

fruchtete Ovulum eine bestimmte Zeit nach stattgehabter Befruchtung in gewissem Sinne hermaphroditisch oder doch geschlechtslos sein soll, fütterte Fiquet zwei Kühe „von genau der gleichen physischen Körperbeschaffenheit,“ die eine „in der reichsten und splendidsten Weise,“ während er zu gleicher Zeit der andern „nur die dürftigste Nahrung“ zukommen ließ. Das Ergebniss dieses Versuchs war, dass beide Kühe ein Kuhkalb brachten. Eine Wiederholung dieses Fütterungsversuchs mit zwei andern Kühen hatte zur Folge, dass jede dieser Kühe ein Stierkalb zur Welt brachte. Aus diesen Versuchen schließt Fiquet, dass das Geschlecht des Kalbes nicht während seiner Entwicklung im Mutterleibe bestimmt wird, während er doch nur hätte schließen dürfen, dass die Art der Fütterung einer trächtigen Kuh keinen Einfluss auf die Geschlechtsbildung ihrer Frucht ausübt. Und weiter schließt Fiquet aus zahlreichen Erfahrungen, dass, wenn die Geschlechtsbildung nicht während der Entwicklung im Mutterleibe stattfindet, sie bei der Paarung, bzw. bei der Befruchtung stattfinden muss; dass hierbei die stärkere Geschlechtspotenz des einen oder des andern der zu paarenden Tiere im entgegengesetzten Sinne seines Geschlechts (durch gekrenzte Geschlechtsvererbung) das Geschlecht der Frucht bestimme. Die stärkere Geschlechtspotenz aber hält Fiquet für identisch mit stärkerer Paarungslust und die Paarungslust endlich soll durch „splendide“ Fütterung gesteigert, durch „dürftige“ Fütterung gemindert werden.

Nachdem Referent seine theoretischen Bedenken gegen die Fiquet'sche „Geschlechtsvorbereitungs- Methode“ geäußert hat, hält er es, in Anerkennung ihrer praktischen Bedeutung, für dringend geboten, sie durch streng wissenschaftliche Versuche zu prüfen und eventuell ihre naturgesetzliche Begründung festzustellen. Fiquet's Methode scheint so einfach zu sein, dass man sich wundert, dass sie Physiologen und Tierzüchtern bisher verborgen bleiben konnte. Bis jetzt aber ist diese Methode — trotzdem sie seit länger als zwei Jahren in Texas und seit etwa einem Jahre in Europa bekannt wurde — doch nur von Fiquet selbst mit Erfolg ausgeübt worden. Die Folgezeit wird lehren, ob jene Methode sich auch in andrer Hand und vor dem Forum der Wissenschaft bewährt

M. Wilkens (Wien).

### Die Frage von der Funktionsweise der Facettenaugen.

Es ist allgemein bekannt, dass sich das Organ des Gesichtssinns im Tierreiche nach zwei Richtungen hin morphologisch entwickelt hat: in der einen Richtung zum Wirbeltierauge, in der andern zum Facettenauge. In neuester Zeit ist es Grenacher's anatomischen Studien gelungen den gemeinschaftlichen Ausgangspunkt dieser bei-

den Entwicklungsformen aufzufinden und von ihm aus die Gestaltung dieses Sinnesorgans zu verfolgen<sup>1)</sup>. Dass der optische Theil des Wirbeltierauges ein Bild der Gegenstände der Außenwelt auf der Netzhaut entwirft, ist längst bekannt, und kann an jedem albinotischen Kaninchenauge gezeigt werden; dass dieses Bild eine physiologische Bedeutung hat, lässt sich mit Bestimmtheit behaupten, denn eben die Strahlen und nur diejenigen, welche einen Punkt des Netzhautbildes erzeugen, sind es auch, welche zur Wahrnehmung des entsprechenden Punktes des Gegenstandes führen. Dieses Bild ist umgekehrt.

Verwickelter liegen die Dinge beim Facettenauge. Es hat zuerst Johannes Müller<sup>2)</sup> die Behauptung aufgestellt, dass auch dieses Auge ein Netzhautbild hat, und zwar ein aufrechtes. Die Art, wie es zu Stande kommt, kann in folgender Weise klar gelegt werden. Denken wir uns aus dem Insektenauge die exquisit durchsichtigen Gebilde, wie Cornea und Krystallkegel entfernt, so kann es in schematischer Auffassung als ein Abshütt einer ziemlich dicken Kugelschale betrachtet werden, der aus pigmentirter Masse besteht und von hart nebeneinander liegenden, gegen das Centrum der Kugel verlaufenden, Bohrungen durchsetzt ist. Denkt man sich weiter die innere Fläche der Kugelschale von einer Haut überzogen, so leuchtet ein, dass auf derselben ein Bild der äußern Objekte entstehen muss. Da nämlich durch jede der Bohrungen nur Strahlen auf jene Haut gelangen, welche in, oder nahezu in der Axe der Bohrung verlaufen, so kann das Hautstückerhen, welches eine Bohrung innen überdeckt, nur Licht aus einer ganz beschränkten Richtung erhalten. Diese Richtung ist für jede Bohrung eine andere. Construirt man sich für die einzelnen Punkte eines Gegenstandes die Strahlen, welche in der Axe der Bohrung verlaufen, so erkennt man, dass sie auf jener vorausgesetzten Haut ein aufrechtes Bild desselben entwerfen müssen. In Wirklichkeit nun ist keine Haut im gewöhnlichen Sinne des Worts über die innern Oeffnungen der Bohrungen gespannt, sondern es sind die nervösen Elemente, die in ihrer Gemeinschaft allerdings die Netzhaut darstellen, in die innern Anteile der Bohrungen hineingesenkt.

Man ersieht schon hieraus, dass die Facettenaugen beider Seiten eines Thiers fast den ganzen äußern Raum beherrschen müssen, denn das einzelne Auge beherrscht vermöge seiner Krümmung mehr als die Hälfte aller möglichen Richtungen, und die beiden Augen ergänzen sich vermöge ihrer Stellung gegenseitig. Ein Teil der jeweilig im Gesichtsfeld befindlichen Gegenstände wird gleichzeitig von beiden Augen gesehen. Ferner erkennt man aus dem gegebenen Schema, dass die Schärfe des Netzhautbildes im Vergleiche zu der

1) Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen 1879.

2) Zur vergleichenden Physiologie des Gesichtssinns. Leipzig 1826.

des Wirbeltierauges manches zu wünschen übrig lassen wird, dass dieselbe mit der Anzahl der Facetten die auf die Halbkugel kommen, erhöht, die Beleuchtungsstärke eines Netzhautelements aber mit zunehmender Zahl vermindert wird.

Was nun Hornhautfacetten und Krystallkegel anlangt, so sollten diese nach Johannes Müller am Wesen des Auges nichts ändern, vielmehr nur dazu dienen, die Helligkeit des ganzen Bildes zu erhöhen.

So standen die Dinge bis zum Jahre 1852. Da bemerkte Gottsche <sup>1)</sup> dass man an einem Fliegenauge, das mittels einer Staarnadel von Pigment gereinigt war, eine grosse Zahl von Bildchen äußerer Gegenstände unter dem Mikroskope wahrnehmen kann, die eine bedeutende Schärfe zeigten <sup>2)</sup>. Jedes derselben lag ober einer Facette des Auges (das Licht fiel von unten gegen die Convexität der Cornea). Diese Bildchen waren verkehrt. Er meinte nun die Analogie mit dem Wirbeltierauge gefunden zu haben: jede Facette erzeuge ein Netzhautbild wie das Wirbeltierauge, nur habe der Mensch zwei, die Fliege viele hundert Augen. Eine Bemerkung Johannes Müller's, welche dieser der Abhandlung Gottsche's beifügte, scheint so aufgefasst worden zu sein, als stimmte er nun der Anschauung Gottsche's bei. In den darauffolgenden Jahren verließ eine grosse Reihe von Autoren darunter Leydig <sup>3)</sup> und Max Schultze <sup>1)</sup> die Theorie vom „musivischen Sehen“ Joh. Müller's, und betrachtete im Sinne Gottsche's jede Facette des zusammengesetzten Auges als ein selbstständiges vollkommenes Auge, das seine Netzhaut und sein Netzhautbildchen hat. Ruete <sup>5)</sup> hat sogar den Refraktionszustand des Fliegenauges bestimmt.

Da war es im Jahre 1871 zuerst Boll <sup>6)</sup>, der hauptsächlich auf anatomische Tatsachen gestützt, aufforderte zur alten Müller'schen Anschauung zurückzukehren.. Er hatte bemerkt, dass man unter günstigen Umständen auch durch die Stäbchen der Retina des Triton Bildchen äußerer Objekte erhalten kann und war dadurch auf die physiologische Bedeutungslosigkeit solcher Bildchen aufmerksam geworden. In der Tat zeigt ja jeder Fetttropfen unter dem Mikroskop verhältnissmäßig scharfe Bilder.

Grenacher, der in den Göttinger Nachrichten eine vorläufige Mitteilung seiner Untersuchungsergebnisse publizirte, <sup>7)</sup> sträubte sich

1) Müller's Archiv. 1852.

2) Diese Bildchen waren übrigens schon Leeuwenhoek bekannt.

3) Das Auge der Gliedertiere. 1864.

4) Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten. Bonn 1868.

5) Festschrift der med. Fakultät zu Leipzig. 1861.

6) Du Bois-Reymond und Reichert's Archiv. 1871.

7) 1874.

auch gegen die allgemein gewordene Anschauung von der Bedeutung der Facettenaugen im Gottsche'schen Sinne und sprach sich für die Müller'sche Theorie aus.

Auch ich habe ein Jahr nach Veröffentlichung dieser vorläufigen Mitteilung und leider ohne von ihr Kenntniss zu haben, die gangbare Theorie einer kritischen Untersuchung von mehr physikalischem Charakter unterzogen<sup>1)</sup>, indem ich an einem speziellen Beispiele, dem Auge des *Hydrophilus piceus*, die optischen Eigenschaften studirte. Es hat sich herausgestellt, dass es in hohem Grade fraglich ist, ob das Bildchen, das als Netzhautbild aufgefasst wurde, als solches überhaupt optisch verwendbar wäre, ferner dass dieses Bildchen, und speziell auch das der Fliege, an der Gottsche studirte, im Leben gar nicht existirt. Es kommt nämlich nur zu Stande, wenn man die Krystallkegel entfernt, und dieses hat Gottsche getan. Im Leben, wenn hinter der Hornhautfacette der Krystallkegel liegt, kann es sich nicht bilden.

Hingegen habe ich gezeigt, dass Hornhautfacette und Krystallkegel in der ausgezeichnetsten Weise dafür sorgen, dass verhältnissmäßig viele Strahlen die von jenem Punkte des Gegenstands der in der Axe einer Facette liegt ausgehen, am Grund des Krystallkegels vereinigt werden. Die Hornhautfacette fungirt dabei als Linse, der Krystallkegel durch totale Reflexion als katoptischer Apparat. Es werden nämlich in letzterem die Strahlen, welche nahezu parallel der Axe desselben eindringen, gleichsam gefangen, und werden durch Reflexionen bis an die Spitze geleitet. Andere Strahlen, welche unter größerem Winkel zur Axe einfallen, können durch ein solches kegelförmiges Gebilde nach mehrmaligen Reflexionen zum Teil wieder aus demselben zurückgeworfen werden, ohne an die Spitze des Kegels gelangt zu sein, teilweise werden sie die Wand des Kegels passiren und im umliegenden Pigment absorbirt, da bei jeder Reflexion der Winkel, unter dem sie auf die Kegelfläche auffallen, ein größerer wird.

Die Richtigkeit dieser Anschauung zu prüfen scheiterte anfangs an der Unmöglichkeit, Krystallkegel und Hornhautfacette eines Auges in normaler Stellung und unter den dem Leben entsprechhenden Umständen aber ohne Pigment unter das Mikroskop zu bringen. Trotzdem ließ sich diese Probe wenigstens an einem Tiere ausführen und bestätigte vollständig jene Anschauung. Beim Leuchtkäferchen (*Lampyrus splendidula*) nämlich sind die Krystallkegel mit den Hornhautfacetten verwachsen. Wenn man hier das Auge herauspräparirt, es mit einem Pinsel vollkommen von Pigment reinigt, dann mit der convexen Hornhautfläche auf einen durchbohrten Objekträger aus Glimmer so legt, dass die Hornhaut die Bohrung überdeckt, und dann in die Hö-

1) Ueber das Sehen von Bewegungen und die Theorie des zusammengesetzten Auges. Wiener akad. Sitzungsber. 1875.

lung des Auges ein Tröpfchen Käferblut, auf dieses ein dünnes und kleines Glimmerblättchen legt —, so hat man die in der Natur gegebenen Verhältnisse in Bezug auf Brechung und Reflexion möglichst genau nachgeahmt. Blickt man von oben durch das Mikroskop auf dieses Präparat<sup>1)</sup> so sieht man eine absolut schwarze Fläche, die durchsät ist von sehr hellen Punkten. Das Bild ist so frappant, dass man glauben muss, man habe das Objekt nicht von Pigment gereinigt. Legt man es aber um, so dass das Licht senkrecht auf die Axe der Kegel einfällt, so sieht man diese, wie die Cornea, glasig durchsichtig und vollkommen rein von Pigment. Es zeigt dieser Versuch also in der That, dass die in das Auge eindringenden Strahlen durch Brechung und Reflexion bis in die Spitzen der Krystallkegel geleitet werden, und dass sie aus dem ganzen optischen Systeme nur an dieser Stelle überhaupt herausdringen können, wenn man von geringen Mengen durch die Hornhaut wieder zurückkehrender Strahlen absieht. Von einem Netzhautbild im Sinne Gottsche's ist keine Rede.

Wenn nun auch zu hoffen ist, dass die Theorie von Gottsche für immer erledigt, und die von Joh. Müller wieder in ihre Rechte eingesetzt ist, so drängt sich eben dadurch eine neue Frage auf, nämlich, was kann es für eine Bedeutung haben, dass zwei für dasselbe äußere Agens ausgebildete Sinnesorgane so verschiedenen Bau zeigen wie das beim Wirbeltierauge und beim Facettenauge der Fall ist?

Ich habe auch hierüber eine Vermutung aufgestellt. Bei Gelegenheit von physiologischen Untersuchungen über das Sehen von Bewegungen, die sich natürlich auf das menschliche Auge bezogen, fiel mir auf, dass das Facettenauge für diesen speziellen Zweck bei weitem vorteilhafter konstruirt sei, als das Wirbeltierauge. Bei der großen Rolle, welche das Sehen von Bewegungen in der Tierwelt spielt (die Nachweise hierfür im Originale), ist es nun in der That nicht unwahrscheinlich, dass hierin der Schlüssel zum Verständniss des Insektenauges liegt. Es handelt sich nämlich um Folgendes: Ein als Beispiel gewählter heller Punkt von sehr geringer Grösse bewege sich vor dem Wirbeltierauge. Dieses wird die Bewegung bemerken, denn das Netzhautelement (ich nehme der Einfachheit wegen nur eines an) auf dem das Bild des hellen Punktes zuerst lag, verliert seine Erregung, dafür tritt das benachbarte in Erregung, dann wieder dessen Nachbar etc. Anders beim Facettenauge. Der Bau desselben ist ein solcher, dass das Licht des hellen Punktes in eine ganze Gruppe von Facetten eindringt, doch in verschiedener Quantität. Das Nervenelement jener Facette, in deren Axe der helle Punkt liegt, wird am stärksten erregt; die um diese Facette im Kreise liegenden Nachbarfacetten bekommen weniger Licht; der außen sich anschließende

1) Man muss natürlich den Planspiegel des Mikroskopes benützen, um die wahren Verhältnisse nachzunehmen.

Kreis von Facetten noch weniger u. s. w. Bewegt sich nun der helle Punkt, so ändert sich die Erregung in diesen sämtlichen Facetten, indem sie in der einen Hälfte wächst und in der andern abnimmt. Es wird also eine solche Bewegung für das Facettenauge eine auffallendere Erscheinung sein als für das Wirbeltierauge. Was hier für einen Punkt gezeigt ist, gilt natürlich für jeden beliebigen sich bewegenden Gegenstand.

