III zusammengestellt. Niemals habe ich bei Catarrhinen einen Wurmfortsatz gesehen, sondern stets nur einen Blinddarm, der die Gestalt eines mehr oder weniger plumpen Kegels von wechselnder

Länge besitzt. Eine besonders schlanke und lange Form ist auf Abb. 2 dargestellt. Der Blinddarm besitzt stets drei Tánien, von denen die mediale weniger ausgeprägt zu sein pflegt, und außerdem eine wechselnde Zahl von Haustra. Eine solche Regelmäßigkeit von Haustrenbildungen, wie sie SCHRIDDE (1904) beschreibt, konnte ich an meinem Material nicht bestätigen. Gegen das blinde Ende des kegelförmigen Cäcum, etwa  $1\frac{1}{2}$ —3 cm davon entfernt, verschwinden die Tánien, indem sie sich zu einem einheitlichen Längsmuskelmantel zusammenlegen. Eine Grenze zwischen Cäcum und Colón ist äußerlich mehr oder weniger deutlich durch eine tiefergreifende, von den Tánien unterbrochene Plica sigmoidea angezeigt. Sie liegt stets unmittelbar distal von der Einmündungsstelle des Ileum.

Zu näherer Untersuchung, auch von der Innenfläche aus, wurden aus- und aufgeschnitten die Präparate von *Presbytis spec.*, *Cercopithecus sabaeus* ♂, *Pithecus pileatus*, *Inuus cynomolgus* ♀ I. Überall machte sich hier eine Ringfalte bemerkbar, die von mäßiger Höhe, am stärksten in der Nähe der Einmündungsstelle des Ileum, und nach beiden Seiten hin verstreichend in die Darmlichtung vorspringt. Die Mündung des Ileum hat rundliche Gestalt. Sie wird von einer Falte umgrenzt, die ringsum gleichmäßig erscheint und keine getrennten Lippen erkennen läßt. Bei allen Tieren war am Ende des Ileum, gegenüber der Mesenterialinsertion, ein ansehnlicher PEYER'scher Haufen vorhanden. In der ziemlich dicken Schleimhaut des Cäcum war es nur bei *Presbytis* und *Pithecus pileatus* möglich, einzelstehende Lymphorgane, die bei ersterer Form in Grübchen zu liegen schienen, zu erkennen. Die mikroskopische Untersuchung von Quer- und Längsschnitten durch das Ende des Blinddarms von *Cercopithecus sabaeus* und *Presbytis* lehrte, daß hier keine stärkeren Ansammlungen von lymphoidem Gewebe vorhanden sind, sondern nur ganz vereinzelt Lymphfollikel vorkommen.

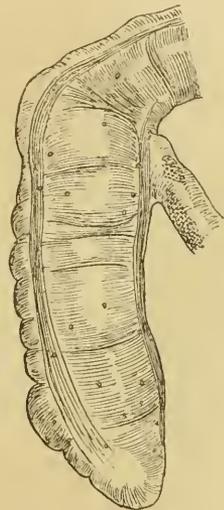


Abb. 2. *Presbytis spec.*  
Vergr. 1:2.

#### Vergleichung.

Die Zahlenangaben der Tabelle III lehren, daß der Dünndarm der Catarrhinen noch kürzer ist im Vergleich zur Stammlänge als der

der Anthropoiden. Dagegen zeigt das Colon ungefähr dieselben Längenverhältnisse. Das Cäcum ist absolut und relativ noch erheblich größer als bei den Anthropoiden, erreicht aber bei weitem nicht die Länge des Cäcum einschließlich des von ihm ausgehenden Wurmfortsatzes. Selbst beim Menschen ist letzteres Maß viel größer. Die Ausbildung des lymphoiden Gewebes ist anscheinend noch geringer als bei den Menschenaffen. -

Auf Grund dieser Beobachtungen sind für die gemeinsame Stammform von Catarrhinen, Anthropoiden und Mensch drei Möglichkeiten ins Auge zu fassen. Erstens könnte diese Stammform einen ansehnlichen, weiten, gleichmäßig sich verjüngenden Blinddarm besessen haben, der bei den Nachkommen in verschiedener Weise sich rückbildete; bei den Catarrhinen durch gleichmäßige Verkürzung, bei Anthropoiden und Mensch durch Verkürzung im Anfangsteil und Verengerung des Endabschnittes, der eine besondere Funktion übernahm. Eine zweite Möglichkeit wäre die, daß bereits bei der Stammform eine Sonderung in Blinddarm und Wurmfortsatz bestand und letzterer bei den Catarrhinen völlig verloren ging, während bei den Anthropoiden und dem Menschen eine weitere Differenzierung eintrat. Dafür ließen sich die Befunde von WEINBERG (1906) als Beweis heranziehen. Sehr wichtig sind zur Stütze dieser Ansicht auch die Beobachtungen von MAC KENZIE (1916) über die verschiedenen Zustände des Wurmfortsatzes beim Wombat. Endlich könnte ein Blindsack von geringen oder mäßigen Dimensionen als Ausgangspunkt gedacht werden, der sich in der Richtung nach den Catarrhinen gleichmäßig erweiterte oder im ganzen unverändert erhielt, während bei den übrigen Nachkommen der Sack sich einerseits verkürzte, andererseits aber den stark verjüngten Wurmfortsatz aus sich herausprossen ließ. Allerdings kennen wir keine Tatsachen, die diese Annahme begründen könnten.

Vor allem ist jetzt zu prüfen, inwieweit niedrigerstehende Primatenformen uns Anhaltspunkte dafür liefern, daß die gemeinsame Stammform einen großen oder einen kleinen Blinddarm besessen hat. Diese können wir in erster Linie finden bei den

#### Plathyrrhinen.

Die Neuweltaffen besitzen einen Blinddarm von ansehnlicher Länge. Er ist länger als der der Catarrhinen und entbehrt eines Wurmfortsatzes.

Sehr kurz und etwas lückenhaft sind die Angaben aus der älteren Literatur bei OPPEL (1897 S. 582), aber auch die neue Literatur ist nicht viel reichhaltiger.

Den Blinddarm von *Ateles arachnoides* schildert TREVES (1885 S. 472) als einen langen, am Anfang erweiterten, sonst gleichmäßig weiten Schlauch. Auf der beigegebenen Abbildung (Abb 14 D S. 527) ist ersichtlich, daß in dem gesamten Blinddarm keine Tánien vorhanden sind. BRADLEY (1903 S. 526, 527) beschreibt das Cäcum von *Lagothrix Humboldti* als einen weiten, gekrümmten Schlauch, der bei einem Tier von 500 mm Stammlänge 120 mm lang ist. Der Dünndarm hatte hier eine Länge von 1820 mm, das Colon von 410 mm. Etwa die letzten 50 mm des Blinddarmes seien gegen den Hauptteil scharf abgknickt. Diese Abknickung ist eine ständige Bildung, die auch bei *Ateles* und *Nyctipithecus*, nicht aber bei *Cebus* vorkommen soll. Die Ileocäcalöffnung fand BRADLEY als ovalen Spalt mit querer Hauptachse. Die beiden Lippen, die die Öffnung begrenzen, sind gleich stark und setzen sich in eine Falte fort, die um den ganzen Umfang des Darmes sich herumzieht, so daß außen und innen eine scharfe Abgrenzung zwischen Cäcum und Colon besteht. Eine Falte, die BRADLEY innerhalb des Blinddarms beobachtete, soll vielleicht der Grenze zwischen Cäcum und Wurmfortsatz entsprechen. Während BRADLEY das Cäcum von *Cebus* kurz und einfach nennt, gibt MITCHELL (1905 S. 509) an, daß es bei *Cebus futuellus* verhältnismäßig größer als das ziemlich kurze Cäcum von *Ateles variegatus* (Abb. 43) und nicht wie dieses zugespitzt sei. Unter verschiedenen von ihm untersuchten Platyrrhinen will MITCHELL nur bei *Ateles variegatus* einen Rest eines zweiten Cäcum beobachtet haben. Einen breiten, ansehnlichen Blinddarm fand er bei *Callithrix cuprea* (Abb. 49) und auch bei *Ouacaria rubicunda* ein umfangreiches, zugespitztes Cäcum. Sehr kurz, aber außerordentlich weit, etwa so lang wie breit, in der Gestalt eines stumpfgerundeten Kegels sei das Organ von *Mycetes beelzebub* und *seniculus*. Bei *Hapale penicillata* und *Midas* ist nach MITCHELL das Cäcum sehr lang und umfangreich, während der übrige Darmkanal verhältnismäßig kurz ist. Diese Angaben werden ergänzt durch WEINBERG (1906) und MUTHMANN (1913 S. 73 und 92). Letzterer sah in der Blinddarmschleimhaut von *Hapale* etwa 100 kleine Lymphknötchen verteilt.

Meine Untersuchungen, über welche Tabelle IV einen Überblick gibt, lehrten, daß der Blinddarm bei verschiedenen Gruppen der Platyrrhinen verschiedene Gestaltungen aufweist, wie sich auch schon in den Zahlen ausdrückt.

Bei den Gattungen *Ateles* und *Cebus* ist der Dünndarm im Vergleich mit der Stammlänge etwa ebenso lang wie bei den Catarrhinen. Dagegen ist er bei den Hapaliden kürzer. Umgekehrt ist der Dickdarm von *Ateles* und *Cebus* verkürzt im Vergleich mit den Catarrhinen und noch kürzer bei *Chrysothrix*, während er bei *Hapale* etwa dieselbe Länge besitzt wie bei den Altweltaffen. Im Vergleich mit dem

Tabelle 4. Platyrrhini.

	Länge in mm						Stamm:	Dünn- darm:	Stamm:	Dick- darm:	Dick- darm:	Wurm- f.:	Colon	Stamm: Dünn- darm:	Stamm: Dick- darm:	Dick- darm:	Wurm- f. + Colon	Colon:												
	total	Stamm	Dünn- d.	Cäcum	Wurm- f.	Colon													Stamm:	Dünn- darm:	Stamm:	Dick- darm:	Dick- darm:	Wurm- f. + Colon	Colon	Stamm: Dünn- darm:	Stamm: Dick- darm:	Dick- darm:	Wurm- f. + Colon	Colon:
<i>Ateles</i> spec. ♀ I . . . . .	790	305	1425	100	—	—	300	4,67	1,31	3,56	—	—	3,00	4,67	1,31	3,56	—	3,00												
<i>Ateles</i> spec. ♀ II . . . . .	615	285	1965	107	—	—	410	6,89	1,81	3,80	—	—	3,83	6,89	1,81	3,80	—	3,83												
<i>Ateles paniscus</i> ♂ . . . . .	930	360	2600	170	—	—	570	7,22	2,05	3,51	—	—	3,35	7,22	2,05	3,51	—	3,35												
<i>Cebus apella</i> ♂ . . . . .	600	280	1450	60	—	—	270	5,17	1,17	4,39	—	—	4,50	5,17	1,17	4,39	—	4,50												
<i>Cebus</i> spec. ( <i>robustus</i> ) ♂ . . . . .	640	280	1930	55	—	—	295	6,89	1,25	5,51	—	—	5,36	6,89	1,25	5,51	—	5,36												
<i>Cebus</i> spec. ♂ . . . . .	700	310	1910	50	—	—	270	6,16	1,03	5,96	—	—	5,40	6,16	1,03	5,96	—	5,40												
<i>Cebus hypoleucus</i> ♂ . . . . .	640	280	1605	55	—	—	255	5,73	1,10	5,17	—	—	4,63	5,73	1,10	5,17	—	4,63												
<i>Alouatta caraya</i> ( <i>Myoetes niger</i> ) ♂ . . . . .	490	220	942	45	—	—	260	4,28	1,38	3,08	—	—	5,77	4,28	1,38	3,08	—	5,77												
<i>Saimiri sciureus</i> ( <i>Chrysothrix sciurea</i> ) ♂ . . . . .	600	230	1067	72	—	—	140	4,63	0,91	5,03	—	—	1,94	4,63	0,91	5,03	—	1,94												
<i>Saimiri</i> ( <i>Chrysothrix</i> ) spec. ♀ . . . . .	580	225	800	42	—	—	100	3,55	0,63	5,63	—	—	2,98	3,55	0,63	5,63	—	2,98												
<i>Callithrix</i> ( <i>Hapale</i> ) <i>jacchus</i> ♀ . . . . .	500	200	440	60	—	—	267	2,20	1,63	1,34	—	—	4,45	2,20	1,63	1,34	—	4,45												
<i>Callithrix</i> ( <i>Hapale</i> ) <i>pentecillata</i> ♂ I . . . . .	395	150	430	54	—	—	307	2,86	2,40	1,22	—	—	5,68	2,86	2,40	1,22	—	5,68												
desgl. ♂ II . . . . .	370	135	375	70	—	—	240	2,77	2,29	1,20	—	—	3,42	2,77	2,29	1,20	—	3,42												
desgl. ♀ I . . . . .	430	160	400	60	—	—	265	2,50	2,03	1,23	—	—	4,41	2,50	2,03	1,23	—	4,41												
desgl. ♀ II . . . . .	340	150	495	65	—	—	330	3,30	2,63	1,25	—	—	5,07	3,30	2,63	1,25	—	5,07												
desgl. ♀ III . . . . .	—	—	440	53	—	—	220	—	—	1,61	—	—	4,15	—	—	1,61	—	4,15												
<i>Callithrix</i> ( <i>Hapale</i> ) spec. ♂ I . . . . .	450	160	510	66	—	—	360	3,18	2,66	1,19	—	—	5,45	3,18	2,66	1,19	—	5,45												
desgl. ♂ II . . . . .	480	180	485	60	—	—	256	2,69	1,75	1,53	—	—	4,26	2,69	1,75	1,53	—	4,26												
desgl. ♀ . . . . .	440	140	490	58	—	—	280	3,50	2,41	1,45	—	—	4,82	3,50	2,41	1,45	—	4,82												
<i>Leontocebus</i> ( <i>Hapale</i> ) <i>oedipus</i> ♀ . . . . .	550	200	680	65	—	—	213	3,40	1,39	2,44	—	—	3,27	3,40	1,39	2,44	—	3,27												
desgl. ♂ . . . . .	570	200	710	65	—	—	210	3,55	1,37	2,58	—	—	3,23	3,55	1,37	2,58	—	3,23												
<i>Leontocebus</i> ( <i>Hapale</i> ) <i>rosalia</i> ♂ . . . . .	490	200	790	70	—	—	240	3,95	1,55	2,54	—	—	3,42	3,95	1,55	2,54	—	3,42												

Dünndarm ist der Dickdarm von *Ateles* und *Cebus* etwas kürzer als bei Catarrhinen, bei *Hapale* erheblich länger. Das Cäcum aller Platyrrhinen ist sehr groß im Vergleich mit dem Colon, besonders bei *Chrysothrix*, viel größer als bei Catarrhinen und auch noch größer als Cäcum nebst Wurmfortsatz bei den Anthropoiden. Wenn man auch berücksichtigt, daß der Dickdarm der Neuweltaffen kürzer ist als der der höheren Affen, so bleibt doch bestehen, daß das Cäcum der ersteren in seiner Länge etwa dem Blinddarm und Wurmfortsatz der Anthropoiden und des Menschen gleichkommt.

Was die Formverhältnisse betrifft, so ist der Blinddarm aller Platyrrhinen ein weiter, stark gedehnter Sack ohne Tänen, mit einzelnen Andeutungen von

*Plicae sigmoideae*. Stellenweise sind auch am Colon keine Tänen zu erkennen (*Hapale*, *Cebus*). Der mit Kot gefüllte, plumpe Blindsack hat meist ein abgerundetes Ende und ist seltener gegen sein Ende hin mehr oder weniger verjüngt. Äußerlich wird der Blinddarm durch eine Furche, ähnlich einer *Plica sigmoidea*, vom Colon ge-

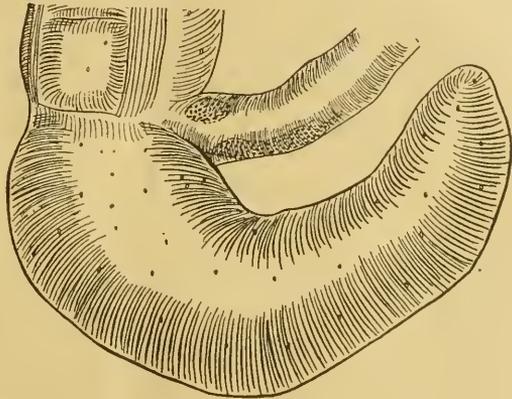


Abb. 3. *Ateles paniscus*, Vergr. 1:2.

schieden. Diese Furche verläuft aber bei allen Platyrrhinen so, daß das Ende des Ileum distal und nicht, wie bei Catarrhinen, proximal von ihr liegt. Hier mündet also das Ileum in den Anfang des Colon und nicht in das Cäcum. Am wenigsten deutlich war die Grenzfurche bei *Mycetes*. Nach dem Aufschneiden verschiedener Präparate (*Ateles paniscus*, *Cebus hypoleucus* und *apella Chrysothrix sciurea*, *Hapale penicillata* ♂ und *jacchus*) zeigt sich, daß der äußeren Furche innen eine mehr oder weniger ringförmige Falte entspricht, die medial in der Gegend der Ileummündung am stärksten ist und von da nach beiden Seiten hin ausläuft. Sie ist sehr schwach bei *Hapale*. Unmittelbar proximal von dem stärksten Teil der Falte liegt die Mündung des Dünndarmes, die bei *Cebus*, *Chrysothrix* und *Hapale* eine kleine rundliche Öffnung darstellt, von einem unbedeuten-

den Schleimhautwulst umgeben. Nur bei *Ateles* hat die Mündung des Ileum in den Dickdarm die Gestalt eines quergestellten Spaltes, der von zwei lippenartigen Schleimhautfalten begrenzt wird. Die obere Lippe ist ansehnlicher als die untere und scheint sich besonders in die Grenzfalte zwischen Cäcum und Colon nach den Seiten hin fortzusetzen, so daß hier der Dünndarminhalt unmittelbar in das Cäcum und nicht in den Anfang des Colon sich ergießt.

An fast allen Präparaten waren, wenigstens nach dem Aufschneiden, lymphoide Organe zu erkennen. Bei *Ateles* bilden sie am Ende des Ileum drei ziemlich ansehnliche PEYER'sche Haufen. Bei *Cebus* und *Chrysothrix* war ein solcher nicht deutlich, bei *Hapale* gar nicht nachzuweisen. Die letzteren Präparate haben fast alle sehr zarte Wandungen. An der Innenfläche des ganzen Cäcum verstreut finden sich ziemlich zahlreiche kleine, rundliche lymphoide Organe, an deren Oberfläche die Schleimhaut meist ein Grübchen zu besitzen scheint. Ähnliche Bildungen sind, wenn auch in geringer Zahl, am Ende des Colon zu sehen.

#### Vergleichung.

Der Blinddarm der *Platyrrhinen* ist von dem der *Catarrhinen* äußerlich ziemlich stark unterschieden durch das Fehlen der Tānien, Haustra und *Plicae sigmoideae* sowie durch die Lage der Grenzfurche zwischen Cäcum und Colon. Die Unterschiede aber erscheinen nicht so erheblich, daß sie einen gemeinsamen Ausgangspunkt für beide Bildungen ausschließen. Der Blinddarm der *Platyrrhinen* ist sehr viel größer als der der *Catarrhinen* in bezug auf Körpergröße und Darmlänge. Da sich nach der Vergleichung der Blinddärme von *Anthropoiden* und *Catarrhinen* Zweifel ergeben hatten, ob die gemeinsame Stammform einen kleinen oder einen großen Blinddarm besessen habe, muß es für die Entscheidung schwer ins Gewicht fallen, daß die dieser Stammform nächstehenden Neuweltaffen einen Blinddarm besitzen, der in seiner Länge etwa dem Blinddarm mit Wurmfortsatz der *Anthropoiden* entspricht. Dies bestärkt uns in der Auffassung, daß die Blinddarmbildungen der höheren Affen aus Reduktion eines größeren Organes in verschiedener Weise sich herausgebildet haben.

Damit kommen wir zu demselben Schluß wie MITCHELL (1905 S. 515), der auf Grund ziemlich ausgedehnter Beobachtungen an verschiedenen Affen die Ansicht gewann, daß das Cäcum der Affen wohl ursprünglich geräumig war und durch seine ganze Länge dasselbe Kaliber besaß. Innerhalb der Gruppe der Affen unterlag es einem

Verkürzungsprozeß. Es ist bei Catarrhinen in der Regel kürzer als bei Platyrrhinen und auch kürzer als Cäcum einschließlich Wurmfortsatz der Anthropoiden. Das ursprünglich lange und weite Cäcum ist bei der Mehrzahl der Platyrrhinen erhalten geblieben. Bei den Catarrhinen hat es sich einfach verkürzt ohne Bildung eines Wurmes. Bei den Anthropoiden aber ist nur der proximale Teil geräumig geblieben und der größte Teil der ursprünglichen Länge ohne Verkürzung in einen dickwandigen Wurmfortsatz umgewandelt.

Zur weiteren Begründung unserer Ansicht betrachten wir endlich noch den Blinddarm der

### Prosimier.

Die Angaben von OPPEL (1897 S. 582) geben nur ein sehr unvollkommenes Bild von dem, was wir bereits aus der älteren Literatur über den Blinddarm der Prosimier wissen. Im ganzen geht daraus hervor, daß alle untersuchten Halbaffen ein Cäcum besitzen, das aber sehr verschiedene Zustände aufweisen kann. Das Vorkommen eines Wurmfortsatzes bei *Stenops* und *Chiromys* ist zweifelhaft.

Abgesehen von der Erwähnung der ziemlich ausführlichen Schilderungen MECKELS (1829 S. 729 ff.) fehlt bei OPPEL der Hinweis auf verschiedene Einzelangaben und vor allem auf einen interessanten Streit über die Verhältnisse am Blinddarm von *Stenops*. Letzteren bildet GEGENBAUR (1901, Abb. 124 S. 178) als einen langen, schlanken Blindsack ab und bemerkt dazu (S. 180), daß das Cäcum von *Stenops tardigradus* nur kurz sei. Er hat auch hier seine früheren Angaben (1870 S. 738) nicht näher erläutert, daß bei manchen Prosimiern das Ende des Blinddarmes häufig verkümmert sei. Näheres darüber finden wir bei SCHROEDER VAN DER KOLK (1841, 1844) und bei VROLIK (1843). Ersterer beschrieb wohl zuerst (1841 S. 317 ff. Abb. 6 u. 7) das Cäcum von *Stenops tardigradus* (*Coucang*, *Nycticebus javanicus*) als einen langen, freien Darmanhang, an dem einige Längsbänder sichtbar seien. Dieser sei bei 10 mm Durchmesser etwa 25 mm lang und dieselbe Länge besitze ein von ihm ausgehender Wurmfortsatz. Diesen fand SCHROEDER VAN DER KOLK besonders merkwürdig, da sein Vorkommen bei diesem Tier im Widerspruch steht mit den Angaben von CUVIER. Das von SCHROEDER VAN DER KOLK untersuchte Exemplar maß von der Schwanzspitze zum After 157 mm. Die Länge des Dünndarmes belief sich auf 288 mm, die des gesamten Dickdarmes einschließlich Rektum auf 140 mm. Diese Angaben konnte VROLIK (1843 S. 94, Tafel II, Abb. 2) nicht bestätigen. Er fand bei drei Arten von *Loris* (*L. grêle*, *L. coucang* und *L. paresseux*) keinen Wurmfortsatz. Das Cäcum endete überall mit ziemlich kurzer, stumpfer Spitze, die sich vom Hauptteil nicht absetzt. Der Befund soll ähnlich sein wie beim *Tapir*. Tänien sind auf der Abbildung nicht dargestellt. Nach der Untersuchung eines erwachsenen *Stenops javanicus* hält aber SCHROEDER VAN DER KOLK (1844 S. 145 ff.) seine Behauptung aufrecht und gibt in natürlicher Größe eine Abbildung des Cäcum nebst lan-

gem, dünnem Wurmfortsatz von *Stenops javanicus*. Daran gemessen, beläuft sich die Länge des Blinddarms auf etwa 60 mm, die des Wurmfortsatzes auf ca. 85 mm. Im Anschluß an TIEDEMANN meint SCHROEDER VAN DER KOLK, daß im Wurmfortsatz vielleicht ein besonderer Saft abgesondert werde und dieser Darmteil etwa einem Pankreas zu vergleichen sei, während das Cäcum dem Magen entspreche. Am Ende des Dünndarmes, kurz vor seiner Einmündung in den Blinddarm beobachtete SCHROEDER VAN DER KOLK einen PEYER'schen Haufen. Seit dieser Mitteilung von SCHROEDER VAN DER KOLK scheint die Frage des Vorkommens eines Wurmfortsatzes bei der Gattung *Stenops* nicht wieder berührt worden zu sein.

Ähnliche Zustände liegen wohl bei *Chiromys* vor. Die älteste mir bekannte Beschreibung des Darmkanales dieses Tieres durch PETERS (1865 S. 94) schildert einen zugespitzten Blinddarm von 100 mm Länge bei einer Dünndarmlänge von 1950 mm und einer Dickdarmlänge von 820 mm. Das Tier hatte eine Gesamtlänge von 1060 mm und maß von der Schnauzenspitze bis zur Schwanzbasis 430 mm. OWEN (1866) untersuchte ein Tier, das eine Gesamtlänge (Schnauze—Schwanzspitze) von ca. 900 mm und eine Rumpflänge (Schnauze—Schwanzwurzel) von ca. 375 mm besaß. Hier fand er (S. 72) das Cäcum scharf gesondert in einen weiteren und einen engeren Abschnitt. Zwischen beiden besteht aber keine Klappe, sondern sie sollen wie beim menschlichen Fetus unmittelbar ineinander übergehen. Auf der Abbildung des Präparates (Tafel XXVI) sind Tänien nicht deutlich sichtbar. Der weite Abschnitt ist ca. 25 mm lang und hat ca. 20 mm Durchmesser. Der enge Endabschnitt, der einem Wurmfortsatz verglichen wird, ist ca. 40 mm lang bei ca. 6 mm Durchmesser. Die Mündung des Ileum in das Cäcum hat die Gestalt eines Schlitzes, der durch zwei niedrige Falten begrenzt wird. Von diesen ragt die untere stärker vor. OUDEMANS (1890) hat zwei Tiere untersucht, ein frisches Männchen und ein in Alkohol konserviertes Weibchen, über deren Größe er keine näheren Angaben macht. Er schildert (S. 29, Abb. 14) das Cäcum als ein einheitliches Gebilde von 105 bzw. 100 mm Länge, stärker zugespitzt als bei dem Präparat von OWEN. Der Dünndarm hatte eine Länge von 2280 bzw. 1930 mm, der Dickdarm von 780 bzw. 730 mm. ZUCKERKANDL (1900) fand dann wieder bei dem von ihm untersuchten Weibchen (Gesamtlänge 1 m, davon etwa die Hälfte Schwanzlänge) einen 40 mm langen Blinddarm, fortgesetzt in einen 60 mm langen, frei herabhängenden Wurmfortsatz, wovon er auf Abb. 25, Tafel VII eine nicht sehr anschauliche Darstellung gibt. Der Dünndarm dieses Tieres war ohne Duodenum 2039 mm, der Dickdarm einschließlich Cäcum und Rektum 881 mm lang.

Eine nähere Beschreibung des Blinddarmes von *Tarsius* gab BURMEISTER (1846 S. 122, Abb. 17). Das schneckenförmig aufgerollte Cäcum sei lang (28 mm), am Anfang sehr weit, gegen die Spitze allmählich verengt, an seiner inneren Oberfläche ganz glatt, zottenlos. Blinddarm und Dickdarm seien durch eine Verengerung mit ringförmiger Falte geschieden. Nahe dieser Falte läge die von einem Schleimhautwall umgebene Mündung des Dünndarmes in den Dickdarm. Der Dickdarm einschließlich Rektum war 56 mm, der Dünndarm einschließlich Duodenum 280 mm lang.

Aus der neueren Literatur sind noch die Mitteilungen von BEDDARD (1901,

Hapalemur simus), MITCHELL (1905) und von ELLENBERGER (1906) zu erwähnen. Nach den Beobachtungen des letzteren (S. 144) soll das Cäcum der meisten Prosimier mittlere Länge besitzen (etwa  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{2}{7}$  Körperlänge), bei einigen sogar ziemlich kurz sein ( $\frac{1}{10}$  bis  $\frac{1}{5}$  Körperlänge). MITCHELL (S. 503 Abb. 39) fand das Cäcum von Lemur mongoz und rufifrons sehr lang und umfangreich und verhältnismäßig viel kürzer das von Chirogaleus. Ähnlich wie bei den Lemuren verhält sich das Cäcum bei Galago garnetti (Abb. 4 S. 507) und Perodicticus potto (Abb. 42, S. 508).

Das von mir untersuchte Material, das in Tabelle V zusammengestellt ist, lehrt bei verschiedenen Gruppen von Halbaffen recht abweichende Zustände kennen. Das Cäcum der Lemuren ist ein großer Blindsack ohne Haustra und Tänien. Häufig ist es gegen das Ende hin stark verjüngt. Nicht selten besitzt es auch in seiner Länge an verschiedenen Stellen wechselndes Kaliber und kann gerade am Ende weit und stark mit Kot gefüllt sein, während es in mittleren Abschnitten wieder enger sich darstellt. Es ist schwer zu entscheiden, wie weit hier Fäulnis-

erscheinungen und vorübergehende Kontraktionszustände mitwirken. In vielen Fällen grenzt sich das Cäcum scharf gegen den Dickdarm ab durch eine Einschnürung wie auf Abb. 4.

In anderen Fällen kann diese Grenze weniger deutlich hervortreten. Wie die aufgeschnittenen Präparate von Lemur macaco und Lemur catta lehren, hat die Einmündung des Ileum in den Dickdarm rundliche Form und wird von einem niedrigen Schleimhautwall umgeben. Sie liegt distal von einer ebenfalls niedrigen Falte, die der äußeren Einschnürung entsprechend Dickdarm und Blinddarm gegeneinander abgrenzt. Die Falte ist von geringer Größe und entspricht nur etwa der Hälfte des Darmumfanges, indem sie nach beiden Seiten hin allmählich ausläuft. Lymphoide Organe sind bei Lemur macaco deutlich zu erkennen als verhältnismäßig große Follikelgruppen, die im Blinddarm ziemlich reichlich vorkommen. Nicht sehr ansehnlich sind zwei PEYER'sche Haufen am Ende des Ileum. Spärlicher sind die lymphoiden Organe bei Lemur catta, besitzen aber hier etwas größeren Umfang.

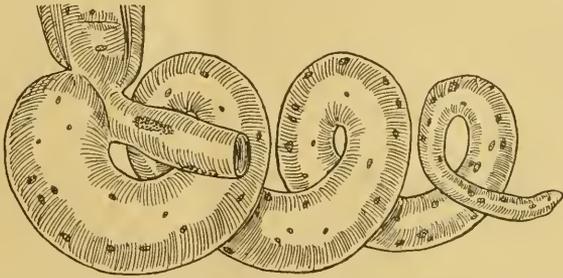


Abb. 4. Lemur macaco, Vergr. 1:2.

Tabelle 5. Prosimiaae.

	Länge in mm						Stamm:	Dickdarm:	Dünnarm:	Stamm:	Dickdarm:	Dünnarm:	Stamm + Wurmf.:	Cæcum + Colon	Cæcum: Colon
	total	Stamm	Dünnarm	Cæcum	Wurmf.	Colon									
Lemur macaco ♀ I . . . . .	830	320	920	290	—	570	2,68	1,06	2,87	2,68	1,06	2,87	—	1,96	
desgl. ♀ II . . . . .	780	350	690	190	—	500	1,97	1,00	1,97	1,97	1,00	1,97	—	2,63	
desgl. ♀ III . . . . .	630	330	680	150	—	435	1,77	1,16	2,06	1,77	1,16	2,06	—	2,90	
desgl. ♂ I . . . . .	—	—	1270	390	—	690	—	1,17	—	—	1,17	—	—	1,76	
desgl. ♂ II . . . . .	740	360	1055	380	—	935	2,87	0,78	2,87	3,65	0,78	2,87	—	2,45	
Lemur mongoz ♀ . . . . .	880	330	1040	175	—	555	3,15	1,42	3,15	2,21	1,42	3,15	—	3,17	
Lemur catta ♀ . . . . .	860	340	1320	245	—	580	3,88	1,60	3,88	2,42	1,60	3,88	—	2,36	
Lemur spec. ♂ I . . . . .	810	330	880	215	—	435	2,66	1,35	2,66	1,96	1,35	2,66	—	2,02	
desgl. ♂ II . . . . .	730	310	900	240	—	410	2,90	1,38	2,90	2,09	1,38	2,90	—	1,70	
desgl. ♂ III . . . . .	—	—	625	180	—	500	—	0,91	—	—	0,91	—	—	2,77	
Lemur variegatus (varius) ♂ . . . . .	1020	420	1462	460	—	725	3,48	1,23	3,48	2,38	1,23	3,48	—	1,57	
desgl. ♀ . . . . .	1100	460	920	315	—	520	2,00	1,10	2,00	1,81	1,10	2,00	—	1,65	
Daubentonia (Chiromys) madagascariensis . . . . .	—	—	2090	110	—	650	—	2,75	—	—	2,75	—	—	5,99	
Loris tardigradus (Stenops gracilis) ♂ . . . . .	—	230	720	52	50	470	3,13	1,25	3,13	2,48	1,25	3,13	4,60	9,03	
Nycticebus coucang (Stenops tardigradus) ♂ . . . . .	—	270	800	105	—	455	2,96	1,42	2,96	2,07	1,42	2,96	—	4,33	
desgl. Geschl. ? . . . . .	—	—	—	66	44	—	—	—	—	—	—	—	—	—	
Tarsius tarsius (spectrum) ♀ . . . . .	320	110	250	38	—	38	2,27	3,28	2,27	0,69	3,28	2,27	—	1,00	

Auch der sehr weite, mit Kot gefüllte Blinddarm von *Tarsius* ist nicht mit Tänien und Haustra versehen. Eine Grenzfalte zwischen ihm und dem Enddarm ist nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Von besonderer Wichtigkeit sind die Befunde bei *Chiromys* und *Stenops*. *Chiromys* und *Stenops tardigradus* ♂ (Abb. 5) besitzen einen langen, schlanken, gegen das Ende verjüngten Blinddarm, der sich vom Beginn des Colon nicht scharf absetzt. Er zeigt ziemlich deutliche Tänien und Haustra in seinem Anfangsteil bei *Stenops*, aber nicht bei *Chiromys*. Die beiden anderen von mir untersuchten Tiere, je ein *Stenops gracilis* (Abb. 6) und *Stenops tardigradus*, haben nur einen verhältnismäßig kurzen Blinddarm, von dem sich deutlich ein Wurmfortsatz von sehr viel geringerem Durchmesser und etwa gleicher Länge absetzt. Am Cäcum sind Tänien und Haustra deutlich. Bei der Betrachtung des aufgeblasenen Präparates im durchscheinenden Licht lassen sich im Blinddarm und auch im Wurmfortsatz einzelne kleine Trübungen, die als lymphoide Organe zu deuten sind, erkennen. Gegen das Ende des Wurmfortsatzes verschwinden sie ganz, während bei *Stenops tardigradus* gerade hier einige zu erkennen waren. Der Wurmfortsatz von *Stenops gracilis* wurde in fünf



Abb. 5. *Stenops tardigradus* I, Vergr. 2:3.

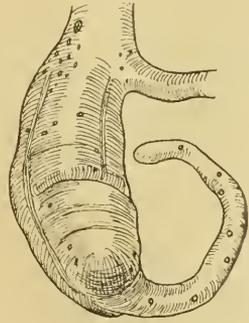


Abb. 6. *Stenops gracilis*, Vergr. 2:3.

etwa gleich große Stücke zerlegt und von diesen eine Anzahl von Serienschnitten in querer Richtung, namentlich auch an der Spitze, angefertigt. Sie zeigten bei mangelhafter histologischer Konservierung keine deutlichen lymphoiden Organe. Auch bei diesen Präparaten fehlt äußerlich ebenso wie innerlich eine scharfe Grenze zwischen Cäcum und Colon. Die Mündung des Ileum besitzt wie bei Lemuren rundliche Form.

Unsere Befunde lehren, daß die einander widersprechenden Beobachtungen verschiedener Forscher an *Stenops* und *Chiromys* wohl

beide richtig sind, daß bei Tieren derselben Art ein Wurmfortsatz vorhanden sein und fehlen kann. Wenn er vorhanden ist, dann stellt er offensichtlich, wie ein Vergleich der Abb. 5 und 6 zeigt, nichts anderes dar als ein verjüngtes Endstück des bei anderen Tieren vorhandenen Blinddarms.

Eine Durchsicht der Messungen zeigt, daß der Dünndarm der Prosimier im Verhältnis zur Stammlänge kurz ist. Der Dickdarm dagegen ist eher länger als bei den Platyrrhinen, etwa ebenso lang wie bei den höheren Affen, nur bei *Tarsius* besonders kurz. Der Blinddarm ist im Vergleich mit dem der Affen ganz außerordentlich groß, mit Ausnahme von *Stenops* und *Chiromys*. Die Blinddarmlänge fällt auch erheblich ins Gewicht, wenn Dünndarm und Dickdarm bei den meisten Prosimiern nahezu gleiche Länge besitzen. Besonders bemerkenswert ist, daß das Verhältnis zwischen Blinddarm und Colon bei *Stenops* und *Chiromys* fast dasselbe ist wie zwischen Cäcum einschließlich Wurmfortsatz und Colon bei den Anthropoiden.

#### Vergleichung.

Der Blinddarm der Prosimier ist länger oder mindestens ebenso lang als der Blinddarm oder Blinddarm mit Wurmfortsatz bei Affe und Mensch. Diese Beobachtung stützt die Annahme, daß ursprünglich im Prosimier-Primatesstamm ein langer Blinddarm vorhanden war, der in ähnlicher Weise wie beim Pferd (ELLENBERGER 1879) bei der Verdauung mitwirkte. Aus der Reduktion eines großen Blinddarmes entstand eine Sonderung in einen weiteren Anfangsteil und ein engeres Endstück, den Wurmfortsatz. Diesen sehen wir bei *Stenops* und *Chiromys* in statu nascenti. Das lymphoide Gewebe gelangt in ihm erst beim Menschen zu einem hohen Grad von Ausbildung, unabhängig von ähnlichen Erscheinungen in anderen Säugetiergruppen<sup>1)</sup>.

Die außerordentlichen Unterschiede im Verhalten des Endabschnittes des Cäcum bei den verschiedenen Vertretern des Prosimier-Primatesstammes lassen sich durch die verschiedene Beschaffenheit der Nahrung nicht genügend begründen. Die Angaben, die wir bei

1) Es sei hier noch hingewiesen auf die interessanten Beobachtungen von STAPLEY und LEWIS (1911, S. 356, 357), nach welchen die Befunde beim Wombat durchaus der Theorie widersprechen, daß der Wurmfortsatz mit der Entwicklung des lymphoiden Gewebes zusammenhängt. Er sei der Rest eines weiten Blinddarms und praktisch funktionslos. Seine Entstehung durch Atrophie soll mit der Anordnung der äußeren Muskelschicht zusammenhängen.

BREHM (1916) über die Wahl der Nahrung (Blätter, Früchte, Kerbtiere, kleinere Wirbeltiere) finden, geben keine ausreichenden Anhaltspunkte, da die Unterschiede in der bevorzugten Nahrung nur gering sind und mit den verschiedenen Blinddarmformen nicht parallel gehen. Eine kausale Erklärung der letzteren wäre also zu erstreben durch eine umfassende Kenntnis des gesamten Verdauungsapparates und seiner Tätigkeit, vor allem auch Gestalt des Magens, Leber, Pankreas, Lage der Teile. Allerdings sind die bisherigen Versuche einer Erklärung der Darmgestaltung aus der Art der Nahrung bei Fischen (EGGELING 1907, JACOBSHAGEN 1911) nicht ermutigend im Gegensatz zu den Hoffnungen von STAPLEY und LEWIS (1911).

Die dieser Untersuchung gestellte Frage läßt sich also folgendermaßen beantworten: Die vergleichend-anatomischen Befunde im Prosimier-Primatenstamm können nur dahin gedeutet werden, daß der Wurmfortsatz des Menschen ein rudimentäres Gebilde ist, indem er aus der Rückbildung eines viel umfangreicheren Blinddarmes der Vorfahrenformen hervorging. Dabei hat sich jedenfalls ein Funktionswechsel vollzogen, worauf die starke Ausbildung des lymphoiden Gewebes im menschlichen Wurmfortsatz hinweist. Wornin allerdings seine Leistung und die Aufgabe seines lymphoiden Gewebes besteht, bedarf noch weiterer Klärung. Eine solche ist zu erhoffen durch eine ausgedehnte Bearbeitung der Blinddarmfrage, die in konsequenter Weise, von der Wurzel ausgehend, die Umwandlungen der Blinddarmbildungen verfolgt unter genauester Berücksichtigung aller Einzelheiten, wozu auch das feinere Verhalten der Schleimhaut sowie der Muskulatur zu rechnen ist.

#### Literatur.

(Ein \* bedeutet, daß die Arbeit nicht zugänglich war.)

1906. ALBRECHT, EUGEN, Die Bedeutung des Wurmfortsatzes und der lymphatischen Apparate des Darmtractus. Monatsschr. Geburtsh. Gynäkol. Bd. 23, S. 230—235.
1901. BEDDARD, FRANK E., Notes on the Broad-nosed Lemur, *Hapalemur simus*. Proceed. Zool. Soc. London Vol. I, S. 121—129, 5 Fig.
1900. BERRY, RICHARD J. A., The True Caecal Apex or the Vermiform Appendix: Its Minute and Comparative Anatomy. Journ. anat. and physiol., London, Vol. 35, N. S. Vol. 15, S. 83—100. 5 Tafeln, 4 Abb.
- \*1907. BERRY, RICHARD J. A., The Caecum and Vermiform Appendix. Intercolon. Med. Journal Australia Melbourne, 20. June 1907, 19 S. Vergl. SCHWALBES Jahresberichte 1907, T. III, S. 378.
1900. BIRMINGHAM, A., Some points in the anatomy of the digestive System. Journ. anat. and physiol., London, Vol. 35, N. S. Vol. 15, S. 33—66.

1903. BRADLEY, CHARNOCK O., On the abdominal viscera of *Cercocebus fuliginosus* and *Lagothrix Humboldtii*. Proc. R. soc., Edinburgh, Vol. 24, S. 505—543. 3 Taf.
1916. BREHMS Tierleben, 4. Aufl., bearb. von OTTO ZUR STRASSEN. Säugetiere, Bd. 4, bearb. durch MAX HILZHEIMER und LUDWIG HECK.
1846. BURMEISTER, HERMANN, Beiträge zur näheren Kenntnis der Gattung *Tarsius*. Berlin, Reimer.
1892. CLADO, Appendice coecal. Anatomie, Embryologie, Anatomie comparée, Bactériologie normale et pathologique. C. R. soc. biol., Paris, S. 9, T. 4. Mém. S. 132—172. 15 Abb.
1810. CUVIER, G., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, herausgegeben von DUVERNOY, übers. von J. F. MECKEL. Teil 3.
1907. EGGELING, H., Dünndarmrelief und Ernährung bei Knochenfischen. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 43, S. 417—529, 3 Taf.
1879. ELLENBERGER, W., Die physiologische Bedeutung des Blinddarmes der Pferde. Arch. wiss. prakt. Tierheilk. Bd. 5, S. 399—453. 1 Taf.
1906. ELLENBERGER, W., Beiträge zur Frage des Vorkommens, der anatomischen Verhältnisse und der physiologischen Bedeutung des Cäcums, des Processus vermiformis und des cytotblastischen Gewebes in der Darmschleimhaut. Arch. f. Anat. u. Physiol., physiol. Abt., S. 139—186.
1870. GEGENBAUR, CARL, Grundzüge der vergl. Anatomie.
1901. GEGENBAUR, CARL, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere Bd. 2.
1907. HAAN, J. DE, en GRIJNS, G., Over de appendix bij apen. Geneeskund; Tijdschr. voor Nederl.-Indië, D. 47, S. 261—262.
- \*1903. HUNTINGTON, GEO S., Anatomy of the peritoneum and abdomen. Philadelphia and New York, 282 S.
1911. JACOBSHAGEN, EDUARD, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. 47. S. 529—568, 4 Abb.
1915. JACOBSHAGEN, E., Eine Umrandungsfalte an den Agmina Peyer's des Dünndarmes menschlicher Embryonen. Anat. Anz. Bd. 48, S. 65—75. 7 Abb.
1905. KEITH, ARTHUR, Anatomical evidence to the nature of caecum and appendix. Journ. anat. and physiol., London, Vol. 39, N. S. Vol. 9. Proceed. Anat. Soc. Great Britain and Ireland, Nov. 1913, S. VII—XX.
1913. KOSTANECKI, K., Zur vergleichenden Morphologie des Blinddarmes unter Berücksichtigung seines Verhältnisses zum Bauchfell. Anat. Hefte, Bd. 48, S. 307—388. 8 Taf., 9 Abb.
1916. MAC KENZIE, W., COLIN, A contribution to the biology of the vermiform appendix. The Lancet 1916, Vol. 1, S. 183—187.
1912. MAGNAN, A., Le Coecum chez les mammifères. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 154, S. 452—454.
1912. MAUMUS, JEAN, Sur la ligature de l'extrémité appendiculaire du coecum chez le cercopithecus cephus Erxl. C. R. Acad. Sc. Paris, T. 135, S. 248—250.
1905. MITCHELL, P. CHALMERS, On the Intestinal Tract of Mammals. Transact. Zool. Soc. London Vol. 17, S. 437—536, 50 Abb.
1829. MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Teil 4.
1914. MOLLIER, Die lymphoepithelialen Organe. Sitz.-Ber. Ges. Morphol. Physiol. München 1913, Bd. 29, S. 14—37. 16 Abb.

1913. MUTHMANN, E., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Blinddarmes und der lymphoiden Organe des Darmkanals bei Säugetieren und Vögeln. Anat. Hefte Bd. 48, S. 65—112. 6 Taf.
1897. OPPEL, ALBERT, Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie, Teil 2: Schlund und Darm.
1901. OPPEL, ALBERT, Verdauungsapparat, in MERKEL-BONNETS Ergebnissen der Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 10, 1900, S. 215—311.
1905. OPPEL, ALBERT, Verdauungsapparat in MERKEL-BONNETS Ergebnissen der Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. 14, 1904.
1890. OUDEMANS, J. T., Beiträge zur Kenntnis des Chiromys madagascariensis Cuv. Verhandl. K. Akad. Wetenschappen. D. 27, 32 S. 3 Taf.
1866. OWEN, On the Aye-Aye. Transact. Zool. Soc. London Vol. 5, S. 33—101. 13 Taf.
1918. PETER, KARL, Über die Funktion des menschlichen Wurmfortsatzes. Münch. med. Wochenschr., S. 1335—1337.
1820. PETER, KARL, Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin, Julius Springer.
1865. PETERS, WILHELM, Über die Säugetiergattung Chiromys (Aye-Aye). Abhandl. K. Akad. Wiss. Berlin, S. 79—100. 3 Taf.
1893. RIBBERT, HUGO, Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie des Wurmfortsatzes. VIRCHOWS Arch. pathol. Anat. Bd. 132, S. 66—90.
1903. RIBBERT, HUGO, Zur Pathologie des Wurmfortsatzes. Deutsche med. Wochenschr., Jahrg. 29, S. 402—404.
1915. SCHILLER, ANTONIE, Das Relief der Agmina Peyer bei Tapirus. Anat. Anz. Bd. 48, S. 54—59. 4 Abb.
1904. SCHRIDDE, HERMANN, Über den angeborenen Mangel des Processus vermiformis. VIRCHOWS Arch. pathol. Anat. Bd. 177, S. 150—166. 14 Abb.
1841. SCHROEDER VAN DER KOLK, J. L. C., Bijdrage tot de anatomie van den Stenops Kukang (Nycticebus javanicus). Tijdschr. Natuurl. Geschied. en Physiol. D. 8, S. 277—336. 1 Taf.
1844. SCHROEDER VAN DER KOLK, J. L. C., Antwoord. Tijdschr. Natuurl. Geschied. en Physiol. D. 11, S. 123—136. 1 Taf.
1911. STAPLEY, WALTER and LEWIS, J. C., Morphology of the Vermiform Appendix. Proceed. R. Soc. Victoria, N. S. Vol. 23, S. 343—357, 10 Taf.
1894. TOLDT, C., Die Formbildung des Blinddarmes. Verhandl. Anat. Ges. 8. Vers. Straßburg, S. 219—223.
1885. TREVES, FREDERICK, Lectures on the anatomy of the intestinal canal and peritoneum in man. Brit. med. Journal 1885, Vol. 1, S. 415—419, 470—474, 527—530, 580—583. 22 Abb.
1906. TROUSSERT, Remarque au sujet de la note de M. WEINBERG. C. R. Soc. biol. Paris, T. 60, S. 845—846.
1841. VROLIK, W., Recherches d'anatomie comparée sur le Chimpanzé. Amsterdam.
1843. VROLIK, W., Recherches d'anatomie comparée sur le genre Stenops d'Illiger. Nieuwe Verhandl. I. Cl. Koninkl. Nederl. Inst. D. 10, S. 75—112. 3 Taf.

1906. WEINBERG, M., De l'existence de l'appendice chez les singes inférieurs. C. R. Soc. biol. Paris, T. 60, S. 844—845.
1908. WIEDERSHEIM, R., Der Bau des Menschen als Zeugnis für seine Vergangenheit. 4. Aufl.
1909. WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
1900. ZUCKERKANDL, E., Zur Anatomie von *Chiromys madagascariensis*. Denkschr. K. Akad. Wiss. Wien.-math.-naturw. Kl., Bd. 68, S. 89—200, 10 Taf. 9 Abb.

### Buchbesprechungen.

**Abel, Othenio.** Die Stämme der Wirbeltiere. Berlin-Leipzig, Vereinigung wissenschaftlicher Verleger Walther de Gruyter & Co., 1919. Preis geheftet M. 56,—, gebunden M. 62,—.

ABEL läßt seinen bekannten früheren grundlegenden Werken ein neues von erheblichem Umfang folgen, das die besondere Aufmerksamkeit des stammesgeschichtlich forschenden Morphologen verdient. Das Ziel des Verfassers ist, mit diesem Werke die Wichtigkeit paläontologischer Forschungsergebnisse zu besserer Geltung zu bringen bei der Beantwortung stammesgeschichtlicher Fragen. Diese Ergebnisse sind, seiner Ansicht nach, von den damit nicht näher vertrauten Zoologen und namentlich Embryologen unterschätzt worden, weil diesen die paläontologischen Urkunden zu unvollständig erschienen. Das Mißtrauen gegenüber der Bewertung fossiler Dokumente wurde noch verstärkt durch den wiederholten Wechsel in den Ansichten verschiedener Paläozoologen über die Deutung gewisser Funde und durch nicht genügend begründete stammesgeschichtliche Schlußfolgerungen, die sie aus ihren Beobachtungen zogen. Bei gewissenhafter Durcharbeitung des unvollständigen Materials unter Anwendung eigener Methoden kann aber der Fachmann wohl zu sicheren Ergebnissen gelangen. Es erwächst ihm daraus die Pflicht, die paläontologischen Dokumente als Beweismaterial auch weiteren Forscherkreisen verständlich und verwertbar zu machen. Aus diesen Gedankengängen heraus hat ABEL eine zusammenfassende Darstellung der wichtigsten fossilen Dokumente aus der Stammesgeschichte der Wirbeltiere entworfen. Er will damit den Beweis liefern, daß die Paläozoologie der Wirbeltiere schon heute als die entscheidende Grundlage der Stammesgeschichte dieser Tiergruppe betrachtet werden muß. Wenn auch zuzugeben ist, daß bei stammesgeschichtlichen Erwägungen nicht immer die paläontologischen Ergebnisse in genügendem Umfang berücksichtigt wurden, so kann doch einer so hohen Bewertung der letzteren nicht zugestimmt werden. Die wichtigsten Beweisstücke der Paläozoologie liefert naturgemäß das Skelettsystem der fossilen und auch der lebenden Formen. Ein Verständnis der Knochengestaltung ist aber nur zu gewinnen durch die Kenntnis ihrer Beziehungen zu den Weichteilen, den Muskeln und Bändern, ebenso wie zu den Eingeweiden, Nervensystem und Sinnesorganen. Wie wichtig diese Beziehungen sind, hat ja ABEL selbst in seiner Paläobiologie zum Ausdruck gebracht. Danach kann es keinem Zweifel unterliegen, daß vergleichende

Anatomie und Embryologie gleichwertig neben der Lehre von den fossilen Wirbeltierresten an der Ergründung der Wirbeltierabstammung mitzuarbeiten haben und nur aus der kritischen Bewertung der Forschungsergebnisse aller drei Betrachtungsweisen wohlbegründete Schlußfolgerungen hervorgehen können. Bald wird der eine, bald der andere Wissenschaftszweig das entscheidende Wort zu sprechen haben.

Die lebenden Formen und die sich ihnen nahe anschließenden fossilen sind in ABELS Darstellung nur in großen Umrissen behandelt mit Ausnahme einiger besonders wichtiger Typen als Vertreter von Gruppen, über deren Vorgeschichte die fossilen Funde keine wesentliche Aufklärung geben. — Die Säugetiere sind kürzer behandelt als die übrigen Wirbeltierklassen, weil ihnen der Verfasser bereits ein besonderes Werk (Verlag Gustav Fischer, Jena 1914) gewidmet hat.

Fragen von ganz allgemeiner Bedeutung behandelt ABEL in der Einleitung und den morphologischen Vorbemerkungen, die der eingehenden Schilderung der einzelnen Klassen und Unterklassen vorangestellt sind. Er erörtert hier zunächst die Schwierigkeiten, die der Verknüpfung von Systematik und Phylogenie zu einer systematischen Phylogenie entgegenstehen. Bei der Benennung neu aufgefundener fossiler Formen kann man zwei Wege einschlagen, nämlich entweder für sie je eine neue Gattung, Familie usw. zu bilden, oder sie in eine bereits vorhandene Gattung, Familie usw. einzureihen unter Erweiterung der bisherigen Diagnose der betreffenden Gruppe. Schlägt man den letzteren Weg ein, so wird die Familie durch entsprechende Fassung der Diagnose zu einem phylogenetischen Begriff. Die Bestimmung neuer Formen wird aber dadurch erschwert, daß recht weit voneinander verschiedene, aber durch Zwischenformen verbundene Anfangs- und Endglieder einer Entwicklungsreihe in einer Familie untergebracht werden. Die Schwierigkeiten werden dadurch gesteigert, daß die Wurzelgattungen nahe verwandter Familien einander sehr gleichen, viel mehr als die Anfangs- und Endglieder einer Entwicklungsreihe. Daraus ergibt sich die Notwendigkeit zur Aufstellung von „Stammgruppen“, die mit den sonstigen systematischen Begriffen nicht in eine Linie zu stellen sind. Freilich werden dadurch sichergestellte phylogenetische Verbände künstlich durchrissen. Jeder Versuch aber, einzelne Abschnitte eines einheitlichen Astes des Stammbaumes durch Aufstellung gesonderter Familien künstlich zu zerschneiden, wird von ABEL unbedingt verurteilt.

Mit Entschiedenheit bekämpft ABEL die Annahme polyphyletischer Gruppen, die nur darin beruht, daß viele Gruppen unnatürliche Verbände sind, deren Auflösung mit dem Fortschreiten unserer Kenntnisse zu erfolgen hat. Der Begriff der Familie bezeichnet eine phylogenetische Einheit, braucht aber nicht eine fortlaufende Ahnenkette darzustellen. Es können von einem Hauptstamm Seitenäste ausgegangen sein, die am besten als Unterfamilien zu bezeichnen sind.

Während alle systematischen Begriffe, die höher stehen als die Familie, phylogenetische Vorstellungen sind, wird der Begriff der Gattung von den Systematikern der rezenten Tiere in deskriptivem, von den Paläontologen vorwiegend in phylogenetischem Sinne gebraucht. Dadurch ergeben sich

sehr scharfe Gegensätze. Ein Übereinkommen muß hier geschaffen werden, um Verwirrungen zu vermeiden.

Andere Schwierigkeiten, auf die ABEL näher eingeht, verursacht der Artbegriff. Gegenwärtig sind die Anschauungen über die Grenzen einer Art bei den Vertretern der verschiedenen biologischen Disziplinen so bedeutend, daß es vorläufig unmöglich ist, ein allgemein gültiges Schema aufzustellen.

Die Meinung, daß die Fossilien vor allem als chronologische Dokumente zu bewerten sind, also die zeitliche Aufeinanderfolge zwingende Schlüsse über die Abstammung ergibt, verwirft ABEL durchaus. Unbedingt steht der morphologischen Untersuchung die Entscheidung zu, wenn ihre Ergebnisse mit den chronologischen Befunden nicht übereinstimmen.

Am Schluß der Einleitung betont der Verfasser die von den Paläozoologen besonders gepflegte Methode scharfer Unterscheidung zwischen Konvergenzerscheinungen, die durch gleichartige Lebensweise in den Formen verschiedener Tiere bewirkt sind, und Ähnlichkeiten im Bau, die auf Verwandtschaft beruhen.

Die morphologischen Vorbemerkungen zerfallen in vier Unterabschnitte. Im ersten gibt ABEL einen sehr gedrängten Überblick über die physiologische Bedeutung der Skelettbildungen, die im weitesten Sinne aufgefaßt werden. Die Gliedmaßen der Tetrapoden werden wie die Seitenflossen der Fische von Stützflossen abgeleitet. Nur bei den Acanthodiern sind die Seitenflossen in abweichender Weise, wahrscheinlich aus einer lateralen Hautfalte, hervorgegangen, die zur Erhaltung des Gleichgewichts, aber nie als Körperstütze diente.

Der zweite Unterabschnitt behandelt in sehr kurzer und den vergleichenden Anatomen nicht völlig befriedigender Weise die heterogene Herkunft der Knochen. ABEL unterscheidet scharf zwischen Ersatzknochen und Hautknochen, ohne zu erwähnen, daß auch die Ersatz- oder Knorpelknochen ihrer ersten Entstehung nach auf Integumentverknöcherungen zurückgehen. Als Beispiele von Hautknochen, die auch aus der Verknöcherung einzelner Teile von Bändern, Sehnen oder Membranen hervorgehen können, werden die Sesambeine von Hand und Fuß aufgeführt. Wenn die Träger der aus der Haut stammenden knöchernen Flossenstrahlen im Flossenskelett der Knochenfische wirklich verkalkte Knorpel-elemente sind, können sie nicht den Knorpelknochen gleichgesetzt werden.

Im dritten Abschnitt über die ersten Anfänge des Wirbelskeletts und seine Differenzierung schildert ABEL, daß zuerst um das Medullarrohr und die Aorta knorpelige und später knöcherne Bogenstücke auftreten und im Anschluß daran knorpelige und knöcherne Wirbelkörper entstehen, die die Chorda dorsalis verdrängen. Sie entwickeln sich entweder als Chordawirbel bei Elasmobranchiern oder als Bogenwirbel bei den übrigen Wirbeltieren.

Besonders ausführlich wird im vierten Abschnitt der Aufbau und die Gliederung des Wirbeltierschädels behandelt. Hier ist auch eine ausgedehnte Übersicht über die im Teleostomenschädel gewöhnlich unterschiedenen Knochen gegeben.

Der Hauptteil des Buches mit den speziellen Darstellungen der einzelnen Wirbeltiergruppen ist mit sehr zahlreichen anschaulichen Abbildungen ausgestattet. Vielfache Literaturhinweise erleichtern ein tieferes Eindringen.

Leider sind sie aber hier und da im Text und in Fußnoten zerstreut und nicht in einem Verzeichnis am Schlusse zusammengefaßt. Mehrere Register erhöhen die Übersichtlichkeit des Buches.

**Festschrift für Max Fürbringer zum goldenen Doktorjubiläum am 20. Dez. 1919, dargebracht von Schülern, Freunden, den Heidelberger Anatomen und der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. Sonderband der Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften (Stiftung LANZ). Heidelberg, Karl Winter. 1919.**

Die Vorbereitungen für die Festgabe zu MAX FÜRBRINGERS goldenem Doktorjubiläum fielen in eine Zeit, zu welcher viele dankbare Schüler und mit Verehrung für den Jubilar erfüllte Freunde durch die Zeitverhältnisse, Kriegsdienst oder außergewöhnliche Beanspruchung in der Lehrtätigkeit, in ihrer wissenschaftlichen Betätigung stark beeinträchtigt waren. Trotzdem stellt die Festschrift einen ansehnlichen Band dar, der zahlreiche wertvolle Beiträge enthält, wie aus folgender Übersicht hervorgeht:

1. MOLLISON, THEODOR. Die Bedingungen zur Bildung von Knochenkämmen am Schädel der Primaten.
2. WEBER, MAX. Neue zoogeographische Probleme aus dem indo-australischen Archipel.
3. DRÜNER, LEO. Die Anwendung der Stereoskopie bei der Darstellung anatomischer und chirurgischer Objekte.
4. BLUNTSCHLI, HANS. Anatomie als pädagogische Aufgabe.
5. BROMAN, IVAR. Über eine milchleistenähnliche Bildung am unteren Augenlid des menschlichen Embryos.
6. DRÄSEKE, JOHANNES. Zur Kenntnis des Gehirns der Nagetiere.
7. MÖLLENDORFF, WILHELM v. Über Funktionsbeginn und Funktionsbestimmung in den Harnorganen von Kaulquappen.
8. ELZE, CURT. Über Form und Bau des menschlichen Magens.
9. PETERSEN, HANS. Studien über Stützsubstanzen. I. Über die Herkunft der Knochenfibrillen.
10. OERTEL, OTTO. Über die Alveolarporen in den Säugetierlungen.
11. VERSLUYS, JAN. Über die Phylogenie der Schläfengruben und Jochbogen bei den Reptilia.
12. VOGT, OSKAR u. CÉCILE. Zur Kenntnis der pathologischen Veränderungen des Striatum und des Pallidum und zur Pathophysiologie der dabei auftretenden Krankheitserscheinungen.
13. BRAUS, HERMANN. Der Brustschulterapparat der Froschlurche.

Dem Buch ist ein vorzügliches Bild des Jubilars beigegeben. Die einzelnen Arbeiten sind reich mit Abbildungen ausgestattet, teils im Text, teils auf Tafeln. Auf Papier und Druck ist durch den Verlag besondere Sorgfalt verwendet.

**Sobotta, J., Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. 3. Auflage. Abt. 1: Knochen, Bänder, Gelenke, Regionen und Muskeln des menschlichen Körpers. 1919. Preis gebunden M 36,—. Abt. 2: Die Eingeweide des Menschen einschließlich des Herzens. München, J.F. Lehmann. 1920. Preis gebunden M. 40,—.**

Die neue Auflage des SOBOTTA'schen Atlas zeigt in keiner Weise die Nachwirkungen des Krieges und unserer wirtschaftlich technischen Schwierigkeiten. Die Wiedergabe der Abbildungen besitzt alle bekannten Vorzüge des Werkes, das, abgesehen von einigen Änderungen im Text und zwei neuen schematischen Abbildungen zur Erläuterung des Aufbaues des Schläfenbeines, keine Veränderungen erfahren hat.

Der Preis ist für die jetzigen Verhältnisse nicht hoch.

**Sobotta, J.** Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. 3. Abteilung: Das Nerven- und Gefäßsystem und die Sinnesorgane des Menschen nebst einem Anhang: Das Lymphgefäßsystem des Menschen. 3. Aufl. München, J. F. Lehmann. 1920. Preis gebunden 56 M.

Mit dem vorliegenden dritten Band findet die dritte Auflage des bekannten, durch viele Vorzüge ausgezeichneten Werkes ihren Abschluß. Die Tafeln sind dieselben wie in der vorigen Auflage. Ausstattung und Wiedergabe der Abbildungen zeigen von den früheren Auflagen keine nennenswerten Unterschiede.

**Wetzel, Georg.** Lehrbuch der Anatomie für Zahnärzte und Studierende der Zahnheilkunde. 2. Auflage, 2. Teil. Jena, Gustav Fischer. 1920.

Das Werk, dessen erster Teil in Nr. 3, Bd. 53 dieser Zeitschrift angezeigt wurde, wird mit dem eben erschienenen zweiten Teil vollständig. Derselbe bringt den Hauptteil des Nervensystems, dann ein sehr kurzes Kapitel über Haut- und Sinnesorgane, eine Übersicht über die Topographie von Kopf und Hals, eine zusammenfassende Darstellung der Brusthöhle, Bauchhöhle und Schädelhöhle, einen Abriß der Entwicklungsgeschichte, in welchem Gesichtsbildung, Mundhöhle, Nasenhöhle sowie die Entwicklung der Zähne und des Gebisses außerordentlich eingehend, viel eingehender als in den Lehrbüchern für Medizinstudierende behandelt werden, und eine ganz kurze Darstellung der einfachen mikroskopischen Untersuchungsmethoden. Auch hier sind zahlreiche Abbildungen beigegeben, die aus Lehrbüchern, Atlanten und Originalabhandlungen entnommen sind. Die Wiedergabe der Abbildungen ist gut. Die Figuren, die im Anschluß an OSKAR SCHULTZES Lehrbuch die Eingeweide von Bauch und Brust nach den Modellen von HIS darstellen, wirken etwas steif und lassen deutlich das Modell anstelle des Präparates erkennen.

H. v. E.

### Berichtigung

zu der Arbeit von H. FUCHS in Band 52 und 53: „Über die Verknöcherung des Innenskeletes am Schädel der Seeschildkröten“.

Auf S. 456, Bd. 52 sind in der Figurenerklärung unter der Abbildung 1 die Worte „in natürlicher Größe“ zu streichen.

---

INHALT. Aufsätze. H. v. Eggeling, Inwieweit ist der Wurmfortsatz am menschlichen Blinddarm ein rudimentäres Gebilde? Mit 6 Abbildungen und 5 Tabellen. S. 401—428. — Bücherbesprechungen. ABEL, OTHENIO, S. 428—431. — Festschrift für MAX FÜRBRINGER, S. 431. — SOBOTTA, J., S. 431—432. — WETZEL, GEORG, S. 432. — Berichtigung, S. 432.

---

Abgeschlossen am 21. November 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.

---

53. Bd.

✻ 27. Dezember 1920. ✻

No. 18/19.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Allgemeine Normen im Bau des menschlichen Schädels.

Von Dr. LUDWIG COHN.

(Aus dem Städtischen Museum, Bremen.)

Mit 5 Abbildungen.

Das im Laufe der Phylogenese des Menschen an Größe zunehmende Gehirn ist es gewesen, das den Schädel ausweitete und in der Hauptsache auch seine Form bedingte; es steht aber nicht fest, wie weit auch in der individuellen Entwicklung die Schädelform durch den Druck des wachsenden Gehirns beeinflusst wird, wie weit das Gehirn direkt formgebend wirkt. Bei der ersten Entwicklung der Schädeldachknochen erfolgt deren Orientierung im Raum zunächst unabhängig vom Gehirn, da sich die Deckknochen zu Platten von bestimmter gegenseitiger Lagerung bereits zu einer Zeit ausbilden, wo noch kein Druck und Gegendruck zwischen Gehirn und Schädelwandung besteht. Es müssen sich also im Laufe der Phylogenese bestimmte tektonische Normen herausgebildet haben, nach denen heute die Anlage des Schädels vor sich geht; andererseits aber wirkt zweifellos von einem gewissen, nicht näher zu bestimmenden Stadium an das Gehirn auch individuell von innen her an der Formung des Schädels mit. Wir haben also in der individuellen Entwicklung zwei Fak-

toren zu unterscheiden: phylogenetisch festgelegte Wachstumsnormen, die dem Schädel immanent sind, und Einflüsse des wachsenden Gehirns, das die umschließende Kapsel nach seinen Bedürfnissen zu formen bestrebt ist.

Die Abgrenzung des Wirkungsbereiches dieser beiden Faktoren ist nun eine Aufgabe, die noch ihrer Lösung harret. Man könnte zwei Möglichkeiten annehmen: erstens — daß die Normen nur bis zu dem Zeitpunkte wirksam sind, wo sie durch den einsetzenden Gehirneinfluß abgelöst werden, zweitens — daß auch weiterhin, bis zur endgiltigen Ausgestaltung des erwachsenen Schädels feste Normen in Kraft bleiben, so daß von dem erwähnten Stadium an ein kombiniertes Wirken beider Faktoren gegeben wäre. Entweder wäre also das Gehirn autonom, oder aber in seiner formgebenden Wirksamkeit durch ihm übergeordnete Normen des Schädelwachstums beschränkt.

Für die Entscheidung dieser Frage liegt das nötige Tatsachenmaterial noch nicht vor. Das vorhandene ungeheure Material an Schädelmessungen ist eben von ganz anderen Gesichtspunkten aus gesammelt, als sie hierfür in Betracht kommen. Was wir besitzen, sind in der Hauptsache Vergleichszahlen, nach denen sich Verschiedenheiten der Völker und Rassen, die Variationsbreite für einzelne Schädelvariationen feststellen lassen: Angaben aber darüber, welche Momente in Schädelbau innerhalb der ganzen Menschheit konstant sind (und darauf käme es ja bei der Feststellung von Normen an), sind in unvergleichlich geringerer Zahl vorhanden. Hierzu würde z. B. der Satz gehören, daß bei allen Menschenrassen (den *H. neanderthalensis* ausgenommen) der *Margo sagittalis* des Parietale länger ist als der temporale; hierher zählt auch die Feststellung von R. VIRCHOW, daß der Winkel, der an der Nasenwurzel durch die Gesichts- und die Keilbeinlinie gebildet wird, bei dem Erwachsenen im umgekehrten Größenverhältnis zum Sattelwinkel steht. Was aber diesen Feststellungen abgeht, ist das zahlenmäßig Präzise: da es sich nur um ein größer oder kleiner handelt, da andererseits ein gewisser Einfluß des Gehirns auf die betreffenden Verhältnisse nicht auszuschließen ist, so läßt es sich nie mit Sicherheit sagen, ob und wie weit hier unwandelbare Normen bestimmend sind.

Für alle Schädel fest normierte Bauprinzipien kann man nur daraus folgern, wenn sich bei Schädeln aller Rassen, auch bei den aberrantesten Formen (pathologische und künstlich deformierte na-

türlich ausgenommen) überall eindeutige, zahlenmäßig ausdrückbare Verhältnisse zwischen einzelnen Konstruktionselementen nachweisen lassen, die eben dadurch sich als unabhängig von den Einflüssen des Gehirns kennzeichnen. Und zwar kann man derartige Normen nach zwei Richtungen suchen: es kann sich um Normen in der Form der einzelnen Schädelknochen handeln, oder aber um Normen in der gegenseitigen Lagerung der Knochen beim Aufbau des Schädelganzen, — dies letztere würde in den Winkeln zum Ausdruck kommen, unter denen die Knochen an einander grenzen. Bei meinen nachfolgenden Darlegungen beschränke ich mich zunächst auf den zweiten Gesichtspunkt. Ich bin also dem nachgegangen, was in der gegenseitigen Lagerung der Schädelknochen des Menschen als allgemeingiltig, als konstant bei allen Völkerschaften und Rassen betrachtet werden kann.

Da ich das Konstante am Schädel suche, feststellen will, ob Normen bestehen, die dem Gehirneinfluß übergeordnet sind, so werde ich bei der Wahl der Punkte am Schädel, von denen ich bei meinen Messungen ausgehe, diejenigen nach Möglichkeit auszuschließen haben, deren Lage durch die Gehirnform augenscheinlich direkt beeinflußt wird; andererseits scheidem für mich auch jene Meßpunkte aus, die wegen äußerer Einflüsse (Muskulzug usw.) variieren. Hierbei kommt in erster Linie in Betracht, daß die Wölbungen der flachen Schädelknochen zweifellos in erheblicher Weise von dem Drucke des Gehirnes bedingt werden: Meßpunkte der üblichen kranio-metrischen Technik, deren Lage durch den Höhepunkt einer Schädelwölbung bestimmt wird, sind für mich also nicht brauchbar. — dies wären das Metopion, das Opisthocranion und das Euryon. Von der Knochenwölbung hängt aber zugleich auch die Länge der zwischen ihnen befindlichen Nähte ab, weswegen auch Nahtlängen sich nicht zur Grundlage meiner Untersuchungen eignen. Alle Bogenlängen überhaupt (auch solche wie z. B. Nasion-Bregma) scheidem aus, damit auch Schädelumfänge. Weil von der Ausbildung der Nackenmuskulatur abhängig, ist für mich das Inion nicht verwendbar, ebenso das Stephanion, weil die Lage des Ansatzes des Temporal Muskels individuell stark variiert und die Lage des Stephanion auf der Kranznaht daher nicht präzise bestimmt ist. Die Glabella endlich, deren Lage durch die verschieden starke Ausbildung der Stirnhöhnen und der Superziliarbögen beeinflußt wird, kann als unsicherer Punkt ebenfalls keine Verwendung finden.

In erster Linie wähle ich als Meßpunkte am Schädel jene Stellen, wo drei Knochen zusammenstoßen, — das wären also zunächst die

Tabelle A.