Meine Anschauung geht also dahin, dass das Facettenauge im Sehen von Bewegungen dem Wirbeltierauge voraus ist, ihm aber im Unterscheiden der Gegenstände, also in der Schärfe des Sehens, nachsteht.

Eine weitere Untersuchung über unsern Gegenstand rührt von Oskar Schmidt<sup>1)</sup> her. Dieser Forscher fand bei verschiedenen Krebsen und Insekten Krystallkegel, welche keineswegs Kegel im geometrischen Sinne sind, sondern vielmehr nach Art eines Horns gebogen waren. Es wurde dieses insbesondere genauer bei *Phronima* untersucht. Auch O. Schmidt wendet sich auf Grund dieser Erfahrungen gegen die Gottsche'sche Auffassung des Auges, und in der Tat, wie sollte durch Brechung ein Bild auf dem Grunde eines gebogenen Kegels zu Stande kommen?

Schmidt hält aber seine neuen Erfahrungen auch für unvereinbar mit der andern Theorie. Er sagt: „Jedoch auch das musivische Sehen ist bei *Phronima* ausgeschlossen, denn die Voraussetzung für das musivische Sehen, die Geradaxigkeit der lichtbrechenden Körper und die Absorption der seitlich einfallenden Strahlen, trifft hier nicht ein.“

Ich glaube, dass der interessante Fund O. Schmidt's eine Bestätigung, nicht eine Widerlegung der Theorie des musivischen Sehens enthält, denn nur mit dieser ist er vereinbar. Es ist nämlich die Geradaxigkeit der Kegel meines Erachtens keine Voraussetzung für das musivische Sehen und die Absorption von seitlich einfallenden Strahlen durch die Biegung der Kegel nicht aufgehoben.

Man denke sich einen geradaxigen Kegel, an dessen Spitze also, wie oben geschildert wurde, die Strahlen vereinigt werden, welche näherungsweise aus der Richtung  $a$  kommen. Wenn man nun dem Kegel die Spitze abschneidet und an die Schnittfläche einen gekrümmten durchsichtigen Stab ansetzt, so würden jetzt alle die Strahlen die sich früher an der Spitze des Kegels vereinigt haben, in den Stab eindringen und würden in diesem Stabe weiter geleitet werden, wie man Lichtstrahlen im Innern von gekrümmten Glasstäben weiterleiten kann. O. Schmidt hat selbst derartige Versuche angestellt. Es wird hierbei im Allgemeinen etwas Licht verloren gehen. Dieser Krystallkegel mit dem Stabe verhält sich jetzt ganz ähnlich den gekrümmten Krystallkegeln von *Phronima*. Denken wir uns, derselbe bringe das aus der Richtung  $a$  erhaltene Licht an die Netzhautstelle  $a_1$  und fassen

1) Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. XXX, Supplem.

den benachbarten Krystallkegel  $b$  ins Auge. Derselbe mag mit seinem Anfangsstück sowie mit seiner Hornhautfacette so gestellt sein, dass er nach den für die geraden Kegel geltenden Regeln Licht aus der Richtung  $b$  aufnimmt, die benachbart sei der Richtung  $a$ , so wird er dieses Licht, es mag auf was immer für Umwegen geschehen, weiter führen, und wenn sein Ende nun neben  $a_1$  liegt, so wird er sein Licht neben diesem auf der Netzhautstelle  $b_1$  deponiren. So werden die einzelnen Richtungen des Raumes in gleicher Ordnung auf der Netzhaut vertreten sein. Es ist also zum Zustandekommen eines musivischen Bildes nur nötig, dass jeder Krystallkegel hauptsächlich dem Lichte einer bestimmten Richtung dient und dass die Enden derselben entsprechend dieser Richtung, in Ordnung gestellt sind. Diese beiden Bedingungen sind nach den Abbildungen, die O. Schmidt giebt, in vollem Maße erfüllt. Welche Umwege das Licht im Krystallkegel macht, ist von untergeordneter Bedeutung, ja selbst die Anordnung ihrer dem Licht zugewendeten Enden ist gänzlich gleichgiltig, nur die Richtung der Axen dieser Enden ist maßgebend. Würde man ein Insektenauge, das lange fadenförmig auslaufende Krystallkegel hat, an der Netzhaut fassen können, und die einzelnen Krystallkegel jeden mit seiner Hornhautfacette so in Unordnung bringen, wie man die Fäden einer Quaste in Unordnung bringen kann, so würde man trotz aller Krümmungen und trotz der Umlagerung der freien Enden noch ein musivisches Bild erhalten, wenn der Anfang des Kegels sammt seiner Hornhautfacette nachher dieselbe Richtung im Raume hätte, wie vorher.

Was die Absorption von seitlich einfallenden Lichtstrahlen im umliegenden Pigment anlangt, so kann die Krümmung des Krystallkegels zwar bewirken, dass mancher Strahl nicht absorbiert wird, der andern Falls absorbiert worden wäre, und umgekehrt, es wird dadurch das Bild etwas an Vollkommenheit verlieren, aber weshalb es zerstört werden sollte, ist nicht einzusehen.

Im vorigen Jahre erschien eine Monographie über die Gesichtswahrnehmungen, welche durch das Facettenauge vermittelt werden, von Notthaft<sup>1)</sup>. Dieselbe beschäftigt sich mit der Frage nach der Schärfe des Sehens, welche von verschiedenen Insektenaugen ihrem anatomischen Bau nach vorausgesetzt werden kann. Da nämlich zwei benachbarte Facetten mit ihren Axen bei verschiedenen Tieren verschiedene Winkel einschließen, so ist zu erwarten, dass diesem Umstand eine ungleiche Sehstärke entspricht, und dass natürlich die Sehstärke um so grösser ist, je kleiner jene Winkel sind. Weiter aber glaube ich, kann man in seinem Schlusse nicht gehen, insbesondere deshalb, weil wir nicht wissen, in wie vielen der einzelnen Facet-

1) Ueber die Gesichtswahrnehmungen mittels des Facettenauges. Abhandl. d. Senckenberg. naturf. Gesellsch. XII. Bd. Frankfurt a. M. bei Chr. Winter.

ten durch Licht, welches von einem Punkte ausgeht, überhaupt eine Empfindung hervorgerufen wird. N o t t h a f t giebt, freilich unter Reserve, Abbildungen, welche die Schärfe des Netzhautbildes eines gegebenen Gegenstandes veranschaulichen sollen. Dieselben sind aber unter der Voraussetzung konstruirt, dass Strahlen eines Punktes nur ein Netzhautelement des Facettenauges erregen, eine Voraussetzung, die vorläufig in der Luft schwebt.

Von vielem interessanten Detail, welche diese Abhandlung bringt, will ich hier absehen, und gleich zu dem Kernpunkt derselben übergehen. Er betrifft die physiologische Bedeutung des Facettenauges. Sie wird darin gefunden, dass das Tier mit Hilfe dieses Auges die Entfernung von Gegenständen in unmittelbarer Weise abzuschätzen vermag, als dies durch das Wirbelthierauge möglich ist.

Es soll nämlich das Bild eines Gegenstandes an Helligkeit abnehmen, wenn sich der Gegenstand entfernt, und zwar soll die Helligkeit umgekehrt proportional dem Quadrate der Entfernung sein. Der Satz wird für den Fall einer bestimmten Voraussetzung ausgesprochen. Diese lautet: „Es fällt auf jede Retinula ein cylindrisches Lichtbüschel oder eine Lichtlinie genau in der Richtung der optischen Axe des Augenelements. Die einzelnen dieses Büschel zusammensetzenden Lichtstrahlen halten im strengen Sinne die gleiche Richtung ein. Das Stück des Gegenstandes, von welchem dieselben ausgehen, und welches ein einzelnes Elementarsehfeld erfüllt, ist somit für alle noch so verschiedenen Entfernungen durchaus gleich gross; es ist nämlich genau gleich dem Querschnitte des hintern zugespitzten nicht pigmentirten Endes des Krystallkegels oder gleich demjenigen der Retinula“.

So wertvoll auch ein solcher neuer Gesichtspunkt für das Verständniss des Facettenauges erschiene, so kann ich doch nicht umhin, gegen denselben Einsprache zu erheben. Ich halte nämlich die Voraussetzung, die ich wörtlich angeführt habe, für durchaus ungerechtfertigt. Erstens nämlich ist es unrichtig, dass unter den vorausgesetzten Umständen die Intensität der eine Retinula treffenden Beleuchtung mit dem Quadrate der Entfernung abnimmt. Sie bleibt vielmehr für alle Entfernungen gleich gross. Es leuchtet dies sogleich ein, wenn man auf die Basis jener Vorstellungsweise zurückgeht, nach welcher sich das Licht nach allen Richtungen in geradlinigen Strahlen ausbreitet. Dieser Vorstellungsweise liegt nämlich der Gedanke zu Grunde, dass der einzelne Strahl in seinem ganzen Verlaufe die gleiche Intensität behält; die Abschwächung der Beleuchtung nach dem Quadrate der Entfernung ist dann einzig und allein durch die Divergenz der Strahlen bedingt. Nach der Voraussetzung N o t t h a f t's gelangt auf jeden Punkt der Retinula nur ein einziger Strahl, dieser behält also dieselbe Intensität, wie weit immer das Objekt sein möge, von dem er kommt, und da die Anzahl der Strahlen, welche die Retinula treffen, auch constant ist, so ist die ganze Beleuchtung derselben

durch die präparierten parallelen Strahlen von der Entfernung unabhängig; gerade so wie die innerhalb endlicher Grenzen schwankenden Entfernungen eines beleuchteten Körpers von seiner unendlich entfernten Lichtquelle keinen Einfluss auf die Helligkeit seiner Beleuchtung haben. (Ein Körper der von der Sonne beschienen wird — diese als in unendlicher Entfernung befindlich vorausgesetzt — ist *ceteris paribus* gleich hell, ob ich ihn auf den Tisch oder auf den Boden lege.)

Zweitens aber muss die Voraussetzung Notthafft's auch abgesehen von dem erwähnten Irrtume als ungerechtfertigt bezeichnet werden.

Es ist nämlich ein optischer Apparat, der dafür sorgte, dass auf die Retinula (deren dem Lichte zugekehrte Fläche doch eine endliche Ausdehnung hat) nur Licht auffällt, welches mit der optischen Axe „im strengen Sinne gleiche Richtung hat“, undenkbar. Notthafft dürfte diese Schwierigkeit übersehen haben und ist dadurch zu seiner Theorie verleitet worden. Uebrigens stösst er dieselbe, wie es scheint, ohne sich darüber ganz klar zu werden, selbst wieder um, da wo er nach Erläuterung derselben von dem mutmaßlichen Zwecke der sphärischen Krümmungen der Hornhautfacetten spricht und bei andern Gelegenheiten. Er demonstriert nämlich selbst, wie sowol convergirende als divergirende Strahlen auf die Retinula gelangen können. Sobald aber irgend ein Strahl, der nicht absolut parallel der Axe des Augenelements verläuft, überhaupt zur Lichtempfindung in demselben Veranlassung geben kann, so fällt die ganze Theorie. Auch die Auseinandersetzung, welche unser Autor von der lichtsondernden Wirkung der Hornhautfacetten giebt, ist unzulänglich, denn er übersieht in dem von ihm angeführten Beispiele<sup>1)</sup>, dass wenn die Hornhautfacette so wirkt, dass sie einen parallel der Axe einfallenden Strahl an die rechte, einen andern an die linke Wand des Krystallkegels wirft<sup>2)</sup>, notwendig ein schief gegen die Axe einfallender Strahl existiren muss, der bis an die Spitze des Krystallkegels gelangt.

Ich glaube demnach, dass die Theorie des musivischen Sehens fester steht als je, und dass sich kein anderer Anhaltspunkt zum Verständniss der beiden divergirenden Typen von Augen ergibt, als der oben erwähnte von der Bevorzugung des Facettenauges beim Sehen von Bewegungen. Notthafft hat hervorgehoben, dass das Insekt, wenn es sich selbst bewegt, wenn es z. B. fliegt, trotz der vorausgesetzten Feinheit der Bewegungsempfindungen schlecht im Raume sich zurechtfinden dürfte. Ich glaube, man kann sich hier auf die Vögel berufen, die während des Fluges, also während alle Gegenstände mit

1) Taf. II. b, Fig. 4.

2) Da ich ohne Abbildungen behelfen muß, erlaube ich mir der Darstellung wegen diese etwas rohe Schilderung des Strahlenverlaufs, hoffend, dass der Leser mich verstehen wird.

größerer oder geringerer Schnelligkeit an ihnen vorbeizuwandern scheinen, doch eine ganz vortreffliche Orientirung haben. Ueberhaupt ist die eigene Bewegung ein ausgezeichnetes Hilfsmittel zur Abschätzung der Entfernungen von Gegenständen. In letzterer Beziehung mag noch erwähnt sein, dass die Insekten wenigstens insofern den Wirbeltieren in der Abschätzung von Distanzen voraus sind, als sie einen weit größern Teil des Raumes gleichzeitig mit beiden Augen sehen als diese. Das binoculare Sehen aber ist der wesentlichste Behelf der Tiefenwahrnehmung.

Sigm. Exner (Wien).

### Ueber mechanische, thermische und chemische Nervenreizung.

Fast die Gesamtheit der bisherigen Erfahrungen über künstliche Erregung irritabler Gebilde, insbesondere der Muskeln und Nerven wurde bei Anwendung der Elektrizität als Reizmittel gewonnen.

Obsehon nun einerseits zugegeben werden muss, dass die Vortheile dieser Methode außerordentlich groß sind, indem außer der Elektrizität kaum ein anderes uns zu Gebote stehendes Reizmittel eine genügend feine und messbare Abstufung der Intensität zulässt und zugleich so geringe und flüchtige Nachwirkungen zur Folge hat, so macht sich doch andererseits in vielen Fällen das Bedürfniss geltend, die auf dem einen Wege gewonnenen Ergebnisse durch Anwendung andersartiger Reizmittel zum mindesten zu controliren, ja gewisse Fragen der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie lassen überhaupt eine wahre Entscheidung nur unter Ausschluss der elektrischen Reizmethode zu. Leider ist jedoch die Methodik der chemischen, thermischen und mechanischen Reizung, über welche die Physiologie derzeit verfügt, eine immer noch sehr unvollkommene und erst in jüngster Zeit wurde von Tigerstedt (Studien über meehan. Nervenreizung. Acta Soc. scient. Fennicae, Tom. XI, Helsingfors 1880) und Hällstén (Arch. f. Anat. und Physiol. 1881) der Versuch gemacht, die mechanische Nervenreizung für exakte Untersuchungen verwertbar zu gestalten.

Demgemäß sind auch die allgemeinen Resultate, zu denen die Anwendung der genannten drei Reizmethoden bisher geführt hat und über welche im Folgenden berichtet werden soll, verhältnissmäßig gering im Vergleich zu den mittels der elektrischen Reizung gewonnenen Ergebnissen.

Was zunächst die mechanische Reizung anlangt, so ist es eine seit alter Zeit bekannte Tatsache, dass ein Nerv durch die verschiedenartigsten hieher gehörigen Eingriffe (Durchschneiden, rasch zunehmenden Druck, Zerquetzen etc.) in den Zustand mehr oder

weniger intensiver Erregung versetzt werden kann. Aber erst Heidenhain (Physiolog. Studien, 1856 und Moleschott's Unters. IV. 1858) lieferte den für die Verwertbarkeit der mechanischen Reizung in der Experimentalphysiologie wichtigen Nachweis, dass es gelingt einen Nerven mechanisch zu reizen ohne ihn am Orte der Einwirkung sofort zu zerstören. Er construirte nach dem Princip des Neff'schen Hammers einen Apparat (den „mechanischen Tetanomotor“), der es gestattet eine und dieselbe Nervenstelle durch rasch aufeinanderfolgende Stöße in Erregung zu versetzen. Du Bois-Reymond (Untersuchungen über tier. Elektr. II, 1. 1849), welcher schon früher die negative Schwankung des Nervenstroms bei Zermahlung eines Nerven mittels eines Zahnrades beobachtet hatte, fand diese Tatsache bei Anwendung des Heidenhain'schen Tetanomotors bestätigt.

Allein weder dieser noch auch ein zweiter, nach einem andern Princip von Heidenhain construirter Apparat zum mechanischen Tetanisiren entsprach vollkommen allen Anforderungen und so ist es begreiflich, dass z. B. Bernstein bei seinen Untersuchungen über die Ermüdung und Erholung der Nerven (Pflüger's Arch.) wieder zu der primitiven Methode seine Zuflucht nahm, einen mechanischen Tetanus durch Klopfen der Nerven mittels eines Messerrückens hervorzurufen. Wundt (Unters. zur Mechanik d. Nerven und Nervencentren I. 1871) machte zuerst den Versuch auch die Wirkungen mechanischer Einzelreize (Stöße eines elektromagnetischen Fallhammers) zu untersuchen und zwar nach einer Methode, welche in jüngster Zeit von Tigerstedt (l. c.) weiter ausgebildet wurde. Der Apparat dieses letztern Forschers besteht im wesentlichen aus einem Elektromagneten, an dem verschieden schwere und passend geformte Anker angebracht werden, die je nach der Stellung des ersteren aus verschiedener Höhe auf die zu reizende Nervenstelle herabfallen. Die Stärke des Reizes wird bei Anwendung des Tigerstedt'schen Apparats ausgedrückt durch das Produkt der Schwere und der Fallhöhe des Gewichts. Hällstén benützt zur mechanischen Nervenreizung zwei Marey'sche durch einen Schlauch miteinander verbundene Lufttrommeln. Wird durch ein aus verschiedener Höhe auf die Membran des einen Tambours herabfallendes Gewicht Luft verdrängt, wobei die Fallhöhe als relatives Maß für den Stoß gelten kann, so werden dadurch Schwingungen des am andern Tambour befindlichen Hebels erzeugt, die ihrerseits den passend gelagerten Nerven mechanisch reizen.

Die beiden letztgenannten Forscher fanden entgegen den frühern Angaben von Wundt übereinstimmend, dass der Nerv eine genügende Widerstandskraft besitzt, um die Anwendung mechanischer Einzelreize bei allen Untersuchungen zu gestatten, wo bisher ausschließlich die Elektrizität als Reizmittel diente.

Beide untersuchten mit Hilfe der mechanischen Reizmethode die

vielfach ventilirte Frage, ob die Erregbarkeit möglichst unversehrter Nerven an allen Stellen ihres Verlaufs gleich groß ist. Während aber T., wie vordem schon Fleischl (Wiener akadem. Sitzungsber. LXXII. 1876) bei Anwendung chemischer Reizmittel (concentr. Kochsalzlösung) merkliche Unterschiede nicht aufzufinden vermochte, fand Hällstén, dass unabhängig von der auch bei mechanischer Reizung leicht nachweisbaren Erhöhung der Erregbarkeit in der Nähe eines Querschnittes auch im Verlaufe des *N. ischiadicus* vom Frosche Stellen verschiedener Erregbarkeit vorhanden sind, indem dieselbe im Allgemeinen nach dem Centrum hin zunimmt und unterhalb des Plexus am größten, etwas unterhalb der Stelle dagegen, wo der Zweig für die Oberschenkelmuskeln abgeht, am kleinsten gefunden wird. A priori ist eine Differenz der Erregbarkeit verschiedener Stellen eines ganz unversehrten Nerven ziemlich unwahrscheinlich und es muss weitem Untersuchungen vorbehalten bleiben, nachzuweisen, inwieweit elektrische Spannungsdifferenzen verschiedener Punkte des Nerven als ursächliches Moment hierbei in Betracht kommen (Grützner, Breslauer ärztliche Zeitschrift 1881 Nr. 11). Wenn eine Nervenstelle sich im Zustand schwacher, zur Auslösung einer Muskelkontraktion ungenügender Erregung befindet, so wirkt ein neu hinzukommender gleichartiger oder verschiedener Reiz in verstärktem Maße erregend, indem eine Summation der beiden dieselbe Stelle treffenden, untermaximalen Reize erfolgt.

Da nun der Erregungszustand irriter Gebilde auch bei kurzdauernder Einwirkung irgend eines Reizes nicht sofort mit dem Aufhören desselben verschwindet, sondern eine gewisse Zeit (latent) nachwirkt, so kann unter Umständen eine Summierung genügend rasch aufeinanderfolgender untermaximaler Reize eintreten.

Die mehrfach beobachtete Tatsache, dass die Wirkung eines Induktionschlages bei rascher Wiederholung zunimmt (Wundt) dürfte hierauf beruhen. Viel langsamer als die elektrische Erregung durch kurzdauernde Ströme scheint die mechanische Erregung des Nerven abzuklingen. Es spricht dafür sowol die von Wundt (l. c. p. 198) beobachtete Tatsache, dass die Anspruchsfähigkeit einer Nervenstelle für elektrische Reize zunimmt, wenn dieselbe vorher schwachen mechanischen Reizen ausgesetzt wurde, als auch der Umstand, dass Tigerstedt häufig anfängliche Zunahme der Zuckungshöhen sah, wenn eine und dieselbe Nervenstrecke in kurzen Pausen (4—5mal p. Minute) mechanisch (untermaximal) gereizt wurde. Wenn man mit Luchsinger (Pflüger's Arch. XXV) die Spannung als einen dauernden Reiz irriter Gewebe betrachtet, so dürfte vielleicht auch die mehrfach beobachtete Steigerung der Anspruchsfähigkeit eines Nerven durch nicht zu starke Dehnung oder gelinden Druck, welche Tigerstedt auch mittels mechanischer Reizung nachweisen konnte und mit Elasticitätsveränderungen des Nerven in Zusammenhang bringt, in

gleicher Weise aufzufassen sein. Nach Hermann (Arch. f. Anat. u. Physiol. 1861) nimmt bei elektrischer Reizung des Nerven die Größe der Muskelzuckung mit zunehmender Reizstärke anfangs schnell und dann immer langsamer zu, während Fick (Sitzungsber. d. Wiener Akademie 1862—1863) die Hubhöhen innerhalb gewisser Grenzen der Reizgröße proportional fand.

(Schluss folgt.)

## L. Stieda, Untersuchungen über die Entwicklung der *Glandula thymus*, *Gl. thyreoidea* und *Gl. carotica*.

gr. 4. 38 S. II. Taf. Leipzig 1881. Engelmann.

## A. Wölfler, Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse mit Rücksicht auf die Entwicklung der Kröpfe.

Klein fol. 59 S. VII. Taf. 4 Holzschn. Berlin 1880. Reimer.

Die *Glandula thymus* und *thyreoidea*, schon lange in physiologischer und histologischer Hinsicht rätselhafte Bildungen, sind neuerdings vom ontogenetischen Standpunkt aus untersucht worden. Zwei größere Arbeiten von Wölfler und Stieda behandeln diesen Gegenstand und sind wol geeignet, in kurzer Uebersicht zusammengestellt zu werden.

Die *Gl. thymus* und *thyreoidea* sollen sich nach Arnold (Kurze Angaben einiger anatomischer Beobachtungen in der méd.-chirurgischen Zeitung, 1831, Bd. II) aus einem Blastem, und zwar als hohle Wucherungen am Anfange der noch häutigen Luftröhre bilden. Später schnüren sie sich ab, und in der neunten Woche wird die *Thymus* als kleines paariges und körniges Drüsenkörperchen vor der Luftröhre in der Mitte des Halses sichtbar. Bischoff (Entwicklungsgeschichte der Säugetiere und des Menschen. Leipzig 1842) glaubt wol einen Zusammenhang des Blastems von *Thymus* und *Thyreoidea* gesehen zu haben, nicht aber einen solchen der Drüsen mit Luftröhre und Kehlkopf. Kölliker (Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere. Leipzig 1879) schildert die *Thymus* als ein epitheliales Organ, und es erinnert ihn ihr Bau, wenn sie schon gelappt ist und mit ihrem untern Teil in der Brusthöhle liegt, an den einer Kiemenspalte eines jüngern Embryo. So erklärt er die *Thymus*-Anlage des Kaninchens für eine in einen Schlauch umgewandelte Kiemenspalte. Welche von den hintern Kiemenspalten aber dazu umgewandelt wird, lässt er unbeantwortet. Später verliert nach K. der Bau des Organs seinen epithelialen Charakter und nimmt den der *Thymus*-Substanz an, während von Außen Gefäße und Bindesubstanz in die dicken Wandungen des Organs eindringen.

Bezüglich der Entstehung der *Gl. thyreoidea* weichen schon gleich

im Anfang die Ansichten der Forscher insofern aus einander, als die einen das Organ paarig entstehen lassen, die andern nicht. Eine paarige Anlage verfechten: Joh. Fr. Meckel (Abhandlungen aus der menschlichen Anatomie. Halle 1806; und Handbuch der menschlichen Anatomie Bd. IV. Halle 1820), Huschke (Ueber die Umbildung des Darmkanals und der Kiemen der Frosehuquappen. Wien 1826), Rathke (Ueber die Entwicklung der Atemwerkzeuge bei den Vögeln und Säugetieren, in d. Nova Acta phys. med. Acad. C. L. C. Tom. XIV. Bonn 1828), Friedr. Arnold (Med. chir. Zeitung, 1831, IV. Bd.), Bischoff.

Die Aussagen dieser Beobachter variiren aber wieder in der Angabe des Ursprungs, und zwar lässt Huschke die *Thyreoidea* aus den vordersten Kiemenbögen, Rathke und Arnold aus der Luftröhre, Bischoff aus einer Bildungsmasse zu beiden Seiten des Kehlkopfs entstehen.

Gegner einer paarigen Anlage sind: Remak (Entwicklung der Wirbeltiere. Berlin 1855), A. Gütte (Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1847), W. Müller (Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift, VI. Bd., 1871), Kölliker und His (Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880). Von diesen bezeichnen die drei ersten die Anlage als blasigen Auswuchs an der Vorderwand des Nahrungsrohrs, Kölliker als Ausbuchtung der vordern Schlundwand an der Teilungsstelle des vordersten Aortenbogens, His als epitheliales Hohlgebilde vor der unpaaren Lungenanlage und noch im Gebiete des zweiten Schlundbogens.

Ueber die *Gl. carotica* existirte bisher nur eine Veröffentlichung von Luschka (Reichert's Archiv 1862), der auf eine Beziehung der Drüse zur *Gl. thyreoidea* hinweist und angibt, dass sie wahrscheinlich aus dem Darmdrüsenblatt entstehe. Stieda untersuchte insbesondere Schaf- und Schwein-Embryonen, daneben auch solche von Pferd, Hund, Katze und Maus.

Die Kölliker'sche Angabe, dass die embryonale *Thymus* ein epitheliales Gebilde sei, fand St. bei Querschnitten an Schafembryonen von 22 Mm. Länge bestätigt: er sah bei Querschnitten durch die Halsregion ein schlauchförmiges Gebilde, das bei gleichen Schnitten in der Thoraxgegend den Eindruck eines gelappten Körpers machte. In diesen Gebilden fanden sich bald größere, bald geringere Anhäufungen epithelialer Zellen, die in den tiefern Schichten cylindrisch, in den höhern polyedrisch und rundlich mit deutlichen Kernen waren. Um zu ergründen, woher diese Anlage stamme, fertigte St. Schrägschnitte an, die von hinten oben, nach vorn unten verliefen. So erhielt er bei 18 Mm. langen Schweinsembryonen Bilder, welche ihm den Zusammenhang mit der Pharynxgegend deutlich zeigten, während er bei Querschnitten, die senkrecht zur Längsaxe des Embryo ge-

führt wurden, keinen Zusammenhang der strangförmigen Gebilde sah, sondern immer nur getrennte Abschnitte derselben. St. beschreibt von dem gekrümmten Pharynx einen epithelialen Kanal zur äußern Hautoberfläche als Rest einer Kiemenspalte. Da, wo dieser Kanal seinen Ursprung nimmt, verdickt er sich zu einem dreieckigen Körper, der gleichfalls als ein strangförmiges, nach hinten verlaufendes Gebilde sich erweist: die embryonale *Thymus*. Weitere epitheliale Stränge fand St. auf mehr nach hinten zu geführten Schnitten, wo Larynx und Pharynx nicht mehr mit einander communiciren. Auch sie gehen von dem nach unten gekrümmten Ende des Pharynx aus, sind kolbenförmig und zeigen als Fortsetzung des Rachenspaltes ein feines Lumen. Dies ist die embryonale Anlage der Schilddrüse. Alle drei Stränge besitzen ein dem Rachenspalt gleiches oder ähmliches Epithel.

Die Entwicklung geht bei der *Thyreoidea* schneller vor sich, als bei der *Thymus*: Jene umfasst bei 22 Mm. langen Embryonen die Trachea als halbmondförmiges Gebilde, dessen seitliche Teile in der Mitte aneinander gelagert sind. Sie erscheint als traubenförmige Drüse, in welcher ein kreisrundes Lumen und spärliche Blutgefäße sichtbar sind. Die *Thymus* bildet zu dieser Zeit einen vielfach gebogenen Zellenstrang, der in der Nähe der großen Gefäße sich verästelt. Bei 36 Mm. langen Embryonen ist die *Gl. thyreoidea* von Gefäßen vollständig durchwachsen, und der dreieckige Körper, also ihr Ursprung, hat sich vom Rachenepithel gelöst. Die *Thymus* reicht vom Kehlkopf bis in die Brusthöhle, wo beide Hälften nahe bei einander liegen. Oben liegt ihr zur Seite ein rundlicher Körper, der aus dem dreieckigen entstanden ist, und die *Gl. carotica* darstellt. Bei Schafembryonen (11—12 Mm. Länge) entstehen *Gl. thymus* und *thyreoidea* zusammen als blasiger Epithelanhang vor dem Ende der Rachenspalte, während nach hinten gegenüber der Anlage dieser beiden Drüsen die *Gl. carotica* sich zeigt. Alle drei Gebilde communiciren mit dem Rachenspalt durch einen Kanal, der später obliterirt. Die *Gl. carotica* entwickelt sich gleichfalls zu einem Netz von Zellsträngen, das von Blutgefäßen durchzogen ist. Bei 35 Mm. langen Embryonen ist das Bindegewebe der *Thymus* stark entwickelt, ebenso auch die Blutgefäße, sie zeigt adenoides Gewebe: „ein von Blutgefäßen durchzogenes faseriges Gerüst oder Zellenetz, in dessen Maschen Zellen und Kerne liegen“. In dem Bindegewebe lagern einzeln oder in Gruppen Epithelzellen, und dies sind die letzten epithelialen Elemente, welche St. in der Entwicklung des Organs mit Sicherheit hat verfolgen können. Bei 100 Mm. langen Embryonen und noch ältern fand St. schließlich die Hassal'schen oder concentrischen Körperchen (Kölliker, Ecker), welche er für modificirte Abkömmlinge der epithelialen Embryonalanlage erklärt.

Die embryonale *Gl. thymus* ist somit ein paarig angelegtes epitheliales Gebilde, das folgendermaßen entsteht: Vom Epithel der letz-

ten oder vorletzten Kiemenspalte findet eine Ausfüllung centralwärts statt, die beim Schwein solid, beim Schaf hohl ist; die Wucherung bildet schließlich einen von Epithel ausgekleideten und von Bindegewebe umgebenen Strang, der sich leicht windend centralwärts und nach hinten in den Thoraxraum hineinzieht. Beide Stränge streben nach der Medianebene zu, legen sich hier aneinander und entwickeln sich schon früh zu bedeutender Stärke. Die Abschnürung des Hals-teils findet mehr oder weniger früh statt. Die weitere Entwicklung des Organs, das in seinem ausgebildeten Zustande bindegewebiger Natur mit lymphoiden Zellen und gefäßhaltig ist, erklärt nun Kölliker so, dass er aus den epithelialen Zellen die eigentlichen *Thymus*-Zellen entstehen lässt, während St. die Abstammung der lymphoiden Zellen aus der umgebenden Bindesubstanz ableitet und die concentrischen Körperchen für die letzten Reste der ursprünglichen Epithelanlage ansieht.