Laufende Nummer	Signatur des Schädels	Winkel-Nas.-Brg.-Lbd. = Winkel-Brg.	Winkel-Lbd.-Op.-Nas. = Winkel Op.	Größe Schädelänge	Größe Schädelbreite	Basion-Bregma-Höhe	Längen-Breiten-Index	Längen-Höhen-Index	Schädeltypus
1	Friese, Dom N 648	98,5	100,0	185	138	127	74,6	70,0	Dolicho-orthocran
2	"	99,5	99,0	177	158	126	89,3	71,2	hyperbrachy-orthocran
3	"	108,5	107,0	187	138	116	73,9	62,0	dolicho-chamaecran
4	"	93,5	94,0	168	147	134	87,5	80,0	hyperbrachy-hypsocran
5	"	104,0	106,0	191	151	127	79,1	66,8	meso-chamaecran
6	Deutsches Pathol. Inst. J. I, 71	102,0	100,5	177	133	135	75,1	76,3	meso-hypsocran
7	"	102,0	104,5	190	155	124	81,6	65,3	brachy-chamaecran
8	"	99,0	101,0	174	133	129	76,4	74,1	meso-orthocran
9	"	99,0	98,0	179	154	133	86,0	74,3	hyperbrachy-orthocran
10	"	101,0	100,0	180	134	136	74,4	75,6	dolicho-hypsocran
11	"	99,0	97,0	186	142	135	76,3	72,6	meso-orthocran
12	"	101,0	99,0	160	139	112	87,0	70,0	Kind von ca. 2 Jahren
13	"	101,0	99,0	160	139	112	87,0	70,0	hyperbrachy-orthocran
14	"	102,5	103,0	191	145	136	76,0	71,2	meso-orthocran
15	Aus alten Gräbern in Königsberg i. Pr.	101,5	101,5	176	141	133	80,0	75,6	brachy-hypsocran
16	"	101,0	99,5	195	151	140	77,4	71,3	meso-orthocran
17	"	97,0	96,0	174	142	133	81,6	76,4	brachy-hypsocran
18	"	100,0	98,5	184	151	134	82,1	72,9	brachy-orthocran
19	"	97,5	97,0	183	143	132	78,0	72,0	meso-orthocran
20	"	99,0	99,5	184	136	132	74,0	71,8	dolicho-orthocran
21	"	98,5	99,0	174	141	127	81,0	73,0	brachy-orthocran
22	"	97,0	96,0	175	143	134	81,7	76,3	brachy-hypsocran

## Aus alten Gräbern in Königsberg i. Pr.

23	1514	97,0	96,5	179	145	134	81,0	74,9	brachy-orthocran
24	1530	102,5	102,5	188	138	136	73,4	72,4	dolicho-orthocran
25	798 (5566)	98,5	98,0	176	140	128	80,0	72,7	brachy-orthocran
26	1566 (10188)	96,0	97,0	182	150	132	82,4	72,5	brachy-orthocran
27	884 (5707)	100,0	99,0	179	156	133	87,1	74,3	hyperbrachy-orthocran
28	1824	102,5	103,0	188	148	125	78,7	66,7	meso-chamaecran
29	460	97,5	96,5	174	131	144	82,4	75,3	brachy-hypsicran
30	467	97,0	98,0	189	139	136	73,5	72,0	dolicho-orthocran
31	1820	101,0	99,5	188	152	134	81,0	71,3	brachy-orthocran
32	305 (6054)	105,0	104,0	186	152	130	83,5	70,0	brachy-orthocran
33	1046 (10105)	101,5	100,5	173	137	124	79,2	71,6	meso-orthocran
34	118 (3186)	101,0	100,0	188	142	132	75,5	70,0	meso-orthocran
35	111 (1368)	99,0	98,5	182	143	132	79,1	72,5	meso-orthocran
36	2146	96,0	95,5	165	141	130	85,4	80,0	hyperbrachy-hyperhypsicran
37	2182	99,5	97,5	190	148	136	78,7	71,6	meso-orthocran
38	2295	105,0	103,0	188	147	128	78,2	68,1	meso-chamaecran
39	2180	101,5	103,0	179	147	118	82,1	66,0	brachy-chamaecran
40	2469	100,0	99,5	169	139	124	82,2	73,4	brachy-orthocran
41	1997	100,0	100,0	175	142	125	81,1	71,4	brachy-orthocran
42	462	95,0	97,0	172	142	125	82,5	72,6	brachy-orthocran
43	1676	97,5	96,0	171	142	123	83,0	72,0	brachy-orthocran
44	1526	97,0	96,5	182	157	135	86,3	74,2	hyperbrachy orthocran
45	1697	100,0	99,0	183	148	133	82,0	72,7	brachy-orthocran
46	1711	102,0	100,0	176	137	121	77,8	69,0	meso-chamaecran
47	867 (5686)	100,5	102,0	182	143	125	78,6	68,7	meso chamaecran
48	283 (3157)	100,5	99,5	187	150	125	80,0	66,8	brachy-chamaecran
49	996	98,5	98,5	180	141	128	78,3	71,1	meso orthocran
50	1394 (10126)	100,5	102,0	188	150	127	80,0	67,5	brachy-chamaecran
51	1075 (10365)	104,5	106,5	190	153	133	80,0	70,0	brachy-orthocran
52	531	95,5	96,0	171	131	135	76,6	78,9	meso-hypsicran
53	530	101,0	99,0	185	142	133	76,8	72,0	meso-orthocran

Laufende Nummer	Signatur des Schädels	Winkel Nas.-Brg.-Ibd. = Winkel Brg.	Winkel Ibd. Op Nas. = Winkel Op.	Größe Schädellänge	Größe Schädelbreite	Basion-Bregma-Höhe	Längen-Breiten-Index	Längen-Höhen-Index	Schädeltypus
54	Admiralitäts-Inseln, H.	101,0	102,0	172	124	129	72,1	75,0	dolicho-hypsican
55	" xy 484 . . . . .	98,0	98,5	164	121	123	73,8	75,0	dolicho-hypsican
56	" R., Kind, 7-8 J.	97,0	99,0	171	125	126	73,1	73,7	dolicho-orthocran
57	" K. 524 . . . . .	100,5	101,0	169	134	128	79,6	75,7	meso-hypsican
58	" Rr. . . . .	104,5	104,5	185	140	127	75,7	68,6	meso-chamaeocran
59	" M. . . . .	105,0	105,0	184	138	128	75,0	70,0	meso-orthocran
60	Papua, Astrolabe-Bai	102,5	101,5	175	141	128	80,6	73,1	brachy-orthocran
61	" Kaiserin Augusta-Fluß, S. 210	97,0	96,5	167	135	132	80,9	79,0	brachy-hypsican
62	Maori Nr. 6 . . . . .	99,0	97,0	179	135	130	75,5	72,6	meso-orthocran
63	" Nr. 7 . . . . .	102,0	100,0	180	131	127	72,2	70,6	dolicho-orthocran
64	Moriore, Br. 12 . . . . .	99,5	98,0	179	134	134	75,0	75,0	meso-hypsican
65	" Br. 10 . . . . .	102,5	101,5	178	137	131	77,0	73,6	meso-orthocran
66	" Br. 9 . . . . .	103,0	102,0	181	143	128	79,0	70,7	meso-orthocran
67	" Br. 8 . . . . .	103,0	103,0	175	134	128	76,6	73,1	meso-orthocran
68	" Br. 13, juv. . . . .	100,5	99,5	168	133	121	79,2	71,4	meso-orthocran
69	Celebes, Buginese Nr. 842	94,5	95,5	157	139	Basio fehlt	88,5	83,3	hyperbrachycran
70	Malaita 528. . . . .	94,5	94,5	168	143	140	85,1	83,3	hyperbrachy-hypsican
71	Formosaner Nr. 2 . . . . .	93,5	97,5	170	135	135	80,0	80,0	brachy-hypsican
72	" Nr. 1 . . . . .	98,5	99,0	184	130	133	70,7	72,3	dolicho-orthocran
73	Kanake von Kanai, Havai	94,5	95,5	165	144	134	87,3	81,2	hyperbrachy-hypsican
74	Chineser . . . . .	97,0	97,5	188	137	141	73,0	75,0	dolicho-hypsican
75	Osmane Nr. 531 . . . . .	91,5	90,5	162	141	141	87,0	87,0	hyperbrachy-hyperhypsican
76	Neger I . . . . .	99,5	100,0	181	136	132	75,1	73,0	meso-orthocran
77	" II Nr. 544 . . . . .	104,0	103,0	195	130	140	66,7	71,8	hyperdolicho-orthocran
78	Stika-Indtaner . . . . .	97,5	96,0	184	141	140	76,6	76,1	meso-hypsican

bekannten Punkte Bregma, Lambda und Asterion; es erwies sich denn auch, daß ihre Lage für die Gesamtarchitektur des Schädels von ausschlaggebender Bedeutung ist. Daneben verwende ich das Opisthion und das Basion als genau lokalisierbare Punkte. Auch das Nasion übernehme ich aus der üblichen Meßtechnik, doch — wie ich weiterhin darlegen werde — nur als leider unvermeidlichen Notbehelf, den ich, wo angängig, durch einen sicherer lokalisierbaren und besser motivierten Meßpunkt ersetzen werde.

Übernehme ich also auch eine Anzahl der üblichen Meßpunkte, so kann ich es bei einigen von ihnen aber nur unter Annahme einiger Modifikationen tun, damit das Zufällige, Individuelle, das ihnen manchmal anhaftet, ausgeschaltet wird. Eine genauere Analyse der Punkte folgt weiterhin.

Als Grundlinie, über welcher die Messungen zu orientieren wären, bot sich zunächst die Deutsche Horizontale dar. Es erwies sich aber, daß diese Linie, welche ja auf die natürliche Haltung des Kopfes beim Lebenden begründet ist, mit dem Aufbau des Schädels nichts zu tun hat. Ich ersetze sie daher durch die Linie Nasion—Lambda (resp. den Punkt, den ich dem Nasion substituieren), welche ich weiterhin die Schädellängsachse nenne. Als zweite Orientierungslinie dient mir die Linie Bregma—Basion, die Schädelhöhenachse.

## I.

Betrachten wir zunächst die Winkelverhältnisse in der medianen Sagittalebene, in einem Viereck, dessen Winkel durch die Punkte Nasion, Bregma, Lambda und Opisthion bezeichnet werden.

Abb. 1 zeigt einen Medianschnitt durch den Friesenschädel Nr. 1890. Von den Winkeln kommen zunächst zwei in Betracht: Nasion—Bregma—Lambda, den ich weiterhin Winkel

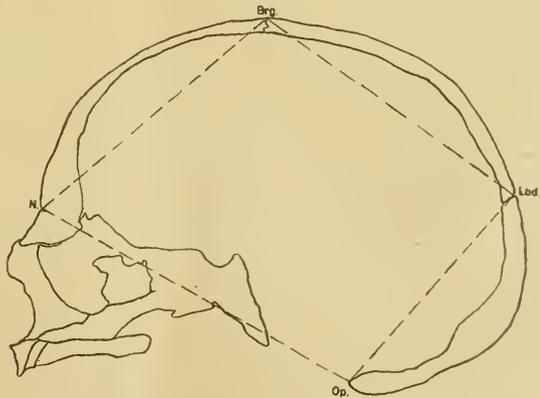


Abb. 1.

Brg. nenne, und Lambda—Opisthion—Nasion. als Winkel Op. bezeichnet.

Die vorstehende Tabelle A stellt die Größen dieser beiden Winkel für eine Reihe von Schädeln zusammen, daneben einige der üblichen Längen-, Breiten- und Höhenmessungen, nach denen der allgemeine Formcharakter des Schädels bestimmt wird. Es handelt sich hier nicht um ein ausgesuchtes Material, — alle gemessenen Schädel sind eingetragen; eine Sichtung der zur Verfügung stehenden Schädel fand nur in der Richtung statt, daß abnorme Exemplare ausgeschieden wurden.

Tabelle A zeigt bei allen Schädeln zwischen den Winkeln Brg. und Op. eine nur kleine Differenz. Die letzte Rubrik der Tabelle beweist zugleich, daß dieses für Schädel aller Formen gilt, denn von 76 untersuchten Schädeln sind: hyperdolichoeran 1, dolichoeran 12, mesocran 29, brachycran 24, hyperbrachycran 10. Nach den Höhen geordnet: hyperhypsieran 1, hypsieran 19, orthocran 45, chamaecran 11.

Völlige Gleichheit zwischen den beiden Winkeln tritt nur vereinzelt auf; allermeist beträgt der Unterschied  $\frac{1}{2}$ — $2^{\circ}$ , während  $2\frac{1}{2}^{\circ}$  nur einmal vertreten ist. Die Größendifferenz zwischen Brg. und Op. beträgt  $0^{\circ}$  bei 7 Schädeln,  $0,5^{\circ}$  bei 18,  $1,0^{\circ}$  bei 23,  $1,5^{\circ}$  bei 16,  $2,0^{\circ}$  bei 13 Schädeln;  $2,5^{\circ}$  tritt einmal auf. Der Durchschnitt der Größenunterschiede beträgt somit im ganzen  $1,09^{\circ}$ . Hierbei ist Brg. größer als Op. bei 45 Schädeln, Op. größer als Brg. in 27 Fällen. Es handelt sich also augenscheinlich in jedem Einzelfalle um ein Schwanken von ca.  $\frac{1}{2}^{\circ}$  nach oben und nach unten von einer mittleren Größe. Nach dieser Auffassung wäre z. B. der Schädel Admiralitäts-Insulaner H so zu bezeichnen: Brg. =  $101^{\circ}$ , Op. =  $102^{\circ}$ , — also Schwankung von  $\frac{1}{2}^{\circ}$  nach oben und unten von der mittleren Winkelgröße  $101,5^{\circ}$ . Das Mittel für 78 Schädel = Brg. 99,75 : Op. 99,52.

Dies legt den Gedanken nahe, daß hier de facto Gleichheit herrscht, daß die Unterschiede die Folge konstanter Messungsfehler sind, worauf denn die Technik des Meßverfahrens zu untersuchen wäre. Eine genaue Analyse des letzteren zeigt denn auch, daß bei den Messungen zweierlei Fehler unvermeidlich sind, die wohl geeignet wären, die kleinen Unterschiede zwischen den Winkeln Brg. und Op. bei tatsächlicher Gleichheit der letzteren vorzutäuschen. Ich gehe deswegen des näheren auf die Technik meiner Messungen ein.

In Abb. 1 handelt es sich um lauter übliche Meßpunkte; für meine Zwecke ist aber eine genauere Lokalisierung nötig, als sonst, da schon geringe Abweichungen von den sozusagen „idealen“ Punkten

nicht unerhebliche Unterschiede in der Winkelgröße für Brg. oder Op. ergeben können. Das nähere hierüber folgt weiter unten. Ich möchte daher jedem, der meine Winkelmessungen an anderen Schädeln nachprüfen will, nur dringend empfehlen, die nachstehenden technischen Erörterungen dabei zu berücksichtigen, da sich sonst leicht erhebliche Abweichungen von der Winkelgleichheit Brg. = Op., die das von mir konstatierte Maximalmaß von  $2\frac{1}{2}^{\circ}$  Differenz bedeutend überschreiten, ergeben können.

Opisthion: es liegt am Ende der Längsachse des Foramen magnum, auf der Kante selbst, die im Schädellängsschnitt am weitesten vorspringt. Dies gilt auch bei etwas schiefer Lage der langen Achse des Hinterhauptloches, so daß das Opisthion etwas seitlich von der Mittellinie des Schädels zu liegen kommt.

Nasion: liegen zwischen den Oberenden der Nasenbeine und dem Stirnbein kleine Nahtknochen, so rechnen sie stets zum Stirnbein.

Bregma: ist infolge stärkerer Entwicklung des einen Scheitelbeines der scheinbare Bregma-Punkt seitlich verschoben, so sucht man das Bregma in gleicher Höhe in der Mittellinie. Zeigt die Kranznaht in der Mittellinie zufällige Ein- oder Ausbuchtungen, die durch unregelmäßiges Knochenwachstum beim Verschuß der Stirnfontanelle entstehen können (die Kranznaht zieht normalerweise in gleichmäßigem Bogen an der Mittellinie vorbei), so sind sie auszugleichen; das Bregma liegt an der Schnittstelle der Ausgleichlinie mit der Sagittalnaht.

Lambda: hier liegen die Bedingungen für die Feststellung des richtigen Meßpunktes manchmal recht schwierig. Bei der weitaus überwiegenden Zahl der Schädel ist nur der Naht einige Aufmerksamkeit zuzuwenden. Sie ist oft (besonders beim Vorhandensein von Nahtknochen) nicht unerheblich breit: die Nahtbreite ist dabei zur Hälfte zum Occipitale, zur anderen zu den Scheitelbeinen zu rechnen, so daß der Meßpunkt in der Mittellinie in der Mitte der Nahtbreite liegt. Schwer lösliche Komplikationen entstehen aber dann, wenn beim Verschlusse der Hinterhaupt-Fontanelle atypische Knochen mitgewirkt und nachträglich mit der Occipitale-Spitze verwachsen sind. RANKE<sup>1)</sup> hat in seiner klassischen Arbeit über die überzähligen Knochen am Schädeldach diese atypischen Bildungen in der Hinterhaupt-Fontanelle ausführlich behandelt; indem ich mich seiner Auffassung völlig anschließe, gehe ich auf dieses Thema nur soweit ein, als es zur Begründung meines Verfahrens zur Aufsuchung des Lambda notwendig ist.

RANKE weist nach, daß wir in den „Spitzenknochen“, die sich gelegentlich am oberen Ende des Occipitale aus einem vierten atypischen Paare von Verknöcherungszentren bilden, Fontanellknochen zu sehen haben. Sind sie als Fontanellknochen aufzufassen, so füllen sie also einen Raum aus, der bei normalem Verschuß der Fontanelle zum Teil durch die Spitze des Hinterhauptbeins, zum anderen Teil durch die hinteren Spitzen der beiden Parietalia überdacht worden wäre. Man darf daher m. E. das Lambda weder am vorderen Ende der

1) J. RANKE, Die überzähligen Hautknochen des menschlichen Schädeldaches. Abh. d. math.-phys. Klasse der kgl. Bayr. Akad. d. Wiss. B. 20, München 1900.

betreffenden Fontanellknochen, noch an ihrem hinteren Rande, wo sie an das Occipitale grenzen, suchen: sein eigentlicher Ort muß im Falle dazwischengelagerter Fontanellknochen irgendwo im Inneren der Fläche dieser atypischen Knochen angenommen werden. Die Sachlage ist hier weniger einfach als bei einer breiten Naht. Bei einer Naht kann man ihre Mitte als die eigentliche Grenze der beiden zusammenstoßenden Knochen betrachten: bei den oft weit breiteren Fontanellknochen ist es nicht gesagt, daß Parietalia und Occipitale bei unmittelbarem Verschluß der Fontanelle gerade in der Mitte des vom Fontanellknochen eingenommenen Raumes zusammengetroffen wären. Da uns aber kein sicheres Kriterium zur Bestimmung dieses Punktes zur Verfügung steht, so werden wir trotz des möglichen Fehlers das wahre Lambda in der Mitte des Spitzenknochens suchen müssen —, jedenfalls nähern wir uns auf diese Weise der Wahrheit am meisten. Eine solche immerhin nur approximative Bestimmung des Lambda-Punktes wird aber, wie klar ist, auf die Vermessung der Winkel Brg. und Op. nicht ganz ohne Einfluß sein. Das wahre Lambda kann ein wenig weiter vor oder hinter liegen, was die Größe der Winkel Brg. und Op. in entgegengesetztem Sinne beeinflussen würde. Hier wäre also eine kleine unvermeidliche Fehlerquelle gegeben, durch deren Einfluß eine tatsächliche Gleichheit der beiden Winkel verschleiert werden kann.

RANKES Statistik über das Vorkommen von Spitzenknochen, die nachträglich mit dem Occipitale verschmelzen, zeigt, daß solche Fälle durchaus nicht selten sind. Nach ihm findet man im 3. bis 5. Fötalmonat (Schluß) 0% an Schaltknochen in der hinteren Fontanelle, im 6. Monat — 18%, im 7. bis 10. Monat (Schluß) — 13%, beim Erwachsenen endlich nur noch 5%. Er bemerkt dazu: „Eine Anzahl der im 6. Monat entstandenen Schaltknochen der hinteren Fontanelle verwächst noch mit der Oberschuppe und verschwindet dadurch bis zum Ende der fötalen Entwicklung, die Zahl der Schaltknochen vermindert sich dadurch von 18% im 6. Monat auf 13% in den späteren Monaten bis zur Geburt. Dieser Verschmelzungsprozeß setzt sich bis zum erwachsenen Alter noch fort, dadurch verschwindet die überwiegende Mehrzahl der fötal (im 6. Monat) angelegten Schaltknochen der hinteren Fontanelle, von 18% bleiben bei den Erwachsenen nur noch 5% übrig.“

Verschmelzen nun bei einem so erheblichen Prozentsatz von Schädeln atypische Schaltknochen mit dem Oberende der Occipitalschuppe, wodurch ein scheinbares Lambda entsteht, das vor dem echten liegt, so ist es von Wichtigkeit, festzustellen, wie solche Fälle sich erkennen lassen. Leicht ist das in den nicht allzu seltenen Fällen, wo sich noch eine Nahtspur nachweisen läßt; in den anderen Fällen, wo die Verwachsung keine Spur hinterlassen hat, ist man auf sekundäre Begleiterscheinungen angewiesen. Diese lassen sich nun nicht so angeben, daß nach ihnen immer das Vorhandensein einer Spitzenknochenverwachsung mit Sicherheit behauptet werden kann, wohl aber derart, daß sich nach ihnen die hintere Grenze des in Betracht kommenden Stückes der Occipitalespitze feststellen läßt, so daß man daraufhin die Lage des echten Lambda ausmessen kann. Verdächtig ist jedes Occipitale, das nicht eine gleichmäßig in mehr oder weniger großem Bogen verlaufende Lambda-Naht bildet, bei dem vielmehr beiderseits oder einseitig die Naht in ihrer oberen Hälfte stark winklig (fast rechtwinklig) nach innen abbiegt, abgknickt ist. Dieser Abknickungspunkt ist vielfach durch

die Einlagerung eines auffällig großen Nahtknochens gekennzeichnet, der als richtiger Fontanellknochen betrachtet werden muß, — es ist dies nämlich die Stelle, wo auf früheren phylogenetischen Stadien die Quernaht des Scheitelbeines jederseits in die Lambdanaht einmündete, so daß hier eine richtige Fontanelle entstand. Bei Schädeln mit solchen Abknickungen der Lambdanaht, welche ja auf eine Störung in der Entwicklung des Occipitale hinweisen, ist häufig die Spitze dieses Knochens durch ein sekundär mit der Schuppe verwachsenes Paar von Spitzenknochen gebildet.

Ein anderes Merkmal, das für das Vorhandensein eines angewachsenen Spitzenknochens spricht, ist eine auffällig starke Vereinfachung der Lambdanaht in ihrem obersten, über jener Fontanelle gelegenen Teil. Die Sagittalnaht ist ja im allgemeinen weniger kompliziert als die Lambdanaht, und wenn sich atypische Spitzenknochen bilden, die sich mit ihren Seitenrändern zwischen die Parietalia einkeilen, so trägt die Naht zwischen ihnen und den Parietalia den Charakter der Sagittalis. Verwachsen nun die Spitzenknochen mit der Occipitale-Schuppe, so bilden diese einfacheren Nahtteile die beiderseitigen Oberenden der Lambdanaht und heben sich auffällig gegen die kompliziertere untere Hälfte derselben ab. Nun ist die Lambdanaht allerdings immer gegen die Spitze der Schuppe hin einfacher als weiter unten, und es läßt sich kein festes Maß angeben, wieweit diese Vereinfachung als normal gelten kann, wann sie auf Spitzenknochenverwachsung hindeutet: es kann eben nur gesagt werden, daß starke Vereinfachung den Verdacht einer Spitzenknochenverwachsung hervorrufen muß. Dieses Merkmal also ebenso wie die Abknickung der Naht können nicht als sichere Kriterien dienen, — sie sollen nur, sobald sie auftreten, einerseits zu einer Analyse des Lambda anregen, andererseits dazu dienen, nachzuweisen, welches Stück der Occipitalespitze als angewachsener Spitzenknochen zu betrachten ist; dies letztere aber ist ja zur Konstruktion des echten Lambda notwendig. Man verbindet die beiden Abknickungsstellen der Lambdanaht mit einander durch eine Gerade und setzt dann das echte Lambda in der Mitte der Entfernung zwischen dieser Geraden und dem scheinbaren Lambda an.

Welchen Einfluß hat nun eine solche Lambdakorrektur auf das Winkelverhältnis Brg. : Op. ? Ich illustriere es an einigen Beispielen. Bei dem Schädel Moriori Nr. 7 ist eine Spitzenknochenverwachsung sicher, da sich noch eine seichte Rinne quer über den oberen Teil der Schuppe vorfindet; die Rinne beginnt beiderseits bei großen Fontanellknochen in der Lambdanaht, wie ich sie vorher erwähnte, — eine Abknickung ist nicht ausgesprochen, wohl aber oberhalb der Fontanellknochen eine Vereinfachung der Lambdanaht. Vergleiche ich nun die Winkel Brg. und Op. einerseits bei Vernachlässigung dieser Merkmale, andererseits bei Konstruktion des echten Lambda auf die beschriebene Weise, so erhalte ich die folgenden Zahlen:

bei Messung am scheinbaren, unkorrigierten Lambda	101,5 : 97
bei Messung nach Korrektur des Lambda	99 : 100,5.

Während also bei Messung vom scheinbaren Lambda aus der Unterschied zwischen Brg. und Op. volle  $4,5^\circ$  beträgt, was weit über das Übliche hinausgeht, bleibt nach Korrektur nur ein Unterschied von  $1,5^\circ$  übrig, der den übrigen Schädeln der Tabelle entspricht.

Als zweites Beispiel diene der Schädel Moriori Nr. 10. Auch hier weist eine seichte Nahtspur auf eine sichere Verwachsung hin; die Naht ist beiderseits scharf nach innen einspringend, gerade auf der Höhe der Nahtspur. Setze ich nun das echte Lambda in die Mitte zwischen der Naht und der scheinbaren Occipitalespitze an, so habe ich nach den vorausgehenden Ausführungen die notwendige Korrektur vorgenommen. Das Resultat derselben ist: Das Größenverhältnis Brg. : Op. ist

bei Messung vom unkorrigierten Lambda 102,5: 98,5

bei Messung vom korrigierten Lambda 100: 101,5.

Auch hier ist also der erhebliche Unterschied von  $4^{\circ}$  auf die normalen  $1,5^{\circ}$  herabgesetzt.

Und als drittes Beispiel der Schädel eines Kanaken von Kauai. Hier ist von einer Naht nichts nachzuweisen; es treten aber beiderseits deutliche Fontanellknochen in der Lambdanaht auf, und der über denselben gelegene Teil der Naht ist ganz auffällig weniger kompliziert als der untere. Das Verhältnis Brg. : Op. ist

bei Messung vom unkorrigierten Lambda 101,5: 90,5

bei Messung vom korrigierten Lambda 94,5: 95,5.

Der ganz ungewöhnlich große Unterschied von  $11^{\circ}$  wird also durch die Korrektur bei Annahme von Spitzenknochenverwachsung auf das normale Maß von  $1^{\circ}$  herabgemindert.

Das Verfahren zur Feststellung von Spitzenknochenverwachsungen an der Occipitaleschuppe würde sich also in praxi folgendermaßen gestalten: treten im oberen Teil der Lambdanaht scharfe Knickungen nach innen auf oder erscheint der oberste Teil der Naht stark vereinfacht, beides manchmal zusammen mit Ausbildung großer Fontanellknochen, so liegt der Verdacht von Spitzenknochenverwachsung vor. Erweist es sich dann, daß bei Messung vom scheinbaren Lambda aus Winkel Brg. erheblich größer ist als Op., so ist Verwachsung anzunehmen und die Korrektur auszuführen, indem das echte Lambda in die Mitte zwischen dem scheinbaren und der Linie zu verlegen ist, welche die Knickungsstellen resp. die Fontanellknochen verbindet.

Man könnte mir nun einwenden: auch wenn die beiden Winkel prinzipiell gar nicht mit einander gleich wären, könnte man, indem man für das Lambda einen entsprechenden Punkt innerhalb der Occipitalespitze sucht, die Gleichheit annähernd herstellen. Dieser Einwand träfe aber nicht das Richtige. Erstens würde, wenn eine prinzipielle Gleichheit gar nicht vorhanden wäre, zur Herstellung derselben gelegentlich auch ein Verrücken des Lambda nach vorn nötig sein: dies ist aber nie der Fall, — kann es ja auch bei Annahme meiner Erklärung gar nicht sein. Zweitens handelt es sich ja bei meiner Lambda-Korrektur nicht um das Aufsuchen irgend eines beliebigen den Bedingungen entsprechenden weiter hinten gelegenen Punktes innerhalb der Occipitaleschuppe, — es kommt vielmehr nur ein einziger, ganz bestimmter Punkt in Betracht, nämlich die Mitte der Knochenstrecke zwischen dem scheinbaren Lambda und dem Hinterrande des angewachsenen Teiles. Da nun 1. die weitaus überwiegende Mehrzahl der Schädel (da sie ein normales Lambda haben) die Annäherung an die Gleichheit zwischen den Winkeln Brg. und Op. ohne weiteres aufweise, da 2. die Tatsache

der Verwachsung von Spitzenknochen mit der Schuppe feststeht, wodurch eo ipso ein falsches Lambda entstehen muß, da 3. die Rückverlegung des Lambda in solchen Fällen nach der gut charakterisierten Stelle inmitten des Spitzenknochens die Winkelunterschiede auf das normale Maß zurückführt, — so glaube ich, daß ein Einwand, wie der obige, nicht stichhaltig ist.

Im Vorstehenden habe ich auf die kleinen Ungenauigkeiten bei der Feststellung der Meßpunkte, die unvermeidlich sind und dabei auf das Resultat der Winkelmessung nicht ohne Einfluß bleiben können, hingewiesen, — ich sehe in ihnen ein Moment, das die eigentlich vorhandene Gleichheit zwischen den Winkeln Brg. und Op. verschleiert. Daneben wirkt aber in gleicher Richtung ein zweites Moment, das von prinzipieller Bedeutung ist. Ich messe nämlich die Schädel an der Außenfläche: wollte ich ganz logisch verfahren, so müßte ich die Winkelmessungen an der Innenseite der Schädel vornehmen! Was ich messe, ist eigentlich die Neigung der Schädelknochen zu einander, die Winkel, unter denen ge-

wisse Wölbungssehn aneinanderstoßen: hierfür muß aber bei strengem Vorgehen das individuell wechselnde Moment der Knochendicke ausgeschaltet werden. Die Praxis zeigt denn auch, daß durch Vernachlässigung dieses Gesichtspunktes ein Fehler in die Messung hineingetragen wird, denn wenn ich in einzelnen Fällen die Ausmessung durch Innenmessung ersetze, so erhalte ich für die Winkel Brg. und Op. Größen, die einen geringeren Unterschied als bei

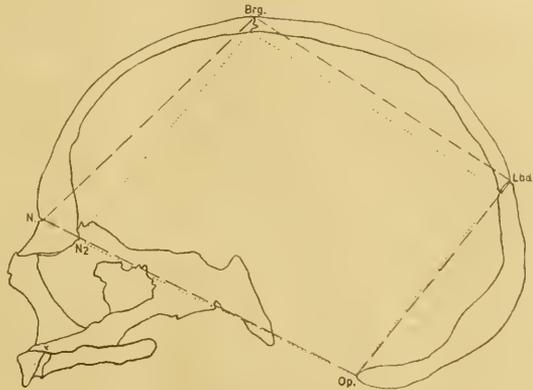


Abb. 2.

Außenmessung aufweisen. In Abb. 2 zeichne ich die gleichen Linien wie in Abb. 1 ein, wie sie sich bei Innenmessung ergeben.

Unverändert ist hier Punkt Opisthion. Das Bregma zeigt meist eine Verlagerung nicht nur um die Knochendicke, — meist ist es um ein Weniges nach vorn oder hinten verschoben, da die Nahränder nicht senkrecht zur Knochenoberfläche stehen. Entsprechend liegt bei Lambda meistens eine Verschiebung nach unten vor. Diese Veränderungen gegenüber der Außenmessung sind aber von nur geringer Bedeutung, — was bei der Innenmessung das Ausschlaggebende ist, ist die Möglichkeit, den Punkt Nasion, den ich schon zu Anfang als einen Notbehelf bezeichnet habe, durch einen richtiger gewählten zu ersetzen.

Als korrespondierender Punkt an der Innenseite kommt für das Nasion das Innenende der Verbindungslinie zwischen Frontale und Ethmoid in Betracht, — ein Punkt, den ich als N2 bezeichne (siehe weiter unten). Dieser Punkt liegt aber nicht nur erheblich nach innen gerückt vom Nasion, sondern auch auf anderer Höhe, und dieser Höhenunterschied ist individuell recht verschieden. Die Ver-

lagerung des Meßpunktes nach innen würde für die Winkel Brg. und Op. belanglos sein, da sie beide Winkel gleichmäßig verkleinert; die Verlagerung nach unten aber (bei manchen Schädeln andererseits nach oben!) wirkt auf die Winkel Brg. und Op. in entgegengesetztem Sinne, so daß ihr Einfluß auf das Messungsergebnis ein sehr erhebliches sein kann. Die folgenden Vergleichszahlen werden den Unterschied zwischen Außen- und Innenmessung illustrieren:

		Außenmessung:			Innenmessung:		
		Brg.	Op.	Unterschied	Brg.	Op.	Unterschied
Schädel Br.	621	104	106	2°	102,5	101,5	1°
„	1890	101,5	99,5	2°	96	95,5	1/2°
Dom I		103,5	105,5	2°	99,5	98,5	1°
Manus M		103	105	2°	102	100	2°
„	W	98	100	2°	95	95,5	1/2°
„	Aa	99	100	1°	98	97	1°

Es ergibt sich, daß ein Teil des Unterschiedes, der sich bei Außenmessung zeigt, eben auf der an sich unzulänglichen Methode beruht, daß sich die Winkel bei Anwendung der Innenmessung der absoluten Gleichheit oft erheblich nähern.

Warum aber dann die Außenmessung beibehalten? — wird man fragen. Der Grund ist rein technischer Natur, indem sich an unzersägten Schädeln (die doch bei Serienuntersuchungen hauptsächlich in Betracht kommen) die Meßpunkte für die Innenmessung nicht alle feststellen lassen. Das Bregma und Lambda brauchte man allerdings nur um eine Strecke von 5–6 mm, je nach der mittleren Knochendicke des Schädels, nach unten resp. innen zu verlegen, — wobei man allerdings die oben angegebenen Lageverschiedenheiten zwischen Innen- und Außenende der Naht nicht berücksichtigen könnte; für die Lage des inneren Meßpunktes N2 haben wir aber am unzersägten Schädel gar keinen Anhalt, und gerade seine Lage ist, wie ich oben anführte, von besonderer Bedeutung. Andererseits ließe sich aber auch, wenn wir alle Schädel aufsägen wollten, genaue Innenmessung nicht überall durchführen. Solche Fälle wie der abgebildete gehören zu den Seltenheiten, da sich der Punkt N2 nur sehr selten deutlich erkennen läßt. Bei seinen Untersuchungen über die Schädelbasis hat schon R. VIRCHOW den Meßpunkt Nasion als ein störendes, weil in seiner Lage nicht konstantes Element erkannt; als inneren Parallelpunkt bezeichnet er ebenfalls die von mir genannte Stelle N2, schreibt aber dazu S. 62: „Hier kommt zunächst in Betracht, daß das Stirnbein nach und nach viel dicker wird, sowohl durch wirkliches Dickenwachstum, als namentlich durch die Ausbildung der Stirnhöhlen, welche immer auch den Ansatz der Nasenbeine, die ihrerseits an Dicke zunehmen, mehr nach vorn rückt. Dieses Verhältnis ist daher eigentlich zu eliminieren, da es die Betrachtung der Schädelbasis stört, und ich würde gern einen anderen Punkt für die Vergleichung gesucht haben, wenn nicht die hintere Grenze des Stirnbeins gegen das Siebbein sich so verwischt, daß es in den meisten Fällen ganz unmöglich ist, sie auch nur annähernd auf einem Längsschnitte zu bestimmen.“

Infolge dieser Schwierigkeit müssen wir also für die Winkel Brg. und Op. schon bei der Außenmessung bleiben, müssen uns aber dabei dessen bewußt sein, daß wir damit einen Fehler hineinbringen, der geeignet ist, eine etwa vorhandene Gleichheit zwischen den Winkeln Brg. und Op. (Innenmessung) zu verschleiern.

Wir haben also zwei Momente in der Technik der Messungen nachgewiesen, welche Fehler hincinzutragen geeignet sind: die Unmöglichkeit, die Meßpunkte bei Außenmessung mit absoluter Richtigkeit zu bestimmen, und den Umstand, daß Außenmessung an sich einen Fehler gegenüber der alleinrichtigen, aber praktisch nicht durchführbaren Innenmessung involviert. Der Winkelunterschied beträgt bei gewöhnlicher Außenmessung im Durchschnitt  $1,09^\circ$ , — es handelt sich wohl um ein Schwanken um  $\frac{1}{2}^\circ$  nach oben und unten von einem mittleren Werte. Dieser Unterschied verkleinert sich, je mehr wir die Lagebestimmung der Meßpunkte vervollkommen, — er verkleinert sich andererseits auch bei Anwendung der Innenmessung, wo diese möglich ist. Da der Winkelunterschied an sich nur gering ist, da er sich bei Eliminierung der bisher erkannten Fehlerquellen noch weiter verkleinert, so glaube ich mich zu der Annahme berechtigt, daß eine — praktisch allerdings nicht mögliche — absolut genaue Innenmessung auch eine absolute Gleichheit zwischen den beiden Winkeln Brg. und Op. ergeben würde.

Auf Grund dieses stelle ich als ersten Satz die Normen im Bau des Menschenschädels betreffend auf: bei allen Menschenschädeln (den H. neanderthalensis ausgenommen) ist der Winkel Brg. gleich dem Winkel Op. Unabhängig von Völker- und Rassendifferenzen im übrigen Schädelbau, ist die Gleichheit dieser beiden Winkel für den rezenten Menschenschädel allgemein typisch.

Auf die Schlußfolgerungen, die sich aus dieser Winkelgleichheit ergeben, komme ich im allgemeinen Teile zurück.

## II.

Die zweite Messung, welche, wie Nr. 1 die konstante Gleichheit zweier Winkel in der medianen Sagittalebene betrifft, ist in Abb. 3 dargestellt, und zwar nach dem gleichen Schädel Friese Nr. 1890.

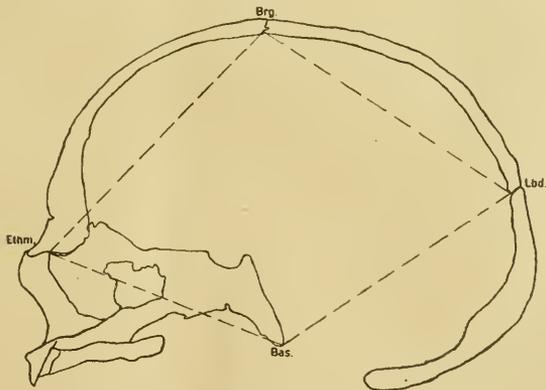


Abb. 3.

Es handelt sich hier um Innenmessung. Zu den bekannten drei Meßpunkten Bregma, Lambda und Basion (statt des Opisthion der

vorhergehenden Messung) tritt hier ein neu aufgestellter Meßpunkt, das Ethmoidion, das noch näher zu besprechen sein wird: damit bezeichne ich die Stelle, wo das Vorderende der Lamina perpendicularis des Ethmoids an die Naht zwischen den Nasenbeinen grenzt. Gemessen werden die beiden über der Schädelhöhenachse Bregma—Basion gelegenen Winkel Bregma—Ethmoidion—Basion und Bregma—Lambda—Basion, die ich kurz als Winkel Ethm. und Lbd. bezeichnen werde.

Die nebenstehende Tabelle B zeigt, daß die Winkel Ethm. und Lbd. untereinander annähernd gleich sind, indem bei der überwiegenden Mehrzahl der Unterschied (wie bei Messung I) nur  $\frac{1}{2}$ — $2^{\circ}$  beträgt. Da auch hier bald der eine, bald der andere Winkel der größere ist, so kann man auch hier ein Schwanken um eine mittlere Größe annehmen.

Einige Worte über Bedeutung und Berechtigung des neuen Meßpunktes Ethm. Schließen wir zunächst rückwärts ans dem Resultat der Messungen darauf, ob hier ein für die Schädelarchitektur wichtiger Punkt gewählt ist, so spricht hierfür der Umstand, daß Ethm. mit dem wichtigen Meßpunkte Lambda in einem festen Verhältnisse steht; nur für solche Punkte am Schädel, welche grundlegende Konstruktionsknotenpunkte darstellen, sind solche konstante Beziehungen zu einander voranzusetzen. Doch auch theoretisch glaube ich nachweisen zu können, daß Ethm. ein Punkt von Bedeutung ist, indem ich in ihm das vordere Ende der Schädelbasis sehe, so daß er hierdurch dem Basion, als dem hinteren Ende derselben, entsprechen würde. Allerdings denkt man heute, wenn man von der Schädelbasis spricht, zunächst immer nur an die Strecke Basion—N2; dies beruhte aber nur auf der überlieferungsmäßigen Anschauungsweise, zunächst immer nur an den Gehirnschädel zu denken und dementsprechend nur den im Inneren der Schädelhöhle gelegenen Teil der median aus dem Knorpel des Primordialkraniums entstandenen Knochen als Schädelbasis zu bezeichnen. Untersuchen wir aber Normen, welche für den Aufbau des Menschenschädels gültig sind, so können wir uns nicht auf den Gehirnschädel beschränken. Es ist ja zweifellos, daß Gehirn- und Gesichtschädel sich unter engster gegenseitiger Beeinflussung entwickelt haben, und wir müssen deswegen jene Reihe von Knochenbildungen, welche sich aus dem Knorpelschädel entwickelt hat, als ein Ganzes betrachten; es liegt kein Grund vor, sie willkürlich in zwei Teile zu teilen, an der Crista galli Halt zu machen. Der Verlauf des Verknöcherungsprozesses der Schädelbasis zeigt, daß die Lamina perpendicularis mit den dahinter gelegenen Teilen ein zusammenhängendes Ganzes bildet, da sie nicht etwa aus einem besonderen Verknöcherungszentrum hervorgeht, um erst hinterher mit der Basis zu verschmelzen (wie es z. B. bei dem Vomer der Fall ist, der daher als gesonderter, dem Gesichtschädel zugehöriger Knochen betrachtet werden muß): von den zwei Verknöcherungszentren aus, welche zunächst den oberen Teil der Lamina bilden, setzt sich vielmehr der Prozeß auf die Crista galli und die Lamina cribrosa fort. Der vorderste Teil dessen, was man sonst als Schädelbasis zu bezeichnen pflegt, verknöchert also direkt von der Lamina perpendicularis aus, wodurch sich diese als integrierender Teil der Basis kennzeichnet. Dadurch aber, daß das Winkel-

Tabelle B.

Signatur des Schädels	Winkel Ethm.	Winkel Lbd.	Signatur des Schädels	Winkel Ethm.	Winkel Lbd.
Friese, Dom 562 . . . . .	70,0	69,0	Königsberg, alte Gräber 1676	77,0	75,5
„ „ P. 73 . . . . .	79,0	78,0	„ „ 1526	71,5	74,0
„ „ 563. . . . .	65,5	67,5	„ „ 1697	75,0	73,5
*) „ „ 1890 . . . . .	68,0	68,0	„ „ 1711	66,5	67,0
*) „ „ 621 . . . . .	65,5	66,5	„ „ 867	67,5	69,5
„ „ 648 . . . . .	70,0	68,5	„ „ 283	67,0	67,5
„ „ 841 . . . . .	69,5	68,0	„ „ 996	69,5	68,0
Königsberg, alte Gräber 2293	71,0	69,5	„ „ 1394	69,0	69,0
„ „ 2254	69,5	71,0	„ „ 1675	66,0	67,5
„ „ 2300	70,5	72,0	„ „ 531	75,0	76,0
„ „ 2179	73,0	71,5	„ „ 530	70,5	72,0
„ „ 2188	70,0	69,0			
„ „ 876	70,0	71,0	Admiralitäts-Inseln Y 1912	74,0	73,0
„ „ 197	73,5	72,0	„ LC 524	72,5	74,0
„ „ 901	72,0	75,0	„ K	69,0	67,0
„ „ 1530	75,0	73,0	*) „ W	68,0	69,0
„ „ 1556	72,5	74,0	*) „ Aa	71,5	72,0
„ „ 884	78,0	76,5	*) „ M	66,0	67,0
„ „ 1824	65,5	64,0	„ H	68,5	68,0
„ „ 467	73,0	73,0	Papua von Bogadjim . . . . .	67,5	69,0
„ „ 1820	72,0	72,5	Kanake von Kauai, Hawaii	74,5	74,5
„ „ 376	72,0	70,0	Malaie 528 . . . . .	73,5	74,0
„ „ 1046	68,0	69,5	Maori 7 . . . . .	67,0	69,0
„ „ 118	69,5	68,0	„ A . . . . .	70,5	69,0
„ „ 111	74,0	73,0	„ C . . . . .	74,0	74,0
„ „ 2146	70,0	72,0	„ D . . . . .	73,5	72,0
„ „ 2182	73,0	72,0	„ E . . . . .	70,0	69,0
„ „ 2295	65,5	64,5	„ F . . . . .	73,0	74,5
„ „ 2180	62,5	62,0	Moriore 8 . . . . .	69,5	68,5
„ „ 2469	70,5	72,0	„ 9 . . . . .	72,0	71,0
„ „ 1997	71,5	73,0	Neger I . . . . .	73,0	72,5
„ „ 462	72,0	74,0	„ II, 544 . . . . .	71,5	71,5

verhältnis der Lamina zu der übrigen Basis durch Vermittlung des Vomer auf die Stellung der Gaumenbeine und somit auch der Oberkiefer Einfluß übt, ist der tektonische Zusammenhang zwischen Gehirn und Gesichtsschädel gegeben. Auf diese Überlegung hin halte ich die Aufstellung des Ethm. als Meßpunkt, entsprechend dem Basion, für berechtigt.

Bei dieser Messung war es, im Gegensatz zu Messung I, möglich, auch am intakten Schädel Innenmessung auszuführen. Ethm. sowie Basion sind von außen

her mit dem Zirkel erreichbar; Bregma und Lambda wurden zunächst außen gemessen, worauf die betreffenden Punkte, wie schon früher ausgeführt, je nach mittlerer Schädeldicke um 5—6 mm nach unten resp. nach vorn verlegt wurden. Selbstredend kann diese Art, die Lage der Punkte Bregma und Lambda an der Schädelinnenseite zu bestimmen, nur als eine approximative angesehen werden, doch hat die Praxis ergeben, daß diese Annäherung an die wirkliche Lage ausreichend genau ist. Die nachstehende Tabelle zeigt, daß eine Messung mit solcher konstruktiver Umlagerung der beiden Punkte geeignet ist, den bei Außenmessung entstehenden Fehler herabzumindern, wie es direkte Innenmessung an einem zersägten Schädel tut. Schädel Manus Aa.:

Außenmessung, d. h. Messung ohne Korrektur der Punkte Brg. und Lbd. . . . .	Ethm.	Lbd.	Unterschied
	73,0	71,5	1,5°
Außenmessung mit nachfolgender Umzeichnung auf Innenbregma und Innenlambda . . . .	72,0	72,5	0,5°
Direkte Innenmessung an dem zersägten Schädel	71,5	72,0	0,5°

Daß auch bei dieser Messung Fehler durch die Ansetzung der Meßpunkte selbst wirksam sind, wie in Messung I, braucht wohl nicht gesagt zu werden; die nur approximativ genaue Innenmessung ist eine weitere Quelle für geringfügige Fehler. Da aber auch hier Ersatz der Außen- durch die Innenmessung (also ein Übergang zu einem immerhin genaueren Verfahren) die Winkeldifferenz herabmindert und eine Annäherung an die ideale Winkelgleichheit zur Folge hat, so kann ich, angesichts des an sich nur geringen Winkelunterschiedes auch hier annehmen, daß de facto beide Winkel untereinander gleich sind. Ich stelle daher als zweiten Satz über die dem Aufbau des Menschenschädels zu Grunde liegenden Normen den folgenden auf: die Winkel Ethm. und Lbd., über der Schädelhöhenachse Bregma—Basion beiderseits gelegen, sind bei allen Menschenschädeln (H. neanderthalensis ausgenommen) einander gleich.

### III.

Die dritte Messung zieht auch die Schädelbreite mit in den Bereich des Vergleichs, — in dem gegenseitigen Abstände der Asterien sowie zweier anderer Punkte, die ich als Parastephanion bezeichne.

Parastephanion (Parasteph.) nenne ich den neuen Meßpunkt, weil er, gelegentlich sogar mit ihm zusammenfallend, stets in der Nähe des Stephanion liegt. Das letztere kann ich, wie bereits gesagt, nicht verwenden, weil es, als Schnittpunkt der Coronoida mit der Ansatzmarke des Temporal Muskels charakterisiert, individuell zu sehr Lagerungsverschiedenheiten unterworfen ist, bei Spaltung der Ansatzmarke sogar überhaupt nicht festgestellt werden kann. Konstanz

ist aber für einen Meßpunkt Hauptvoraussetzung, wenn man Normen nachgehen will. Mein Parastephanion bestimme ich so, daß ich die Breite des gegenseitigen Abstandes der Asterien auf den Vorderschädel übertrage, und zwar auf die Kranznaht: die Asterienbreite des Schädels, symmetrisch auf die Kranznaht übertragen, ergibt zwei Punkte, die das Charakteristische haben, daß sie immer auf den stark gezackten Teil der Naht zwischen deren gestrecktem untersten und dem weniger gezackten Mittelteil zu liegen kommen. Dieser stark gezackte Teil der Naht entspricht, wie bekannt, der Stelle, wo die phylogenetisch alte, heute äußerst seltene Quernaht des Parietale in die Kranznaht mündete; ein hierher fallender Meßpunkt ist also solchen Punkten wie Lambda oder Bregma gleichwertig. Daß sich gewisse Gesetzmäßigkeiten gerade an solche nur mit Rücksicht auf die Vorgeschichte des Schädels bedeutsame Punkte gebunden erweisen, die heute an sich bedeutungslos geworden sind, scheint mir zu beweisen, daß es sich um alte, in der Phylogenese des Schädels begründete tektonische Normen handelt. Es erweist sich also, daß die vorderen seitlichen Fontanellen gleichen gegenseitigen Abstand gehabt haben, wie die Asterien, d. h. die hinteren unteren Fontanellen.

Die Messung III besteht nun darin, daß ich einerseits die beiden Asterien mit dem Bregma, andererseits die Parastephanien mit dem Lambda durch Gerade verbinde, die Schädeldiagonalen darstellen. Es erweist sich alsdann, daß die Winkel Aster.—Bregma—Aster. und Parasteph.—Lambda—Parasteph. untereinander gleich sind—, wiederum mit einem geringen Unterschiede, der, wie wir sehen, wohl als Messungsfehler aufgefaßt werden kann.

Die unvermeidlichen Messungsfehler beruhen hier auf zweierlei: 1. auf Komplikationen im Asterion, welche die genaue Bestimmung desselben manchmal nicht zulassen, so daß geringere Unsicherheiten in Kauf genommen werden müssen, — hier eingelagerte kleine Nahtknochen sind die Ursache; 2. aber darauf, daß hier fast ausschließlich Außenmessung möglich ist, während aus der gleichen Überlegung heraus, wie bei Messung I, Innenmessung postuliert werden müßte. Daß Innenmessung geeignet ist, den Unterschied in der Richtung einer weiteren Ausgleichung der beiden Winkel zu beeinflussen, zeigt die nachstehende Vergleichsmessung:

Schädel Papua, Sokoté Nr. 300.	Winkel Aster.	Winkel Parasteph.
Außenmessung	43,5	46,0
Innenmessung	44,5	44,5

Tabelle C.

Signatur des Schädels	Winkel Asterion-Bregma- Asterion	Winkel Parasteph.-Lamb- da-Parasteph.	Signatur des Schädels	Winkel Asterion-Bregma- Asterion	Winkel Parasteph.-Lamb- da-Parasteph.
Friese, Dom 648 . . . . .	51,0	52,0	Königsberg, alte Gräber 1997	48,0	50,5
„ „ 643 . . . . .	50,0	52,0	„ „ 462	49,5	50,5
„ „ 609 . . . . .	49,0	47,5	„ „ 1676	51,0	52,0
„ „ P. 73 . . . . .	46,0	49,0	„ „ 1526	53,0	51,5
„ „ 621 . . . . .	50,5	50,0	„ „ 1697	50,5	52,0
Pathol. Institut Bremen a. 71	44,5	46,0	„ „ 1711	49,5	49,0
„ „ a. 16	49,5	49,5	„ „ 867	49,0	48,0
„ „ a. 83	46,0	48,5	„ „ 283	49,5	51,5
„ „ 17,5	48,5	50,5	„ „ 996	49,5	49,0
„ „ a. 3	46,0	46,5	„ „ 1394	47,0	47,5
„ „ a. 7	47,0	50,0	„ „ 1075	47,5	49,5
„ „ a. 40	49,0	51,0	„ „ 531	47,0	50,0
„ „ 21,5	51,0	52,0	„ „ 530	46,5	47,5
„ „ a. N 3	49,0	48,5			
Königsberg, alte Gräber 2293	50,0	50,5	Admiralitäts-Inseln H . . . . .	46,5	47,0
„ „ 2254	45,5	47,0	„ „ Xy, 484	44,5	46,5
„ „ 2300	50,0	52,5	„ „ R . . . . .	49,0	48,0
„ „ 2179	50,0	52,5	„ „ K, 524 . . . . .	48,0	48,5
„ „ 2188	44,5	47,0	„ „ Rr . . . . .	47,0	47,0
„ „ 876	45,5	46,5	„ „ M . . . . .	45,0	46,0
„ „ 197	48,0	50,0	Papua von Bogadjim . . . . .	47,5	49,5
„ „ 901	50,0	51,5	Papua, Kais. Aug.-Fluß S. 210	46,5	48,5
„ „ 1514	50,5	52,0	Kanake von Kauai, Havaii	47,0	48,0
„ „ 1530	45,0	45,0	Malaie 528 . . . . .	47,0	49,0
„ „ 798	48,0	48,5	Maori 6 . . . . .	47,0	47,5
„ „ 1556	50,5	51,5	Maori 7 . . . . .	43,0	44,5
„ „ 1824	53,0	53,5	Moriore 12° . . . . .	46,5	46,0
„ „ 460	52,5	50,5	„ 10 . . . . .	46,0	45,5
„ „ 467	47,0	47,0	„ 9 . . . . .	47,5	47,0
„ „ 1820	46,5	46,0	„ 8 . . . . .	47,5	47,5
„ „ 306	50,0	49,0	„ 13 juv. . . . .	47,0	46,5
„ „ 1046	50,0	47,0	Buginese, Celebes . . . . .	47,0	48,0
„ „ 118	45,5	47,0	Formosaner I . . . . .	44,5	46,5
„ „ 111	53,0	53,5	Formosaner II . . . . .	44,5	46,0
„ „ 2146	46,5	48,0	Neger I . . . . .	49,0	47,5
„ „ 2182	47,5	50,0	Neger II . . . . .	49,5	48,5
„ „ 2295	49,5	50,0	Chiniese . . . . .	47,0	46,0
„ „ 2180	51,5	50,0	Osmane 531 . . . . .	45,0	47,0
„ „ 2469	51,0	49,0	Sitka-Indianer . . . . .	48,5	51,5

Tabelle D.

Signatur des Schädels	Winkel Bregma-Lambda- Asterion	Winkel Bregma-Lambda- Opisthion	Signatur des Schädels	Winkel Bregma-Lambda- Asterion	Winkel Bregma-Lambda- Opisthion
Friese, Dom 648 . . . . .	84,5	82,5	Königsberg, alte Gräber 1997	85,0	83,5
" " 643 . . . . .	90,0	88,5	" " 462	79,5	80,5
" " 609 . . . . .	79,5	81,0	" " 1676	82,0	83,5
" " P. 73 . . . . .	90,5	92,0	" " 1526	66,5	68,5
" " 621 . . . . .	82,0	82,5	" " 1697	82,5	82,0
Pathol. Institut Bremen a. 71	84,5	86,5	" " 1711	84,5	86,0
" " a. 16	79,0	77,0	" " 867	79,5	82,0
" " a. 83	83,5	83,5	" " 283	84,0	85,5
" " 17,5	89,5	90,5	" " 996	82,0	83,5
" " a. 3	82,5	85,0	" " 1394	100,0	102,0
" " a. 7	87,5	86,0	" " 1075	84,0	82,0
" " a. N 3	81,0	82,0	" " 531	89,0	91,0
" " 21,5	83,5	86,0	" " 530	82,0	84,0
Königsberg, alte Gräber 2293	82,0	83,5			
" " 2254	86,5	86,5	Admiralitäts-Inseln H . . .	83,0	83,5
" " 2300	88,5	89,5	" " Xy, 484	87,0	86,0
" " 2179	88,0	89,5	" " R, Kind	84,5	84,0
" " 2188	84,5	84,5	" " K, 524	81,0	82,0
" " 876	83,0	84,5	" " Rr. . .	81,5	79,5
" " 197	81,0	82,5	" " M . . .	79,0	78,0
" " 901	88,0	91,0	Papua von Bogadjim . . .	82,0	83,0
" " 1514	87,0	89,0	Papua, Kais. Aug.-Fluß, S.210	85,0	87,0
" " 1530	79,0	81,0	Kanake von Kauai, Hawaii	89,5	90,5
" " 798	85,5	87,0	Maori 6 . . . . .	83,0	84,0
" " 1556	87,0	88,0	Maori 7 . . . . .	87,5	86,0
" " 884	88,5	89,5	Mori 12 . . . . .	81,5	83,0
" " 1824	80,5	81,5	" " 10 . . . . .	82,0	82,5
" " 460	92,0	92,5	" " 9 . . . . .	81,5	82,0
" " 467	83,0	85,0	" " 8 . . . . .	80,5	81,5
" " 1820	85,5	86,0	" " 13, juv. . . . .	82,0	82,5
" " 306	80,5	79,5	Malaie 528 . . . . .	92,5	94,5
" " 1046	87,0	85,0	Celebes, Buginese . . . .	87,0	90,0
" " 118	81,0	83,0	Formosaner I . . . . .	81,0	81,5
" " 111	84,0	86,0	Formosaner II . . . . .	87,5	88,0
" " 2146	87,0	89,0	Chinese . . . . .	84,5	85,5
" " 2182	82,5	84,5	Osmane 531 . . . . .	92,5	90,5
" " 2295	79,5	82,0	Neger I . . . . .	85,0	84,0
" " 2180	68,0	70,0	Neger II . . . . .	77,5	74,5
" " 2469	86,0	86,5	Sitka-Indianer . . . . .	95,5	97,0

Gerade in einem Falle, wo der Unterschied volle  $2,5^{\circ}$  beträgt, wird er (zumal die Asterien innen sehr deutlich kenntlich sind) völlig, bis zu absoluter Winkelgleichheit beseitigt.

Hierdurch ist aber erwiesen, daß die beiden Fontanellenpaare bei allen Schädeln auch in bestimmten Abständen von Bregma und Lambda gelagert sind; es wird eine bestimmte Beziehung zwischen der vorderen und hinteren Schädelbreite einerseits, der Schädelhöhe und Länge andererseits statuiert.

#### IV.

Die vierte Messung betrifft zwei Winkel, deren Scheitelpunkt das Lambda ist. Es sind die Winkel: Bregma—Lambda—Opisthion = Winkel Lbd. O., und Bregma—Lambda—Asterion = Winkel Lbd. A. Der erstere Winkel hängt von der hinteren Höhe des Schädels ab, der zweite von der hinteren Breite. Mit der auch bei den anderen Messungen beobachteten kleinen Einschränkung betreffs der auf Messungsfehler zurückzuführenden geringen Größenunterschiede sind diese beiden Winkel unter einander gleich.

Im vorausgegangenen Teil habe ich den Nachweis für die konstante Gleichheit von vier Winkelpaaren am Menschenschädel zu erbringen gesucht, in der feste Normen für die Konfiguration des Schädels gesehen werden können. Es sind das die Winkelpaare:

1. Winkel N2 — Bregma—Lambda = Lambda—Opisthion—N2,
2. „ Bregma—Ethmoideum—Basion = Bregma—Lambda—Basion,
3. „ Asterion—Bregma—Asterion = Parasteph.—Lambda—Parasteph.
4. „ Bregma—Lambda—Asterion = Bregma—Lambda—Opisthion.

Gelten diese Winkelgleichheiten auch für alle Schädelformen, so sind die absoluten Größen der Winkel andererseits sehr verschieden. Der Winkel Brg. z. B. variiert nach Tabelle A zwischen  $108,5$  und  $91,5^{\circ}$ ; dieses Variieren ist auch innerhalb der Schädelreihe aus der gleichen Völkerschaft beträchtlich, so bei den deutschen Schädeln zwischen  $108,5$  und  $93,5$ , also um volle  $15^{\circ}$ . Vielleicht enthält meine

Tabelle sogar noch nicht die extremsten Formen, die möglich sind, obgleich die Unterschiede kaum die hier vertretenen Maße beträchtlich überschreiten werden. Für die anderen gemessenen Winkel finden wir folgende ebenfalls auf starkes Variieren hinweisende Zahlen: Winkel Ethm.  $79,0 - 65,5 = 13,5^\circ$ , Aster.  $49,0 - 43 = 6^\circ$ .

Zwischen den einzelnen Winkeln (so weit nicht eben Gleichheit die Norm ist) spricht nichts für ein bestimmtes Größenverhältnis. Wir sehen z. B.:

	Winkel Brg.	Unterschied	Ethm.	Unterschied
Manus M.	105,0	} 10°	66,0	} 8,5°
Kanake von Kauai	94,5		74,5	

und dem gegenüber:

	Winkel Brg.	Unterschied	Ethm.	Unterschied
Friese P. 73	93,4	} 10,5°	79,0	} 13,5°
„ 621	104,0		65,5	

Der Winkel Ethm. nimmt also, wie selbstverständlich, bei zunehmender Größe des Brg. seinerseits ab, — doch geschieht dies bei verschiedenen Schädeln in verschiedenem Maße. Bei den beiden Friesen wie bei beiden Südsee-Insulanern ist der Unterschied zwischen den Winkeln Brg. je  $10,5^\circ$ : die Unterschiede zwischen den Winkeln Ethm. hingegen betragen in dem einen Falle  $8,5^\circ$ , in dem anderen volle  $13,5$ . Und noch deutlicher tritt diese Unabhängigkeit aus dem folgenden Beispiel hervor:

	Winkel Brg.	Unterschied	Aster.	Unterschied
Papua (Bogadjim)	102,5	} 5,5°	47,5	} 1,0°
„ (Kais. Aug. Fl.)	97,0		46,5	

dagegen:

Deutscher (P. Inst. 21.5.)	101,0	} 1,0°	51,5	} 6,5°
„ „ 1.71)	102,0		44,5	

Die angeführten Beispiele zeigen, daß die bisher behandelten Winkel an den verschiedenen Schädeln keine gegenseitige Abhängigkeit in ihren Größenverhältnissen erkennen lassen (soweit sie nicht eben unter einander gleich sind). Dies ist aber nur bei direktem Vergleich der Fall. Indirekt stehen auch sie in innerem Zusammenhange, indem kein Teil, kein Winkel am Schädel sich verändern kann,

ohne an allen anderen Teilen entsprechende Veränderungen hervorzurufen. Weitere Untersuchungen, die ich in anderer Richtung geführt habe und die an anderer Stelle zur Veröffentlichung gelangen, haben mir das deutlich erwiesen; hier will ich, um die vorhandenen inneren Abhängigkeiten so weit darzulegen, als es auf Grund des vorausgeschickten Materiales möglich ist, einen Einzelfall näher analysieren. Ich gehe hierbei von den Winkeln Brg. und Op. aus, deren Gleichheit ich als Norm für den Menschenschädel betrachte. Suchen wir festzustellen, welche Veränderungen am Schädel die Größenänderung des einen dieser beiden Winkel nach sich ziehen muß. Die Größe des Winkels Brg. wird durch die Neigung des Stirnbeins (bei gleichlanger Längsachse) bestimmt, ebenso Op. durch Neigung und Länge des Occipitale. Wie wird also das Occipitale darauf reagieren, wenn sich Brg. ändert? — und welche Schädelteile werden dabei sekundär in Mitleidenschaft gezogen werden?

Es ist klar, daß das Occipitale auf eine Änderung der Winkelgröße Brg. auf zweierlei Weise antworten kann, damit die Winkelgleichheit Brg. = Op. wiederhergestellt wird: es kann entweder seine Neigung zur Längsachse entsprechend ändern, oder aber seine Länge (d. h. die Länge der Sehne Lambda-Opisthion). Vergrößert wird Winkel Op. sowohl durch stärkere Neigung des Occipitale bei gleichbleibender Länge desselben, wie durch Verkürzung bei gleichbleibender Neigung. Folglich wird man auch mit kombiniertem Geschehen zu rechnen haben; es ist sogar theoretisch möglich (und praktisch nachweisbar), daß beide Eventualitäten gegeneinander arbeiten, daß also z. B. bei notwendig werdender Verkleinerung des Op. zunächst eine zu weit gehende Aufrichtung des Occipitale eintritt, diese dann wieder durch eine entsprechende Verkürzung so kompensiert wird, daß im Resultat die angestrebte Winkelverkleinerung sich ergibt. Es fragt sich nun, wie eine Anpassung des Winkels Op. an eine Veränderung von Brg. in Wirklichkeit vor sich geht, welchen Gesetzen diese Kombinationsmöglichkeit beider Veränderungen des Occipitale unterworfen ist. Anstatt diese Frage nun rein theoretisch zu analysieren, gehe ich hier von konkreten Fällen aus. Ich vergleiche fünf Friesenschädel, deren Engramme in Abb. 4 abgebildet sind, und deren Winkel Brg. verschieden groß sind. Ich betrachte nun Schädel 4 als sozusagen die Grundform, aus der sich andere mit ihrem größeren oder kleineren Winkel Brg. durch verschiedene Längen- und Lageänderungen des Frontale gebildet haben, und werde nun feststellen, wie in dem ein-

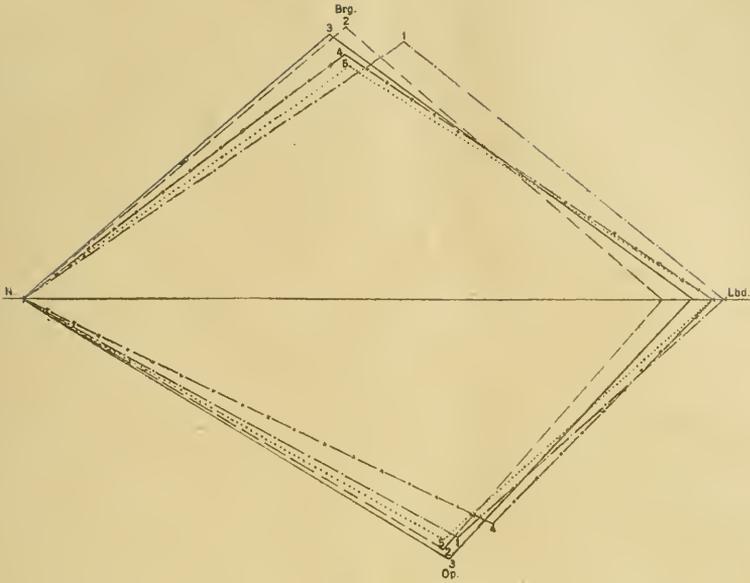


Abb. 4 a.

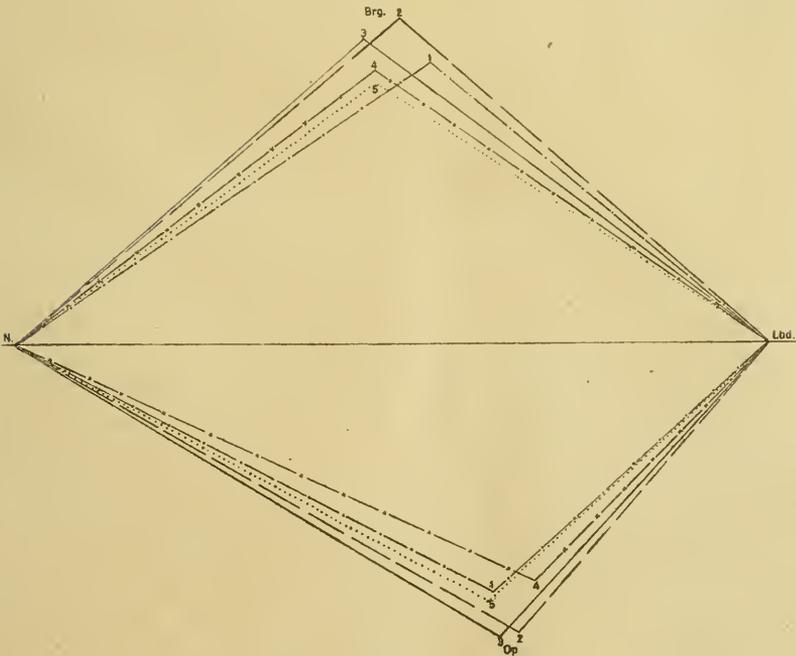


Abb. 4 b.

zelen Falle des Occipitale reagiert hat und wie es zur Erreichung des gleichen Resultates anders hätte reagieren können.

Die abgebildeten Schädel haben sehr verschieden große Längsachsen, was den Vergleich sehr kompliziert; ich habe daher in Fig. 4b die fünf Engramme auf die gleiche Achsenlänge zurückgeführt. Die fünf Winkel Brg. sind verschieden groß; wenn dies de facto auch mit Verschiedenheiten sowohl des Frontale, wie auch der Linie Bregma—Lambda verbunden ist, so kann ich mich weiterhin auf die Berücksichtigung des Frontale beschränken, da bei gleichbleibender Länge der Längsachse die Veränderungen der genannten Linie unmittelbare Folge der Veränderungen des Frontale sind. Ich kann mich also darauf beschränken zu untersuchen, auf welche Weise das Occipitale im einzelnen Falle auf die Veränderungen des Frontale mit dem Erfolge reagiert, daß der Winkel Op. dem Winkel Brg. stets gleichbleibt.

Gehen wir von dem Schädel Nr. 4 als Grundlage aus; ich stelle mir also vor, daß sich am Schädel Nr. 4 das Frontale abwechselnd soweit hebt und senkt, verlängert und verkürzt, daß jedesmalig ein anderer von den vier übrigen Schädeln entsteht. Nr. 4 eignet sich hierzu am besten, weil er betreffs der Neigung des Frontale eine Mittelstellung einnimmt. Wir finden dann die folgenden Reaktionen des Occipitale, wie ein Vergleich der Abbildungen zeigt:

	Frontale	Occipitale
Schädel 3 : 4	wenig länger, viel steiler	viel länger, wenig steiler
„ 2 : 4	viel länger, steiler	viel länger, viel steiler
„ 5 : 4	wenig kürzer, etwas geneigter	viel länger, geneigter
„ 1 : 4	viel länger, viel geneigter	länger, geneigter.

Die Reaktion des Occipitale kann also eine sehr verschiedene sein. Auf Steilerstellung des Frontale erfolgt zwar hier stets auch Steilerstellung des Occipitale, doch nicht immer in gleichem Maße: bei 3 ist die Steilerstellung des Frontale größer als bei 2, — mit der Aufrichtung des Occipitale verhält es sich aber bei denselben Schädeln umgekehrt. Ebenso hat Verlängerung des Stirnbeins bei diesen Engrammen immer auch Verlängerung des Occipitale zur Folge, — doch kann sich andererseits das Occipitale (vergleiche 5 und 4) auch dann verlängern, wenn das Frontale sich verkürzt. Es wird aus den Fällen klar, daß eine Kompensation zwischen Längen- und Neigungsänderung des Occipitale (wie ich sie weiter oben theoretisch als möglich hingestellt habe) vorkommt, doch läßt sich aus den fünf Engrammen

keine Gesetzmäßigkeit in dieser Hinsicht ableiten; es ist unklar, warum das Occipitale in dem einen Falle mehr durch Längen-, in dem anderen mehr durch Lageveränderung reagiert. Noch unklarer wird das Verhältnis zwischen den beiden Reaktionsmöglichkeiten, wenn wir gar Schädel 3 mit 2 vergleichen: das Frontale ist bei 3 kürzer und steiler aufgerichtet, als bei 2, das Occipitale dagegen länger und dabei stärker geneigt!

Um uns in dieser Wirnis verschiedener Möglichkeiten zurechtzufinden, müssen wir zunächst die Grundeigenschaften der beiden Winkel Brg. und Op. untersuchen.

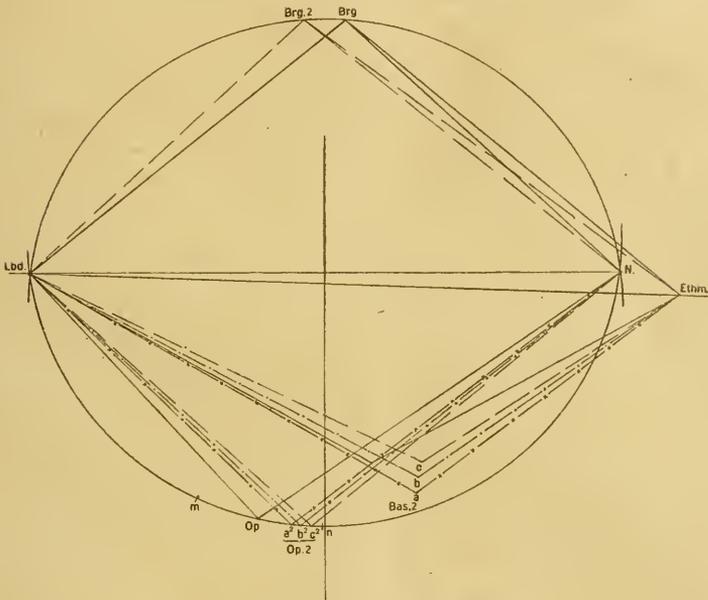


Abb. 5 A.

Abb. 5 A—C. Die ausgezogenen Linien geben das tatsächliche Engramm des Schädels wieder, die unterbrochenen Linien die Konstruktion bei veränderter Lage und Länge des Stirnbeins.

Die Winkel Brg. und Op., unter einander gleich, liegen an den Spitzen zweier Dreiecke, die beide die Schädellängsachse als gemeinsame Grundlinie haben. Konstruieren wir neben Brg. auf der gleichen Grundlinie eine Reihe weiterer gleichgroßer Winkel, so liegen sie alle mit Brg. auf dem gleichen Kreisbogen, dessen Sehne der Grundlinie (d. h. der Schädellängsachse) gleich ist; das Gleiche ist für den Winkel



Op. der Fall. Da Brg. und Op. nun wiederum einander gleich sind, so sind es auch die beiden Kreisbögen. Brg. und Op. sind also bei allen Schädeln Peripheriewinkel in gleichgroßen Kreisbögen zweier Kreise von gleichem Radius, die sich so schneiden, daß diese Sehnen zusammenfallen. Der Schädel ist also derart gebaut, daß, wenn wir den Kreisbogen über der Längsachse, auf welchem der Winkel Brg. liegt, um diese Längsachse rotieren lassen, auch der Winkel Op. auf der so beschriebenen Spindelfläche zu liegen kommt.

Verändert also das Frontale so seine Lage, daß Brg. auf einem anderen über der Längsachse errichteten Kreisbogen zu liegen kommt, so brauchen wir nur unterhalb der Längsachse den gleichen Kreisbogen zu konstruieren, um alle überhaupt möglichen Orte für das entsprechende Op. zu erhalten.

Damit ist die Lage des Op. im einzelnen Falle aber noch nicht genügend bestimmt. Da jeder Winkel, der in den unteren Kreisbogen eingeschrieben wird, die gleiche Größe hat, so könnte Op. zunächst, falls nur die Bedingung gelten würde, daß es dem Brg. gleich sein muß, an beliebiger Stelle in dem entsprechenden Kreisbogen liegen. Die Gleichheit Brg.-Op. ist aber nicht das einzige Moment, das über die Lage des Punktes Opisthion entscheidet: andere, zahlreiche Momente sprechen, wie wir des weiteren sehen werden, mit. Jedes dieser Momente schließt eine gewisse Strecke auf dem Kreisbogen als für das Opisthion unmöglich aus, so daß die zulässige Strecke, je mehr beeinflussende Momente wir in Betracht ziehen, immer kleiner wird. — theoretisch muß sich endlich das Opisthion auf einen einzigen Punkt beschränkt sehen, nur daß es uns nie gelingen wird, alle die Lage des Opisthion beeinflussenden Momente zu berücksichtigen. Kann ich also diese Aufgabe auf Grund des von mir gefundenen Tatsachenmaterials auch noch nicht restlos lösen, so wird doch das Prinzip aus dem nachfolgenden klar hervorgehen. An der Hand der in Abb. 5 A—C dargestellten Fälle will ich zunächst einige der Möglichkeiten besprechen.

Das erste Moment, das die Bewegungsmöglichkeit von Op. auf seinem Kreisbogen zu beschränken geeignet ist, liegt darin, daß das Opisthion bei allen Menschenschädeln stets hinter der Senkrechten liegt, die man auf der Mitte der Schädel längsachse errichtet, das Basion dagegen vor dieser Senkrechten. Hierdurch wird, da die Länge des Foramen magnum auf bestimmte Grenzmaße beschränkt ist, auf der rechten wie der linken Seite des Kreisbogens je eine Strecke ausgeschaltet, soweit die Bewegungsmöglichkeit des Op. in Betracht kommt. Die mögliche Strecke ist in Abb. 5 innerhalb des von den beiden punktier-

ten Linien herausgeschnittenen Teil des Kreisbogens gegeben, — d. h. nur rein theoretisch „möglich“, da ja im einzelnen konkreten Falle das Op. innerhalb dieser Streeke wiederum durch andere Beziehungen zu weiteren normierten Verhältnissen immer mehr und mehr beschränkt und endlich auf den einen und einzig möglichen Punkt, auf dem es eben zu liegen kommt, gezwungen wird. Soweit zunächst die Beschränkung durch die normale Lage des Basion und Opisthion zur erwähnten Senkrechten in Frage kommt, wären also die Punkte Lbd. m und Nas. n die äußersten möglichen Grenzstellungen des Punktes Op.

Als zweites Moment, das die Lage des Op. auf seinem Kreisbogen mitbestimmt, ist der innere Zusammenhang zu nennen, der zwischen Op. und der Größe der beiden Winkel Ethm. und Lbd. besteht. Betrachten wir zunächst, um die innere Grundlage dieses Zusammenhanges zu erfassen, das Verhältnis dieser beiden Winkel zur Gesamtform des Schädels, wobei sich eine gewisse Parallelität zwischen ihnen und dem Winkelpaare Brg. und Op. ergibt. Die Winkelgleichheit Ethm. = Lbd. betrachte ich auf Grund des im ersten Teil ausgeführten als eine für den Menschenschädel allgemein giltige Norm. Wiederhole ich für diese Winkel die gleichen Erwägungen, die ich oben für die Winkel Brg. und Op. anstellte, so finde ich: Ethm. und Lbd. sind Peripheriewinkel über gleichlangen Sehnen in zwei Kreisen von gleichem Radius, — von zwei Kreisen, die sich so schneiden, daß diese betreffenden Sehnen aufeinander fallen, nur daß die Sehne, welche die Grundlinie der hier in Frage kommenden Dreiecke ist, die Höhenachse des Schädels (Bregma-Basion) ist. Wenn wir den Kreisbogen über der Schädelhöhlenachse, auf welchem der Winkel Ethm. liegt, bei dem einzelnen Schädel um seine Sehne rotierend denken, so liegt auch der Winkel Lbd., auf der so entstehenden Spindelfläche.

Welchen Einfluß wird nun die konstante Gleichheit der Winkel Ethm. und Lbd., welche bei jeder Stellungsänderung des Frontale zunächst gestört wird und wiederhergestellt werden muß, auf die Stellung des Op. haben? Ich will solche Fälle an der Hand der Zeichnungen Abb. 5 A—C zu analysieren suchen.

Zunächst der Fall Abb. 5 A: das Frontale neigt sich, bei gleichzeitiger Verlängerung, stärker zur Schädellängsachse. Einige Worte zur Konstruktion der Zeichnung. N.-Lbd. ist die gewöhnliche Schädellängsachse, über welcher die beiden Winkel Brg. und Op. sowie die entsprechenden Kreisbögen konstruiert sind. Die Linie Ethm.—Lbd. ist eine zweite Längsachse auf Grund der Ersetzung des Punktes Nasion durch das Ethmoidion; an ihr liegen die Winkel Ethm. und Lbd. Beide Winkel bestehen aus je einem über und unter der genannten Linie liegenden Teile; ich werde sie des weiteren als „Etm. oben“ resp. „Etm. unten“ bezeichnen, — entsprechend die Teile des Winkels Lbd. In der Mitte ist die Senkrechte auf der Schädellängsachse N.-Lbd. eingezeichnet.