Die *Gl. thyreoidea* bildet sich gleichfalls aus dem Epithel der letzten oder vorletzten Kiemenspalte und wiederum paarig (also entgegen den Angaben von Kölliker, His u. a.), und die Weiterentwicklung geht so vor sich, wie sie Kölliker beschreibt: Abgesehen von der Anlage, welche hohl ist, entwickelt sich das Organ aus soliden epithelialen Strängen, die sich stark verästeln. Später tritt hier und da am Ende eines Stranges ein Lumen auf, und der Drüsenstrang schnürt sich ab, nachdem eine reichliche Gefäßentwicklung zwischen den Strängen stattgefunden hat.

Von den zwei Ansichten über die *Gl. carotica*, dass sie eine Drüse sei (Luschka) oder ein Gefäßknäuel (Arnold) neigt sich St. der erstern zu.

Wölfler wurde durch das Studium des *Struma*-Gewebes gleichfalls veranlasst, die embryonale Entwicklung der Schilddrüse genauer zu untersuchen. Er fertigte zu diesem Zwecke von Schweins-, Kaninchen-, Hunde- und Kalbs- Embryonen Sagittalschnitte an (auch menschliche Embryonen, sowie die von Katzen, Tauben, Eidechsen und Schildkröten wurden in Betracht gezogen), die ihn zu folgenden Resultaten führten: Die erste Schilddrüsenanlage ist bilateral und zeigt sich als zwei, die Schlundwand umgebende Epithelblasen, welche dem centralen Ende der ersten Kiemenspalte angehören, oder auf die Schlundwand bezogen, sowol aus dem Epithel der vordern als auch der seitlichen Schlundwand hervorgehen. Schon früh beginnt das Epithel dieser Anlage zu wuchern und bildet bei 4—6 Ctm. langen Kalbsembryonen einen Körper von soliden, eng zusammengedrängten Epithelmassen, welche an der der *Carotis* zugewandten Fläche ihren Anfang nimmt und bei welcher W. vier Phasen unterscheidet:

- 1) Bildung cavernöser Bluträume, welche eine Zerklüftung des primären Drüsengewebs mit sich bringt.
- 2) Umwandlung der Bluträume in mehrere vom Centrum der

Drüse ausgehende und gegen die Peripherie ziehende starke Gefäßstämme und in viele aber wenig verzweigte meist unter einander parallel laufende Gefäßstehen. In diesem Stadium finden sich langgestreckte sekundäre Drüsenformationen.

3) Entwicklung weitmaschiger Gefäßnetze mit gleichzeitiger Bildung von Epithelkugeln.

4) Umwandlung der Gefäßnetze in engmaschige Kapillarnetze, welche die gleichfalls neugebildeten Epithelblasen umspinnen. Diese Vascularisationsstadien sind nach W. am besten beim Hunde zu beobachten, die Entwicklung der Drüsenformation dagegen beim Kalbe.

Die normalen Elemente der *Gl. thyreoida* entwickeln sich nun in folgender Weise: Vor dem dritten Stadium der Gefäßentwicklung ist das Epithel zu Kugeln angehäuft, und schon jetzt zeigen sich die ersten Anlagen der spätern Drüsenblasen; es findet eine endogene Zellbildung statt mit gleichzeitiger Proliferation zellenartiger Protoplasmakörper in der Umgebung der Zellen. Im nächst höhern Stadium sieht man zu einem centralen Lumen radiär gestellte, mit Kern versehene Cylinderzellen, die eng aneinander liegen, und nach W's. Ansicht nur aus epithelialen Elementen, nicht auch aus den Bindegewebs- oder lymphoiden Zellen entstehen. Die normale, vollendete Schilddrüse besteht sonach aus kugligen oder langgestreckten Drüsenblasen, welche von einem Kapillarnetze und von einer bindegewebigen Hülle umgeben sind. Zwei bis drei solcher Blasen, die immer von einander gesondert sind, bilden ein von einem gemeinsamen Gefäßstamm versorgtes Lappchen. Im Bau gleicht die *Gl. thyr.* im Allgemeinen den secernirenden Drüsen, und sie ist nach ihrer Vollendung zu den acinoesen zu rechnen.

Unter Nebenschilddrüsen begreift W. alle jene drüsigen Gebilde, welche aus Drüsenkeimen der Schilddrüsenanlage entstehen, und welche seitlich von den großen Halsgefäßen gefunden werden: nach oben bis zum obern Rand des Zungenbeins und der Linie, welche von seinen Hörnern bis zum Eintritt der *Carotis* in die Schädelbasis gezogen wird, nach Unten bis zum Aortenbogen. Nach der Lage dieser von der ursprünglichen Anlage sich abzweigenden Drüsen zur *Gl. thyreoida* unterscheidet W. Drüsenkeime am centralen Ende, aus der die *Gl. hyoidea* und *aortica* entstehen, und Drüsenkeime am lateralen Teile der Keimanlage, die dann bis zur Schädelbasis und *Carotis* reichen. Weitere Epithelreste können bei dem Nachabwärtsgehen der *Gl. thyreoida* zurückbleiben, wodurch dann wiederum neue Bildungsstätten für Nebenschilddrüsen geschaffen werden.

M. Gottschau (Würzburg).

---

Einsendungen für das „Biologische Centralblatt“ bittet man an die „Redaction, Erlangen, physiologisches Institut“ zu richten.

---

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess** und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Jährlich 24 Nummern von je 2 Bogen. Preis des Jahrgangs 16 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

---

**I. Jahrg.**

**31. August 1881.**

**Nr. 10.**

---

**Inhalt:** **Berthold**, Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen. — **Bütschli**, Beiträge zur Kenntniss der Fischporospermien. — **Biedermann**, Ueber mechanische, thermische und chemische Nervenreizung (Schluss). — **Leeser**, Die Pupillarbewegungen in physiologischer und pathologischer Beziehung. — **Schmidt-Mülheim**, Das Eiweiss auf seiner Wanderung durch den Tierkörper I. — Erklärung. — Berichtigungen.

---

## Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen.

Von

**Dr. G. Berthold** in Göttingen.

Es hat lange gedauert bis die Ansicht von der Geschlechtlichkeit der Pflanzen, auf welche man schon früh aus Analogie mit den Tieren geschlossen hatte, unter den Botanikern allgemein Geltung erlangte. Noch in den ersten Jahrzehnten unseres Jahrhunderts wurde mit Heftigkeit über das Vorhanden- und Nichtvorhandensein einer geschlechtlichen Differenzirung bei den Phanerogamen gestritten. Dass unter solchen Umständen die größte Unsicherheit über die Organe, welche als geschlechtliche anzufassen seien, sowie über die Natur der bei der Befruchtung erfolgenden Vorgänge überhaupt bestand, bedarf keiner weitem Hervorhebung.

Erst die Entdeckung der Antheridien und Spermatozoiden der Farnkräuter durch Naegeli (Zeitshr. f. wiss. Bot. von Naeg. und Schleiden Heft I. 1844) und der Archegonien derselben durch Leszczye-Sumiński (Zur Entwicklungsgeschichte der Farnkräuter, Berlin 1848) gaben den Vorstellungen eine festere Form: man fand Organe, welche den Spermatozoiden und Eiern der Tiere vollkommen entsprachen, über deren Deutung man deshalb nicht im Zweifel sein konnte. Bald wurde durch die vereinten Bemühungen hervorragender Forscher, wie Hofmeister, Mettenius, Milde, Schacht, Thuret, die allgemeine Verbreitung dieser Organe bei den höhern

Cryptogamen nachgewiesen und so die Ueberzeugung von dem Geschlecht derselben fest begründet. Nur für die niedern Cryptogamen blieben solche Organe noch unbekannt und aus naturgemäßer Reaktion gegen das kritiklose Vorgehen der frühern Zeiten wurde denselben jetzt von den bedeutendsten Botanikern das Geschlecht überhaupt abgesprochen. Doch war für die Florideen von Naegeli 1847 in seinen „Neueren Algensystemen“ und für die Fucaeen von Thuret und Decaisne (Ann. des sciences nat., Botan. 1845) die Geschlechtlichkeit auf Grund des Nachweises von Fortpflanzungskörpern, welche von ihnen für Samenkörper erklärt wurden, angenommen worden. Die später von Thuret veröffentlichten Versuche (Note sur la fécondation des Fucaeées. Mém. de la soc. d. sc. nat. de Cherbg. Tome I, 1853), wonach bei den Fucaeen die großen Sporen nur keimten, wenn sie nicht von den Spermatozoiden abgeschlossen wurden, gaben zwar einen unwiderleglichen Beweis für die geschlechtliche Funktion derselben, ließen aber doch die Hauptfrage nach der Art der Einwirkung der Geschlechtsprodukte aufeinander unbeantwortet.

Auch die zahlreichen in der ersten Hälfte der fünfziger Jahre von zoologischer Seite unternommenen Untersuchungen (Man vergl. in Betreff derselben Radlkofer, der Befruchtungsprozess im Pflanzenreiche etc. p. 68 ff., wo auch die betreffende Literatur angegeben ist.) über den Befruchtungsvorgang zeigten nur, dass das Spermatozoid unmittelbar mit dem Dotter des Eies in Berührung trete, sie gaben keinen Aufschluss darüber, was aus demselben weiter werde, ob es sich mit dem Dotter vermische oder außerhalb desselben zu Grunde gehe, ob es nur nach Art eines Ferments anregend auf die Bewegung im Ei wirke, oder ob die Substanz desselben direkt bei der Bildung des Embryos beteiligt sei. Dagegen war eine dritte, von Burmeister (Abhandl. der Nat. Ges. zu Halle 2. Ad.) aufgestellte Ansicht, wonach aus dem Spermatozoid der wirkliche Keim hervorgehen solle und das weibliche Individuum denselben nur groß ziehe und entwickle, — eine Ansicht, welche sich auch Schacht (Ueber die Befr. von *Pedic. silv.* Flora 1855) für die Phanerogamen angeeignet hatte, — durch die vorliegenden Beobachtungen hinreichend widerlegt worden.

Epochemachend waren unter diesen Umständen nicht allein für die Kenntniss des Geschlechts bei den Algen, sondern überhaupt für den tiefern Einblick in das Wesen des Befruchtungsprozesses in den beiden organischen Naturreichen die Beobachtungen Pringsheims über den Befruchtungsprozess bei *Vaucheria sessilis* (Ueber die Befruchtung und Keimung der Algen und das Wesen des Zeugungsakts. Monatsber. der Berl. Akad. 1855) und bald darauf bei *Oedogonium ciliatum* (Ueber Befruchtung und Generationswechsel der Algen, Berl. Monatsber. 1856).

Besonders bei der letztern Pflanze lieferte Pringsheim mit voller

Sicherheit durch die Beobachtung den Beweis, dass bei der Befruchtung die stoffliche Vereinigung der Zeugungskörper erfolge. Bald verstummte der Widerspruch, den diese Angaben zuerst allseitig hervorriefen; von Braun, Schenk, de Bary, Hofmeister, Cohn, Radlkofer, Thuret, welche zum Teil anfangs Pringsheim's Ansicht von der stofflichen Vereinigung von Sperma und Ei lebhaft entgegengetreten waren, liefen bestätigende Mitteilungen ein.

Pringsheim's Monographien über die Oedogoniceen (Jahrb. f. wiss. Bot. I) und die Coleochaeteen (ebendas. Bd. II) lieferten den Nachweis von dem allgemeinen Vorhandensein des Geschlechts in diesen beiden Familien; noch blieben aber die Verhältnisse für eine große Menge von Algen, bei denen zwar kleinere, die Deutung als Spermatozoiden zulassende Fortpflanzungskörper bekannt waren, dagegen die ruhenden Eier fehlten, in Dunkel gehüllt, und erst nach Jahren gelang es demselben Forscher auch hier Licht zu schaffen, durch die zweite auf diesem Gebiet nicht minder epochemachende Entdeckung von der Paarung der Schwärmer bei *Pandorina morum* (Berl. Monatsber. 1869).

Bisher waren die Bewegungslosigkeit der weiblichen Zelle und ihre im Verhältniss zu den Samenkörpern bedeutende Größe als wesentliche Charaktere derselben erschienen, die vorliegende Entdeckung aber und die bald darauf erfolgenden Nachweise desselben Vorgangs bei einer größern Zahl von Formen, mit der Auffindung mehrerer Uebergangsstufen, lehrten beide als unwesentlich erkennen. Hiemit war die Bahn gebrochen für eine allgemeinere Auffassung über das Wesen des Befruchtungsvorgangs, und längst bekannte Tatsachen, die Copulation der Conjugaten und Diatomeen, erschienen in einem neuen Lichte. Denn während die ersten Beobachter der Copulationsvorgänge bei den Spirogyren geneigt gewesen waren dieselben als Geschlechtsakte aufzufassen, wurde von den Spätern diese Ansicht mit Entschiedenheit bekämpft, so schon von Vaucher im vorigen Jahrhundert, später besonders von Kützing, Naegeli, Braun, Schleiden und Mohl. So drang de Bary, welcher in seiner Monographie über die Conjugaten (1858) die Conjugation als einen Befruchtungsprocess auffasste, mit dieser Ansicht vorläufig nicht allgemein durch.

Für die Fucaceen machte zuerst, wie schon oben erwähnt, Thuret auf wahrscheinliche Geschlechtsverhältnisse aufmerksam; auch die Entdeckung der geschlechtlichen Vorgänge bei den Florideen verdanken wir diesem, um die Kenntniss der Algenwelt so hoch verdienten Forscher. Derselbe fand, dass die bei diesen Algen schon lange bekannten und als Spermatozoiden gedeuteten farblosen Zellchen, welche aus ihrer Mutterzelle ausgestoßen werden, aber ohne Bewegung sind, mit dem Haar des durch Naegeli (Münchener Sitzungsberichte 1861) näher bekannt gewordenen Trichophorapparats ver-

schmelzen, und dass die Kapsel Frucht erst infolge dieser Vereinigung zur Entwicklung gelangt.

Vorstehendes gibt im Wesentlichen den geschichtlichen Verlauf des Nachweises der Sexualität bei den Algen.

Wir übergehen vorläufig die zahlreichen neuern Arbeiten, welche im Einzelnen weitere Beiträge zur Kenntniss der betreffenden Vorgänge geliefert haben.

Nur in einer großen Gruppe, der der Phyechromaceen sind bisher alle Bemühungen geschlechtliche Vorgänge aufzufinden vergeblich gewesen. Wir werden sie deshalb ganz von unserer Betrachtung auszuschließen haben, obwohl es noch keineswegs als festgestellt gelten kann, dass bei ihnen Sexualität überhaupt fehlt.

Ebenso muss es dahin gestellt bleiben, ob die kleine Gruppe der Palmellaceen tatsächlich aus selbständigen geschlechtslosen Formen besteht, oder ob die ihnen zugehörigen Pflanzen nur Entwicklungsstadien höherer grüner Algen darstellen, wie vielfach angenommen wird. Wir beginnen mit der Gruppe der grünen Algen, indem wir vorläufig jedoch die Conjugaten ausschließen. Sie ist am genauesten durchforscht und durch die Mannigfaltigkeit der Verhältnisse für die vorliegende Frage von hervorragender Bedeutung.

Bei den niedern Formen mit fehlender morphologischer Differenzierung des Thallus werden gewöhnlich alle Zellen der vegetativen Pflanze zu Geschlechtszellen umgewandelt, so bei *Pandorina Morum*, *Eudorina elegans*, *Sphaeroplea*, *Cladophora*, *Enteromorpha compressa*, *Hydrodictyon*, *Tetraspora lubrica*, *Botrydium*; meist sind es aber nur einzelne Zellen, welche auf Kosten der übrigen diese Umbildung erfahren, so bei *Volvox globator*, *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Coleochaete*, *Vaucheria*, und welche dann auch in ihrer Form von den vegetativen abweichen.

Die Verteilung der Geschlechter ist höchst wechselnd, ein Teil der Formen ist streng dioecisch, so *Bulbochaete*, einige *Oedogonium*-arten, *Sphaeroplea*, *Volvox minor*; andere *Oedogonium*-arten, *Volvox globator*, *Vaucheria*, *Coleochaete*-arten; andere sind dagegen monoecisch. In sehr seltenen Fällen sind aber sogar die aus einer Zelle hervorgegangenen Schwärmer verschiedenen Geschlechts, so bei *Hydrodictyon* nach Suppanetz (mitgeteilt von Rostafinski Mém. de la Soc. de Cherbourg 1875) und *Chlorochytrium Lemnae* und *Endosphaera biennis* nach Klebs (Bot. Zeitung 1881).

Die Zahl der aus einer vegetativen Zelle hervorgehenden Geschlechtszellen zeigt großen Wechsel; die ruhenden Eier werden einzeln in jeder vegetativen Zelle gebildet, so bei *Vaucheria*, *Oedogonium*, *Bulbochaete*, *Coleochaete*, *Cylindrocapsa* unter starker Vergrößerung derselben; die männlichen Zellen und ebenso die schwärmenden weiblichen gehen dagegen zu mehreren aus einer Mutterzelle hervor. Letztere zerfällt dabei entweder durch succedane Zweiteilungen in mehrere

Portionen, (*Chlorochytrium*, *Endosphaera*, Antheridien von *Oedogonium*, *Coleochaete scutata*), oder ihr Inhalt teilt sich simultan. Dies findet besonders dann statt, wenn in großen Mutterzellen sehr zahlreiche Geschlechtszellen entstehen, so bei *Hydrodictyon*, in den Antheridien von *Vaucheria*, bei *Botrydium*, *Acetabularia*, *Cladophora*, *Codium*, *Dasycladus*. Bei *Ulothrix*, für welche Dödel (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. X pag. 31 des S. A.) die Entstehung der Mikrozoosporen durch succeedane Zweiteilung behauptet, glaubt jedoch Strasburger (Zellbildung und Zellteilung 3. Aufl. p. 76) ebenfalls simultane Teilung annehmen zu müssen. Bei den *Coleochaete*-arten (mit Ausnahme von *C. scutata*) entstehen endlich nach Pringsheim (Jahrb. II p. 15) die Spermatozoiden einzeln in kleinen Zellehen, welche den vegetativen meist zu mehreren aufgesetzt sind.

Die Geschlechtszellen sind zur Zeit der Reife membranlose Primordialzellen, ein Zellkern dürfte in ihnen wol immer vorhanden sein, wenigstens ist er immer gefunden worden, wenn nach demselben speciell gesucht wurde, so bei den Mikrozoosporen von *Ulothrix* nach Strasburger (Zellbildung und Zellteilung 3. Aufl. p. 74 und 78), bei *Dasycladus* und *Codium* nach den Untersuchungen des Verfassers (Göttinger Nachrichten, 1880 und Mitteilungen der zool. Station zu Neapel II. 1. p. 73). Wo deshalb in einer Zelle die Geschlechtsprodukte zu mehreren entstehen, müssen dem Zerfall des Inhalts in die einzelnen Portionen vorbereitende Teilungen des Kerns vorausgehen, ebenso auch in den zahlreichen Fällen, in denen mehrkernige Zellen Geschlechtsprodukte erzeugen und mehr männliche oder weibliche Zellen entstehen als Kerne vorhanden sind; so wahrscheinlich bei den Cladophoren, bei *Hydrodictyon*, *Codium* (für dieses nachgewiesen von Schmitz Sitzungsber. der niederrh. Ges. f. N. u. Heilk. 4. Aug. 1879). Auch bei *Acetabularia* fand Strasburger (Zellbildung 3. Aufl. p. 69) viele Kerne in den Sporen und glaubt, dass die bei der Schwärmerbildung auftretenden hellen Flecken zu ihnen in Beziehung stehen. In andern Fällen scheinen aber auch Verschmelzungen von Kernen während der Ausbildung der Geschlechtsprodukte stattzufinden. So fand Schmitz (l. c. p. 5 u. 15) in den jungen Oogonien von *Vaucheria* (und *Aphanomyces*) viele kleinere Kerne, wie in der vegetativen Pflanze, während das befruchtete Ei nur einen großen Kern enthielt. Es ist jedoch unbekannt, ob die Verschmelzung der Kerne vor oder nach der Befruchtung der Oosphäre eintritt. Auch bei der Bildung der geschlechtlichen Schwärmer von *Dasycladus* scheinen Kernverschmelzungen einzutreten, denn die vegetative Pflanze besitzt sehr kleine Kerne im Wandbeleg, aber in bedeutend größerer Menge als die Zahl der Schwärmer beträgt, welche jeder nur einen relativ großen Kern enthalten. Da das Plasma der ganzen Pflanze mit Ausnahme geringer Reste, in die Substanz der Schwärmer übergeht, so kann der Verbleib der verschwindenden Kerne und die auf-

fallende Größenzunahme der restirenden kaum anders erklärt werden, wenn wir nicht annehmen wollen, dass ein Teil der Kerne aufgelöst wird.

In vielen Fällen wird der ganze Inhalt der Mutterzelle zur Bildung der Geschlechtsprodukte verbraucht, so bei *Volvox globator*, *Pandorina*, bei den *Oedogonien*, *Bulbochaeten* und den Antheridien von *Coleochaete* nach Pringsheim; dagegen bleibt in andern Fällen wieder ein Teil des Inhalts der Mutterzelle unbenutzt oder wird vor der Befruchtung ausgestoßen. Bei *Acetabularia* bleibt nach Strasburger eine Blase im Hohlraum der Spore zurück, welche dem frühern Lumen entspricht, und welche sich bei der Entleerung der Schwärmer oft in zwei teilen kann; an ihr sitzen körnige Gebilde, Stärke und auch wol noch grüingefärbte Massen, welche in die Bildung der Schwärmer nicht eingehen. Eine ebensolche aber kleinere Blase, welche oft an einem der Schwärmer nach dem Austritt noch längere Zeit festhaftet, zeigt *Ulothrix zonata* nach Dodel. Auch bei *Dasycladus* bleiben unbenutzte Reste in den großen Sporangien zurück.

In anderer Weise wird bei der Bildung der Eier von *Vaucheria* und *Coleochaete* nach Pringsheim und bei *Oedogonium dipsandrum* nach Juranyi (Jahrb. f. wiss. Bot. IX p. 9) ein Teil des farblosen Plasma, welches sich am Vorderende des Oogoniums angesammelt hatte, durch die entstehende Oeffnung in der Wand ausgestoßen und verschwindet in der umgebenden Flüssigkeit. Ob dieser Vorgang den Erscheinungen bei *Acetabularia*, *Dasycladus* und *Ulothrix* streng vergleichbar ist, könnte noch fraglich erscheinen. Es liegt jedoch nahe hierbei an eine Art von Verjüngung durch Ausstoßung nicht mehr verwendbarer Stoffe zu denken und den Vorgang mit dem Auftreten der Richtungskörper beim tierischen Ei und der Abseidung der Bauchkanalzelle bei den Archegoniaten und Gymnospermen zu vergleichen. Immerhin kann jedoch der Vorgang eine allgemeinere Bedeutung für die Bildung der Geschlechtsprodukte nicht haben, denn wir sahen, dass in vielen Fällen der ganze Inhalt der Mutterzellen in die Geschlechtszellen aufgenommen wird und werden später noch mehrere derartige Fälle in andern Algengruppen finden. Genauere Untersuchungen über etwaige im Oogonium bei der Constituirung der Eizelle sich abspielende Vorgänge, Regenerationen des Kerns und dergl. liegen vorläufig leider noch nicht vor.

(Fortsetzung folgt.)

## O. Bütschli, Beiträge zur Kenntniss der Fischpsorospermien.

Zeitschr. f. wiss. Zool. 1881 S. 629—651.

Die Fischpsorospermien, die bei der bisherigen geringen Kenntniss über ihren Bau und besonders ihre Entwicklung allgemein zu

den Gregarinen gestellt wurden, sind durch Bütschli in der neuesten Zeit einer eingehenden Untersuchung unterworfen und haben sich dabei als besondere, von den Gregarinen in mehrfacher Hinsicht verschiedene Organismen erwiesen. Die Psorospermien (oder Myxosporidien, wie Bütschli passender diese Parasiten nennt) finden sich bekanntlich als weiße Bläschen von 2—3 mm. Durchmesser in den Körperhöhlen und den Kiemenblättchen der Fische. Als Untersuchungsmaterial dienten dem Verf. die Formen aus den Kiemenblättchen der Cyprinoiden und aus der Harnblase des Hechts.

Was zunächst die erstern betrifft, so finden sie sich nicht auf oder in der Epidermis der Kiemen, sondern unter derselben und auch noch unter den Blutgefäßen, also in der Bindegewebsseicht. Sie liegen hier von einer eigentümlichen Hülle umgeben, die auffallenderweise nicht eine Cystenhülle, wie man sie sonst bei Protozoen findet, sondern ein Plasmagebilde ist und aus feinkörnigem Protoplasma mit zahlreichen, kleinen Kernen besteht. Woher diese Kapsel stammt, ob sie von dem Parasiten oder von seinem Wirth gebildet wird, ist noch eine offene Frage; doch spricht zu Gunsten der letztern Auffassung, dass die Kerne etwas größer sind, als die Kerne der Myxosporidie. Das von der Cyste eingeschlossene Protoplasma ist in eine körnerfreie, radiär gestreifte Außenschicht und eine von dunklen Körnern und blassen Kernen ganz erfüllte Innenmasse geschieden. Die Myxosporidien, die bisher für vollkommen kernlos galten, besitzen eine außerordentliche Anzahl sehr kleiner Zellkerne, die deutlich eine dunklere Hülle, ein kleines Kernkörperchen und zuweilen auch feine Kernfäden zeigen.

In dem Protoplasma aller von Bütschli untersuchten Myxosporidien fanden sich zahllose, theils fertige, theils noch in der Ausbildung begriffene Sporen. Jede derselben ist von einer ovalen zweiklappigen Schale umgeben, die nur am vordern Pole eine Oeffnung besitzt. Das Sporenplasma enthält im hintern Teil einen echten Zellkern und am Vorderende, zu beiden Seiten der Schalenöffnung, zwei große ovale oder spindelförmige Körper, die sogenannten Polkörper. Von der größten Bedeutung für die Auffassung der Myxosporidien ist nun die Tatsache, dass die Polkörper der Sporen den Nesselkapseln der Cölenteraten vollkommen entsprechen. Durch Balbiani und Bessels war schon festgestellt worden, dass die Polkörper eine dicke Wand besitzen und einen spiralgig aufgerollten Faden enthalten. Von den genannten Autoren wurde auch bereits das Aussehnellen des Spiralfadens constatirt und durch gewisse Reagentien (Kalilauge, Glycerin etc.) künstlich hervorgerufen. Bei Anwendung dieser Mittel und auch der gleichfalls geeigneten Schwefelsäure, sah Bütschli die Fäden gewöhnlich aus der Oeffnung am vordern Schalenpol hervortreten, zuweilen aber traten sie auch nach hinten aus und blieben dann entweder innerhalb der Sporenhülle

oder pressten an irgend einer beliebigen Stelle die beiden Schalenklappen zum Durchtritt auseinander. Ueber die eigentliche Bedeutung und Funktion dieser merkwürdigen Körper ist noch nichts ermittelt. Balbiani hält sie für männliche Befruchtungselemente und vergleicht sie mit den Antheridien der Kryptogamen; doch hat er keine tatsächlichen Beobachtungen dafür beigebracht und außerdem sind keine pflanzlichen Spermastien bekannt, die den Nesselkapseln ähnlich wären. Balbiani und Lieberkühn haben aus der Spore eine kleine Amöbe heraustreten sehen und geben an, dass die Polkörper gar keine Rolle dabei spielen. Bütschli, der nie Gelegenheit hatte, eine Weiterentwicklung des Sporenhalts zu beobachten, ist jedoch der Ansicht, dass den Polkörpern wol irgend welche wichtige Bedeutung bei der Sporenentleerung zukommen müsse.

Die Myxosporidie der Harnblase des Hechts lebt frei und hüllenlos auf der Oberfläche der Blasenschleimhaut. Auch bei dieser Form sind Ento- und Ektosark geschieden. Im Gegensatz zu dem letzten Beobachter der Hechtmyxosporidie, Gabriel, der diesen Tieren jede Art von amöboider Beweglichkeit abspricht, constatirte Bütschli, dass die hyaline Rindenschicht ähnlich wie bei Amöben einen fortwährenden Gestaltenwechsel durch ihre Veränderungen hervorruft. Entweder bildet sie an einzelnen Stellen blasse, sehr veränderliche, bruchsackartige Fortsätze oder das ganze Ektosark ist in ähnlicher Weise in träger Bewegung begriffen, wie bei *Pelomyxa*. In manchen Fällen ist die Oberfläche ganz oder nur zum Teil mit feinen, haarartigen Fortsätzen versehen, die zuweilen geweihartig verzweigt sind. Diese Bildungen vergleicht der Verf. mit den kurzen borsten- oder stachelartigen Auswüchsen gewisser Amöben (*Dactylo-sphaerium*, *Chaetoproteus*), die ebenfalls vollkommen rigid erscheinen. Er konnte sich auch davon überzeugen, dass die Bewegungslosigkeit der Fortsätze der Myxosporidie nur eine scheinbare ist, denn er sah, wie einzelne langsam eingezogen und daneben neue hervorgetrieben wurden. Sie gehören also auch zu den pseudopodienartigen Bildungen und die Myxosporidie ist mithin im Stande, sowol stumpfe, breite, wie auch feine und verästelte Fortsätze entwickeln zu können. Das Entosark enthält sehr zahlreiche kleine Kerne, die ähnlich wie bei der andern Form deutlich eine dunkle Hülle und einen granulirten Inhalt erkennen lassen, und außerdem Fettkörner, sowie Hämatoidinkrystalle. Diese Krystalle, die dem Organismus eine orangegelbe Färbung verleihen, liegen stets in großen Fettkügelchen, nie frei im Protoplasma. Sie stammen jedenfalls aus dem Blute des Wirts und können nicht, wie dies von Gabriel geschehen ist, mit den gelben Pigmentkörnern der Myxomyceten in Parallele gebracht werden. Die Sporen dieser Myxosporidie haben die Form einer leicht gebogenen langen Spindel. Ihre Schale lässt eine Zusammensetzung aus zwei Klappen nicht sicher erkennen. Im Centrum der Spore liegt ein

Kern, an den beiden Spindelenden je ein Polkörper, der ganz wie bei den andern Myxosporidien beschaffen ist.

Ueber die Entstehungsweise dieser Sporen bringt Bütschli zuerst einige nähere Aufschlüsse. Er fand beim Zerdrücken von Myxosporidien große Mengen blasser, wenig granulirter Plasmakugeln, die meist 6 Kerne enthielten. Diese Kugeln deutet er als die erste Bildungsstufe der Sporen. Bei manchen war noch gar keine Hülle vorhanden, andere aber besaßen eine zarte Umhüllungshaut. In einem andern Stadium war die Kugel innerhalb ihrer Hülle in zwei dreikernige Tochterkugeln zerfallen. Jede derselben wird zu einer Spore, indem sie sich in die Länge streckt und Spindelgestalt annimmt. Der eine Kern bleibt im Centrum liegen, während die beiden andern nach den Enden der Spindel rücken. Etwas proximal von letztern treten die Polkörper in Gestalt kleiner, glänzender Körperchen auf, die sich vergrößern und allmählich in echte Polkörper umbilden. „Gleichzeitig schwinden dann die beiden Kerne.“

Ueber die Entwicklung der Polkörper, namentlich über die Rolle, welche die beiden endständigen Kerne bei Ausbildung derselben spielen, konnte der Verf. auch bei Untersuchung der andern Myxosporidien nicht ins Klare kommen. Hier schien es ihm, als ob die Polkapseln innerhalb der Kerne sich ausbildeten, während er bei der Form aus der Harnblase sich davon überzeigte, dass die Anlagen der Polkörper außerhalb der Kerne auftreten und sich ohne direkte Beziehung zu denselben fertig ansbilden. Doch stellte er auch für die Kiemenmyxosporidie fest, dass ihre Sporen sich aus dreikernigen Plasmamassen bilden. Der eine der drei Kerne wird auch hier zum Zellkern der Spore, während die beiden andern bei der Ausbildung der Polkörper mehr und mehr reducirt werden und schließlich spurlos verschwinden.