Durch die zunehmende Neigung des Stirnbeins verkleinert sich der Winkel Ethm. oben, während sich Winkel Lbd. oben, infoige Aufrichtung der Linie Lbd.—Brg. 2 vergrößert. Da die beiden Winkel Ethm. und Lbd. auch in dem neuen Engramm wieder gleich sein müssen, so wird die Kompensation durch eine Veränderung der unter der Längsachse gelegenen Teile der Winkel geschehen müssen. Die Kompensation braucht aber nicht so zu geschehen, daß die unteren Teile sich umgekehrt proportional den oberen ändern, da Ethm. und Lbd., auch im neuen Engramm zwar gleich, aber nicht den Winkeln im alten Engramm gleich

sein müssen. Die verschiedenen Möglichkeiten, die sich hier ergeben, sind in Abb. 5 A berücksichtigt: 1. Lbd. unten nimmt um ebensoviel ab, als Lbd. oben zugenommen hat, während die Zunahme von Ethm. unten der Abnahme von Ethm. oben entspricht, — dann kommt Basion 2 (also das Basion des veränderten Engramms) bei b zu liegen; 2. Lbd. unten kann stärker abnehmen, als Lbd. oben zugenommen hat, so daß sich Winkel Lbd. im ganzen verkleinert, — dann käme, um einen einzelnen der selbstredend unzähligen möglichen Fälle zu wählen, das Basion 2 bei c zu liegen, da in diesem Falle Ethm. weniger als im ersten zuzunehmen braucht, um die Gleichheit wiederherzustellen; 3. könnte sich endlich Winkel Lbd. überhaupt nicht kompensativ verkleinern, sondern, da die Schädeleremente einmal in Bewegung geraten sind, sich sogar vergrößern, so daß hierdurch der Gesamtwinkel Lbd. eine weitere Vergrößerung erfährt, — dann befindet sich, infolge der erzwungenen starken Vergrößerung von Ethm. unten das Basion 2 am tiefsten, im Punkte a. Wir sehen, daß alle möglichen Punkte, die für Basion 2 in Betracht kommen, hierbei auf einer Geraden liegen.

Ist uns also auf dem Wege: eingezeichnete Veränderung des Frontale, — Wiederherstellung der gestörten Winkelgleichheit Ethm. = Lbd. die Linie der möglichen Örter des Basion 2 gegeben, so können wir nunmehr die für diese Eventualitäten möglichen Örter für das Opisthion, also für die Neigung des Occipitale konstruieren. Voraussetzung ist nur, daß ich die Länge des Foramen magnum zunächst als gleichbleibend annehme (bei der beschränkten Längenvariabilität des Foramen ist das zulässig, da auch seine äußersten Variationen die Grundlage meiner Konstruktion nicht wesentlich ändern können). Schlage ich von den einzelnen möglichen Stellen des Basion 2 einen den Kreisbogen des Op. schneidenden Bogen mit dem Radius Foramen-Länge, so ist an den einzelnen Schnittpunkten der Ort des Op. für die betreffende Basion 2-Lage zu finden, — in meiner Zeichnung entspricht Opisthion 2a dem Basion 2a usw.

Wir sehen nun, daß alle so festgestellten möglichen Punkte für das Op. 2 (die selbstredend zwischen den Punkten m und n liegen) nur einen Teil des oben auf Grund der ersten Einschränkung festgestellten möglichen Platzes für das Op. 2 einnehmen. Also ist eine weitere Annäherung an die allmähliche Fixierung des Punktes Op. 2 durch seine Beziehungen zu den Winkeln Ethm. und Lbd. (durch Vermittlung des Basion) erfolgt. Wie das Beispiel lehrt, wird dabei in allen Fällen zunehmender Neigung und Länge des Frontale auch das Occipitale mit Verlängerung und Neigungszunahme reagieren.

Man könnte mir nun einwenden, daß meine extremen Lagepunkte des Basion 2 (c und a) willkürlich gewählt seien: Winkel Lbd. unten könne sich auch stärker, als ich eingezeichnet, verkleinern oder vergrößern, wobei dann Basion 2 höher als c resp. tiefer als a zu liegen käme, was wiederum die Lagerungsmöglichkeiten von Op. 2 über die Strecke a2 und c2 ausdehnen würde; ein solcher Einwand ist aber darum nicht wesentlich, weil diese Strecke sich auch dann nicht erheblich vergrößern könnte. Die Verkleinerung von Lbd. unten würde alsbald dadurch beschränkt, daß Ort c2 des Op. 2 ja nicht über die Senkrechte hinausrücken (nicht einmal unmittelbar an sie heranrücken) kann; der Vergrößerung des Lbd. unten ist dagegen die Grenze gesetzt, daß die dadurch hervorgerufene Senkung des Basion 2 dieses nicht unter die Höhe des Op. herunterdrücken darf, was bei keinem Menschenschädel vorkommt. Es könnte nun zwar mit einer Verlängerung

der Foramenlänge gerechnet werden: die Konstruktion zeigt aber, daß eine Verlängerung von dem Umfange, wie sie nötig wäre, damit Op. 2 auch nur in die Nähe des Op. zu liegen käme, praktisch nie vorkommen wird; aber auch in diesem eigentlich außer Betracht liegenden Falle würde Op. 2 immerhin auf die Strecke Op. - n beschränkt sein, also eine Beschränkung auf nur einen Teil der ursprünglich (siehe oben) ihm zugänglichen Strecke  $m - n$  erleiden.

Bei dem Falle Abb. 5 B, wo es sich um Aufrichtung bei gleichzeitiger Verkürzung des Frontale handelt, sind die Überlegungen die gleichen, wie im vorausgehenden. Das Basion 2 kommt, wie ersichtlich, hier nicht weiter weg, sondern näher heran an die Senkrechte zu liegen, — auch hier befinden sich alle möglichen Örter für das Basion 2, selbstredend, übereinander in einer Geraden. Die Reaktionsmöglichkeiten für das Op. sind hier aber weniger einförmig: das Occipitale kann sich ebenso wie das Frontale verkürzen und steiler stellen, — es kann aber auch länger werden und sich stärker zur Längsachse neigen, wenn auch in einer Minderzahl der Fälle. Diese in der Konstruktion nachgewiesene Möglichkeit erklärt gerade jenen von mir oben beim Vergleich der fünf Friedensschädel-Engramme als auffällig hervorgehobenen Fall, i. e. Vergleich von 3 und 2. Die theoretisch gewonnene Erkenntnis der Bewegungsmöglichkeiten des Occipitale, mit den verschiedenen Längenänderungen desselben kombiniert, findet also in praxi hier ihre Bestätigung. Der Fall der Abb. B zeigt auch wieder eine weitere Beschränkung der Bewegungsmöglichkeit des Punktes Op. innerhalb der Strecke  $m - n$ .

Abb. 5 C endlich stellt einen im Vergleich mit den beiden vorausgehenden insofern komplizierten Fall vor, als hier, bei Steilerstellung des Frontale und gleichbleibender Länge desselben, der konstruierte Punkt Brg. 2 auf einen anderen Kreisbogen zu liegen kommt. Der Fall ist dabei so gewählt, daß sich der Winkel Lbd. oben nicht verändert. Im Resultat ergibt es sich, wie aus der Abbildung ersichtlich, daß das Occipitale sich ebenfalls immer steiler stellen wird, — daß es sich dabei aber sowohl verlängern als verkürzen kann, in einem einzelnen speziellen Fall also seine Länge auch unverändert erhalten wird. Die Beschränkung des Op. innerhalb der Strecke  $m - n$  auf einen Teil derselben tritt auch hier klar zu tage.

Ich rekapituliere: für den Fall zunehmender Aufrichtung oder, Neigung des Frontale, verbunden je nachdem mit Längenzunahme, Längenabnahme oder gleichbleibender Länge, erfolgt die Wiederherstellung der als Norm konstatierten Winkelgleichheit Brg. = Op. durch kombinierte Längen- und Lagerungsveränderungen des Occipitale. Die Art und Weise, wie sich diese beiden Elemente kombinieren, wird durch den mitwirkenden Einfluß anderer Schädelverhältnisse mitbestimmt. Diese Verhältnisse, welche zunächst auf die Bewegungsfreiheit des Punktes Op. auf seinem Kreisbogen beschränkend einwirken, sind 1. die feststehenden Beziehungen der Punkte Basion und Opisthion zu der Senkrechten auf der Mitte der Schädel längsachse, 2. der Einfluß, der durch das Bestreben der in ihrer Gleichheit

gestörten Winkel Ethm. und Lbd., sich wieder einander anzugleichen, ausgeübt wird.

Wir haben, wenn wir den Fall Abb. 5 A als Beispiel nehmen, festgestellt, auf welchem Kreisbogen Op. liegen muß und ebenso auf Grund der beiden mit analysierten, ihren Einfluß ausübenden Momente den engeren Teil des Bogens abgesteckt, innerhalb dessen Op. liegen kann: wodurch, fragt es sich nun weiter, wird aber die Lage des Op. noch weiter präzisiert? — wodurch wird bewirkt, daß dieser Punkt eben dort, wo er sich im konkreten Falle am Schädel findet, liegt und liegen muß?

Die Antwort ist a priori an sich einfach: ist die Beschränkung auf einen Bruchteil des Kreisbogens durch die Beziehungen des Punktes Op. zu andern Schädelpunkten bedingt, welche auch ihrerseits unter dem Einflusse der Frontale-Veränderung stehen, so werden weitere solche Beziehungen, in welche wir auf Grund des bisher vorliegenden Materials allerdings noch nicht genügenden Einblick haben können, eine nach der anderen die Bewegungsmöglichkeit des Punktes Op. immer weiter so einschränken, daß er zuletzt eben nur auf dem einen Punkte liegen kann. Durch die am gesamten Schädel durch die Frontale-Veränderung hervorgerufenen Änderungen wird das Occipitale zuletzt in Länge und Lage zwangsmäßig reguliert werden. Dieser theoretische Schluß läßt sich aber für das Nächste noch nicht konstruktiv, wie ich es in einer Hinsicht versucht habe, nachweisen. Ich kann zwar bereits auf einige Momente, die in dieser Richtung zu wirken geeignet sind, hinweisen, bin aber nicht in der Lage zu ermitteln, wie groß der von ihnen geübte Einfluß sein mag. Deswegen sei auf sie im folgenden nur flüchtig eingegangen.

Wir sehen aus den vorausgeschickten Listen, daß die Winkel Brg.—Lbd.—Op. (d. h. Lbd. O.) gleich ist dem Winkel Brg.—Lbd.—Aster (d. h. Lbd. A.). Nun ist es ohne weiteres klar, daß eine Längen- und Lageveränderung des Frontale den Winkel Lbd. A. verändern wird: folglich wird zwischen ihm und Lbd. O. eine erneute Angleichung vor sich gehen müssen, — für die Größe von Lbd. O. aber ist die Stellung des Punktes Op. auf seinem Kreisbogen entscheidend. Nun könnte man ja sagen: da Lbd. O. dem Lbd. A. gleich sein muß, so wird Op. eben diejenige Stellung auf seinem Kreisbogen einnehmen, in welcher Winkel Lbd. O. dem durch die Veränderung der Frontalstellung veränderten Winkel Lbd. A. wieder gleich wird; dies würde aber weit einfachere Verhältnisse voraussetzen, als sie tatsächlich

vorliegen. Kann eine Kompensation der Veränderung, welche der Winkel Lbd. A. erlitten hat, nicht zum Teil oder ganz durch eine Änderung in der Lage des Asterion kompensiert werden? — und dies ist nicht nur möglich, sondern, wie aus dem folgenden ersichtlich, sogar wahrscheinlich.

Wir sahen, daß Winkel Aster.—Brg.—Aster. (d. h. Winkel Aster.) dem Winkel Parasteph.—Lbd.—Parasteph. (d. h. Winkel Parasteph.) gleich ist. Hebt oder senkt sich nun die Spitze des Frontale bei gleichzeitiger Längeveränderung, so wird diese Gleichheit gestört. — eine Korrektur, welche die Winkelgleichheit wieder herstellt, kann aber zum Teil durch Veränderung der Lage der Punkte Asterion und Parastephanion herbeigeführt werden, wenn also Frontale und Occipitale nicht nur die Länge, sondern zugleich auch ihre Form, den Verlauf ihrer Umrandung verändern. Daß hier eine unübersehbare Fülle von Möglichkeiten vorliegt, ist klar: im Resultate werden alle die beschriebenen Gleichheiten wiederhergestellt, die durch die Frontale-Veränderungen gestört worden sind, — die Möglichkeiten verwirren sich aber, sobald wir die Winkelgleichheiten Lbd. O. = Lbd. A. und Aster. = Parasteph. mit in Betracht ziehen, derart, daß es unmöglich ist zu berechnen, in welcher Lage zu guterletzt das Asterion sich befinden wird, welcher Spielraum ihm gelassen wird, inwieweit es also (um auf das erste zurückzukommen) auf die Lage des Op. auf seinem Kreisbogen limitierend einwirken wird.

Die Lageveränderung des Frontale wirkt also nicht nur direkt, wie in der ersten Analyse nachgewiesen, auf die Lage des Occipitale, sondern auch noch indirekt durch den Einfluß auf andere Winkel am Schädel, die ihrerseits in Zusammenhang mit Länge und Neigung des Occipitale stehen. Und dabei habe ich ja hier erst einige wenige Zusammenhänge berühren können, da in meinen vier Messungen doch erst einige wenige der Normen, welche den Bau des Schädels beherrschen, aufgedeckt sind. Weitere Untersuchungen werden, daran zweifle ich nicht, noch in vielen anderen Beziehungen feste Lagerungsverhältnisse am Schädel aufdecken, — meine vorliegende Arbeit betrachte ich in der Hinsicht nur erst als einen ersten Anfang<sup>1)</sup>. Insbesondere zweifle ich gar nicht daran, daß sich feste Normen zwischen

1) Zusatz während des Druckes: Diese Annahme bestätigt sich mir schon jetzt insofern, als ich in einer andern, an anderer Stelle zur Veröffentlichung gelangenden Arbeit zahlreiche weitere nicht auf die Winkel, sondern auf andere Verhältnisse am Schädel bezügliche Normen nachzuweisen in der Lage bin.

den Formen der Schädelbasis einerseits, dem Gehirn- resp. dem Gesichtsschädel andererseits aufdecken lassen werden, wovon mit meinen Feststellungen für Basion und Ethmoidion erst ein erster Anfang gemacht ist. Ein so scharfer Beobachter wie R. VIRCHOW, der Tatbestände und Zusammenhänge mit oft geradezu genialer Intuition zu erfassen wußte, hat es ja schon in präziser Form ausgesprochen: „Sowohl die Betrachtung des Gesichts als die des Schädels bleiben unvollständig und ohne Zusammenhang, soweit das gemeinschaftliche Band der Schädelbasis fehlt.“

Je größer aber die Zahl derjenigen Normen wird, die sich für die gegenseitige Lagerung der einzelnen Schädelpunkte nachweisen lassen, desto schwerer und sogar unmöglicher wird für den einzelnen Punkt sich berechnen lassen, welchen Einfluß auf seine Lage irgendeine am Schädel anderswo eintretende Veränderung sein wird. Wir sehen es an dem obigen Beispiele, wo ich mit der Berechnung der Lage des Op. für den Fall einer bestimmten Veränderung am Frontale begonnen habe: die Feststellung der definitiven, im konkreten Fall eintretenden Lage zwischen den beiden Grenzpunkten  $a_2$  und  $e_2$  wird nicht dadurch verhindert, daß ich noch nicht über die Kenntnis der gesamten am Schädel vorliegenden Normen verfüge, sondern weil die wenigen vier, die ich festgestellt habe, für eine Konstruktion schon eine verwirrende Zahl von möglichen Kombinationen ergeben.

Was ich aber im Vorstehenden nachzuweisen suchte und bis zu einem gewissen Grade nachgewiesen zu haben glaube, ist die Tatsache, daß der Schädel des Menschen unmöglich als ein Gebilde betrachtet werden kann, das ganz passiv von der individuellen Form des Gehirns beherrscht wird. Es bestehen in seinem Bau unveränderliche Normen, deren gegenseitige Beeinflussung bei jeder Änderung an einem einzelnen Punkte eine Veränderung des Ganzen nach sich ziehen muß und bestimmten Gesetzen unterworfen ist. Jeder Menschenschädel befindet sich in einem inneren Gleichgewichtszustand: wird er durch einen äußeren Faktor zu einer Veränderung an einer Stelle gezwungen, so zwingt er einerseits jenen Faktor, eine bestimmte Umgestaltung auch der anderen Schädelteile zwangsmäßig mit in Kauf zu nehmen.

Ein solcher Faktor, der den Anstoß zu solchen Umgruppierungen geben kann, ist unzweifelhaft das Gehirn. Nimmt z. B. das Vorderhirn bei irgendeiner Völkereinheit an Breite oder Höhe zu, so kann es zweifellos das Stirnbein zu Veränderungen seiner Lage oder auch

seiner Form zwingen: die Folge dessen wird aber sein, daß der gesamte Schädel, auf Grund der ihm innewohnenden tektonischen Normen, sich auch in allen seinen Teilen entsprechend ändert, — und während das Gehirn vorn das bestimmte Agens gewesen ist, kann es an anderer Stelle infolgedessen gezwungen sein (vielleicht in der Breite des Hinterhauptes), sich seinerseits den durch die Gesamtveränderung des Schädels geschaffenen neuen Bedingungen anzupassen. Die Form des Schädels und die Ausdehnungsmöglichkeiten des Gehirnes werden also stets nur auf Grund eines Kompromisses sich vereinbaren, — weder gibt das Gehirn dem Schädel autonom seine Form, noch bildet der nach gewissen Normen gebaute Schädel ein Etwas, das sich starr den Ausdehnungsbedürfnissen des Gehirns entgegensetzt.

Und ein Moment, das mit der eigentlichen Architektur des Schädels wenig zu tun hat, scheint mir ein Beweis in dieser Richtung zu sein: die Innenskulptur der Schädeldachknochen. Warum finden wir diese so verschieden ausgebildet? — warum machen sich ihre Unterschiede am Occipitale z. B. in so weitgehendem Maße bemerkbar, bei welchem die Klein- und Großhirn aufnehmenden Ausbuchtungen von ganz flachen Gruben bis zu tiefen, beutelförmig ausge dehnten Säcken variiert? — warum sehen wir in letzterem Fall nicht einfach eine geringe Steilerstellung des gesamten Occipitale, welche ebenso den notwendigen Raum schaffen würde, wie die tiefen sackförmigen Ausbuchtungen?

Denken wir uns einen Fall, daß sich bei einem Volke oder einem Individuum das Vorderhirn bedeutend ausdehnt, so daß es eine Lageveränderung des Frontale hervorruft. Das letztere ist aber (ich spreche hier ganz allgemein und daher in unbestimmtester Form) nicht unabhängig infolge der Normen, die es in mancher Hinsicht mit anderen Schädelknochen verbinden. Seine Lageveränderung wird sich kompensativ auch in den Asterien äußern, deren Lage die hintere Schädelbreite bestimmt oder wenigstens mitbestimmt, und ebenso in der Neigung des Occipitale zur Längsachse. Wir sahen, daß manchmal auf die Steilerstellung des Frontale (die dem Vorderhirn mehr Raum schafft) als Kompensationsbewegung eine flachere Stellung des Occipitale folgen kann: die letztere würde aber einen erhöhten Druck des Knochens auf die hinteren Teile des Gehirns zur Folge haben, die sich nun den ihnen nötigen Raum durch tiefere Ausbuchtung des herandrängenden Occipitale beschaffen würden. So könnten (ich betone es: es ist das ganz allgemein theoretisch geredet)

tiefe Innenskulpturen des Occipitale dadurch bedingt sein, daß es auf bestimmte Weise auf Lagerungsveränderungen des Frontale antworten muß. In vielen Fällen wird man am normalen Schädel Innenskulpturen als Folge dessen betrachten können, daß der betreffende Knochen, in seiner Lage zu den andern durch feste Normen gebunden, einem Drucke des Gehirns nicht auszuweichen vermag, das Gehirn sich daher durch den so entstehenden Überdruck tiefer in die innere Lamelle des Knochens hineinpreßt.

Die Frage, die ich zu Anfang aufwarf, ist hiermit eigentlich entschieden, — wenn auch mit einer Einschränkung, die erst durch weitere Untersuchungen erledigt werden kann. Wie bei der ersten Entstehung und Orientierung der Schädeldachknochen feste Normen wirksam sind, so dauert die Wirksamkeit tektonischer Normen auch während des ganzen weiteren Schädelwachstums fort: ob es aber die gleichen Normen sind, die zu Anfang und dann weiterhin bis zur Erreichung der definitiven Schädelform gültig sind, — das ist einstweilen nicht zu entscheiden, erscheint mir, nebenbei bemerkt, sogar recht fraglich. Untersuchungen über den embryonalen Schädel betreffs des Winkelpaares Brg. und Op. liegen zur Zeit nicht vor. Messungen selbst an jungen Schädeln, bei denen die Fontanellen noch nicht ganz geschlossen sind, sind an Sammlungsexemplaren nicht zugänglich, da hier Eintrocknungserscheinungen erhebliche Winkelveränderungen veranlassen können, — hier werden nur Messungen an frischem Leichenmaterial Aufschluß geben können, obgleich auch sie unter dem Mißstande leiden werden, daß die Meßpunkte Brg. und Lbd. sich innerhalb der Fontanellen nur sehr approximativ bestimmen lassen.

Ich glaube meinerseits aber auch gar nicht, daß man dabei zu den gleichen Resultaten kommen wird, wie ich bei erwachsenen Schädeln: ein Vergleich mit Affenschädeln läßt mich vielmehr vermuten, daß man an embryonalen Schädeln und solchen aus der ersten Lebenszeit ein Überwiegen des Winkels Brg. über Op. finden würde, daß die Ausgleichung dieser beiden Winkel, welche für den erwachsenen Menschen charakteristisch ist, erst während der postuterinen Entwicklung allmählich erreicht wird.

Im Nachfolgenden bringe ich eine Reihe von Messungen des Winkelverhältnisses Brg. zu Op. bei Affen und Halbaffen; von weiteren Säugetieren gebe ich nur eine Anzahl von Nagern zum Vergeiche. In der Tabelle sind die absoluten Größen der Winkel Brg. und Op. sowie das Größenverhältnis beider eingetragen; ist für eine Familie

mehr als ein Vertreter gemessen, so zeigt die letzte Rubrik die Mittelgröße des Winkelverhältnisses. Ebensolche sind verzeichnet, wenn mehrere Exemplare der gleichen Art gemessen wurden. An den Anfang der Tabelle stelle ich einige Menschenschädel, und zwar, der Homogenität mit den Tierschädelmessungen wegen, nach Außenmessung; es sind neben absoluter Gleichheit der Winkel Brg. und Op. auch die weitesten Abweichungen von derselben aufgenommen. sowohl bei Überwiegen des Brg., wie auch des Op.

Mensch.	Brg.	Op.	Brg. : Op.	Mittel
Nr. 15, Königsberg 2293 . . . . .	101,5	101,5	1 : 1	
.. 7, Path. Inst. 1,16 . . . . .	102,0	104,5	1 : 1,02	
.. 38, Königsberg 2295 . . . . .	105,0	103,0	0,98 : 1	
Anthropomorphen.				
Schimpanse (juv.) . . . . .	115,0	86,0	1,34 : 1	
Gibbon . . . . .	122,0	83,5	1,46 : 1	
Orang (juv.) . . . . .	120,0	76,0	1,58 : 1	
Altweltliche Affen.				
Cynomolgus fascicularis. R. . . . .	116,0	96,5	1,20 : 1	
.. sinicus. L. . . . .	126,0	85,0	1,48 : 1	
				1,34 : 1
Macacus rhesus, Audeb. . . . .	119,5	103,0	1,16 : 1	
.. .. . . .	113,5	97,5	1,27 : 1	
.. .. . . .	117,0	91,5	1,28 : 1	
.. .. . . .	119,0	92,0	1,30 : 1	1,34 : 1
.. .. . . .	128,0	94,0	1,32 : 1	
.. .. . . .	129,5	88,0	1,47 : 1	
.. niger, var. maurus. . . . .	119,0	98,0	1,22 : 1	
.. nemestrinus, L. . . . .	127,0	97,0	1,31 : 1	
.. .. . . .	127,0	97,5	1,33 : 1	
.. .. . . .	115,0	81,5	1,41 : 1	1,35 : 1
				1,31 : 1
Cercopithecus mona, Schreb. . . . .	118,0	90,0	1,31 : 1	
	125,0	95,0	1,32 : 1	1,36 : 1
	121,0	88,0	1,38 : 1	
	128,0	91,0	1,41 : 1	
.. cephus, L. . . . .	125,0	87,5	1,43 : 1	
.. nictitans, L. . . . .	125,0	87,0	1,43 : 1	

	Brg.	Op.	Brg.:Op.	Mittel
<i>Cercopithecus callitrichus</i> , E. G.	127,0	87,4	1,45 : 1	
.. <i>albigularis</i> , Sykes	123,5	90,0	1,37 : 1	} 1,50 : 1
.. ..	133,0	81,5	1,63 : 1	
.. <i>cynosurus</i> , Scop.	130,0	86,5	1,50 : 1	
.. <i>rufoviridis</i> , Is. G.	133,0	88,0	1,51 : 1	
.. <i>patas</i> , Schreb.	134,0	87,0	1,54 : 1	
.. <i>sabaeus</i> , L.	130,0	82,0	1,58 : 1	
				<hr/>
				1,44 : 1
<i>Papio cynocephalus</i> , E. Geoffr.	124,5	90,0	1,38 : 1	} 1,43 : 1
.. .. ad.	128,0	87,0	1,47 : 1	
.. <i>anubis</i> , F. Cuv.	125,0	88,0	1,42 : 1	
.. ..	124,0	87,0	1,43 : 1	1,45 : 1
.. .. ad.	132,5	88,0	1,50 : 1	
.. <i>hamadryas</i> , L.	128,0	87,5	1,45 : 1	} 1,46 : 1
.. ..	125,0	86,0	1,47 : 1	
.. <i>sphinx</i> , E. Geoffr.	130,0	84,5	1,54 : 1	
.. <i>maimon</i> , L.	133,0	88,0	1,51 : 1	} 1,58 : 1
.. ..	134,0	84,5	1,65 : 1	
.. <i>leucophaeus</i> , F. Cuv.	137,0	76,0	1,80 : 1	
				<hr/>
				1,54 : 1

## Neuweltliche Affen.

<i>Brachyteles arachnoides</i> , var. <i>hypoxanthus</i> , Desm.	119,0	92,0	1,30 : 1	
<i>Ateles vellerosus</i> , Gray	118,5	90,0	1,32 : 1	} 1,29 : 1
.. ..	120,0	96,0	1,25 : 1	
<i>Midas rosalia</i> , L.	115,0	92,5	1,24 : 1	} 1,17 : 1
.. ..	118,0	109,0	1,09 : 1	
<i>Nyctipithecus trivirgatus</i> Humbl.	124,0	102,5	1,21 : 1	
<i>Pithecia satanas</i> , Hoffm.	116,0	98,0	1,18 : 1	} 1,17 : 1
.. ..	111,0	96,0	1,16 : 1	
<i>Midas midas</i> , L.	121,0	105,0	1,15 : 1	
<i>Ateles paniscus</i> , L.	118,5	107,5	1,10 : 1	} 1,12 : 1
.. ..	111,0	97,0	1,14 : 1	
<i>Cebus hypoleucus</i> , var. <i>capucinus</i> , Hmbl.	114,0	115,0	1,00 : 1	
				<hr/>
				1,18 : 1

Halbaffen.	Brg.	Op.	Brg.: Op.	Mittel
Galago crassicaudatus, E. G. . . . .	150,0	75,0	2,00 : 1	
„ sp. . . . .	151,0	76,0	2,25 : 1	
Nycticebus tardigradus, L. . . . .	143,0	65,5	2,18 : 1	
Avalis laniger, Gm. . . . .	135,0	61,0	1,21 : 1	
Propithecus verreauxii, var., Coque-				
rellii, Grand. . . . .	131,0	56,0	2,35 : 1	
Lemur fulvus, var. rufus, Aud. . . . .	138,0	49,0	2,80 : 1	
				2,30 : 1

## Nagetiere.

Myocastor coypus, Molina . . . . .	163,0	71,0	2,30 : 1
Viscacia viscacia, Molina . . . . .	180,0	75,0	2,40 : 1
Dasyprocta azarae, Licht. . . . .	146,0	58,0	2,52 : 1
Erethizon dorsatus, L. . . . .	159,0	58,0	2,74 : 1
Hystrix javanica, F. Cuv. . . . .	172,0	62,0	2,80 : 1
Hydrochoerus capybara, L. . . . .	176,0	61,0	1,90 : 1
			2,61 : 1

Die Verhältniszahl ist also bei den Affen — und zwar meistens in ganz erheblichem Maße — höher als beim Menschen. Dies liegt nicht nur an der höheren Zahl für Brg. (also der größeren Stirnbeineigung), sondern auch an der Steilerstellung des Occipitale (kleinerer Winkel Op.). Immerhin nähert sich die Größe des Op. bei den Affen mehr der menschlichen, als die Größe des Brg.

Die Mittel der Vergleichszahlen Brg.: Op. ergeben, daß die niedrigste, also menschenähnlichste, sich bei den neuweltlichen Affen findet; von den altweltlichen sind es wiederum die asiatischen, welche kleinere Vergleichszahl haben als die afrikanischen. Es ergibt sich die Reihe:

Mensch.	neuw. Affen.	Macacus.	Cynomolgus.	Cercopithecus.	Papio.
1 : 1	1,18 : 1	1,31 : 1	1,34 : 1	1,44 : 1	1,54 : 1

Noch tiefer stehen dann in bezug auf das Winkelverhältnis die Halbaffen, deren allgemeine Mittelzahl mit 2,30 : 1 angegeben ist; selbst die kleinste bei Halbaffen notierte Zahl (2,00 : 1) steht noch weit über Papio leucophaeus. Insbesondere fällt die geringe Größe des Winkels Op. auf, die mit 49,0° bei Lemur fulvus nur wenig mehr als die Hälfte dessen beträgt, was die Affen durchschnittlich erreichen.

Es hat also, von den Halbaffen ausgehend, eine Verkleinerung der Verhältniszahl Brg.: Op. stattgefunden, indem sich die Entwick-

ung dieser beiden Winkel in umgekehrter Richtung vollzog: das Stirnbein richtete sich also auf, das Occipitale neigte sich zur Schädelachse. Hierbei haben die altweltlichen Affen früher halt gemacht als die neuweltlichen, und zwar die afrikanischen wieder früher als die asiatischen. Die zur Species *Homo sapiens* führende Entwicklungslinie endlich hat die Angleichung zum Abschluß gebracht. Eine Sonderstellung nehmen die neuweltlichen Affen insofern ein, als es, im Gegensatz zu den altweltlichen, gerade die Arten und Individuen mit größter Winkelgröße für Brg. sind, die (wenn auch nicht durchgehends) zugleich das größte Op. besitzen. So notiert für *Ateles paniscus* 111:97, für *Midas midas* 121:105, während entsprechende Zahlen von den altweltlichen lauten: *Cercopith. mona* 118:90, *Cercopith. sabaeus* 130:82. Die Schädelentwicklung hat also bei beiden Abteilungen ganz verschiedene Richtungen eingeschlagen.

Für die Anthropomorphen endlich finden wir die Zahl für Brg.: Op. nicht etwa der menschlichen weiter genähert als die der Affen, sondern im Gegenteil, daß sie es sind, die die größten Vergleichszahlen aufweisen. Der Schimpanse steht in der Hinsicht auf einer Stufe mit *Cynomolgus*, der Gibbon mit *Cercopithecus*, der Orang gar ist nur mit *Papio* zu vergleichen. Für den Gorilla ließen die Kambildungen die Messungen der betr. Winkel nicht zu. Die Untersuchung eines umfangreichen Materials von Anthropomorphen-Schädeln wird zwar, wie ich nicht bezweifle, nicht unerhebliche Differenzen gegenüber den in meiner Tabelle verzeichneten ergeben (mir steht leider kein solches Vergleichsmaterial zur Verfügung); daß jedoch Zahlen wie die notierten überhaupt vorkommen, spricht mit aller Klarheit für die ganz gesonderte Entwicklung des Menschenaffenstammes. Der Stamm (oder die Stämme?) müssen sich schon sehr früh abgesondert haben, da die Anthropomorphen jene bei den Affen weit fortschreitende Entwicklung nur in so geringem Maße durchgemacht haben. Auffallen muß auch, daß der Asiate Orang mit 1,58:1 weit hinter dem Afrikaner Schimpanse zurückgeblieben ist, während doch bei den Affen die Asiaten die Ausgleichung weiter getrieben haben, als die afrikanischen Arten.

Zum Schluß noch einige Worte über den paläolithischen Menschen. Wenn ich wiederholt betont habe, daß meine Zahlen nur für den rezenten Menschen gelten, so wollte ich eben nur von *H. sapiens* sprechen und den *H. primigenius*, dessen Vertreter wir im neanderthaler Typus sehen, ausschließen. Der erste Grund hierfür war,

daß der Zustand der uns überkommenen Schädel des Neanderthaler Typus eine genaue Messung der in Betracht kommenden Winkel überhaupt nicht gestattet; Rekonstruktionen zerbrochener Schädel geben zwar die Möglichkeit, sich ein Urteil über allgemeine Formverhältnisse zu bilden, — zu Winkelmessungen, welche gerade die genau der Wirklichkeit entsprechende gegenseitige Lagerung der Knochen zur Grundlage haben, kann eine Rekonstruktion wohl nie sicheres Material abgeben. Der zweite Grund aber liegt für mich darin, daß eine Messung an einem typischen Neanderthaliensis-Schädel mir solche Zahlen ergab, daß ich den Unterschied gegenüber dem heutigen Menschen auch bei Berücksichtigung des eben genannten Umstandes nicht anders als daraus erklären kann, daß hier wirklich ganz andere Winkelverhältnisse vorgelegen haben, welche den Verhältnissen bei Anthropomorphen viel näher standen, als denen des *H. sapiens*.

Ich zog zuerst einen Vertreter der Magdalenien-Rasse zum Vergleich heran:

Schädel von Cro-Magnon Nr. 1:

Winkel Brg. : 104.0    Winkel Op. : 102.5.    Verhältniszahl: 1,01 : 1.

Wir sehen also Zahlen und Verhältnisse, die durchaus den heutigen bei dem lebenden Menschengeschlecht entsprechen.

Ganz andere Zahlen aber ergab ein Neanderthaler:

Schädel von La Chapelle aux Saints:

Winkel Brg. : 115.0    Winkel Op. : 89.0    Verhältniszahl: 1,30 : 1.

Mag hier die Unsicherheit, mit der sich die Meßpunkte nur feststellen lassen, dahin mitgewirkt haben, den Größenunterschied zwischen Brg. und Op. übertrieben groß erscheinen zu lassen: daß er sich bei Ausschaltung dieser Fehlerquellen auf die für den heutigen Menschen gültige minimale Abweichung von der Winkelgleichheit reduziert sehen würde, kann ich auf keinen Fall annehmen. Ich sehe vielmehr in diesem abweichenden Winkelverhältnis eine weitere Stütze der auf Grund anderer Vergleichsmomente wohl allgemein vertretenen Ansicht, daß wir im *H. neanderthalensis* eine eigene, vom *H. sapiens* völlig unterschiedene Species zu sehen haben, welche das Endglied einer heute völlig ausgestorbenen Seitenreihe darstellte. Wenn Reste der Neanderthalensis-Rasse auch, wie ja angenommen werden könnte, in der Species *H. sapiens* aufgegangen sind, so sind

sie durch Mischung mit der weitaus überwiegenden Zahl des *H. sapiens* im Laufe langer Zeiträume so resorbiert worden, daß in bezug auf die Winkelverhältnisse am Schädel ihr Einfluß heute in keinerlei Weise sich mehr geltend macht.

Fasse ich alles vorausgehende kurz zusammen, so komme ich zu den folgenden Resultaten: 1. Von den Halbaffen an verlief die Entwicklung durch alle Primaten in der Richtung, daß infolge von Größenzunahme des Op. und Abnahme des Brg. die Verhältniszahl Brg. : Op. sich verkleinerte. Die neuweltlichen Affen sind in dieser Hinsicht weiter fortgeschritten als die altweltlichen, unter den letzteren die asiatischen weiter als die afrikanischen; 2. derjenige Ast, der zu den Anthropomorphen führte, ist in der Annäherung der Winkelgrößen Brg. und Op. so früh stehen geblieben, daß die Anthropomorphen hierin dem Menschen unähnlicher sind, als die amerikansichen und sogar der größte Teil der altweltlichen Affen; 3. unter den Menschen sind zwei Arten bezüglich des Winkelverhältnisses Brg. : Op. streng unterschieden, indem *H. neanderthalensis* primitive Verhältnisse aufweist, *H. sapiens* die Angleichung bis zur Gleichheit Brg. = Op. fortgeführt hat; 4. neben dieser letzteren Norm hat der jetzt lebende Mensch einige weitere feste Winkelverhältnisse am Schädel, welche auch als Normen, die dem Gehirneinfluß übergeordnet sind, betrachtet werden müssen; 5. die Form des Schädels des *H. sapiens* ist das Resultat gleichzeitiger Wirksamkeit fester, phylogenetisch stabilisierter Normen und ihnen untergeordneter, formgebender Einflüsse des individuell wachsenden Gehirns.

Zum Schluß ist es mir eine angenehme Pflicht, für die Überlassung von Schädelmaterial von Menschen und Affen den Herren Geheimrat M. BRAUN in Königsberg, Direktor des Zoologischen Museums, Professor E. KEIBEL, Königsberg, Direktor des Anatomischen Instituts, und Professor R. BORRMANN, Bremen, Direktor des Pathologischen Instituts, meinen ergebensten Dank auszusprechen.

Nachdruck verboten.

### **Bemerkungen zur „Vererbung erworbener Eigenschaften“.**

Von R. FICK, Berlin.

In einem in der Preußischen Akademie der Wissenschaften und in einem im Juli von mir im Verein Naturforschender Freunde in Berlin gehaltenen Vortrag über die Entstehung der Gelenkform sind auch Betrachtungen über ihre stammesgeschichtlichen Veränderungen

und deren Vererbung enthalten. Ich halte es für richtig, die dort über die stammesgeschichtliche Vererbung angedeutete Anschauung auch an dieser Stelle zu besprechen.

Ich machte a. a. O. darauf aufmerksam, daß dieselben Zoologen und Anatomen, die bei der Einzelentwicklung die direkte Beeinflussung der Gelenkform durch die Muskelanordnung durchaus leugnen, in der Stammesentwicklung diese Beeinflussung als sicher annehmen. Wie sie sich die Entstehung der Veränderung und den Vererbungsvorgang denken, darüber haben sie sich, soviel ich sehe, nicht näher ausgesprochen. Sie müssen sich wohl denken, daß ursprünglich die jugendlichen Einzelwesen niederer Arten nur „Gelenkvorstufen“ (z. B. „Haften“) oder noch unbestimmte Gelenkformen besaßen. Aus einer Haften müßte sich bei diesen Tieren im Laufe ihres Lebens ein wirkliches Gelenk mit einer Spalte oder aus einem unbestimmt geformten Gelenk eines mit bestimmter Form gebildet haben. Der Übergang einer „Haften“ in ein „Gelenk“ könnte vielleicht durch besonders heftige Bewegungen bewirkt werden. Die Ausbildung eines scharf geformten, nur für eine bestimmte Bewegungsart passenden Gelenkes aus einem solchen mit unbestimmten Formen könnte wohl stattfinden, wenn das betreffende Tier gewohnheitsgemäß immer wieder nur ganz bestimmte Bewegungen mit dem betreffenden Gelenk ausführte.

Wenn nun in der Stammesentwicklung z. B. aus einer „Haften“ ein sich vererbendes wirkliches Gelenk entstehen sollte, müßte sich diese im Laufe eines persönlichen Lebens (des Einzeltieres) „erworbene“ Körpereigenschaft dann auf die betreffende Art und von ihr auf die von ihr abzuleitenden Arten weitervererbt haben. Nach den jetzigen Anschauungen, die meist eine im Einzelleben erworbene Eigenschaft nicht für vererbungsfähig halten, weil der Reiz der neuen Körpereigenschaft auf das Keimplasma zu schwach sei, müßte man die Hilfsannahme machen, daß sich eine solche Fortbildung dann vererben konnte, wenn sie bei derselben Tierart wieder und wieder im Einzelleben erworben und dadurch der Reiz auf das Keimplasma „verstärkt“ wurde. Wie das möglich sein soll, mußte aber noch fraglich erscheinen.

Vielleicht könnte man sich die „Verstärkung“ so erklären, daß in der ersten Geschlechtsfolge, durch den körperlichen Reiz auf das Keimplasma, dort nur „eine kleine Vorstufe“ für das Dauermerkmal erzeugt würde. Diese kleinste Veränderung des Keimplasmas wäre

natürlich im Grunde auch bereits „ein neues Merkmal“<sup>1)</sup>. Und dieses „neue Merkmal“ könnte man also im Grunde auch schon eine „Vererbung einer erworbenen Eigenschaft“ nennen. Aber sie soll, meiner Annahme nach, eben noch nicht äußerlich bemerkbar sein, d. h. sich noch nicht am Körper bemerkbar machen, und daher der Forschung bisher entgangen sein. Wenn nun aber auch in der zweiten und dritten oder vielen Geschlechtsfolgen hintereinander sich immer wieder die körperliche Umbildung z. B. einer Haften in eine Gelenkspalte wiederholte, dann würde, so glaube ich annehmen zu dürfen, die „Vorstufe“ (das „Pro-Gen“) immer mehr „verstärkt“, bis schließlich das sichtbar vererbungsfähige Dauermerkmal (das „Gen“ im Sinne JOHANNSENS) für die Bildung eines wirklichen Gelenkes erreicht wäre. In der betreffenden neuen Geschlechtsfolge würde das Tier schon z. B. mit dem Gelenkspalt geboren, nicht mit einer „Haften“. Ja, ich glaube, wir müssen uns vorstellen, daß gar manche der scheinbar sprunghaften Veränderungen (der sog. „Mutationen“) nur solchen „endlich fertig gewordenen“ Genbildungen ihr Auftreten verdanken. Ich glaube also, daß manche (alle?) scheinbar plötzlich auftretenden stammesgeschichtlichen Fortschritte („fortschrittliche Mutationen“) nur der Enderfolg eines vielleicht manchmal langen allmählichen Aufbaues des neuen erblichen Merkmals aus vielen Vorstufen sind. Wenn man sich das Keimplasma als eine chemische Molekel denkt<sup>2)</sup> und die einzelnen Erbanlagen etwa als „Seitenketten“ daran, so könnte man den Vorgang vielleicht von der Ferne vergleichen mit dem allmählichen, künstlichen Aufbau eines Fettkörpers, wo an den Grundkörper zuerst eine CH<sub>3</sub>-Gruppe angehängt wird, dann eine zweite, eine dritte usw., bis schließlich der gewünschte hochmolekulare Fettkörper erreicht wird; oder mit dem Entstehen eines Pyridin- oder Benzolringes durch Aneinanderfügung von so und so vielen CH-Gruppen oder irgendeinem anderen ähnlichen chemischen allmählichen Auf- oder Anbauvorgang. Die einzelnen CH-Gruppen entsprechen den einzelnen, dem Keimplasma sich einlagernden „Merkmalvorstufen“ („Progenen“), der schließlich durch die Aneinanderkettung der CH-Gruppen während mehrerer oder vieler Geschlechtsfolgen entstehende chemische Endkörper aber entspräche der endlich wirklich „erblich“ gewordenen Eigenschaftsanlage („Gen“).

1) Wie Herr Kollege CORRENS mir gegenüber gesprächsweise sehr richtig bemerkte.

2) Vgl. meine früheren Aufsätze: „Über die Vererbungssubstanz“. HRS-WALDEYERS Archiv 1907. „Individualplasma“ Lancet 1907.

Dagegen, daß das neue Vererbungsmerkmal oder die „neue Erbanlage“ einen besonderen chemischen Körper oder eine besondere chemische Gruppe darstellt, könnte vielleicht eingewendet werden, daß bei den unzähligen Neuerwerbungen in der Stammesgeschichte das Keimplasma eine unmöglichgroße Riesenmolekel werden müßte. Aber erstlich ist offenbar tatsächlich das Keimplasma der „höheren“ Tiere weit verwickelter gebaut als das der „niederen“; zweitens muß man sich aber denken, daß es sich bei den meisten solchen „Neuerwerbungen“ nur um eine Veränderung einer alten, schon vorhanden gewesenen Eigenschaft, also nach meiner Auffassung nur um eine Änderung eines bereits vorhandenen chemischen Körpers, einer „Seitenkette“ oder Gruppe handelt. Ja, es brauchte sich vielleicht gar nicht einmal eine neue, größere oder verwickeltere Gruppe zu bilden, sondern das neue Dauererbmerkmal könnte sich in der Weise aus äußerlich unmerklichen „Vorstufen“ aufbauen oder könnte dadurch erreicht werden, daß so und so viele C-Atome, eines nach dem anderen, in eine andere („stereoisomere“) Stellung gedreht würden.

Selbstverständlich kann es sich, wie bereits angedeutet, bei diesem Vergleich nur um eine weit entfernte Ähnlichkeit handeln. Aber ich glaubte, diesen Erklärungsversuch für die stammesgeschichtliche Vererbung im Einzelleben erworbener Eigenschaften doch lieber wagen zu sollen, als von vornherein ganz darauf zu verzichten, da mir die Annahme solcher „Merkmalsvorstufen“ („Progene“) eine logische Notwendigkeit scheint.

Wie freilich eine „erworbene Körpereigenschaft“ die chemische Beschaffenheit des Keimplasmas beeinflussen kann, scheint mir noch recht dunkel zu sein. Auch hier ist neuerdings (von TANDLER) an die Wirkung von Reizstoffen („Endokrinen“, „Inkreten“ oder „Hormonen“), die heutzutage ja fast für alle rätselhaften Körpervorgänge verantwortlich gemacht werden, gedacht worden. HART (Berliner klinische Wochenschrift 1920, Nr. 28, S. 654) hat den Gedanken weiter ausgeführt und dem Verständnis nähergebracht. Ich trage kein Bedenken, in Anlehnung an seine Auseinandersetzungen, z. B. bei einem in der Stammesentwicklung neu entstandenen, besonders ausgebildeten Drüsenteil es für möglich zu halten, daß von ihm außer der gewöhnlichen Hauptabsonderung in die Ausführungsgänge auch noch besondere „Reizstoffe“ ausgeschieden werden, die durch den Säftestrom auch schließlich die Keimzellen beeinflussen könnten. Schwieriger scheint mir aber diese Vorstellung, wenn es sich, wie in dem oben besprochenen

Beispiel, darum handelt, daß durch heftige Bewegungen aus einer „Haft“ ein „Gelenk“ entstanden ist und diese „Neuerwerbung“ auf das Keimplasma wirken soll. Doch könnte man schließlich auch hier daran denken, daß solche Zellen, die eine Spalte begrenzen und der Einwirkung der Reibung und Abscherung ausgesetzt sind, einerseits Gelenkschmiere, andererseits aber auch einen besonderen „Reizstoff“ lieferten, der auf das Keimplasma wirkte. Freilich bleiben auch bei dieser Annahme der Rätsel noch genug. Wie kommt es z. B. zu einer besonderen, gerade dem betreffenden Gelenk entsprechenden Art von „Gelenkreizstoff“ und zu einer Einwirkung dieses besonderen Reizstoffes gerade auf die betreffende Stelle der Keimplasmamolekel, die für die Vererbung des betreffenden Gelenkes verantwortlich ist?

Derlei Fragen stellen sich uns in der Vererbungslehre ja auf Schritt und Tritt in den Weg und schrecken einen fast ab, überhaupt tiefer in das Verständnis der Vererbungsvorgänge eindringen zu wollen!

Lans b. Innsbruck, September 1920.

### Bücherbesprechungen.

**Ries, Julius.** Rhythmische Hirnbewegung. Beiträge zur funktionellen Bedeutung der Hirnhäute und Furchen für die Zirkulation des Liquor und die Ernährung des gesamten Nervensystems. Bern, Paul Haupt, Akad. Buchhandlung vorm. Max Drechsel. Preis geh. M. 12.—

Die Abhandlung von RIES setzt sich hauptsächlich die Lösung physiologischer und klinischer Fragen zum Ziele. Ein reiches und vielseitiges Material liegt ihr zugrunde, Beobachtungen des lebenden menschlichen Gehirns bei Verwundeten und Operierten, chemische Untersuchungen der Cerebrospinalflüssigkeit und des Blutes, Untersuchungen an Kranken und Ergebnisse von Leichenöffnungen. Einen verhältnismäßig geringen Raum nimmt die Verwertung morphologischer Untersuchungen anderer Autoren über den Bau des Gehirns und der Hirnhäute in den Darlegungen von RIES ein. Der Verfasser kommt zu dem Ergebnis, daß die Cerebrospinalflüssigkeit z. T. als ein Drüsensekret nicht allein der Plexus chorioidei, sondern der Pia mater überhaupt anzusehen sein soll. Die Vergrößerung der Hirnoberfläche führt zu einer Verdünnung der grauen Substanz und setzt sie dadurch der ausgedehnten Umspülung durch den in ihrer Nähe frisch abgesonderten Liquor aus. Eine größere Zahl von Abbildungen, zum geringsten Teil Originale, darunter einige anschauliche Schemata, sind der vorzüglich ausgestatteten Abhandlung beigegeben.

**Sicher, Harry.** Anatomie und Technik der Leitungsanästhesie im Bereiche der Mundhöhle. Ein Lehrbuch für den praktischen Zahnarzt. Berlin, Julius Springer. 1920. Preis gebunden M. 15.— und Teuerungszuschlag.

Wenn auch das kurzgefaßte Lehrbuch SICHERS sich in erster Linie an den praktischen Zahnarzt wendet, so enthält es doch auch zahlreiche Beobachtungen und Beschreibungen, die für den Anatomen von großer Bedeutung sind. Es zerfällt in einen allgemeinen und einen speziellen Teil. Im ersteren werden die Medikamente und Instrumente besprochen, im zweiten geht der Verfasser von einer kurzen Schilderung der Kieferinnervation aus und behandelt dann in getrennten Kapiteln die Anästhesie des Plexus dentalis, der, in der Spongiosa des Kiefers gelegen, jeweils einen Zahn versorgt, und die Anästhesie der einzelnen Nervenstämme. Naturgemäß nimmt der letztere Abschnitt den größten Raum ein. Er ist mit einer Anzahl von Abbildungen ausgestattet, die in hervorragender Weise von dem Maler Carl Hajek angefertigt wurden und dem Buch einen ganz besonderen Wert verleihen. Wie SICHER in der Einleitung hervorhebt, hat er bei der Darstellung der anatomischen Grundlage der Methoden vor allem dem Umstand Rechnung getragen, „daß wir es niemals mit dem Typus der Gattung Homo zu tun haben, sondern immer mit einem Individuum. — Das Aufsuchen gerade jener anatomischen Merkmale, die die individuellen Variationen zu parieren erlauben, war ein Prinzip“, von dem er sich bei der Darstellung in seinem Lehrbuch leiten ließ. Druck und Papier sind wie die Wiedergabe der Abbildungen vorzüglich.

H. v. E.

## Personalialia.

**Wien.** Hofrat Dr. CARL TOLDT ist am 13. November verstorben. Nachruf folgt.

---

**INHALT. Aufsätze.** Ludwig Cohn, Allgemeine Normen im Bau des menschlichen Schädels. Mit 5 Abbildungen. S. 433—475. — R Fick, Bemerkungen zur „Vererbung erworbener Eigenschaften“. S. 476—479. — **Bücherbesprechungen.** RIES, JULIUS, S. 479. — SICHER, HARRY, S. 480. — **Personalialia**, S. 480.

---

Abgeschlossen am 21. November 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.

---

53. Bd.

✻ 20. Januar 1921. ✻

No. 20/21

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

Zur Frage nach der Entstehung der Farbzellvereinigungen.

(Beobachtungen bei den Geckonen *Teratoscincus scincus*  
und *Geckolepis maculata*.)

Von Prof. W. J. SCHMIDT in Bonn (Zoolog. Inst.)

Mit 6 Abbildungen.

Über die Entstehung der Farbzellvereinigungen, die zuerst und zwar bei mancherlei Knochenfischen von BALLOWITZ<sup>1)</sup> beschrieben worden sind, später durch SCHMIDT<sup>2)</sup> bei Amphibien nachgewiesen wurden und, wie aus der folgenden Mitteilung hervorgeht, in einfachster Form auch den Reptilien nicht fehlen, liegen bisher nur sehr wenige Angaben vor. Bei den beträchtlichen Unterschieden im Aufbau dieser Chromatophorenvereinigungen, wie sie vor allem bei den Knochenfischen bestehen, ist wohl kaum zu erwarten, daß die Genese dieser Bildungen sich überall gleichartig verhalten wird; jedenfalls muß die nächstliegende Aufgabe sein, von Fall zu Fall zu prüfen, wie sie sich vollzieht.

---

1) Eine Zusammenstellung seiner diesbezüglichen Arbeiten hat BALLOWITZ im Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. I, S. 375–376, 1920 gegeben.

2) a) Über Chromatophorenvereinigungen bei Amphibien, insbesondere bei Froschlarven. Anat. Anz. Bd. 51, S. 493, 1918. b) Über die sog. Xantholeukophoren beim Laubfrosch. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. I, S. 93, 1919.

BALLOWITZ<sup>1)</sup> hat in der Haut der Gobiiden schwarzrote Farbzellkombinationen entdeckt, bei denen eine Melanophore mit ihrem zentralen Teil eine Anzahl von Rotzellen umschließt und beiderlei Elemente sternförmig angeordnete Fortsätze besitzen, die meist getrennt, aber dicht beieinander verlaufen, von denen gelegentlich aber auch die schwarzen röhrenförmig die roten umhüllen. Hierzu äußert er (S. 563 a. a. O.): „Das Formbestimmende sind . . . die Erythrophorenmassen, denen sich das Protoplasma der Melanophoren angepaßt hat, indem es die roten Massen zum Teil überzieht und sich in die Lücken einlagert, die übrig bleiben . . . . Es scheint mithin das kanalisierte Melanophorenprotoplasma die Eigenschaft zu besitzen, andere Zellkörper umfließen zu können.“ Die gleiche Erklärung hat BALLOWITZ auch auf die Erscheinung ausgedehnt, daß bei *Trachinus vipera* — bei dem eine Gruppe von Iridozyten eine Melanophore umhüllt — die Schwarzellen in dünner Lage die Oberfläche der Iridozytenkörper umgeben. Ohne daß mir damals die hier wiedergegebene Stelle der genannten Untersuchung von BALLOWITZ gegenwärtig gewesen wäre, habe ich<sup>2)</sup> mich für die Vereinigung von Guanophoren und Lipophoren bei Froschlarven ähnlich ausgesprochen: „. . . zwei verschiedenartige Chromatophoren werden, wenn sie sich (zufällig) berühren, dadurch zur gegenseitigen Deckung gebracht, daß physikalische Kräfte in Tätigkeit treten, daß sich, etwa infolge von Oberflächenkräften, die eine auf der anderen ausbreitet“.

Wie eben erwähnt, umschließt in den schwarzroten Vereinigungen der Gobiiden die Melanophore in der Regel eine Gruppe von Rotzellen (bis 20 Stück), deren zentrale Teile kuglig abgerundet sind und dicht beieinander liegen. Die Zahl der kugligen Verdickungen gibt also die Zahl der an einer solchen Kombination beteiligten Rotzellen an; der Nachweis der Kerne in den einzelnen Erythrophoren konnte nicht mit aller Sicherheit erbracht werden, obwohl an der Basis der von den kugligen Zellabschnitten ausgehenden Fortsätze ovale helle Flecken beobachtet wurden, die aussahen wie von Pigment freigebliebene Kerne [vgl. bei BALLOWITZ<sup>3)</sup> S. 549 u. 551]. BALLO-

1) Über schwarzrote und sternförmige Farbzellkombinationen in der Haut der Gobiiden. *Z. f. wiss. Zool.* Bd. 106, S. 527, 1913.

2) Über Chromatophorenvereinigungen bei Amphibien, insbesondere bei Froschlarven. *Anat. Anz.* Bd. 51, S. 493, 1918.

3) Über schwarzrote und sternförmige Farbzellkombinationen in der Haut der Gobiiden. *Z. f. wiss. Z.* Bd. 106, S. 527, 1913.

witz erklärt die Entstehung der Erythrophorengruppe in einer schwarzroten Farbzellvereinigung durch Zusammentreten mehrerer junger (aus Gelbzellen in hier nicht näher zu erörternder Art hervorgegangener) Rotzellen: „Mehrere von diesen anfangs noch kleinen jungen Erythrophoren lagern sich zu Gruppen zusammen, die alsdann zu den großen, roten, kugligen Massen auswachsen.“

Nun scheint mir aber auf Grund der von BALLOWITZ mitgeteilten Tatsachen noch eine andere Möglichkeit für die Entstehung der genannten Rotzellengruppen offen zu sein, und zwar die (mehrfache) Teilung einer jugendlichen Rotzelle, wobei die Teilstücke dicht beieinander liegen bleiben. Da BALLOWITZ nämlich auch schwarzrote Farbzellvereinigungen beobachtete, die nur eine, andere die 2, 4, 5, 6 Rotzellen enthielten, so würden diese wechselnden Zahlenverhältnisse sich auch wohl befriedigend unter der Annahme verstehen lassen, daß zunächst eine Rotzelle und eine Schwarzzelle zu einem doppelzellartigen Gebilde zusammentraten, wofür die schon erwähnten Oberflächenkräfte von Bedeutung gewesen sein mögen, dann aber die Rotzelle mehrfache Teilungen durchlief und so zu der Zellgruppe wurde. Eine solche Erklärung hätte vor der anderen vielleicht auch den Vorteil der größeren Einfachheit; denn wenn die Rotzellen, die zunächst unregelmäßig im Gewebe zerstreut liegen, sich zu Gruppen ordnen sollen, kann das nur auf Grund irgendwelcher richtender Kräfte geschehen. Zwar möchte man zunächst geneigt sein, etwa in der Melanophore der späteren Kombination einen (vielleicht chemotaktisch wirksamen) Anziehungspunkt für die in ihrer Umgebung befindlichen Rotzellen zu erblicken; aber eine solche Erwägung muß schon deshalb verworfen werden, weil nach BALLOWITZ (a. a. O. S. 552), wenn auch spärlich, Erythrophorenvereinigungen für sich (ohne Melanophore) vorkommen und in solchen Fällen ein (wenigstens morphologisch nachweisbares) Anziehungszentrum in Fortfall kommt. Bei einer Genese der Erythrophorengruppen durch Zusammenlagern ursprünglich getrennter Zellen muß ferner natürlich mit amöboider Bewegungsfähigkeit dieser Elemente gerechnet werden, worüber bisher nichts bekannt ist. Schließlich möchte ich auch glauben, daß die Abbildungen 82—85 (Taf. XII bei BALLOWITZ a. a. O.), die das Entstehen der Rotzellengruppen durch Zusammentreten jugendlicher Erythrophoren illustrieren sollen, eine Interpretation im Sinne der Teilung zulassen würden. Was mich aber zuerst zur letztgenannten Deutung brachte, sind Beobachtungen bei *Teratoscincus*, über die im folgenden genauer berichtet wird.

Bei dem Gecko *Teratoscincus* finden sich nämlich Farbzellenkombinationen einfachster Art, Gruppenanordnungen von Melanophoren, die unzweifelhaft durch Teilung je einer Mutterzelle entstanden sind. Es ist also immer nur eine Art von Chromatophoren an der Kombination beteiligt, ein Verhalten, das sich einigermaßen mit den ohne Melanophor (s. o.) auftretenden Rotzellengruppen der Gobiiden vergleichen ließe oder den ebendort vorkommenden sternförmigen Iridozytenanordnungen (BALLOWITZ a. a. O. S. 578), zu denen in der Regel allerdings auch noch andersartige Farbzellen treten; auch bei *Hemichromis* hat BALLOWITZ<sup>1)</sup> durch innige Zusammenlagerung von Iridozyten entstandene „Iridosomen“ wiederholt beobachtet. Wenngleich es sich bei den Fischen immer nur um gelegentliche Vorkommnisse handelt, büßen sie ihren Wert für das Verstehen der Farbzellvereinigungen nicht ein; stellen sie doch gewissermaßen ihre einfachsten Typen dar.

Allerdings liegt die Gefahr nahe, daß solche Farbzellvereinigungen, deren Kombinationscharakter nur in der gesetzmäßigen Anordnung einer Anzahl gleichartiger Chromatophoren besteht, gelegentlich da vermutet werden könnten, wo es sich nur um eine zufällige Zusammenlagerung mehrerer Zellen handelt. Daher muß gefordert werden, daß solche Kombinationen in einer Häufigkeit auftreten, die das Spiel des Zufalls ausschließt, und daß ferner die Anordnung über das Merkmal „Gruppe“ hinaus morphologisch gekennzeichnet und nicht durch „äußere“ Umstände bedingt ist. Was ich da unter äußeren Umständen verstehe, soll noch an einem Beispiel erläutert werden. Wenn man von der Haut eines typischen Geckos ein Flächenpräparat herstellt, so sieht man die schwarzen Farbzellen in Gruppen geordnet, deren jede einer „Körnerschuppe“ entspricht. Schnitte lehren, daß das lockere subepidermale Gewebe, in dem die Melanophoren vorkommen, in den intertuberkulären Räumen fehlt. Die Gliederung der Haut in Schuppen ist also hier die Ursache der Gruppenanordnung der Melanophoren; es liegt kein Anlaß vor, von einer „Vereinigung gleichartiger Farbzellen“ zu sprechen, selbst dann nicht, wenn jede einer Schuppe angehörige Chromatophorenanammlung außer dem Merkmal der Gruppe ihre Einheitlichkeit noch geschlossener zum Ausdruck bringt. Dies letzte ist beim angezogenen Beispiel

1) Über die Erythrophoren und ihre Vereinigungen mit Iridozyten und Melanophoren bei *Hemichromis bimaculatus* Gill. Arch. f. Zellforschung Bd. 14, S. 193, 1917.

gelegentlich insoweit der Fall, als die Zellkörper der die Gruppe bildenden Chromatophoren zusammengedrängt liegen, die Ausläufer aber zur Oberhaut hin im Halbkreis ausstrahlen; auch hier ist die Ursache dieser Anordnung im Verhalten des die Farbzelle umgebenden Gewebes gelegen. Mit diesen letzten Ausführungen soll aber nicht verkannt werden, daß auch bei echten Farbzellvereinigungen „äußere“ Umstände zu ihrem Zustandekommen beitragen mögen. —

Zunächst ein paar orientierende Worte über unser hauptsächliches Untersuchungsobjekt. *Teratoscincus scincus* (Schleg.), ein kleiner in Transkaspien heimischer Gecko, ist vor der Mehrzahl seiner Familienangehörigen durch ein Kleid von platten, dünnen Schindelschuppen ausgezeichnet, die in ihrer Form an die Schuppen eines Knochenfisches oder unter den Sauriern eines Scincoiden erinnern, ein Verhalten, das bei den Geckoniden, die fast ausschließlich Körnerschuppen besitzen, in ähnlicher Form nur noch bei *Teratolepis* und *Gekokolepis* wiederkehrt. Die Schuppen des Rückens — nur diese kommen

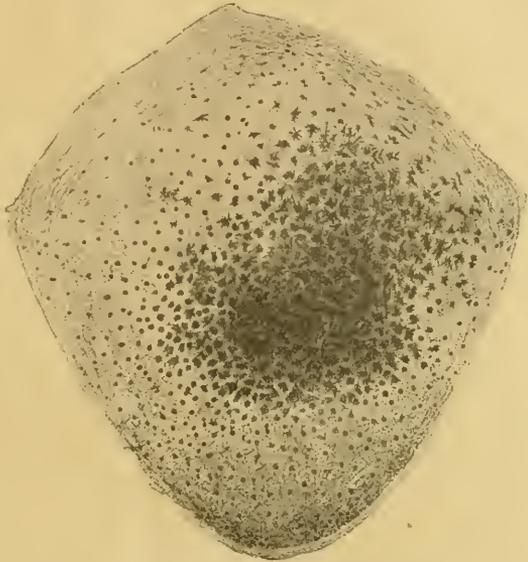


Abb. 1. Photogramm einer Rückenschuppe von *Teratoscincus*. Vergr. 37:1.

für unseren Zweck in Frage — (denn den Bauchsuppen fehlen Melanophoren) — zeigen unregelmäßig rhympische Gestalt mit abgerundeten Ecken und messen in der kраниokaudalen Richtung ungefähr 2 mm (Abb. 1). Dreierlei Farbzellen lassen sich in einer solchen Schuppe (am konservierten Material) nachweisen: spärliche, kleine und granulaarme epidermale Melanophoren, die sich in der distalen Hälfte der Schuppen im Epithel vorfinden, dann im Bindegewebe große kutane Melanophoren und Guanophoren. Die letzten, die auch auf den distalen Teil der Schuppe beschränkt erscheinen, sind auffallend reichverzweigte Zellen mit dünnen langen

Ausläufern, die ich schon früher beschrieben habe<sup>1)</sup> (S. 393 bzw. S. 215); in der unteren Hälfte unserer Abb. 1 lassen sie sich als körnig-fädige Massen wahrnehmen. Die kutanen Melanophoren (Abb. 1) liegen dicht unter der Epidermis fast in der ganzen Schuppe verbreitet, doch nimmt ihre Zahl und auch Größe nach dem Rande zu, insbesondere dem proximalen, ab. In der Regel sind die kutanen Melanophoren im mittleren Teil der Schuppe expandiert, nach außen zu im Ballungszustand. Sie erinnern unter schwacher Vergrößerung aufs lebhafteste an die platten sternförmigen Schwarzzellen der Knochenfische, eine Illusion, zu deren Festigung die Fischschuppen-gestalt der Hautelemente von *Teratoscincus* nicht unerheblich beiträgt (vgl. Abb. 1).

Faßt man aber die Melanophoren von *Teratoscincus* unter stärkeren Objektiven genauer ins Auge, so ergibt sich, daß die Pigmentsternchen, die man bei geringerer Vergrößerung immer als eine Zelle zu deuten geneigt wäre, zusammengesetzte Bildungen sind und aus einer Anzahl von Zellen bestehen<sup>2)</sup> (Abb. 2 u. 3). Zwar gilt das nicht ausnahmslos für alle Pigmentsternchen, vielmehr gibt es vor allem im Randgebiet der Schuppe manche, die wirklich nur eine Zelle darstellen; aber im mittleren Teil ist die genannte Erscheinung so häufig, daß man suchen muß, um auf eine einfache Zelle zu stoßen. Die erwähnte Täuschung bei geringer Vergrößerung kommt nun wesentlich dadurch zustande, daß die ein Pigmentsternchen zusammensetzenden Zellen in Form und Ausdehnung ihres Gesamtumrisses ganz mit einer Einzelmelanophore übereinstimmen, ja daß auch der Verzweigungstypus einer solchen Gruppe von Schwarzzellen den einer einzelnen Melanophore wiedergibt, indem die Ausläufer sämtlicher Komponenten auf ein ideelles, in der Mitte der Vereinigung gelegenes Zentrum radiär geordnet erscheinen. Das ganze Bild einer solchen Gruppe sieht so aus, als ob eine schwarze Farbzelle durch einen oder mehrere radial geführte Schnitte in eine Anzahl von Teilen zerlegt wäre — deren jeder seinen Kern besitzt —, ohne daß im übrigen eine wesentliche Änderung ihrer Gestalt sich vollzogen hätte.

An diesen Vereinigungen von Melanophoren — die man im An-

1) a) Studien am Integument der Reptilien IV. Zoolog. Jahrb., anat. Abt., Bd. 36, S. 377, 1913. b) Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. I, S. 99, 1917.

2) Diese Tatsache habe ich schon in meinen Studien am Integument der Rept. IV kurz erwähnt. Vgl. die vorhergehende Anmerkung unter a.

schluß an die von BALLOWITZ geschaffene Nomenklatur als Melanosomen bezeichnen müßte — beteiligen sich 2—5 Zellen. Am häufigsten sind die Melanosomen aus 2 und 3 Komponenten gebildet, seltener

aus 4, ausnahmsweise aus 5; vielleicht mögen gelegentlich noch etwas mehr Einzelzellen auf eine Schwarzzellengruppe entfallen; ist es doch nicht immer möglich, die Einzelzellen ganz sicher voneinander zu scheiden. Besteht das Melanosom aus 2 Zellen, so bedeckt jede etwa einen halbkreisförmigen Raum, und beide fügen sich zum Vollkreis zusammen (Abb. 2); ihre Trennungslinie verläuft als Durchmesser dieses Kreises nicht selten fast geradlinig, öfter aber leicht geschwungen. Bei dreiteiligen Melanosomen (Abb. 3) kann jede der Komponenten etwa ein Drittel des Vollkreises beanspruchen; aber gewöhnlich liegt der Fall so wie bei Abb. 3, d. h. eine der Trennungslinien entspricht einem Durchmesser des Vollkreises, die andere einem darauf senkrechten Radius, so daß eine der Komponenten doppelt so viel Fläche einnimmt wie jede der beiden anderen. In vierteiligen Schwarzzellgruppen hält jede Einzelzelle ungefähr einen Quadranten des Vollkreises ein, und ihre Trennungslinien verlaufen wie zwei aufeinander senkrechte Durchmesser. Melanosomen aus 5 Einzelmelanophoren bestehen aus keilartigen Kompo-

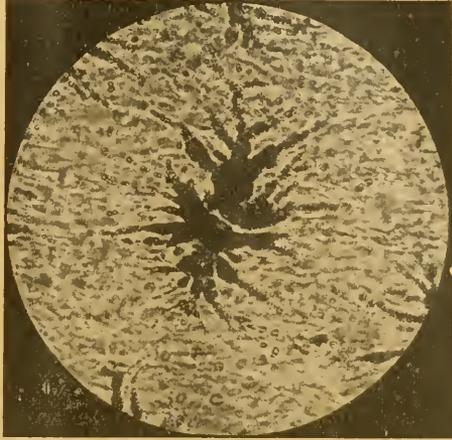


Abb. 2. Zweiteiliges Melanosom von *Teratoscincus*, Photographum. Vergr. 500:1.

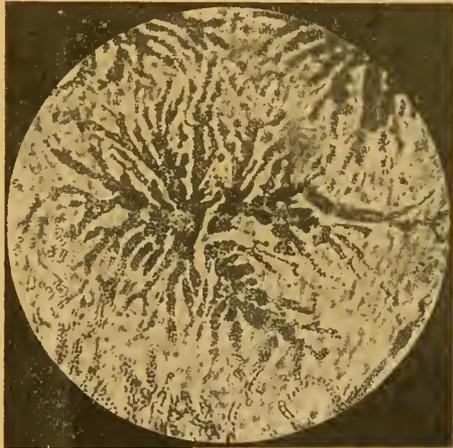


Abb. 3. Dreiteiliges Melanosom von *Teratoscincus*, Photographum. Vergr. 500:1.

nen aus 5 Einzelmelanophoren bestehen aus keilartigen Kompo-

nennten, deren Grenzen mit Radien des Vollkreises zusammenfallen, ohne daß noch eine gesetzmäßige Raumverteilung zu erkennen wäre. Auch bei drei- und vierteiligen Melanosomen kann die Anordnung der Einzelstücke mehr unregelmäßig sein, vor allem dadurch, daß ein Teilstück nicht wie gewöhnlich nur in einen Sektor radial nach außen seine Fortsätze ausschickt, sondern einzelne Ausläufer auch nach der Gegenseite hin abgibt. So kommen Farbzellgruppen zustande, für welche die Zusammengehörigkeit der Einzelzellen sich nur mehr aus dem Umriß und Umfang des Ganzen ergibt.

Die Trennungslinien, welche die Einzelzellen einer Gruppe voneinander scheiden, sind sehr schmal und lassen sich erst bei stärkeren

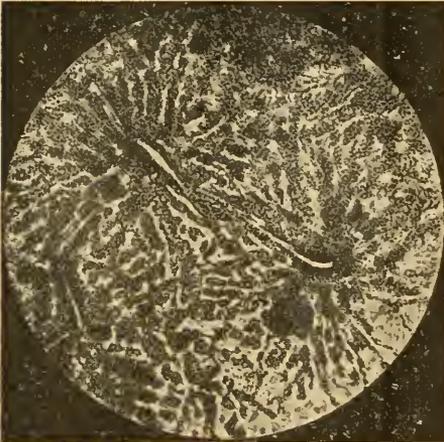


Abb. 4. Zweiteilige Melanosomen aus dem mittleren Teil einer Rückenschuppe von *Tetratoscincus*, Photogramm. Vergr. 500:1.

Vergrößerungen sicher verfolgen, so vor allem im mittleren Teil der Schuppe (Abb. 4), in dem die expandierten Zellen mit ihren Ausläufern dicht aneinander schließen, gelegentlich auch sich etwas überkreuzen (Anastomosen benachbarter Zellen sind, wenn überhaupt vorhanden, sehr selten). Jedoch findet man insbesondere im Randteil der Schuppe Melanosomen, deren einzelne Komponenten lockerer liegen, ja bisweilen so entfernt voneinander, daß man an ihrer Zusammengehörigkeit zweifeln könnte. Die den Trennungs-

zonen zugekehrten Anteile der Einzelmelanophoren sind ziemlich glatt begrenzt (vgl. vor allem Abb. 4), zeigen jedenfalls keine Neigung, Fortsätze zu liefern.

Jede Komponente eines Melanosoms besitzt einen Kern (vielleicht gelegentlich zwei), der sich als rundlich-ovale helle Stelle in den Pigmentmassen verrät; auch färberisch habe ich seine Anwesenheit sichergestellt. Der Kern hält sich in der Mehrzahl der Fälle nahe den Trennungsspalten, und zwar so, daß die Kerne einer Farbzellgruppe ungefähr in ihrer Mitte beieinander liegen. So finden wir sie bei den zweiteiligen Melanosomen jederseits der Trennungslinie einander

gegenübergestellt. Seltener geben die Kerne ihre Anordnung im Zentrum der Gruppe auf und erscheinen mehr in der Mitte der einzelnen Komponenten, vornehmlich bei solchen Melanosomen, deren Einzelzellen einen größeren Abstand voneinander einhalten.

Einen hellen Sphärenfleck (Stelle des Zentrosoms) habe ich nur selten in den Melanophoren von *Teratoscincus* wahrnehmen können, mochte es sich nun um einfache Schwarzzellen oder die Komponenten von Melanosomen handeln. Ich glaube aber nach diesen spärlichen Beobachtungen annehmen zu dürfen, daß auch die Sphärenflecke eine gesetzmäßige Lage zur ganzen Gruppe einhalten, indem sie bei den zweiteiligen Melanosomen an der vom Trennungsspalt abgekehrten Seite des Kernes liegen (vgl. hierzu die unten folgenden Angaben betr. *Geckolepis*).

Bis jetzt haben wir Melanosomen berücksichtigt, die sich im mittleren oder völligen Expansionszustand ihres Pigmentes befanden. Sehr lehrreiche Bilder bieten sie aber auch bei geballtem Pigment dar, die ich allerdings nur an zweiteiligen Gruppen beobachten konnte. Die Pigmentarme sind geschwunden; anstelle des reichverzweigten Pigmentsternes erscheinen nun zwei kleine, tiefschwarze rundliche Pigmentballen, die nahe beieinander liegen. Die Zusammengehörigkeit der beiden Zellen zu einem Melanosom ergibt sich aus den folgenden stets wiederkehrenden Eigentümlichkeiten, ist außerdem durch den Nachweis von Übergangsstadien gesichert. Die stumpfen Fortsätze, welche die Basis der ehemals im ganzen sichtbaren Ausläufer angeben, finden sich nie auf der einander zugekehrten Seite (dem Trennungsspalt) beider Zellen; diese Seite ist gerade im Ballungszustand immer glatt abgerundet. Oft ist der Trennungsspalt so fein, daß die beiden Zellen sich einander fast berühren, so daß ein langgestreckter, in der Mitte eingeschnürter Zelleib vorzuliegen scheint. Solche Gruppenanordnungen von geballten Melanophoren treten auch bei schwächeren Vergrößerungen auffallend hervor (vgl. Abb. 1 in der Mitte des Randes der rechten Seite).

Treten wir nun der Frage nach der Entstehung der Melanosomen von *Teratoscincus* näher. Alle ihre kennzeichnenden Merkmale lassen sich in einfachster Weise erklären, wenn man annimmt, daß eine Muttermelanophore in die Komponenten des späteren Melanosoms zerlegt wurde, daß also, allgemeiner ausgesprochen, das Melanosom aus einer Farbzelle durch (mehrfache) Teilung hervorging. Das Eigenartige dieser Teilungen besteht darin,

daß nicht wie gewöhnlich jede der Tochterzellen zum (zunächst verkleinerten) Abbild der ganzen Mutterzelle wird, sondern daß sie wesentlich die Form und Lage behalten, die ihnen als Teil der Mutterzelle zukam, so daß selbst nach mehrfachen Teilungen die Gesamtheit der Einzelzellen einer Gruppe die Gestalt der Mutterzelle widerspiegelt.