Zum Schluss erörtert der Verf. noch die Beziehungen der Myxosporidien zu den nächststehenden Gruppen, nämlich den Gregarinen, den Myxomyceten und amöbenartigen Sarkodinen (z. B. *Pelomyxa*), und kommt zu dem Resultat, dass gewisse Uebereinstimmungen im Bau und in der Sporulation allerdings auf eine gemeinsame Abstammung aller dieser Formen schließen lassen, dass jedoch die Unterschiede im Bau der ausgebildeten Myxosporidien und ihrer Sporen von den entsprechenden Stadien der andern Formen erheblich genug seien, um die Myxosporidien als besondere Gruppe neben die Gregarinen zu stellen. Ganz besonders bezeichnend für diese neue Abteilung sei das Vorkommen von nesselkapselartigen Polkörpern in den Sporen.

K. Brandt (Berlin).

## Ueber mechanische, thermische und chemische Nervenreizung.

(Schluss.)

Bei Anwendung mechanischer Einzelreize kam Tigerstedt zu einem mit dem Hermann'schen übereinstimmenden Resultat.

Eine Frage, bei deren Untersuchung die mechanische Reizmethode der elektrischen entschieden vorzuziehen wäre, bisher jedoch noch nicht in Anwendung gekommen ist, betrifft die Erregbarkeitsveränderungen einer von einem Kettenstrom durchflossenen Nervenstrecke.

Eine große Zahl von Untersuchungen liegt vor über die Einwirkung der Wärme oder Kälte auf Nerven. Die Methode, deren man sich hierbei bediente, bestand zumeist in dem Eintauchen des zu erwärmenden oder abzukühlenden Nerven in verschieden temperirte, möglichst indifferente Flüssigkeiten (neutrales Oel, 0,6 % Kochsalzlösung). Grützner (Pflüger's Arch. XVII) benützte doppelwandige rinnen- oder cylinderförmige Metallgefäße wie auch hohle Metallhaken, innerhalb deren Wandungen Wasser von der gewünschten Temperatur strömte und auf welche der Nerv passend gelagert wurde.

Es ist ein allgemeines Gesetz, dass die Erregbarkeit reizbarer Gebilde bis zu einer gewissen Grenze, welche sehr verschieden ist bei Tieren aus verschiedenen Classen, mit steigender Temperatur zu- und mit sinkender abnimmt. Nach Afanasieff (Arch. f. Anat. und Physiol. 1865), erreicht die Erregbarkeit motorischer Froschnerven ihr Maximum bei etwa 35° C. In Uebereinstimmung mit Valentin sah er, wenn die Präparate frisch waren und der Nerv rasch einen Temperaturgrad über 35° C. erreichte, oft Muskelzuckungen erfolgen, welche besonders heftig waren bei 40—45° C. Eckhard dagegen war bei seinen Untersuchungen (Ztschr. f. rat. Med. I. 10) zu dem Resultat gekommen, dass nur solche Temperaturen den motorischen Froschnerven zu erregen vermögen, welche denselben töten oder doch in tiefgreifender Weise schädigen. Auch sollte die Erregung ihm zufolge nicht sowol durch Schwankungen der Temperatur, als vielmehr durch die absolute Höhe dieser letztern bedingt sein, eine Anschauung mit der auch die Ergebnisse neuerer Untersuchungen übereinstimmen. Dagegen hält Pickford (Zeitschr. f. rat. Med. II. 1) wie Afanasieff, gerade rasche thermische (sowohl positive wie negative) Schwankungen für erregend.

Grützner (Pflüger's Arch. XVII), welcher zuerst auch das Verhalten der Warmblüternerven gegen Kälte und Wärme untersuchte, fand, dass weder rasche noch langsame Erwärmung motorischer Nerven vom Hunde oder Kaninchen Muskelzuckungen auszulösen vermag, auch wenn die Temperatur eine tödtliche ist (60—70° C.). Ein gleiches Verhalten würde nach G. auch für motorische Kaltblüternerven als Regel anzusehen sein. Dass Muskelzuckungen eintreten, wenn der Nerv noch höhern und andererseits sehr niedern Temperaturen (unter

0°) ausgesetzt wird, kann nicht wol als allein durch thermische Reizung bedingt angesehen werden, indem noch andere Momente, insbesondere mechanische Einwirkungen hier in Betracht kommen dürften, welche Harless (Zeitschr. f. rat. Med. III. 8) übrigens sowol für die erregende Wirkung einer Temperatur von etwa 78° C. als auch für die gleiche Wirkung starker Abkühlung allein verantwortlich macht. Ebenso wenig wie bei Erwärmung sah Grützner Muskelzuckungen auftreten, wenn der Nerv rasch oder langsam bis nahe an 0° C. abgekühlt wurde. Dabei leidet aber das Leitungsvermögen des Nerven ebensowol wie dessen Erregbarkeit in hohem Grade und es dürfte die Unwirksamkeit niederer Temperaturgrade im wesentlichen darauf zurückzuführen sein; denn dass unter andern Umständen starke Abkühlung als Reiz, wenigstens auf sensible Nervenfasern zu wirken vermag, geht schon aus den bekannten Versuchen von E. H. Weber (Handwörterbuch d. Physiol. III. 2. 1846) hervor, welcher zeigte, dass bei Einwirkung der Kälte auf den Ulnarisstamm des Menschen (Eintauchen des Ellenbogens in Eiswasser) zunächst Schmerz und später erst Unempfindlichkeit der von diesem Nerven versorgten Hautpartien eintritt. Höchst bemerkenswert ist die Verschiedenheit der Reaktion motorischer und sensibler Nerven bei Einwirkung thermischer Reize, ein Gegenstand, der in neuerer Zeit besonders von Grützner genauer untersucht wurde. Während nämlich, wie aus dem Vorstehenden hervorgeht, Erwärmung motorischer Nerven nur ausnahmsweise Muskelzuckungen auslöst, sind die Reizeffekte bei Erwärmung sensibler Nerven sehr auffallend. Brachte G. den centralen Stumpf des Hüftnerven eines Warmblüters auf eine die Körperwärme des Tiers nur wenig übersteigende Temperatur, so waren deutliche Zeichen von Schmerzempfindung und reflectorische Blutdrucksteigerung die regelmäßige Folge. Desgleichen fand E. H. Weber wie die Abkühlung so auch die Erwärmung des *N. ulnaris* am Menschen auf 51—52° C. schmerzhaft, ohne dass Muskelzuckungen aufgetreten wären. Es ist durch zahlreiche Untersuchungen sichergestellt, dass die glatten Muskeln der Gefäße von zweierlei Nervenfasern beeinflusst werden, solchen, deren Erregung Contraction und andern, deren Erregung Erschlaffung der Muskeln und Erweiterung der Gefäße bewirkt. Man bezeichnet die einen als vasoconstrictorische, die andern als vasodilatatorische Fasern. Diese letztern, soweit sie die Hautgefäße versorgen, fand Grützner, ebenfalls für den Wärmereiz empfänglich, während die ersteren ein gleiches Verhalten zeigten, wie die motorischen Fasern der willkürlichen Muskeln, die sekretorischen Drüsenerven und die Gefäßerweiterer der Drüsen.

Es zeigt sich also „dass durch eine Erwärmung auf 45—50° C. erregt werden die centripetalen Nerven der verschiedensten Art, während mit Ausnahme der Hautgefäßerweiterer die centrifugalen in ihrer Erregbarkeit wol bedeutend beeinflusst, aber nicht direkt gereizt

werden.“ Fasst man, wofür manches spricht, Erregbarkeitssteigerung und Erregung nur als quantitativ verschiedene Vorgänge auf, so ergibt sich dem entsprechend auch nur eine quantitativ verschiedene Reaktionsweise verschiedener Nerven gegen thermische Einflüsse. Die Ursache derselben kann dann entweder in den Endapparaten (Muskeln, Drüsenzellen, Ganglien) oder in den Fasern selbst gesucht werden. Durch du Bois-Reymond's Entdeckung der mit der Erregung des Nerven stets verknüpften negativen Schwankung des Nervenstroms sind wir in den Stand gesetzt, unabhängig von den natürlichen Endapparaten vermittels des Galvanometers den Erregungszustand eines Nerven nachzuweisen und es scheint demnach möglich, durch Untersuchung der negativen Schwankung des Nervenstroms bei thermischer Reizung die angeregte Frage zu entscheiden. Du Bois-Reymond selbst hatte bereits nach allerdings nicht einwandfreien Methoden negative Schwankung des Nervenstroms bei thermischer Reizung (durch Abbrennen von mit Wasser angeknetetem Schießpulver) beobachtet und auch Grützner (Pflüger's Arch. XXV) sah bei möglichster Vermeidung aller Fehlerquellen oft eine geringe Schwächung des ruhenden Nervenstroms, wenn entweder das centrale oder auch das periphere Ende des Froschischiadicus erwärmt wurde. Indessen erscheint diese negative Schwankung nicht nur viel geringfügiger als bei elektrischer Reizung, sondern sie unterscheidet sich von dieser auch durch die oft lang anhaltende Nachwirkung. Der geringe Betrag der Schwankung dürfte wol hauptsächlich auf ungleichzeitiger Erregung der einzelnen Fasern beruhen, wofür auch der Umstand spricht, dass Grützner bei chemischer Nervenreizung nur dann eine deutlich ausgesprochene negative Schwankung des Nervenstroms beobachtete, wenn in Folge gleichzeitiger Erregung vieler Fasern ein heftiger Tetanus des Muskels ausbrach. Die Aussicht mittels des Galvanometers die in Rede stehende Frage zu entscheiden, ist daher von vornherein nicht groß, und in der Tat haben auch Versuche, welche Grützner weiterhin an rein sensiblen und rein motorischen Nerven (hintere und vordere Rückenmarkswurzeln) anstellte, zu keinen entscheidenden Ergebnissen geführt; G. neigt sich der Ansicht zu, dass die Verschiedenheit der Wirkung thermischer Reize den Endapparaten der Nerven zuzuschreiben ist. Dagegen hat man, gestützt auf gewisse klinische Beobachtungen vielfach eine verschiedene Widerstandsfähigkeit sensibler und motorischer Nervenfasern gegen mechanische Eingriffe angenommen, und auch die experimentellen Untersuchungen von Lüderitz scheinen mit dieser Annahme in Uebereinstimmung zu stehen (Zeitschr. f. klin. Med. II. Bd. 1880). Bei allmählich verstärkter Schnürung des noch mit Muskeln umhüllten *N. ischiadicus* (vom Kaninchen) mittels einer Fadenschlinge beobachtete nämlich L. in den meisten Fällen, dass die Leitungshemmung, welche, soweit sie die motorischen Fasern betrifft, schon von Weir Mitchell (Injuries of

nerves and their consequences 1872) als Folge kontinuierlichen Drucks genauer untersucht wurde, für diese früher eintrat als für die sensiblen Fasern. Bisweilen fand L. elektrische Reizung mit starken Induktionsströmen oberhalb der Schnüerstelle motorisch ganz unwirksam, während Reizung der Wadenhaut deutliche Schmerzäußerung hervorrief. Auch bezüglich der Wiederherstellung der Motilität und Sensibilität nach Lösung der Schlinge ergab sich oft eine Differenz im gleichen Sinne; man könnte daran denken, das geschilderte Verhalten auf eine verschiedene Anordnung der motorischen und sensiblen Fasern in dem geschnürten Nerven zurückzuführen, indessen ist, was auch L. hervorhebt, eine Verschiedenheit der Druckgröße an verschiedenen Stellen des Nervenquerschnitts bei der getroffenen Versuchsanordnung kaum anzunehmen. Neue Aufschlüsse über die angeregte Frage, ob verschiedene Nervenfasern sich mechanischen Eingriffen gegenüber verschieden verhalten, versprechen Untersuchungen von Grützner, deren ausführliche Mitteilung noch nicht erfolgte (vergl. Breslauer ärztliche Zeitschr. 1881 Nr. 11).

In Erwägung des Umstands, dass der Erregungsvorgang zweifelsohne mit chemischen Veränderungen der Substanz der gereizten Gewebe verknüpft ist und dass wir vielleicht berechtigt sind auch andere künstliche Reize nur als besondere Arten chemischer Reizmittel zu betrachten — eine Anschauung, die bezüglich der Elektrizität zuerst v. Bezold (Untersuchungen über die elektr. Erreg. d. Muskeln und Nerven 1861) aussprach — verspricht das genauere Studium der Einwirkung der im engeren Sinne als „chemische Reizmittel“ bezeichneten Substanzen mancherlei Aufschluss. Eine weitere Anregung zum Studium der chemischen Muskel- und Nervenreizung ist, wie Kühne hervorhob (Arch. f. Anat. und Physiol. 1859) in dem Umstande begründet „dass wir dabei nicht bloß auf quantitativ verschiedene Reize beschränkt bleiben, wie bei der elektrischen, thermischen oder mechanischen Reizung, sondern in jedem wirksamen chemischen Körper auch einen qualitativ verschiedenen Erreger besitzen.“ Während jedoch die Lehre von der chemischen Muskelreizung durch Hering (Wiener akadem. Sitzungsber. LXXIX 1879) in neuerer Zeit eine wesentliche Umgestaltung erfuhr, indem sich herausstellte, dass man es hier in vielen Fällen nicht sowohl mit einer direkten, durch die angewendete Substanz bedingten, chemischen Reizung sondern vielmehr mit einer elektrischen, durch den Demarkationsstrom des angeschnittenen Muskels bewirkten Erregung zu tun hat, steht die Lehre von der chemischen Reizung des Nerven noch heute im Wesentlichen auf demselben Punkte, den sie insbesondere durch die Untersuchungen von Eckhard, Kölliker und Kühne erreicht hat. Wenn die Resultate den gehegten Erwartungen bisher vielleicht nicht ganz entsprechen haben, so liegt dies gewiss zum Teil mit in den Schwierigkeiten begründet, welche das Untersuchungsobjekt selbst und zwar

sowol die einzelne Faser, wie auch der ganze Nervenstamm, der Anwendung chemischer Reizmittel entgegenstellt. Die allseitige nur hier und da unterbrochene Markumhüllung des Axencylinders dürfte das rasche Eindringen der angewendeten Lösungen verhindern und nötigt oft die Substanzen in concentrirterer Form anzuwenden, als es sich zu einem genauern Studium wol empfehlen würde. Auch ist die Ungleichzeitigkeit der Erregung der einzelnen Fasern, welche durch das allmähliche Eindringen der reizenden Substanz von der Peripherie des Nervenstamms her notwendig bedingt wird, sehr hinderlich.

Mit Rücksicht auf die seinerzeit so lebhaft diskutierte Streitfrage, ob dem Muskel eine von den in ihm enthaltenen Nerven unabhängige eigene Irritabilität zukommt, schien es von Wichtigkeit, Substanzen zu finden, welche entweder nur als Nervenreize oder nur als Muskelreize zu betrachten sind. In dieser Beziehung bietet insbesondere die Wirkung des Ammoniak Interesse. Während die Substanz des quergestreiften Muskels eine außerordentliche Empfindlichkeit gegen Ammoniakdämpfe zeigt, ist die zuerst von A. v. Humboldt und später von Funke (Ber. d. sächs. Akad. 1859 und Pflüger's Arch. IX) sowie Wundt und Schelske (Heidelberger Verhandlungen 1859 und Arch. f. Anat. und Physiol. 1860) aufgestellte Behauptung, dass das Ammoniak auch den motorischen Nerven zu erregen vermag, von Kühne (Arch. f. Anat. und Physiol. 1860) lebhaft bestritten worden, nachdem zuvor schon Eckhard jegliche erregende Wirkung des Ammoniak auf Nerven vermisst hatte. Es könnte scheinen, dass das concentrirte Glycerin im entgegengesetzten Sinne auf Muskel und Nerv einwirkt, da Kühne fand, dass ein Muskel bei dem Eintauchen eines frisch angelegten Querschnitts vollständig ruhig bleibt, während nach kurzer Zeit ein mächtiger Tetanus ausbricht, wenn der Nerv in concentrirtes Glycerin getaucht wird. Indessen ist, wie Hering gezeigt hat (l. c.), das Ausbleiben der Erregung im Augenblick der Berührung eines frischen Muskelquerschnitts mit concentrirtem Glycerin (wie auch aq. destill., Sublimat, syrupöse Milchsäure) darauf zurückzuführen, dass die genannten Flüssigkeiten schlechte Elektrizitätsleiter sind und daher die Erregung des Muskels auf elektrischem Wege durch Nebenschließung des eignen Stroms verhindern.

Da der Verlauf und Charakter der Erregungserscheinungen, welche man bereits seit lange als Folgen der Veretrocknung eines motorischen Nerven kennt, durchaus mit jenen übereinstimmt, die man bei Applikation von Kochsalz (wie auch Harnstoff, Zucker, Glycerin) in Substanz oder in stärkern Lösungen beobachtet, so hat man in allen diesen Fällen die Wasserentziehung für die eigentliche Erregungsursache gehalten, und in der That lässt sich die fibrilläre Unruhe des Muskels und sogar der bereits völlig entwickelte Tetanus rasch wieder durch Wasserzufuhr beseitigen. Da jedoch Lösungen von NaCl noch in ziemlich starker Verdünnung den motorischen Nerven erregen,

so erscheint die erwähnte, von Eckhard gegebene Deutung doch zweifelhaft.

Es gilt übrigens nicht nur für Nerven, sondern auch für andere irritable Gebilde (Muskel, Flimmerzellen), dass sie sowol eine Verminderung wie auch eine Vermehrung ihres Wassergehalts bis zu einer gewissen Grenze ohne tiefergreifende Schädigung zu ertragen vermögen, indem die durch den Eingriff bedingten Funktionsstörungen sich durch Entziehung oder Zufuhr von Wasser wieder beseitigen lassen. Desgleichen ist in vielen Fällen eine Restitution auch nach andersartigen chemischen Veränderungen der Substanz irritabler Gewebe möglich. So gelingt es die durch direkte Einwirkung stark verdünnter Kalisalzlösungen bewirkten Erregbarkeitsveränderungen von Nerven (und Muskeln) durch Auslaugen mittels indifferenten Flüssigkeiten wieder zu beseitigen (Ranke, Lebensbedingungen der Nerven und Biedermann, Wiener akadem. Sitzungsber. LXXXIII). Zum genauern Studium der chemischen Reizung dürften sich jene Substanzen am meisten empfehlen, welche den Nerven erregen, ohne dessen Lebenseigenschaften sofort und dauernd zu vernichten. Für den quergestreiften Muskel sind in dieser Beziehung gewisse Natronsalze und insbesondere das  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  in hohen Verdünnungsgraden von besonderem Interesse (Biedermann, Wiener akadem. Sitzungsber. LXXXII), indem es nicht nur die Anspruchsfähigkeit des Muskels für andersartige Reize steigert, sondern auch zu rhythmischer Erregung desselben führt. Bei der weitgehenden Uebereinstimmung im Verhalten von Muskel und Nerv muss es als auffallend bezeichnet werden, dass verdünnte Lösungen von  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  die Erregbarkeit des letztern früher oder später ohne vorhergehende Steigerung und ohne erregend zu wirken herabsetzen. Umgekehrt erhält sich die Erregbarkeit eines Nerven in stark sauren Lösungen (z. B. mit Milchsäure angesäuertes 0,6% NaCl-Lösung), die den eingetauchten Muskel rasch töten, verhältnissmäßig lange, worauf schon Ranke (Lebensbeding. d. Nerven) aufmerksam machte.

Eine große Anzahl chemischer Substanzen (und es gehören hierher insbesondere die meisten Säuren) bewirken nur in so concentrirtem Zustande Erregung des Nerven, dass eine rasche Vernichtung der Lebenseigenschaften desselben die notwendige Folge ist. Dass dies jedoch nicht Bedingung der Erregung auf chemischem (und thermischem) Wege ist, wie Eckhard glaubte, geht aus dem bisher mitgetheilten hervor.

Während die Säuren meist nur bei hoher Concentration erregend wirken, tun dies die kaustischen Alkalien noch bis 0,8%, nach Kühne sogar bis zu 0,1% herab. Es ist bemerkenswert, dass die neutralen Kalisalze  $\text{CaCl}$ ,  $\text{K}_2\text{SO}_4$ ,  $\text{KNO}_3$ , welche in Substanz oder in concentrischer Lösung angewendet den Nerven sehr rasch töten, entweder gar nicht oder im Vergleich zu den entsprechenden Natron-

salzen nur in geringem Maße erregend wirken. Es dürfte dabei allerdings, wie auch bei dem Versuch, Nerven durch Kälte zu erregen, die rasche Beeinträchtigung des Leitungsvermögens am Orte der Einwirkung mit in Betracht kommen. In verdünnter Lösung angewendet sollen die neutralen Kalisalze nach Ranke (Lebensbeding. d. Nerven) die Erregbarkeit des Nerven zunächst erhöhen und dann erst herabsetzen. Ich konnte die erstgenannte Wirkung nicht mit Sicherheit constatiren, wenn ich mich als Prüfungsreiz der Schließung schwacher Kettenströme bediente. Dagegen nimmt regelmäßig die Anspruchsfähigkeit des mit Kalisalzlösung behandelten Nerven für selbst sehr schwache Öffnungsreize außerordentlich zu (Biedermann l. c.).

Auf der combinirten Wirkung chemischer und elektrischer Reizung beruht eine Reihe von Erscheinungen, die geeignet sind, den schon früher erwähnten Satz zu bestätigen, dass zwei untermaximale, gleichartige oder verschiedene Reize sich gegenseitig in ihrer Wirkung auf eine und dieselbe Nervenstelle zu unterstützen vermögen. Es gehört hieher die zuerst von Harless (Zeitschr. f. rat. Med. III. 7) und Birkner (Das Wasser der Nerven in physiolog. und patholog. Beziehung 1858) gemachte Beobachtung, dass die Anspruchsfähigkeit eines motorischen Nerven für schwache elektrische (und wol auch mechanische?) Reize, in dem dem Ausbruch des Vertrocknungstetanus kurz vorhergehenden Stadium außerordentlich zunimmt. Ein Gleiches gilt auch bei Behandlung eines Nerven mit concentrirter Kochsalzlösung, Alkohol in starker Verdünnung (2—20 Vol. %), Glycerin und Harnstoff. Als Ursache dieser Veränderung der Anspruchsfähigkeit eines Nerven in einem gewissen Stadium nach Behandlung mit den genannten chemischen Reizmitteln<sup>1)</sup> gilt vielfach nicht sowohl die latente chemische Erregung, als vielmehr eine erhöhte Erregbarkeit. Die erstere Anschauung wird insbesondere von Grünhagen (Zeitschr. f. rat. Med. III. 26 und Pflüger's Arch. IV) vertreten, welcher in Uebereinstimmung mit Engelmann (Pflüger's Arch. III) den sogenannten Ritter'schen Öffnungstetanus auf das Wirksamwerden latenter, innerer (chemischer) Reize in der durch den schwindenden Anelektrotonus in den Zustand erhöhter Erregbarkeit versetzten anodischen Nervenstrecke zurückführt. Eine besondere Form der Öffnungszuckung muss in gleicher Weise gedeutet werden (Biedermann, Wiener Sitzungsber. LXXXIII 1881) und nach Engelmann (l. c.) wäre auch das Auftreten des Schließungstetanus nur dann zu erwarten, wenn der Nerv sich in einem latenten Erregungszustand befindet.

Bisher wurde fast ausschließlich von der chemischen Reizung motorischer Nerven gesprochen und in der Tat besteht auch hier,

---

1) Der Alkohol muss selbst in verdünntem Zustande unter die Substanzen gerechnet werden, welche den motorischen Nerven zu erregen vermögen (vergl. Mommsen, Virchow's Arch. 83. Bd. p. 76).

wie bei der Einwirkung thermischer Reize ein eigentümlicher Gegensatz der Reaktionsweise motorischer und sensibler Fasern.

Schon Eckhard und Setschenow (Ueber elektrische und chem. Reizung der sensiblen Rückenmarksnerven des Froesch 1868) bemerkten, dass chemische Reizmittel auf sensible Fasern im Allgemeinen eine geringere Wirkung äußern, als auf motorische, indem es zwar leicht gelingt, einen Muskel durch Behandlung des zugehörigen Nerven mit NaCl in heftigen Tetanus zu versetzen, während bei gleicher Behandlung des centralen Nervenendes Reflexzuckungen ausbleiben. Desgleichen sah Grützner (l. c.) die (reflektorische) Blutdrucksteigerung ausbleiben, wenn er den centralen Stumpf des Hüftnerven eines Warmblüters chemisch reizte. Dagegen beobachtete er, wie auch Langendorff (Mitteilungen d. Königsberger physiolog. Laborator. 1878), Verlangsamung der Atembewegungen und expiratorische Stillstände bei Reizung des centralen Vagus mit NaOH in concentrirter Lösung oder mit Glycerin, während concentrirte Kochsalzlösung auch in diesem Falle ohne Erfolg war.

Es geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass thermische und chemische Reize in gewissem Sinne entgegengesetzt auf motorische und sensible Nerven einwirken. Nach Grützner's Anschauung dürfte jedoch die in den meisten Fällen zu beobachtende Unwirksamkeit chemischer Reize auf sensible Nerven zum größten Teil auf ungleichzeitiger Erregung der einzelnen Fasern beruhen, wofür auch schon der Umstand spricht, dass sehr rasch und heftig wirkende Stoffe (wie z. B. NaOH) auch centripetale Fasern unter Umständen zu erregen vermögen.

Schließlich wäre noch zu erwähnen, dass man sich der chemischen Reizung (mit concentrirter Kochsalzlösung) auch zur Prüfung von Erregbarkeitsveränderungen des Nerven bediente (Pflüger, Fleischl). Indessen verdient hier jedenfalls die elektrische und wo diese nicht anwendbar, die mechanische Reizmethode (mit den neuern Hilfsmitteln) den Vorzug.

**W. Biedermann** (Prag).

---

## **J. Leeser, Die Pupillarbewegungen in physiologischer und pathologischer Beziehung.**

Von der med. Fakultät der Universität Halle-Wittenberg gekrönte Preisschrift.

Wiesbaden. J. F. Bergmann 1881. 8°. 124 S.

Verfasser hat sich der sehr dankenswerten Aufgabe unterzogen, den heutigen Stand unserer Kenntnisse über das in physiologischer und klinischer Beziehung so wichtige Thema der Pupillarbewegung

in umfassender Weise zusammenzustellen. Eigene anatomische und experimentelle Arbeiten zur Lösung noch strittiger Fragen dürfen wir allerdings bei ihm nicht suchen und auch von casuistischem Material ist nur wenig Neues verwertet; aber der Verfasser hat es verstanden, durch geschickte und gewissenhafte Benützung der durch zahlreiche Anatomen und Experimentatoren festgestellten Tatsachen und der noch reichlichern einschlägigen Casuistik die sicher gestellten Resultate der Forschung und Beobachtung in übersichtlicher Weise uns vor Augen zu führen, und in noch streitigen Fragen hat er nach kritischer Gegenüberstellung der herrschenden Ansichten stets in bestimmter Weise Stellung genommen.

Eine Darstellung der anatomischen Verhältnisse der Iris Muskulatur und der zu derselben hinstrebenden Nerven leitet die Abhandlung ein. Während die Anatomie des *Sphincter iridis* längst abgeschlossen ist, wurde über die Existenz und feinere Struktur des Dilatorator ein langer und hartnäckiger Streit geführt. Heute kann wol auch dessen Vorhandensein in der menschlichen Iris als sicher nachgewiesen gelten und ist sein feinerer Bau sehr genau bekannt<sup>1)</sup>.

Was wir Genaueres über den Verlauf speciell der pupillenverengernden Fasern wissen, welche, wie bekannt, aus dem *N. oculomotorius* stammen, kann nur dem physiologischen Experiment entnommen werden. Durch die Versuche von Hensen und Völkers und von Adamik ist sicher gestellt, dass diese Fasern das *Ganglion ciliare* passiren und durch die kurzen Ciliarnerven zum Bulbus gelangen. Bezüglich des Ursprungs derselben weichen die genannten Experimentatoren von einander ab, doch scheint so viel festzustehen, dass die pupillenverengernden Fasern ein besonderes, von dem des *Oculomotorius* getrenntes Centrum besitzen.

Eine direkte Reizung dieser Fasern kommt wol unter normalen Verhältnissen gar nicht vor. Um so wichtiger sind aber die indirekten Reizungen und unter diesen zunächst die bekannte reflektorische Erregung vom *N. opticus* aus. Meynert's und Stilling's Untersuchungen haben es höchst wahrscheinlich gemacht, dass in der *Medulla oblongata* die Uebertragungsstelle für die reflektorische Pupillenbewegung zu suchen sei. Die das *Corpus geniculatum mediale* durchsetzenden Opticusfasern scheinen vorzugsweise, wenn nicht ausschließlich, zur Reflexübertragung auf den Oculomotoriuskern resp. die ihm zugehörigen pupillenverengernden Fasern zu dienen. Diese reflektorische Pupillenverengung, deren Zweck ohne Weiteres klar ist, scheint, wie Heddaeus (Inaugural Diss. Halle, 1880. S. 46)

---

1) Die von Michel 1875, Jeropheef und Merkel gegenüber, noch in Abrede gestellten circulären Faserzüge als Abschluss des Dilatorator gegen den Ciliarkörper hin sind, wie Referent versichern kann, ganz bestimmt vorhanden und durch geeignete Präparation schon beim neugeborenen Kinde nachzuweisen.

wahrscheinlich gemacht hat, nur bei Erregung der *Macula lutea* und „einer vielleicht noch näher zu limitirenden Netzhautpartie im Umkreis derselben“ einzutreten, während ein Lichtreiz, welcher nur periphere Netzhautabschnitte trifft, keine Pupillenreaktion auszulösen vermag.

Großes Interesse bietet weiterhin die sog. consensuelle Pupillenreaktion. Die heute kaum mehr bestrittene Semidecussation der Sehnerven im Chiasma des Menschen scheint für die Erregung beider Oculomotoriuscentren von jeder Netzhaut aus auf den ersten Anblick eine ausreichende Erklärung zu bieten. Beobachtungen jedoch an Kranken mit homonymer Hemianopsie (bei denen also nur der eine *Tractus opticus* leitungsfähig ist, beide Pupillen aber dennoch auf Lichteinfall direkt sowol, als consensuell sich zusammenziehen und somit von einem *Tractus opticus* aus der Reflex auf beide Oculomotoriuskerne übertragen werden muss), zwingen unabweislich zur Annahme einer Verbindung zwischen beiden pupillenverengernden Centren. Ueber das Wo und Wie dieser Verbindung stellt Verfasser einige theoretische Betrachtungen an und entwirft vier, den klinischen Erfahrungen am besten entsprechende Schemata, welche im Originale nachzulesen sind.