Eine solche Deutung läßt ohne weiteres verstehen, warum die Ausdehnung und der Umriß eines Melanosoms einer einfachen Melanophore der Nachbarschaft (im Zustande der gleichen Pigmentverteilung) entspricht, warum nicht jede Einzelzelle allseits Fortsätze entsendet, sondern die Ausläufer von allen Komponenten einer Vereinigung radiär von einem gemeinsamen ideellen Mittelpunkt ausgehen, warum ferner die Pigmentmenge eines Melanosoms nicht größer ist als die einer einfachen Melanophore, soweit man das nach den Ballungszuständen zweiteiliger Vereinigungen beurteilen kann. Man muß annehmen, daß Melanosomen mit mehr als zwei Komponenten nicht durch eine simultane Mehrfachteilung, sondern durch fortschreitende Zweiteilung entstehen; wenigstens findet nur so das gewöhnliche Verhalten der dreiteiligen Melanosomen befriedigende Erklärung hinsichtlich der Lage der Trennungsspalten und der verschiedenen Größe der Komponenten. Es ist ferner wahrscheinlich, daß die Kernvermehrung in der Muttermelanophore sich auf mitotischem Wege vollzog; denn nicht nur ist die Mehrkernigkeit bei den Melanophoren der Fische [MURISIER<sup>1)</sup>], Amphibien [PERNITZSCH<sup>2)</sup>] und Reptilien [SCHMIDT<sup>3)</sup>] nach neueren Untersuchungen mitotischer Herkunft, sondern eine mitotische Kernteilung würde auch die gegenseitige Lage der (Tochter-) Kerne und Sphärenflecke in den zweiteiligen Melanosomen ohne weiteres als gegeben erscheinen lassen. Ja, man möchte sich versucht fühlen, mit Rücksicht auf die Lage der Trennungsspalten in drei- und vierteiligen Melanophoren anzunehmen, daß die Kernspindeln zweier aufeinander folgender Teilschritte um 90° gegeneinander gedreht werden, ähnlich den entsprechenden Vorgängen bei der Eifurchung (HERTWIG'sche Regel). Übrigens ist die

1) Sur la division nucléaire des cellules à pigment (mélanophores) de la peau des poissons. Proc. verb. de la société vaudoise des sciences nat. Séance 19 févr. 1919.

2) Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82, S. 148, 1913.

3) Die Chromatophoren der Reptilienhaut. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. I, S. 98, 1917.

Form der zweiteiligen Melanosomen durchaus entsprechend dem Aussehen von Amphibienmelanophoren, die sich soeben geteilt haben; denn auch bei diesen bleiben während der Teilung die Fortsätze der Mutterzelle erhalten [vgl. bei PERNITZSCH<sup>1)</sup>] und zeigen oft nach vollendeter Durchtrennung des Zelleibes noch die ursprüngliche Anordnung; erst allmählich, wenn die Zellen auseinanderrücken, tritt hierin eine Änderung ein. Aus allen diesen Gründen ist anzunehmen, daß die Melanosomen bei *Teratoscincus* durch Teilung, und zwar Mitose einer Mutterzelle entstanden sind, eine Auffassung, die sich auch bei Betrachtung der folgenden Bilder ohne weiteres und unabweisbar aufdrängt.

Für die Eigenart des ganzen Vorganges scheint ausschlaggebend zu sein, daß die Tochterzellen nicht auseinanderrücken, was vielleicht damit zusammenhängen mag, daß die Zerlegung des Plasmaleibes nicht unmittelbar im Anschluß an die Kernteilung erfolgt. Denn in dem Maße, wie die Tochterzellen sich voneinander entfernen, gehen die Eigentümlichkeiten des Melanosoms verloren (s. o. Verhalten der Kerne bei Vereinigungen, deren Einzelzellen größeren Abstand voneinander halten).

Die Ähnlichkeit der Schuppen von *Geckolepis* mit denen von *Teratoscincus* — der ihr übrigens systematisch fernsteht — veranlaßte mich zur Nachforschung, ob nicht hier unter den ebenfalls an die sternförmigen Zellen der Fische erinnernden Schwarzzellen, die ich bei *Geckolepis polylepis* Bttgr.<sup>2)</sup> bereits früher untersucht hatte, auch Melanosomen der geschilderten Art vorkämen. Und in der Tat konnte ich bei *Geckolepis maculata* Pts. in den Rückenschuppen 2-, 3- und 4-teilige Melanosomen feststellen, die in der Hauptzügen durchaus mit jenen von *Teratoscincus* übereinstimmten (Abb. 5 u. 6). Allerdings fanden sie sich sehr viel seltener, fehlten manchen Schuppen — jede enthält wohl mehrere hundert Schwarzzellen — ganz und blieben auch dort, wo sie vorkamen, an Zahl hinter den einfachen Melanophoren zurück.

Bei *Geckolepis maculata* ist, wie ich bei *G. polylepis*<sup>2)</sup> schon vor Jahren beschrieben habe, der helle Sphärenfleck in ausgezeichneter Weise, besser als bei irgendeinem anderen mir bekannten Reptil, sichtbar, und so ließen sich hier die bei *Teratoscincus* dürftigen Beob-

1) Zur Analyse der Rassenmerkmale der Axolotl. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82, S. 148, 1913.

2) Beobachtungen an der Haut von *Geckolepis* und einigen anderen Geckoniden. VOELTZKOW, Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905 Bd. 4, 1911.

achtungen über die gegenseitige Lage von Kernen und Sphärenflecken mit aller Sicherheit anstellen. Sie bestätigten das oben mitgeteilte Ergebnis, daß die hellen Sphärenflecke nahe dem Kern, aber an der den Trennungsspalten abgekehrten Seite derselben liegen (Abb. 5).

Wenn dieses Verhalten, wie nicht zu bezweifeln ist, einer Mitose den Ursprung verdankt, indem die Sphärenflecke die Stellen der Kernspindelpole einnehmen, so ist damit auch der Nachweis geführt, daß die Sphäre der Schwarzellen, auf die bekanntlich die Pigment-



Abb. 5.



Abb. 6.

Abb. 5 u. 6. Melanosomen von *Geckolepis maculata*. Abb. 5 zweiteilig, Abb. 6 vierteilig. Man beachte die Lage von Sphären und Kernen. Vergr. 500:1.

bewegung (intrazelluläre Körnchenströmung) gerichtet ist, den Zentren an den Enden der Kernspindel während der Teilung entspricht. Daß der helle Sphärenfleck den Wert eines Zentrosoms besitzt, ist bis jetzt wohl allgemein angenommen, aber genetische Gründe sind bisher nicht dafür beigebracht worden, und zwar deshalb, weil die Pigmentzellen, deren Teilung am genauesten bekannt ist, diejenigen der Amphibienlarven, in der Teilungsrube keinen Sphärenfleck als Zentrum der Pigmentbewegung erkennen lassen. Über die Mitose der Knochenfischmelanophoren mit deutlichem Sphärenfleck

hat bisher nur MURISIER (a. a. O.) eine kurze Mitteilung gegeben, der eine ausführlichere Darstellung folgen soll. Die in der ersten gemachte Angabe: „La caryodièrèse est suivie d'une cytodièrese incomplète, les deux cellules filles restant largement soudées par la région correspondant à l'équateur du fuseau de division, région où réapparaît une centrosphère“ ist mir in ihrem letzten (von mir gesperrten) Teil nicht recht verständlich und würde im Gegensatz zu meinen Beobachtungen stehen, wenn sie besagen soll, daß der Sphärenfleck in der Äquatorregion der Kernspindel — statt an ihren Polen — von neuem erscheint.

Besonders möchte ich noch auf die Lage von Sphären und Kernen in dem vierteiligen Melanosom von *Geckolepis* (Abb. 6) aufmerksam machen. Diese Vereinigung gehört zu den unregelmäßigen, bei denen die Komponenten nicht auf die vier Quadranten verteilt sind, sondern in einer Reihe hintereinander liegen, ähnlich wie es auch bei *Teratoscincus* nicht selten zu sehen ist. Offenbar kommt diese Anordnung dadurch zustande, daß die Kernspindeln während der beiden Teilungen, die von der Mutterzelle zum vierteiligen Melanosom führten, annähernd parallel zueinander gestanden haben (nicht um 90° gegeneinander gedreht waren). So ergibt sich auch ohne weiteres, warum die Sphären der beiden mittleren Zellen einander zugekehrt sind.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nochmals<sup>1)</sup> auf die folgende bisher ungelöste Frage hinweisen. Es ist nachgewiesen, daß die weitverbreitete Mehrkernigkeit bei den Melanophoren durch eine mitotische Kernteilung zustande kommt (s. o). Nun ist doch anzunehmen, daß nach dem Ablauf dieser Kernteilung zwei Zentrosomen in der Zelle vorhanden sind, die sich nämlich vorher an den Polen der Kernspindel befanden. In der mehrkernigen (zweikernigen) Zelle findet sich in der Teilungsrufe aber regelmäßig nur ein Zentrosom, dessen Lage ja in dem hellen Sphärenfleck in deutlichster Weise angezeigt wird. Wo ist das andere Zentrosom geblieben, oder umschließt der helle Sphärenfleck beide, und wie ist das zustande gekommen? Es wäre sehr erwünscht, wenn bei einer erneuten Untersuchung — es kämen hierzu wohl nur die Melanophoren der Knochenfische in Frage — diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit geschenkt würde.

Kehren wir nochmals zum Ausgangspunkt unserer Darstellung, der Frage nach der Entstehung der Farbzellvereinigungen, zurück.

1) Vgl. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 90, Abt. I, 1917, S. 140.

Dadurch, daß für die Melanosomen von *Teratoscincus* und *Geckolepis* erwiesen ist, daß sie aus einer Mutterzelle durch Teilung hervorgehen, finden auch die eingangs gemachten Ausführungen über die Erythrosomen der Gobiiden wohl eine weitere Stütze. Ja, ich möchte vermuten, daß, wenn hier in einer schwarzroten Kombination (statt der meist einzigen) mehrere Melanophoren auftreten, wie es BALLOWITZ (1913 a. a. O. S. 574) beschreibt, auch diese durch Teilung einer Mutterzelle entstanden sind, nicht aber als ursprünglich getrennte Einzelzellen sich zusammengefunden haben; die hierauf bezüglichen Abbildungen bei BALLOWITZ (a. a. O. Abb. 25 u. 28, Taf. IX) zeigen unverkennbare Anklänge an unsere zweiteiligen Melanosomen. Schließlich scheinen mir auch die Iridozytengruppen in den sternförmigen Chromatophorenvereinigungen, die gelegentlich als reine Iridozytensterne auftreten können (BALLOWITZ a. a. O. 1913, S. 578), fortschreitender Teilung einer Mutterzelle ihren Ursprung zu verdanken. Doch: „Grau ist alle Theorie“; mögen daher die vorstehenden Ausführungen über die mutmaßliche Entstehung der Farbzellenvereinigungen bei Knochenfischen Untersuchungen veranlassen, die sich mit der Genese dieser wunderbaren „chromatischen Organe“ beschäftigen.

---

Nachdruck verboten.

### Die Darstellung der Entwicklung der Knochen.

Von KARL PETER, Greifswald.

Die folgenden Zeilen wollen zeigen, wie notwendig es ist, bei der Darstellung eines entwicklungsgeschichtlichen Vorgangs finale Gesichtspunkte mitsprechen zu lassen, wieviel klarer und verständlicher sich für den Studierenden die Entwicklung der Knochen abspielt, wenn ihm die komplizierten Prozesse nicht nur deskriptiv geschildert, sondern auch in ihrer physiologischen Notwendigkeit, ihrer Zweckmäßigkeit erklärt werden. Ich habe kürzlich<sup>1)</sup> eingehend darauf hingewiesen, daß es unerlässlich ist, auch bei embryonalen und histologischen Gebilden und Vorgängen die funktionelle Bedeutung zu erforschen und in die Beschreibung einzutragen. In der Verknöcherung der knorplig angelegten Skelettstücke scheint sich nun ein ganz be-

---

<sup>1)</sup> K. PETER, Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1920, Springer.

sonders geeignetes Beispiel darzubieten, die Bedeutung des auf diesem Gebiete neuen Gesichtspunktes — denn ich finde ihn hier kaum berücksichtigt oder auch nur angedeutet — ins rechte Licht zu setzen. Vergebens habe ich auf diesen Punkt hin nicht nur die mir zugänglichen Lehrbücher, sondern auch einen großen Teil der einschlägigen Literatur durchstudiert. Auch das neue Lehrbuch von SCHAFFER<sup>1)</sup> bringt nur an zwei Stellen einschlägige Bemerkungen, die im folgenden Beachtung finden werden.

Bevor wir aber die Verknöcherung der Knorpelknochen betrachten wollen, erst noch ein Wort über die Reihenfolge, in der die verschiedenen osteogenetischen Vorgänge vorgetragen werden sollen.

Man unterscheidet zwei Haupttypen der Entwicklung der Knochen: die Entwicklung der Bindegewebs- und die der knorpelig vorgebildeten Knochen. Letztere entstehen wieder durch perichondrale und enchondrale Ossifikation.

Die meisten Lehrbücher [STÖHR-SCHULTZE<sup>2)</sup>, SCHIEFFERDECKER<sup>3)</sup>, GEGENBAUR<sup>4)</sup> SZYMONOWICZ<sup>5)</sup>, SOBOTTA<sup>6)</sup>] beginnen nach KÖLLIKER<sup>7)</sup> mit der Schilderung der Genese der Knorpelknochen; weniger häufig [MERKEL<sup>8)</sup>, RAUBER-KOPSCH<sup>9)</sup>, BÖHM und DAVIDOFF<sup>10)</sup>, SCHAFFER] trifft man die Bildung der Bindegewebsknochen als erste dargestellt.

Diesen letzteren Weg halte ich nun für den allein richtigen; er schließt ungezwungen an die Beschreibung der Entwicklung des Knochengewebes an, während sich in die Entstehung der Knorpelknochen ein fremdes Element, eben der Knorpel, eindrängt, der die Genese des knöchernen Skelettstückes erst auf Umwegen gestattet. Dies ist also der kompliziertere Prozeß, jenes der einfachere, und das

1) SCHAFFER, J., Vorlesungen über Histologie und Histogenese. Leipzig 1920.

2) STÖHR-SCHULTZE, Lehrbuch der Histologie. 17. Aufl. Jena 1918, Fischer.

3) SCHIEFFERDECKER, P., Gewebelehre. Braunschweig 1891.

4) GEGENBAUR, C., Lehrbuch der Anatomie des Menschen. 7. Aufl. Leipzig 1903.

5) SZYMONOWICZ, L., Lehrbuch der Histologie. Würzburg, Stuber.

6) SOBOTTA, J., Atlas d. Histologie. 2. Aufl. München 1911, Lehmann.

7) KÖLLIKER, A., Handbuch d. Gewebelehre. 6. Aufl. Leipzig 1889.

8) MERKEL, FR., Die Anatomie des Menschen. Wiesbaden 1913.

9) RAUBER-KOPSCH, Lehrbuch d. Anatomie d. Menschen. 11. Aufl. Leipzig 1919.

10) BÖHM u. DAVIDOFF, Lehrbuch der Histologie des Menschen. 2. Aufl. Wiesbaden, Bergmann. 1898.

Einfachere gehört an den Anfang der Darstellung, wenn es sich auch seltener finden sollte als der andere Modus.

Bei der Entwicklung der Knorpelknochen laufen wieder zwei Vorgänge nebeneinander: die perichondrale und die enchondrale Ossifikation. Einfacher ist zweifellos die perichondrale Verknöcherung, die in ähnlicher Weise abläuft wie die der Bindegewebsknochen. Ohne weitere Vorbereitungen wird Knochen auf der Oberfläche des Knorpels abgelagert, während bei der enchondralen Ossifikation erst der Knorpel vorbereitet und aufgefressen werden muß, ehe die Knochenbildung beginnen kann. Dieser schwierige Vorgang gehört unbedingt an den Schluß der Beschreibung. Und doch beginnen mit der periostalen Ossifikation von den oben angeführten Autoren nur GEGENBAUR, MERKEL, RAUBER-KOPSCH und SCHAFFER. Den umgekehrten Weg gehen KÖLLIKER, BÖHM-DAVIDOFF, STÖHR-SCHULTZE, SZYMONOWICZ, SOBOTTA und SCHIEFFER-DECKER.

Am verständlichsten gestaltet sich meines Erachtens die Darstellung der Entwicklung der Knochen, wenn man mit dem einfachsten Prozeß, der Entwicklung der Bindegewebsknochen, beginnt und die der Knorpelknochen folgen läßt, bei dieser erst die perichondrale, dann die enchondrale Ossifikation abhandelnd.

Während die Entwicklung der Bindegewebsknochen in ihrer Einfachheit dem Verständnis der Studierenden keine Schwierigkeiten bereitet, ist dies mit der Genese der Knorpelknochen ganz anders. Hier genügt nicht die Schilderung der Tatsachen; die Umwege, die bei ihr eingeschlagen werden, sind so eigentümlicher Natur, daß ich schon manches „Warum?“ von nachdenklichen Hörern vernommen habe. Allmählich gelangte ich zu der im folgenden wiedergegebenen Darstellung, die auf die Fragen, die sich bei Betrachtung dieser Prozesse aufdrängen, Antwort zu geben versucht.

Warum sind die meisten Skeletteile erst knorpelig vorgebildet und verknöchern nicht gleich aus dem Bindegewebe? Warum finden sich bei der Ossifikation der Knorpelknochen zwei Prozesse, die perichondrale und enchondrale Verknöcherung? Warum muß sich bei dem enchondralen Modus der Knorpel erst durch Erweiterung der Knorpelhöhlen und Verkalkung der Zwischensubstanz auf das Aufgefressenwerden vorbereiten? Warum finden sich an den langen Knochen während des Wachstums Epiphysenlinien? Dies sind

Fragen, die bei einer Beschreibung des Verknöcherungsvorgangs gestellt werden, und die einer finalen Behandlung wohl zugänglich sind.

Auf die erste Frage, weshalb die meisten Skeletteile knorplig vorgebildet sind, bin ich in meinem eingangs erwähnten Buche eingegangen und habe sie, auf JAEKELS, GAUPPS, eigenen und EBNERS Überlegungen fußend, in folgender Weise beantwortet:

„Ein Skelett muß schon der Embryo haben, damit sein Körper eine gewisse Festigkeit besitzt, die auch seinen weichen Organen Schutz verleihen kann, — Funktionen, die das Knochengerüst des Erwachsenen in gleicher Weise auszufüllen hat. Ferner muß schon frühzeitig der Raum für das später auftretende knöcherne Skelett gesichert werden. Auch müssen die Muskeln zeitig ihre Ansatzpunkte finden. Den Grund dafür, daß beim Embryo nicht Knochen, sondern Knorpel für das Skelett zur Verwendung kommt, sehe ich einmal in dessen Leichtigkeit und Biegsamkeit dem Knochengewebe gegenüber, dann aber ist ein großer Vorteil des Knorpels seine Wachstumsart. Er vermag interstitiell zu wachsen, während der schwerere und sprödere Knochen nur an seinen Rändern zu wachsen befähigt ist. Der Knorpel kann sich rasch vergrößern und so der schnellen Entwicklung des Embryo folgen, er braucht zudem weit geringere Zufuhr von Kalksalzen als der Knochen.“

Es ist erfreulich zu bemerken, daß diese Anschauung von der Notwendigkeit des knorpligen Vorstadiums des Skelettes auch in ein Lehrbuch eingedrungen ist. SCHAFFER führt nach EBNERS Ideen in seinem Lehrbuch aus: „Der Knorpel hat nur die provisorische Bedeutung eines Platzhalters für den Knochen, da er vermöge seines raschen, expansiven Wachstums Schritt zu halten vermag mit dem raschen Wachstum des Körpers. Knochengewebe, welches, sobald es verkalkt ist, nur mehr appositionell wachsen kann und dort, wo es wachsenden Weichteilen Platz machen soll, durch Resorption entfernt werden muß, wäre dies nicht imstande.“ Ist diese Erklärung auch nicht erschöpfend, so berücksichtigt sie doch die Hauptpunkte.

Somit ist die Notwendigkeit der Existenz des knorpligen Vorstadiums verständlich.

Aber auch der Ersatz des Knorpels durch Knochen geht in so eigenartiger Weise vor sich, daß sich die Frage aufdrängt, ob hier nicht auch Zweckmäßigkeitseründe maßgebend sind. Zur Schilderung der bei dieser Verknöcherung ablaufenden Vorgänge halten wir uns, wie es zu geschehen pflegt, an das Beispiel eines Röhrenknochens.

Um diese Prozesse zu verstehen, ist auf zwei Punkte hinzuweisen.

Erstens muß das Skelettstück während dieser Umformung in jedem Stadium, zu jeder Zeit, an jeder Stelle die von ihm verlangte Festigkeit besitzen. Es muß also stets dafür gesorgt sein, daß, wenn ein Gewebe schwindet oder an Masse abnimmt oder sich sonstwie verändert, auf einem neuen Wege dem Skelett seine Widerstandsfähigkeit gesichert wird.

Zweitens ist zu bedenken, daß der lange Knochen erheblich in die Länge wachsen muß, daß Knochen aber nur durch Ablagerung zu wachsen befähigt ist, Knorpel dagegen interstitiell.

Die Notwendigkeit der beiden Verknöcherungstypen, der perichondralen und der enchondralen, sowie ihre zeitliche Aufeinanderfolge ergibt sich leicht durch folgende Betrachtung. Knorpel kann sich nicht direkt in Knochen umwandeln, wenn wir einmal absehen von der seltenen und nicht unbestrittenen metaplastischen Ossifikation. Zum Wachstum des Skelettstücks muß einmal von außen Material angelagert werden (perichondral), — es muß aber auch die knorpelige Anlage selbst verknöchern, in ihr muß Knochen gebildet werden. Dies muß durch enchondrale Ossifikation geschehen. Denn wengleich in späteren Stadien der Platz der ganzen Knorpelanlage durch die Markhöhle eingenommen wird, so darf nicht sogleich der Knorpel restlos und ohne Ersatz aufgesogen werden. Dies würde eine zu große Schwächung des Skelettstücks gerade in der der Biegung und dem Querbruch am meisten ausgesetzten Mitte bedeuten. Notwendig ist also eine Knochenablagerung um das knorpelige Skelettstück und eine in seinem Inneren.

Es muß also, um Knochen im Innern des Knorpelstücks entstehen zu lassen, die Periostknospe einwuchern und den primären Markraum schaffen. Damit wird an dem Skelettstück eine schwache Stelle hervorgebracht. Ja, wir werden sehen, daß schon die Vorbereitungen im Knorpel zu einer verminderten Festigkeit führen. Dem muß entgegengearbeitet werden, und deshalb finden wir schon vor Einsetzen der enchondralen Ossifikation eine dünne perichondrale Knochenmanschette um das Skelettstück, und zwar tritt diese Ablagerung außen an den Stellen ein, unter denen die Veränderungen im Knorpel vor sich gehen. SCHAFFER gibt dies sehr genau an: „Betrachten wir die Entwicklung eines kurzen Röhrenknochens . . . , so sieht man als erstes dorsal in der Diaphysenmitte eine perichondrale Knochenablagerung auftreten und fast gleichzeitig in dem darunter

gelegenen Hyalinknorpel die Zellen und damit ihre Höhlen sich beträchtlich vergrößern . . . Gleichzeitig werden in der Interzellularsubstanz Kalksalze abgelagert . . . Dieser Verkalkungspunkt liegt zunächst an der Oberfläche des Knorpels und reicht so weit wie die perichondrale Kruste.“

Die perichondrale Verknöcherung muß also der enchondralen vorausgehen, da die im Knorpel ablaufenden zur enchondralen Ossifikation vorbereitenden Vorgänge das Skelettstück so in seiner Widerstandsfähigkeit herabsetzen, daß es einer festen Hülle bedarf.

Am kompliziertesten gestaltet sich die enchondrale Ossifikation und hier sind es die vorbereitenden Prozesse im Knorpel, die unser Interesse besonders in Anspruch nehmen.

Eingeleitet wird dieser Vorgang durch lebhaftete Teilung und Vergrößerung der Knorpelzellen.

Die starke Vermehrung erklärt sich aus der Notwendigkeit der energischen Größenzunahme des Skelettstücks. Da eine Vermehrung in dem großblasigen Knorpel mit verkalkter Grundsubstanz und in dem eines Längenwachstums nicht fähigen enchondralen Knochen nicht möglich ist, so fällt eine große Strecke des Skelettstücks für die Verlängerung aus. Es kann also nur proximal und distal von dem Verknöcherungspunkt in die Länge wachsen. Deshalb müssen sich an diesen Stellen die Knorpelzellen besonders reichlich teilen, und zwar, da es sich in erster Linie um eine Streckung des Skelettstücks handelt, müssen sich die Zellen quer zu dessen Längsrichtung teilen. So ergibt sich die Reihenstellung der Knorpelzellen beiderseits von der Ossifikationszone. Final hat diese Anordnung also ihren Grund in der Notwendigkeit des Längenwachstums; mechanisch erklärt SCHAFFER sie richtig als „eine einfache Folge des“ (durch die perichondrale Knochenschale) „in der Querrichtung behinderten expansiven Wachstums des Knorpels, auf Grund dessen sich seine Zellen nur mehr in Ebenen senkrecht zur Längsrichtung teilen können“.

Die Vergrößerung der Knorpelkapseln ist zurückzuführen auf die Notwendigkeit von größeren Hohlräumen, die das Bindegewebe der Periostknospe nach Eröffnung der Kapseln vorfinden muß, um Platz für die Anlagerung von Knochensubstanz zu haben.

So sind die vorbereitenden Veränderungen, die die Zellen betreffen, wohl als zweckmäßig zu verstehen. Aber auch die Umbildung der Zwischensubstanz ist uns nicht unverständlich.

Durch die Vergrößerung der Knorpelzellen wird die Zwischensubstanz auf dünne, gezackte Längssäulen zwischen den Zellreihen beschränkt. Diese feinen Bälkchen genügen selbst im Verein mit der zarten perichondralen Knochenhülle nicht, um dem Skelettstück die notwendige Festigkeit zu verleihen. Und das ist meiner Meinung nach der Grund dafür, daß die Zwischensubstanz des Knorpels in diesen Zonen verkalkt. Die härtere, kalkhaltige Knorpelsubstanz kann auch in Gestalt derartiger dünner Stäbe dem Stück die verlangte Stabilität verleihen.

Diese gezackten Knorpelreste geben im primordialen Markraum den Osteoblasten Gelegenheit zur Anlagerung und Bildung von Knochensubstanz. Auch den anfangs sehr zarten Knochenbälkchen wird durch Einlagerung der verkalkten Knorpelmasse größere Widerstandsfähigkeit gegeben.

Leicht verständlich ist weiterhin, daß bei Schaffung einer Markhöhle durch Resorption des enchondral gelieferten Knochens und sogar in späteren Stadien durch Auffressen der perichondralen Knochenschale von innen heraus das Skelettstück besonders schwach würde, wenn nicht, wie auch SCHAFFER schreibt, „diese Schwächung der knöchernen Wandung durch Apposition von außen überkompensiert“ würde. Nur ein „Überkompensieren“ kann ich nicht annehmen; ich meine, es wird nur so viel Knochensubstanz angelagert, als gerade notwendig ist.

Zum Schluß die Bedeutung der Epiphysenlinien. Solange der Knochen noch in die Länge wachsen muß, darf er noch nicht aus einem Gusse sein. Denn in diesem Falle könnte eine Längenzunahme allein an den Knorpelenden erfolgen. Hier ist aber perichondrale Knochenauflage unmöglich, da die Gelenkenden knorplig bleiben müssen. Enchondralen Knochen kann dieses Ende auch nicht oder nur in sehr geringem Grade liefern, da der Gelenkknorpel schon durch seine Funktion einseitig spezialisiert ist und höchstens auf der dem Gelenkspalt abgewandten Fläche in beschränktem Maße die Prozesse der Verknöcherung durchlaufen könnte; der geforderten gewaltigen Längenzunahme genügte dieses Wachstum gewiß nicht. Deshalb müssen Knorpelquerscheiben, die dieser Forderung nachkommen können, in den langen Knochen bis zum vollendeten Wachstum erhalten bleiben. An diesen ist an je zwei Seiten, nach der Diaphyse wie nach der Epiphyse hin, die Möglichkeit der enchondralen Verknöcherung gegeben. Das sind die Epiphysenfugen.

Meines Erachtens lassen sich die Vorgänge der Ossifikation auf diese Weise recht gut erklären: Damit das Skelettstück in jeder Phase der Verknöcherung die geforderte Festigkeit besitzt, muß vor dem Einsetzen des enchondralen Prozesses ein perichondral entstehender Knochenring um das Skelettstück herumgelegt werden, muß auch die rarefizierte Knorpelsubstanz am Verkalkungspunkt verkalken, bevor die Knorpelhöhlen eröffnet werden. Um dann weiter das Längenwachstum nicht aufzuhalten, müssen sich die Knorpelzellen in der Vorbereitungszone besonders lebhaft teilen und müssen später noch Epiphysenlinien erhalten bleiben.

Ich habe mich im vorstehenden auf die klassische Schilderung der Knochenentwicklung beschränkt, ebenso auf das gewöhnlich zur Darstellung herangezogene Beispiel des menschlichen Röhrenknochens, da ich nur einen neuen Gedanken in die Beschreibung einführen wollte. Ich habe daher keine Veranlassung, auf die ausgedehnte Literatur hinzuweisen. Auch vergleichend-entwicklungsgeschichtliche Exkurse liegen mir fern, wenn ich auch sicher bin, daß die bei anderen Wirbeltierklassen erhobenen abweichenden Befunde unter demselben funktionellen Gesichtspunkt behandelt werden können, und daß eine diesbezügliche Durcharbeitung der in der Literatur niedergelegten Befunde ein lohnendes Unternehmen sein würde.

Ich halte diese Art der Darstellung mit Hervorhebung der physiologischen Bedeutung der Vorgänge für vorteilhaft, weil sie dem Studierenden einen Einblick in die Notwendigkeit genetischer Prozesse gewährt. Er hat diese nicht mechanisch auswendig zu lernen, sondern kann sie sich selbst aus den Anforderungen, die an das Gebilde während der Entwicklung gestellt werden, herleiten.

Nachdruck verboten.

### **Zur Frage der Umschaltung der parasymphatischen Vagusanteile im Ggl. nodosum und Ggl. jugulare.**

Selbstbericht über eine der medizinischen Fakultät Heidelberg eingereichte Dissertation.

VON MARTHA NORDKEMPER, Bremen.

Aus dem Anatomischen Institut Heidelberg.

L. R. MÜLLER machte vor einigen Jahren den Versuch, den N. vagus und seine beiden Ganglien mit histologischen Methoden genauer zu untersuchen. Mit der BIELSCHOWSKY-Färbung stellte er

fest, daß beide Ganglien Spinalganglien sind; aber im Ggl. jugulare fand er außer den Spinalganglienzellen multipolare Zellen, Zellen, die kleine Fortsätze nach allen Seiten hin ausstrecken, die aber intrakapsulär liegen. MÜLLER hält diese Zellen für sympathische Elemente und sieht in ihnen die Umschaltungsstelle für die parasympathischen Vagusanteile. Im Ggl. jugulare sollen die postganglionären Fasern des N. vagus für die inneren Organe entspringen. Da in Spinalganglien schon früher mehrfach multipolare Zellen gefunden worden sind, erscheint dieser Schluß nicht völlig zwingend.

Ich untersuchte die Vagusganglien der Katze, um zu sehen, ob das Ggl. jugulare allgemein multipolare Zellen enthält.

Mit einer kombinierten Silbernitratfärbemethode nach BIELSCHOWSKY-O. SCHULTZE gelang es mir, die Zellen mit ihren Fortsätzen darzustellen. Zum Vergleich untersuchte ich außerdem das Ggl. cervicale sup. des Grenzstranges. Diese drei Nervenknoten liegen bei der Katze dicht zusammen, und da es mir oft gelang, das Ggl. nodosum und Ggl. cerv. sup. in einem Schnitte nebeneinander zu haben, trat der Unterschied besonders deutlich hervor. Während beim Ggl. cervic. sup. im mikroskopischen Bilde das dichte Fasergerüst auffällt, in dem die multipolaren Zellen unregelmäßig verstreut liegen, fallen bei den Vagusganglien die großen Zellen auf, die reihenartig angeordnet sind. Alle Zellen des Sympathikusganglions sind multipolar. Ganz anders sehen die Zellen des Ggl. nodosum und Ggl. jugulare aus, die dem Typus der Spinalganglienzellen angehören. Ich fand die charakteristischen Zellen, wie sie von DOGIEL, RAMON y CAJAL und LEVI beschrieben worden sind. Die überwiegende Mehrzahl sind ovale, birnförmige oder pilzförmige Zellen von variabler Größe mit einem dicken Fortsatz, dem Achsenzylinder, der korkzieherartig gewunden ist und mehr oder weniger geschlängelt verläuft. Die Windungen liegen gewöhnlich eng aneinander innerhalb der Kapsel einer Seite der Zelle an, die hier in der Regel etwas abgeplattet ist.

Auch große Zellen ohne knäuelartigen Fortsatz, wie CAJAL und STÖHR sie im Vagusganglion des Menschen sahen, fand ich im Ggl. nodosum der Katze.

Sehr häufig sah ich sowohl im Ggl. nodosum wie im Ggl. jugulare Zellen, von deren Zellkörper zwei bis vier Protoplasmafortsätze ausgehen, die sich zu einem Fortsatz vereinen, die CAJAL als *Celulas fenestradas* bezeichnet.

Einen Unterschied zwischen dem Ggl. nodosum und Ggl. jugulare fand ich nicht. Ich sah niemals die multipolaren Zellen, wie MÜLLER sie im Ggl. jugulare des Menschen beschreibt, ich fand nur unipolare Zellen. Die sympathische Zelle und ihre Umgebung hat ein vollkommen anderes Aussehen im Vergleich mit der Spinalganglienzelle, so daß man, selbst wenn nur der Zellkörper ohne Fortsätze getroffen ist, mit einiger Sicherheit die beiden voneinander unterscheiden kann.

Aus meinem Befund glaube ich den Schluß ziehen zu dürfen, daß bei der Katze weder das Ggl. nodosum noch das Ggl. jugulare eine Umschaltungsstelle für die parasympathischen Fasern des N. vagus ist, denn selbst wenn sie ganz vereinzelt sympathische Zellen enthalten sollten, die in meinen Schnitten zufällig nicht enthalten wären, so kämen doch diese wegen ihrer geringen Zahl als wesentliche Unterbrechungsstation nicht in Betracht. Die Vagusfasern ziehen als präganglionäre Fasern durch beide Ganglien oder an ihnen vorbei und finden erst im weiteren Verlauf ihre Unterbrechung. Wo der Ort der Unterbrechung ist, bleibt noch zu untersuchen, er scheint bei verschiedenen Tieren verschieden zu sein.

So fanden BIDDER und andere, daß beim Frosch die zum Herzen ziehenden Fasern in den Herzganglien unterbrochen werden, während MICHAILOW beim Hunde zu einem anderen Ergebnis kam; die Herzganglien bilden nicht die Umschaltungsstation. MARCHAND und andere glauben beim Menschen die Unterbrechungsstelle für die herzhemmenden Fasern in den sino-aurikulären Ganglienzellen gefunden zu haben, während L. R. MÜLLER sie in das Ggl. jugulare verlegt.

Die ganze Frage kann also keineswegs als geklärt betrachtet werden, wie es nach der Darstellung von L. R. MÜLLER scheinen möchte.

#### Literatur.

BIDDER, zit. n. MICHAILOW. — CAJAL, *Ergebn. d. Anat. u. Entw.* Bd. 16, 1906. — DOGIEL, *Bau d. Spinalganglien.* Jena 1908. — LEVI, G., *Gangli cerebrospinali.* Florenz 1908. — MICHAILOW, *Fol. neuro-biol.*, Bd. 5, 1911. — MÜLLER, L. R., *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* Bd. 101, 1911. — STÖHR, *Lehrb. d. Histologie*, 1915.

Nachdruck verboten.

**FRANKLIN PAINE MALL.**

Geboren am 28. September 1862, gestorben am 17. November 1917.

Von FRANZ KEIBEL, Königsberg i. Pr.

Mit einem Bildnis.

Am 17. November 1917 starb zu Baltimore, Maryland U. S. A. FRANKLIN PAINE MALL, Professor der Anatomie an der Johns Hopkins Universität. Mit ihm ist ein bedeutender Forscher und großer Organisator dahingegangen, um dessen vorzeitiges Dahinscheiden auch wir in Deutschland allen Grund haben zu trauern.

*F. P. Mall*

Die wissenschaftliche Entwicklung von MALL wurde wesentlich durch LUDWIG und HIS beeinflußt, in deren Laboratorien er in der Mitte der achtziger Jahre arbeitete. In Amerika wurde er 1886 Assistent für pathologische Anatomie (fellow in pathology) an der neubegründeten Johns Hopkins University, bei WELCH, auch einem Schüler LUDWIGS. Er arbeitete dort über Bindegewebe und entdeckte gewisse Varietäten von Bakterien, die Bindegewebe verdauten. Nach drei Jahren ging MALL von der Johns Hopkins University in Baltimore nach der Clark University und von dort nach der University of Chicago, aber schon 1893 kehrte er nach Baltimore zurück. Dort wurde 1893 „the Johns Hopkins medical school“ eröffnet, der er bis an sein Ende angehörte. Nur wenige haben in Deutschland einen Begriff davon, welcher tiefgehenden und heilsamen Einfluß diese

Medizinschule auf den medizinischen Unterricht und die medizinische Forschung in den vereinigten Staaten gehabt hat. Sie verdankt ihm neben WELCH zum großen Teil MALL, mit dessen Schülern zurzeit ein großer Teil der Anatomieprofessuren drüben besetzt ist. Mall war kein glänzender Redner, und er liebte es nicht, große Kollegs zu halten. Unübertrefflich aber war er als Lehrer im Laboratorium, wo es sich darum handelte, den wissenschaftlichen Sinn seiner Schüler zu wecken. Groß war er auch als Organisator. Das zeigte er bei der Einrichtung der Anatomie der Johns

Hopkins medical school und bei der Begründung des Department of Embryology der Carnegie Institution of Washington, deren erster Direktor er wurde. Ganz hervorragendes hat er dort in wenigen Jahren geleistet und man darf hoffen, daß auf dem Fundamente, das er gelegt, sich ein prächtiger Bau erheben wird.

Wie das diesen Zeilen angefügte Verzeichnis der Schriften MALL's zeigt, das ich nach einer Zusammenstellung seiner Schülerin, Prof. Dr. FLORENCE RENA SABIN gebe, war das Hauptarbeitsgebiet MALL's die menschliche Entwicklungsgeschichte und die Pathologie menschlicher Embryonen. Seine ersten Arbeiten betrafen die Branchialbogen und Spalten des Hühnchens und des Hundes. Gleichzeitig arbeitete er über die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes, und wie schon erwähnt, über das Bindegewebe. Ich hebe sonst noch hervor seine Arbeiten über die Entwicklung des menschlichen Darms, der Milz, der Leber, der Blutgefäße und des Herzens. Mit mir hat er ein Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen herausgegeben, das gleichzeitig als *Manual of Human Embryology* in englischer Sprache erschienen ist.

Folgt Verzeichnis der Schriften nach der Zusammenstellung von Prof. Dr. FLORENCE RENA SABIN in dem *Memorial services in Honor of FRANKLIN PAINE MALL* Johns Hopkins Hospital Bulletin. Vol. XXIX, No. 327, May 1918.

1. Entwicklung der Branchialbogen und Spalten des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1887.
2. Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Abhandl. d. math.-phys. Kl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1887, Bd. 14, S. 153—189.
3. The first branchial cleft in the chick. Johns Hopkins Univ. Circulars, 1888, Bd. 7, S. 38.
4. The branchial region of the dog. Ibid., S. 39.
5. Development of the Eustachian tube, middle ear, tympanic membrane, and meatus of the chick. Studies Biol. Lab., Johns Hopkins Univ., 1887—88, Bd. 4.
6. The branchial clefts of the dog, with special reference to the origin of the thymus gland. Ibid.
7. Reticulated and yellow elastic tissues. Anat. Anz. 1888, Bd. 3, S. 397—401.,
8. A study of the intestinal contraction. Johns Hopkins Hospital Reports 1889, Ba. 1, S. 37—75.
9. Healing of intestinal sutures. Ibid., S. 76—92.
10. Reversal of the intestine. Ibid., S. 93—110.
11. Die motorischen Nerven der Portalvene. Arch. f. Anat. u. Physiologie, 1890, Physiol. Abt., Suppl.-Bd., S. 57—58.
12. Development of the lesser peritoneal cavity in birds and mammals. Journ. of Morphology, 1891, Bd. 5, S. 165—179.
13. Das retikulierte Gewebe und seine Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Abhand. der math.-phys. Kl. d. k. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch., 1891, Bd. 17, S. 299—338.
14. A human embryo twenty-six days old. Journal of Morphology, Bd. 5, 1891, S. 459—480.
15. Methods of preserving human embryos. American Naturalist, 1891.
16. Der Einfluß des Systems der Vena portae auf die Verteilung des Blutes. Arch. f. Anat. u. Physiol., 1892, Physiol. Abt., S. 409—453.

17. The vessels and walls of the dogs stomach. Johns Hopkins Hospital Reports 1896, Vol. 1, S. 1—34.
18. A human embryo of the second. week. Anat. Anz., 1893, Bd. 8, S. 630—633.
19. Histogenesis of the retina in *Amblystoma* and *Necturus*. Journal of Morphology, 1893, Bd. 8, S. 415—432.
20. Early human embryos and the mode of their preservation. Johns Hopkins Hospital Bulletin, 1893, Bd. 4, S. 115—121.
21. Anatomical articles in the Supplement to the Reference Handbook of the Medical Sciences (coelom; human embryos, heart, thymus gland, thyroid gland, etc.), 1894.
22. What is biology? Chautauquan, 1894, Bd. 18, S. 411—414.
23. The preservation of anatomical material for dissection. Anat. Anz., 1896, Bd. 11, S. 769—775.
24. The contraction of the vena portae and its influence upon the circulation. Johns Hopkins Hospital Reports, 1896, Bd. 1.
25. Reticulated tissue and its relation to the connective tissue fibrils. *Ibid.*, S. 171—208.
26. The anatomical course and laboratory of the Johns Hopkins University. Johns Hopkins Hospital Bulletins, 1896, Bd. 7, S. 85—100.
27. Papers from the Anatomical Laboratory of the Johns Hopkins University (Editor), 1893—1896, Bd. 1.
28. Development of the human coelom. Journal of Morphology, 1897, Bd. 12, S. 395—453.
29. Über die Entwicklung des menschlichen Darmes und seine Lage bei Erwachsenen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1897, Suppl.-Bd., S. 403 bis 434.
30. Development of the ventral abdominal walls in man. Journal of Morphology, 1898, Bd. 14, S. 347—366.
31. Development of the human intestine and its position in the adult. Johns Hopkins Hospital Bulletin, 1898, Bd. 9, S. 197—208.
32. The lobule of the spleen. *Ibid.*, S. 218—219.
33. Development of the internal mammary and deep epigastric arteries in man. *Ibid.*, S. 232—235.
34. The value of embryological specimens. Maryland Medical Journal, 1898.
35. Book Review. „Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere“. Von Dr. med. Albert Oppel“. Science, N.S., 1898, Bd. 7.
36. Liberty in medical education. Philadelphia Medical Journal, 1899, Bd. 3.
37. Supplementary note on the development of the human intestine. Anat. Anz. 1899, Bd. 16, S. 492—495.
38. The architecture and blood-vessels of the dog's spleen. Zeitschr. f. Morph. u. Anthropologie, 1900, Bd. 2, S. 1—42.
39. Preface: Hand-Atlas of Human Anatomy, Spalteholz-Barker, Bd. 1, Lippincott, S. 1900—1903.
40. A contribution to the study of the pathology of early human embryos. From Contributions to the Science of Medicine dedicated by his pupils to William Henry Welch, Baltimore 1900.
41. Note on the basement membranes of the tubules of the kidney. Johns Hopkins Hospital Bulletin, 1901, Bd. 12, S. 133—135.
42. On the origin of the lymphatics in the liver. *Ibid.*, S. 146—148.
43. On the development of the human diaphragm. *Ibid.*, S. 158—171.
44. On the development of the connective tissues from the connective-tissue syncytium. American Journal of Anatomy, 1902, Bd. 1, S. 329—365.
45. Note on the collection of human embryos in the anatomical laboratory of the Johns Hopkins University. Johns Hopkins Hospital Bulletins, 1903, Bd. 14 S. 29—33.
46. On the circulation through the pulp of the dog's spleen. American Journ. of Anat., 1903, Bd. 2, S. 315—332.
47. On the transitory or artificial fissures of the human cerebrum. *Ibid.*, S. 333 bis 339.

48. Second contribution to the study of the pathology of human embryos. From contributions to Medical Research (Vaughan), 1903, S. 12—27.
49. Catalogue of the collection of human embryos in the anatomical laboratory of the Johns Hopkins University. Baltimore, 1904.
50. On the value of research in the medical school. Michigan Alumnus, 1904, Bd. 8, S. 395—397.
51. Eight anatomical articles in Reference Handbook of the Medical Science, New Edition (coelom, comperative; coelom human; heart; human embryos, normal; human embryos, pathological; spleen; thymus; thyroid), 1904.
52. On the development of the blood-vessels of the brain in the human embryos. American Journal of Anatomy, 1904, Bd. 4, S. 1—18.
53. Wilhelm His. Ibid., 1905, S. 139—161.
54. On the angle of the elbow. American Journ. of Anat., 1905, Bd. 4, S. 391 bis 404.
55. Anatomical material: Its Collection and its Preservation at the Johns Hopkins Anatomical Laboratory. Johns Hopkins Hospital Bulletin, 1905, Bd. 16, S. 38—42.
56. On the teaching of anatomy as illustrated by Professor Barker's Manual. Ibid., S. 29—32.
57. On some recent text-books of anatomy with special reference to the new American edition of Gray. Ibid., 1906, Bd. 17, S. 99—104.
58. A study of the structural unit of the liver. Amer. Journ. of Anat., 1906, Bd. 5, S. 227—308.
59. On ossification centers in human embryos less than 100 days old. Ibid., S. 433 bis 458.
60. On some points of importance to anatomists. Remarks by the president at the twenty-first meeting of the Association of American Anatomists. Science, January 25, 1907. Republished in Anat. Record, Bd. 1, Baltimore, 1907, S. 25—30.
61. The collection of human embryos at the Johns Hopkins University. Anat. Record, 1907, Bd. 1, S. 14—15.
62. Papers from the Anatomical Laboratory of the Johns Hopkins University, 1893—1906, Bd. 1—12 (Editor).
63. Book Review. „Review of Anatomy in America“, by Charles Russell Bardeen. Anat. Record, Bd. 1, Baltimore, 1906.
64. On measuring human embryos. Anat. Record, Bd. 1, Baltimore, 1907, S. 130—144.
65. Book Review. „Papers from the Anatomical Laboratory of St. Louis University“, by A. C. Eycleshymer. Bd. 1—3, 1904—06. Anat. Record. Bd. 1, Baltimore, 1907.
66. Book Review. „Contributions from the Anatomical Laboratory of Brown University“, Bd. 5, Providence, R. I., 1907. Anat. Record, Vol. 1, Baltimore, 1908.
67. Book Review. „On Vogt's translation of Leopolds A Very Young Ovum in Situ“. Anat. Record, Bd. 2, Philadelphia, 1908.
68. On the teaching of Anatomy. Anat. Record, Bd. 2, Philadelphia, 1908, S. 313—335.
69. Book Review. „On Bryce's Contribution to the Study of the Early Development and Embedding of the Human Ovum. Anat. Record, Philadelphia, 1908, S. 265—268.
70. A study of the causes underlying the origin of human monsters. (Third contribution to the study of the pathology of human embryos). Journal of Morphology, Bd. 19, Philadelphia, 1908, S. 1—367.
71. On several anatomical characters of the human brain, said to vary according to race and sex, with especial reference to the weight of the frontal lobe. Amer. Journ. Anat., 1909, B. 1, 9, S. 1—32. Republished in Atlanta University, Publication No. 20, 1916.

72. Book Review. „Die neue Anatomische Anstalt in München“. Von Dr. J. Rückert. *Anat. Record*, Bd. 4, Philadelphia, 1910.
73. A list of normal embryos which have been cut into serial sections. *Anat. Record*, Vol. 4, Philadelphia, 1910, S. 357—367.
74. Book Review. „Medical Education in the United States and Canada“. By Abraham Flexner. *Anat. Record*, Bd. 4, Philadelphia, 1910.
75. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Hrsg. von Franz Keibel und F. P. Mall. 2 Bd. Leipzig, 1910—11, S. Hirzel, S. 559 u. 1045.
76. *Manual of Human Embryology*. Edited by Keibel and Mall. 2. v., Lippincott, Philadelphia, 1910—1912.
77. Report upon the collection of human embryos at the Johns Hopkins University. *Anat. Record*. Bd. 5, Philadelphia, 1911, S. 343—357.
78. On the muscular architecture of the ventricles of the human heart. *Amer. Journ. Anat.*, Bd. 11, Philadelphia, 1911, S. 211—266.
79. On the development of the human heart. *Amer. Journ. Anat.*, Vol. 8, Philadelphia, 1912—13, S. 249—298.
80. Bifid apex of the human heart. *Anat. Record*, Bd. 6, Philadelphia, 1912, S. 167—172.
81. Aneurysm of the membranous septum projecting into the right atrium. *Anat. Record*, Bd. 6, Philadelphia, 1912, S. 291—298.
82. A plea for an institute of human embryology. *Journ. Amer. Med. Assoc.*, Bd. 60, S. 1509—1601, Chicago, 1913.
83. An ovarian pregnancy located in the Graafian follicle. *Surg., Gynec. and Obst.*, Bd. 17, S. 698—703, Chicago, 1913.
84. *Embryological Research. Year Book*, Nr. 12, of the Carnegie Institution of Washington. Washington, 1913.
85. Book Review. „University education in London“. *Science*, N. Y., and Lancaster, Pa., 1913, n. s., Bd. 38, S. 33—39.
86. On stages in the development of human embryos from 2 to 25 mm. long. *Anat. Anz.*, Jena, 1914, Bd. 46, S. 78—84.
87. *Annual Report of the Director of the Department of Embryology. Year Book*, Nr. 13, of the Carnegie Institution of Washington. Washington, 1914.
88. Scope and organization of the Department of Embryology. From „Scope and Organization of the Carnegie Institution of Washington“. (Printed privately.) Baltimore, 1914.
89. On the fate of the human embryo in tubal pregnancy. (Contributions to Embryology, Nr. 1.) Carnegie Institution of Washington, Pub. 221. Wash., 1914.
90. The cause of tubal pregnancy and the fate of the enclosed ovum. *Surg., Gynec. & Obst.*, Chicago, 1915, Bd. 31, S. 289—298.
91. Development of the heart. *Ref. Handb. Med. Sc.*, N. Y., 3 d ed., Bd. 5, S. 58—65, 1915.
92. *Annual Report of the Direktor of the Department of Embryology. Year Book*, Nr. 14, of the Carnegie Institution of Washington. Washington, 1915.
93. The human magma reticule in normal and in pathological development. (Contributions to Embryology, Nr. 10.) Carnegie Institution of Washington Pub. No. 224. Washington, 1916.
94. On the study of racial embryology, Dept. of Embryology. pamphlet. (Printed privately.) Baltimore, 1916.
95. *Annual Report of the Director of the Department of Embryology. Year Book*, Nr. 15, of the Carnegie Institution of Washington. Washington, 1916.
96. The embryological collection of the Carnegie Institution. Circular Nr. 18. (Printed privately.) Baltimore, 1916.
97. Cyclopia in the human embryo. (Contributions to Embryology, Nr. 15.) Carnegie Institution of Washington, Pub. Nr. 226. Washington, 1917.

98. Organization and Scope of the Departement of Embryology. Circular Nr. 19. (Printed Privately.) Baltimore, 1917.
99. Note on abortions with letters from the Health Commissioner of Baltimore and from the chief of the Bureau of Vital Statistics of Maryland regarding registration and shipment of embryos to the Carnegie Laboratory of Embryology at the J. H. M. S. Circular 20 (printed privately.) Baltimore, 1917.
100. On the frequency of localized anomalies in human embryos and infants at birth. Amer. Journ. Anat. 1917, Vol. 22, S. 49—72.
101. Annual Report of the Director of the Departement of Embryology. Year Book No. 16 of the Carnegie Institution of Washington. Washington, 1918.
102. On the age of human embryos. Amer. Journ. Anat., 1918, Bd. 23, S. 397 bis 422.
104. With Dr. A. W. Meyer. (In preparation.) A survey of and studies on pathological ova in the Carnegie Embryological Collection. To be published in „Contributions to Embryology“.
105. With Dr. J. W. Williams. (In preparation.) Implantation of the human ovum. To be published in „Contributions to Embryology“.

### Bücherbesprechungen.

**Peter, Karl.** Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. Berlin 1920, Julius Springer. 323 S., 55 Abb. Preis geh. 30 M, geb. 36 M + Zuschläge.

Das Buch, das PETER OSKAR HERTWIG zu seinem 70. Geburtstage widmet, zerfällt in drei Hauptteile. Im ersten werden die Grundgedanken im allgemeinen behandelt, im zweiten die Zweckmäßigkeit in der Embryologie erörtert und im dritten die Zweckmäßigkeit in einigen der Embryologie verwandten Gebieten aufgezeigt. Die Grundgedanken sind folgende: PETER will mit seinem Buch neben den bisher bestehenden anerkannten Betrachtungsweisen entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge, nämlich der phylogenetischen und der kausalen, einer dritten Betrachtungsweise zu allgemeiner Geltung verhelfen. Diese nennt er die finale. In näherem Eingehen würdigt PETER die Berechtigung der phylogenetischen und kausalen Betrachtungsweise. Allerdings wirft er der stammesgeschichtlichen Untersuchungsmethode eine Einseitigkeit in der Auffassung embryonaler Organe und Vorgänge vor. Er meint, daß die Erklärung der Herkunft eines Organes zugleich als eine voll genügende Erklärung für seine Existenz angesehen worden sei. Damit befindet er sich im Irrtum, denn die vergleichende Anatomie hat sich vielfach bemüht, die Formzustände der Organismen zu erklären aus den Umständen, unter denen sie leben, und aus der Art, in welcher die Organe funktionieren. Die kausale, von ROUX begründete Betrachtungsweise charakterisiert PETER mit E. SCHULTZ dahin, daß sie sich bemüht, organisches Geschehen in Chemie und Physik aufzulösen. Das Arbeitsgebiet der Entwicklungsmechanik seien ihrer ganzen Aufgabe nach zunächst nur die ersten Entwicklungsstadien. An die Genese der Organe konnte sich die Entwicklungsmechanik noch nicht recht heranwagen, da es hier unmöglich war, die letzten Kräfte zu ergründen. PETER betont, daß die phylogenetische und kausale Betrachtungsweise in einem gewissen Gegensatz zueinander gestanden haben, aber nicht auf Grund besonderer Reibungsflächen, da ja die Untersuchungsobjekte im allgemeinen recht verschieden waren. Es sei kein rechter Grund vorhanden gewesen, daß sich

die beiden Richtungen in allgemeiner Abneigung gegenüberstanden, sich wenig oder gar nicht beachtetten und sich gelegentlich auch feindlich zueinander stellten. Richtig sei es, daß die beiden Forschungsmethoden zusammenarbeiten, um vereint ein embryonales Gebilde zu erklären. Bei der Erforschung der am meisten unklaren embryonalen Organe erklärt die phylogenetische Betrachtungsweise die Herkunft, die kausale die Art des Entstehens dieser Gebilde. Sie beantworten also die Fragen: woher und wodurch, PETER fügt nun noch hinzu die Frage nach dem Wozu. Er will Auskunft darüber erhalten, „weshalb sich das betreffende Organ bei Embryonen gerade dieser Art bis zu einem bestimmten Grade entwickelt, zu welchem Zwecke sich ein Organ, das später vielleicht wieder vollständig zugrunde geht, bei dem Embryo anlegt und bis zu einer gewissen Höhe ausbildet“. PETER glaubt nicht, daß allein die Kraft der Vererbung dafür verantwortlich gemacht werden muß, wenn ein Organ embryonal sich anlegt und später wieder verschwindet. Er kann sich die Existenz dieser Gebilde nur dadurch erklären, daß sie eine funktionelle Bedeutung haben, daß sie irgendeinen Zweck haben oder daß sie zweckmäßig sind. Angeblich hat die ganze Embryologie so unter dem Banne der Abstammungslehre gestanden, daß sie mit der Erklärung der Herkunft eines Organes seine Existenz völlig begründet zu haben glaubte. Die Frage nach dem Zweck embryonaler Bildungen sei aber doch nicht überflüssig. Die biologische Bedeutung der embryonalen Organe stehe keineswegs im Gegensatz zu der Erörterung ihrer Herkunft und ihres phylogenetischen Wertes. „Alle drei Fragen können völlig unabhängig voneinander gestellt werden und erst die Beantwortung von allen dreien liefert uns eine vollständige Erklärung für das Dasein embryonaler Bildungen, indem sie ihre phylogenetische Herkunft, die Kräfte, denen sie ihre Entstehung verdanken, und ihre physiologische Bedeutung aufdeckt.“ Alle drei Forschungsrichtungen sind untereinander gleichberechtigt. Die finale Betrachtungsweise soll sich auf die gesamte Entwicklungsgeschichte in allen ihren Teilen, auf sämtliche embryonalen Organe und Vorgänge erstrecken. PETER glaubt mit HENSEN an die Allgegenwart der Zweckmäßigkeit in dem Sinne, daß alle Teile des tierischen Körpers eine biologische oder physiologische Bedeutung besitzen, daß sie einer Funktion gemäß gebaut sind. Er hält es für ausgeschlossen, daß überhaupt in der Natur unzweckmäßige oder schädliche Organe und Eigenschaften vorhanden sind, sich erhalten oder gar weiter ausbilden können. Eine bestimmt gerichtete Entwicklung, eine Zielstrebigkeit in der Organismenwelt vermag PETER nicht anzunehmen. Er bestreitet (S. 282) eine Entwicklung aus inneren Ursachen heraus und will die Weiterbildung nur auf Grund von Veränderungen in der Umwelt geschehen lassen. Das Experiment soll bei der Beantwortung der finalen Frage zurücktreten und die Entscheidung in erster Linie durch die Beobachtung in der Natur sich ergeben.

Bereits im ersten Abschnitt sucht PETER durch eine Reihe von Beispielen seine Ansichten zu erläutern und zu begründen. Noch mehr geschieht dies im zweiten Hauptteil des Buches, dessen sehr reicher Inhalt auf eine große Zahl von Unterabschnitten sich verteilt.

Im dritten Hauptteil werden in besonderen Kapiteln nach dem Gesichtspunkt der Zweckmäßigkeit besprochen die Erscheinungen der Regeneration, der Vererbung und der Variabilität, das bicgenetische Grundgesetz und endlich eine Anzahl von geweblichen Strukturen (Stützgewebe, Epithelgewebe, Blutgefäße).

Ein sehr umfangreiches Material aus den verschiedensten Gebieten der Biologie der Wirbeltiere und der Wirbellosen ist von PETER herangezogen, um seinen Standpunkt zu stützen. Aber er gibt selbst zu, daß der Nachweis der Zweckmäßigkeit bei manchen Gebilden vorläufig nicht gelingt. Es ist unmöglich, hier einen Überblick zu geben über die vielen Fragen, zu denen PETER in seinem Buche Stellung nimmt. Nur auf einige Punkte sei hier noch hingewiesen. Dem Funktionswechsel schreibt PETER keine besondere Bedeutung bei der Ausbildung von Organen zu. Es sollen also neue Organe entstehen, ohne an andere anzuknüpfen, so z. B. die Stirndrüse der Froschlarven mit der Aufgabe, die Eihaut zu erweichen. Die ersten Anfänge einer solchen Bildung sind nicht verständlich.

Dem biogenetischen Grundgesetz stimmt PETER in längeren Ausführungen zu. Wichtig und beherzigenswert ist folgende Mahnung (S. 292): „Nie soll man bei den Versuchen der Aufstellung von Stammbäumen die Embryologie allein zu Rate ziehen. Nur im Verein mit der vergleichenden Anatomie und der Paläontologie werden gesicherte Ergebnisse erzielt werden können.“

Eine finale Betrachtungsweise, freilich nicht in dem ausschließlichen Sinne von PETER, liegt dem vergleichenden Anatomen durchaus nicht fern. Ich brauche nur an die vergleichende Gewebelehre von MAURER zu erinnern, deren Heranziehung bei der funktionellen Betrachtung der Gewebe nahegelegen hätte. — PETERS Ausführungen werden manchen Leser nicht völlig befriedigen oder gar überzeugen. Seine Anschauungen werden teilweise volle Zustimmung finden, teilweise aber auch lebhaften Widerspruch hervorrufen. Unter allen Umständen bringen sie vielfältige Anregung und dadurch einen Fortschritt in der Wissenschaft.

**v. Recklinghausen, Heinrich.** Gliedermechanik und Lähmungsprothesen. In zwei Bänden, 230 Abbildungen. 631 S. Berlin, Julius Springer, 1920. Preis geh. 128 M. — Band I. Physiologische Hälfte. Studien über Gliedermechanik, insbesondere der Hand und der Finger. — Band II. Klinisch-technische Hälfte. Die schlaffen Lähmungen von Hand und Fuß und die Lähmungsprothesen.

Von den beiden Bänden des gründlich durchdachten, sehr inhaltreichen Werkes von HEINRICH VON RECKLINGHAUSEN wird vor allem der erste das Interesse des Anatomen erregen. Er beginnt mit einer ausführlichen Darstellung der allgemeinen Gliedermechanik des Gesunden und bringt weiter im speziellen Teil eine Darstellung der Mechanik der Hand und der Finger sowie Studien zur Mechanik des Fußes beim Gang. Das vorzüglich ausgestattete Buch enthält eine große Zahl guter Abbildungen, von denen die meisten sich im II. Band befinden. Außerdem sind ihm zahlreiche Tabellen beigegeben. Durch eine kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse am Schlusse jedes Bandes wird die Übersicht über den Inhalt sehr erleichtert.

**Virchow, Hans.** Die menschlichen Skelettreste aus dem Kämpfeschen Bruch im Trawertin von Ehringsdorf bei Weimar. Jena, Gustav Fischer, 1920. Großquart. 141 S., 42 Abb., 8 Taf. Preis geh. M. 100,—.

Der hohen wissenschaftlichen Bedeutung der Ehringsdorfer Funde von 1914 entspricht die außerordentliche Sorgfalt und Genauigkeit, die HANS VIRCHOW auf ihre Schilderung und Bearbeitung verwandte, sowie die hervorragende Aus-

stattung, die der Verlag der Wiedergabe des Textes und der Abbildungen, worunter sich eine große Anzahl besonders schöner Tafeln befindet, hat zuteil werden lassen. So ist ein Werk von grundlegender Bedeutung in würdigster Form entstanden.

Gegenstand der Untersuchung ist ein Unterkiefer eines Erwachsenen und verschiedene Skelettreste eines etwa 10 jährigen Kindes, von denen der Unterkiefer besondere Beachtung gefunden hat. Die Darstellung zerfällt nach einer längeren Einleitung in zwei Hauptteile, die Besprechung der beiden Kiefer und die Schilderung der Zähne. Befunde bei rezenten Menschen verschiedener Rassen, bei diluvialen Menschenresten und Anthropoiden werden in weitestem Umfange zum Vergleich herangezogen. Aus den Schlußbetrachtungen sei hier nur hervorgehoben, daß HANS VIRCHOW die Ehringsdorfer Funde dem Formenkreis des *Homo Neanderthaliensis* anschließt, und zwar nicht als eigene Spezies. Mit längeren Ausführungen begründet er die Unmöglichkeit, aus den vorliegenden Skelettresten mit Sicherheit zu bestimmen, ob sie einer besonderen Rasse oder Unterrasse oder einem lokalen Typus angehören.

**Wallisch, Wilhelm.** Leitfaden der zahnärztlichen Metallarbeit. 2. Auflage. Leipzig 1920, Arthur Felix. 104 S., 89 Abb. Preis geh. M. 7,—, geb. M. 10,—

Entsprechend der Bezeichnung als Leitfaden wird in dem Büchlein von WALLISCH eine knappgefaßte, praktische Anleitung gegeben ohne näheres Eingehen auf Literatur und wissenschaftliche Fragen. Die vorliegende zweite Auflage ist nach dem neuesten Stand der Technik ergänzt und wird mit ihren zahlreichen klaren Abbildungen dem Praktiker gute Dienste leisten.

## Wiedersheim-Spende.

Eine Anzahl früherer Schüler des Freiburger Anatomen WIEDERSHEIM haben sich zu einem Ausschusse zusammengetan, der soeben in der Tages- und teilweise med. Fachpresse einen Aufruf erläßt zur Sammlung einer Spende, um die Inneneinrichtung des nun beginnenden Neubaus der durch den Fliegerangriff zerstörten Freiburger Anatomie zu vervollständigen. — Konto WIEDERSHEIM-Spende, Süddeutsche Diskonto-Bank, Freiburg, Postscheck Nr. 797, Karlsruhe.

---

INHALT. Aufsätze. W. J. Schmidt, Zur Frage nach der Entstehung der Farbzellvereinigungen. Mit 6 Abbildungen. S. 481—494. — Karl Peter, Die Darstellung der Entwicklung der Knochen. S. 494—501. — Martha Nordkemper, Zur Frage der Umschaltung der parasymphathischen Vagusanteile im Ggl. nodosum und Ggl. jugulare. S. 501—503. — Franz Keibel, FRANKLIN PAINE MALL. Mit einem Bildnis. S. 504—509. — Bücherbesprechungen. PETER, KARL, S. 509—511. — v. RECKLINGHAUSEN, HEINRICH, S. 511. — VIRCHOW, HANS, S. 511—512. — WALLISCH, WILHELM, S. 512. — Wiedersheim-Spende, S. 512. — Literatur, S. 17—32.

---

Abgeschlossen am 12. Januar 1921.

# 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.

---

53. Bd.

✻ 10. Februar 1921. ✻

No. 22.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

**Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage<sup>1)</sup>.**

VON DR. HANS STEINER, Zürich.

Mit 14 Abbildungen.

In all den zahlreichen Versuchen, die pentadactyle Extremität der höheren Wirbeltiere von der flossenartigen Extremität der niederen Vertebraten abzuleiten, ist stets die Frage nach dem ursprünglichen Bau der fünfstrahligen Gliedmaße eine der wichtigsten gewesen. Sie wurde gestellt in der richtigen Erkenntnis, daß es erst nach ihrer Lösung möglich sein wird, sowohl die Formabänderungen zu erklären, welche die Extremität der Tetrapoden, das Chiropterygium, erfahren hat, als auch die weit wichtigere Anknüpfung nach unten an das Ichthiopterygium der Tetrapterygier zu finden. Alle Diskussionen, die das Für oder Wider dieser Frage klarlegen wollen und unter welchen bloß an die Archipterygiumtheorie GEGENBAURS und an die Seitenfaltentheorie TACHER-MIVART-BALFOURS erinnert werden soll, gelangten nur bis zu einer gewissen Grenze. Über diese hinaus irgend etwas Positives zu sagen ist nicht möglich, solange sich die Ausgangsform, der Atavus, der pentadactylen Extremität unserer Kenntnis entzieht.

1) Die vorliegende Arbeit wurde als Beitrag für die Festschrift zu Ehren des 70. Geburtstages von Herrn Prof. Dr. OTTO STOLL in Zürich eingereicht.

Den einfachsten Extremitätenbau unter allen Tetrapoden weisen die Amphibien, d. h. speziell die Urodelen, auf. Wenn an die Mittelstellung gedacht wird, welche sie auch bezüglich ihrer übrigen Organisation zwischen Tetrapterygiern und Tetrapoden einnehmen, so ist es leicht verständlich, daß sie von jeher in den Mittelpunkt der uns hier interessierenden Frage gestellt wurden. So hat z. B. GEGENBAUR sein Schema der pentadactylen Extremität eines Wirbeltieres, das bis heute in allen Lehrbüchern zu Recht besteht, nach dem Organisationsplan der Urodellgliedmaße entworfen. Und seitdem ebenfalls GEGENBAUR, 1864, erstmals durch seine eingehenden Untersuchungen über den Carpus und Tarsus der Wirbeltiere die Extremitätenfrage aufrollte, ist immer wieder die Extremität der Urodelen als Ausgangspunkt für sämtliche Anknüpfungsversuche zwischen Ichthiopterygium und Chiropterygium gewählt worden. Sie weicht aber sowohl in ihrer Entwicklung als auch in ihrer endgültigen Formgestaltung von den übrigen Tetrapoden durch mehrere Merkmale sehr stark ab. Es ist nun aber von vornherein nicht zu entscheiden, ob wirklich in diesen Merkmalen primitive und ursprüngliche Eigenschaften der Extremität sämtlicher Tetrapoden-Wirbeltiere vorliegen, und welche Bedeutung ihnen für die Beantwortung der ganzen Extremitätenfrage zukommt. Die hier vorliegende kleine Untersuchung über Hand und Fuß der Amphibien möchte nun zur Aufklärung dieser enger begrenzten Fragen einiges beitragen, in der Hoffnung, damit auch das größere und weitergestellte Problem des Ursprunges der pentadactylen Wirbeltierextremität einer Lösung näher zu bringen.

Die auffälligste Tatsache im Bau der Amphibienextremität ist die, daß die Vorderextremität nur vier Finger besitzt, während der Fuß deren fünf aufweist. Damit ergeben sich schon alle Fragestellungen, welche uns hier beschäftigen sollen: Welches ist der ursprünglichere Typus, der vierfingerige oder der fünffingerige? Und wenn Hand und Fuß miteinander verglichen werden, welche ihrer Strahlen entsprechen einander? Weil der pentadactyle Extremitätentypus der weitaus größten Anzahl der Tetrapoden eigen ist, schenkte man diesen Fragen anfänglich keine große Beachtung und nahm ohne weiteres an, daß der vierfingerigen Hand der Amphibien ein Finger fehle. Erst im Anschluß an die Frage nach der primären Poly- oder Oligodactylie des Atavus der Tetrapoden sind sie derart aktuell geworden, daß ihre sichere Beantwortung mit zu den Vorbedingungen zur Lösung des ganzen Extremitätenproblems gehört. Ihre Beant-

wortung ist auch öfters versucht worden und hat in jeder Richtung Verfechter in bejahendem Sinne gefunden. Es erübrigt sich, hier eine Literaturübersicht zu geben, wenn auf die sehr eingehende Erörterung aller verfochtenen Ansichten hingewiesen wird, die BRAUS, 1906, in HERTWIGS Handbuch der vergleichenden Entwicklungslehre der Wirbeltiere gegeben hat. Ich möchte lediglich die hauptsächlich vertretenen Ansichten namhaft machen, um zu zeigen, wie schroff die Meinungen sich gegenüberstehen. Die Mehrzahl der Autoren seit CUVIER (GEGENBAUR, MEHNERT, GADOW, FÜRBRINGER, ROSENBERG, EMERY u. v. a. m.) tritt für die Ursprünglichkeit der Fünzfzahl der Finger ein. BRAUS, 1906, sagt: „es ist kaum zweifelhaft, daß die vierfingerige Form auf nachträglicher Reduktion beruht.“ Nicht minder bestimmt sprechen sich aber diejenigen, welche für die Primitivität der vierstrahligen Amphibienhand eintreten (GOETTE, STRASSER, ZWICK, SHITKOW, RABL, ABEL, TSCHERNOFF u. a. m.), dahin aus, daß die einfacher gebauten Extremitäten „den reicher gegliederten phyletisch vorausgingen“ (GOETTE, 1879) und „daß der pentadaktylen Extremität eine oligodaktyle vorausgegangen sei“ (RABL, 1901). Indem die ontogenetische Entwicklung von Hand und Fuß miteinander verglichen wird, ist es für die Vertreter der letzteren Anschauung kaum zweifelhaft, daß in der Hand der fünfte Finger fehlt, d. h. noch nicht zur Entwicklung gelangt ist. (Bloß ABEL vertritt, 1912, die Ansicht, daß der Daumen eine Neuerwerbung darstelle.) Für die Anhänger der anderen Richtung erhebt sich dagegen noch die Frage, welcher Strahl der Reduktion anheimfiel. Vor allem ist es GEGENBAUR, wohl beeinflusst von den älteren Anschauungen CUVIERS und DUGÈS, gewesen, der 1864 und 1898 den Standpunkt vertrat, daß der erste Finger reduziert worden ist, weil in der Hand der Anuren noch ein Rudiment des Pollex sich erhalten habe. Die Mehrzahl der Autoren nimmt dagegen an, es fehle der fünfte Finger in der Hand der Amphibien, wobei der sog. Daumen der Anuren als „Präpollex“ bezeichnet wird (siehe speziell EMERY).

Es ist somit durch diese einander direkt widersprechenden Folgerungen die Entscheidung der Extremitätenfrage kaum gefördert worden. Daher scheint es mir von Wichtigkeit zu sein, ganz unabhängig von den weiteren Fragen des Extremitätenproblems selbst, einfach nur für den engbegrenzten Kreis der Amphibien die zwei Fragen zu beantworten: Welches ist die ursprünglichere Form, die vierfingerige Hand oder der fünfzehige Fuß? und: Welcher Fingerstrahl trug entweder zur Bereicherung bei oder wurde reduziert?

Das Schema, auf welches jede Extremität eines Tetrapoden bezogen werden kann, läßt sich kurz folgendermaßen charakterisieren: Es zerfällt in drei Hauptabschnitte: Stylopodium (Oberarm oder Oberschenkel), Zeugopodium (Unterarm oder Unterschenkel) und Autopodium (Hand oder Fuß). Uns interessiert hier nur der letzte Abschnitt, das Autopodium. Es kann ebenfalls in drei Teile zerlegt werden: in das Basipodium (Carpus oder Tarsus), das Metapodium (Metacarpus oder Metatarsus) und endlich das Akropodium (Phalangen). Der Aufbau dieser Teile selbst ist folgender: Im Basipodium lassen sich in proximo-distaler Richtung drei Reihen von selbständigen Elementen unterscheiden. Die proximalste Reihe, welche an das Zeugopodium anschließt, besteht aus drei Elementen, dem Radiale s. Tibiale, dem Intermedium und dem Ulnare s. Fibulare. Ein

oder mehrere Centralia bilden die mittlere Reihe, und die distale Reihe setzt sich aus den Carpalia oder Tarsalia zusammen, je eines für jeden Fingerstrahl. Das Metapodium enthält die Metacarpalia s. Metatarsalia, für jeden Fingerstrahl wiederum je eines. Eine für jeden Finger wechselnde Zahl von Phalangen bildet endlich das Akropodium.

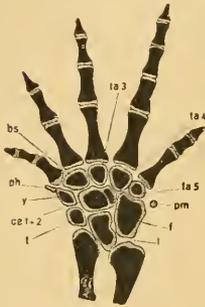


Abb. 1.

Abb. 1. Fuß von *Amblystoma opacum*.

S. A. = 6,2 cm. Vergr. 3,4 fach.

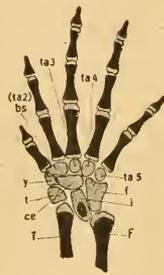


Abb. 2.

Abb. 2. Fuß von *Desmognathus fuscus*.

S. A. = 5,2 cm. Vergr. 4,2 fach.

Alle diese Elemente können leicht im Fuße irgendwelcher Urodelenart mit gut entwickelten Gliedmaßen festgestellt werden (vgl. Abb. 2). Bei genauerer Untersuchung jedoch lassen sich einige Abweichungen nachweisen, welchen, wie wir sehen werden, eine entscheidende Bedeutung zukommt. Betrachten wir einmal Abb. 2 etwas genauer. Die proximale Reihe besteht normal aus Tibiale (t), Intermedium (i) und Fibiale (f)<sup>1)</sup>, die mittlere aus einem Centrale (ce), die distale entsprechend den fünf Zehen aus fünf Elementen (y, bs, ta<sub>3</sub>, ta<sub>4</sub>, und ta<sub>5</sub>), so daß der Tarsus durchaus dem Schema zu ent-

1) Bezüglich der hier gebrauchten Abkürzungen verweise ich auf das am Schluß beigefügte Abkürzungsverzeichnis.

sprechen scheint. Nun ist aber auffällig, daß die erste und zweite Zehe gemeinsam dem zweiten Element der distalen Tarsalreihe aufsitzen, während das erste, das allgemein für  $ta_1$  gehalten wird, mit der ersten Zehe kaum in Verbindung steht. Wir wollen dieses Element deshalb, bis seine Natur festgestellt ist, mit  $y$  bezeichnen. Diese Eigentümlichkeit, daß die erste und zweite Zehe ein gemeinsames Tarsale aufweisen, besitzen sämtliche Urodelen mit normalem fünfzehigen Fuß, soweit sie mir bekannt sind (vgl. auch GOETTE, STRASSER, RABL usw.). Selbst in den aberranten Formen, wie Proteus und Amphiuma, verliert die erste Zehe ihren Zusammenhang mit dem Tarsale der zweiten Zehe nie. Es ist meines Wissens zuerst von GOETTE (1879) auf diese Tatsache hingewiesen worden, in der Weise, daß er auf Grund seiner embryologischen Untersuchungen annahm, daß jenes Element, welches die beiden ersten Zehen trägt, aus zwei Anlagen hervorgeht, also doppelter Natur ist. Dadurch gewinnt die Frage, welche Bedeutung dem Element  $y$  zukommt, erst recht an Aktualität. Den Angaben GOETTES traten andere Untersucher, wie STRASSER, ZWICK und RABL entgegen, da sie bloß eine einheitliche embryonale Anlage des  $ta_2$  nachweisen konnten und deshalb an der Ansicht festhielten, daß das  $y$  dem  $ta_1$  entspreche. Übereinstimmend wird jedoch angegeben, daß das  $ta_2$  (bs, nach STRASSER: Basale commune), unter allen Tarsalelementen ontogenetisch am frühesten angelegt wird. Zunächst sollen uns diese Tatsachen zur Entscheidung der Frage dienen, inwieweit wir berechtigt sind, zwischen den einzelnen Elementen der Vorder- und Hinterextremität einen Vergleich zu ziehen, d. h. welche Anhaltspunkte uns gegeben sind, ihre Homodynamie festzustellen. Denn eine solche Sicherstellung der Homodynamie würde bereits instand sein, die eingangs gestellten Fragen ihrer Lösung näher zu bringen.

Betrachten wir daraufhin den Aufbau der Hand eines Urodelen (s. Abb. 9). Die proximale Reihe des Carpus besteht wiederum aus den drei bekannten Stücken,  $r$ ,  $i$  und  $u$ . Es folgt die mittlere mit einem  $ce$ . Die distale enthält entsprechend den vier Fingern ebenfalls vier Elemente, die allgemein als die Carpalia 1—4 bezeichnet werden. Es ist aber auch hier deutlich erkennbar, daß  $ca_2$  zum ersten und zweiten Finger in gleicher Beziehung steht, wie  $ta_2$  zur ersten und zweiten Zehe. Auch diese Tatsache gilt ohne Ausnahme für sämtliche Urodelen mit vollentwickelter Vorderextremität. Ferner ist es wichtig, daß auch in der Hand dieses  $ca_2$  oder Basale commune von allen Carpussele-

menten embryonal am frühesten angelegt wird und von Anfang an im Zusammenhang mit dem ersten und zweiten Strahle steht. Ich war in der Lage, die Entwicklung der Vorder- und Hinterextremität des Axolotls daraufhin zu untersuchen und kann die diesbezüglichen früheren Angaben von GOETTE, STRASSER, RABL u. a. voll und ganz bestätigen. Diese ganz gleichartige Entwicklungsweise des Basale commune in Hand und Fuß führte die genannten Autoren schon zur Annahme, daß  $ca_2$  dem  $ta_2$  gleichwertig, und somit der erste und zweite Finger der ersten und zweiten Zehe homodynam sei. Damit wird auch ausgesagt, daß der Hand der Urodelen wahrscheinlich der fünfte Finger fehle. Es ist zwar von den Vertretern der entgegengesetzten Anschauung (nämlich daß der Daumen fehle) darauf hingewiesen worden, daß die gleiche Funktion auch bei ungleichwertigen Strahlen diese Gleichheit im Bau und in der Entwicklung hervorrufen könnte und somit nicht der Homodynamie der betreffenden Strahlen zuzuschreiben sei, weshalb sie nach Homologien zwischen der Hand der Urodelen und jener der Anuren suchten (GEGENBAUR). Mir scheint jedoch, daß selbst unter der Annahme einer genau gleichen Funktion, die immerhin für Vorder- und Hinterextremität zugleich etwas zweifelhaft ist, trotzdem diese bis in alle Einzelheiten gehende Ähnlichkeit des Aufbaues von Carpus und Tarsus der Urodelen unerklärlich bliebe, wenn nicht wirkliche Homodynamie vorläge. Doch will ich später auch den Weg des Vergleiches der Vorderextremität der Urodelen mit jener der Anuren benützen.

Indem ich zunächst daran festhalte, daß wir wirklich berechtigt sind, die vollkommene Homodynamie der einander entsprechenden Elemente von Carpus und Tarsus der Urodelen anzunehmen, möchte ich nunmehr die Aufmerksamkeit auf jene Formen unter den Urodelen lenken, welche nicht bloß vierfingerig, sondern auch vierzehig sind. Gerade sie könnten ja am ehesten noch die Annahme rechtfertigen, daß ein vierstrahliger Typus der ursprünglichste war, und daß später innerhalb der Urodelen zunächst der Fuß durch Erwerb einer fünften Zehe fünfstrahlig wurde und dann auch die Hand (Anuren, übrige Tetrapoden) in ähnlicher Weise nachfolgte. Auch für den vierzehigen Fuß der Urodelen erhebt sich die genau gleiche Frage wie für die vierfingerige Hand: welche Zehe fehlt? Nun ist aber von keiner Seite aus je bezweifelt worden (bloß BAUR hat, 1885, einen anderen, kaum aufrecht zu erhaltenden Standpunkt eingenommen), daß die fünf Zehen der Urodelen den fünf Zehen der Anuren

und übrigen Tetrapoden homolog sind. Wenn es uns gelingt, einwandfrei nachzuweisen, welche Zehe den vierzehigen Formen unter den Urodelen fehlt, sind wir gewiß berechtigt, unter der Annahme analoger Vorgänge eine Parallele mit der Vorderextremität zu ziehen (vgl. WIEDERSHEIM, 1886). Gerade im Hinblick auf eine Gleichheit der funktionellen Beanspruchung von Vorder- und Hinterextremität wäre es ja ganz widersinnig, anzunehmen, daß in der Hand der erste Strahl fehlt, falls im vierzehigen Fuß das Fehlen des fünften Strahles nachgewiesen werden kann. Zunächst kann die eine Annahme, es könnte der vierzehige Typus des Urodelenfußes der primitivere sein, nicht aufrecht erhalten werden. Vierzehige Formen treten in sämtlichen Formengruppen der Urodelen auf (vgl. BOULENGER), sie stellen jedoch durchaus nicht immer die primitivsten Typen dieser Gruppen dar und stehen untereinander in keiner näheren verwandtschaftlichen Beziehung. Es handelt sich also nicht um ursprüngliche Formen, die sich um ein gemeinschaftliches Zentrum reihen würden, und deshalb kann auch ihr vierzehiger Fuß nicht als ursprünglich angesehen werden. Für die nachfolgenden Untersuchungen gehe ich daher vom fünfstrahligen Schema aus, welches einleitend in Abb. 2 beschrieben wurde. Der Bau des Fußes der weitaus größten Anzahl der heute lebenden Urodelen entspricht ihm. Dabei möchte ich auf einige Tatsachen, die zunächst von Wichtigkeit sind, hinweisen, so vor allem auf die Zahl der Phalangen in jeder Zehe. (Bezüglich der Phalangenformeln der Amphibien sind in der Literatur lediglich ganz summarische Angaben gemacht worden, da häufig Urodelen und Anuren zusammengezogen wurden, vgl. HOFMANN, HOWES, GADOW, FÜRBRINGER usw. Auch aus den Abbildungen, die sich in der Literatur sehr häufig finden, vgl. GOETTE, WIEDERSHEIM, JAQUET, RABL usw., ist die Phalangenzahl nicht immer einwandfrei zu bestimmen, wobei allerdings zu berücksichtigen bleibt, daß gerade bei den Urodelen individuelle Variationen sehr häufig sind. Meine Angaben beruhen deshalb zumeist auf Untersuchungen an eigenen Objekten. Divergenzen in den Angaben anderer Autoren werde ich nur ausnahmsweise anführen.) Die gewöhnlich bei Urodelen anzutreffende Anzahl von Phalangen beträgt für den ersten Finger eine, zwei für den zweiten, drei für den dritten, drei für den vierten und zwei für den fünften Finger, oder übersichtlicher dargestellt: 1, 2, 3, 3, 2 (siehe Abb. 2 und 3). Nicht selten, bei den europäischen Tritonarten, bei *Cryptobranchus* und *Menopoma*, ist die Formel 2, 2, 3, 3, 2

(siehe Abb. 5). Abweichend von sämtlichen übrigen Salamandriden weist nun die Gattung *Amblystoma* die Formel 2, 2, 3, 4, 2 auf (siehe Abb. 1). Diese Tatsache scheint man bis heute nicht beachtet zu haben; denn die recht häufigen Abbildungen von Extremitäten des Axolotls, *Amblystoma tigrinum* GREEN, welche sich in der Literatur zerstreut vorfinden, weisen für den vierten Finger meist nur drei Phalangen auf. Da es aber unsicher ist, ob von den betreffenden Autoren gerade in bezug auf die Phalangenzahl die Zeichnungen, welche auch anderen Zwecken dienen sollen, genau ausgeführt wurden, möchte ich hervorheben, daß sämtliche von mir untersuchten Exemplare von *A. tigrinum* GREEN, *A. opacum* GRAVELL, und *A. microstomum* COPE, zusammen einige Dutzend Individuen, ohne Ausnahme die Formel 2, 2, 3, 4, 2 aufwiesen. Es erhebt sich natürlich sofort die Frage, in welchem Sinne diese größere Phalangenzahl des vierten Fingers zu bewerten ist, ob als Neuerwerb oder als ursprüngliches Merkmal. Während für die erste Ansicht mir selbst kein einziges Argument gegenwärtig ist, sind es dagegen vor allem zwei Tatsachen, welche ziemlich entscheidend für die letztere sprechen: einmal der Umstand, daß der zweiten, großen Gruppe der Amphibien, den Anuren, ohne Ausnahme im vierten Finger vier Phalangen zukommen, sodann die Feststellung, daß unter den Salamandridae die *Amblystomatinae* die ursprünglichste Gruppe darstellen (vgl. BOULENGER). In diesem Zusammenhang möchte ich noch auf einige weitere Eigentümlichkeiten des Tarsus von *Amblystoma* hinweisen. Einmal auf das Vorkommen von sog. randständigen akzessorischen Knorpeln im Tarsus von *A. opacum*. Solcher randständiger Accessoria sind hauptsächlich zwei und namentlich bei *Cryptobranchus japonicus* nachgewiesen worden, bei welcher Art auch ich sie gefunden habe (vgl. HYRTL, BAUR, KEHRER, WIEDERSHEIM, ZWICK, BRAUS u. a. m.). Immer handelt es sich um ein kleines Knorpelchen am äußeren Rande der Basis von Mta I, und um ein ähnliches am Außenrande des f (siehe Abb. 1). Namentlich WIEDERSHEIM, 1876, gelang ihr Nachweis bei mehreren Arten der Gattungen *Ranodon*, *Salamandrella* und *Hynobius*, die ebenfalls zu den *Amblystomatinae* gehören. Zu ihnen gesellt sich somit auch die Gattung *Amblystoma* selbst, wenigstens mit der Art *Opacum*. Sodann ist noch auf das sehr häufige Auftreten von mehreren *Centralia* im Tarsus der *Amblystomatinae* hinzuweisen, und zwar in der Regel zwei (vgl. WIEDERSHEIM, SHITKOW, SCHMALHAUSEN und Abb. 1), ähnlich wie dies wiederum für *Cryptobranchus* (HYRTL,

ZWICK, OSOWA u. a.) nachgewiesen ist. Gegenüber dem konstant neun Elemente enthaltenden Tarsus der Großzahl der Urodelen ist somit im Tarsus der Amblystomatinae eine Vermehrung bis auf zwölf Elemente festzustellen. Ohne hier schon auf die Frage nach der Deutung der randständigen Accessoria als Rudimente eines Prähallux und Postminus und auf jene der primären Di- oder Polymerie des Zentrale eintreten zu wollen, ist doch die Konstanz, mit welcher diese Elemente hier auftreten, hervorzuheben. Schon jetzt ist die Folgerung naheliegend, daß mit Berücksichtigung der ursprünglicheren Phalangenformel und des allgemein primitiven Charakters der Amblystomatinae überhaupt, dieser reicher gegliederte Tarsus gegenüber dem einfacher gebauten kaum durch sekundäre Neuerwerbungen entstanden sein kann. (Im Tarsus von *A. tigrinum*, neotenische Larven, und *A. microstomum* konnte ich die randständigen Knorpel nicht finden.)

Wenn wir die weitere Spezialisierung des Fußes der Urodelen ins Auge fassen, gelangen wir somit von einer 1. Stufe, die von *A.*



Abb. 3.

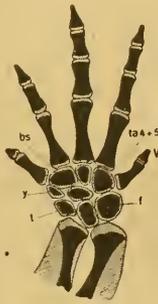


Abb. 4.

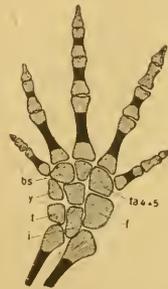


Abb. 5.

Abb. 3. Fuß von *Diemyctylus torosus*. S. A. = 6,5 cm. Vergr. 2,4 fach.

Abb. 4. Fuß von *Diemyctylus viridescens*. S. A. = 4,2 cm. Vergr. 3,5 fach.

Abb. 5. Fuß einer Larve von *Triton cristatus*. S. A. = 1,65 cm. Vergr. 12 fach.

opacum repräsentiert wird (Abb. 1) zu einer zweiten, welcher die randständigen Accessoria fehlen, die Phalangenformel 2, 2, 3, 4, 2 aber noch erhalten bleibt (*A. tigrinum*). Die nächste Stufe mit der Formel 2, 2, 3, 3, 2 oder 1, 2, 3, 3, 2 stellt Abb. 2 dar (*Desmognathus fuscus* R.A.F.), welcher weitaus die Mehrzahl der Urodelen angehört (*Salamandra*, *Spelerpes*, *Plethodon*, *Autodax* usw.). In der nächstfolgenden Stufe verändern sich die Verhältnisse in der distalen Tarsalreihe. Allgemein gilt, daß  $ta_4$  stets viel größer

als  $ta_5$  ist, letzteres jedoch sehr gut entwickelt. Ein genau zu verfolgender Verschmelzungsvorgang findet nun zwischen  $ta_4$  und  $ta_5$  innerhalb der Gattung Triton statt, und zwar speziell bei den beiden amerikanischen Vertretern dieser Gattung, welche auch als die Untergattung *Diemyctylus* abgetrennt werden. Bei *D. torosus* ESCHZ. ist  $ta_5$  im Verhältnis zu  $ta_4$  recht klein geworden und legt sich  $ta_4$  dicht an (vgl. Abb. 3). Bei *D. viridescens* RAF. (Abb. 4) finden wir anstelle von  $ta_4$  und  $ta_5$  nur noch ein einziges Element, so wie dies auch bei sämtlichen übrigen Tritonarten der Fall ist (siehe Abb. 5), und es ist kaum zweifelhaft, daß hier eine Verschmelzung zwischen  $ta_4$  und  $ta_5$  stattgefunden hat. Tatsächlich wird  $ta_4 + 5$  bei Triton embryonal in zwei getrennten Knorpelkernen angelegt (vgl. GOETTE, STRASSER, ZWICK, RABL usw.). Die Veränderung betrifft indessen bei *D. viridescens* nicht nur  $ta_5$ , das in  $ta_4$  aufgeht, sondern auch den fünften Finger selbst. Er besitzt nur noch eine Phalanx und weist alle Merkmale einer starken Reduktion auf. Die Schlußfolgerung liegt daher nahe, daß die Vorgänge, welche zuerst im gegenseitigen Verhalten von  $ta_4$  und  $ta_5$  sichtbar wurden und zu ihrer Verschmelzung innerhalb der Tritonen führten, auf eine beginnende Reduktion des fünften Fingers zurückzuführen sind. Nun denke man sich in Abb. 4 bei *D. viridescens* auch noch das  $Mta_5$  mit der rudimentären Phalanx reduziert und die vierzehige Fußform der Urodelen, wie sie

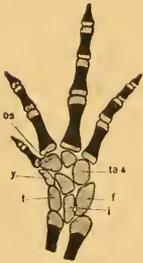


Abb. 6.

Abb. 6. Fuß von *Manculus quadridigitatus*. S. A. = 2,5 cm. Vergr. 8,4 fach.



Abb. 7.

Abb. 7. Fuß von *Salamandrina perspicillata*. S. A. = 3,2 cm. Vergr. 7 fach.

tatsächlich bei *Manculus*, *Salamandrina* und *Batrachoseps* (siehe Abb. 6 und 7) vorliegt, ist erreicht. Unter diesen vierzehigen Urodelen beansprucht *Manculus quadridigitatus* HOLV. noch unser spezielles Interesse, deswegen, weil seine vierte Zehe noch die ursprünglichen drei Phalangen der vorhergehenden Stufe sich erhalten hat; während sonst bei allen vierzehigen Urodelen die Fußformel 1, 2, 3, 2 lautet, besitzt also *Manculus* noch die Formel 1, 2, 3, 3. Es wäre diese Tatsache, daß die letzte Zehe von *Manculus* noch drei

Phalangen besitzt, an und für sich schon beweisend genug für den Verlust der fünften Zehe; denn im normalen fünfzehigen Fuß der Urodelen

hat die letzte Zehe stets nur zwei Phalangen, während die vierte Zehe dagegen wie bei *Manculus* drei Phalangen aufweist. Gleichermassen hat SCHMALHAUSEN, 1910, bei einer anderen vierzehigen Form, *Salamandrella keyserlingii* DYB., auf Grund embryologischer Untersuchung nachgewiesen, daß auch im Fuß von *Salamandrella* die Rückbildung des fünften Strahles erfolgt ist. Es gelang ihm sogar, Reste der verschwundenen fünften Zehe direkt nachzuweisen. Auch die Verschmelzung von  $ta_5$  mit  $ta_4$  konnte er feststellen, so daß der bisher bei *Salamandrella* als  $ta_5$  bezeichnete kleine Knorpel (KEHRER, WIEDERSEIM) dem auch bei *Hynobius* und *Ranodon* vorkommenden fibularen Randknorpel entspricht. Wahrscheinlich stellt die Gattung *Hynobius* mit ihren drei Arten eine noch schönere Stufenreihe von der fünf- zur vierzehigen Fußform dar, als sie hier an Hand von *Diemyctylus* und *Manculus* nachzuweisen möglich war. *H. naevius* SCHLEG. und *H. nebulosus* SCHLEG. schließen sich noch an *Ranodon* mit gutentwickelter fünfter Zehe an. Von *H. peropus* RUGER, aber wird angegeben, daß die fünfte Zehe rudimentär entwickelt sei (BOULENGER, 1882), wodurch diese Art wahrscheinlich zu den übrigen vierzehigen ostasiatischen Formen *Salamandrella* und *Batrachyperus* überleitet. Endlich möchte ich erwähnen, daß in den von mir untersuchten vierzehigen Arten, *Manculus quadridigitatus* HOLV., *Batrachoseps attenuatus* ESCHZ. und *Salamandrina perspicillata* SAVI, auch auf Schnittserien keine Spur der fünften Zehe mehr nachzuweisen ist.

Es ist auch in der vierfingerigen Hand der Urodelen nicht möglich, die Reste eines ulnar gelegenen fünften Strahles nachzuweisen. Wie wenig Beweiskraft einer solchen negativen histologischen Feststellung aber zukommt, zeigen die eben erwähnten vierzehigen Formen, von welchen es kaum zweifelhaft ist, daß ihnen die fünfte Zehe verloren ging. Eine tatsächliche Bedeutung gewinnt dagegen der Umstand, daß der vierzehige Fuß von *Batrachoseps* und *Salamandrina* bis in alle Einzelheiten mit dem Bau der vierfingerigen Urodelenhand übereinstimmt (vgl. Abb. 7 mit Abb. 9). Die vollkommene Ähnlichkeit des Basale commune und des Elementes y in Hand und Fuß führte uns bereits zur Annahme der Homodynamie des 1. und 2. Fingers mit der 1. und 2. Zehe. Ebenso muß nun der genau gleiche Aufbau der vierfingerigen Hand und des vierzehigen Fußes zur Folgerung führen, daß auch in der Vorderextremität der Urodelen die ganz gleiche Reduktion des fünften Strahles stattfand. Damit gelangen wir zum Schlusse, daß in der Hand der Uro-

delen tatsächlich der fünfte Finger fehlt. Der Vollständigkeit wegen möchte ich noch kurz darauf hinweisen, daß mit der vierstrahligen Autopodienform die Umgestaltung der Urodelenextremität keineswegs beendet ist. Sie schreitet vielmehr auch weiterhin zur Verschmelzung einzelner Elemente des Basipodiums und zur Reduktion weiterer Strahlen. So führt der nächste festzustellende Schritt zur Verschmelzung des *i* mit dem *u* im Carpus sehr vieler Urodelen (vgl. Abb. 10). Analog erfolgt im Tarsus die Verschmelzung von *i* mit *f* (*Necturus*). Hierauf verschmelzen, gleich wie früher  $ta_5$  mit  $ta_4$  sich vereinigte, sowohl im Carpus wie im Tarsus  $ba_3$  mit  $ba_4$  (ausnahmsweise bei *Triton*, *Necturus*). Noch stärkere Verschmelzun-

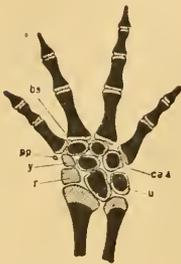


Abb. 8.

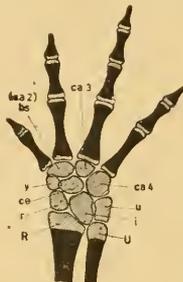


Abb. 9.

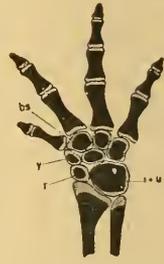


Abb. 10.

Abb. 8. Hand von *Amblystoma opacum*. S. A. = 6,2 cm. Vergr. 3,4 fach.

Abb. 9. Hand von *Spelerpes maculicaudus*. S. A. = 5,5 cm. Vergr. 5 fach.

Abb. 10. Hand von *Salamandra atra*. S. A. = 7,5 cm. Vergr. 2,7 fach.

gen, die im einzelnen aber schwierig festzustellen sind, führen dann zu weiteren Reduktionen von Strahlen und zu den aberrantesten Formen unter den Urodelen (*Amphiuma*, *Proteus*).

Die Hand der Frösche ist seit CUVIER im Gegensatz zu jener der Urodelen als fünffingerig bezeichnet worden, mit der Angabe, daß der „Daumen“ bloß rudimentär entwickelt sei. Diese Angabe bildete gerade eines der Argumente, wenn nicht das Hauptargument für die Ansicht, daß durch den Verlust des ersten Fingers die Hand der Urodelen vierstrahlig wurde. Es ist deshalb unerläßlich, die Deutung des Autopodiums der Anuren hier einer endgültigen Lösung entgegen zu bringen. Bei keiner Abteilung der Tetrapoden gehen die Anschauungen über die Zusammensetzung des Carpus und Tarsus so weit auseinander, wie gerade bei den Anuren. Es würde viel zu weit führen, auf alle diese Meinungsverschiedenheiten einzutreten.

Ich beschränke mich auf meine eigenen Untersuchungen und werde die Feststellungen anderer nur insofern berücksichtigen, als sie die meinigen ergänzen.

Den nachfolgenden Erörterungen lege ich den Bau der Extremitäten von *Bombinator pachypus* Bp. zugrunde, da ich Gelegenheit hatte, diese Art in zahlreichen Exemplaren und in einer vollständigen Entwicklungsreihe zu untersuchen. Außer *Bombinator* habe ich hauptsächlich *Rana esculenta* L. zum Vergleiche herangezogen und mich im übrigen an die recht zahlreichen Angaben, die BORN, HOWES u. RIDWOOD, ZWICK, EMERY, TSCHERNOFF, SCHMALHAUSEN u. a. gegeben haben, gehalten. Es ist meiner Ansicht nach außerordentlich günstig, *Bombinator* als Ausgangspunkt zu nehmen, weil er zu der

unter allen Fröschen am tiefsten stehenden Familie der Discoglossidae gehört. In der Tat ist der Aufbau seines Carpus und Tarsus noch relativ primitiv geblieben und somit geeignet, am ehesten einen Vergleich mit den Urodelen zu gestatten. Im Carpus wird die proximale Reihe aus nur zwei Elementen gebildet, dem Lunatum und Pyramidale (DUGÈS, 1834, und ECKER, 1887), die beide

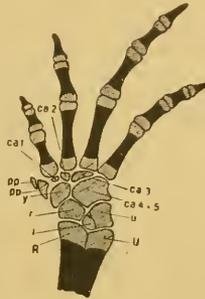


Abb. 11.

Abb. 11. Hand von *Bombinator pachypus*. Ganz junges Individuum mit Schwanzanhang. S. A. = 1,6 cm. Vergr. 10 fach.

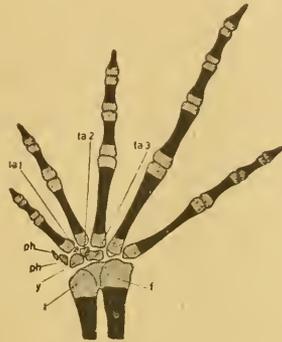


Abb. 12.

Abb. 12. Fuß von *Bombinator pachypus*. Ganz junges Individuum mit Schwanzanhang. S. A. = 1,5 cm. Vergr. 8,4 fach.

schon von GEGENBAUR richtig als r und u gedeutet wurden (siehe Abb. 11). Im Ulnare ist, wie SCHMALHAUSEN, 1907, schon für *Pelobates*, *Bombinator* und *Rana* nachwies, und ich für *Bombinator* und *Rana* bestätigen kann, das Intermedium enthalten, ein Verschmelzungsvorgang also, wie er auch im Carpus zahlreicher Urodelen stattfindet. In der distalen Reihe finden wir unter jedem der wohl ausgebildeten Finger einen Carpalknorpel, von welchem der unter dem vierten Finger gelegene außerordentlich groß ist, aber ebenso wie bei den Urodelen in direktem Zusammenhang mit dem u steht. Auf der radialen Seite, an der Basis

des innersten Fingers, sind nun jene Elemente gelegen, deren Identifizierung die großen Meinungsverschiedenheiten unter den Autoren hervorrief. Distal vom *r* liegt ein größeres Element, das Naviculare aut., und ihm aufsitzend zwei, oft auch drei, in einer Reihe hintereinander liegende Stücke, der sog. rudimentäre Daumen der Anurenhand. Meine Meinung ist, daß nach der Lage, welche das Naviculare der Anuren gegenüber dem *r* einnimmt, es sich um nichts anderes handeln kann, als um das Homologon des als „*y*“ bezeichneten Elementes der Urodelenhand. Die dem Naviculare aufsitzenden Knorpelstücke können somit nicht dem ersten Finger der Urodelen homolog sein, sondern sie müssen einem überzähligen randständigen Strahl entsprechen, d. h. der sog. Daumen der Anuren stellt wirklich einen Praepollex dar. Sehen wir nun zu, welche weiteren Tatsachen diese Anschauung rechtfertigen, die, soweit es mir bekannt ist, unter allen Autoren bisher nur von einem einzigen, EMERY, vertreten wurde. Da drängt sich uns nach dem Verfahren, das wir schon bei den Urodelen eingeschlagen haben, in erster Linie ein Vergleich der Hand mit dem Fuße auf. Der Tarsus der Anuren ist in jeder Beziehung durch die Umwandlung der Hinterextremität in ein Springbein stark verändert worden. Der Vergleich ist deshalb nicht leicht durchzuführen. Bekannt ist seit LINNÉ, daß der Fuß der Frösche eine sog. sechste Zehe am Innenrande besitzt, über deren Natur nicht wenig gestritten wurde. Meistens wurde angenommen, daß es sich um eine sesamoide Neubildung handle (vgl. TSCHERNOFF, 1907, ABEL, 1912). Schon früh (BORN, 1876) ist aber die Ansicht geäußert worden, daß die sechste Zehe des Anurenfußes eine den übrigen Zehen durchaus gleichwertige Bildung darstelle, d. h. ein echter Prähallux sei. Dieser Anschauung muß auch ich beipflichten, nachdem ich mich selbst davon überzeugt habe, daß die embryonale Anlage des Prähallux in genau der gleichen Weise erfolgt, wie diejenige der übrigen Finger. Insbesondere differenziert sie sich aus einer gemeinsamen prochondralen Tarsalplatte und für den Prähallux etwa zur gleichen Zeit und in beinahe gleich starker Entfaltung wie für die erste Zehe (vgl. auch SCHMALHAUSEN, 1908). Vergleichen wir nun Carpus und Tarsus von Bombinator miteinander (Abb. 11 mit Abb. 12). Es muß ohne weiteres die beinahe vollständige Übereinstimmung der distalen Basipodiumelemente für die drei ersten Strahlen ins Auge fallen. Der ersten bis dritten Zehe kommt je ein *ta* zu, gleich wie dem ersten bis dritten Finger je ein *ca*. Das *ta* der vierten und

fünftens Zehe ist mit Sicherheit nicht mehr nachzuweisen. Zu zwei langen, röhrenförmigen Knochen sind infolge der Sprungfunktion die beiden Elemente der proximalen Reihe, das  $t$  und  $f$  umgewandelt. Vom  $i$  ist gar keine Spur mehr vorhanden. Zwischen dem  $t$  und dem  $ta_1$  liegt nun in durchaus analoger Weise wie zwischen  $r$  und  $ca_1$  auch im Fuße ein Element  $y$ . Und diesem Element sitzt nun der zwei- bis dreigliedrige Prähallux auf! Das Element  $y$  des Tarsus wurde zwar, solange das wirkliche  $ta_1$  nicht erkannt war, als das Tarsale der ersten Zehe angesehen (GEGENBAUR). Aber seitdem es BORN, 1876, gelang, das  $ta_1$  als ein separates Knorpel-element direkt unter der ersten Zehe nachzuweisen, kann es meiner Meinung nach kaum zweifelhaft sein, daß wir in den beiden, als  $y$  bezeichneten Stücken des Carpus und Tarsus zwei einander entsprechende Elemente vor uns haben. Im Tarsus wurde es bereits von WIEDERSHEIM und EMERY als Tarsale praehallucis bezeichnet. Konsequenterweise muß im Carpus das  $y$  einem Carpale praepollicis entsprechen. Damit steht wieder fest, daß wirklich der erste Fingerstrahl der Anurenhand als Präpollex und nicht als Daumen gedeutet werden darf. Somit ist die Hand der Anuren, abgesehen von diesem Präpollex, in genau gleicher Weise wie die Hand der Urodelen vierfingerig. Ja, die Homologie zwischen beiden geht noch viel weiter; denn es ist möglich, in der Hand einzelner Urodelen das entsprechende Element zum Präpollex der Anuren zu finden. Für Cryptobranchus, Ranodon, Salamandrella sind radial und tibial akzessorische Knorpelstücke nachgewiesen worden (KEHRER, OSOWA, SCHMALHAUSEN). Auch ich habe sie bei Cryptobranchus mit Leichtigkeit auffinden können, außerdem wiederum bei Amblystoma opacum (siehe Abb. 1 und Abb. 8). Die Lage dieser Accessoria ist insbesondere gegenüber  $y$  genau die gleiche, wie sie der Präpollex und Prähallux der Anuren einnehmen, und nichts spricht dagegen, in ihnen die homologen Elemente in Hand und Fuß der Urodelen zu sehen.

Die Großzahl der Anuren zeigt gegenüber Bombinator eine weitere Spezialisierung im Baues des Carpus. Vor allem findet eine Verschiebung des Naviculare, des Elementes  $y$ , statt proximalwärts längs des Außenrandes des  $r$  bis zur Artikulation mit dem Radius. Hierdurch getäuscht, wurde es als ursprünglich drittes Element der proximalen Carpusreihe, und zwar als  $r$  angesehen, während man im eigentlichen  $r$  das  $i$  suchte. Wieder andere Autoren sahen in ihm das sonst im Carpus fehlende Centrale. Bezüglich des  $ce$  erwähne ich, daß es auch tat-

sächlich im Naviculare enthalten ist; gleich wie SCHMALHAUSEN, 1907, konnte ich in seiner embryonalen Anlage zwei getrennte Elemente feststellen. Davon muß das eine seiner Lage nach dem  $y$ , das andere dem  $ce$  der Urodelen entsprechen<sup>1)</sup>. Die Verschiebung des Naviculare bis zum Radius hin wird meist auch von Verschmelzungen der Carpalia unter sich begleitet (Cystignathidae, Ranidae, Bufonidae). Da von beiden Vorgängen die primitiveren Discoglossidae noch unberührt bleiben, ist auch anzunehmen, daß es sich um sekundäre Differenzierungen im Carpus der Anuren handelt. Solange man aber den Vergleich des Anurencarpus mit jenem der Urodelen hauptsächlich auf Grund der Hand der hochdifferenzierten Gattung Rana durchführte, war es ausgeschlossen, zu einer Einsicht in die wirklich vorliegenden Verhältnisse zu gelangen.

Gestützt auf die eben durchgeführte Homologisierung des Carpus der Anuren und Urodelen gewinnen einige weitere Eigentümlichkeiten der Anurenhand eine besondere Bedeutung. So vor allem die Zahl der Phalangen. Allen Anuren kommt in der Hand die Formel 2, 2, 3, 3 zu, womit sie in diesem Merkmale gegenüber den Urodelen eine etwas ursprünglichere Stellung einnehmen, da ihr vierter Finger drei Phalangen besitzt. Es ergibt sich damit eine höchst interessante Parallele mit dem Fuße von Manculus. Auch der Fuß der Anuren ist in der Phalangenformel ursprünglicher geblieben. Er besitzt gegenüber der reichst gegliederten Urodelenformel mit 2, 2, 3, 4, 2 (Amblystoma) stets 2, 2, 3, 4, 3 Phalangen. Doch auch im Basipodium hat sich ein ursprüngliches Merkmal erhalten, darin, daß sowohl dem ersten wie dem zweiten Finger noch je ein getrenntes ba zukommt an Stelle des Basale commune der Urodelen. Der wichtigste Nachweis dürfte jedoch endlich der sein, daß es entsprechend all diesen ursprünglichen Merkmalen der Anurenhand tatsächlich möglich ist, embryonal in ihr die Anlage des verschwundenen fünften Fingers nachzuweisen. EMERY hat, 1890, erstmals bei Pelobates auf diese Tatsache hingewiesen, mir selbst ist der Nachweis bei Bombinator gelungen, nicht aber bei Rana (siehe Abb. 13, V). Bei Bombinator und Rana ist es dagegen weiterhin möglich, anstelle des späteren großen Knorpels, welcher den vierten Finger trägt, zwei getrennte Anlagen nachzuweisen, von welchen die kleinere, das  $u$  berührende, nichts anderes als  $ca_5$

1) Vgl. in Abb. 13 die beiden über dem als  $v$  bezeichneten Element gerade noch sichtbaren helleren Vorknorpelcentren.

sein kann (siehe Abb. 13). Der direkte Nachweis eines embryonalen Rudimentes des fünften Fingers und seines Carpale gelingt somit noch bei den Anuren, am besten bei den ursprünglichen Discoglossidae. Die anfangs gestellten Fragen nach der ursprünglichen Zahl und Homologie der Fingerstrahlen der Amphibienhand sind damit der Hauptsache nach gelöst. Mit großer Sicherheit läßt sich sagen, daß in der Amphibienhand der fünfte Finger reduziert worden ist.

Noch sind aber einige Fragen allgemeiner Natur zu entscheiden, um zu der einheitlichen Übersicht über den Werdegang von Hand und Fuß der Amphibien zu gelangen, die ich zum Schlusse noch geben möchte. Die ontogenetische Entwicklung der Extremität der Urodelen steht in einem auffallenden Gegensatz zu allen übrigen Tetrapoden. Während bei diesen sämtliche Fingerstrahlen gleichzeitig angelegt werden, bilden sich bei den Urodelen zuerst die beiden ersten Strahlen und die übrigen sprossen erst nachträglich aus. Diese Entwicklungsweise bildet eine Hauptstütze der Annahme der primären Oligodaktylie der Urodelenextremität und der Ansicht,

daß die vierfingerige Hand ursprünglicher als der fünfzehige Fuß sei. Alle ontogenetischen Tatsachen über die Entwicklung der Extremitäten Urodelen wurden fast ausnahmslos an Vertretern der Gattung Triton der gewonnen. (GOETTE, STRASSER, ZWICK, RABL). Triton stellt jedoch, speziell im Hinblick auf den Bau seiner Extremitäten keinen primi-

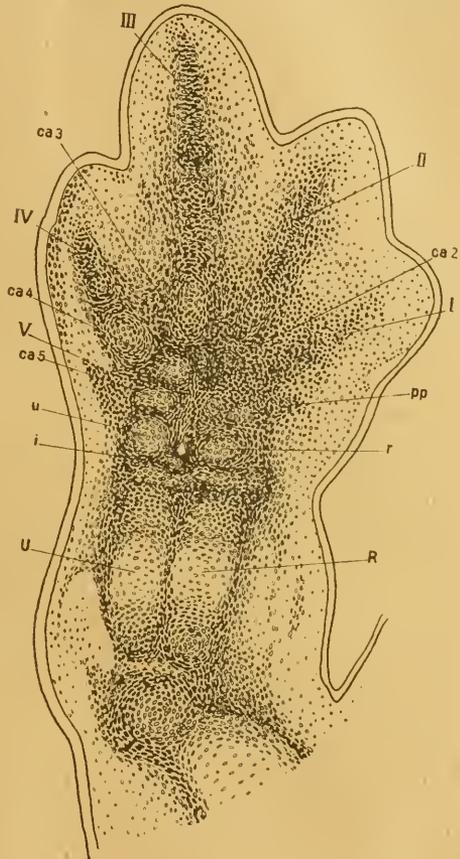


Abb. 13. Hand einer Larve von Bombinator pachypus. S. A. = 16 mm. Schnittpräparat.

tiven Typus mehr dar. Ich war dagegen in der Lage von *Amblystoma* (spez. *A. tigrinum* und *A. opacum*) die Entwicklung der Extremitäten untersuchen zu können. Es ergaben sich in der Tat einige auffällige Abweichungen gegenüber Triton, die alle beweisen, daß der Entwicklungsmodus der Urodelenextremität sich ursprünglich von jenem der übrigen Tetrapoden nicht so weit entfernte. In den frühesten Stadien zeigt auch die Extremitätenanlage von *Amblystoma* die für die übrigen Tetrapoden so charakteristische Paddel- oder Flossenform,

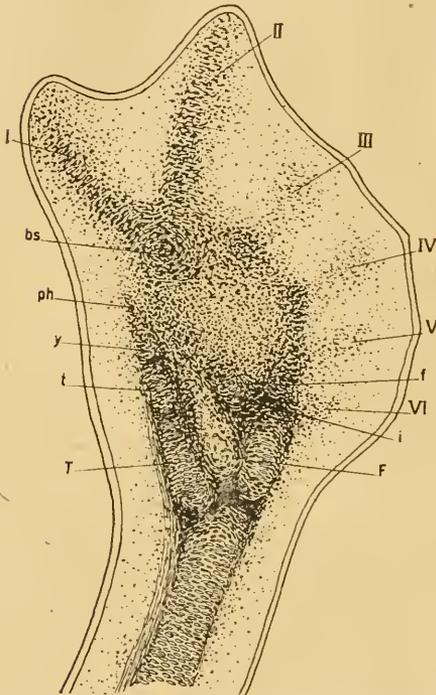


Abb. 14. Fuß einer Larve von *Amblystoma tigrinum*, S. A. = 14 mm. Aufgehelltes Totalpräparat.

und in ihr erfolgt auch die erste Differenzierung der Finger, welche sich somit nicht als ein Aussprossen dokumentiert. Der erste und zweite Finger zeigen zwar ebenfalls von Anfang an die stärkste Entfaltung. Allein in dem hier sehr mächtig entwickelten Randwulst ist kein undifferenziertes embryonales Stützgewebe wie bei Triton vorhanden; es erscheinen vielmehr in ihm von allem Anfang an in der Hand drei, im Fuße vier deutlich voneinander getrennte, längliche Verdichtungen (vgl. Abb. 14). Sie sind in ihrer Anlage den ersten Anfängen des ersten und zweiten Strahles durchaus gleichwertig. Während aber diese sehr rasch an Größe zunehmen, verbleiben jene lange Zeit in ihrer ursprünglichen Anlage. Erst viel später ent-

steht aus der ersten, neben dem zweiten Finger gelegenen Verdichtung durch allmähliche Längenzunahme und Umwandlung des Gewebes in Vorknorpel und Knorpel der dritte Strahl. Aus der zweiten wiederum etwas später der vierte Strahl. Die dritte Verdichtung in der Hand jedoch verschwindet wieder, ohne sich weiter zu entwickeln. Ebenso verhält sich die vierte des Fußes, während in ihm aus der dritten

die fünfte Zehe entsteht. Ähnlich wie bei Bombinator, nur weniger ausgesprochen, ist somit auch in der Hand von Amblystoma das Rudiment eines fünften Fingers nachzuweisen, im Fuße erscheint sogar das Rudiment eines sechsten Strahles (siehe Abb. 14, VI). Ferner ist gegenüber Triton zu betonen, daß im Basipodium die früheste Anlage sämtlicher drei Elemente der proximalen Reihe, des *r* resp. *t*, des *i* und des *u* resp. *f*, zu gleicher Zeit erfolgt. Allerdings erfährt das ulnare, resp. fibiale Element späterhin eine Retardation in seiner Entfaltung. Im übrigen entspricht die Entwicklung der Extremität ziemlich jener von Triton. Als weiteres Element des Autopodiums erscheint an der Basis des ersten und zweiten Fingers das Basale commune. Die Mehrzahl der Untersucher, wie eingangs erwähnt wurde, stellte eine einheitliche Anlage dieses Elementes fest. Im Gegensatz dazu konnte ich bei Amblystoma bei aufmerksamer Untersuchung feststellen, daß sein histologischer Aufbau kein einheitlicher ist. Während genau unter der Basis des zweiten Fingers ein Zentrum von ganz regelmäßig, kreisförmig geschichteten Zellen zu sehen ist, ändert die Lagerung der Zellen radialwärts unter der Basis des ersten Fingers vollständig. Hier sind sie quergestellt, genau gleich wie die Knorpelzellen in der Achse des ersten Fingers. Dadurch hat es den Anschein, als ob gegen den ersten Finger hin dem kugeligen Basale des zweiten Fingers eine anders geschichtete Kappe aufsäße. Der Schluß liegt somit wirklich nahe, daß das Basale commune aus der Verschmelzung zweier Elemente, dem ursprünglichen  $ba_1$  und  $ba_2$ , entstanden ist, besonders im Hinblick darauf, daß bei den Anuren diese zwei Elemente stets vollkommen getrennt bleiben. Es erscheinen weiterhin im embryonalen Autopodium von Amblystoma, ausgehend von den schon gebildeten drei Elementen der proximalen Reihe, drei Säulen einheitlichen, vorknorpeligen Gewebes, die bis zum Basale commune hinreichen. Von ihnen differenziert sich zuerst die radiale resp. tibiale Säule, nicht viel später die intermediale und zuletzt die ulnare resp. fibiale. In der Hand und in analoger Weise im Fuß zerfällt die radiale Säule in *r* und *y*. Gegenüber Triton betone ich, daß die radiale Säule von ihrer ersten Anlage an stets ohne irgendwelche Beziehung zum ersten Finger bleibt. Bis in späte Entwicklungsstufen hinein trennt eine helle Zone lockeren Gewebes die Spitze der Säule von der Basis des ersten Fingers und vom Basale commune (vgl. Abb. 14). Es ist also klar, daß das Element *y*, das hier aus der radialen Säule sich differenziert, nicht das Carpale des ersten Fingers

sein kann. Dagegen geht aus der späteren embryologischen Entwicklung hervor, daß das Element  $y$  wirklich dem Carpale praepollicis entspricht. Denn ihm sitzt eine kleine prochondrale Spitze auf, die in ihrer Richtung am Außenrande neben dem ersten Finger verläuft (vgl. Abb. 14). Die Spitze ist die Anlage des Präpollex, wie auch SCHMALHAUSEN, 1910, für Salamandrella nachweisen konnte. Der Präpollex wird somit einzig und allein von  $y$ , seinem Carpale, getragen. Der erste Finger dagegen weist von allem Anfang an auf das Basale commune und weiter auf die intermediale Säule hin. Diese zerfällt bei Amblystoma in drei Elemente, einmal das  $i$  selbst, sodann in ein Centrale radiale, zwischen  $i$  und Basale commune, und in ein weit kleineres Centrale ulnare, zwischen  $ca_3$  und  $i$  gelegen; dieses aber verschmilzt sehr oft mit dem  $ce$  radiale zu einem einheitlichen  $ce$ . Bei Triton zerfällt stets die intermediale Säule in das  $i$  und ein einziges  $ce$ . Durch die zweifache Anlage eines  $ce$  werden jene zahlreichen Fälle, in welchen im Autopodium der Urodelen zwei nebeneinander liegende Centralia nachgewiesen wurden, erklärt (bei Cryptobranchus, Ranodon, Salamandrella, Amblystoma). SCHMALHAUSEN hat im Tarsus von Salamandrella sogar nachgewiesen, daß die intermediale Säule sehr häufig in vier Centralia zerfällt, je zwei größere, tibial und hintereinander gelegene Elemente, das  $ce$  proximale und distale, von welchen jedes in ähnlicher Weise, wie ich es für Amblystoma feststellen konnte, noch fibular ein kleineres  $ce$  absondern kann. Da Amblystoma und Salamandrella primitive Formen darstellen, glaube ich, daß sich in diesem longitudinalen und transversalen Zerfall der intermedialen Säule in mehrere Elemente wirklich ursprüngliche Zustände widerspiegeln. Aus der ulnaren Säule schließlich gliedern sich das  $u$  und das  $ca_4$  (im Fuße noch das  $ta_5$ ) ab. Das  $ca_3$  scheint dagegen eher im Zusammenhang mit der intermedialen Säule zu stehen, es entsteht direkt über dem  $ce$  ulnare, nicht viel später als das Basale commune. Endlich ist es möglich, sowohl im Tarsus der Urodelen, wie auch der Anuren, die Reste eines weiteren fibularen Strahles nachzuweisen, der mit Berücksichtigung des Prähallux als siebenter Strahl zu bezeichnen ist. Seine embryonale Anlage im Fuße von Amblystoma ist bereits erwähnt worden (vgl. Abb. 14). Ohne Zweifel entspricht sie dem bei vielen, wiederum primitiven Arten von Urodelen nachgewiesenen, fibialen Accessorium. Wenn wir den Prähallux als den Strahl O bezeichnen und das  $y$  als sein Tarsale, können wir das fibiale Accessorium als das Tarsale

einer fehlenden sechsten Zehe ansehen. Wie schon SCHMALHAUSEN, 1910, für *Salamandrella* betonte, handelt es sich dabei keineswegs um ein sesamoides Gebilde, da es aus der, allen Tarsalelementen gemeinsamen, prochondralen Anlage entsteht, wie auch ich es für *Amblystoma* feststellen konnte. Bei den Anuren (*Bombinator*) erscheint im Fuße das Rudiment einer fibularen sechsten Zehe in gleicher Weise, wie in der Hand das Rudiment eines ulnaren fünften Fingers. Es ist auch möglich, das Homologon des  $ta_6$  der Urodelen im Fuße der Anuren nachzuweisen. Zwischen der Basis des  $Mta\gamma$  und dem Außenrande des  $f$  kann während einiger Entwicklungsstadien ein kleiner selbständig zentrierter Knorpelkern gesehen werden. Von ihm aus geht auch der kurze Strang verdichteten Gewebes, welcher der überzähligen sechsten Zehe entspricht.

Aus der Zusammenfassung aller Tatsachen, welche sich aus der embryologischen und morphologischen Untersuchung des Autopodiums der Urodelen und Anuren ergeben haben, glaube ich, daß man zur folgenden Übersicht über den Werdegang der Amphibienextremität gelangen kann. Als Ausgangsform steht ein siebenstrahliger Typus von folgendem Aufbau: die proximale Reihe besteht aus drei Elementen, dem  $r(t)$ , dem  $i$  und dem  $u(f)$ ; die mittlere aus mindestens zwei, dem  $ce$  radiale und  $ce$  ulnare; die distale aus sieben Basalia, entsprechend der Anzahl der sieben Strahlen. Präpollex (-hallux) wie Postminus zeigt wahrscheinlich von Anfang an eine nur geringe Ausbildung; beide gehören aber zu den echten kanonischen Elementen des Autopodiums der Amphibien. Die Phalangenformel der fünf übrigen, funktionellen Finger betrug nach der reichstgegliederten Form heutiger Amphibien, dem Anurenfuße, 2, 2, 3, 4, 3. Von diesem Typus aus kann die nächstfolgende Stufe des Urodelenfußes abgeleitet werden, einmal durch Verschmelzung von  $ba_1$  mit  $ba_2$  zum Basale commune, sodann durch weitgehende Reduktion von Prähallux und Postminus und Verringerung der Phalangenformel auf 2, 2, 3, 4, 2 (*Amblystoma*) und 1, 2, 3, 3, 2 (meiste Urodelen). Als nächste Stufe folgt die Verschmelzung von  $ba_4$  mit  $ba_5$  und die vollständige Reduktion des fünften Strahles. Damit ist der vierzehige Fuß der Urodelen erreicht, wobei *Manculus* noch die Zehenformel 1, 2, 3, 3 festhält, während sonst überall 1, 2, 3, 2 die Regel ist. Wir gelangen aber damit auch zur vierfingerigen Urodelenhand mit der Formel 1, 2, 3, 2. Einen in vieler Hinsicht analogen Gang haben die Anuren beschritten, nur unterbleibt bei ihnen die

Verschmelzung von  $ba_1$  mit  $ba_2$  zum Basale commune. Auch bleiben die Phalangenformeln von Hand (2, 2, 3, 3) und Fuß (2, 2, 3, 4, 3) auf niedrigerer Stufe stehen.

Hat aber nun dieser Atavus der Amphibienextremität, wie wir ihn soeben skizziert haben, wirklich existiert? Oder, mit anderen Worten, ist es vielleicht möglich, direkte Beweise für seine einstmalige Existenz beizubringen? In der Tat glaube ich, daß namentlich mit Bezug auf die Stegocephalen, jener Gruppe ältester Tetrapoden, die so viele Affinitäten zu den Amphibien aufweisen, das große angehäuften Material eine kritische Durchsicht gestattet. Nur in ganz vereinzelt Fällen sind uns zwar Versteinerungen ganzer Autopodien bei den Stegocephalen erhalten geblieben, weil es sich meistens um sehr kleine Formen handelt, die die Größe der heutigen Urodelen nicht viel überschreiten, und weil zudem ihr Carpus und Tarsus nur knorpelig entwickelt ist. Häufiger haben sich noch Finger- und Zehenabdrücke erhalten, so daß es wenigstens möglich ist, mit einiger Sicherheit die Phalangenformeln aufzustellen. Ähnlich wie bei den Amphibien ist von einer ganzen Anzahl von Stegocephalen einwandfrei festgestellt, daß ihre Hand vierfingerig war. Von verschiedenen anderen Formen wird dagegen angegeben, daß sie eine fünffingerige Hand besaßen. Es betrifft dies die Formen Melanerpeton, Keraterpeton, Seeleya, Urocordylus, Eryops usw. (vgl. FRITSCH, CREDNER, FÜRBRINGER, ZITTEL, v. HUENE, u. a. m.). Die Meinungen stehen sich auch hier derart schroff gegenüber, daß, um je nur einen Autor zu zitieren, nach WILLISTON, 1911, einerseits zur Charakterisierung der Stegocephalen gesagt wird: „Die Hand ist pentadaktyl“, andererseits nach GADOW, 1901,“: „daß fünffingerige Stegocephalen nicht bekannt sind“ (vgl. auch ABEL, 1912). Ich habe nun selbst nach den von verschiedenen Untersuchern gegebenen Abbildungen die Verhältnisse nachzuprüfen versucht (vgl. FRITSCH, CREDNER, COPE, SMITH-WOODWARD, MATTHEY, WILLISTON, BROOM usw.). Vorerst habe ich zu bemerken, daß in der hinteren Extremität von den meisten Autoren übersehen wurde, daß ihre Abdrücke im Gegensatz zur Vorderextremität die Plantarfläche zeigen. Demzufolge ist bis in die neueste Zeit (vgl. ZITTEL, 1918) die Zählweise der Zehen eine falsche gewesen. Der bisher als fünfte, letzte Zehe bezeichnete Strahl ist vielmehr als erster anzusehen (vgl. auch ABEL, 1912). Aus meinen Untersuchungen geht nun hervor, daß die Phalangenformeln der Stegocephalen in der Tat an die Amphibien anschließen. Sie führen

uns sogar einen Schritt weiter rückwärts, so daß der Anschluß an eine noch reicher gegliederte Ausgangsform ermöglicht wird. Mit einiger Sicherheit glaube ich ferner festgestellt zu haben, daß unter den Stegocephalen wirklich noch fünffingerige Formen vertreten waren.

Betrachten wir zunächst die speziell den Urodelen am nächsten stehenden Formen, als welche ganz allgemein die Branchiosauridae genannt werden. Die Abbildungen der Versteinerungen von Protriton, Branchiosaurus, (wahrscheinlich auch Pelosaurus), die FRITSCH, GAUDRY und THEVENIN gegeben haben, zeigen einerseits, daß diese Formen vierfingerig waren, andererseits aber die höchst bemerkenswerte Tatsache, daß ihre Vorderextremität im vierten Finger drei Phalangen besaß, die Formel also 2, 2, 3, 3 lautete. Hier haben wir also wirklich auch bei einer urodelenähnlichen Form jene Übergangsstufe, welche heute noch von der Anurenhand festgehalten und vom Fuße von Manculus durchschritten wird. An Branchiosaurus schließen sich direkt die wirklich fünffingerigen Stegocephalen an, zunächst die Form Keraterpeton. Ihr soll nach FRITSCH und ZITTEL für Keraterpeton crassum die Phalangenformel 2, 2, 3, 3, 2 zukommen, womit ihre Hand mit dem Fuße der heutigen Urodelen übereinstimmen würde. Nach den Abbildungen FRITSCHS (siehe speziell Abb. 3, Taf. 30) kann ich für den 5. Finger aber nur eine Phalange feststellen, d. h. es tritt uns vielleicht in K. crassum die gleiche Übergangsstufe von Diemyctylus viridescens mit beginnender Reduktion des 5. Strahles entgegen. Einer anderen Form, K. galvanii, kam (siehe SMITH-WOODWARD und ABEL) die Handformel 2, 2, 3, 4, 3 zu, also bereits die Gliederung, die für den Fuß der heutigen Anuren typisch ist. Die gleiche Phalangenformel kam wahrscheinlich auch Melanerpeton und Sauropleura zu, d. h. alle diese Formen haben in der Hand die genau gleiche Anzahl von Phalangen besessen wie im Fuße, womit die Ähnlichkeit zwischen Hand und Fuß eine vollständige wird. Die Formel 2, 2, 3, 4, 3 scheint überhaupt die für den Fuß der Stegocephalen typische zu sein; die Branchiosauridae, ferner Lepterpeton, Limmerpeton, Amphibamus, Rhinesuchus und Chelidosaurus weisen sie auf. Wenigstens was die Gliederung der Phalangen anbetrifft, entspricht somit das Autopodium der meisten Stegocephalen tatsächlich dem von uns festgelegten Atavus der Amphibienextremität. Die Basipodiumelemente sind mit dieser Sicherheit nicht nachzuweisen. Sie sind bloß in zwei Formen, Archegosaurus und Eryops, erhalten geblieben. Bei Archegosaurus kann ich nur soviel bestimmen, daß die Centralia

in der Mehrzahl vorhanden waren. Nach dem von COPE abgebildeten Carpus von *Eryops* läßt sich jedoch feststellen, daß wahrscheinlich ein Basale commune, das Carpale praepollicis, ein Centrale proximale und zwei Centralia distalia vorhanden waren; also bis in alle Einzelheiten die Verhältnisse, welche dem ursprünglichsten Basipodium heutiger Urodelen (*Salamandrella*) zukommt. 1909 hat WILLISTON einen weiteren vollständig erhaltenen Tarsus eines Stegocephalen, *Trematops milleri*, abgebildet, der in allen Einzelheiten, besonders der Anzahl der Centralia (wobei das als  $ce_1$  von WILLISTON bezeichnete Element das Tarsale praehallucis darstellt), vollkommen mit dem Carpus von *Eryops* übereinstimmt, mit dem einzigen aber außerordentlich wichtigen Unterschied, daß *Trematops* tatsächlich statt des Basale commune zwei vollständig getrennte Tarsalia, ein  $ta_1$  und  $ta_2$ , aufweist. Ich glaube, daß damit auch im Basipodium der von uns gesuchte Atavus gefunden ist. Daß Reste des Präpollex und Postminus bei ihrer nur schwachen und stets knorpeligen Entwicklung nicht zu erwarten sind, ist selbstverständlich. *Trematops* zeigt aber noch eine weitere Eigentümlichkeit darin, daß sehr wahrscheinlich die Gliederung seiner Zehen eine noch reichere war als bei den übrigen Stegocephalen, indem seine Fußformel 2, 3, 4, 4, 3 lautet. Aus den Abbildungen FRITSCHS für *Keraterpeton crassum* glaube ich zwar schon bei dieser Form eine dreigliedrige zweite Zehe festgestellt zu haben, so daß ihre Formel 2, 3, 3, 4, 3 ist. Für *Keraterpeton galvanii* läßt sich sogar nach SMITH-WOODWARD ebenfalls die Formel 2, 3, 4, 4, 3 feststellen und genau das Gleiche ist nach FRITSCH für *Hylonomus* der Fall. Der Umstand, daß der zweite Finger bei allen Amphibien immer konstant zwei Phalangen besitzt, hätte leicht zur Annahme führen können, darin ein ganz charakteristisches Merkmal dieser Gruppe erblicken zu wollen. Sie hätte sich damit in einen scharfen Gegensatz zu allen übrigen Tetrapoden gestellt, bei welchen der zweite Finger stets drei Phalangen aufweist (vgl. HOWES und BROOM). Dieser Gegensatz ist wahrscheinlich, wie durch das Verhalten der Stegocephalen nahegelegt wird, nicht mehr aufrecht zu erhalten, denn es erfolgt im Fuße von *Keraterpeton*, *Hylonomus* und *Trematops* ganz entschieden eine auffällige Annäherung an die Verhältnisse, wie sie für die übrigen Tetrapoden typisch sind. Immer mehr nähern wir uns jener Formel 2, 3, 4, 5, 3, welche als die primitivste Formel der Landreptilien, wenn nicht sogar der Landvertebraten überhaupt bezeichnet worden ist (WILLISTON). Ob tatsächlich schon irgend ein Stegocephale (Sclero-

cephalus?) diese Formel aufweist, wie dies ebenfalls behauptet wurde (HOWES und SWINNERTON), ist fraglich. Der ganze Entwicklungsgang der Amphibien- und Stegocephalenextremität deutet jedoch wirklich auf eine zunehmende Vereinfachung und Reduktion der ursprünglichen Verhältnisse hin. Ich glaube deshalb, daß die Formel 2, 3, 4, 5, 3 (für den Fuß 2, 3, 4, 5, 4), welche schon bei den allerältesten und primitivsten Reptilien nachgewiesen ist, auch den Stegocephalen und Amphibien als Ausgangsform zukam, zumal wenn wir uns daran erinnern, wie sehr sich zwischen den Stegocephalen und den primitivsten Reptilien die trennenden Merkmale verwischen. Daß auch für die übrigen Tetrapoden, speziell die Mammalia, diese primitivste Phalangenformel die Grundlage bildete, ist mehr als wahrscheinlich (vgl. BROOM und ABEL). Ich gelange somit für die Amphibienextremität in Bezug auf ihre Phalangenformel zu folgender lückenloser Stufenreihe:

- 2, 3, 4, 5, 3 (4) = primitivste Tetrapoden.  
 2, 3, 4, 4, 3 = Fuß von Trematops, Hylonomus, Keraterpeton.  
 2, 3, 3, 4, 3 = Fuß von Keraterpeton crassum,  
 2, 2, 3, 4, 3 = } Fuß der meisten Stegocephalen, Fuß der Anuren.  
   } Hand von Melanerpeton, Keraterpeton, Sauropleura.  
 2, 2, 3, 4, 2 = Fuß von Amblystoma.  
 2 (1), 2, 3, 3, 2 = Fuß der meisten Urodelen.  
 2 (1), 2, 3, 3, 1 = Fuß von Diemyctylus viridescens; Hand von  
   Keraterpeton crassum?  
 2 (1), 2, 3, 3, — = Fuß von Manculus; Hand der Branchiosauridae  
   und der Anuren.  
 2 (1), 2, 3, 2, — = Fuß der 4-zehigen Urodelen; Hand der Urodelen.

Nicht nur in der Gliederung der Phalangenformel nähern sich die Stegocephalen (und mit ihnen die Amphibien) mehr und mehr den primitivsten Tetrapoden, sondern auch der Bau des Basipodiums gleicht mehr und mehr dem Carpus und Tarsus der primitiven Reptilien, soweit diese bekannt geworden sind (vgl. WILLISTON, BROOM u. a.). Im Carpus, seltener im Tarsus der Theromorpha und Therapsida (Casea, Trispondylus, Dimetrodon, Dicynodon, Theriodesmus usw., vor allem Ophiacodon) kann, abgesehen davon, daß jedem Fingerstrahl sein Basale zukommt, die wichtige Tatsache festgestellt werden, daß zwischen  $ba_1$  und  $r$  sive  $t$  das uns wohlbekannte Element „y“ auftritt, also ein  $ca$  praepollicis oder  $ta$  praehallucis. Es erstreckt sich zwar meistens vom Rande aus weit mehr ins Basipodium hinein,

als dies bei Amphibien und Stegocephalen der Fall ist, was die Vermutung nahelegt, daß es mit dem *ee* radiale (resp. tibiale) verschmolzen ist, ein Vorgang, der ja analog auch bei den Anuren eintritt. Einer der primitivsten Vertreter der Therapsida, *Seymournathus*, weist außer dem „y“ sogar noch einen Rest des Präpollex auf (BROOM, 1914). Von WATSON ist ganz allgemein auf diese Tatsache aufmerksam gemacht worden, daß am radialen (tibialen) Rande des Basipodiums ursprünglich ein Element, eben unser „y“, mehr vorhanden war als am ulnaren (fibialen) Rande. Seine Angaben für Amphibien, Stegocephalen, Reptilien und selbst Säugetiere könnten bei erneuter Durchsicht aller Tetrapoden leicht vermehrt werden. Unter den rezenten Reptilien weisen speziell die Chelonier, sodann auch Hatteria diesen ursprünglichen Aufbau des Basipodiums auf, und unter den Mammalia die Marsupialia. Es wird in Zukunft schwer halten in dieser auffälligen Ähnlichkeit der Extremitätengliederung je der niedrigststehenden Vertreter aller großen Tetrapoden-Abteilungen eine bloß zufällige Erscheinung erblicken zu wollen. Dies gilt speziell auch in Bezug auf das konstante Auftreten von randständigen Accessoria bei allen Tetrapoden (vgl. BARDELEBEN, ROSENBERG, EMERY, BAUR u. a. m.). Immer noch wird ihnen lediglich die Bedeutung sesamoider Knorpel zugeschrieben. Es möchte aber in diesem Zusammenhang von Wichtigkeit sein, darauf hinzuweisen, daß namentlich bei den Reptilien embryonal in genau gleicher Weise wie bei den Amphibien eine prochondrale Anlage des Präpollex nachweisbar ist. (Eigene Untersuchungen an *Lacerta vivipara*). Sie ist selbst in der so stark modifizierten Hand der Vögel festzustellen. (Eigene Untersuchungen an *Anas*, *Anser*, *Gallus*, *Columba*, *Larus*, *Melopsittacus* und verschiedenen *Passeres*). Es ist zwar in dieser embryonalen Bildung des Vogelflügels lediglich die Anlage des 1. Fingers erblickt worden, so daß sie erneut Anlaß dazu gegeben hat, die alte Homologisierungsweise Owen's der drei vorhandenen Fingerstrahlen des Flügels als 2. bis 4. Finger bestätigen zu wollen (vgl. SIEGLBAUER, 1910 und PREIN, 1915). Tatsächlich sind im Flügel der 1. bis 3. Finger erhalten geblieben, wie dies übrigens schon aus den Phalangenzahlen bei *Archaeopteryx* hervorgeht<sup>1)</sup>. Zum Postminus endlich steht wohl das Pisiforme im gleichen Ver-

1) Im embryonalen Flügel von *Anser anser* ist außer der Anlage des Präpollex und von vier Fingern auch die vorübergehende, aber deutliche Bildung des bisher nicht nachweisbaren 5. Fingers zu sehen. Diesen Befund beabsichtige ich in einer speziellen Veröffentlichung bekannt zu machen.

hältnis wie das von uns bei Amphibien nachgewiesene  $ba_6$ . Es tritt konstant bei niedrigen Reptilien und Mammaliern auf.

So kommen wir denn zum Schluß, daß der primitivste Typus, der Atavus, der Tetrapodenextremität in einer einheitlich gebauten, funktionell pentadaktylen Form bestanden haben muß, der aber beidseitig mindestens noch je ein Randstrahl zukam. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß dieser Ausgangstypus selbst auf eine noch reicher gegliederte und noch mehr Radien besitzende Urform zurückgeht.

Mit Bezug auf die Amphibien ist schließlich noch zu sagen, daß ihre Extremität durchaus nicht die ursprünglichen Verhältnisse aufweist, wie man bisher anzunehmen geneigt war. Sie ist sogar teilweise stark abgeändert worden, wobei im Einzelnen bald die Urodelen, bald die Anuren die höhere Spezialisierung erreichten. Insbesondere ist die ontogenetische Entwicklung der Urodelenextremität, aus welcher die schwerwiegendsten Folgerungen bezüglich der Phylogenie der Tetrapodenextremität überhaupt gezogen wurden, als sekundär abgeändert anzusehen. Die Anuren weichen ja auch, obwohl sie die höher differenzierte Gruppe der Amphibien darstellen, diesbezüglich von den übrigen Tetrapoden nicht ab. Bei den Urodelen aber ist die charakteristische progrediente Entwicklung des vorderen Autopodium-Randes mit dem frühzeitigen Erscheinen des 1. und 2. Fingers meines Erachtens eine Anpassung der aquatilen Larven an die Kriechbewegung auf dem Schlammboden der Gewässer. Ist es doch bezeichnend genug, daß unter den Urodelen selbst jene Formen, die sich am besten an ein ständiges Wasserleben angepaßt haben (*Proteus*, *Amphiuma*), bestrebt sind, ihre Extremitäten allmählich in einen ähnlichen, wenigstrahligen Typus unzuwandeln. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die fadenförmige Extremität von *Protopterus* und *Lepidosiren* in Anpassung an die gleiche Funktion entstanden ist. Bei unserer mangelhaften Kenntnis der funktionellen Bedingungen, welchen die Extremitäten der Urodelenlarven im Wasser zu genügen haben, ist es jedoch gewagt, mehr als die hier angedeuteten Vermutungen aussprechen zu wollen. Das Gleiche ist zu sagen, wenn wir schließlich noch nach den Bedingungen fragen wollen, unter welchen die Umwandlung der ursprünglich fünffingerigen Hand in eine vierfingerige erfolgte. Sicherlich ist es da die spezielle Art der Lokomotion gewesen, denn es kann die Reduktion des 5. Strahles durchaus nicht etwa als ein erstes Anzeichen einer beginnenden allgemeinen Reduktion der Extremität betrachtet werden. Vielleicht läßt sich eine Parallele ziehen

mit der besonderen Art der Kriechbewegung einer Reptiliengruppe, der Crocodilia, welche, von ähnlicher äußerer Konfiguration wie die Stegocephalen und Urodelen, unter ähnlichen Lebensverhältnissen lebt. Auch bei ihr zeigt sich die Tendenz zur Reduktion des 5. Strahles. Mit einer Phalangenformel von 2, 3, 4, 4, 3, für die Hand haben sie die genau gleichen, ersten Anfänge der Umwandlung der Extremität erreicht wie die Stegocephalen. Ganz allgemein läßt sich vielleicht soviel sagen, daß diese spezielle Art der Fortbewegung der Urodelen und Crocodilier (nach ABEL, 1912, Kriechbewegung) eine stärkere funktionelle Beanspruchung der inneren Finger des Autopodiums bedingt unter gleichzeitiger Entlastung des äußersten 5. Strahles, welcher allmählich der Reduktion verfällt. In der Hand der Urodelen und Anuren ist dieser Vorgang längst abgeschlossen worden. Im Fuß der Urodelen ist er heute noch im Gange, während der Fuß der Anuren sich durch seine sekundäre Anpassung an die Springfunktion seinem Einflusse wieder entzogen hat und fünfzig geblieben ist.

Vorliegende Untersuchung bildet die Zusammenfassung der Ergebnisse einer Reihe von Einzeluntersuchungen, welche ich im Laufe der Zeit zu veröffentlichen hoffentlich die Gelegenheit finden werde.

Es ist mir eine angenehme Pflicht Herrn Professor Dr. K. HESCHELER für die Überlassung einer Sammlung nordamerikanischer Urodelen des zoologischen Institutes der Universität Zürich, sowie Fräulein Privatdozent Dr. M. DAIBER für die Ermöglichung der Untersuchung einer vollständigen Entwicklungsreihe des Axolotls meinen wärmsten Dank auszusprechen.

Zürich, im September 1919.

#### Verzeichnis der im Texte und in den Abbildungen benutzten Abkürzungen.

V-Extremität = Vorderextremität.	bs = Basale commune.
H-Extremität = Hinterextremität.	y = Carpale praepollicis.
R = Radius.	sive Tarsale praehallucis.
U = Ulna.	ca = Carpale.
T = Tibia.	ta = Tarsale.
F = Fibula.	pp = Praepollex.
r = Radiale.	ph = Praehallux.
u = Ulnare.	pm = Postminimus.
t = Tibiale.	Mta = Metatarsale.
f = Fibuläre.	Mca = Metacarpale.
i = Intermedium.	S. A. = Körperlänge gemessen von der
ce = Centrale.	Schnauzenspitze bis zur Anus-
ba = Basale.	öffnung.

In den Abbildungen 1—12 wurde Knorpel schraffiert, Knochen schwarz angegeben.

## Literatur.

1912. ABEL, O., Grundzüge der Paläobiologie der Wirbeltiere. Stuttgart.
1885. BARDELEBEN, K., Zur Morphologie des Hand- und Fußskelettes. Sitzb. Jen. nat. med. Ges.
1885. BAUR, G., Zur Morphologie des Carpus und Tarsus der Reptilien. Zool. Anz. Bd. 8.
1886. BAUR, G., Der älteste Tarsus (Archegosaurus). Zool. Anz. Bd. 9.
1876. BORN, G., Die sechste Zehe der Anuren. Morph. Jahrb. Bd. 1.
- 1876—80. BORN, G., Zum Carpus und Tarsus der Saurier. Morph. Jahrb. Bd. 2 u. 6.
1882. BOULENGER, G. A., Catalogue of the Batrachia gradientia etc. in the Collection of the British Museum. London.
1906. BRAUS, H., Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. O. HERTWIG, Handbuch der vergl. u. exp. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 3, Teil 2.
1913. BROOM, On the Origin of the Mammalian Digital Formula. Anat. Anz. Bd. 43.
1834. DUGÈS, Recherches sur l'Ostéologie et la myologie des batraciens à leurs différents âges. Paris.
1890. EMERY, C., Zur Morphologie des Hand- und Fußskelettes. Anat. Anz. Bd. 5.
1897. EMERY, C., Die fossilen Reste von Archegosaurus und Eryops und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gliedmaßenskelettes. Anat. Anz. Bd. 14.
1883. FRITSCH, Fauna der Gaskohle und der Kalksteine der Permformation Böhmens. Prag. Bd. 1.
1902. FÜRBRINGER, M., Morphologische Streitfragen. Morph. Jahrb. Bd. 30
1901. GADOW, H., Amphibia and Reptiles. The Cambridge Nat. Hist. Vol. 8 London.
1864. GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergl. Anat. der Wirbeltiere. I. Carpus und Tarsus. Leipzig.
1876. GEGENBAUR, C., Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb. Bd. 2.
1879. GOETTE, Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelettes der Molche. Leipzig.
1892. HOWES, G. B., On the Pedal Skeleton of the Dorking Fowl, with Remarks on Hexadactylism and Phalangeal Variation on the Amniota. Journ. of Anat. and Physiol. Vol. 26.
1900. HOWES, G. B. and SWINNERTON, H., On the Development of the Skeleton of the Tuatara, *Sphenodon punctatus*. Trans. Zool. Soc. London. Vol. 16.
- 1897—1900. JAQUET, M., Contribution à l'anatomie comparée des systèmes squelettaires et musculaires. Arch. des Sciences médicales.
1897. MEHNERT, Kainogenesis als Ausdruck differenter phylogenetischer Energien. Jena. G. Schwalbe, Morph. Arbeiten.
1915. PREIN, F., Die Entwicklung des vorderen Extremitätenskelettes beim Huhn. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 51.
1901. RABL, C., Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschrift. wiss. Zool. Bd. 70.

1891. ROSENBERG, Über einige Entwicklungsstadien des Handskelettes der *Emys lutaria*. *Morph. Jahrb.* Bd. 18.
1907. SCHMALHAUSEN, Die Entwicklung des Skelettes der vorderen Extremität der anuren Amphibien. *Anat. Anz.* Bd. 31.
1908. SCHMALHAUSEN, Die Entwicklung des Skelettes der hinteren Extremität der anuren Amphibien. *Anat. Anz.* Bd. 33.
1910. SCHMALHAUSEN, Die Entwicklung des Extremitätenskelettes von *Salamandrella keyserlingii*. *Anat. Anz.* Bd. 37.
1904. SEWERTZOFF, A., Die Entwicklung der pentadaktylen Extremität der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* Bd. 25.
1899. SHITKOV, Über den Bau und die Entwicklung des Skelettes der freien Gliedmaßen des *Isodactylum Schrenkii*. *Zool. Anz.* Bd. 22.
1910. SIEGLBAUER, Zur Entwicklung der Vogelextremität. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. 97.
1879. STRASSER, H., Zur Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. *Morph. Jahrb.* Bd. 3.
- 1906–1910. THEVENIN, A., Amphibiens et Reptiles du terrain houillier de France. *Ann. de Paléont.* Tome 1 et 6.
1907. TSCHERNOFF, Zur Embryonalentwicklung der hinteren Extremität des Frosches. *Anat. Anz.* Bd. 30.
1913. WATSON, On the Primitive Tetrapod Limb. *Anat. Anz.* Bd. 44.
1876. WIEDERSHEIM, Die ältesten Formen des Carpus und Tarsus der heutigen Amphibien. *Morph. Jahrb.* Bd. 2, siehe auch Bd. 6.
1909. WILLISTON, New or little-known Permian Vertebrates. *Trematops. Journ. of Geol.* Vol. 17.
1911. WILLISTON, American Permian Vertebrates. The Univ. of Chicago Press.
1914. WILLISTON, Water Reptiles of the Past and Present. The Univ. of Chicago Press.
1897. WOODWARD, A. S., *Keraterpeton galvanii*. *Geol. Mag.* Vol. 4.
- 1887–1890. ZITTEL, *Handbuch der Paläontologie.* Bd. 3.
1918. ZITTEL, *Grundzüge der Paläontologie.* 3. Aufl.
1898. ZWICK, N., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung der Amphibiengliedmaßen, besonders von Carpus und Tarsus. *Zeitschr. wiss. Zool.* Bd. 63.
- Weitere Literaturangaben siehe bei BRAUS. 1906.

### Bücherbesprechungen.

**Mühlreiters Anatomie des menschlichen Gebisses.** 4. Auflage, bearbeitet von TH. E. DE JONGE COHEN. Leipzig, Arthur Felix. 1920. Preis geh. 15 M, geb. 22 M.

Das Buch von MÜHLREITER, das ursprünglich vorwiegend für die Bedürfnisse der Zahnersatzkunde geschrieben war, hat sich trotz des großen Wandels in der Ausbildung der Zahnärzte und der beträchtlichen Fortschritte unserer Kenntnisse von Bau und Gestalt der Zähne durch viele Jahrzehnte lebenskräftig erhalten und damit seinen guten Kern erwiesen. Mit der Zunahme des zahnärztlichen Studiums folgen die Auflagen rascher aufeinander. Während

zwischen der 1. und 2. Auflage 21 Jahre liegen, beträgt der Abstand zwischen der 3. und 4. nur noch 12 Jahre. Die neueste Auflage ist von DE JONGE COHEN, einem Schüler von L. BOLK, bearbeitet, der ebenso wie sein Lehrer an der wissenschaftlichen Erforschung des Gebisses lebhaften Anteil genommen hat. Dies bürgt dafür, daß die Neubearbeitung des bewährten Buches auf gründlicher Kenntnis der neuesten Forschungen beruht. Deren Einfügung in den alten Rahmen hat zu einer geringen Vermehrung des Umfanges geführt, die sich ziemlich gleichmäßig auf die verschiedenen Abschnitte verteilt. Die Einteilung des Buches ist dieselbe geblieben. Seine Ausstattung ist gut. Die Abbildungen sind um einige einfache Figuren vermehrt. Die Absicht des Verfassers und Verlegers, eine größere Zahl neuer Abbildungen beizugeben, scheiterte an den Zeitverhältnissen. Möchte sich die Hoffnung verwirklichen, in absehbarer Zeit die geplanten Abbildungen in selbständiger Sammlung herausgeben zu können.

**Rosenberg, Emil.** Die verschiedenen Formen der Wirbelsäule des Menschen und ihre Bedeutung. I. Teil. Jena, Gustav Fischer, 1920. 163 S., 25 Abb., 4 Tafeln. Preis geh. 50 M.

Der Inhalt der Monographie von ROSENBERG, von der bisher nur der I. Teil vorliegt, geht weit über das Gebiet der besonderen Frage hinaus, die aus dem Titel ersichtlich ist. Auf eine kurze Einleitung folgt ein Kapitel mit methodologischen Erörterungen, welches zwei Drittel der ganzen Schrift umfaßt. Hier schildert ROSENBERG die Gesichtspunkte, welche ihn bei zahlreichen früheren wie bei den vorliegenden Untersuchungen leiteten. Er setzt sich hier mit mancherlei Einwänden auseinander, die gegen seine Auffassung erhoben worden sind, und bringt grundsätzliche Fragen der Variationsforschung auch in Beziehung zur Vererbungslehre, namentlich zu WEISMANN, ferner zur Deszendenzlehre in klaren, auf ausgedehnten Studien und gründlichen Überlegungen beruhender Form zur Darstellung. Weiterhin wendet er sich zu seiner engeren Aufgabe und gibt in gesonderten Abschnitten eine Anweisung zur Aufstellung zuverlässiger Formeln der Wirbelsäule, eine Betrachtung über die Beziehungen der Rippen zum Brustbein und zum Rippenbogen, ferner über die Gestaltung des Seitenteils des Kreuzbeins und endlich eine eingehende Schilderung des von ihm befolgten außerordentlich gründlichen Verfahrens bei der Untersuchung der Wirbelsäulen erwachsener Menschen. Einen Teil der Ergebnisse dieser mühevollen Untersuchungen bringt in genauer Darstellung das zweite Kapitel der Schrift, welches auf Grundlage der bekannten Anschauungen ROSENBERGS die normale Wirbelsäule des Menschen und solche Wirbelsäulenformen schildert, welche höher entwickelt sind. Das Material lieferten dazu Varietäten, die an über 160 Wirbelsäulen von Niederländern beobachtet wurden als Ergänzung der Befunde, die von ROSENBERG an embryonalen menschlichen Wirbelsäulen und bei vergleichend anatomischen Untersuchungen erhoben und früher verwertet worden sind.

Die Ausstattung der Schrift ist nach jeder Richtung vorzüglich. Ein baldiges Erscheinen des zweiten Teiles der Arbeit, der die primitiven Formen der Wirbelsäule behandeln soll, wäre zum Abschluß der grundlegenden, überaus sorgfältigen Untersuchungen freudig zu begrüßen.

Gley, E. Die Lehre von der inneren Sekretion, ihre physiologischen Grundlagen und ihre Anwendung in der Pathologie. Autorisierte und erweiterte deutsche Ausgabe, übersetzt von ALEXANDER LIPSCHÜTZ. Aus: Abhandlungen und Monographien aus dem Gebiete der Biologie und Medizin. Herausgegeben von ALEXANDER LIPSCHÜTZ, Dorpat. Heft 1. Bern u. Leipzig 1920. Ernst Bircher. Preis geh. M. 30,—.

Eine zusammenfassende Darstellung des jetzigen Standes der Lehre von der inneren Sekretion wird auch dem Anatomen sehr willkommen sein und um so größere Beachtung finden, als sie aus der Feder eines Forschers stammt, der an der Förderung des von ihm behandelten Gebietes seit vielen Jahren mit solchem Erfolge mitgearbeitet hat wie E. GLEY. Die anatomische Seite der Frage wird nur kurz berührt durch eine histologische Charakterisierung der Drüsen mit innerer Sekretion. Der Hauptinhalt der Schrift ist physiologischer und chemischer Natur. Besonders wertvoll ist sie durch ausgedehnte Literaturnachweise. Die von A. LIPSCHÜTZ besorgte Übersetzung ist gut und sorgfältig.

## Personalia.

**Berlin.** Am 23. Januar verstarb Geheimrat WILHELM v. WALDEYER-HARTZ, Ehrenvorsitzender der Anatomischen Gesellschaft. Nachruf folgt.

**Graz.** Hofrat MORITZ HOLL ist am 11. Dezember 1920 gestorben. Nachruf folgt.

## Anatomische Gesellschaft.

Neues Mitglied.

KEIJI OKAJIMA, Anat. Inst. Keio-Universität Yotsuya, Tokyo.

Die nächste Tagung der Gesellschaft soll am 14.—16. April d. J. in Marburg a. L. stattfinden. Begrüßungsabend am 13. April. Um möglichst baldige Anmeldung von Vorträgen und Demonstrationen an den Unterzeichneten wird gebeten.

Der Schriftführer:  
H. v. EGGELING.

---

INHALT. Aufsätze. Hans Steiner. Hand und Fuß der Amphibien, ein Beitrag zur Extremitätenfrage. Mit 14 Abbildungen. S. 513—542. — Bücherbesprechungen. MÜHLREITERS Anatomie des menschlichen Gebisses, S. 542—543. — ROSENBERG, EMIL, S. 543. — GLEY, E., S. 544. — Personalia, S. 544. — Anatomische Gesellschaft, S. 544.

---

Abgeschlossen am 28. Januar 1921.

# 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.

---

53. Bd.

✻ 10. März 1921. ✻

No. 23/24.

---

## Aufsätze.

Nachdruck verboten.

### Die Entwicklung der Thymus beim Rind.

VON MARTIN HAGSTRÖM.

Mit 7 Abbildungen.

Aus dem anatomischen Institut in Upsala.

Die Verschiedenheit in grobmorphologischer Hinsicht, welche die Thymus bei verschiedenen Säugetierarten zeigt, hat HAMMAR (1909) veranlaßt, die verschiedenen Typen in drei Gruppen zusammenzufassen:

- I. Sowohl Hals- als auch Brustthymus finden sich vor.
- II. Die Thymus ist überwiegend oder ganz und gar intrathorakal gelegen.
- III. Die Thymus hat in ihrer Gänze zervikale Lage.

Zur Gruppe I gehören neben anderen das Schwein, das Rind und das Schaf. Von diesen Ungulaten ist, wie HAMMAR des weiteren ausführt, seit langem bekannt, daß die Thymus hier einen Brustteil, einen in der vorderen Brustapertur gelegenen Isthmus, einen medianen, vor der Luftröhre gelegenen Halsteil und zwei davon mehr lateralwärts ausweichende „Hörner“ aufweist, welche letztere sich nach vorn bis zum Unterkieferwinkel erstrecken, um dort zum

„Thymuskopf“ angeschwollen zu endigen. Hier hat, wie wir seit GROSCHUFFS (1896) Untersuchungen wissen, eine Parathyreoidendrüse (Parathymus nach GROSCHUFF) ihren Platz. Nach demselben Forscher soll beim Kalb der Isthmus während des ersten Lebensjahres, wenn nicht früher, völlig atrophieren. (Siehe das Zitat weiter unten.)

Über die Entwicklung der Thymus bei der eben erwähnten Gruppe sind verschiedene Untersuchungen angestellt worden; die meisten bezogen sich jedoch auf die Thymus des Schweins. Die Literatur über die Entwicklung der Schweinethymus bis zum Jahre 1911 ist bei ZOTTERMAN (1911) angeführt und ich brauche daher hier nicht näher auf dieselbe einzugehen, um so mehr als die Frage der Genese der Schweinethymus von ihm in ihren Hauptpunkten in überzeugender Weise klargelegt worden zu sein scheint. Er fand, daß die Schweinethymus sowohl ekto- als auch entodermalen Ursprung hat. Ein Teil dieser Drüse, die sog. Thymus superficialis, entwickelt sich in entsprechender Weise wie der Ductus praecervicalis des Menschen, den ZOTTERMAN Ductus praecervicalis medialis nennt. Dieser Teil ist also ektodermalen Ursprungs. Der Rest der Schweinethymus geht zum größten Teile aus der dritten Schlundtasche hervor, zu einem geringeren Teil aber aus dem blinden Endstück des Ductus praecervicalis medialis. Dieser zweite Teil der Thymus ist also teils ento-, teils ektodermaler Herkunft. Die Schweinethymus hat also in einem Teile einen gemischt ekto- und entodermalen Ursprung. Beide Teile bekommen im weiteren Verlaufe der Entwicklung typische Thymusstruktur.

PRENANT (1894) folgte der Thymusentwicklung beim Schaf. Er kam zur Ansicht, daß die „Vesicula thymica“ [Vesic. ectobranchialis nach der von mir benutzten Terminologie<sup>1)</sup>] entodermaler Herkunft sei. Er faßt sie als ein epitheliales Reserveorgan auf, welches zu Anfang eine passive Rolle spielt, dann aber proliferiert und den größten Teil des Thymuskopfes bildet. Es ist der äußere und größere Teil des Thymuskopfes, der von der in Frage stehenden Blase her stammt. Der innere und kleinere Teil stammt von der dritten Schlundtasche selbst. Das letztere gilt auch von dem ganzen übrigen Teil der Thymus. Es soll also nur ein Teil des Thymuskopfes von der Vesicula thymica gebildet werden; da aber diese nach PRENANTS Auf-

<sup>1)</sup> Hier und in der Folge benutze ich die von HAMMAR (1913) in Vorschlag gebrachte Terminologie.

fassung vom Entoderm her stammt, ist die ganze Schafthymus nach seiner Meinung offenbar ein entodermales Organ.

Beobachtungen, welche die Entwicklung der Kalbthymus betreffen, liegen nur von einer geringen Anzahl von Forschern vor. GROSCHUFF (1896), der die Entwicklung der Gland. parathyreoideae bei einer Anzahl von Säugetieren, darunter auch beim Rind untersuchte, machte auch Beobachtungen, welche die Thymusentwicklung betreffen. Nachdem er erwähnt hat, daß bei dem eben genannten Tier die Parathyreoideae III an den Spitzen der Thymushörner liegen, sagt er: „Unter anderem auch beim Rind werden diese Hörner — offenbar entsprechend dem starken Längenwachstum des Halses — weit kranialwärts ausgezogen; längs der Gefäßstämme der Carotis und Jugularis gelegen, enden sie weit oberhalb von der Schilddrüse in der Höhe der Carotidgabel. Während sie kranialwärts spindelförmig oder kolbig anschwellen, wird ihre Verbindung mit dem Brustteil der Thymus stielartig verdünnt; kurz vor der Geburt oder im ersten Lebensjahre schnürt sich dieser kolbige, beim Kalb bis 20 cm lange „Cervicalteil“ der Thymus durch Atrophie des Stiels vom Brustteil vollständig ab.“

VERDUN (1898), der auch seine Aufmerksamkeit auf das Verhalten beim Rind richtet, stellt fest, daß die ganze Thymus (mit Ausnahme der später genannten Thymus IV) sich aus der dritten Schlundtasche entwickle. Er macht folgendes „Résumé des faits concernant les Ruminants“: „La troisième poche endodermique fournit un diverticule inférieur ébauche du thymus III. Celui-ci se développe en longueur et présente bientôt les trois segments décrits par PRENANT. Le lobe céphalique (ou cervical antérieur) s'étend en haut jusqu'à la bifurcation de la carotide, où son extrémité est en rapport avec la glandule branchiale III (glandule thymique de PRENANT, corpuscule épithélial externe de KOHN) issue de la paroi ventrale de la troisième poche. La poche elle-même persiste jusqu'à un stade plus ou moins avancé sous forme d'un tractus épithélial creux reliant la glandule à la tête du thymus.“

Le fond du troisième sillon ectodermique s'isole sous forme d'une vésicule (vésicule thymique, KASTSCHENKO), qui prend contact avec le bord externe de la poche endodermique, avec laquelle elle peut s'aboucher par une ouverture très petite (stade de 15 millim.); elle s'atrophie ensuite en même temps que l'orifice de communication s'oblitére (stade de 16 millim.), et ne tarde pas à disparaître com-

plètement (stade de 18 millim). Elle ne prend donc aucune part à la constitution du thymus.“

Diese vorliegenden Ausführungen von PRENANT und VERDUN lassen in gleicher Weise ein Resultat bezüglich der Frage vermissen, wie weit die Vesicula ectobranchialis an der Thymusbildung beim Schaf, resp. beim Rind Anteil hat. Andere, spätere Untersuchungen in dieser Hinsicht sind mir nicht bekannt. Da ZOTTERMAN gefunden hat, daß die Schweinethymus von gemischt ekto- und entodermaler Herkunft ist, schien es von vermehrtem Interesse, die Frage einer neuerlichen Prüfung zu unterziehen. Auf Vorschlag von Prof. HAMMAR habe ich es daher zu meiner Aufgabe gemacht, durch eine auf Wachsrekonstruktionen gegründete Untersuchung festzustellen, wie dieses Verhalten sich bei *Bos taurus* gestalte. Das im Besitze des anat. Instituts in Upsala befindliche mikroskopische Material, welches ich zu diesem Zwecke benutzen durfte, stammte von einer schönen Reihe von ca. 25 in Serien geschnittenen Kalbsembryonen von 6—56 mm Länge. Die Schnitte waren 12  $\mu$  dick und mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt. Ich habe aus diesen Stadien einige besonders instruktive in der Größe von 6,2—26,5 mm Länge ausgewählt und nach BÖRNS Wachsplattenmethode die Kiemenspaltenorgane rekonstruiert. Die Rekonstruktionen sind bei 85facher Vergrößerung und mit 1 mm dicken Wachsplatten hergestellt. Außer der Thymus wurden auch andere Schlundtaschenderivate mitgenommen, teils deshalb, weil sie mit der Thymus zusammenhängen, und auch aus dem Grunde, weil sie gewisse Haltepunkte für die Beurteilung des Lageverhältnisses geben. Ich will in der vorliegenden Arbeit auch jene Punkte kurz berühren, deren Beobachtung bezüglich der anderen epithelialen Organe von besonderem Interesse sein kann. Große Gefäß- und Nervenstämmen sind auf der rechten Seite der Modelle wiedergegeben. In einem Teil der Fälle ist auch ein Teil des Perikards in die Rekonstruktion mitgenommen worden. Ferner habe ich die Halspartie eines Kalbsembryos von 20 cm Länge seziiert, dessen Thymus in der Hauptsache bereits die für das erwachsene Stadium kennzeichnenden Charakteristika angenommen hatte. Ein von Prof. HAMMAR früher gefertigtes Modell (von einem 37 mm langen Embryo) wurde mir von ihm zur Verfügung gestellt, um die Modellserien zu vervollständigen. Die Schnittserien, welche nicht rekonstruiert wurden, habe ich mikroskopisch untersucht, um auf diese Weise das Bild der Entwicklung, das die Rekonstruktionen ergaben, zu vervollständigen.

Ich werde jedoch im folgenden, von ein paar Ausnahmen abgesehen, nur die Rekonstruktionen beschreiben, da diese ein hinreichend klares Bild des Entwicklungsganges geben und die nicht rekonstruierten Stadien in allen wesentlichen Punkten die gewonnene Auffassung bekräftigen.

### Stadienbeschreibung.

Embryo 6,2 mm, Abb. 1.

Vier Schlundtaschen sind auf beiden Seiten deutlich ausgebildet. Die drei vorderen reichen bis zum Ektoderm und stehen in ihrer ganzen Höhe in Verbindung mit diesem. Die dritte Schlundtasche zeigt keine deutliche Ausbuchtung, weder an der dorsalen, noch an der ventralen Seite. Die vierte Schlundtasche reicht nicht bis ans Ektoderm, sondern wird von diesem durch eine dünne Mesenchymlage getrennt. Das Ektoderm zeigt an der Außenseite drei seichte Kiemenfurchen auf jeder Seite, entsprechend den drei vorderen Schlundtaschen. Bei diesem frühen Stadium hat die Entwicklung der Thymus noch nicht begonnen. Dagegen kann eine sich entwickelnde Anlage der Thyreoides mediana unterschieden werden, und zwar in der Mittellinie, in gleicher Höhe wie der zweite Kiemenbogen, wo sich eine deutliche ventrale Ausbuchtung vorfindet. Die Rachenhöhle ist ein langgestreckter, in dorso-ventraler Richtung abgeplatteter Hohlraum, der sich kaudalwärts verschmälert und nach den Seiten hin abflacht.

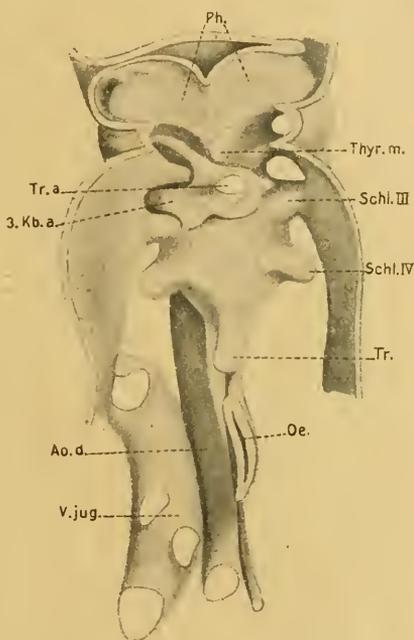


Abb. 1. *Bos taurus*. Embryo 6,2 mm. Ansicht von der Ventralseite. S. Erklärung der Abbildungen.

Embryo 9,9 mm, Abb. 2.

Die dritte Schlundtasche steht weiterhin in Verbindung mit dem Ektoderm, während die vierte hier weiter als vorher vom Ektoderm entfernt ist. Die dritte Schlundtasche zeigt eine deutliche ventrale

Ausbuchtung, welche eine von der kranialen und kaudalen Seite her plattgedrückte und gleichdicke, seitlich breitere, nach abwärts sich verschmälernde Tasche bildet. Mit ihrer ventralen Spitze ist die Tasche, besonders auf der rechten Seite, etwas gegen die Mittellinie gerichtet. An ihrer ventralen Seite, dicht an sie angedrückt, verläuft die dritte Kiemenbogenarterie. An der kaudalen Seite verläuft der N. X in gleicher Richtung wie die Arterie und in der gleichen Weise an die Thymusanlage angelagert. Die ventrale Spitze der Tasche

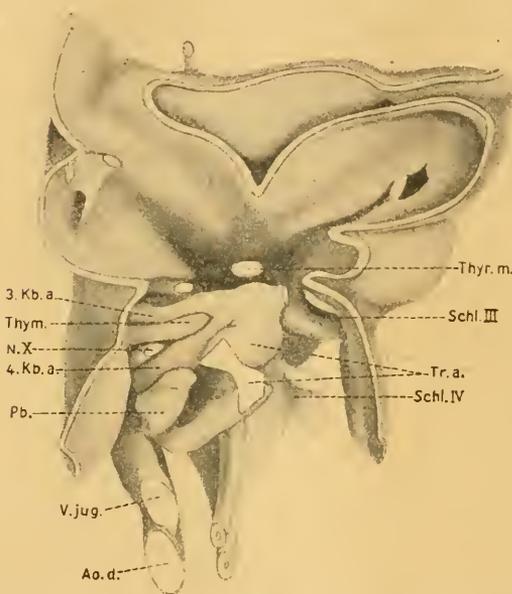


Abb. 2. *Bos taurus*. Embryo 9,9 mm. Ansicht von der Ventralseite.

ist in die Gabel eingepaßt welche die dritte und vierte Kiemenbogenarterie an ihrer Abgangsstelle zwischen sich bilden. Das Epithel stimmt hier fast völlig mit dem der Schlundtasche sonst überein. Es kann keine Verdickung desselben in der Ausbuchtung wahrgenommen werden. Auch an der dorsalen Seite der Schlundtasche erscheint eine Ausbuchtung, wenn auch in bedeutend geringerm Maße, ausgesprochen. Eine histologische Differenzierung fehlt dieser Bildung

sicherlich noch, doch geht aus ihrer Lage hervor, daß sie die erste Anlage der Parathyreoidea III darstellt.

Die mediane Thyreoideaanlage hat sich von der Rachenwand losgelöst und bildet einen im Mesenchym unmittelbar vor der Teilungsstelle des Truncus arteriosus liegenden, soliden Epithelballen. Die vierte Schlundtasche hat an ihrer kaudalen Fläche eine sackartige, hohle Ausstülpung bekommen, welche kaudo-ventralwärts gerichtet ist. Die fragliche Ausstülpung ist die Anlage des postbranchialen Körpers. An der dorso-lateralen Seite der vierten Schlundtasche buchtet sich eine noch ganz kleine Anlage der Parathyreoidea IV aus. Die Rachenhöhle hat weiter ihre in kaudaler Richtung sich verschmälernde

Form, doch ist sie an der ventralen Seite durch die Anlage der Zunge in ihrem mittleren Teile stark eingebuchtet, so daß die Rachenhöhle in der Nähe der Mittellinie bedeutend enger ist als weiter lateral.

Embryo 14,3 mm, Abb. 3.

Die Thymus ist in ventraler Richtung zu einem schmalen Stränge ausgewachsen, der in seiner ganzen Ausdehnung hohl ist, mit Ausnahme des am meisten ventral gelegenen Teiles. Der Strang schließt sich eng an die Arteria carotis an, deren bogenförmigem Verlaufe er folgt. Seine dorsale Hälfte ist also ventralwärts gerichtet, während die ventrale Hälfte in medialer Richtung abbiegt. Der dorsale Teil der Thymusanlage liegt weiterhin zwischen der dritten und der vierten

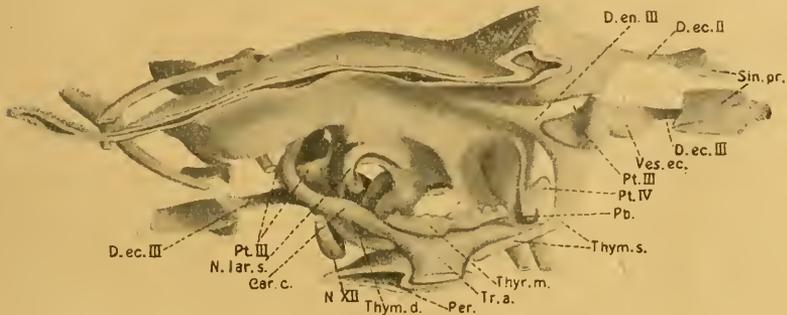


Abb. 3. *Bos taurus*. Embryo 14,3 mm. Cranio-ventrale Ansicht.

Kiemenbogenarterie, während ihr ventraler Teil durch das Wachstum der Anlage der ventro-lateralen Seite des Aortenbogens, resp. der Art. anonyma dextra dicht anliegt.

Die ventralwärts gerichtete Spitze der Thymus liegt dem Perikard an, und zwar vor dessen oberer Kuppel. Die Parathyreoidea III ist deutlich entwickelt und hat bei diesem Stadium von der dorsalen Wand der dritten Schlundtasche auf ihre orale Wand übergreifen. Die Carotis verläuft dicht an der oralen Seite der Parathyreoidea und macht dabei einen kräftigen Eindruck in dieselbe. Die Anlage zeigt nun deutliches, an Kapillaren reiches Parathyreoideagewebe. Die Verbindung zwischen der dritten Schlundtasche und der Rachenhöhle hat begonnen, sich zu einem Ductus entobranch. III zu verengen. Dicht hinter der dritten Schlundtasche liegt die durch Abschnürung des Fundusteils des Sinus praecervicalis entstandene Vesicula ectobranchialis, aber ohne jede Verbindung mit den in Frage stehenden Gebilden. Die Vesikel steht

durch einen Ductus ectobranch. III in Verbindung mit dem Sulcus praecervicalis. Der aborale Teil der Blase liegt eingesenkt ins Ganglion nervi X.

Auch die vierte Schlundtasche hat nun eine deutliche Grenze gegen die Rachenhöhle. Der ganze Schlundtaschenkomplex scheint sich in ventro-medialer Richtung verschoben zu haben, so daß er nun fast rein ventralwärts weist. Teils aus diesem Grunde und teils infolge ihrer Größenzunahme liegt die Parathyreoidea IV an der lateralen Seite des postbranchialen Körpers. Der latero-orale Teil des Komplexes geht auf beiden Seiten von einem ventral gerichteten, divertikelförmigen Teil der vierten Schlundtasche aus, in welchem Divertikel man wohl die Anlage einer Thymus IV vermuten kann. Der N. XII verläuft in einem weiten Bogen in medio-kranialer Richtung. Er zieht lateral an der Thymusanlage in ihrer halben Höhe vorbei. Der Nerv steht noch in keiner Verbindung mit dem Thymuskomplex. Der N. lar. sup. beschreibt an der medialen Seite um die Thymus einen Bogen, der mit seinem ventralen Teile in gleicher Höhe wie das kraniale Ende der Thymusanlage liegt. Auch dieser Nerv liegt in diesem Stadium nicht in unmittelbarer Berührung mit der dritten Schlundtasche oder ihren Derivaten. Die zweite Schlundtasche steht durch einen Ductus ectobr. II in Verbindung mit dem Sinus praecervicalis. Der Gang ist solid, und es ist schwer, hier sicher die Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm zu bestimmen.

Embryo 16,0 mm. Abb. 4.

Die Thymus ist weitergewachsen und reicht auf der rechten Seite, wo sie in ihrem unteren Teile eine fast horizontale Richtung hat, ein wenig tiefer als die Teilungsstelle der Truncus. Auf der linken Seite ist die Anlage mehr vertikal gerichtet und erstreckt sich auch tiefer nach abwärts. Das kaudale Ende der Thymus liegt auf jeder Seite unmittelbar vor und medial von der Kuppel des Perikards. Auf der rechten Seite steht das Perikard höher und erstreckt sich zwischen die Thymus und den Truncus arteriosus hinein, welches Verhalten möglicherweise die Ursache davon ist, daß sich die Thymus auf dieser Seite nicht so weit nach abwärts erstreckt. Auf beiden Seiten liegen die Thymusenden dicht angeschlossen ans Perikard. Die Thymus besitzt in ihrem oberen Teile ein sagittal gestelltes, schlitzförmiges, seitlich zusammengedrücktes, im unteren Teile ein feines, kreisförmiges Lumen. An einzelnen Stellen kann eine erste Andeutung

zur Knospung beobachtet werden. Der Strang, welcher früher an seinen freien Enden am schmalsten war, beginnt nun dort an Dicke zuzunehmen, während sein oberer Teil etwas dünner ist. Sicherlich beginnt nun das Längenwachstum des Halses sich geltend zu machen. Dieses geht nach HAMMAR (1904) in einer solchen Weise vor sich, daß der zu Beginn schmale Streifen auf dem Grunde des Sulcus praecervicalis an Breite zunimmt und die ventrale Fläche des Halses bildet. Damit scheint eine Streckung der ventralen Halsorgane vor sich zu gehen. Vergleicht man das frühere Stadium mit diesem, so zeigt sich, daß auch bei diesem letzteren Stadium die Gebilde an der ventralen Seite des Halses schon ein wenig in vertikaler Richtung ausgezogen sind. Die mediane Thyreoideaanlage liegt nun nicht wie bisher unmittelbar

neben der Teilungsstelle des Truncus arteriosus; dieses Gefäß hat offenbar schon seine kaudale Wanderung begonnen und ist durch ein deutliches Bindegewebslagervon der Thyreoidea getrennt. Ein Ductus entobranch. III besteht noch, wenn auch bedeutend eingeengt. Ein indifferent

Rest der dritten Schlundtasche findet sich noch vor, eingeschoben zwischen Parathyr. III und Thymusanlage. Die Parathyr. III. ist gewachsen und hat noch mehr auf die kraniale und laterale Seite übergreifen. An ihrer ventro-kranialen Fläche besitzt die Parathyr. III eine kräftig markierte Furche für die Carotis. Die Teilungsstelle zwischen Carotis externa und interna liegt ungefähr in gleicher Höhe wie die Grenze zwischen Parathyr. III und Thymus. Der Ductus ectobranch. III ist atrophiert. Auch die Vesikel hat ihre Rückbildung begonnen und ist bedeutend kleiner als bei dem vorhergehendem Stadium. Außerdem hat die Blase eine veränderte Lage und ist mehr medial- und ventralwärts verschoben. Die dorsale Hälfte der Blase liegt eingebettet in das Ganglion nervi vagi. In ventro-lateraler Richtung besitzt die Blase eine Verlängerung,

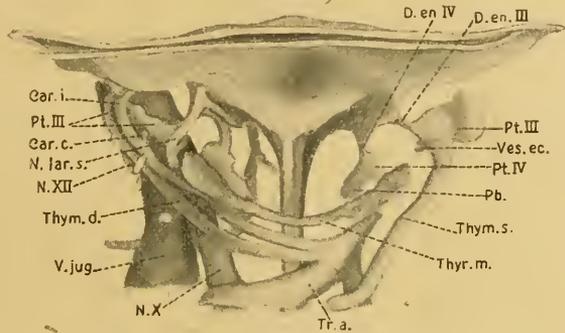


Abb. 4. *Bos taurus*. Embryo 16,0 mm. Ansicht von der Ventralseite.

welche sich in den Rest, der von der dritten Schlundtasche zurückgeblieben ist, hinein erstreckt, an jener Stelle, wo dieser mit einem blasenartig erweiterten Ende abschließt. Das Epithel in der Blasenwand ist scharf abgegrenzt und es können keine Bilder von Zellwanderung beobachtet werden. Der Ductus ectobranch. II ist in diesem Stadium vollkommen atrophiert. Die Thyreoidea mediana ist kräftig nach den Seiten hin ausgewachsen, so daß ihre Endpartien ein Stück unter den medialen Enden der Parathyr. III liegen. Die Parathyr. IV ist von ihrer Lage lateral vom postbranchialen Körper lateralwärts abgewichen, so daß sie nun latero-dorsal von demselben gelegen ist. Der postbranchiale Körper hat sich in ventraler Richtung verschoben. Der Ductus entobranch. IV ist eingengt, aber weiterhin hohl. Er steht nach abwärts zu mit seinem Lumen in Verbindung mit dem hohlen postbranchialen Körper (medialwärts) und geht lateralwärts auch in eine Verlängerung an der ventralen Seite der Parathyreoidea III über, welche der Anlage der Thymus IV im vorhergehenden Stadium entspricht, aber weit kleiner und undeutlicher ist. Der Laryngeus- sup.-Bogen hat seine Lage nicht verändert. Er steht noch immer nicht in enger Berührung mit dem Thymuskomplex. Der Hypoglossusbogen hat eine bedeutende Verschiebung in kranialer Richtung erfahren, so daß er nun knapp unterhalb der Grenze zwischen Thymus und Parathyr. III vorbeizieht (bei dem früheren Stadium ungefähr in halber Höhe des Thymusstranges). Er liegt dicht angelagert an die laterale Seite des oberen Thymusendes, macht aber weiterhin keinen tieferen Eindruck in dieselbe.

Embryo 20.6 mm, Abb. 5.

Der Ductus entobr. III ist atrophiert, und der Thymuskomplex ist nun ohne direkte Verbindung, weder mit dem Ektoderm der Körperoberfläche noch mit dem Entoderm des Darmrohrs. Die Thymus ist bedeutend länger geworden und in ihrer Längsrichtung noch mehr kranio-kaudalwärts gerichtet, so daß die Thymusanlage bei ihrer bloß schwachen Kaudalkonvergenz hier fast parallel mit Ösophagus und Trachea verläuft. Sie reicht immer noch mit ihrem unteren Ende ein kurzes Stück weiter kaudalwärts, als die Teilungsstelle des Truncus liegt, während ihr oberes Ende in der Nähe der Teilungsstelle der Carotis liegt. Sie hat also bei ihrer Entwicklung mit dem Längenwachstum der Carotis gleichen Schritt gehalten. Das kaudale Ende des Stranges ist deutlich entwickelt, gegen die mediale Seite zu umge-

bogen und zeigt eine ausgeprägte Knospung. Das Perikard reicht an der ventralen Seite der freien Enden der Thymusanlage ein gutes Stück nach aufwärts, sicherlich teilweise auf Grund des Wachstums des Herzens und des zunehmenden Raumbedürfnisses. Auch in ihrem oberen Teile zeigt die strangförmige Thymusanlage eine Andeutung von Knospung. Sie hat in ihrer ganzen Ausdehnung noch ein Lumen. Auch die Längsachse der Parathyr. III hat hier mehr kranio-kaudale Richtung und dazu ist sie in Beziehung zum Thymusstrang medialwärts verschoben, wie es scheint, wenigstens teilweise durch Einwirkung des N. XII, dessen Bogen sich noch weiter in kranialer Richtung verschoben hat

und nun dem mittleren Teile der Parathyreoidea III, ungefähr in gleicher Höhe wie die Carotidgabel, dicht anliegt. Der mediale Teil der Parathyreoidea III wurde dabei gleichsam in den Laryngeus - superior-Bogen eingesenkt, so daß dieser Nerv einen tiefen Eindruck in der medio-kaudalen Kante der Parathyreoidea hervorruft. Die Carotis verursacht weiterhin eine deutliche Furche in der ventralen Fläche der Parathyr. III. Das in Frage stehende Organ kommt auf diese Weise gleichsam eingeklemmt zwischen die Carotis (ventral) und das Gangl. N. X (dorsal) zu liegen, während seine dorso-kaudale Kante lateral dem Bogen des Hypoglossus, medial dem des N. lar. aufliegt. Zwischen den beiden letztgenannten Nerven setzt sich die strangförmige Thymusanlage in kaudaler Richtung fort. Ein Rest der dritten Schlundtasche ist als eine kleine Blase im dorsalen Teil der Parathyreoidea zurückgeblieben. Die Vesicula ectobranchialis hat sich weiterhin verkleinert und liegt nun ein gutes

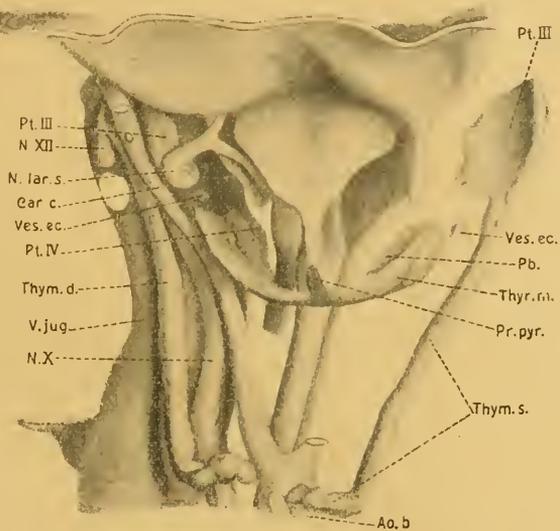


Abb. 5. *Bos taurus*. Embryo 20,6 mm. Ansicht von der Ventralseite.

Stück nach aufwärts, sicherlich teilweise auf Grund des Wachstums des Herzens und des zunehmenden Raumbedürfnisses. Auch in ihrem oberen Teile zeigt die strangförmige Thymusanlage eine Andeutung von Knospung. Sie hat in ihrer ganzen Ausdehnung noch ein Lumen. Auch die Längsachse der Parathyr. III hat hier mehr kranio-kaudale Richtung und dazu ist sie in Beziehung zum Thymusstrang medialwärts verschoben, wie es scheint, wenigstens teilweise durch Einwirkung des N. XII, dessen Bogen sich noch weiter in kranialer Richtung verschoben hat

Stück medial vom oberen Ende der Thymusanlage, knapp lateral und dorsal vom lateralen Ende der Thyreoidea. Sie entbehrt jeder Verbindung mit dem aus der dritten Schlundtasche hervorgegangenen Komplex. Das Bläschen liegt auch jetzt mit seiner dorsalen Hälfte ins Ganglion nodosum eingesenkt. Die Thyreoidea med. zeigt einen ziemlich kräftigen Processus pyramidalis. Dieser ist durch einen beträchtlichen Abstand vom Aortenbogen (Ao.-b.) getrennt. Der Duct. entobrach. IV ist mit Ausnahme seines kranialsten Teiles atrophisch geworden. Die Parathyr. IV hat sich weiter dorsalwärts gedreht, so daß sie nun gerade dorsal vom postbranchialen Körper liegt. Sie hat sich auch ein wenig gesenkt. Der postbranchiale Körper liegt mit seiner lateralen Fläche der Innenseite des Schilddrüsenhornes an. Er ist hohl und steht mit seinem oberen Teile in Verbindung mit einem kurzen Kanal, einem Reste der vierten Schlundtasche, der an der ventralen Fläche der Parathyr. IV verläuft. Die Grenze zwischen der Thyreoid. med. und dem postbranchialen Körper ist teilweise unscharf.

Embryo 26,5 mm, Abb. 6.

Die beiden Thymusdrüsen erstrecken sich hier ein bedeutendes Stück an der Vorderseite des Truncus nach abwärts, wo sie rückwärts tief in die höchste Kuppel des Perikards eingesenkt liegen. Auf der linken Seite erstreckt sich die Pleurahöhle nach aufwärts zu bis zum oberen Teil der Brustthymus. Der Brustteil ist in Entwicklung begriffen, indem eine kräftige Knospung nach allen Richtungen hin vor sich geht. Hier haben sich die beiden Thymusdrüsen so dicht aneinander gelegt, daß die Grenze zwischen ihnen an gewissen Stellen schwer zu bestimmen ist. Sie liegen in ihrem kaudalen Drittel verhältnismäßig nahe beieinander, streben aber in kanialer Richtung auseinander, so daß sie zusammen eine Y-förmige Figur bilden. Zum Unterschied von dem früheren Stadium, wo die Rippen noch nicht zur Ausbildung gekommen waren, sind sie bei diesem Stadium in ihrem knorpeligen Vorstadium zu relativ starker Entwicklung gelangt. Dadurch scheinen die Halsorgane, welche in der oberen Brustapertur liegen, von den Seiten zusammengedrückt worden zu sein, so daß sie hier näher aneinander zu liegen kommen. Ferner sind es zwei Partien des Thymusstranges, welche eine kräftigere Entwicklung einzugehen beginnen, teils durch Verdickung des Stranges und teils durch Knospung. Teils ist dies die oberste Partie, die dicht unter der Parathyr. III liegt, teils sind es die untersten Teile der Y-förmig

divergierenden Schenkel. Der erstgenannte Teil soll den Thymuskopf bilden, der letztgenannte die eigentliche Halsthymus. Der Thymustrang ist in seinem oberen Teile solid, besitzt aber in seinem mittleren Teile hier und da ein feines Lumen. Im Brustteile sind die Zellen protoplasmareicher und deutlich in Proliferation begriffen. Die Parathyr. III zeigt eine sehr tiefe, ventrale Furche für die Carotis. Die Drüse umfaßt  $\frac{2}{3}$  des Umfangs des Gefäßes. Der Hypoglossus ist weiter kranialwärts gewandert und liegt nun der kranialen und lateralen Kante der Parathyreoidea an, wobei er in dieselbe eingedrückt ist. Gleichzeitig ist die Parathyreoidea weiter medialwärts verschoben, so daß ein großer Teil derselben auf den N. lar. sup. zu liegen kommt. Sicherlich wirkt der Laryng. sup. zurückhaltend auf das obere Ende des Thymuskomplexes. Ein anderer Faktor, der möglicherweise in der gleichen Richtung wirkt, ist das Verhalten der Carotis zur Parathyr. III. Während diese in die Vorderseite der Parathyr. III eingesenkt liegt, biegt sie nämlich um die untere Kante der

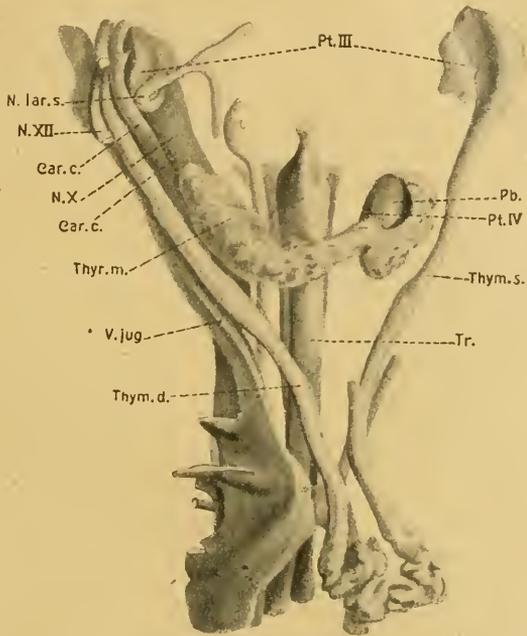


Abb. 6. *Bos taurus*. Embryo 26,5 mm. Ansicht von der Ventralseite.

Parathyreoidea medial- und dorsalwärts und legt sich dem kaudalen Anteil des Laryn. sup.-Bogens dicht an. So wird eine Art Gabel oder Sattel gebildet, in welchem der mediale Teil der Parathyreoidea ruht. Auf diese Weise wird das obere Ende der Thymusanlage auch in diesem Stadium von Nerven und Gefäßen umgriffen. Die Vesicula ectobranch. findet sich nur mehr auf der linken Seite in Form einer kleinen Blase vor, welche ganz und gar im Ganglion nervi X eingeschlossen liegt. Sie zeigt eine scharfe Grenze gegen die Umgebung, ist aber be-

dentend kleiner als bei dem 20,5 mm langen Stadium. Sie liegt in einer Höhe, welche dem kaudalen Ende der Parathyr. IV entspricht. Auf der rechten Seite findet sich kein Rest der Blase mehr vor. Der postbranchiale Körper liegt so dicht ins Seitenhorn der Thyreoidea eingesenkt, daß nur seine mediale Fläche frei ist. Er entbehrt eines Lumens und zeigt eine deutliche Grenze gegen die Thyroid. med. Dorsalwärts steht er mit der Parathyr. IV in Verbindung.

Embryo 25,6 mm (nicht rekonstruiert).

Dieser ist weiter entwickelt als der vorhergehende, aber auf Grund der stärkeren Nackenkrümmung von geringerer Länge. Hier ist der Hypoglossus ganz und gar an der Parathyr. III vorbeipassiert und liegt nicht mehr in Berührung mit derselben. Die Thymus gleicht der im vorhergehenden Stadium beschriebenen.

Embryo 29,7 mm (nicht rekonstruiert).

Der Hypoglossus liegt, wie im früheren Fall, kranial von der Parathyr. III. Der N. lar. sup. verläuft in gleicher Weise wie bei dem Stadium von 26,5 mm Länge, liegt aber nicht so dicht neben der Parathyr. III. Auf einer Seite sogar keine Berührung. Kräftige Knospung in Hals- und Brustthymus. Die Partie dazwischen verbleibt schmal und nähert sich der entsprechenden Partie auf der anderen Seite zur Bildung des sog. Isthmus des Organs.

Embryo 37 mm, Abb. 7.

Die Thymus ist hier in ihrer Entwicklung so weit gekommen, daß ihre definitive Form sich erkennen läßt. Hals- und Brustthymus sind durch Knospung weitergewachsen, ebenso der kranialste Teil, der Thymuskopf. Die Hörner und der Isthmusteil haben dagegen noch den Charakter von schmalen Strängen. Die Parathyr. III ist medialwärts verschoben, so daß sie nun medio-dorsal von der Carotis liegt. Die Furche für dieses Gefäß ist bedeutend schwächer, hier kaum bemerkbar. Kaudo-lateralwärts hängt die Parathyr. III mit dem Thymuskopf zusammen, der nun einen recht kräftigen Entwicklungsgrad erreicht hat. Parathyreoidea und Thymus werden durch kein Bindegewebe mehr getrennt. Unterhalb des Thymuskopfes folgt als eine lange, schmale Partie das Thymushorn oder „der intermediäre Strang“, der der lateralen Seite der Thyreoidea dicht anliegt. Weiter nach abwärts folgt dann die eigentliche Halsthymus, eine spindel-förmige Partie von relativ bedeutender Dicke. In ihrem unteren Teile

hat sie sich an die Halsthymus der gegenüberliegenden Seite angelegt und bereitet so die definitive Thymusform vor, indem die beiden Thymusdrüsen nun mit Ausnahme ihres kranialsten Teils aneinander liegen. Es folgt der Isthmuseil, „die cervico-thorakalen Stränge“, bestehend aus zwei schmalen, dicht aneinander liegenden Strängen. Mit diesem Teile ist die Thymus nach abwärts in die Brusthöhle gekommen und erreicht dort mit einem langgestreckten, kräftigen Brustteil ihren Abschluß. Besonders lebhaft Knospung in den drei am kräftigsten entwickelten Teilen. Der postbranchiale Körper zeigt eine deutliche Grenze gegen die Thyreoid. med. und enthält dunklergefärbte und protoplasmaärmere Zellen als diese. Er hat die Verbindung mit der Parathyr. IV verloren, welche nun der dorsalen Fläche des Thyreoid horns anliegt. Auf dem Modell wurde ein Teil der Thyreoid. med. fortgeschnitten, um den linken postbranchialen Körper bloßzulegen. Sonst ist er zum größten Teile von den Thyreoidabalken umwachsen. Der Hypoglossusbogen verläuft in diesem Stadium kranial von der Parathyr. III. Der N. lar. sup. liegt auf der medialen Seite des Thymuskopfes, kaudal von der Parathyr. III, und steht mit beiden nicht in Berührung. Die Brustthymus ist mit ihrer linken Seite dicht der Pleura parietalis aufgelagert, ventral und medial vom Perikard.

Was die histologische Differenzierung im Bereiche der Thymusanlage anbelangt, so tritt eine solche zuerst bei einem Embryo von etwa 26 mm Länge auf, indem hier eine beginnende Lymphozyteninfiltration beobachtet werden kann. Vorher ist das Epithel der Thymusanlage fast übereinstimmend mit dem der dritten Schlundtasche, obgleich die Thymuszellen protoplasmareicher sind, be-

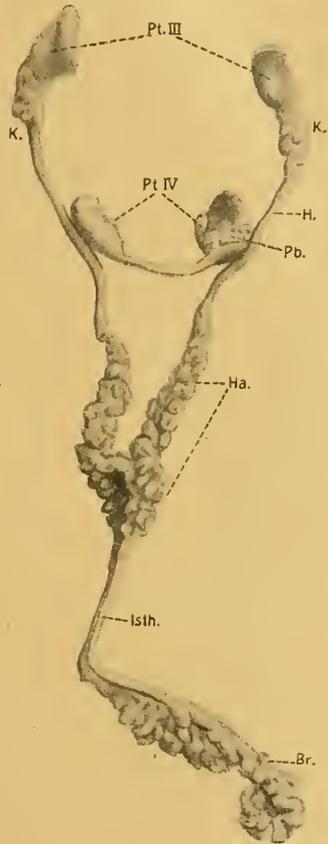


Abb. 7. *Bos taurus*. Embryo 37 mm. Ansicht von der Ventralseite.

sonders im kaudalen Ende der Anlage, wo das Längenwachstum am kräftigsten ist. Der Unterschied zwischen Rinde und Mark kann frühestens bei einem 30 mm langen Embryo beobachtet werden. Andererseits mangelte noch bei einem 40,2 mm langen Embryo die Differenzierung zwischen Rinde und Mark. Zuerst erhält die Halsthymus ihr Mark, kurze Zeit später auch der Brustteil. Die Differenzierung schreitet derart fort, daß bei einer Fötuslänge von 56 mm die ganze Thymus mit Ausnahme gewisser Teile des Isthmus markhaltig geworden ist. Der Halsteil geht in der Entwicklung stets voraus, indem das Mark hier schon in die Knospen eindringt, während im Brustteile das Mark zu dieser Zeit nur die zentrale Partie der rosettenartigen Querschnittsfigur umfaßt.

Das Dickenwachstum der Thymusanlage geht durch Knospung vor sich. HAMMAR (1911) hat Ungleichheiten der Thymus des Menschen und des Kalbs in dieser Hinsicht nachgewiesen. Beim Kalb werden die Lobuli durch wirkliches Auswachsen von Knospen aus der schmalen, strangförmigen Thymusanlage gebildet, während beim Menschen die Lappenbildung in der Weise vor sich geht, daß Bindegewebe in die voluminöse, kolbige Thymusanlage einwächst und diese in Lappen aufteilt.

Wenn ich nun meine Beobachtungen in bezug auf die Entwicklung des ventralen Divertikels der dritten Schlundtasche zusammenfassen soll, so bekomme ich folgendes Resultat:

Das in Frage stehende Divertikel, welches zu Beginn eine von der kranialen und der kaudalen Seite plattgedrückte Tasche bildet, welche mit ihrer Spitze zwischen die dritte und die vierte Kiemenbogenarterie eingepaßt ist, wächst zu einem schmalen, hohlen Strang aus. Dieser ist zu Beginn ventralwärts gerichtet, bekommt aber mehr und mehr kaudale Richtung, parallel mit der Längsachse des Körpers. Auf die weitere Entwicklung der Thymusanlage scheinen gewisse äußere, mechanische Faktoren mit großer Wahrscheinlichkeit einen Einfluß auszuüben. Diese sind, soweit ich feststellen konnte:

1. Der Zusammenhang des Thymuskomplexes mit dem Rachen.
2. Angrenzende Nerven und Gefäße.
3. Die Anlagerung des kaudalen Thymusendes ans Perikard.
4. Die Ausbildung der oberen Brustapertur.

ad 1. Ganz sicher wirkt der Zusammenhang mit dem Rachen zurückhaltend auf das obere Ende des Komplexes, wenigstens so

lange, als der Ductus entobr. III etwas voluminös ist, und bei Tieren mit Halsthymus bleibt, wie es scheint, die Verbindung mit dem Rachen länger bestehen als bei Tieren mit Brustthymus. Diese Fixierung durch den Duct. entobranch. III ist jedoch offenbar vorübergehender Natur.

ad 2. Indem der Hals sich streckt, während die beiden Thymusdrüsen mit ihren medialwärts gerichteten Ausbiegungen unten fixiert werden, kommt ein Zug nach abwärts zustande, während gleichzeitig ein aktives Wachstum der Thymus nach abwärts stattfindet. Der Ductus entobr. III atrophiert und der zweite hier genannte Faktor tritt in Wirksamkeit, die Nerven und Gefäße nämlich, welche den Thymuskomplex umgeben. Sobald das mediale Ende der Parathyr. III seine Verbindung mit dem Rachen gelöst hat, wird es vom N.-lar.-sup.-Bogen umfaßt, der seine Lage unverändert beibehält. Gleichzeitig verschiebt sich der Hypoglossusbogen in kranialer Richtung und stößt dabei auf den lateralen Teil der Parathyr. III. Der Hypoglossus wandert weiter und drängt dabei die Parathyreoidea medialwärts, so daß der größte Teil derselben auf den N. lar. sup. zu liegen kommt. Dazu biegt die Carotis in dorsaler und medialer Richtung gegen das kaudale Ende der Parathyreoidea ab, wobei sie den N.-lar.-sup.-Bogen kreuzt und auf diesen zu liegen kommt. Auf diese Weise entsteht eine Art Gabel oder Sattel, in welchem die Parathyreoidea ruht (26,5 mm). Diese wird an den meisten Seiten von Nerven und Gefäßen umschlossen: dorsal vom Gangl. nodosum nervi X; lateral vom Hypoglossus; ventral von der Carotis; kaudal vom N. lar. sup. und der Carotis. Alle diese relativ festen Gebilde bewirken sicherlich einen bedeutenden Widerstand gegen Verschiebungen der Parathyreoidea in der einen oder der anderen Richtung. Besonders dürfte der N. lar. sup. große Bedeutung für die Fixierung des kranialen Teiles des Thymuskomplexes besitzen. Die Bedeutung des Hypoglossus scheint höchstens eine indirekte oder die zu sein, daß er bei seiner Wanderung die Thyreoidea medialwärts verschiebt, so daß sie auf den N.-lar.-sup.-Bogen zu liegen kommt.

ad 3. Indem der Hals wächst, wird die Kuppel des Herzbeutels mehr und mehr kaudalwärts verschoben, die freien Enden der Thymus aber bleiben die ganze Zeit über in Berührung mit demselben. Bei den jüngeren Stadien reicht die Thymus der rechten Seite in der Regel nicht so tief als die der linken. Das Perikard liegt nämlich auf dieser Seite höher. Bei älteren Stadien wird der Kontakt zwischen Thymus

und Perikard so intim, daß auf dem letzteren Abdrücke der Knospen des kaudalen Thymusendes entstehen. Die Lage der Thymusanlage in ihrem Verhalten zum Perikard ändert sich im Laufe der Entwicklung. Zu Anfang liegt sie mit ihren freien Enden vor dem kranialsten Teile des Perikards, später wird das Lageverhältnis das entgegengesetzte. Einen Lagewechsel von ganz der gleichen Art hat HAMMAR bei der Entwicklung der menschlichen Thymus angetroffen.

ad 4. Die Ausbildung der ersten Rippen hat eine Annäherung der unteren Drittel der beiden Thymusanlagen aneinander zur Folge. Die Ausbildung des schmalen Isthmusteiles gerade in der oberen Brustapertur wird wohl dadurch verursacht, daß dieser enge Raum mit seinen dicht aneinander gedrängten Gebilden ein reichlicheres Dickenwachstum der Thymus in dieser Gegend nicht zuläßt. Ein solches kommt statt dessen unmittelbar oberhalb und unterhalb der Apertur zustande.

Es scheint nachgewiesen worden zu sein, daß auch bei anderen hinsichtlich der Thymusgenese untersuchten Spezies der N. XII in eine gewisse Verbindung mit dem Thymuskomplex tritt. Nach den Befunden von ZOTTERMAN beim Schweine und HANSSON beim Kaninchen steht der Hypoglossus zu Anfang in gleicher Lagebeziehung zur Thymus. Der Nerv liegt während seiner Wanderung der lateralen Fläche der Thymusanlage dicht an. Der Nervenbogen wandert so auf seinem Wege nach aufwärts an der Parathyr. III vorbei, stößt aber dabei auf den Ductus praecervic. medialis, welcher hier in latero-medialer Richtung zur dorsalen Fläche der Parathyreoidea verläuft und so den Hypoglossus kreuzt. Bis zu diesem Zeitpunkte war der Verlauf der Entwicklung ungefähr derselbe, aber nun tritt ein wesentlicher Unterschied ein, indem der Duct. praecerv. med. beim Kaninchen atrophisch wird und der Hypoglossus sich weiterhin kranialwärts verschiebt, während beim Schwein der erwähnte Ductus bestehen bleibt und sich zu einem Teil des Thymuskopfes umbildet. Dadurch zerfällt der letztgenannte in zwei Teile, einen lateralen und einen medialen, welche miteinander durch einen schmalen Strang von Thymussubstanz in Verbindung stehen, der quer über den Hypoglossusbogen verläuft. Es macht auf diese Weise den Eindruck, als wäre der Thymuskopf auf dem Hypoglossusbogen aufgehängt. Bei einem Teil der Fälle schneidet der Nerv sogar durch diese Brücke von Thymussubstanz hindurch. Beim Meerschwein zeigte RUBEN, daß sich der Hypoglossus hier noch anders verhalte. Der Nerv wandert bei diesem Tier während seiner

Verschiebung an der medialen Seite der Thymus vorbei. Am kranialen Ende derselben trifft der Hypoglossus auf die Parathyr. III, welche eine strangförmige Fortsetzung nach abwärts an der medialen Seite des Nerven besitzt. Der Nerv stößt auf die Grenze zwischen Thymus und Parathyreoidea und trennt sie voneinander.

Ich habe durch Untersuchung einiger Schnittserien von Schafembryonen eine Vorstellung darüber zu bekommen gesucht, wie sich die besprochenen Bildungen beim Schaf verhalten. Was den N. XII anlangt, so kommt er wie beim Kalb, Schwein, Kaninchen und Menschen auf die laterale Seite des Thymuskomplexes zu liegen. In Übereinstimmung mit seinem Verhalten beim Kalb macht der Nerv beim Schaf einen kräftigen Eindruck in die laterale Seite der Parathyr. III, so daß diese in einem Stadium größtenteils dem Nerven aufzuruhen scheint. Später wird der Nerv kranial an der Parathyreoidea vorbei verschoben und verliert den Kontakt mit derselben. Der Nervus laryng. sup. liegt ein Stück medial von der Parathyreoidea und hat keine Verbindung mit derselben.

Beim Menschen gleicht das Verhalten sehr dem des Kaninchens. Nach dem, was wir durch HAMMARS Untersuchungen wissen, wandert der Hypoglossus an der lateralen Seite des Komplexes vorbei und steht eine Zeitlang mit diesem in Berührung, anscheinend jedoch ohne Einwirkung auf denselben.

Es scheint mir, daß die obige Zusammenstellung eine Stütze für die Annahme bildet, daß Nerven unter gewissen Bedingungen einen rein mechanischen Einfluß auf die Ausbildung der Thymusanlage auszuüben imstande sind und so bei der Entstehung eines gewissen Typus der Thymus in grobmorphologischem Sinne mitwirken. Beim Schwein, Kalb und möglicherweise beim Schaf dürften die Nerven, welche in Verbindung mit dem Thymuskomplex treten, stark dazu beitragen, daß das obere Ende des Komplexes nur wenig in kaudaler Richtung verschoben wird, vielmehr seine ursprüngliche Lage beibehält.

Diese Annahme wird ferner durch die Thymusentwicklung bei gewissen Vögeln gestützt. HELGESSON hat gezeigt, daß der Thymustrang beim Sperling sich hakenförmig über den Hypoglossusbogen legt. Später schneidet der Nerv durch die Thymussubstanz hindurch und trennt so den am meisten kranial liegenden Teil von dem Reste des Thymustranges. Dieser wird auf seinem Wege nach aufwärts von den ventralen Zervikalnerven, die in ähnlicher Weise durch die Thymussubstanz hindurchschneiden, in kleine Stücke zerteilt.

Bei der Ente wiederum liegt nach HAMILTON der Hypoglossusbogen bei seiner Kranialverschiebung lateral vom Thymuskomplex, ohne irgendeinen Einfluß auf dessen Lage auszuüben. Dagegen spielt ein Teil der Zervikalnerven die gleiche Rolle bei der Zerstückelung der Thymus wie beim Sperling.

Daß man, auch wenn man die Einwirkung solcher äußeren mechanischen, formgestaltenden Momente annimmt, immer, hier wie bei jedem anderen Organ, außerdem mit den wirksamen inneren Kräften als den wesentlichen aktiven Faktoren rechnen muß, ist klar.

Die hier dargestellten Tatsachen zeigen deutlich, daß die Kalbthymus in ihrer Gesamtheit aus einer ventralen Ausbuchtung der dritten Schlundtasche hervorgeht. Irgendwelche andere Gebilde nehmen an der Thymusbildung ganz gewiß keinen Anteil. Was den Ductus ectobran. III anlangt, der beim Schwein aus einem Teil des Thymuskopfes (Thymus superficialis) hervorgeht, so ist dieser beim Kalb von kurzem Bestande. Bei einem Embryo von 16,0 mm Länge ist er bereits atrophisch geworden und auch vorher in keine nähere Verbindung mit dem Thymuskomplex getreten. Die Vesicula ectobranchialis liegt zu Beginn der Entwicklung dem kranialen Teile des Thymuskomplexes dicht an, ist aber von demselben wohl geschieden. In einem Falle habe ich eine Verlängerung der Vesikel in ventraler Richtung in den Thymuskomplex hinein beobachtet. Diese Verbindung zwischen Komplex und Blase habe ich jedoch in keinem anderen Falle wieder gefunden und es besteht daher kein Anlaß, diese Beobachtung in der Richtung einer Anteilnahme des Bläschens an der Thymusbildung zu deuten. Die Vesikel zeigt deutlich beim Embryo mit zunehmendem Alter eine immer weiter fortschreitende Atrophie und verschwindet schließlich ganz und gar. Sie findet sich bei einem Embryo von 26,5 mm Länge in Form eines kleinen, ins Ganglion nodosum nervi X eingebetteten Bläschens vor. Sie steht bei keinem Stadium (von der oben erwähnten Ausnahme abgesehen) in wirklicher Verbindung mit dem Thymuskomplex, zeigt vielmehr im Gegenteil eine selbständige Verschiebung in medio-kaudaler Richtung, so daß sie unmittelbar vor ihrem Verschwinden dorsal vom kaudalen Ende der Parathyr. IV liegt. Es ist also klar, daß die Vesicula ectobran. an der Thymusbildung nicht teilnimmt. Die Thymus III beim Rind ist daher eine rein entodermale Bildung.

Da die Schweinethymus gemischt ekto- und entodermalen Ursprungs ist, ergibt sich deutlich, daß eine Gleichheit im grobmorphologischen Typus der Thymusdrüse bei zwei verschiedenen Säugetier-

arten keine Gewähr dafür bietet, daß sie die gleiche Histogenese besitzen. Sie können sogar, wie beim Schwein und beim Rind, teilweise aus verschiedenen Keimblättern stammen.

Das als Thymas IV bezeichnete Divertikel scheint in der Regel rückgebildet zu werden. Bei keinem der untersuchten Stadien konnte ich eine derartige ausgebildete Nebenthymus auffinden.

#### Zusammenfassung.

1. Die Thymus des Rindes gehört demselben grobmorphologischen Typus an wie die des Schweines; bei beiden ist sowohl der Hals- teil wie der Brustteil des Organs gut ausgebildet. Nichtsdestoweniger ist die Rinderthymus nicht wie die Schweinethymus eine Thymus ecto-entodermalis, sondern rein entodermaler Herkunft, der dritten Kiementasche entstammend. Die Vesicula ectobranchialis und der Ductus ectobranchialis III atrophieren beim Rind restlos.

2. Für die hohe Lage des oberen Endes des Halsteils (des „Kopfes“) der Thymus des Rindes von entscheidender Bedeutung scheint die Beziehung des Organs zum Nervus XII und besonders zum N. laryngeus sup. zu sein. Indem diese Nerven während der kritischen Zeit der Ausbildung des Halses die mit der Thymus unmittelbar verknüpfte Parathyreoidea III schlingenförmig umgreifen, scheinen sie ein Herabsteigen des Organs in die Brusthöhle, wie es sich z. B. beim Menschen in dieser Periode vollzieht, zu verhindern. Es wird diesbezüglich auf die formbestimmende Rolle hingewiesen, welche auch bei gewissen anderen Spezies Nerven in der Thymusentwicklung spielen.

Nachschrift. Nachdem das Manuskript meiner vorliegenden Arbeit schon fertiggestellt war, erhielt ich Kenntnis von den Untersuchungen von Miß FRASER und HILL über die Thymusentwicklung bei Marsupialiern (Phil. Transact. of the R. Soc. London, Ser. B, vol. 207). Es ist mir nunmehr nicht möglich, diese für unsere Kenntnisse der Thymusentwicklung hochwichtigen Arbeiten hier entsprechend zu berücksichtigen. Nur auf ein paar Umstände möchte ich diesbezüglich die Aufmerksamkeit lenken. Erstens darauf, daß unsere bisherige Erfahrung, nach der auch bei nahestehenden Spezies die Entwicklung des Organs sich recht verschieden gestalten kann, hier eine neue Bestätigung findet.

Ein anderer Umstand von grundsätzlicher Bedeutung geht besonders aus der Untersuchung über die Entstehung der Kiemenspaltenorgane bei *Trichosurus vulpecula* hervor, wo nicht weniger als drei Paare von Thymusdrüsen aufgefunden wurden: eine Thymus

superfic., gänzlich oder jedenfalls zum größten Teil ektodermaler Herkunft, und zwei paarige Brustlappen, der dritten, bzw. der vierten Kiementasche entstammend, beide demnach rein entodermaler Natur. Dieser für unsere ganze Auffassung von den verschiedenen genetischen Thymustypen außerordentlich bedeutsame Befund ist seinerseits auch geeignet, den Schluß zu bestätigen, daß nämlich die Entstehung der verschiedenen grobmorphologischen Thymustypen durch ganz andere Momente bedingt wird als durch die Herkunft der ursprünglichen Anlage des Organs.

Upsala, im Mai 1920.

#### Literatur.

- GROSCHEFF, K., 1896. Bemerkungen zu der vorläufigen Mitteilung von JACOBI: Über die Entwicklung der Nebendrüsen der Schilddrüse und der Carotisdrüse. Anat. Anz. Bd. 12.
- HAMILTON, B., 1913. Die Thymusentwicklung der Ente. Ebenda Bd. 44.
- HAMMAR, J. A., 1909. Fünfzig Jahre Thymusforschung. Anat. Hefte, Abt. II., Bd. 19.
- HAMMAR, J. A., 1911. Zur größeren Morphologie und Morphogenese der Menschen-thymus. Ebenda Abt. I.
- HAMMAR, J. A., 1913. Zur Nomenklatur gewisser Kiemenderivate. Anat. Anz. Bd. 43.
- HANSSON, E. R., 1911. Über die Entwicklung der Parathyreoideae accessoriae und die Thymus beim Kaninchen. Ebenda Bd. 39.
- HELGESSON, C., 1913. Zur Thymusentwicklung beim Sperling (*Passer domesticus*). Ebenda Bd. 43.
- PRENANT, A., 1894. Contribution à l'étude du développement organique et histologique du Thymus, de la glande thyroïde et de la glande carotidienne. La Cellule T. 10.
- RUBEN, R., 1911. Zur Embryologie der Thymus und der Parathyreoidea beim Meerschweinchen. Anat. Anz. Bd. 39.
- VERDUN, P., 1898. Contribution à l'étude des dérivés branchiaux chez les vertébrés supérieurs. Thèse. Toulouse.
- ZOTTERMAN, A., 1911. Die Schweinethymus als eine Thymus ecto-entodermalis. Anat. Anz. Bd. 38.

Erklärung der Abbildungen (für sämtliche Abbildungen geltend).

*Ao.-b.* Aortenbogen; *Ao. d.* Aorta descendens; *Br.* Brustteil der Thymus; *Car. c.* Carotis communis; *D. ec. II* Ductus ectobranchialis II; *D. ec. III* Ductus ectobranchialis III; *D. en. III* Ductus entobranchialis III; *H.* Thymushorn; *Ha.* Halsteil der Thymus; *K.* Kopf der Thymus; *3 Kb.-a.* dritte Kiemenbogenarterie; *N. X N. vagus*; *N. XII N. hypoglossus*; *N. lar. s. N. laryng. sup.*; *Oe.* Ösophagus; *Ph.* Pharynx; *Pt. III* und *IV* Parathyreoidea III und IV; *Pr. pyr.* Processus pyramidalis; *Per.* Perikard; *Pb.* postbranchialer Körper; *Schl. III* und *IV* dritte, resp. vierte Schlundtasche; *Sin. pr.* Sinus praecervicalis; *Thym. s.* und *d.* Thymus sinister und dexter; *Tr.* Trachea; *Tr. a.* Truncus arteriosus; *V. jug.* Vena jugularis; *Ves. ec.* Vesicula ectobranchialis.

Nachdruck verboten.

## Beobachtungen über das Auskriechen der Larven von *Rana arvalis* und *fusca* und die Funktion des Stirndrüsenstreifens.

VON PAUL A. JAENSCH, Magdeburg.

Mit 7 Abbildungen.

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Greifswald.

(Direktor: Professor Dr. K. PETER.)

Die Art und Weise, in der die Froschlarven aus ihren Hüllen auskriechen, ist meines Wissens bisher allein von BLES geschildert worden, und zwar für den afrikanischen Krallenfrosch, *Xenopus laevis*. Auch über den Laubfrosch hat der gleiche Autor Beobachtungen in dieser Richtung machen können, wie er in einer Fußnote seiner Arbeit *The Life — History of Xenopus laevis* mitteilt. Über unsere heimischen Froscharten — *Rana* — fehlen wohl bisher derartige Mitteilungen, wenigstens habe ich in der Literatur keine auffinden können.

Der Wichtigkeit halber seien BLES' Angaben in den Hauptzügen kurz hier wiedergegeben:

Die *Xenopus*larve kriecht 48 Stunden nach Eiablage aus. In frühen Stadien verliert die den Embryo einschließende Dotterhaut — vitelline membran — ihre sphärische Form und wird elliptisch. Die Larve liegt auf dem untersten Teile der Dotterhaut, ungefähr parallel zur stets horizontalen Füllängsachse. Durch Ausscheidung des Zementorgans — cement organ — befestigt sie sich 2 Stunden vor dem Auskriechen an der Dotterhaut. Vor der Befestigung steht die Larve ruhig. Stets ist die Schwanzspitze höher als der Kopf. Alle 10–15 Minuten wendet die Larve sich von einer Seite auf die andere. Ihr Kopf berührt die Dotterhaut nur in der Augengegend. Kurz vor dem Auskriechen ist eine leichte Vorwölbung der Dotterhaut nach außen zu sehen, und zwar in der Gegend des Vorderkopfes der Larve. Innerhalb der nächsten 5 Minuten sinkt der Kopf in diese erweichte Stelle ein, und nach weiteren 5 Minuten liegt die Dotterhaut ihm eng an. Das Auskriechen erfolgt nun schnell; die Dotterhaut dehnt sich weiter, bis sie nach etwa  $3\frac{1}{2}$  Minuten platzt, und die Larve mit dem Kopf nach vorn herausschießt. Sie bleibt etwa 1 Minute bewegungslos, befreit dann die Schwanzspitze aus den zerrissenen Häuten und erscheint nach kurzer Zeit an einem vom Zementorgane ausgehenden Schleimfaden hängend. Bei diesen Vorgängen fällt eine besondere Rolle der Stirndrüse zu — frontal gland. —, deren deutlich sichtbare Ausscheidung bei jeder Bewegung des Embryos an der Dotterhaut haften bleibt, sie erweicht und durchschmilzt.

Sobald die in der Augengegend gelegene Stirndrüse in dauernde Berührung mit der Dotterhaut kommt, geht der Erweichungsprozeß schnell vor sich, der lediglich auf die dem Kopfe des Embryo gegenüberliegende Stelle der Dotterhaut beschränkt ist.“

BLES hat zum Beweise der Annahme, daß die Ausscheidung der Stirndrüse zum Durchschmelzen der Dotterhaut nötig ist, folgenden Versuch angestellt: 4 Eier sind so gelagert, daß die Längsachse statt horizontal vertikal steht, und durch Anheften der Gallertmasse an die Wand des Beobachtungsgefäßes außer Wasser in dieser Stellung befestigt worden. Nach  $6\frac{1}{2}$  Stunden war noch kein Embryo ausgeschlüpft, während die Larven aus 2 in natürlicher Lage belassenen Kontrolleiern nach 1—2 Stunden die Dotterhaut durchbrochen hatten. Dann sind die 4 Versuchseier in die normale Lage zurückgebracht worden: Innerhalb einer halben Stunde waren alle Larven ausgeschlüpft. — Die Verzögerung des Auskriechens über 5 Stunden ist dadurch bewirkt, daß in der künstlich geschaffenen Lage die Stirndrüse die Dotterhaut bei den Bewegungen des Embryo nie berühren konnte. An den 4 Eiern ist keinerlei Vorwölbung der Dotterhaut dem Vorderkopf gegenüber beobachtet worden.

Wir haben uns nun die Frage gestellt, ob die Larven unserer heimischen Frösche ein gleiches oder ähnliches Verhalten beim Auskriechen zeigen. Zur Beantwortung sollen die folgenden Zeilen dienen.

#### Material und Methode.

Im Frühjahr 1919 sind auf Veranlassung von Herrn Professor Dr. PETER Beobachtungen über das Auskriechen an Eiern von *Rana fusca* und *Rana arvalis* angestellt worden. Teils ist der Laich den Teichen bei Greifswald entnommen, teils sind die Froschpaare während der Begattung abgesondert und ist so arteinwandfreier Laich im Laboratorium gewonnen worden. Die Beobachtungen über das Ausschlüpfen sind an einem Material von 17 *Rana arvalis* und 11 *Rana fusca* angestellt worden. Die Eier sind ohne Verletzung ihrer Hüllen aus den Laichhaufen gelöst und im auffallenden Licht unter dem binokularen Mikroskop in kleinen Glasgefäßen beobachtet worden unter steter Anfertigung von Skizzen zur Kontrolle. Meist sind die Larven während der Nacht ausgekrochen.

Der Stirndrüsenstreifen, dem eine besondere Bedeutung beim Durchschmelzen der Dotterhaut zukommt, ist im Oberflächenbilde außer am frischen, am gehärteten Material von 93 *Rana fusca* und

29 *Rana arvalis* untersucht; bei letzteren war er freilich nur selten wahrzunehmen. Die Verwendung frischen Materials ist, soweit es sich um Anfertigung von Skizzen bei der Beobachtung des Stirndrüsenstreifens handelt, nicht möglich, weil die Larven auf der Schwanzspitze aufgerichtet werden müssen, und die eben ausgekrochenen bei dieser Manipulation entweder wegen der Weichheit ihrer Körper in sich zusammensinken oder sich infolge des Berührungsreizes mit Pinsel oder Nadel bewegen.

Die Stadien sind, wie üblich, nach ihrem Alter charakterisiert. Doch genügte dies für unseren Fall nicht; so ist jedesmal auch der Entwicklungsgrad angegeben worden. Die Entwicklungsbedingungen für die Froschlarven sind nämlich im Frühjahr 1919 außergewöhnliche gewesen, weil das Frühjahr sehr kalt war. Während im allgemeinen bei Greifswald *Rana fusca* reichlich 2 Wochen früher laicht als *Rana arvalis*, haben wir 1919 den ersten Laich von *Rana arvalis* am 4. April, den von *fusca* erst am 7. April gehabt. Das in den Teichen und beim Laichen der isolierten Pärchen gewonnene Material wurde in Glasgefäßen im Laboratorium aufbewahrt und war so den oft beträchtlichen Abkühlungen während der Nacht ausgesetzt.

Wie O. SCHULTZE angibt, ist nach den Beobachtungen RAUBERS für *Rana fusca* zur Entwicklung eine Wasserwärme von mehr als  $+5^{\circ}$  erforderlich. O. HERTWIG und O. SCHULTZE konnten einen lokalen Stillstand des Entwicklungsprozesses bei Froschlarven durch Aufbewahren in Wasser von  $0^{\circ}$  bewirken und den Entwicklungsmechanismus über 2 Wochen hintanhaltend. BORN verweist auch auf die Möglichkeit, die Entwicklung der *Fusca*- und *Arvalis*-Eier im kalten Wasser mehrere Wochen lang zu hemmen. Die außergewöhnlichen Witterungsverhältnisse des Frühjahres 1919 können wohl dem Fortschreiten der Larvenentwicklung hinderlich gewesen sein, so daß beim Nachprüfen unter normalen Temperaturbedingungen andere Zeitangaben festgestellt werden können. Unwahrscheinlich ist es jedoch, daß die Abkühlung auf die eigentlichen Vorgänge beim Auskriechen einen verändernden Einfluß ausgeübt hat. Der Versuch, Eier zur schnelleren Entwicklung in angewärmtes Wasser zu bringen, ist unterlassen, um die Beobachtungen möglichst den Verhältnissen der Außenwelt anzupassen. Nachträglich möchte ich das eingangs erwähnte Auskriechen der meisten Beobachtungseier während der Nacht damit erklären, daß während der viele Stunden währenden

Beobachtung die verhältnismäßig geringe Wassermenge in den Glasgefäßen unter dem Mikroskop sich bei der Nähe der elektrischen Tischlampe erwärmt und so ein beschleunigtes Auskriechen der Embryonen bewirkt hat. Temperaturmessungen und Prüfung des etwaigen Einflusses der elektrischen Lichtstrahlen sind allerdings unterlassen.

Einige Schwierigkeiten bereitete die Unterscheidung des in den Teichen gewonnenen Laiches nach den einzelnen Arten. Einmal wurde die Abstammung gefolgert nach der Art der gleichzeitig laichenden Tiere, dann wurde das von BORN angegebene Unterscheidungsmerkmal benutzt, der 1897 mitgeteilt hat, daß bei eben geschlossenem Medullarrohr die Larven von *Rana fusca* dunkelolivgrün aussehen, während die von *Rana arvalis* ein dunkles Kastanienbraun zeigen. Es sei darauf hingewiesen, daß auch der Laich beider Arten einen Unterschied bietet. Die Laichhaufen von *Rana fusca* sind  $1\frac{1}{2}$ —2 mal so groß als die von *Rana arvalis*. Die Gallerte der Eier von *Rana fusca* ist mächtiger als die von *Rana arvalis*. Erstere zeigt im auffallenden Licht ein etwas milchig-weißliches Aussehen, während sie bei *R. arvalis* völlig wasserklar ist.

Bevor wir uns zu den Betrachtungen der eigentlichen Vorgänge des Auskriechens wenden, sei auf das Verhalten der Eihüllen hingewiesen.

Die Dotterhaut. Das kugelförmige Froschei liegt von einer geringen Menge Flüssigkeit umspült in der prallelastischen Dotterhaut — BLES: Vitelline membran — Das ganze wird von einer dicken Schicht Gallerte umgeben. Es ist beobachtet, daß die Eihäute zunächst dem Embryo entsprechend wachsen. An den beiden ersten Tagen nach der Eiablage bleibt die Entfernung der Dotterhaut, die selbst größer wird, von einzelnen Punkten des wachsenden Embryos konstant. Anfangs wird reine Kugelform der Dotterhaut angetroffen. Diese Membran nimmt elliptische Gestalt zu der Zeit an, in der der Embryo sich so weit entwickelt hat, daß Kopf- und Schwanzteil vom übrigen Körper deutlich abgesetzt sind, und das Medullarrohr sich schließt, ein Zustand, der am Ende des 2. Tages nach der Eiablage fast immer erreicht ist.

Bei einigen Eiern von *Rana fusca* ist ausgesprochene Eiform beobachtet worden, doch dürfte es sich hier um Ausnahmen handeln, da die betreffenden Embryonen später noch während der Entwicklung abgestorben sind.

Mit zunehmendem Wachstum des Embryos entfernt sich die Dotterhaut mehr und mehr von seinen Seitenteilen, während des Tieres Kopf und Schwanz schon im Stadium der Medullarrinne und des Schlusses des Nervenrohres ihr sehr nahe liegen, ja sie manchmal berühren. Sobald beim Embryo die Kiemen sich auszubilden beginnen, hört das Eigenwachstum der Dotterhaut auf.

Nach O. SCHULTZE umgibt sie einen mit Wasser gefüllten Raum, in dem der Embryo heranreift. Die Innenflüssigkeit in der Dotterhaut steht, wie auch BLES für *Xenopus* gezeigt hat, unter ziemlich starkem Druck, dem sie wohl ihre Elastizität verdankt, und der das Auskriechen beschleunigt, wie später gezeigt wird.

Die Dotterhaut weicht der tastenden Nadel leicht aus. Gelingt mit dem Instrument eine Eindellung, so gleicht diese sich wieder aus, sobald der Druck etwas nachläßt. An den verschiedenen Stellen der Haut ausgeführt, zeigt dieser Versuch stets das gleiche Ergebnis. Sie ist eine strukturlose, helle Membran, für Salze und Farbstoffe permeabel.

Die Gallerthülle, die in dicker Schicht Ei und Dotterhaut umgibt, ist sehr zäh. Sie wächst wohl nur scheinbar, indem sie der Größenzunahme des Embryos entsprechend weicher wird und aufquillt. Sie behält ihre anfängliche Kugelform bei, soweit diese nicht von äußeren Ursachen, Verletzungen oder Druck durch die Gallerten der benachbarten Eier, gestört wird.

Ihr und der Dotterhaut dürfte hauptsächlich die Aufgabe zukommen, den Embryo vor schädlichen, äußeren Einflüssen und Einwirkungen zu schützen. Eine Bedeutung für das Wachstum des Keimes selbst haben sie kaum, da die Tiere sich auch nach ihrer Ablösung entwickeln, wie die BORNSCHEN Verwachsungsversuche beweisen.

#### Das Verhalten des Embryos bis zum Auskriechen.

Unter dem sicheren Schutz seiner Eihüllen wächst der Keim heran, bis im Laufe des dritten Tages nach der Eiablage die Medullarrinne vollkommen geschlossen ist, und die Kiemen sich zu bilden beginnen. Bisher hat der Embryo regungslos in seinen Hüllen gelegen. Erst mit dem Wachsen der Kiemenwülste scheint er zu eigenen Bewegungen fähig zu sein. *Rana fusca* und *Rana arvalis* verhalten sich in dieser Beziehung etwas verschieden, deshalb empfiehlt sich eine getrennte Besprechung beider Arten.

Der Embryo von *Rana fusca* bietet um die Wende des 2. und 3. Tages folgendes Bild:

Tiefschwarz liegt er meist am Grunde der Dotterhaut leicht gekrümmt auf dem mächtigen Dotter, den Rücken nach oben gewendet. Kopf und Schwanzteil sind annähernd gleich lang. Die Kiemenwülste beginnen einige Seitenäste auszubilden. Die Haftorgane sind stark entwickelt. Die Mundbucht ist dreieckig oder viereckig, stets eine deutlich ausgeprägte, lochartige Grube noch ohne Hornkiefer. Als Anlage des Riechorgans zeigen sich zwei kleine, zu Seiten des Kopfes gelegene, meist etwas länglich ovale Vertiefungen. Die Korneaanlage ist im Oberflächenbilde manchmal schon früh als hellerer Fleck in der stark pigmentierten Haut zu sehen. Von der Medianlinie, die nach PETER den Schluß des Nervenrohres anzeigt, zieht senkrecht zu ihr oberhalb der Mundbucht in Höhe der Riechgruben ein starker, tief schwarzer, gegen die Umgebung deutlich abgesetzter, erhabener und gewulsteter Streifen im hohen Bogen über die Riechgruben hin der Korneaanlage zu, der Stirndrüsenstreifen.

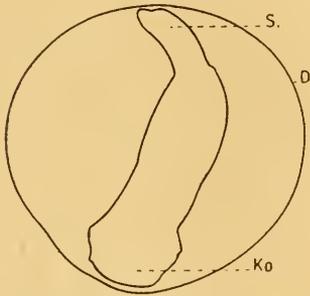


Abb. 1. Embryo von *Rana arvalis* am vierten Tage nach der Eiablage. Kopf- und Schwanzteil sind gleichlang. Sie berühren die Dotterhaut, die überall prall elastisch ist. Der Embryo steht gerade, er hat sich noch nicht bewegt. Vergr. etwa 12fach. *D* Dotterhaut, *Ko* Kopfteil, *S* Schwanzteil.

Die Embryonen zeigen unmittelbar vor dem Auskriechen eine Kopfschwanzlänge von 3.5—4.3 mm, also durchschnittlich 3.9 mm.

Wesentlich anders verhält sich der Embryo von *Rana arvalis*. Auch er zeigt eine sehr dunkle Farbe. Bis zum Ende des 3. Tages nach der Eiablage ist seine Entwicklung der für *Rana fusca* beschriebenen fast gleich. Die beigegefügte Skizze 1 zeigt ihn fast gerade ausgestreckt in seiner Dotterhaut liegend. Dann beginnt er jedoch in ihr beträchtlich zu wachsen. Insbesondere übertrifft vor dem Auskriechen der Schwanzteil die Länge des Kopfes um das Doppelte, manchmal ist er sogar doppelt so lang wie Kopf und Körper des Embryo gesehen worden. Dieses starke Wachstum bewirkt, daß der Embryo stets gebeugt, meist S-förmig gekrümmt, in der Dotterhaut liegt, die dem ausgestreckten Tiere zu eng sein würde. Die Stellung des Kopfes ist variabel. Irgend eine Gesetzmäßigkeit ist nicht beobachtet worden.

Die Kiemen entwickeln sich bei ihm bedeutend weiter und schneller als bei *Rana fusca*. Nach  $3\frac{1}{2}$  Tagen sind schon vielfache Verästelungen sichtbar. Die Oberflächenbetrachtung zeigt hinsichtlich der Riechgruben, Mundbucht und der hier etwas anders gestalteten Haftorgane ein fast gleiches Bild wie bei *Rana fusca*. Anders ist der Stirndrüsenstreif, der als ganz dünne, meist kaum sichtbare Linie, von der Mitte des Kopfes der Augenblase zuzieht.

Wir sehen also eine beträchtliche weitere Entwicklung des Embryos von *Rana arvalis* in den Eihüllen als bei *Rana fusca*, die sich insbesondere in dem stärkeren Wachstum des Schwanzteiles und der reicheren Verästelung der Kiemen zeigt. Die Embryonen von *Rana arvalis* messen beim Auskriechen 3,7—5,3 mm, sind also durchschnittlich 4,5 mm lang.

Wie bereits erwähnt liegt der Embryo der beiden Ranaarten während der eben geschilderten Wachstumsvorgänge bis zum Verästelungsbeginn der Kiemen regungslos auf seinem Bauche, dem mächtigen Dotter, in den Eihüllen.

Plötzlich ändert sich dieses Bild. Das heranreifende Tier scheint weit genug entwickelt zu sein, um die schützenden Hüllen zu verlassen und zur Larve zu werden. Entgegen den von BLES für *Xenopus* festgestellten Gesetzmäßigkeiten für den Beginn der ersten Bewegungen des Embryos vor dem Auskriechen war für *Rana* eine konstante Zeit nicht zu ermitteln. Auch hier sollen beide Arten getrennt besprochen werden. Die Bewegungen, die

#### das Auskriechen von *Rana fusca*

einleiten, beginnen durchschnittlich am 3. Tage nach der Eiablage. Alle 30—40 Minuten erfolgt ein nickendes Beugen des Kopfes, bei dem die Gegend des Stirndrüsenstreifens der Dotterhaut sehr nahe kommt, sie häufig berührt. Nach Verlauf von 4—5 Stunden werden die Bewegungen des Tieres lebhafter. Sie treten fast regelmäßig viertelstündlich auf. Die Dotterhaut beginnt jetzt etwas schlaffer zu werden. Eindellungen sind an ihr leichter als früher hervorzurufen, werden aber nach wenigen Sekunden durch die Elastizität der Haut wieder ausgeglichen. Der Embryo nimmt jetzt eine Veränderung seiner Stellung vor, so daß der Kopf des Embryo am tiefsten, in einer Schrägachse seiner Eihüllen, steht. Die dem Kopf gegenüberliegende und von ihm manchmal berührte Stelle der Dotterhaut färbt sich schwach gelblich. Hier beginnt der Erweichungsprozeß.

Sobald der Entwicklungsvorgang soweit gediehen ist, pflegt der Kopf des Embryo stets dieser Stelle gegenüber zu verharren, auch wenn der Embryo durch Drehung des Eies in eine andere Lage gebracht wird. Die Dotterhaut dehnt sich nach 1—3 Stunden aus und bildet einen Sack, in den sofort der Kopf des Embryo eintritt. Auch jetzt konnten bei einigen Tieren noch nickende Bewegungen wahrgenommen werden. Nach wenigen Minuten liegt der vorgewölbte Dotterhautsack dem Kopfe des Embryos eng an. An allen Stellen berührt er ihn, von der Stirn bis zu den Kiemen. Sonst behält die Membran ihre alte, elliptische Form bei und weist auch die oben erwähnte Elastizität noch immer auf, ähnlich wie bei *Xenopus*. Das dürfte dadurch zu erklären sein, daß die Innenflüssigkeit noch unter hohem Druck steht.

Der Erweichungsprozeß schreitet nun schnell weiter. Innerhalb von 7—15 Minuten ist die Haut dem Kopfe gegenüber durch-

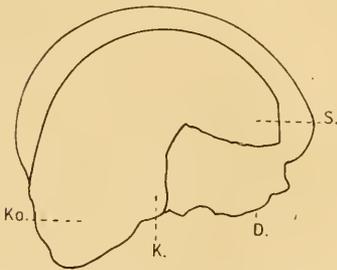


Abb. 2. *R. fusca* am vierten Tag nach Eiablage. Der Embryo hat die Dotterhaut an der dem Kopfe gegenüberliegenden Stelle durchgeschmolzen. Die Dotterhaut hat sich in Falten zurückgezogen und haftet den Kiemenwülsten noch an. Sie hat im übrigen ihre Form und Elastizität beibehalten. Vergr. etwa 12fach. *Ko* Kopfteil, *S* Schwanzteil, *K* Kiemenwülste, *D* Dotterhaut.

schmolzen und zerreißt. Sofort tritt der Kopf aus ihr nach unten heraus. Sie selbst zieht sich über den übrigen Körper zurück und wird in der Kiemengegend faltig, während der Rest elliptische Gestalt beibehält. Die angefügte Abbildung 2 soll diesen Vorgang wiedergeben. In den nächsten 5 Minuten unter wenigen, nicht sehr kräftigen Bewegungen des Tieres sinkt die Dotterhaut auch in ihrem Restteil faltig ein und verliert ihre bisherige Elastizität. Die Innenflüssigkeit scheint völlig verbraucht zu sein, der Embryo stellt sich senkrecht, den ausgetretenen Kopf nach unten. Schwanzspitze in die Höhe gerichtet. Die Dotterhaut

schmiegt sich seinen Formen besonders an dem Bauche, der stärksten Stelle des *Fusca*-Embryos, ziemlich eng an.

Dieser Zustand bleibt nur kurze Zeit erhalten. Nach etwa 5 Minuten ist die Dotterhaut über die Kiemen und den Bauch zurückgeglitten und steht in vielfachen Falten über dem Schwanzteil. Einige Streckbewegungen der Larve machen den Schwanz frei. Noch etwa 10 Sekunden verharrt sie mit dem Schwanz nach oben in dieser Stellung in der sehr locker gewordenen Gallerte; dann durchbricht

sie diese, beschreibt einen Halbkreis und befestigt sich mit einem zähen von den Haftorganen ausgehenden Schleimstrang an der glockenförmig nach unten offen über ihr stehenden Dotterhaut, die in dem Gallertrest zurückgeblieben ist. Die Larve bleibt fast 3 Tage unbeweglich in dieser Stellung, bis sie zum freien Leben nach Aufbrauchen ihres Dotters fähig geworden ist und sich löst.

Der zur Befestigung dienende Schleimstrang ist so derb, daß man an ihm das ganze Tier bewegen und in beliebige Stellungen zur Beobachtung bringen kann. Er ist fast doppelt so lang als die Larve selbst.

Die ersten *Fusca*-Embryonen krochen gegen Ende des 3. Tages nach der Eiablage, die letzten des gleichen Laiches am 8. Tage aus.

Vielfache Abweichungen von den für *Rana fusca* geltenden Vorgängen zeigt uns wieder das Auskriechen von *Rana arvalis*.

Die Bewegungen des *Arvalis*-Embryos sind vor dem Auskriechen ungleich mannigfaltiger und lebhafter. Sie beginnen am Anfang des 4. Tages, sobald Schwanz und Kopf gleichlang sind. Anfangs sind sie nur alle Stunde, dann alle halbe Stunde wahrzunehmen. Sie bestehen in nickenden Bewegungen des Kopfes, in schlängelnden und bohrenden des Körpers und Schwanzes.

Die Dotterhaut ist prall über dem Embryo gespannt. Auch bei lebhaften Streckbewegungen gelingt es ihm zunächst nicht, sie an irgend einer Stelle zu dehnen. Künstliche Eindellungen werden sofort ausgeglichen.

Der Embryo scheint in der Dotterhaut nicht befestigt zu sein; es ist möglich gewesen, Gallerte und Dotterhaut zu verschieben, der Embryo nimmt dann nach einigen Bewegungen die alte Stellung in der Dotterhaut wieder an, obwohl nun sein Kopf einer anderen Stelle dieser Membran gegenüber liegt.

Am Ende des 4. Tages übertrifft der Schwanz den Kopf an Länge. An den Kiemen erscheinen zahlreiche Seitenäste. Die Dotterhaut beginnt zu erweichen. Wenn das Tier sich streckt, dehnt die Haut sich über ihm aus, kehrt aber in ihre alte Form zurück, sobald der Embryo sich wieder krümmt. Sie zeigt also auch infolge ihrer Elastizität ein gewisses Beharrungsvermögen zur Form. Bewegungen treten jetzt etwa alle 10—15 Minuten auf. Der Embryo verändert seine bisherige Haltung, der Kopf zeigt nun nach unten. Die Bewegungen werden lebhafter. Außer Nicken sehen wir Strecken und Schlängeln. Der ganze Vorgang macht den Eindruck, als ob der

Embryo sich durch die Dotterhaut durchbohren wolle. 2—3 Stunden nach dem Beginn des Erweichens der Dotterhaut bewegt sich der Embryo alle 4—5 Minuten. Die Haut wird während dieser Zeit bedeutend schlaffer. Sie scheint überall gleichmäßig erweicht zu werden und paßt sich den Bewegungen und den verschiedenen Stellungen des Tieres völlig an, ohne ihre alte Form wieder zu gewinnen. Enge Berührung zwischen Dotterhaut und Embryo zeigt sich jedoch nur am Kopfe und Schwanze. An allen anderen Stellen trennt sie die Innenflüssigkeit vom Körper, wie Abb. 3 uns zeigt.

Nach etwa 30 Minuten hat der Kopf sich tief in diese Haut eingehohlet, die ihm bis zu den Kiemen eng anliegt und sackartig vorgewölbt ist, wie Skizze 4 es darstellt. Gleichzeitig treten lebhaftere

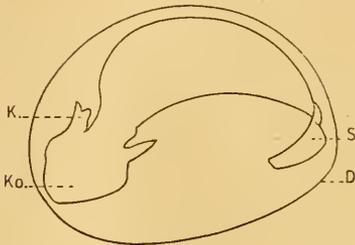


Abb. 3.

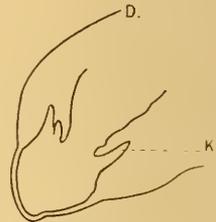


Abb. 4.

Abb. 3. Der gleiche Arvalis-Embryo wie in Abb. 1. Am Ende des fünften Tages nach Eiablage. Die Dotterhaut hat ihre Elastizität zum Teil schon verloren, sie ist an der linken Seite des Embryos abgeplattet. Der Kopf liegt ihr dicht an, ebenso die rechte Bauchseite und der Schwanz. Kiemen bereits verästelt. Der Embryo hat schon lebhaftere Bewegungen ausgeführt. Vergr. etwa 12fach.

*D* Dotterhaut, *K* Kiemen, *Ko* Kopfteil, *S* Schwanzteil.

Abb. 4. *R. arvalis* am fünften Tag nach Eiablage. Erweichung und sackartige Vorwölbung der Dotterhaut am Kopfe des Embryos. Um 9 Uhr 55 Min. ist die Dotterhaut durchbrochen, 10 Minuten später das Auskriechen beendet. Vergr. etwa 12fach.

*D* Dotterhaut, *K* Kiemen, *Ko* Kopfteil, *S* Schwanzteil.

Bohr- und Streckbewegungen alle 1— $\frac{1}{2}$  Minute auf. Innerhalb von 10 Minuten nach Beginn der Aussackung der Dotterhaut am Kopfe wird sie zerrissen, der Kopf schießt nach unten aus ihr heraus, die vorhandene Innenflüssigkeit fließt dabei ab, sie selbst bleibt schlaff über den Kiemen und dem Körper hängen. Innerhalb der nächsten Minute werden auch diese aus ihr unter lebhaften Schlagen des Schwanzes frei; die Larve durchbricht die Gallerte und richtet sich sofort mit dem Kopfe nach oben auf. Auch sie bleibt mit einem Schleimfaden mit den Resten der Dotterhaut verbunden, der jedoch weniger kräftig und zäh als der bei *Rana fusca* ist.

Etwa einen Tag verhartet die Larve fast regungslos so, dann löst sie sich vom Schleimfaden ab und schwimmt frei.

Das Auskriechen der ersten Embryonen ist 100 Stunden nach dem Ablaichen, das der letzten aus gleichem Laiche am 6. Tage beobachtet worden.

Hier sei noch auf einen auffallenden, beiden *Rana*-Arten gemeinsamen Vorgang aufmerksam gemacht. Solange die Embryonen bewegungslos in ihren Hüllen liegen, folgen sie jeder Veränderung des Eies. Man kann durch Ziehen an der Gallerte den Embryo auf die Seite legen oder auf den Schwanz stellen, so daß der Kopf nach oben sieht, er bleibt völlig ruhig. Anders wird es jedoch mit dem Auftreten von Bewegungen. Da wirkt jegliche Berührung der Eihüllen als Reiz auf das Tier und löst Bewegungen aus. In diesem Stadium zeichnen die Embryonen sich durch ein eigenartiges Beharrungsvermögen zu ihrer einmal eingenommenen Stellung aus. Wird das ganze Ei in eine andere Position gebracht, so bewegt der Embryo sich nach wenigen Minuten mehrmals und kehrt in seine alte Lage zurück, obwohl seine Stirn nun einer anderen Stelle der Dotterhaut gegenüber steht.

Der Vergleich der oben geschilderten Vorgänge beim Auskriechen der beiden deutschen Froscharten mit den Angaben BLES für *Xenopus* zeigt uns gewisse Ähnlichkeiten besonders für *Rana fusca*. Der *Xenopus*-Embryo ist viel kleiner als die Längsachse seiner Dotterhaut, er kann sich zu gewissen Zeiten in ihr nach jeder Richtung frei bewegen. Sein Kopf steht einer bestimmten Stelle der Dotterhaut gegenüber und durchschmilzt sie, so daß der Embryo aus ihr nach unten hervortreten kann. Der Embryo von *Rana fusca* ist fast gleich lang wie die Dotterhautlängsachse. Er verläßt seine Hüllen ebenfalls mit dem Kopfe nach unten. Die Dotterhaut schmilzt nur an einer der Stirn gegenüberliegenden, kleinen Stelle ein und beutelt sich hier sackartig aus, bis sie schließlich durchreißt, jedoch — zunächst wenigstens — ihre frühere Form und Elastizität beibehält. Anders verhält sich *Rana arvalis*. Seine Körperlänge übertrifft die Masse der Dotterhaut bei weitem. Er dehnt und streckt sie durch seine Bewegungen, bis er sie sprengen kann.

Der von BLES für *Xenopus* erwähnte Schleimfaden, der im frühen Stadium, vom Zementorgan ausgehend, den Embryo in bestimmter Stellung zur Dotterhaut in dieser befestigt, ist bei *Rana* nicht beobachtet worden. Er ist wohl nicht vorhanden. Hier zeigt

sich ein Unterschied zwischen *Rana* und *Xenopus*, der, wie BLES' Experimente bewiesen haben, in verschiedenen Lagen des Eies stets an seinem Schleimfaden hängen und so an einer bestimmten Stelle der Dotterhaut befestigt bleibt, während nach unseren Beobachtungen die *Rana*-Embryonen bei Änderung der Eilage ihre alte Stellung bald wieder einnehmen, auch wenn sie damit ganz anderen Partien der Dotterhaut sich anlegen. Der gleiche Grund ließ die Nachahmung der BLES'schen Experimente bei *Rana* ergebnislos bleiben. Auch bei den Embryonen, die während des Stadiums der Bewegungen aus der Dotterhaut herauspräpariert sind, ist ein Schleimstrang nicht beobachtet worden. Wohl aber zeigten einige Embryonen von *Rana fusca* nach der Härtung eine deutliche Sekretauflagerung auf den Haftorganen. Der Schleimstrang entwickelt sich bei *Rana fusca* und *arvalis* wahrscheinlich erst beim Durchbrechen der Dotterhaut. Er ist ein Produkt der Haftorgane.

Unsere Beobachtungen zeigen, daß bei den untersuchten Froscharten auch die Art des Auskriechens verschieden ist. So wird zu ihren mannigfaltigsten anatomischen Unterschieden, die BORN erwähnt hat, ein neuer hinzugefügt. Kurz sei hier wiederholt:

Bei *Rana fusca* bewegt der Embryo sich selten und träge. Die Dotterhaut bleibt bis zum Auskriechen prall. Nur ein kleiner, dem Kopf des Tieres gegenüberliegender Bezirk wird durch das Sekret des stark ausgebildeten Stirndrüsenstreifens erweicht, angedaut und durchschmolzen. Die Larve schlüpft etwa am 3. Tage nach der Eiablage aus und bleibt noch weitere 3 Tage fast bewegungslos an einem zähen Schleimfaden an den Resten der Eihäute befestigt.

Der Embryo von *Rana arvalis* bewegt sich vor dem Auskriechen sehr lebhaft. Das Tier ist beträchtlich länger als die Achse der Dotterhaut, die bei den Bewegungen erheblich gedehnt wird. Der Stirndrüsenstreifen ist nur schwach ausgebildet. Die Zerreißen der Dotterhaut erfolgt hauptsächlich durch die mechanischen Schädigungen bei den Bewegungen. Das Ausschlüpfen erfolgt erst am 4. bis 5. Tage nach der Eiablage. Die Kiemen sind reich verästelt. Die Larve bleibt nur einen Tag in fester Verbindung mit dem Einhautrest.

Soviel über den Vorgang des Auskriechens, soweit er durch Beobachtungen am lebenden Tiere erkannt werden kann. Es fragt sich nun noch, auf welche Weise und auf welchem Wege die Eihüllen, besonders die Dotterhaut, durchschmolzen und zum Bersten gebracht

werden, so daß der Embryo durch sie hindurchtreten kann. Die Hauptarbeit hierbei leistet

der Stirndrüsenstreifen,

wie BLES für *Xenopus* geschildert hat.

Dieses Gebilde beginnt, wie oben erwähnt, bei *Rana fusca* als starker, tief schwarzer Wulst, der gegen seine Umgebung deutlich abgesetzt ist, oberhalb der Mundbucht in der Höhe der Riechgruben. Zunächst zieht er etwas nach außen unten, so daß ein gegen die

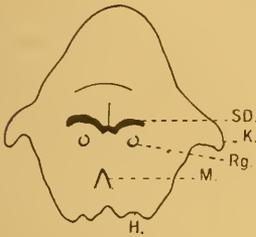


Abb. 5.

Abb. 5. *R. fusca*, 3,3 mm lang. Aus den Eihüllen herauspräpariert. Sehr dunkler Kopf. Mundbucht dreieckig, Riechgruben länglich oval. Über ihnen der Stirndrüsenstreifen. Vergr. etwa 25 fach. *K* Kiemen, *M* Mundbucht, *H* Haftorgane, *Rg* Riechgruben, *SD* Stirndrüsenstreifen, *C* Corneaanlage.

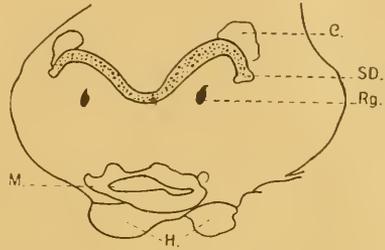


Abb. 6.

Abb. 6 u. 7. *R. fusca*, 6,3 mm lang, in Aufsicht und von der Seite. Die Kiemen weisen reichliche Verästelungen auf. Die Mundbucht trägt schon Hornkiefer, die Haftorgane sind deutlich gegen den übrigen Kopfteil abgesetzt. Die Riechgruben sind stark ausgebildet. Über ihnen zieht der mächtige Stirndrüsenstreifen als breites, geschwungenes Band hin, das sich teils vor der Corneaanlage oralwärts senkt, teils in diese einstrahlt. Vergr. etwa 20 fach. *K* Kiemen, *M* Mundbucht, *H* Haftorgane, *Rg* Riechgruben, *SD* Stirndrüsenstreifen, *C* Corneaanlage.

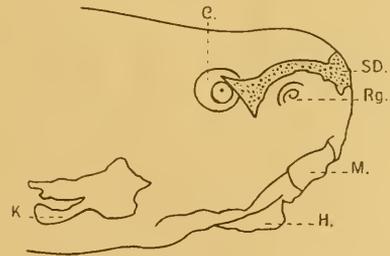


Abb. 7.

Mundbucht offener, stumpfer Winkel entsteht, dessen Scheitel in der Medianlinie liegt, und der etwa  $120^{\circ}$  mißt. Schon nach ganz kurzem Verlaufe biegt er fast rechtwinkelig in die Höhe des unteren Randes der Riechgruben nach oben um und verläuft in einem konkaven, schön geschwungenen Bogen über sie hinweg der Corneaanlage zu; in die er sich aufspellt. Unmittelbar vor der Cornea zieht

ein dünnes Streifchen der Mundanlage zu, das sich vom Hauptstreifen abtrennt, wie eine Betrachtung von der Seite zeigt. Es verliert sich aber sehr schnell in der umgebenden dunklen Epidermis. Die Skizze 5 zeigt einen Embryo von *Rana fusca* von 3,3 mm Länge am 3. Tage nach der Eiablage kurz vor dem Auskriechen, der sich bereits ziemlich lebhaft bewegt hatte. Hier ist der Anfangsteil des Stirndrüsenstreifens bis zu der über den Riechgruben gelegenen Gegend sichtbar. Die Korneaanlage ist noch nicht ausgebildet, der Streifen verschwindet in der dunklen Haut seitlich außen oberhalb der Riechgruben.

Bei einigen Exemplaren von *Rana fusca*, die während des Auskriechens vor dem Durchsprengen der Eihüllen beobachtet und z. T. fixiert wurden, ist nach der künstlichen Ablösung der Hüllen eine deutliche Verdickung des Streifens und Auflagerung eines hellen Sekretes in reichlicher Menge beobachtet worden.

Mit dem Älterwerden der Larve wird der Stirndrüsenstreifen flacher und breiter, wie die Zeichnungen 6 u. 7 wiedergeben. Der Anfangswinkel verschwindet gänzlich, das Einstrahlen in die Kornea wird deutlicher. Bei stärkerer Vergrößerung läßt sich eine sternartige Anordnung des eingelagerten Pigmentes erkennen. Die abgebildete Larve ist 6,3 mm lang und vor 3 Tagen ausgeschlüpft.

Nach wenigen Tagen verschwindet der Stirndrüsenstreifen gänzlich. Bei unserem *Fusca*-Material war die größte Larve, die ihn am Ende des 4. Tages nach dem Ausschlüpfen noch deutlich zeigte, 9,7 mm lang. Bei älteren und größeren Larven war er im Oberflächenbilde nicht mehr wahrnehmbar. Das völlige Verschwinden des Stirndrüsenstreifens erfolgt zu der Zeit, in der die Larve einige Tage vom Schleimfaden gelöst ist und frei schwimmt. Bei Tieren, die länger als 11,5 mm waren, habe ich ihn nicht mehr erkennen können.

BLES hat für *Xenopus* im Stirndrüsenstreifen das Organ erkannt, das die Dotterhaut, seine vitelline Membran, durch Absonderung von Pepsin verdaut und so durchschmilzt, indem bei jeder Bewegung des Embryokopfes ein Tropfen seines Sekretes an der Dotterhaut hängen bleibt. Zum Beweise führt er Arbeiten von Miß R. ALCOCK an (1891 u. 1899, Pepsinabsonderung an der Körperoberfläche von *Ammocoetes* u. *Petromyzon plan.*), die mir jedoch nicht zugänglich waren.

Wenn bei unserem Material auch nicht wie bei *Xenopus* das Haftenbleiben eines Sekrettropfens an der Dotterhaut nach Berühren der Stirne festgestellt ist, so ist doch eine Sekretauflagerung auf dem

Stirndrüsenstreifen am frischen wie gehärteten Material beobachtet, und somit die Sekretion dieses Organs in der Zeit des Ausschlüpfens des Embryos gesehen worden.

Im Reagenzglase läßt sich nun der Beweis führen, daß die Dotterhaut nur bei Gegenwart von Pepsin und HCl verdaut wird. In 4 Reagenzgläser wurde aus ein und demselben Laichhaufen je ein Embryo von *Rana fusca* in seinen Eihüllen gebracht.

1. Glas mit Leitungswasser: Embryo nach 3 Tagen wie andere auch ausgekrochen. Lebt.
2. Glas mit HCl 1,0/100: Die Dotterhaut wird schmutzig trübe, dann gelblich, sie quillt mächtig auf. Der Embryo starb ab am 1. Tage des Versuches.
3. Glas mit Pepsin in Leitungswasser: Der Embryo entwickelt sich anfangs normal. Starb jedoch nach den ersten Bewegungen am 2. Tage.
4. Glas mit Pepsin + HCl 1,0/100: Innerhalb 5 Stunden war die Gallerte verschwunden, die Dotterhaut war etwas trübe, nach weiteren 2 Stunden fiel der Embryo aus ihr heraus und sank zum Gefäßboden, ohne daß ein Schleimfaden zur Entwicklung kam. Bald darauf Tod.

Eine besondere Folgerung soll aus diesen Versuchen nicht gezogen werden, da das beobachtete Absterben der Larven wohl auf ähnliche Schädigungen durch HCl zurückzuführen ist, wie sie HERTWIG als Entwicklungshemmung und Mißbildung für *R. fusca* in dünnen NaCl-Lösungen 6/1000 beschrieben hat. Der gleiche Autor berichtet, daß Fuscalarven, in eine NaCl-Lösung 1/100 gebracht, bald abstarben.

Die eben geschilderten Beobachtungen zeigen aber, daß zum Durchschmelzen der Dotterhaut die Anwesenheit von Pepsin und Salzsäure in geringer Menge notwendig ist.

Der Durchbruch der Dotterhaut erfolgt zu einer Zeit, in der der Ranaembryo noch völlig von seinem Dotter lebt. Es ist unwahrscheinlich, daß aus dem Darmkanal Pepsin und Salzsäure abgeschieden wird, weil nach MAURER das Dünndarmepithel und die Drüsen des Darmkanals erst bei Um- und Rückbildung der reichlich Dotterblättchen enthaltenden Zellen des ventralen Abschnittes des Mitteldarmes entwickelt werden. Diese Ausbildung erfolgt bei Anurenlarven in der zweiten Woche ihres Embryonallebens und findet in den ersten neun Tagen des freien Lebens ihren Abschluß. Das Auskriechen der Ranaembryonen fällt aber, wie wir gesehen haben, in die erste Woche ihres Embryonallebens. Außer den Haftorganen, deren Sekret den Schleimstrang liefert, ist zur Zeit des Auskriechens an der Oberfläche der Larven allein der Stirndrüsenstreifen als sicher sezernierendes Organ festgestellt worden. Seine Funktion scheint

demnach lediglich Andauung und Durchschmelzung der Dotterhaut zu sein. Hat er diese Aufgabe erfüllt, verflacht er und verschwindet.

Interessant ist es, daß er bei den untersuchten Arten verschiedenen stark entwickelt ist, und daß diese Unterschiede biologisch verständlich erscheinen. Während er bei *R. fusca* sehr deutlich ist, im Vergleich zu den übrigen Organen des Kopfes sogar ein mächtiges Gebilde darstellt, kann er bei *R. arvalis*, wenn er überhaupt sichtbar ist, im Oberflächenbilde nur als ein winziges, dünnes Fädchen wahrgenommen werden.

Die Erklärung hierfür ist wohl in der verschiedenen Art des Auskriechens zu suchen, wie sie oben beschrieben ist. Der Embryo von *R. fusca* ist nicht größer als die Längsachse der Dotterhaut, so daß sein Kopf und Schwanz diese Haut gerade berühren. Die Bewegungen sind nur nickende. Dem Sekret des Stirndrüsenstreifens liegt hier also die Aufgabe ob, allein mit Hilfe des Innendruckes das zum Auskriechen nötige Loch in der Dotterhaut zu schaffen. Bei *R. arvalis* übertrifft die Körperlänge wesentlich den Längsmesser der Dotterhaut, die bei den Bewegungen des Embryos gezerzt und gedehnt wird, so daß nur die Schaffung einer etwas verdünnten Stelle in der Dotterhaut notwendig ist, eines *Locus minoris resistentiae*, an dem der Innendruck des Eies im Verein mit den mächtigen mechanischen Schädigungen durch die lebhaften, kräftigen Bewegungen des Tieres zur Sprengung ansetzen kann.

Mikroskopisch besteht der Stirndrüsenstreifen, wie HINSBERG angibt, „aus einer Lage hoher, regelmäßig angeordneter, pigmentierter Zellen.“ CORNING beschreibt ihn als ein Gebild zylindrischer Zellen, das von der dorsal verdickten Lippe der Geruchsgrube als Verdickung des äußeren Ektodermblattes kaudal bis zur Linsenanlage reicht. Bei verschiedenen Längsschnitt-Serien von *R. fusca* ist er durch 20—25 Schnitte von 8 und 10  $\mu$  verfolgt worden. Bei *R. arvalis* und *esculenta* ist er im Oberflächenbilde weniger gut sichtbar gewesen, weil die Ausbildung etwas geringer und die Pigmenteinlagerung schwächer war. Aber auch bei diesen Tieren ist er in Längsschnitten gut kenntlich durch die hellen, höher als die Umgebung erscheinenden Zylinderzellen, wie sie sonst nur noch in den Haftorganen vorkommen. Stets fallen die Zellen durch ihre starke Dotterarmut, den mächtigen, ovalen, basal angeordneten Kern und die große Menge des nach der Oberfläche zu eingelagerten Pigmentes auf.

AN Serienschnitten von Bombinator habe ich den Stirndrüsenstreifen gleichfalls gesehen. ADLER bringt Oberflächenbilder von *Bufo vulgaris*, bei denen der Stirndrüsenstreifen an gleicher Stelle wie bei *R. fusca* — allerdings nur als schwacher Schatten — sichtbar ist, ZIEGLER solche von *Ranaembryonen*, ohne daß das Gebilde im Text erwähnt wird.

Es handelt sich demnach um ein Organ, dem eine wesentliche Rolle beim Auskriechen des Embryos, wenn auch nur für wenige Minuten im Leben eines jeden einzelnen, zukommt, und das anscheinend am Kopfe aller Anuren zu finden ist. Dieses Gebilde ist einst von KUPFFER als unpaare Riechplakode der Anuren gedeutet worden. PETER hat dieser Ansicht mehrfach widersprochen und die Anlage des Geruchsorganes allein aus den paarigen Riechgruben ohne Anteilnahme einer unpaaren Plakode bewiesen. Die vorstehenden Beobachtungen bekräftigen die Richtigkeit der PETERSCHEN Anschauung, daß der Stirndrüsenstreif ein gut funktionierendes, lokales Organ mit bestimmter, eng umgrenzter physiologischer Bedeutung ist und nichts mit der Anlage des Geruchsorganes zu tun hat.

Der Stirndrüsenstreifen scheint um so stärker ausgebildet, je mehr Arbeit er zu leisten hat, d. h. ist die Längsachse der Dotterhaut größer oder gleich der des Embryo (*R. fusca*), so ist die mechanische Dehnungswirkung der Bewegungen sehr gering, die ganze Arbeit der Durchschmelzung der Dotterhaut fällt dem Stirndrüsenstreifen zu, wie BLES es auch für *Xenopus* zeigte. Wird die Dotterhaut von einem Tiere, dessen Länge ihre Achse beträchtlich übertrifft, mechanisch durch Bewegungen gedehnt (*R. arvalis*), so braucht es nur geringer Sekretion der Drüse, um einen schwachen Punkt zu schaffen, auf den nun die Bewegungen immer weiter einwirken, so daß die Dotterhaut durch das bohrende Drehen und Wenden gesprengt wird.

Der Stirndrüsenstreifen ist also das Organ, das dem Embryo zum Durchschmelzen der Eihüllen dient, und das nach Erledigung dieser Aufgaben zurückgebildet wird.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. PETER, meinen aufrichtigen Dank für seine Anregung und Unterstützung mit Rat und Tat auch an dieser Stelle abzustatten.

## Verzeichnis der Literatur.

1. ADLER, 1901, Entwicklung der äußeren Körperform und des Mesoderms bei *Bufo vulgaris*. Internat. Monatschr. f. Anatomie u. Physiologie Bd. 18, H. 1/3.
2. BLES, EDUARD J. B. A. B. Sc., The Life — History of *Xenopus laevis*, Daud. Tr ns. Royal Soc. Eden. Bd. 41, Tl. 3, Nr. 31.
3. BORN, G., Über Verwachsungsversuche mit Amphibienlarven. Archiv f. Entwicklungsmech. Bd. 3/4, 1896/97.
4. CORNING, 1899, Über einige Entwicklungsvorgänge am Kopfe der Anuren. Morph. Jahrbuch Bd. 27.
5. HINSBERG, 1901, Die Entwicklung der Nasenhöhle bei Amphibien. — Anuren und Urodelen. — Arch. f. mikrosk. Anatomie Bd. 58, H. 3, S. 411.
6. HERTWIG, O., Über den Einfluß äußerer Bedingungen auf die Entwicklung des Froscheies. Sitzungsber. d. Kgl. Pr. Akad. d. Wiss. 1894, Bd. 18.
7. MAURER, Die Entwicklung des Darmsystems. O. HERTWIGS Handbuch der vergl. u. exper. Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.
8. PETER, K., Die Entwicklung des Geruchsorganes usw. Ebenda.
9. Ders., Die Neuroporusverdickung und die Hypothese von der primären Monorrhinie der amphirrhinen Wirbeltiere. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 58, 1901, S. 653.
10. SCHULTZE, O., Untersuchungen über Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wissenschaft. Zoologie 1887, Bd. 45, H. 2.
11. Ders., Über Einwirkung niederer Temperaturen auf die Entwicklung des Frosches. Anatom. Anzeiger Bd. 10, 1894/95, S. 291.
12. ZIEGLER, FR., Zur Kenntnis der Oberflächenbilder der *Rana*embryonen. Anat. Anzeiger 1892, Bd. 7, S. 7 u. 8.

## Bücherbesprechungen.

**Engau, Robert.** Kurzes Repetitorium der gerichtlichen Medizin. BREITENSTEINS Repetitorium Nr. 28. 3. Aufl. Leipzig 1920, Johann Ambrosius Barth. Preis geh. M. 6,—, geb. M. 7,60.

Auch die neue Auflage des Heftchens von ENGAU ist an verschiedenen Stellen umgearbeitet und ergänzt. Sie wird wie die früheren dem Kandidaten bei der Vorbereitung zum Examen wertvolle Dienste leisten.

**Finkelnburg, R.** Lehrbuch der Unfall-Begutachtung der inneren und Nervenkrankheiten. Bonn 1920, A. Marcus' u. E. Webers Verlag. Preis geh. 70 M.

Das auf vieljähriger Gutachtertätigkeit beruhende Buch von FINKELNBURG zerfällt in einen allgemeinen und einen speziellen Teil. Der letztere bringt in kurzer, übersichtlicher Form eine Darstellung der Verletzungen und Erkrankungen der einzelnen Organsysteme und Organe in ihren Beziehungen zu Unfällen unter Verwertung zahlreicher Literaturangaben. Das Werk wird nicht nur Studierenden und Ärzten, an die es sich in erster Linie wendet, vorzügliche Dienste leisten, sondern auch dem Anatomen, der die Verbindung mit der praktischen Heilkunde aufrecht zu erhalten sucht, vielfache Belehrung bringen. Die Ausstattung ist sehr gut.

## Personalia.

**Würzburg.** Herr Geheimrat BONNET feierte am 17. Februar seinen 70. Geburtstag. Die herzlichsten Glückwünsche der Anatomischen Gesellschaft wurden durch den Schriftführer drahtlich übermittelt. In seinem Dank spricht Herr Geheimrat BONNET den Wunsch aus, daß die ihm „so sehr wertvolle Anatomische Gesellschaft, sich von den Verlusten der letzten Jahre rasch erholend, sich nach Beseitigung aller Hemmungen zu früherer Blüte und glänzender Leistung wieder voll entfalten“ möge.

**Heidelberg.** Professor ELZE ist zum 1. April d. J. auf ein etatsmäßiges Extraordinariat in Gießen als außeretatsmäßiger ordentlicher Professor in der Medizinischen Fakultät und Prosektor des Anatomischen Instituts berufen worden.

**Tokio.** Professor G. OSAWA ist am 5. Dezember 1920 gestorben. Nachruf folgt.

## Anatomische Gesellschaft.

### Mitgliederbeiträge.

Seit der letzten Quittung in Nr. 15/16, Bd. 53 des Anat. Anz. sind folgende Zahlungen eingegangen:

Jahresbeiträge von den Herren AUERBACH (20) 15 M, BAUM (20) 15 M, BIELSCHOWSKY (20) 15 M, BRINKMANN (19, 20) 30 M, BBODERSEN (20, 21) 30 M, DISSELHORST (20) 15 M, ELLENBERGER (20) 15 M, FAHRENHOLZ (20, 21) 30 M, GROBBEN (20) 6 M, HASSELWANDER (20) 15 M, HOEPKE (20) 12 M, HOYER (20, 21) 20 M, JACOBSHAGEN (21) 15 M, JACOBSON (20, 21) 30 M, ARIËNS KAPPERS (20) 15 M, KAZZANDER (21) 15 M, KÖLLIKER (20) 15 M, KOPSCH (20) 15 M, KRAUSE (20) 15 M, MARCHAND (21) 15 M, MARTIN (20) 15 M, MÄRTENS (20) 15 M, v. MÖLLENDORFF (20) 15 M, NEUMAYER (20), 15 M, OGUSHI (16 - 19) 24 M, PETERSEN (20) 15 M, ROSCHER (20) 15 M, ROSENBERG (21) 15 M, SCHAXEL (20) 15 M, SPEMANN (20) 15 M, SPENGLER (20) 15 M, STOSS (20, 21) 30 M, TRAUTMANN (20) 15 M, WEISSENBERG (20, 21) 30 M, AUGUST ZIMMERMANN (19, 20) 18 M.

Ablösung der Jahresbeiträge erfolgte durch Zahlung von je 150 M durch die Herren BÖKER, FUCHS, OKAJIMA, STADTMÜLLER, STIEVE; von 102 M durch Herrn OGUSHI.

Nachzahlung als lebenslängliche Mitglieder leisteten mit je 100 M die Herren EISLER, HAMMAR, KALLIUS, MEVES, SPALTEHOLZ; mit 50 M Herr ROUX; mit 150 M Herr CORNING.

### Versammlung in Marburg.

Der Begrüßungsabend findet am 13. April im Gasthaus Ritter statt.

Mit Anfragen wegen Wohnung wird gebeten, sich an Herrn Prof. GÖPPERT, wegen mikroskopischer und makroskopischer Demonstrationen an Herrn Prof. VEIT zu wenden.

Von Gasthöfen kommen in Frage Europäischer Hof, Ritter und Kaiserhof.

#### Angemeldete Vorträge:

1. Herr BROMAN: Weitere Argumente für die Abstammung der Milchleiste aus der Seitenlinie.
2. Herr v. MÖLLENDORFF: Über den Einbettungsvorgang des menschlichen Eies (nach einem den jüngsten bisher bekannten Stadien vorausgehenden Abortivei).
3. Herr EUGEN FISCHER: Über die Variationen der Hirnfurchen des Schimpanse.
4. Herr STÖHR: Über die Innervation der Pia mater und des Plexus chorioideus beim Menschen.
5. Herr STIEVE: Neue Untersuchungen über die Zwischenzellen.
6. Herr KOPSCH: Ein bisher unbekanntes Organ (Glomus coccygeum) des Frosches.
7. Herr HAUSCHILD: Normale und abnorme Synostose der Hirnschädelnähte (und deren Bedeutung für das Schädelwachstum).

#### Demonstrationen:

1. Herr v. MÖLLENDORFF: Zwei sehr junge menschliche Eier.
2. Herr STÖHR: Mikroskopische Präparate nach O. SCHULTZE's Kalilauge-Silbermethode.
3. Herr BÖKER: Präparate zur Ableitung der Fluganpassung der Vögel (Projektion).

Der Schriftführer:

H. v. EGGELING.

---

**INHALT. Aufsätze.** Martin Hagström, Die Entwicklung der Thymus beim Rind. Mit 7 Abbildungen. S. 545—566. — Paul A. Jaensch, Beobachtungen über das Auskriechen der Larven von *Rana arvalis* und *fusca* und die Funktion des Stirndrüsenstreifens. Mit 7 Abbildungen. S. 567—584. — **Bücherbesprechungen.** ENGAU, ROBERT, S. 584. — FINKELNBURG, R., S. 584. — **Personalia.** S. 585. — **Anatomische Gesellschaft.** Mitgliederbeiträge, S. 585. **Versammlung in Marburg:** Angemeldete Vorträge u. Demonstrationen, S. 586.

---

**Dieser Doppelnummer liegen Titel und Inhaltsverzeichnis zu Band 53 bei.**

Abgeschlossen am 28. Februar 1921.

# Literatur 1920<sup>1)</sup>.

Von Prof. Dr. OTTO HAMANN, Oberbibliothekar an der Staatsbibliothek  
in Berlin.

## 1. Lehr- und Handbücher. Bilderwerke.

- von **Bardleben, Karl**, Die Anatomie des Menschen. Teil 3. Muskel- und Gefäßsystem. 68 Fig. 3. umgearb. Aufl. Leipzig, Teubner. 108 S. 8°. Aus Natur und Geisteswelt Bd. 420.
- Broesike**, Lehrbuch der normalen Anatomie des menschlichen Körpers. 10. neu b. u. verm. Aufl. 9 Taf. u. 56 Fig. Berlin, Fischer. XII, 791 S. 8°. 44 M.
- Friedemann, Martin**, Anatomie für Schwestern. 6. verb. Aufl. 124 Fig. Jena, Fischer. VIII, 157 S. 8°. 7 M.
- Guttman, Walter**, Medizinische Terminologie. Ableitung u. Erklärung der gebräuchlichsten Fachausdrücke aller Zweige der Medizin und ihrer Hilfswissenschaften. 10. u. 11. vollk. umgearb. Aufl. 309 Fig. Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg. XI S. u. 1308 S. 8°. 45 M.
- von **Langer, Carl**, Lehrbuch der systematischen und topographischen Anatomie. 11. verm. u. verb. Aufl. v. C. TOLDT. 3 Taf. u. 6 Fig. Wien, Braumüller, 1920. XII, 878 S. 50 M.
- Rauber, August**, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Hrsg. von Fr. KORSCH. 4. Abt.: Eingeweide. 471 z. T. farb. Fig. 11. verm. u. verb. Aufl. Leipzig, Thieme. IV, 425 S. 8°. 31 M.
- Schaffer, Josef**, Vorlesungen über Histologie und Histogenese. Nebst Bemerkungen über Histotechnik und das Mikroskop. 12 Taf. u. 589 Fig. Leipzig, Engelmann. VIII, 528 S. 8°. 42 M.
- Schmaltz, Reinhold**, Anatomie des Pferdes. M. Fig. Berlin, Schoetz. XI, 534 S. 32 M.
- Sobotta, Johannes**, Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. 1. Abt.: Knochen, Bänder, Gelenke, Regionen u. Muskeln d. menschl. Körpers. 166 farb. u. 143 schwarze Fig. auf Taf. u. 29 Fig. im Text. 3. Aufl. München, Lehmann. VIII, 264 S. 8°. (Lehmans med. Atlanten Bd. 2.) 30 M. — 2. Abt.: Die Eingeweide des Menschen einschl. des Herzens. 3. Aufl. 228 Fig. München, Lehmann, VIII, S. 265—445. 1920. (Lehmans med. Atlanten Bd. 3.) 40 M.
- Spalteholz, Werner**, Handatlas der Anatomie des Menschen. M. Unterst. von WILH. HIS †. 1011 Fig. Bd. 1: Knochen, Gelenke, Bänder. 9. Aufl. VI, 253 S. 8°. 22 M.
- Toldt, Carl**, Anatomischer Atlas für Studierende und Ärzte unter Mitwirkung von ALOIS DALLA ROSA. 483 Fig. u. 8 Röntgenorig. 10. Aufl. 2. Bd.: Eingeweidelehre, Gefäßlehre. Berlin u. Wien, Urban & Schwarzenberg. II, 339 S. 8°. 32 M. — 3. Bd.: Nervenlehre, Sinneswerkzeuge. 10. Aufl. Berlin und Wien, Urban & Schwarzenberg. 8°. II, S. 743—972. 27 M.
- Wetzel, Georg**, Lehrbuch der Anatomie für Zahnärzte u. Studierende der Zahnheilkunde. 2. umgearb. u. verb. Aufl. 1. Teil. 498 Fig. Jena, Fischer. III, 520 S. 8°. Vollst. 58 M.

1) Wünsche und Berichtigungen für die Literatur sind zu richten an Prof. HAMANN, Berlin NW, Staatsbibliothek.

**Handbuch der Anatomie des Menschen** in 8 Bänden. Hrsg. v. KARL VON BARDELEBEN, fortgef. von H. v. EGGELING. 30. Lief. (4. Bd., 2. Abt., 2. Tl.) Jena, Fischer. 8°.

ZIEHEN, TH., Anatomie des Zentralnervensystems. 2. Abt.: Mikroskopische Anatomie des Gehirns. 73 Fig. S. 339—606. 25 M.

## 2. Zeit- und Gesellschaftsschriften.

**Anatomische Hefte.** Abt. 1. H. 170 (Bd. 56, H. 3). 6 Taf. u. 89 Fig.

Inhalt: HEIDENHAIN, Über die Noniusfelder der Muskelfaser. — STIEVE, Anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzung des Grottenolms (*Proteus anguineus* Laur.). — HEIDERICH, Beiträge zur Gehirn-Schädel-Topographie. 1. Die Seitenkammern und Stammganglien. — LUDWIG, Zur Entwicklungsgeschichte der Leber, des Pankreas und des Vorderdarms bei der Ente und beim Maulwurf.

**Anatomische Hefte.** Abt. 1. H. 174 (Bd. 58, H. 1). 17 Taf. u. 24 Fig.

Inhalt: FRIEDRICH MERKEL †. — FISCHEL, Beiträge zur Biologie der Pigmentzelle. — BROMAN, Das Organon vomero-nasale Jacobsonii — ein Wassergeruchsorgan! — DE JONGE COHEN, Die Kronen-Wurzelgrenze der unteren Zähne.

**Archiv für Anatomie und Physiologie.** Jg. 1918. Anat. Abt. H. 5/6. 33 Fig.

Inhalt: KURZ, Der Unterkiefer des Chinesen. — KURZ, Untersuchung des Sternum und der Rippen einer 25 jährigen Chinesin. — KURZ, Untersuchungen über Größen- und Formverhältnisse des Zungenbeins und des Kehlkopfskeletts einer 25 jährigen Chinesin. — KURZ, Muskeln und Nerven der Hals- und Brust-Schultergegend von *Macacus rhesus*.

**Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen.** Bd. 46, H. 1, 8 Taf. u. 19 Fig.

Inhalt: KOLMER, Über den Befund einer zweiten Linse (Spontanlentoidbildung) im Auge eines Welses. — DEMOLL, Zur Frage nach der Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften. — STEINACH, Künstliche und natürliche Zwitterdrüsen und ihre analogen Wirkungen. — STEINACH, Histologische Beschaffenheit der Keimdrüse bei homosexuellen Männern. — STIEVE, Das Skelett eines Teilzitters. — ERDMANN, Endomixis and Size Variations in Pure Bred Lines of *Paramecium aurelia*. — UHLENHUTH, Studien zur Linsenregeneration bei den Amphibien. 1. Ein Beitrag zur Depigmentierung der Linse, mit Bemerkungen über den Wert der Reizphysiologie (Schluß).

**Archiv für mikroskopische Anatomie.** Bd. 93, H. 2/3. 12 Taf. u. 26 Fig.

Inhalt: Abt. 1: STÖHR, Morphologische Studien am Darmepithel von *Ascaris lumbricoides*. — ZSCHOKKE, Die Entwicklung des Ausführungsgangsystems der Milchdrüse. Untersuchungen beim Rind. — HARTMANN, Die Anlage und Entwicklung des Vornierenglomerulus bei anuren Amphibien (*Rana temporaria*) mit besonderer Rücksicht auf seine Gefäße. — TROJAN, E., Bakteroiden, Mitochondrien und Chromidien. Ein Beitrag zur Entwicklung des Bindegewebes. — v. MELCZER, Über die Menge und die Arten der durch die normale Milz gebildeten farblosen Blutzellen. — Abt. 2: NACHTSHEIM, Zytologische und experimentelle Untersuchungen über die Geschlechtsbestimmung bei *Dinophilus apatris* Korsch.

**Studien zur Pathologie der Entwicklung.** Bd. II, H. 3. 4 Tafeln, 3 Tabellen, 67 Abbildungen im Text.

Inhalt: GRUBER, Beiträge zur Kasuistik und zur Kritik der Mikrognathie, nebst der Trichterbrust. — MÖNCKEBERG, Über das Verhalten des Atrioventrikularsystems im *Cor triloculare biatriatum*, zugleich ein Beitrag zur Frage des Elektrokardiogramms bei angeborenen Herzfehlern. — LANGE, Über eine Sirenenmißbildung, insbesondere das Urogenitalsystem der Sirenen. — SCHÖBER, Kurze Mitteilung über eine Herzmißbildung. — KERMAUNER, Sakrouterinligament und Niere. —

FRAASS, HEINRICH, Anatomische Untersuchung zweier Kephalthoracopagus. — GRÄFENBERG, Die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Hyperdaktylie menschlicher Gliedmaßen.

### 3. Methoden der Untersuchung und Aufbewahrung.

- Böhm, Alexander, u. Oppel, Albert**, Taschenbuch der mikroskopischen Technik. Anleitung zur mikroskopischen Untersuchung der Gewebe und Organe der Wirbeltiere und des Menschen unter Berücks. d. embryol. Technik. 8. Aufl., bearb. von BENNO ROMEIS. M. Fig. u. Tab. München, Oldenbourg. XI, 438 S. 8°. 15 M.
- Bräutigam, Fritz**, Eine neue Mikroskopierlampe. 1 Fig. Wiener klin. Wochenschr. Jg. 32, 1919, S. 844.
- Gough, James Arthur**, A Method of Injecting the Blood-Vessels for Roentgenological Studies and simultaneously Embalming the Body. Anat. Rec. Vol. 18, N. 2.
- van Herwerden, M. A.**, Die Fixierung eines Blutpräparates während der amöboiden Bewegung von Leukozyten und Thrombozyten. 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 301—304.
- King, Helen Dean**, Studies on Inbreeding. 54 Taf. Philadelphia. Wistar Inst. 176 S.
- Koopmann, Hans**, Azetonhärtung und Plasmazellenfärbung. Centralbl. f. allg. Pathol. Bd. 30, S. 529—531.
- Küster, E.**, Über Vitalfärbung der Pflanzenzellen. 1. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, 1918, S. 95—100.
- Mayer, P.**, Zur Färbung der Schollen in den Ganglienzellen. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, 1918, S. 81—88.
- Metzner, P.**, Über Verwendung internittierender Beleuchtung zum Studium rasch verlaufender rhythmischer Vorgänge. 8 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 113—146.
- Müller, H.**, Über eine neue Methode der Darstellung der Markscheide (des Neurokeratins) und des Achsenzylinders. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 147 bis 156.
- Ponselle, A.**, Procédé simple de neutralisation de l'eau distillée destinée aux colorations dérivées de la méthode de ROMANOWSKY. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1328—1329.
- Rawitz, Bernhard**, Eine Modifikation des Färbens mit Hämatoxylin, Cochenille und Karmin. Ein neues Aufhellungsmittel. VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. Bd. 227, S. 223—226.
- Sabrazès, J.**, Coloration post-vitale au bleu de toluidine phéniqué. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1391—1392.
- Souchon, Edmond**, A new permanent Solution for the Preservation of anatomic Preparations, the SOUCHON Solution of Calcium chloride. Anat. Record. Vol. 18, S. 361.
- Stöhr, Philipp**, Lehrbuch der Histologie und mikroskopischen Anatomie des Menschen mit Einschluß der mikroskopischen Technik. 18. Aufl., bearb. v. OSKAR SCHULTZE. 432 Fig. Jena, Fischer. XIV, 516 S. 8°. 20 M.
- Strasser, H.**, Anleitung zur Gehirnpräparation. 3. verb. Aufl. Bern, Bircher. 51 S. 8°. 5 M.
- Triepel, H.**, Ein neues Modellierverfahren. 1 Fig. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 35, 1918, S. 89—94.

**Turchini, Jean**, Coloration vitale du chondriome des cellules sécrétrices du rein au cours de l'élimination du bleu de méthylène. *Compt. rend. Soc. Biol.* T. 82, S. 1134—1135.

**van Walsem, G. C.**, Noch einmal: Unsere BUNSENSche Lampe. 2 Fig. *Zeitschr. f. wiss. Mikrosk.* Bd. 36, S. 157—159.

#### 4. Allgemeines. (Topographie, Physiologie, Geschichte etc.)

**von Berenberg-Göbller, Herbert** †, Das Problem des Todes. Ein Fragment. Eingeleitet v. FRANZ KEIBEL. *Anat. Anz.* Bd. 52, S. 97—115.

**Corning, H. K., JULIUS KOLLMANN.** † 24. Juni 1918. 1 Bildnis. *Anat. Anz.* Bd. 52, S. 65—80.

**Cowdry, Edmund V.**, Anatomy in Japan. *Anat. Rec.* Vol. 18, N. 2.

**Demoll, R.**, Zur Frage nach der Vererbung vom Soma erworbener Eigenschaften. 1 Taf. u. 3 Fig. *Arch. f. Entwicklunqsmech.* Bd. 46, S. 4—11.

**Eisler, P., LUDWIG STIEDA** †. 1 Bildnis. *Anat. Anz.* Bd. 52, S. 131—144.

**Göppert, E., LUDWIG EDINGER.** † Februar 1918. 1 Bildnis. *Anat. Anz.* Bd. 52, S. 219—223.

**Hansen, Adolph**, GOETHES Morphologie (Metamorphose der Pflanzen und Osteologie). Ein Beitrag zum sachlichen und philosophischen Verständnis und zur Kritik der morphologischen Begriffsbildung. Gießen. Töpelmann, 1919. 200 S. 8°. 10 M.

**Hertwig, Oskar**, Allgemeine Biologie. 5. verb. u. erw. Aufl. Bearb. v. OSKAR u. GÜNTHER HERTWIG. 484 teils farb. Fig. Jena, Fischer. XVI, 800 S. 8°. 45 M.

**Keibel, Franz, HERMANN ADOLPHI** †. *Anat. Anz.* Bd. 52, S. 188—190.

**Klein, Gustav**, Die Bauchhöhle als Lymphraum und die Bedeutung des Netzes. *Monatsschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol.* Bd. 50, S. 177—184.

**Köhlbrugge, J. H. F.**, Der Akademiestreit im Jahre 1830, der niemals enden wird. *Berichtungen z. Arb. v. W. LUBOSCH.* *Biol. Zentralbl.* Bd. 39, S. 489—494.

**Krukenberg, H.**, Der Gesichtsausdruck des Menschen. 2. verb. u. verm. Aufl. 259 Fig. Stuttgart, Enke. VII, 328 S. 8°. 28 M.

**Lubinski, Herbert**, Über Körperbau und Wachstum von Stadt- und Landkindern. *Diss. med.* Breslau. 1919. 8°.

**Lubosch, Wilhelm**, Das Problem der Form als Gegenstand der anatomischen Wissenschaft und die Aufgaben einer Reform des anatomischen Unterrichts. Jena, Fischer. 48 S. 8°. 4,50 M.

**Maurer, Friedrich, ERNST HAECKEL.** Rede b. d. Totenfeier. 1 Portr. *Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd. 56 S. 225—252.

**Friedrich Merkel** †. 1 Porträt. *Anat. Hefte*, Abt. 1, Bd. 58. 5. S.

**Molisch, Hans**, GOETHE als Naturforscher. In: *Populäre biol. Vortr.* Jena, Fischer. 13 S.

**Peter, Karl**, Die Zweckmäßigkeit in der Entwicklungsgeschichte. Eine finale Erklärung embryonaler und verwandter Gebilde und Vorgänge. 55 Fig. Berlin, Springer. X, 323 S. 8°. 30 M.

**Stieve, H.**, Können wir bei einer Neuordnung des Medizinstudiums den anatomischen Unterricht einschränken? München. *med. Wochenschr.* Jg. 67, S. 264—267.

**Stratz, C. H.**, Die Schönheit des weiblichen Körpers. 25. verm. u. verb. Aufl. 7 Taf. u. 314 Fig. Stuttgart, Enke. XVI, 456. S. 8°. 40 M.

- Stratz, Carl Heinrich**, Die Körperformen in Kunst und Leben der Japaner. 3. Aufl. 112 Fig. u. 4 farb. Taf. Stuttgart, Enke. X, 196 S. 8°. 12 M.
- Summer, Francis Bertody**, Geographic Variation and MENDELIAN Inheritance. Journ. exper. Zool. Vol. 30, N. 3.
- von **Waldeyer-Hartz, GUSTAF RETZIUS** †. 1 Bild. Anat. Anz. Bd. 52, S. 261—268.
- Wiedersheim, Robert**, Lebenserinnerungen. Tübingen, Mohr, 1919. VIII. 207 S. 8°. 13,50 M.

## 5. Zellen- und Gewebelehre.

- Agduhr, Erik**, Über die plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern. 6 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 273—291.
- Ballowitz, E.**, Zur Kenntnis des Peritonealpigmentes bei Knochenfischen. 10 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 405—410.
- Benoit, J.**, Sur l'évolution de la substance nucléolaire au cours de la mitose. La nucléolodière. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1431—1433.
- Bouin, P.**, Sur la dimégalie des spermies dans certaines doubles spermatogénèses. Sa signification. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 432—434.
- Fischel, A.**, Beiträge zur Biologie der Pigmentzelle. 9 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58, S. 1—136.
- Gérard, Pol**, A propos des cellules pigmentaires de la mamelle de la Chatte. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 579—581.
- Granel, F.**, Sur l'élaboration de la graisse dans l'épithélium pulmonaire. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1367—1369.
- Guilliermond, A.**, Sur l'évolution du chondriome dans la cellule végétale. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 194—197.
- Guilliermond, A.**, Sur les éléments figurés du cytoplasme. 5 Fig. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 612—615.
- Guilliermond, A.**, Observation vitale du chondriome des Champignons. 8 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 404—408.
- Guilliermond, A.**, Sur la coexistence dans la cellule végétale de deux variétés distinctes de mitochondries. 1 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 408—411.
- van **Herwerden, M. A.**, Die Fixierung eines Blutpräparates während der amöboiden Bewegung von Leukozyten und Thrombozyten. (S. Kap. 3.)
- Häggqvist, Gösta**, Über die Entwicklung der querstreifigen Myofibrillen beim Frosch. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 389—404.
- Hammerschlag, R.**, Über den Kernbau der eosinophilen Leukozyten. 5 Taf. Folia haematol. Bd. 225. 1919. Archiv, S. 33—62.
- Harvey, Ethel Browne**, A Review of the Chromosome Numbers in the Metazoa. Part. 2. Journ. of Morphol. Vol. 34, N. 1.
- Kurz, Friedrich**, Versuche über den Einfluß farbigen Lichtes auf die Entwicklung und Veränderung der Pigmente bei den Fischen. 3 Taf. u. 2 Fig. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. Bd. 37, S. 239—278.
- Laguesse, E.**, Fibres collagènes, précollagènes, fibres grillagées et fibres de fibrogliose. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 373—375.
- Laguesse, E.**, Sur le développement des Mastzellen ou Mastocytes chez le Rat blanc. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1415—1417.
- Levy, Susanna**, Über Lochkerne in der lymphatischen Randschicht der Leber und dem Mesenterium von Triton alpestris. Diss. med. Berlin 1919. 8°.

- Mangenot, G.**, Sur l'évolution du chondriome et des plastes chez les Fucacées. 1 Fig. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 200—201.
- Mangenot, G.**, et **Emberger, L.**, Sur les mitochondries dans les cellules animales et végétales. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 418—420.
- Marcus, H.**, Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen. Vorl. Mitt. 6 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 410—416.
- Metzner, P.**, Zur Mechanik der Geißelbewegung. 18 Fig. Biol. Zentralbl. Bd. 40, S. 49—87.
- Meyer, Arthur**, Morphologische und physiologische Analyse der Zelle der Pflanzen und Tiere. Grundzüge unseres Wissens über den Bau der Zelle und über dessen Beziehung zur Leistung der Zelle. 1. Teil. Allg. Morphologie des Protoplasten. Ergastische Gebilde. Zytoplasma. 205 Fig. Jena, Fischer. XX, 629 S. 8°. 32 M.
- Nägler, Curt**, Am Urquell des Lebens. Die Entdeckung der einzelligen Lebewesen, von LEEUWENHOEK bis EHRENBERG. 38. Fig. Leipzig, Voigtländer, 1918. 116 S. 8°. (Voigtländers Quellenbücher N. 92.) 1,20 M.
- Nageotte, J.**, Formation de fibres conjonctives en milieu clos non vivant, aux dépens de protoplasma mort. 6 Fig. Compt. rend. Acad. Sc. T. 169, S. 877—879.
- Nonidez, José Fernandez**, The meiotic Phenomena in the Spermatogenesis of Blaps, with special Reference to the X-Complex. Journ. of Morphol. Vol. 34, N. 1.
- Paillot, A.**, La karyokinétose et les réactions similaires chez les Vertébrés. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 427—428.
- Pratje, André**, Die Chemie des Zellkerns. Biol. Zentralbl. Bd. 40, S. 88—112.
- Schmidt, W. J.**, Einige Versuche mit BRUNO BLOCHS „Dopa“ an Amphibienhaut. 1 Taf. Dermatol. Zeitschr. Bd. 27, S. 284—295.
- Schmidt, W. J.**, Die Ontogenie der glatten Muskelzellen in der Froschhaut, ein Beispiel für die Differenzierung der Epidermis durch Muskelzug. 1 Taf. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 18, S. 318—340.
- Schulte, Hermann von Wechlinger**, Early Stages of Vasculogenesis in the Cat (*Felis domestica*), with special Reference to the Mesenchymal Origin of Endothelium. 33 Taf. Americ. Anat. Mem. N. 3, 1914, 92 S.
- Speeth, Caroline**, Über Kernveränderungen bei *Actinosphaerium* in Hunger- u. Enzytierungskulturen. 2 Taf. u. 5 Fig. Arch. f. Protistenk. Bd. 40, 1919, S. 181—220.
- Spek, Josef**, Experimentelle Beiträge zur Physiologie der Zellteilung. (Vorl. Ber.) Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919, S. 23—34.
- Stieve, H.**, Über das interkinetische Ruhestadium der PräspERMATIDEN. 23 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 540—562.
- Stöhr, Philipp**, Morphologische Studien am Darmepithel von *Ascaris lumbricoides*. 1 Taf. u. 3 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, S. 137—183.
- Trojan, E.**, Bakteroiden, Mitochondrien und Chromidien. Ein Beitrag zur Entwicklung des Bindegewebes. 2 Taf. u. 4 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, S. 333—374.

## 6. Bewegungsapparat.

### a) Skelet.

- Adloff**, Zur Ontogenie des Elefantengebisses. Anat. Anz. Bd. 52, S. 534—540.
- Aichel, Otto**, Zur Diskussion über das Problem der Zahnform. Anat. Anz. Bd. 52, S. 81—90, 145—152, 193—213, 241—260, 417—439.

- Bircher, Eugen**, Neue Fälle von Varietäten der Handwurzel und des Fußgelenkes. a) Os trigonum traumaticum? b) Os subtibiale. 6 Fig. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. 26, 1918/19, S. 85—88.
- Chaine, J.**, Sur l'union de l'apophyse paramastoïde et du temporal chez les Mammifères. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 823—825.
- Congdon, Edgar Davidson**, The Distribution and Mode of Origin of Septa and Walls of the Sphenoid Sinus. Anat. Rec. Vol. 18, N. 2.
- Copher, Glover H.**, Deformity of the Scapulae associated with a cervical Rib and a Spina bifida. 4 Fig. Ann. of Surg. Vol. 49, S. 644—646.
- De Jonge Cohen, Th. E.**, Ein Beitrag zur Morphogenese des „Dens in Dente“. 1 Taf. Anat. Anz. Bd. 52, S. 153—157.
- De Jonge Cohen, Th. E.**, Die Kronen-Wurzelgrenze der unteren Zähne. 5 Taf. u. 12 Fig. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58, S. 193—213.
- Drüner, L.**, Über die Röntgenologie des Brustbeins. 2 Taf. u. 6 Fig. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen Bd. 27, 1919, S. 54—61.
- Forster, André**, Sur la morphogénèse de l'apophyse mastoïde. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 434—436.
- Fuchs, Hugo**, Über die Verknöcherung des Innenskelettes am Schädel der Seeschildkröten, nebst Bemerkungen über das geschlossene Schläfendach. 23 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 354—389, 449—479.
- Greve, H. Christian**, Über das Vorkommen der akzessorischen Wangenhöcker am oberen und unteren zweiten Molar. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk. Jg. 37, S. 393—397.
- Hennig, Edw.**, Die Entstehung des Säugerzahns und die Paläontologie. Naturw. Wochenschr. N. F. Bd. 18, S. 745—751.
- Holl, Moritz**, Der Seitenfortsatz der Lendenwirbel. 1 Taf. u. 4 Fig. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 3, Bd. 128, 52 S.
- Hosford, Caroline Austin**, A Note on the Hyobranchial Skeleton of *Squalus acanthias*. Anat. Rec. Vol. 18, N. 3.
- Kurz, Der Unterkiefer des Chinesen.** 2 Fig. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, anat. Abt., S. 173—209.
- Kurz**, Untersuchung des Sternum und der Rippen einer 25 jährigen Chinesin. 1 Fig. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, anat. Abt., S. 210—215.
- Oehngren, Siri**, Über die sog. Episternalbildungen bei den Säugetieren. 20 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 161—187.
- Ovazza, Vitt. Em.**, Anomalie dentarie familiari. 1 Taf. Arch. di antropol. crim. Vol. 36, 1915, S. 403—410.
- Retterer, Ed.**, Du cortical osseux des dents simples. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1222—1225.
- Rice, Edward Loranus**, The Development of the Skull in the Skink, *Eumeces quinelineatus* L. 1. The Chondrocranium. Journ. of Morphol. Vol. 34, N. 1.
- Stieve, H.**, Das Skelett eines Teilzwitters. 3 Taf. u. 1 Fig. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 46, S. 38—84.
- Stoppel**, Über einen seltenen Fall von Mißbildung der Zehen an beiden Füßen (Syndaktylie und 13 Zehen). Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. 26, 1918/19, S. 270.
- Tracy, Henry Carrol**, The Clupeoid Cranium in its Relation to the Swimbladder Diverticulum and the Membranous Labyrinth. Journ. of Morphol. Vol. 33, N. 2.

- Voit, Max**, Die Abduensbrücke beim Menschen, ein Rest der primären Schädeldwand. 3 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 36—41.
- Wagenseil, F.**, Über einen angeborenen doppelseitigen Ulnadefekt. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 439—447.
- Wolff**, Ein Fall von angeborenem Schulterhochstand. Ein kasuistischer Beitrag. 3 Fig. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. 26, 1918/19, S. 26—29.

#### b) Bänder, Gelenke, Muskeln, Mechanik.

- Agduhr, Erik**, Über die plurisegmentelle Innervation der einzelnen quergestreiften Muskelfasern. 6 Fig. (S. Kap. 5.)
- Altschul, Walter**, Die radiologische Darstellung des Kiefergelenkes. 1 Taf. Fortschr. a. d. Geb. d. Röntgenstrahlen. Bd. 27, 1919, S. 23—28.
- Corsy, F.**, Un nouveau cas d'appareil hyoïdien. Anomalies multiples des muscles du deuxième arc. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 366—368.
- Greiner, Erna**, Zwei Fälle von kongenitaler Zwerchfellhernie. 4 Fig. Ztschr. f. angew. Anat. u. Konstitutionslehre. Bd. 5, 1919, S. 59—64.
- Heidenhain, Martin**, Über die Noniusfelder der Muskelfaser. Beitrag 4 zur synthetischen Morphologie (Teilkörpertheorie). 21 Fig. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 56, S. 321—402.
- Kajava, Yrjö**, Blodkärlens förekomst i ledbrösket under dess utveckling. 10 Fig. (Vorkommen von Blutgefäßen im Gelenkknorpel während der Entwicklung.) Finska Läkaresällsk. Handl. Bd. 41, 1919, 34 S.
- Kajava, Yrjö**, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Gelenkknorpels. 31 Fig. Acta Soc. scient. Fennicae. T. 48, 1919, N. 3, sep. Helsingfors, IV, 128 S. 4<sup>o</sup>.
- Kiß, Franz**, Die Ursprungsweise der Augenmuskeln. 5 Fig. Monatsbl. f. Augenhilf. Bd. 43, 1919, S. 653—660.
- Kurz**, Muskeln und Nerven der Hals- und Brust-Schultergegend von Macacus rhesus. 1 Fig. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, anat. Abt., S. 225—241.
- Mareus, H.**, Über die Struktur und die Entwicklung quergestreifter Muskelfasern, besonders bei Flügelmuskeln der Libellen. (S. Kap. 5.)
- Müller, Helene**, Die dorsale Stammuskulatur des Frosches während der Metamorphose. 3 Taf. u. 2 Fig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 118, S. 205—245.
- Nageotte, J., et Guyon, L.**, Croissance régénératrice de fibres musculaires striées, après lésion traumatique. 1 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1364—1367.
- Petersen, Hans**, Freiläufige Verbände. (Konstruktive Behandlung tierischer Gelenke.) 16 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 16—35.
- Retterer, Ed.**, Structure des segments squelettiques qui prennent part au développement de l'articulation temporo-maxillaire. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1315—1319.
- Retterer, Ed.**, De la forme et de la structure du ménisque de l'articulation temporo-maxillaire. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 393—396.
- Retterer, Ed., et Neuville, H.**, De l'articulation temporo-maxillaire du Macaque commun. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 515—517.
- Schmidt, W. J.**, Die Ontogenie der glatten Muskelzellen in der Froshhaut, ein Beispiel für die Differenzierung der Epidermis durch Muskelzug. (S. Kap. 5.)
- Vallois, Henri V.**, L'évolution de la musculature de l'épisome chez les Vertébrés. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 407—409.

**Vallois, Henri V.**, La formation progressive du Biceps crural chez les Anthropoïdes et chez l'Homme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 383—385.

### 7. Gefäßsystem.

**Corsy, F.**, Anomalie dans la système veine cave inférieure. Faut-il maintenir le schéma classique du développement de ce système? Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 365—366.

**Craigie, Edward Horne**, On the relative Vasularity of various Parts of the Central Nervous System of the Albino Rat. Journ. of comp. Neurol. Vol. 31, N. 5.

**Gough, James Arthur**, A Method of Injecting the Blood-Vessels for Roentgenological Studies and simultaneously Embalming the Body. (S. Kap. 3.)

**Grosse, Karl**, Einige seltene Mißbildungen am Herzen. Diss. med. Jena. 8<sup>o</sup>. 1919. 30 S.

**Huntington, George Sumner**, The Anatomy and Development of the systemic Lymphatic Vessels in the domestic Cat. 138 Taf. Amer. Anat. Mem. N. 1. 178 S.

**Huntington, Geo. S.**, The Morphology of the Pulmonary Artery in the Mammalia. 5 Taf. u. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 17. S. 165—201.

**Kaufmann, Luise**, Zur Frage der Aorta angusta. Ein Beitrag zu den Normalmaßen des Aortensystems. Jena, Fischer, 1919. 34 S. 8<sup>o</sup>. (Veröff. a. d. Geb. d. Kriegs- u. Konstit. Pathol. H. 2.) 3,40 M.

**McClure, Charles Freeman Williams**, The Development of the Lymphatic System in Fishes, with especial Reference to its Development in the Trout. 31 Taf. Amer. Anat. Mem. 1915, N. 4, 138 S.

**v. Melezer, Miklós**, Über die Menge und die Arten der durch die normale Milz gebildeten farblosen Blutzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93. Abt. 1, S. 307—332.

**Pohlmann, Augustus Grote**, A Consideration of the Branchial Arcades in Chick based on the Anomalous Persistence of the fourth left Arch in a sixteen-day Stage. Anat. Rec. Vol. 18, N. 2.

**Schulte, Hermann von Weehlingen**; Early Stages of Vasculogenesis in the Cat (*Felis domestica*), with especial Reference to the Mesenchymal Origin of Endothelium. (S. Kap. 5.)

**Sankoff, Alfons M.**, Über eine neue Varietät der Art. radialis. 6 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 502—511.

**Stockard, Charles Rupert**, An Experimental Analysis of the Origin of Blood and Vascular Epithelium. 35 Fig. Amer. Anat. Mem. 1915, N. 7, 174 S.

**Villemin, F.**, Sur l'existence d'une anastomose entre les deux artères mésentériques. Hypothèse embryologique. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 439—440.

### 8. Integument.

**Favre**, Topographie et répartition des filaments spiralés de l'épiderme. — Signification morphologique et fonctionnelle des filaments spiralés de l'épiderme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 349—352.

**Peyer, B.**, Die Flossenstacheln der Welse. Vorl. Mitt. Anat. Anz. Bd. 52 S. 63—64.

**Rauther, M.**, Notiz über das Integument von Balistes. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 214—218.

**Roth, Fritz**, Über den Bau und die Entwicklung des Hautpanzers von *Gasterosteus aculeatus*. 22 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 513—354.

- Schmidt, W. J., Einige Versuche mit BRUNO BLOCHS „Dopa“ an Amphibienhaut. (S. Kap. 5.)
- Schmidt, W. J., Sind die Muskelzellen in den perforierenden Bündeln der Haut bei Rana ektodermalen Ursprungs? 8 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 115—129.
- Schumacher, Siegmund v., Über eine fetale Fellzeichnung beim Feldhasen. 4 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 90—95.
- Schumacher, Siegmund v., Der Bürzeldocht. 10 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 291 bis 301.
- Trautmann, Alfred, Die Milchdrüse thyreoopriver Ziegen. 2 Taf. u. 3 Fig. PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 177, S. 239—249.
- van Trig, H., De Dermatomerie bij de Hagedis (*Lacerta viridis*). 19 Taf. Nieuwe Verh. Bataafsche Genootsch. Rotterdam 1917, 2. Reeks, 7. Deel, 2. Stuk. XX, 136 S. 4<sup>o</sup>.
- Zietzschmann, Otto, Beiträge zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren. 7 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 332—349.
- Zschokke, Markus, Die Entwicklung des Ausführungsgangsystems der Milchdrüse. Untersuchungen beim Rind. 1 Taf. u. 1 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, S. 184—209.

## 9. Darmsystem.

- Greschik, Eugen, Der Verdauungskanal und der obere Kehlkopf des gelbköpfigen Goldhähnchens (*Regulus cristatus* Koch). 1 Taf. u. 15 Fig. Aquila Bd. 25, 1918, S. 126—194 (ungar. u. deutsch).
- Marquardt, Gerhard, Ein Fall von Situs viscerum inversus totalis. Diss. med. Greifswald 1919. 8<sup>o</sup>.

### a) Atmungsorgane.

- Dubreuil, G., et Lamarque, P., Sphincters lisses plexiformes des canaux alvéolaires et des acini du poumon des Mammifères. Morphologie, structure. 1 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1375—1377.
- Ganel, F., Sur les cellules à graisse des cavités alvéolaires du poumon. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1329—1331.
- Guleysse-Pellissier, A., Origine épithéliale de la cellule à poussières des alvéoles pulmonaires. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1215—1217.
- Huntington, George Sumner, A Critique of the Theories of pulmonary Evolution in the Mammalia. Amer. Journ. of Anat. Vol. 27, N. 2.
- Jacobi, Arnold, Die Nase des Elchs (*Alce alces* L.) 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 41—46.
- Jarisch, A., Fehlen einer Lunge bei einem Frontsoldaten. 1 Fig. Wiener klin. Wochenschr. Jg. 32, 1919, S. 736—738.
- Kurz, Untersuchungen über Größen- und Formverhältnisse des Zungenbeins und des Kehlkopfskeletts einer 25 jährigen Chinesin. 7 Fig. Arch. f. Anat. u. Physiol. Jg. 1918, anat. Abt., S. 216—224.

### b) Verdauungsorgane.

- Aron, A propos de la signification morphologique des cellules troubles dans le pancréas embryonnaire. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1429—1431.
- Beckwith, Cora Jipson, Note on a peculiar Pancreatic Bladder in the Cat. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 18, S. 363—367.

- Broman, Ivar**, Über bisher unbekannte quergestreifte Muskeln im harten Gaumen der Nagetiere. 5 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 1—15.
- Greschik, Jenö**, Der Verdauungskanal der Rotbugamazone (*Androglossa aestiva* Lath.). Ein Beitrag zur Phylogenie der Ösophagealdrüsen der Vögel. 6 Fig. Aquila Bd. 24, 1917, S. 132—174 (ungar. u. deutsch).
- Greschik, Eugen**, Zur Morphologie des Zungengerüstes des Haus- und Feldsperlings. 2 Fig. Aquila Bd. 25, 1918, S. 200—207 (ungar. u. deutsch.)
- Heidenhain, Martin**, Neue Grundlegungen zur Morphologie der Speicheldrüsen. 8 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 305—331.
- Lacoste, A., et Lamarque, P.**, Les fibres grillagées du foie chez le Porc et chez l'Chameau. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 548—549.
- Larsell, Olof**, Pancreatic Bladders. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 18, S. 345—350.
- Levy, Susanna**, Über Lochkerne in der lymphatischen Randschicht der Leber und dem Mesenterium von Triton alpestris. (S. Kap. 5.)
- Ludwig, E.**, Zur Entwicklungsgeschichte der Leber, des Pankreas und des Vorderdarms bei der Ente und beim Maulwurf. 45 Fig. Anat. Hefte. Abt. 1, Bd. 56, S. 513—593.
- Neumayer, L.**, Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Darmkanal fossiler Fische. 4 Taf. Abh. bayer. Akad. Wiss. math.-phys. Kl., Bd. 29, 2. Abh. 28 S. 3 M.
- Reach, Felix**, Der Schließmuskel des Ductus choledochus in funktioneller Beziehung. 1 Fig. Arch. f. exper. Pathol. Bd. 85, S. 178—198.
- Tracy, Henry Carrol**, The Clupeoid Cranium in its Relation to the Swimbladder Diverticulum and the Membranous Labyrinth. (S. Kap. 6 a.)
- Villemin, F.**, Signification morphologique et fonctionnelle du duodénum chez les Mammifères. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1426—1428.
- Virchow, Haus**, Über das Gebiß von *Myetes ursinus*. 15 Fig. Deutsche Monatschr. f. Zahnheilk. Jg. 37, 1919, S. 361—388.
- Westenhöfer**, Über angeborene Raumfalten und -furchen (sogenannte Sagittalfurchen) der Leber. VIRCHOWS Arch. f. pathol. Anat. Bd. 227, S. 172—174.

## 10. Harn- und Geschlechtsorgane.

### a) Harnorgane.

- Dehoff, E.**, Über den arteriellen Zufluß des Kapillarsystems in der Nierenrinde. 1 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 129—131.
- Hartmann, A.**, Die Anlage und Entwicklung des Vornierenglomerulus bei anuren Amphibien (*Rana temporaria*) mit besonderer Rücksicht auf seine Gefäße. 4 Taf. u. 13 Fig. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 93, Abt. 1, S. 210—306.
- Paschkis, Rudolf**, Zur Kenntnis der Anomalien der Harnblase. 2 Taf. u. 6 Fig. Zeitschr. f. urol. Chir. Bd. 4, S. 365—381.
- Wilhelmj, Charles Martell**, A Case of Crossed Displacement of the Kidney with Fusion. Anat. Rec. Vol. 18, N. 2.
- Wilhelmj, Charles Martell**, A Case of double Ureter in Man with Failure of Development of the Kidney about the aberrant Ureter. Anat. Rec. Vol. 18, N. 2.

### b) Geschlechtsorgane.

- Anthony, R.**, L'exorchidie du Mesoplodon et la remontée des testicules au cours de la phylogénie des Cétacés. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, N. 9, S. 529—531.

- Asami, Goichi**, Observations on the Follicular Atresia in the Rabbit's Ovary. 7 Fig. Anat. Rec. Vol. 18, S. 323—343.
- Baumgartner, Edwin A., Nelson, Millard T., and Dock, William**, Development of the Uterine Glands in Man. Amer. Journ. of Anat. Vol. 27, N. 2.
- Bouin, P.**, Sur la dimégalie des spermies dans certaines doubles spermatogénèses. Sa signification. (Kap. 5.)
- Faure, Ch.**, Sur les premiers développements des piquants du pénis. 4 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 332—335.
- Firket, Jean**, On the Origin of Germ Cells in Higher Vertebrates. Anat. Rec. Vol. 18, N. 3.
- Kammerer, Paul**, STEINACHS Forschungen über Entwicklung, Beherrschung und Wandlung der Pubertät. 25 Fig. Ergebn. d. inn. Med. u. Kinderheilk. Bd. 17, S. 295—398.
- Kuntz, Albert**, Retention of dead Foetuses in Utero and its bearing on the Problems of Superfetation and Superfecundation. Anat. Rec. Vol. 18, N. 3.
- Levy, Fritz**, Über die sogenannten Ureier im Froschhoden. Vorl. Mitt. Biol. Zentralblatt Bd. 40, N. 1, S. 29—37.
- Muraoka, C.**, Über die „Glande myométriale endocrine“ des Kaninchens. 1 Fig. Frankf. Ztschr. f. Pathol. Bd. 22, 1919, S. 208—230.
- Nonidez, José Fernandez**, The meiotic Phenomena in the Spermatogenesis of Blaps, with special Reference to the X-Complex. (S. Kap. 5.)
- Retterer, Ed.**, Testicules des vieillards. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1123 bis 1126.
- Retterer, Ed.**, Des conditions qui font varier l'évolution de l'épithélium testiculaire. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1153—1156.
- Steinach, E.**, Künstliche und natürliche Zwitterdrüsen und ihre analogen Wirkungen. 3. Mitt. 1 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 46, S. 12—28.
- Steinach, E.**, Histologische Beschaffenheit der Keimdrüse bei homosexuellen Männern. 3 Taf. Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 46, S. 29—37.
- Stieve, H.**, Anatomische Untersuchungen über die Fortpflanzung des Grottenolms (*Proteus anguineus* Laur.). 4 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 56, S. 403—471.
- Stieve, H.**, Über das interkinetische Ruhestadium der Prä spermatiden. (S. Kap. 5.)
- Thaler, Hans**, Familiäres Scheinzwittertum und Vererbungsfragen. (Scheinzwittertum bei zwei, verschiedenen Familien angehörenden Geschwisterpaaren.) Monatssehr. f. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 50, 1919, S. 288—301.
- Triepel, Hermann**, Betrachtungen über Ovulationstermin und Brunst. Anat. Anz. Bd. 52, S. 225—238.
- Vilaseca, S.**, Sur le stroma de l'ovaire du foetus humain. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1355—1356.
- Weill, Paul**, Glande myométriale endocrine dans l'utérus de la Rate gestante. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1433—1435.

## 11. Nervensystem und Sinnesorgane.

### a) Nervensystem (zentrales, peripheres, sympathisches).

- Budde**, Beitrag zur Kenntnis der sensiblen Hypoglossusbahn. 2 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 158—160.
- Clermont, D.**, Sur le développement de la tente du cervelet chez la Taupe. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 522—523.

- Culp, Werner**, Ein Fall von vollkommenem Mangel der Großhirnwindungen. Diss. med. Heidelberg 1919. 8°.
- Heiderich, F.**, Beiträge zur Gehirn-Schädel-Topographie. 1. Die Seitenkammern und Stammganglien. 2 Taf. u. 6 Fig. Anat. Hefte. Abt. 1, Bd. 56, S. 473—512.
- Kuiper Kzn, Taco**, Die funktionellen und hirnanatomischen Befunde bei der japanischen Tanzmaus. Nieuwe Verh. Bataafsche Genootsch. Rotterdam 1917, 2. Reeks, 7. Deel, 1. Stuk.
- Kurz, Muskeln und Nerven der Hals- und Brust-Schultergegend von *Macacus rhesus*. (S. Kap. 6 b.)
- Larsell, Olof**, The Cerebellum of *Amblystoma*. Journ. compar. Neurol. Vol. 31, N. 4.
- Mayer, P., Zur Färbung der Schollen in den Ganglienzellen. (S. Kap. 3.)
- Norris, Harry Waldo**, and **Hughes, Sally Peris**, The Cranial, Occipital, and Anterior Spinal Nerves of the Dogfish, *Squalus acanthias*. Journ. compar. Neurol. Vol. 31, N. 5.

### b) Sinnesorgane.

- Broman, Ivar**, Das Organon vomero-nasale *Jacobsonii* — ein Wassergeruchsorgan! 3 Taf. u. 12 Fig. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58, S. 137—191.
- D'Ajutolo**, Alcune rare o nuove forme di anomalie congenite del padiglione auricolare. 2 Taf. Arch. di antropol. crim. Vol. 36, 1915, S. 181.
- Forster, A.**, Zur Morphogenese des *Epicanthus* und der Faltenbildungen der Haut in der Nasenwurzelgegend. 2 Fig. Anat. Anz. Bd. 52, S. 49—63.
- Grynfeltt, E.**, et **Carrère, L.**, Sur les muscles de l'iris du Crocodile. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 138—140.
- Kiß, Franz, Die Ursprungsweise der Augenmuskeln. (S. Kap. 6 b.)
- Koepe, Leonhard**, Klinische Beobachtungen mit der Nernstspaltlampe und dem Hornhautmikroskop. 17. Mitt. Das histologische Verhalten der lebenden *Conjunctiva tarsi* unter normalen und einigen pathologischen Bedingungen im fokalen Lichte der GULLSTRAND'schen Nernstspaltlampe. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 101, 1919, S. 32—47.
- Koepe, Leonhard**, Die Mikroskopie des lebenden Kammerwinkels, im fokalen Lichte der GULLSTRAND'schen Nernstspaltlampe. 2. Teil. Die spezielle Anwendungstechnik der Methode und die normale Histologie des lebenden Kammerwinkels im fokalen Licht. 3 Fig. GRAEFES Arch. f. Ophthalmol. Bd. 101, S. 238 bis 256.
- Kolmer, W.**, Über den Befund einer zweiten Linse (Spontanlentoidbildung) im Auge eines Welses. 2 Fig. Arch. f. Entwicklunsgmech. d. Organ. Bd. 46, S. 1—3.
- Norris, Harry Waldo**, and **Hughes, Sally Peris**, The spiracular Sense-Organ of the Elasmobranchs, Ganoids, and Dipnoans. Anat. Rec. Vol. 18, N. 2.
- Portmann, Georges**, Recherches sur le sac et le canal endolymphatiques: sac et canal endolymphatiques du Cobaye. 1 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, S. 1384—1387.
- Siebenmann, F.**, Anatomische Untersuchungen über den Saccus und Ductus endolymphaticus beim Menschen. 4 Taf. Beitr. z. Anat., Physiol., Pathol. d. Ohres Bd. 12, 1919, S. 59—64.
- Steinitz, Walter**, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges vom Buckelqual (Megaptera nodosa). 1 Taf. u. 10 Fig. Jenaische Zeitschrift f. Naturw. Bd. 56, S. 119—154.

- Tracy, Henry Carrol, The Clupeoid Cranium in its Relation to the Swim-bladder Diverticulum and the Membranous Labyrinth. (S. Kap. 6 a.)
- Uhlenhuth, Eduard, Studien zur Linsenregeneration bei den Amphibien. 1. Ein Beitrag zur Depigmentierung der Iris, mit Bemerkungen über den Wert der Reizphysiologie (Schluß). Arch. f. Entwicklungsmech. d. Organ. Bd. 46, S. 149—168.
- Vogt, Alfred, Die Spaltlampenmikroskopie des lebenden Auges. München. med. Wochenschr. Jg. 66, S. 1369—1372.

## 12. Schilddrüse, Epithelkörperchen, Hypophyse, Epiphyse, Thymus, Nebenniere, Gl. carotica.

(Organe der inneren Absonderung.)

- Mutel, Considérations sur les capsules surrénales au cours du développement chez l'Homme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 357—360.
- Tilney, Frederick, Contribution to the Study of the Hypophysis cerebri with especial Reference to its comparative Histology 12 Taf. Amer. Anat. Mem. 1911, N. 2, 92 S.
- Tilney, Frederick, and Warren, Luther F., The Morphology and Evolutional Significance of the Pineal body. A Contribution to the Study of the Epiphysis Cerebri with an Interpretation of the morphological, physiological, and clinical Evidence. 97 Fig. Amer. Anat. Mem. N. 9, Part 1, 258 S.

## 13 a. Entwicklungsgeschichte.

- Baumgartner, Edwin A., Nelson, Millard T., and Dock, William, Development of the Uterine Glands in Man. (S. Kap. 10 b.)
- Clermont, D., Sur le développement de la ténue du cerveau chez la Taupe. (S. Kap. 11 a.)
- Faure, Ch., Sur les premiers développements des piquants du pénis. (S. Kap. 10 b.)
- Hartmann, A., Die Anlage und Entwicklung des Vornierenglomerulus bei anuren Amphibien (*Rana temporaria*) mit besonderer Rücksicht auf seine Gefäße. (S. Kap. 9 a.)
- Hartmann, Carl G., Studies in the Development of the Opossum (*Didelphys virginiana* L.) 22 Fig. Philadelphia, Wistar Inst. 142 S.
- Kajava, Yrjö, Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Gelenkknorpels. (S. Kap. 6 b.)
- Ludwig, E., Zur Entwicklungsgeschichte der Leber, des Pankreas und des Vorderdarms bei der Ente und beim Maulwurf. (S. Kap. 9 b.)
- McClure, Charles Freeman Williams, The Development of the Lymphatic System in Fishes, with especial Reference to its Development in the Trout. (S. Kap. 7.)
- Müller, Helene, Die dorsale Stammuskulatur des Frosches während der Metamorphose. (S. Kap. 6 b.)
- Roth, Fritz, Über den Bau und die Entwicklung des Hautpanzers von *Gasterosteus aculeatus*. (S. Kap. 8.)
- Spek, Josef, Studien über den Mechanismus der Gastrulainvasion. 2 Fig. Biol. Zentralbl. Bd. 39, 1919, S. 13—23.

Steinitz, Walter, Untersuchungen über die Entwicklung des Auges vom Buckelwal (*Megaptera nodosa*). (S. Kap. 11 b.)

Stieve, H., Zur Eientwicklung des Grottenolms (*Proteus anguineus* Laur.). (Vorl. Mitt.) Anat. Anz. Bd. 52, S. 481—501.

### 13 b. Experimentelle Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

Clark, Eliot Round, and Clark, Eleanor Linton, Reactions of Cells in the Tail of Amphibian Larvae to injected Croton Oil (aseptic Inflammation). Amer. Journ. of Anat. Vol. 27, N. 2.

Detwiler, Samuel Randall, Experiments on the Transplantation of Limbs in *Amblystoma*. The Formation of Nerve Plexuses and the Function of the Limbs. Journ. exper. Zool. Vol. 31, N. 1.

Hertwig, Paula, Haploide und diploide Parthenogenese. Biol. Zentralbl. Bd. 40, S. 145—174.

Jewell, Minna Ernestine, The Effects of Hydrogen Ion Concentration and Oxygen Content of Water upon Regeneration and Metabolism of Tadpoles. Journ. of exper. Zool. Vol. 30, N. 4.

McClure, F. W., On the Behavior of *Bufo* and *Rana* toward Colloidal Dyes of the Acid Azo Group (Trypan Blue and Dye N. 161). Amer. Anat. Mem. 1918, N. 8, 64 S.

Nageotte, J., et Guyon, L., Croissance régénératrice de fibres musculaires striées, après lésion traumatique. (S. Kap. 6 b.)

Stockard, Charles Rupert, An Experimental Analysis of the Origin of Blood and Vascular Epithelium. (S. Kap. 7.)

Strasser, Hans, Fragen der Entwicklungsmechanik. Die Vererbung erworbener Eigenschaften. Bern u. Leipzig, Bischer. 158 S. 8°. 16,80 M.

Uhlenhuth, Eduard, Studien zur Linsenregeneration bei den Amphibien. (S. Kap. 11 b.)

### 14. Mißbildungen.

Ancel, P., et Vintemberger, P., Sur l'inversion cardiaque chez les Monstres Monomphaliens. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 430—432.

Copher, Glover H., Deformity of the Scapulae associated with a cervical Rib and a Spina bifida. (S. Kap. 6 a.)

Fraass, Heinrich, Anatomische Untersuchung zweier *Kephalothoracopagus*. 19 Fig. Studien zur Pathologie der Entwicklung Bd. 2, S. 535—564.

Gräfenberg, E., Die entwicklungsgeschichtliche Bedeutung der Hyperdaktylie menschlicher Gliedmaßen. 24 Fig. Studien zur Pathologie der Entwicklung Bd. 2, S. 565—610.

Grosse, Karl, Einige seltene Mißbildungen am Herzen. (S. Kap. 7.)

Gruber, G. B., Beiträge zur Kasuistik und zur Kritik der Mikrognathie, nebst der Trichterbrust. 5 Fig. Studien zur Pathologie der Entwicklung Bd. 2, S. 405 bis 446.

Stieve, H., Das Skelett eines Teilzwitters. (S. Kap. 6 a.)

Stoppel, Über einen seltenen Fall von Mißbildung der Zehen an beiden Füßen (Syndaktylie und 13 Zehen). (S. Kap. 6 a.)

Wagenseil, F., Über einen angeborenen doppelseitigen Ulnadefekt. (S. Kap. 6 a.)

Wolff, Ein Fall von angeborenem Schulterhochstand. (S. Kap. 6 a.)

### 15. Physische Anthropologie.

- Birkner, Ferdinand**, Anthropologie, Ethnologie und Urgeschichte. 6 Fig. Jahrb. d. angew. Naturw. Bd. 30, 1914—1919, S. 236—254.
- Forster, A.**, Zur Morphogenese des Epicanthus und der Faltenbildungen der Haut in der Nasenwurzelgegend. (S. Kap. 11 b.)
- Hrdlička, Aleš**, Physical Anthropology: its Scope and Aims; its History and its present Status in the United States. Complete Bibliography for the United States and Canada. 4 Taf. Philadelphia, Wistar Inst. 1919. 164 S. 8°.
- Kurz**, Der Unterkiefer des Chinesen. (S. Kap. 6 a.)
- Kurz**, Untersuchung des Sternum und der Rippen einer 25jährigen Chinesin. (S. Kap. 6 a.)
- Kurz**, Untersuchungen über Größen- und Formverhältnisse des Zungenbeins und des Kehlkopfskeletts einer 25 jährigen Chinesin. (S. Kap. 9 a.)
- Lubinski, Herbert**. Über Körperbau und Wachstum von Stadt- und Landkindern. (S. Kap. 4.)
- Marie, A. et Mac-Auliffe, Léon**, Etude anthropométrique de 136 Tunisiens indigènes. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 204—206.
- Schlaginhaufen, Otto**, Die menschlichen Knochen aus der Höhle Freudenthal im Schaffhauser Jura. 5 Fig. Arch. suisses d'Anthropol. gén. T. 3, S. 275—299.
- Schultze, Oskar**, Das Weib in anthropologischer und sozialer Betrachtung. 11 Fig. 2 Aufl. Leipzig, Kabitzsch. III, 64 S. 8°.

### 16. Wirbeltiere.

- Anthony, R.**, L'exorehidie du Mesoplodon et la remontée des testicules au cours de la phylogénie des Cétacés. (S. Kap. 10 b.)
- Hennig, Edw.**, Die Entstehung des Säugerzahns und die Paläontologie. (S. Kap. 6 a.)
- Huntington, George Sumner**, A Critique of the Theories of pulmonary Evolution in the Mammalia. (S. Kap. 9 a.)
- Keller, Conrad**, Geschichte der schweizer Haustierwelt. Eine kritische Darstellung der Haustierzustände von der prähistorischen Zeit bis zur Gegenwart. Frauenfeld, Huber & Co., 1919. VII, 84 S. 8°. 5 M.
- Matschie**, Neue Ergebnisse der Schimpansenforschung. 7 Fig. Zeitschr. f. Ethnol. Jg. 51, S. 62—82.
- Neumayer, L.**, Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Darmkanal fossiler Fische. 4 Taf. (S. Kap. 9 b.)
- Pellegrin, Jacques**, Sur des ossements subfossiles de Poissons des Pays-Bas du Tchéad et leur signification. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 206—208.
- Peyer, B.**, Die Flossenstacheln der Welse. (S. Kap. 8.)
- Schumacher, Siegmund v.**, Über eine fetale Fellzeichnung beim Feldhasen (S. Kap. 8.)

Abgeschlossen am 15. Juli 1920.

## Literatur 1920<sup>1)</sup>.

Von Prof. Dr. OTTO HAMANN, Oberbibliothekar an der Staatsbibliothek in Berlin.

### 1. Lehr- und Handbücher. Bilderwerke.

- Hertwig, Oskar**, Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. 6. Aufl. 438 Fig. Jena, Fischer. IX, 495 S. 8°. 36 M.
- Möller, Johannes u. Müller, Paul**; Grundriß der Anatomie des Menschen. Für Studien und Praxis. 2 Taf. u. 91 Fig. 3. verb. Aufl. Berlin, Ver. wiss. Verl. XXII, 493 S. 8°. 25 M.
- Rauber, A.**, Lehrbuch der Anatomie des Menschen. Neu bearb. von FR. KOPSCHE. 1. Abt. Allg. Teil. 238 Fig. — 5. Abt. Nervensystem. 415 Fig. 11. Aufl. Leipzig, Thieme. 191 S. u. IV, 480 S. 8°. 24 M. und 16 M.
- Sobotta, J.**, Atlas der deskriptiven Anatomie des Menschen. 3. Abt. Nerven- und Gefäßsystem und Sinnesorgane des Menschen. 3. Aufl. 64 Taf. u. 128 Fig. VIII, S. 447—775. 8°. 56 M. Lehmanns med. Atlanten. Bd. 4.

### 3. Methoden der Untersuchung und Aufbewahrung.

- Batson, Oscar Vivian**, Deelectrification of Paraffin Ribbon by Means of high-frequency Current. Anat. Rec. Vol. 19, N. 4, S. 237—238.
- Clark, Eliot R.**, Technique of Operating on Chick Embryos. Science, N. S. Vol. 51, S. 371—373.
- Croveri, P.**, Su un metodo di colorazione emoprotozoaria rimpiazzante il Giemsa. Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 77.
- Licent, E.**, Sur l'emploi, comme fixateur, des mélanges de formol et de composés chromiques. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 1518—1521.
- Martinotti, L.**, Nuovi perfezionamenti tecnici per lo studio delle fibre elastiche nei tessuti normali e patologici. Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919. S. 75—77.
- Mayer, P.**, Über die flüchtigen Öle und ihren Ersatz. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 219—256.
- Policard, A.**, Sur un plateau agitateur à mouvement hydraulique pour opérations histologiques. 1 Fig. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1050—1051.
- Reighard, Jacob Ellsworth**, The Storage and Handling of Wall Charts. Anat. Rec. Vol. 19, S. 39—46.
- Spiegel, Ernst**, Gliafärbung am Gefrierschnitt und an Serienschnitten. Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. 36, S. 315—316.
- Stadtmüller, Franz**, Historische Darstellung zur Deutung des Wesens der Silbermethode an nicht fixierten Objekten u. exper. Stud. bezügl. d. Behandl. nicht fixierter Epithelien u. markhalt. Nervenfasern m. Argentum nitricum. 1 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 59, S. 77—210.
- Thuringer, Joseph M.**, A Suggestion for Improvement in Projection and Drawing Apparatus. 1 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 185—188.

1) Wünsche und Berichtigungen für die Literatur sind zu richten an Prof. HAMANN, Berlin NW, Staatsbibliothek.

**Turchini, Jean, et Sloboziano, Horia C.,** Coloration vitale du chondriome des cellules cartilagineuses par le bleu de métylène. *Compt. rend. Soc. Biol. T. 83., S. 992—993.*

#### 4. Allgemeines. (Topographie, Physiologie, Geschichte etc.)

**Braus, H., MAX FÜRBRINGER †.** 1 Bildnis. *Deutsche med. Wochenschr. Jg. 46, 1920, S. 470.*

**Eisler, P., WILHELM ROUX** zum 70. Geburtstag. München. *med. Wochenschr. Jg. 67, S. 668—669.*

**Ettisch, W. ROUX.** Zur Vollendung seines 70. Lebensjahres. 1 Bildnis. *Deutsche med. Wochenschr. Jg. 46, S. 636—637.*

**Favaro, G., LEONARDO DA VINCI e GIROLAMO FABRICI D'ACQUAPENDENTE.** *Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 53—54.*

**Fehlinger, H.,** Zwieggestalt der Geschlechter beim Menschen. 11 Fig. Leipzig u. Würzburg, *Kabitzsch. 1919. 48 S. 8<sup>o</sup>. 4 M.*

**Gräper, Ludwig,** Die anatomischen Veränderungen kurz nach der Geburt. 1. Pleura. 2. Thymus. *Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 59, S. 43—76.*

**Lubosch, Wilhelm,** Das Problem der Form als Gegenstand der anatomischen Wissenschaft und die Aufgaben einer Reform des anatomischen Unterrichts. Jena, *Fischer. 48 S. 8<sup>o</sup>. 4,50 M.*

**Roux, Wilhelm,** Prinzipielle Sonderung von Naturgesetz und Regel, von Wirken und Vorkommen. Berlin, *Ver. wiss. Verl. 60 S. Sitzungsber. Preuß. Akad. Wiss., phys.-math. Kl., Jg. 1920.*

**Smith, G. Elliot,** The Scope and Equipment of an anatomical Institute. *British med. Journ. N. 3107, S. 67—68.*

**Thilo, Otto,** Das Maulspitzen der Fische. 25 Fig. *Biol. Zentralbl. Bd. 40, S. 216—238.*

**Yppó, Arvo,** Das Wachstum der Frühgeborenen von der Geburt bis zum Schulalter. 29 Fig. *Zeitschr. f. Kinderheilk. Orig.-Bd. 24, 1919, S. 111—178.*

#### 5. Zellen- und Gewebelehre.

**Aron, M.,** Hématiformation dans les îlots de LANGERHANS du pancréas embryonnaire. *Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1119—1122.*

**Beccari, N.,** Duplicità delle cellule e delle fibre del MAUTHNER in un avanotto di Trota (*Salmo fario*). 3 Fig. *Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 88—96.*

**Carey, Eben James,** Studies on the Dynamics of Histogenesis. Growth motive Force as a dynamic stimulus to the Genesis of muscular and skeletal Tissues. 20 Fig. *Anat. Rec. Vol. 19, S. 199—236.*

**Carroll, Mitchel,** An extra Dyad and an extra Tetrad in the Spermatogenesis of *Camnula pellucida* (Orthoptera); numerical Variations in the Chromosome Complex within the Individual. 15 Taf. *Journ. of Morphol. Vol. 34, S. 375 bis 426.*

**Dalcq, Albert,** Note sur la spermatogénèse de l'Orvet (Aspects nucléaires de la lignée typique; existence d'un hétérochromosome). *Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 995—997.*

**Behorne, Amande,** Caractères atypiques dans la mitose somatique chez *Corethra plumicornis*. *Compt. rend. Acad. Sc. T. 171, N. 3, S. 193—196.*

- Doncaster, L.**, An Introduction to the Study of Cytology. Cambridge, University Press. 280 S. 21 sh.
- Dragoju, J.**, et **Fauré-Fremiet, E.**, Histogenèse et époque d'apparition des différents tissus pulmonaires chez le Mouton. *Compt. rend. Acad. Sc. T.* 171, S. 134—137.
- Guilliermond, A.**, Nouvelles remarques sur la coexistence de deux variétés de mitochondries dans les Végétaux chlorophylliens. 8 Fig. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 83, S. 1046—1049.
- Guilliermond, A.**, Sur l'évolution du chondriome pendant la formation des grains de pollen de *Lilium candidum*. 8 Fig. *Compt. rend. Acad. Sc. T.* 170, S. 1003 bis 1006.
- Harman, Mary T.**, Chromosome Studies in Tettigidae. 2. Chromosomes of Paratettix BB and CC and their Hybrid BC. 3 Taf. *Biol. Bull. Vol.* 38, S. 213—230.
- Herrera, A. L.**, Sur l'imitation des cellules, des tissus, de la division cellulaire et de la structure du protoplasma avec le fluorosilicate de calcium. Confirmation des recherches de MM. GAUTIER et CLAUSMANN sur l'importance biologique du fluor. *Compt. rend. Acad. Sc. T.* 170, S. 1613—1614.
- Hovasse, R.**, Le nombre des chromosomes chez les têtards parthénogénétiques de Grenouille. *Compt. rend. Acad. Sc. T.* 170, S. 1211—1214.
- Jolly, J.**, Le tissu lymphoïde considéré comme un tissu réserve. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 83, S. 1209—1212.
- Jordan, Harvey Ernest**, Studies on Striped Muscle Structure. 7. The Development of the Sarcostyle of the Wing Muscle of the Wasp, with a Consideration of the physico-chemical Basis of Contraction. 2 Taf. *Anat. Rec. Vol.* 19, S. 97—124.
- Jordan, Harvey Ernest**, Further Studies on red Bone-Marrow. 1. Experimental. 2. Cytologic, with special Reference to the Data suggesting intracellular hemocytogenic Activity on the Part of the Giant-Cells and to the Significance of the so-called mitotic Figures in these Cells. 1 Taf. *Amer. Journ. of Anat. Vol.* 27, S. 287—314.
- Komai, Taku**, Spermatogenesis of *Squilla oratoria* DE HAAN. 3 Taf. *Journ. of Morphol. Vol.* 34, S. 307—334.
- Livini, F.**, Notizie preliminari intorno alla presenza di glicogene in diverso organi di embrioni umani. *Monit. Zool. Ital. Anno* 31, S. 56—60.
- Mangenot, G.**, A propos du chondriome des Vaucheria. *Compt. rend. Acad. Sc. T.* 170, S. 1458—1459.
- Mangenot, G.**, Sur l'évolution des chromatophores et le chondriome chez les Floridées. 10 Fig. *Compt. rend. Acad. Sc. T.* 170, S. 1595—1598.
- Pensa, A.**, Osservazioni di morfologia e biologia cellulare. (La cellula pancreatica esocrina). 2 Taf. *Monit. Zool. Ital. Anno* 30, 1919, S. 181—198.
- Saguchi, Sakaye**, Über Sekretionserscheinungen an den Epidermiszellen von Amphibienlarven nebst Beiträgen zur Frage nach der physiologischen Degeneration der Zellen. 4 Taf. *Mitt. med. Fak. K. Univ. Tokyo Bd.* 14, 1915, S. 299—415.
- Saguchi, Sakaye**, Cytological Studies of LANGERHANS' Islets, with special Reference to the Problem of their Relation to the pancreatic Acinus Tissue. *Americ. Journ. Anat. Vol.* 28.

- Schitz, Victor**, Sur la spermatogénèse chez *Cerithium vulgatum* Brug., *Turitella triplicata* Brocchi (mediterranea Monterosato) et *Bittium reticulatum* da Costa. 13 Fig. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 118, S. 489—520.
- Schmidt, W. J.**, Beobachtungen an den roten Chromatophoren in der Haut von *Rana fusca* nebst Bemerkungen über die anderen hier vorkommenden Farbzellen. 1 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58, S. 641—671.
- Shaffer, Elmer Lentz**, The Germ Cells of Cicada (*Tibicen*) septemdecim. 9 Taf. Biol. Bull. Vol. 38, S. 404—457.
- Steckelmacher, Siegfried**, Über die Beziehungen des Chondrioms (Plastosomen) zu den Strukturen der vitalen Färbung. 1 Taf. Beitr. z. pathol. Anat. Bd. 66, S. 470—482.
- Strauß, Eduard**, Die Chemie der Hornsubstanzen. Dermatol. Wochenschr. Bd. 70, S. 337—348.
- Woodsdalek, Jerry Edwald**, Studies on the Cells of Cattle, with special Reference to Spermatogenesis, Oogonia, and Sex-Determination. 5 Taf. Biol. Bull. Vol. 38, S. 290—316.

## 6. Bewegungsapparat.

### a) Skelet.

- Allievi, M.**, La partizione sandifortina del malare in Hominidae. 7 Fig. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati Anno 1, 1917, S. 57—88.
- Barth, Mathilde**, Über die funktionelle Struktur des Oberkieferapparates bei Neuweltaffen. 2 Taf. u. 19 Fig. Diss. med. Zürich 1918. 72 S. 8°.
- Baudouin, Mareel**, D'une mesure anatomique qui permet le diagnostic du sexe d'un crâne humain: l'indice condylien. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 955—956.
- Bayon, Henry**, A Case of ossified Costocoracoid Membrane fused with the Clavicle. 1 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 239—240.
- Chaîne, J.**, Considérations sur l'apophyse paramastoïde de l'Homme. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 1014—1016.
- Congdon, Edgar Davidson**, Simultaneous Occurrence of very small Sphenoid and Frontal Sinuses. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 153—158.
- Congdon, Edgar Davidson**, Acquired Skeletal Deformities in a young Fowl. 6 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 165—172.
- Da Costa Ferreira, A. A.**, Sur le rapprochement et la coalescence des lignes temporales du crâne chez les microcéphales. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1195—1196.
- Els, H.**, Über Schicksal und Anpassung frei transplantierter Knochenstücke und große Defekte langer Röhrenknochen. 4 Taf. Anat. Hefte, Abt. 1, H. 176 (Bd. 58), S. 617—640.
- Fioratti, J.**, Linee fondamentali della distribuzione dell' altezza del cranio in Europa. 1 Taf. u. 4 Fig. Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 64—73.
- van Gilse, T. H. G.**, Über das Fehlen der Keilbeinhöhle. 1 Fig. Arch. f. Laryngol. Bd. 33, S. 440—446.
- Grunewald, Julius**, Die Beanspruchung der langen Röhrenknochen des Menschen. 1 Taf. u. 17 Fig. Zeitschr. f. orthopäd. Chir. Bd. 39, S. 27—49, 129—147, 257—286.

- Hasebe, Kotondo**, Gewichtsproportionen der Fußknochen bei verschiedenen Rassen. Mitt. med. Fak. K. Univ. Tokyo Bd. 16, 1916, S. 1—16.
- Holl, Moritz**, Vergleichende Anatomie der hinteren Fläche des Mittelstückes des Unterkiefers. 3 Taf. u. 5 Fig. Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. 3, Bd. 127/128. 42 S. 5 M.
- Jordan, Harvey Ernest**, Further Studies on red Bone-Marrow. 1. Experimental. 2. Cytologic, with special Reference to the Data suggesting intracellular hemocytogenic Activity on the Part of the Giant-Cells and to the Significance of the so-called mitotic Figures in these Cells. (S. Kap. 5.)
- Keith, Arthur**, Studies on the anatomical Changes which Accompany certain Growth-Disorders of the Human Body. 14 Fig. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 101—115.
- Lubosch, W.**, Formverschiedenheiten am Körper des menschlichen Brustbeins und ihr morphologischer und konstitutioneller Wert. 35 Fig. Morphol. Jahrb. Bd. 51, S. 91—140.
- Moodie, Roy Lee**, The Nature of the primitive Haversian System. 1 Taf. Anat. Rec. Vol. 19, S. 47—54.
- Nageotte, J.**, Ostéogénèse dans les greffes d'os mort. Compt. rend. Acad. Sc. T. 171, S. 280—282.
- Pelizzola, C.**, Ricordi marsupialoidi nella mandibola umana. I. L'apofisi di Ameghino. II. La mandibola a dondolo dei Maori. 7 Fig. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 1, 1917, S. 13—33.
- Pelizzola, C.** Osservazioni sul cranio del Lophiomys ed induzioni sull' origine dei Mammiferi. 2 Fig. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 3, 1919, Fasc. I, S. 1—18.
- Pompeckj, J. F.**, Das angebliche Vorkommen und Wandern des Parietalforamens bei Dinosauriern. 9 Fig. Sitzungsber. Ges. Naturf. Freunde Berlin, S. 109—129.
- Reali, G.**, Le partizioni e il numero dei centri di origine del malare nei Primati. 1 Taf., 2 Fig. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 3, 1919, S. 37—49.
- Restemeier**, Eine Mißbildung der Hand und des Unterarmes infolge Doppelbildung der Ulna bei fehlendem Radius. 2 Fig. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 155, S. 120—135.
- Retterer, Ed.**, De l'évolution des côtes. Compt. rend. Soc. Biol. T. 82, 1919, S. 27—30.
- Sera, G. L.**, La genèse de l'articulation secondaire (squamoso-dentalis) de la mandibule et l'origine des Mammifères. 5 Fig. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 3, 1919, S. 19—35.
- Shiino, Kotaro**, Über die Hüftpfanne. 2. Mitt. 5 Fig. Mitt. med. Fak. K. Univ. Tokyo Bd. 18, 1917, S. 23—37.
- Tracy, Henry C.**, The Clupeoid Cranium in its Relation to the Swimbladder Diverticulum and the Membranous Labyrinth. 5 Taf. u. 3 Fig. Journ. of Morphol. Vol. 33, S. 439—483.
- Vialleton, L., et Granel, F.**, Première différenciation des os longs. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1014—1016.
- Vialleton, L., et Granel, F.**, Rôle des diverses parties dans l'ébauche des os longs. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1016—1018.

- Weber, A.**, Rapports de l'extrémité antérieure de la corde dorsale avec l'ébauche cartilagineuse du crâne chez quelques Reptiles algériens. *Compt. rend. Soc. Biol. T. 83*, S. 1056—1058.
- Wood, W. Quarry**, The Tibia of the Australian Aborigine. 16 Fig. *Journ. of Anat. Vol. 54*, S. 232—257.

#### b) Bänder, Gelenke, Muskeln, Mechanik.

- Allis, Edward Phelps**, The Constrictor Muscle of the branchial Arches in *Acanthias Blainvillii*. 3 Taf. *Journ. of Anat. Vol. 54*, S. 222—231.
- Congdon, Edgar Davidson**, Anomalous Fibrous Cords in the Hand and the Phylogeny of the Flexor digitorum sublimis tendon. 2 Fig. *Anat. Rec. Vol. 19*, S. 159—164.
- Cordier, Pierre**, Quatre observations de muscles surnuméraires du membre supérieur. *Compt. rend. Soc. Biol. T. 83*, S. 1106—1107.
- Edgeworth, F. H.**, On the Development of the hypobranchial and laryngeal Muscles in Amphibia. 15 Taf. *Journ. of Anat. Vol. 54*, S. 125—162.
- Giannelli, L.**, Note anatomiche sul gruppo dei muscoli flessori nella gamba dell'uomo. *Monit. Zool. Ital. Vol. 30*, 1919, S. 105—113.
- Mijsberg, W. A.**, Die Anatomie der Verbindungen der Beckenknochen bei den Säugetieren, in bezug auf die statischen Einflüsse, denen das Becken ausgesetzt ist. 31 Fig. *Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58*, S. 453—616.
- Nishi, Seiho**, Ein Beitrag zur Anatomie des *M. ileo-costalis*. Fasciculi intercostales dorsales beim Menschen. 2 Fig. *Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai*, 1918, S. 1—5.
- Nishi, Seiho**, Zur Kenntnis über die Morphologie der eigentlichen Rückenmuskeln des Menschen. *Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai*, 1918, S. 7—12.
- Nishi, Seiho**, Zur vergleichenden Anatomie der Muskeln des Beckenausganges, *Musculi exitus pelvis*. 21 Fig. *Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai*, 1919, S. 1—72.
- Parsons, F. G.**, Note on abnormal Muscle in popliteal Space. 1 Fig. *Journ. of Anat. Vol. 54*, S. 170.
- Richter, Woldemar**, Der Kaumechanismus beim Menschen und beim Affen, ein Vergleich. 5 Fig. *Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk. Jg. 37*, 1919, S. 105 bis 128, 334—342.
- Ruge, Georg**, Ursprung des breiten Rückenmuskels bei Halbaffen, Affen und beim Menschen. *Morphol. Jahrb. Bd. 51*, S. 141—146.
- Studnička, F. K.**, Die lateralen Rumpfmuskeln von *Amphioxus*. 4 Taf. u. 15 Fig. *Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58*, S. 215—398.
- Vitali, G.**, Sulla presenza di un fascio fibro-muscolare, alisfeno-mascellare, e sulla sua possibile parziale o completa ossificazione nell'uomo. 4 Fig. *Monit. Zool. Ital. Vol. 30*, 1919, S. 207—218.

#### 7. Gefäßsystem.

- Baldwin, Francis Marsh**, Notes on the Branches of the Aorta (*Arcus aortae*) and the Subelavian Artery of the Rabbit. 1 Taf. *Anat. Rec. Vol. 19*, S. 173—184.
- Begg, Alexander Swansen**, Absence of the Vena cava inferior in a 12-mm-Pig Embryo, associated with the Drainage of the Portal System into the Cardinal System. 3 Fig. *Americ. Journ. Anat. Vol. 27*, S. 395—404.

- Bruno, G.**, Sull' epoca della comparsa e sull' evoluzione delle strie intercalari nel cuore dell' uomo. Nota prel. 1 Taf. *Monit. Zool. Ital.* Vol. 30, 1919, S. 172—175.
- Dubreuil, G.**, Le reticulum fibrillaire de la rate humaine. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 83, S. 1098—1100.
- Dubreuil, G.**, La musculature des veines centrales surrénales de l'homme. 2 Fig. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 83, S. 1096—1098.
- Gellert, Philipp**, Der Defekt im Septum primum atriorum des Herzens. 1 Fig. *Frankf. Zeitschr. f. Pathol.* Bd. 23, S. 297—312.
- Gérard, Georges, et Cordier, Pierre**, Deux nouveaux cas d'anomalies de l'artère du nerf médian. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 83, S. 1108—1110.
- Goettseh, H. B.**, Eine Variation im Bereich der Vena cava inferior und der Venae cardinales posteriores. 13 Fig. *Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58*, S. 399—422.
- Hafferl, Anton**, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfgefäße des Gecko (*Platy-dactylus annularis*). 1 Taf. u. 7 Fig. *Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 59*, S. 1—42.
- Hoyer, H., und Michalski, L.**, Das Lymphgefäßsystem von Forellenembryonen nebst Bemerkungen über die Verteilung der Blutgefäße. 3 Taf. u. 2 Fig. *Morphol. Jahrb.* Bd. 51, S. 1—90.
- Jolly, J.**, Sur l'existence, chez les Batraciens, d'organes lymphoïdes pouvant être considérés comme des ébauches de ganglions lymphatiques. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 82. 1919, S. 201—204.
- Kampmeier, Otto Frederic**, The Changes of the systemic Venous Plan during Development and the Relation of the Lymph Hearts to them in Anura. 9 Fig. *Anat. Rec.* Vol. 19, S. 83—96.
- Luna, E.**, Studi sulla morfologia delle arterie dell' encefalo. Parte 1. Morfologia e morfogenesi delle arterie della superficie del bulbo e del ponte. 2 Taf. *Ric. Laborat. Anat. norm. Roma* Vol. 18, 1915, 92 S.
- Luna, E.**, Studi sulla morfologia delle arterie dell' encefalo. Parte 2. Morfologia e morfogenesi delle arterie profonde del bulbo e del ponte. 1 Taf. *Ric. Laborat. Anat. norm. Roma* Vol. 19, 1919, 24 S.
- Michaelsohn, Albert**, Einmündung aller Lungenvenen in die persistierende Vena cava superior sinistra und Cor biloculare bei einem 21 jährigen Manne. 4 Fig. *Frankf. Ztschr. f. Pathol.* Bd. 23, 1920, S. 222—246.
- Papez, James W.**, Heart, Musculature of the Atria. 4 Taf. *Americ. Journ. of Anat.* Vol. 27, S. 255—286.
- Zeidler, Hugo**, Drei Fälle von kongenitalem Defekt der Vorhofsscheidewand. 4 Fig. *Deutsch. Arch. f. klin. Med.* Bd. 131, S. 85—108.

## 8. Integument.

- de Beaux, O.**, Osservazioni e considerazioni sulle vibrisse carpalì e facciali degli Arcotopiteci. 8 Fig. *Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati.* Anno 1, 1917, S. 89—108.
- Dawson, Alden Benjamin**, The Integument of *Necturus maculosus* (Epidermis, LEYDIG Cell, Glands). *Journ. Morphol.* Vol. 34.
- Frieboes, Walter**, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Haut. 1. Das Rongalitweißbild der Hautnerven. 4 Taf. *Dermatol. Zeitschr.* Bd. 28, 1919, S. 267—281.

- Hasebe, Kotondo**, Über das Hautleistensystem der Vola und Planta der Japaner und Aino. 7 Taf. u. 7 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai, 1919, S. 13—88.
- Hausman, Leon Augustus**, A micrological Investigation of the Hair Structure of the Monotremata. 3 Fig. 4 Pl. Americ. Journ. Anat. Vol. 27, S. 463—487.
- Saguchi, Sakaye**, Über Sekretionserscheinungen an den Epidermiszellen von Amphibienlarven nebst Beiträgen zur Frage nach der physiologischen Degeneration der Zellen. (S. Kap. 5.)
- Schmidt, W. J.**, Beobachtungen an den roten Chromatophoren in der Haut von *Rana fusca* nebst Bemerkungen über die anderen hier vorkommenden Farbzellen. (S. Kap. 5.)

## 9. Darmsystem.

- Baumann, Max Edgar**, Acht Fälle von Situs inversus viscerum totalis. 1 Taf. Diss. med. Zürich 1917. 52 S. 8°.
- Boeminghaus, Hans**, Über Dickdarmanomalie bei Situs transversus. 3 Fig. Deutsche Zeitschr. f. Chir. Bd. 155, S. 174—188.

### a) Atmungsorgane.

- Allis, Edward Phelps**, The Constrictor Muscle of the branchial Arches in *Acanthias Blainvillii*. (S. Kap. 6 b.)
- Brites, Geraldino**, Sur les scissures des poumons de l'Homme. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1184—1185.
- Dragoiu, J., et Fauré-Fremiet, E.**, Développement des canaux aériens et histogenèse de l'épithélium pulmonaire chez le Mouton. Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 1617—1620.
- Edgeworth, F. H.**, On the Development of the hypobranchial and laryngeal Muscles in Amphibia. (S. Kap. 6 b.)
- Fauré-Fremiet, E., Dragoiu, J., et Du Vivier de Streel**, La croissance du poumon fœtal chez le Mouton et les variations concomitantes de sa composition. Compt. rend. Acad. Sc. T. 171, S. 275—278.
- Gräper, Ludwig**, Die anatomischen Veränderungen kurz nach der Geburt. 1. Pleura. 2. Thymus. (S. Kap. 4.)
- Grünwald, L.**, Der Seitenraum der Nase, dargestellt auf Grund der Entwicklung und des Vergleichs. 38 Fig. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 33, S. 561—593.
- Hosoya, Yuta**, Zum Studium des Stimmorgans beim Kapaun. 4 Taf. Mitt. med. Fak. K. Univ. Tokyo Bd. 14, 1915, S. 475—478.
- Kringel, O.**, Beitrag zur Struktur des WEISBERG'schen Knorpels. 3 Fig. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 33, S. 468—476.
- Ogawa, Chikanosuke**, The finer Ramifications of the Human Lung. 8 Fig. Americ. Journ. of Anat. Vol. 27, S. 315—332.
- Ogawa, Chikanosuke**, Contributions to the Histology of the Respiratory Spaces of the Vertebrate Lungs. 38 Fig. Americ. Journ. of Anat. Vol. 27, S. 333—393.
- Parsons, F. G.**, Note on recurrent laryngeal Nerves. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 172.
- Smith, Louise**, The Hyobranchial Apparatus of *Spelerpes bislineatus*. 47 Fig. Journ. of Morphol. Vol. 33, S. 527—583.
- Tracy, Henry C.**, The Clupeoid Cranium in its Relation to the Swimbladder Diverticulum and the Membranous Labyrinth. (S. Kap. 6a.)

**Weingaertner, M.**, Beitrag zu den angeborenen Mißbildungen des Kehlkopfes. 8 Fig. Arch. f. Laryngol. u. Rhinol. Bd. 33, S. 718—730.

**b) Verdauungsorgane.**

**Antony, Mathilde**, Über die Speicheldrüsen der Vögel. 2 Taf. u. 15 Fig. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., Bd. 41, S. 547—660.

**Arengeli, A.**, I denti e le tracce di una piastra masticatoria cornea nel *Cobitis taenia* L. Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 43—47.

**Aron, M.**, Transformations dégénératives du pancréas pendant la grossesse. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1122—1125.

**Aron, M.**, Hématiformation dans les îlots de **LANGERHANS** du pancréas embryonnaire. (S. Kap. 5.)

**Asper, Hans**, Über die braune **RETZIUS**'sche Parallelstreifung im Schmelz der menschlichen Zähne. 14 Fig. Diss. med. Zürich 1917. 32 S. 8°.

**Barclay, A. E.**, Models of the human Stomach showing its Form under various Conditions. 7 Fig. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 258—269.

**Bayou, Henry**, Racial and sexual Differences in the Appendix vermiformis. Anat. Rec. Vol. 19, S. 241—249.

**Carter, J. Thornton**, The microscopical Structure of the Enamel of two Sparassodonts, *Cladosictis* and *Pharsophorus*, as Evidence of their Marsupial Character: together with a Note on the Value of the Pattern of the Enamel as a Test of Affinity. 3 Taf. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 189—195.

**Dubreuil, G.**, Le reticulum fibrillaire de la rate humaine. (S. Kap. 7.)

**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 Monatsschr. f. Zahnheilk. Jg. 37, 1919, S. 327—334.

**Frazer, J. Ernest**, Functions of the Liver in the Embryo. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 116—124.

**Greve, H. Christian**, Über das Vorkommen der akzessorischen Wangenhöcker an oberen und unteren zweiten Molaren. Deutsche Monatsschr. f. Zahnheilk. Jg. 37, 1919, S. 393—397.

**Healey, F. H.**, Note on the Occurrence of ciliated Epithelium in the Oesophagus of a seventh Month Human Foetus. 1 Fig. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 181—183.

**Jacobshagen, E.**, Zur Morphologie des Oberflächenreliefs der Rumpfdarmschleimhaut der Reptilien. 14 Taf. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. 56, S. 361—430.

**Livini, F.**, Prima centuria di osservazioni intorno all' accrescimento dell' intestino, nell' uomo (Nota riassuntiva). 1. Le dimensioni dell' intestino nelle varie età. 2. L' accrescimento in lunghezza dell' intestino, in confronto all' accrescimento in lunghezza del corpo. 3. Correlazioni nell' accrescimento dei vari segmenti dell' intestino. Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 1—6, 48—53, 114—120.

**Mann, Frank Charles**, A comparative Study of the Anatomy of the Sphincter at the Duodenal End of the common Bile-Duct, with special Reference to Species of Animals without a Gall-Bladder. 4 Fig. Anat. Rec. Vol. 18, S. 355 bis 360.

**Mathias, Paul**, Sur la structure des lèvres des Poissons du genre *Chondrostoma* (famille des Cyprinidae). Compt. rend. Acad. Sc. T. 170, S. 1464—1466.

- Osawa, Gakutaro**, Beiträge zur vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 1. Mitt. Verdauungsorgane der Anuren. 9 Taf. Mitt. med. Fak. d. K. Univ. Tokyo Bd. 13, 1914, S. 1—82.
- Osawa, Gakutaro**, Beiträge zur vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere. 2. Mitt. Verdauungsorgane der Urodelen und Gymnophionen. 15 Taf. Mitt. med. Fak. K. Univ. Tokyo Bd. 18, 1917, S. 443—596.
- Pensa, A.**, Osservazioni di morfologia e biologia cellulare. (La cellula pancreatica esocrina). (S. Kap. 5.)
- Retterer, Ed.**, L'étoile dentaire du Cheval et du Bœuf est de l'ivoire au stade précurseur de la carie. Compt. rend. Soc. Biol. T. 83, S. 1069—1072.
- Richter, Woldemar**, Der Kaumechanismus beim Menschen und beim Affen, ein Vergleich. (S. Kap. 6 b.)
- Saguchi, Sakaye**, Cytological Studies of LANGERHANS' Islets, with special Reference to the Problem of their Relation to the pancreatic Acinus Tissue. (S. Kap. 5.)
- Sera, G. L.**, La genesi delle categorie dentarie nei Primati. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 1, 1917, S. 135—190.
- Sera, G. L.**, I caratteri di forma dei molari delle Scimmie e la divisione di queste in due gruppi fondamentali. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 1, 1917, S. 191—216.
- Sera, G. L.**, Le relazioni reciproche dei diversi gruppi sistematici dei Primati in base ai caratteri dentarii. Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati. Anno 1, 1917, S. 217—212.
- Thilo, Otto**, Das Maulspitzen der Fische. (S. Kap. 4.)
- Thsala, K. V.**, Über die Entwicklung und die Schwankungen der Lage, Befestigung und Form der menschlichen Gedärme, insbesondere des Dickdarms. M. Fig. Akad. Abh. Helsingfors 1918. 265 S. 8°. (Auch in: Ann. Finn. Akad. Wiss. Ser. A, T. 11, N. 8.)
- Wright, Garnett**, Congenital Diverticulum of the Colon. 5 Fig. Proc. R. Soc. of med. Vol. 13, S. 119—128.

## 10. Harn- und Geschlechtsorgane.

- Ganfani, C.**, Su un caso di rene unico ed utero unicorne consociato a varietà vascolari. 3 Fig. Monit. Zool. Ital. Vol. 30, 1919, S. 141—153.

### a) Harnorgane.

- Arcangeli, Aleeste**, Osservazioni sopra il rene cefalico dei pesci. Nota pref. Monit. Zool. Ital. Anno 31, S. 46—55.
- Meyer, Robert**, Über die Bildung des Urnierenleistenbandes (Plica inguinalis) des Menschen. 7 Fig. Arch. f. Gynäkol. Bd. 113, S. 441—455.
- Notkin, Sch. J.**, Über das Harnblasenepithel des Menschen. 2 Taf. u. 6 Fig. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 58, S. 423—451.
- Watt, James Crawford**, Symmetrical bilateral Dystopia of the Kidneys in a human Subject, with outward Rotation of the Hilus, multiple Arteries and Veins, and a persistent posterior Cardinal Vein. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 189—198.
- Wossidlo, Erich**, Doppelte Nierenbecken. 1 Fig. Zeitschr. f. Urol. Bd. 14, S. 197—203.

b) Geschlechtsorgane.

- Arai, Hayato**, On the postnatal Development of the Ovary (Albino Rat), with especial Reference to the Number of Ova. *Americ. Journ. Anat.* Vol. 27, S. 405—462.
- de Beaux, O.**, Osservazioni morfologiche e sistematiche sul Penis del *Macacus arctoides* Js. **GEOFFR.** e di cinque altre specie di Macachi. 1 Taf. *Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati* Anno 1, 1917, S. 1—12.
- de Beaux, O.**, Sul pene degli Antropomorfi. 4 Fig. *Giornale per la Morfologia dell' Uomo e dei Primati* Anno 1, 1917, S. 222—227.
- Brian, E., Lacassagne, Antoine, et Lagoutte, M.**, Un cas humain d'hermaphrodisme bilatéral à glandes bisexuelles. *Gynécologie et Obstétrique* 1920, N. 2.
- Carroll, Mitchel**, An extra Dyad and an extra Tetrad in the Spermatogenesis of *Camnula pellucida* (Orthoptera); numerical Variations in the Chromosome Complex within the Individual. (S. Kap. 5.)
- Crew, F. A. E.**, Sexual Dimorphism in *Rana temporaria*, as exhibited in rigor mortis. 2 Fig. *Journ. of Anat.* Vol. 54, S. 217—221.
- Dalcq, Albert**, Note sur la spermatogénèse de l'Orvet (Aspects nucléaires de la lignée typique: existence d'un hétérochromosome). (S. Kap. 5.)
- García Banús, M.**, La estructura del testículo del „*Pleurodeles Walti*“. 12 Taf. *Mich. Trabajos Mus. nacion. Cienc. Natural. Madrid, Ser. zool.*, N. 24. 1916. 140 S.
- Goddard, T. Russell**, Hypertrophy of the interstitial Tissue of the Testicle in Man. 1 Taf. *Journ. of Anat.* Vol. 54, S. 173—176.
- Hart, D. Berry**, A new Route of Inquiry as to the Nature and Establishment of the typical Sex-Ensemble in the Mammalia. 4 Taf. *Edinburgh med. Journ.* N. S. Vol. 13, S. 1<sup>o</sup>—37.
- Heilbrunn, Lewis Victor**, Studies in artificial Parthenogenesis. 3. Cortical Change and the Initiation of Maturation in the Egg of *Cumingia*. *Biol. Bull.* Vol. 38, S. 317—339.
- Komai, Taku**, Spermatogenesis of *Squilla oratoria* DE HAAN. (S. Kap. 5.)
- Lacassagne, Antoine**, La question de l'hermaphrodisme chez l'homme et les mammifères. *Gynécologie et Obstétrique* 1920, N. 3.
- Leigh-Sharpe, William Harold**, The comparative Morphology of the secondary Sexual Characters of Elasmobranch Fishes—the Claspers, Clasper Siphons, and Clasper Glands. *Memoir* 1. 12 Fig. *Journ. of Morphol.* Vol. 34, S. 245—266.
- Mittasch, Gerhard**, Über Hermaphroditismus. 6 Fig. *Beitr. z. pathol. Anat.* Bd. 67, S. 142—180.
- Retterer, Ed.**, Evolution des greffes testiculaires sur le Bouc. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 82, 1919, S. 1022—1025.
- Retterer, Ed.**, Evolution des greffes testiculaires du Bélier. *Compt. rend. Soc. Biol. T.* 82, 1919, S. 1099—1102.
- Schitz, Victor**, Sur la spermatogénèse chez *Cerithium vulgatum* BRUG., *Turritella triplicata* BROCCHI (mediterranea Monterosato) et *Bittium reticulatum* DA COSTA. (S. Kap. 5.)
- Shaffer, Elmer Lentz**, The Germ Cells of Cicada (*Tibicen*) septemdecim. (S. Kap. 5.)
- Wodsedalek, Jerry Edward**, Studies on the Cells of Cattle, with special Reference to Spermatogenesis, Oogonia, and Sex-Determination. (S. Kap. 5.)

## 11. Nervensystem und Sinnesorgane.

### a) Nervensystem (zentrales, peripheres, sympathisches).

- Altschuler, Abraham**, Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehirns bei den Amphibien. Diss. med. Bern 1917. 26 S. 8°.
- Black, Davidson**, The Motor nuclei of the cerebral Nerves in Phylogeny — a Study of the Phenomena of Neurobiotaxis. 3. Reptilia. 12 Fig. Journ. comp. Neurol. Vol. 32, S. 61—98.
- Dawson, Alden Benjamin**, The intermuscular Nerve Cells of the Earthworm. Journ. comp. Neurol. Vol. 32, S. 155—172.
- Ellis, Robert Sidney**, Norms for some structural Changes in the human Cerebellum from Birth to old Age. Journ. comp. Neurol. Vol. 32, S. 1—34.
- Flehsig, Paul**, Anatomie des menschlichen Gehirns und Rückenmarks auf myelogenetischer Grundlage. Bd. 1. 25 Taf. u. 8 Fig. Leipzig, Thieme. 121 S. 8°. 96 M.
- Frieboes, Walter**, Beiträge zur Anatomie und Biologie der Haut. 1. Das Rongalitweißbild der Hautnerven. (S. Kap. 8.)
- Fuse, G.**, Über einige individuell stark variierende Bildungen der Oblongata beim Menschen. 13 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, H. 2, S. 1—23.
- Fuse, G.**, Über einige ungewöhnlich verlaufende Bündel bei der Katze. 15 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, H. 2, S. 25—48.
- Fuse, G.**, Experimenteller Beitrag zur Anatomie des roten Kerns bei einem Hunde (GUDDEN'sche Methode) und bei drei Kaninchen (NISSL'sche Methode). — Vertikale Durchschneidung der interrubralen Region resp. des medialen Segmentes der Mittelhirnhaube. 36 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, S. 49—86.
- Fuse, G.**, Beiträge zur normalen Anatomie des der spinalen Trigeminiwurzel angehörigen Graus, vor allem der Substantia gelatinosa Rolando beim Menschen. 46 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, H. 2, S. 87—189.
- Fuse, G.**, Experimentelle Beiträge zur Anatomie des Corpus trapezoides — Pararapheale Durchschneidung des letzteren (GUDDEN'sche Methode) an einem Meerschweinchen und rapheale Durchschneidung desselben an einer Ratte (GUDDEN'sche Methode). 27 Fig. Arb. anat. Inst. U. Sendai 1919, H. 2, S. 191—250.
- Fuse, G.**, Einiges über das anscheinend weniger berücksichtigte Grau in der Zone zwischen der oberen Olive und der spinalen Quintuswurzel resp. der Substantia gelatinosa Rolando (Zona quintoolivaris superior) beim Menschen. 19 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, H. 2, S. 251—274.
- Fuse, G.**, Innerer Aufbau der zentralen akustischen Bahnen. 62 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, H. 2, S. 275—384.
- Fuse, G.**, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Truncus cerebri. 93 Fig. Arb. anat. Inst. Jap. U. Sendai 1919, H. 4, S. 1—107.
- Gérard, Georges, et Cordier, Pierre**, Deux nouveaux cas d'anomalies de l'artère du nerf médian. (S. Kap. 7.)
- Hertenstein, Gottlieb**, Ein Fall von Balkenmangel und Mikrogryrie des menschlichen Gehirns. Diss. med. Zürich 1918. 22 S. 8°.
- Hochstetter, Ferdinand**, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns. 1. Teil. 25 Taf. u. 18 Fig. Wien, Deuticke 1919, IV, 170 S. 34×25 cm. 45 M.

- Klose, Rudolf**, Das Gehirn eines Wunderkindes (des Pianisten Goswin Sokeland). Ein Beitrag zur Lokalisation des musikalischen Talentes im Gehirn. 7 Taf. Monatsschr. f. Psych. u. Neurol. Bd. 48, sep. Berlin, Karger. 44 S. 8°. 6 M.
- Kuntz, Albert**, The development of the sympathetic Nervous System in Man. 31 Fig. Journ. comp. Neurol. Vol. 32, S. 113—230.
- Luna, E.**, Le vie efferenti del cervelletto. 3 Taf. u. 5 Fig. Arch. Ital. Anat. e Embriol. Vol. 17, 1919, S. 317—355.
- Luna, E.**, Studi sulla morfologia delle arterie dell' encefalo. Parte 1. Morfologia e morfogenesi delle arterie della superficie del bulbo e del ponte. (S. Kap. 7.)
- Luna, E.**, Studi sulla morfologia delle arterie dell' encefalo. Parte 2. Morfologia e morfogenesi delle arterie profonde del bulbo e del ponte. (S. Kap. 7.)
- Meyer, Arthur William**, The Case and Problem Method in anatomic Neurology. Anat. Rec. Vol. 18, S. 351—354.
- Olmsted, James Montrose Duncanson**, The Nerve as a formative Influence in the Development of Taste-Buds. Journ. comp. Neurol. Vol. 31, S. 465—468.
- Parsons, F. G.**, Note on recurrent laryngeal Nerves. (S. Kap. 9 a.)
- Sanchez y Sanchez, M.**, Investigaciones sobre la estructura de los tubos nerviosos de los peces. 4°. 96 S. con 30 fotograbados. 2 ptas. Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales, Ser. Zool., N. 28. 1917.
- Schröder, Paul**, Einführung in die Histologie and Histopathologie des Nervensystems. Acht Vorles. 2. umgearb. Aufl. 10 Taf. Jena, Fischer. VIII, 110 S. 8°. 16 M.
- Stewart, Fred Waldorf**, On the Origin of the Ganglion Cells of the Nervus terminalis of the Albino Rat. 1 Pl. Journ. comp. Neurol. Vol. 32, S. 99—112.
- Strong, Reuben Myron**, An inexpensive model of the principal spinal-cord and brain-stem tracts. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 35—38.
- Suitsu, Nobuharu**, Comparative Studies on the Growth of the Corpus callosum. 1. On the Area of the Corpus callosum, measured on the Sagittal Section of the Albino Rat Brain. 2 Fig. Journ. comp. Neurol. Vol. 32, S. 35—60.
- Villiger, Emil**, Gehirn und Rückenmark. Leitfaden f. d. Stud. d. Morphol. u. d. Faserverlaufs. 5.—7. Aufl. 262 Fig. Leipzig, Engelmann. VII, 328 S. 8°. 39 M.

#### b) Sinnesorgane.

- Grünwald, L.**, Der Seitenraum der Nase, dargestellt auf Grund der Entwicklung und des Vergleichs. ((S. Kap. 9a.)
- Tracy, Henry C.**, The Clupeoid Cranium in its Relation to the Swimbladder Diverticulum and the Membranous Labyrinth. (S. Kap. 6a.)

### 12. Schilddrüse, Epithelkörperchen, Hypophyse, Epiphyse, Thymus, Nebenniere, Gl. carotica.

(Organe der inneren Absonderung.)

- Dubreuil, G.**, La musculature des veines centrales surrénales de l'homme. (S. Kap. 7.)
- Gräper, Ludwig**, Die anatomischen Veränderungen kurz nach der Geburt. 1. Pleura. 2. Thymus. (S. Kap. 4.)

### 13 a. Entwicklungsgeschichte.

- Altschüler, Abraham, Zur Kenntnis der Entwicklung des Gehirns bei den Amphibien. (S. Kap. 11 a.)
- Dragoïu, J., et Fauré-Frémiet, E., Développement des canaux aériens et histogenèse de l'épithélium pulmonaire chez le Mouton. (S. Kap. 7.)
- Dragoïu, J., et Fauré-Frémiet, E., Histogenèse et époque d'apparition des différents tissus pulmonaires chez le Mouton. (S. Kap. 5.)
- Druyer, Roséal Leroy, The prenatal Growth of the Guinea-Pig. *Anat. Rec.* Vol. 18, S. 369—392.
- Fauré-Frémiet, E., Dragoïu, J., et Du Vivier de Streel, La croissance du poumon fœtal chez le Mouton et les variations concomitantes de sa composition. (S. Kap. 9 a.)
- Frazer, J. Ernest, Functions of the Liver in the Embryo. (S. Kap. 9 b.)
- Hafferl, Anton, Zur Entwicklungsgeschichte der KopfgefäÙe des Gecko (*Platydaetylus annularis*). (S. Kap. 7.)
- Harman, Mary T., Chromosome Studies in Tettigidae. 2. Chromosomes of *Paratettix* BB and CC and their Hybrid BC. (S. Kap. 5.)
- Healey, F. H., Note on the Occurrence of ciliated Epithelium in the Oesophagus of a seventh Month Human Foetus. (S. Kap. 9 b.)
- Hertwig, Oskar, Die Elemente der Entwicklungslehre des Menschen und der Wirbeltiere. (S. Kap. 1.)
- Hochstetter, Ferdinand, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Gehirns. (S. Kap. 11 a.)
- Hoyer, H., und Michalski, L., Das LymphgefäÙsystem von Forellenembryonen nebst Bemerkungen über die Verteilung der BlutgefäÙe. (S. Kap. 7.)
- Kampmeier, Otto Frederic, The Changes of the systemic Venous Plan during Development and the Relation of the Lymph Hearts to them in Anura. (S. Kap. 7.)
- Kingsbury, R. F., The Developmental Origin of the Notochord. *Science*, N. S. Vol. 51, S. 190—193.
- Kuntz, Albert, The development of the sympathetic Nervous System in Man. (S. Kap. 11 a.)
- Livini, F., Notizie preliminari intorno alla presenza di glicogeno in diversi organi di embrioni umani. (S. Kap. 5.)
- Livini, F., Prima centuria di osservazioni intorno all' accrescimento dell' intestino nell' uomo (Nota riassuntiva). 1. Le dimensioni dell' intestino nelle varie età. 2. L' accrescimento in lunghezza dell' intestino, in confronto all' accrescimento in lunghezza del corpo. 3. Correlazioni nell' accrescimento dei vari segmenti dell' intestino. (S. Kap. 9 b.)
- Retterer, Ed., De l'évolution des côtes. (S. Kap. 6 a.)
- Retterer, Ed., Evolution des greffes testiculaires sur le Bouc. (S. Kap. 10 b.)
- Retterer, Ed., Evolution des greffes testiculaires du Bêlier. (S. Kap. 10 b.)
- Rud, Gudrun, Über Hautsinnesorgane bei *Spinax niger* Bon. 2. Die embryologische Entwicklung. (S. Kap. 11 b.)
- Vallois, H., et Peyron, A., Sur les premiers stades du développement du glomérule coccygien chez l'homme. (S. Kap. 12.)

### 13b. Experimentelle Morphologie und Entwicklungsgeschichte.

- Grunewald, Julius, Die Beanspruchung der langen Röhrenknochen des Menschen. (S. Kap. 6a.)
- Heilbrunn, Lewis Victor, Studies in artificial Parthenogenesis. 3. Cortical Change and the Initiation of Maturation in the Egg of Cumingia. (S. Kap. 10 b.)
- Mysberg, W. A., Die Anatomie der Verbindungen der Beckenknochen bei den Säugetieren, in bezug auf die statischen Einflüsse, denen das Becken ausgesetzt ist. (S. Ka'p. 6 b.)
- Wessely, K., Über Korrelationen des Wachstums (nach Versuchen am Auge). (S. Kap. 11 b.)

### 14. Mißbildungen.

- Adelmann, Howard Bernhardt, An extreme Case of Spina bifida with dorsal Hernia in a Calf. 2 Fig. Anat. Rec. Vol. 19, S. 29—34.
- Baumann, Max Edgar, Acht Fälle von Situs inversus viscerum totalis. (S. Kap. 9.)
- Bayon, Henry, A Case of ossified Costocoracoid Membrane fused with the Clavicle. (S. Kap. 6a.)
- Begg, Alexander Swansen, Absence of the Vena cava inferior in a 12-mm. Pig Embryo, associated with the Drainage of the Portal System into the Cardinal System. (S. Kap. 7.)
- Boeminghaus, Hans, Über Dickdarmanomalie bei Situs transversus. (S. Kap. 9.)
- Blackhall-Morison, Alexander, and Shaw, Ernest Henry, Cardiac and genito-urinary Anomalies in the same Subject. 1 Taf. Journ. of Anat. Vol. 54, S. 163—165.
- Congdon, Edgar Davidson, Acquired Skeletal Deformities in a young Fowl. (S. Kap. 6a.)
- Ganfani, C., Su un caso di rene unico ed utero unicolore consociato a varietà vascolari. (S. Kap. 10.)
- Gellert, Philipps, Der Defekt im Septum primum atriorum des Herzens. (S. Kap. 7.)
- Gérard, Georges, et Cordier, Pierre, Deux nouveaux cas d'anomalies de l'artère du nerf médian. (S. Kap. 7.)
- Hertenstein, Gottlieb, Ein Fall von Balkenmangel und Mikrogyrie des menschlichen Gehirns. (S. Kap. 11 a.)
- Michaelsohn, Albert, Einmündung aller Lungenvenen in die persistierende Vena cava superior sinistra und Cor biloculare bei einem 21 jährigen Manne. (S. Kap. 7.)
- Mittasch, Gerhard, Über Hermaphroditismus. (S. Kap. 10 b.)
- Restemeier, Eine Mißbildung der Hand und des Unterarmes, infolge Doppelbildung der Ulna bei fehlendem Radius. (S. Kap. 6a.)
- Seefelder, R., Die angeborenen Anomalien und Mißbildungen des Auges (1919). Bericht. (S. Kap. 11 b.)
- Watt, James Crawford, Symmetrical bilateral Dystopia of the Kidneys in a human Subject, with outward Rotation of the Hilus, multiple Arteries and Veins, and a persistent posterior Cardinal Vein. (S. Kap. 10 a.)
- Weingaertner, M., Beitrag zu den angeborenen Mißbildungen des Kehlkopfes. (S. Kap. 9 a.)

- Wright, Garnett, Congenital Diverticulum of the Colon. (S. Kap. 9 b.)  
Zeidler, Hugo, Drei Fälle von kongenitalem Defekt der Vorhofscheidewand.  
(S. Kap. 7.)

### 15. Physische Anthropologie.

- Allievi, M., La partizione sandifortina del malare in Hominidae. (S. Kap. 6a.)  
Bayon, Henry, Racial and sexual Differences in the Appendix vermiformis.  
(S. Kap. 9 b.)  
Da Costa Ferreira, A. A., Sur le rapprochement et la coalescence des ligues  
temporales du crâne chez les microcéphales. (S. Kap. 6a.)  
Elsner, Friedr. W., Über ein extrem abgenutztes Gebiß eines australischen  
Eingeborenen und dessen Bedeutung für gewisse Erscheinungen an den Kiefern  
des Urmenschen. (S. Kap. 9 b.)  
Fioratti, J., Linee fondamentali della distribuzione dell'altezza del cranio in  
Europa. (S. Kap. 6a.)  
Hasebe, Kotondo, Gewichtsproportionen der Fußknochen bei verschiedenen  
Rassen. (S. Kap. 6a.)  
Hasebe, Kotondo, Über das Hautleistensystem der Vola und Planta der  
Japaner und Aino. (S. Kap. 8.)  
Pelizzola, C., Ricordi marsupialoidi nella mandibola umana. I. L'apofisi di  
Ameghino. II. La mandibola a dondolo dei Maori. (S. Kap. 6a.)  
Sera, G. L., È la forma dell'orecchio umano antica o recente? (S. Kap. 11 b.)  
Sera, G. L., I caratteri di forma dei molari delle Seimmie e la divisione di queste  
in due gruppi fondamentali. (S. Kap. 9 b.)  
Sera, G. L., La genesi delle categorie dentarie nei primati. (S. Kap. 9 b.)  
Sera, G. L., Le relazioni reciproche dei diversi gruppi sistematici dei Primati  
in base ai caratteri dentarii. (S. Kap. 9 b.)  
Shiino, Kotaro, Über die Hüftpfanne. (S. Kap. 6a.)  
Wood, W. Quarry, The Tibia of the Australian Aborigine. (S. Kap. 6a.)

### 16. Wirbeltiere.

- Carter, J. Thornton, The microscopical Structure of the Enamel of two  
Sparassodonts, Cladosictis and Pharsophorus, as Evidence of their Marsupial  
Character: together with a Note on the Value of the Pattern of the Enamel  
as a Test of Affinity. (S. Kap. 9 b.)  
Leigh-Sharpe, William Harold, The comparative Morphology of the secondary  
Sexual Characters of Elasmobranch Fishes—the Claspers, Clasper  
Siphons, and Clasper Glands. Memoir 1. (S. Kap. 10 b.)  
Pelizzola, C., Osservazioni sul cranio del Lophiomys ed induzioni sull'origine  
dei Mammiferi. (S. Kap. 6a.)  
Pompeckj, F. J., Das angebliche Vorkommen und Wandern des Parietal-  
foramens bei Dinosauriern. (S. Kap. 6a.)  
Sera, G. L., I caratteri della faccia e il polifiletismo dei Primati. (S. Kap. 15.)  
Sera, G. L., La genèse de l'articulation secondaire (squamoso-dentalis) de la  
mandibule et l'origine des Mammifères. (S. Kap. 6a.)

Abgeschlossen am 20. November 1920.





MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04311