Die zugleich mit der Accommodationsbewegung für die Nähe erfolgende Pupillenkontraktion ist als Mitbewegung aufzufassen. Aus Adamük's bekannten Versuchen und neuern von Hensen und Völkers (Arch. f. Ophthalm. XXIV 1 S. 23, 1878) geht hervor, dass die drei Centren für den *Musculus ciliaris*, den *Sphincter pupillae* und den *Rectus internus* unmittelbar auf einander folgend, im hintersten Teile des Bodens des dritten Ventrikels gelegen sind.

Dass eine Lockerung resp. Lösung dieser drei koordinirten Bewegungen bis zu einem gewissen Grade stattfinden und namentlich künstlich, durch Uebung herbeigeführt werden kann, ist bekannt, und das Vorhandensein eines (antagonistischen) von Adamük gefundenen Centralorgans für die Seitenbewegungen der Augen einerseits und des in der *Medulla oblongata* gelegenen Centrum für die Pupillenerweiterung, welches mit dem erstern in ähnlicher Beziehung zu stehen scheint, wie das pupillenverengernde zum Centrum für den *Rectus internus*, andererseits — gibt uns die Möglichkeit einer Erklärung jener künstlichen Lösung des Associationsverhältnisses an die Hand.

[Während in der Regel und gewiss in den weitaus meisten Fällen die die Accommodationsbewegung vermittelnden Nervenfasern in derselben Bahn wie die pupillenverengernden zum Auge gelangen, so kommt es doch auch vor, dass, wie Adamük bei seinen Experimenten einige Male erfahren hat und wie auch durch die Analyse einiger interessanter klinischer Beobachtungen bestätigt wird, die pupillenverengernden Fasern in der Bahn des Abducens ihren Weg zum Auge nehmen. Eine Beobachtung v. Graefe's (Arch. f. Ophthalm.

II, 2., S. 299) von Lähmung sämtlicher Augenmuskeln mit Erhaltensein der Accommodation und der mit ihr einhergehenden Pupillenkontraktion und Fehlen der Pupillenreaktion auf Licht, könnte den Gedanken an einen abnormen Verlauf der die Accommodation vermittelnden und pupillenverengernden Fasern im *N. trigeminus* nahe legen. Doch lässt der Fall auch eine andere Erklärung zu: Intaktsein der am weitesten nach vorn liegenden Centren für den Ciliarmuskel und *Sphincter pupillae* und der daraus entspringenden Fasern bei Aufhebung der Verbindung, welche zwischen *Tractus opticus* und dem pupillenverengernde Centrum angenommen werden muss; — dem Referenten scheint diese Erklärung den Vorzug zu verdienen.]

Bezüglich der pupillenerweiternden Nerven, bei welchen wir die muskulomotorischen Fasergruppen für den Dilatator und die vasomotorischen für die radiär verlaufenden Irisgefäße zu unterscheiden haben, lässt sich auf Grund von Tierversuchen und zahlreichen klinischen Beobachtungen nur so viel mit einiger Sicherheit aussagen, dass dieselben aus der *Medulla oblongata* stammen und zwar aus zwei verschiedenen Centren, deren eines, das *oculo-pupillare*, die motorischen Fasern für den Dilatator enthält, während das andere für die Gefäßmuskulatur der Iris wol in dem im obern Teile der Rautengrube nachgewiesenen, aber noch nicht genauer lokalisirten, gemeinsamen Centrum für die vasomotorischen Nerven enthalten ist. Beide Gruppen von Fasern treten durch das Halsmark und aus diesem durch die Wurzeln der beiden obersten Brust- und der beiden untersten Halsnerven in den Grenzstrang des Sympathicus. Der weitaus größte Teil dieser Fasern wenigstens tritt dann durch das oberste Halsganglion in den *N. caroticus int.* ein und gelangt endlich aus dem *Plexus caroticus* auf verschiedenen Bahnen zum Auge, von denen nur die durch das *Ganglion Gasseri* und den *Ramus ophthalmicus* sicher gestellt ist. Von andern Bahnen könnten noch die die *Art. ophthalmica* und die *Art. ciliaris* umspinnenden Fäden, sowie die *Radix sympathica* des *Ganglion ciliare* in Betracht kommen. Aber gerade für diesen letztern Weg ist es durch Versuche an Tieren für diese wenigstens sehr zweifelhaft geworden, ob pupillenerweiternde Nerven überhaupt das *Ganglion ciliare* passiren.

Die Erregung der pupillenerweiternden Fasern geschieht unter normalen Verhältnissen hauptsächlich auf reflektorischem Wege, und zwar reagirt das pupillenerweiternde Centrum auf sensible Reize jeder Art, selbst bei solchen Zuständen, die mit verengter Pupille einhergehen, bei leichter Chloroformnarkose, nach subkutaner Morphiuminjektion, im Schlafe u. s. w. Aber nicht bloß sensible, auch psychische Reize vermögen reflektorisch eine Pupillenerweiterung auszulösen. Andererseits wird das pupillenerweiternde Centrum bei gewissen Bewegungen, welche in der *Medulla oblongata* ausgelöst werden, bei tiefer In- und Expiration, beim Kauen und Schlucken, ferner jedes

Mal mit dem Beginn einer Geburtswehe u. s. w., in Miterregung versetzt.

Besonderes Interesse bei der Frage nach der Innervation der Irisbewegungen verdient ferner noch der *N. trigeminus*, von dem wir bereits wissen, dass zweifellos in der Bahn seines ersten Astes pupillenerweiternde Fasern zum Auge gelangen. Dass die Pupille nach Durchschneidung des Trigemini sich stark verengt, ist eine längst bekannte und unbestrittene Tatsache. Neuere Beobachtungen haben noch hinzugefügt, dass während der Durchschneidung selbst die Pupille sich erweitert, um nach wenig Sekunden sich zu verengern und zwar in viel höherem Grade als nach Durchschneidung des Sympathicus. Verf. hält es für „ohne Weiteres klar“, dass diese Erscheinung „einzig und allein“ auf die gleichzeitige Durchschneidung der aus dem Halsmark und dem Grenzstrang des Sympathicus in den Trigemini gelangenden pupillenerweiternden Fasern zu beziehen sei. Dagegen ist jedoch zu bemerken, dass diese uns bereits bekannten pupillenerweiternden Fasern den Trigemini erst im *Ganglion Gasseri* oder in seinem Augenaste erreichen, der Stamm aber vor der Bildung des Ganglion, wie, einer früheren Behauptung Balogh's (Untersuchungen z. Naturl. v. J. Moleschott VIII, vom Verf. nicht benützt) gegenüber, aus Oehl's (Della influenza che il quinto paio cerebrale dispiega sulla pupilla, Firenze 1863) und Wegner's (Arch. f. Ophth. XII, 2, S. 11) Angaben, bestimmt hervorgeht, keine pupillenerweiternden Fasern enthält, und dass die Durchschneidung des Trigemini beim Kaninchen nicht selten wenigstens vor, d. h. centralwärts vom Ganglion fällt. Es scheint wol viel richtiger, diese schon nach ungefähr einer halben Stunde vorübergehende Pupillenverengung als reflektorische und von Erregung der pupillenverengernden Fasern des Oculomotorius abhängig zu erklären, und das um so mehr, als die Verengung eine beträchtlichere ist, als nach Sympathicusdurchschneidung. Diese Erklärung adoptirt übrigens der Verf. ganz im Widerspruch mit seiner frühern apodiktischen Aussage später selbst (S. 50). Fand die Durchschneidung des Trigemini in oder nach dem Ganglion statt, dann wird eine mittlere Pupillenverengung bleibend sein.

Die noch strittige Frage, ob dem Trigemini die Fähigkeit zukomme, auf Reizung die Pupille zu verengern, wird dahin beantwortet, dass alle diejenigen Beobachtungen, welche diese Fähigkeit zu beweisen scheinen, ihre genügende Erklärung finden durch die Annahme einer Reflexwirkung auf die im *N. oculomotorius* enthaltenen pupillenverengernden Fasern. Der Einwand, dass Trigeminireizung selbst im atropinisirten Auge noch Pupillenverengung bewirke, während eine solche auf Oculomotoriusreizung nicht zu Stande kommt (Adamük), wird damit zu widerlegen gesucht, dass, wie Stellwag angibt, die für reflektorische und consensuelle Reize unempfindliche atropinisirte Pupille sich zusammenzieht, wenn die intraoculären Gang-

lien direkt oder durch Vermittlung der sensiblen Zweige des Trigemini gereizt werden, eine Beobachtung, die durch die tagtägliche klinische Erfahrung vollkommen bestätigt wird<sup>1)</sup>.

Die Pupillenverengerung nach Abfluss des Kammerwassers führt Verf. auf die plötzliche Erniedrigung des intraoculären Drucks und die daraus resultierende stärkere Füllung der Irisgefäße zurück, übersieht aber, dass dieselbe Erscheinung auch nach dem Tode erfolgt, also die angegebene Ursache nur eines der hier in Betracht kommenden mechanischen Momente sein kann.

Die Fälle von scheinbar willkürlicher Pupillarbewegung entpuppen sich bei genauerer Analyse sämtlich teils als reflektorische, teils als Mitbewegung.

Ueber die Wirkung des gebräuchlichsten Mydriaticums, des schwefelsauren Atropins, spricht sich Verf. dahin aus, dass dasselbe in der gewöhnlichen Dosis (von 0,1—2%) die Pupille maximal erweitert und zwar durch Lähmung der pupillenverengernden und gleichzeitige Reizung der pupillenerweiternden Nervenfasern; dass ferner minimale Dosen die Pupille durch Reizung der pupillenverengernden Fasern verengern und sehr große Dosen dieselbe durch gleichzeitige Lähmung der pupillenerweiternden und verengernden Fasern zu mittlerer Erweiterung zurückführen. Die Angriffspunkte des Atropins sind die peripheren Nervenendigungen.

Duboisin, Hyoseyamin und Daturin unterscheiden sich nicht wesentlich in ihrer physiologischen Wirkung vom Atropin. Das neueste Mydriaticum, das Homatropin ist noch nicht berücksichtigt. Strychnin und Curare werden als „indirekt die Pupille erweiternde Gifte“ bezeichnet, insofern als die Reizung des pupillenerweiternden Centrums nur durch die Ueberladung des Bluts mit Kohlensäure herbeigeführt wird und die Pupillenerweiterung bei Anwendung künstlicher Respiration, sowie nach vorheriger Durchschneidung des Halssympathicus nicht zu Stande kommt. Curare lähmt erst ganz spät und in größeren Dosen direkt die pupillenverengernden Fasern.

Der Antagonist des Atropins, das Eserin oder Physostigmin lähmt wahrscheinlich peripher die pupillenerweiternden Fasern und reizt die Endausbreitung des Oculomotorius. Denselben Antagonismus zeigt das Pilocarpin und das Nicotin (in mittlerer Dosis), während das Muscarin seine pupillenverengernde Wirkung bloß der Reizung der Oculomotoriusendigungen verdanken soll. Das Morphium wirkt nach Verf. auf die Pupille in gleicher Weise, wie das Eserin, doch scheine der Angriffspunkt im Centrum zu liegen.

1) Eine unter Eckhard's Leitung 1878 ausgeführte Dissertationsarbeit von Argyropulos, welche die eben discutirte Frage zum Gegenstand hat, scheint dem Verf. entgangen zu sein. Ref. glaubt übrigens, dass auch den vom genannten Autor ausgeführten Experimenten der obige Einwand entgegengehalten werden könne.

Von Interesse ist endlich noch die Wirkung des Chloroforms auf die Pupille. Aus den verschiedenen, nicht genügend übereinstimmenden Angaben geht so viel mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass dasselbe im Excitationsstadium das pupillenerweiternde Centrum reizt, dann im zweiten Stadium der Narkose die Erregbarkeit dieses Centrums allmählich bis zur vollständigen Lähmung herabsetzt, so dass auf äußere Reize keine Pupillendilatation mehr erfolgt; weiterhin unter Verengung der Pupille bis zur Stecknadelkopfgrösse das pupillenverengernde Centrum reizt und endlich mit dem oft plötzlichen Eintreten der ominösen Pupillenerweiterung auch dieses Centrum lähmt.

Aus der großen Fülle interessanter Beobachtungen, die höchst wichtige Symptomatologie der Irisbewegungen bei verschiedenen Organ- und Allgemeinerkrankungen betreffend, können wir hier nur das Wichtigste hervorheben. Reizungsmyosis begegnen wir, abgesehen von den Affektionen in und am Augapfel, besonders bei diffusen entzündlichen Erkrankungen des Gehirns und seiner Häute, wenigstens in den Anfangsstadien, ferner bei Meningeal-apoplexie und dem Haematom der Dura mater. Auch die habituelle Myosis der Goldarbeiter, Uhrmacher, Graveure u. s. w. ist als Reizungsmyosis aufzufassen.

Mehr Interesse bietet die paralytische Myosis, welche in erster Linie ein Symptom aller derjenigen spinalen Prozesse ist, welche oberhalb der beiden obersten Brustwirbel bis zur *Medulla oblongata* hinauf lokalisiert sind, also der Verletzungen dieser Region und besonders der grauen Degeneration der hintern Rückenmarksstränge. Während bei rein spinaler Myosis sowol die Reaktion auf Licht als auf Accomodationsimpulse erhalten ist, findet man in manchen Fällen die Pupillenreaktion auf Licht aufgehoben neben prompter Mitbewegung bei der Accomodation. Es muss hier als begleitende Komplikation, welche ein Weitergreifen des Prozesses nach dem Centrum dokumentirt, eine Leitungsunterbrechung der Bahn zwischen Opticus- und Oculomotoriuscentrum angenommen werden.

Sehr zahlreich und interessant sind die Beobachtungen über paralytische Myosis bei Lähmungszuständen des Halssympathicus; doch verbietet uns der Raum näher darauf einzugehen.

Spasmodische Mydriasis beobachten wir bei *Meningitis spinalis*, im Reizungsstadium der Myelitis, sowie als Vorboten tabetischer Erscheinungen; ferner bei der sog. Spinalirritation; sie ist weiterhin ein nahezu konstantes Symptom der akuten Manie. Die bekannte Pupillenerweiterung bei Helminthiasis ist, wie auch einige andere Zustände, eine Reizungsmydriasis, welche auf mittelbarer Erregung des pupillenerweiternden Centrums beruht.

Paralytische Mydriasis kann vorkommen bei Hirntumoren, namentlich solchen an der Basis, ferner nach Apoplexien und bei Sinusthrombose.

Vom Verhalten der Pupille endlich bei ein- und doppelseitiger Erblindung verdienen nur noch jene ziemlich seltenen Fälle Erwähnung, in denen die Pupillenreaktion auf Licht nicht aufgehoben ist. Sie führen zur Annahme, dass diffuse, sämtliche Fasern gleichmäßig in ihrer Leitungsfähigkeit beeinträchtigende Prozesse im *N. opticus* bei bestimmter Intensität zwar zur Aufhebung des Sehvermögens, aber noch nicht zur Sistierung der Pupillarreaktion führen, weil letztere ein feineres Reagens für Licht darstelle, als die Lichtperception (Heddaeus). Es wären sonach diejenigen doppelseitigen Amaurosen, bei denen die Reaktion auf Licht sich erhalten zeigt, entgegen der sonst geläufigen Ansicht, nicht centralwärts vom Abgang der Meynert'schen Fasern vom *Tractus opticus* zu lokalisieren, sondern auf solche diffuse Prozesse im Sehnerven selbst zurückzuführen. Hierher gehörten namentlich die Amaurosen bei Uraemie, nach schweren Organ- und Allgemeinleiden, sowie die sog. hysterische Amaurose. Als eine wesentliche Stütze für die vorgetragene Ansicht über die Natur und den Sitz dieser Erkrankung kann der Umstand dienen, dass in keinem der hieher gehörigen Fälle von doppelseitiger Amaurose, Hemianopsie der totalen Erblindung vorausgegangen ist.

H. Sattler (Erlangen).

## Das Eiweiss auf seiner Wanderung durch den Tierkörper.

Von

Dr. Schmidt-Mülheim (Proskau).

Eine der bedeutungsvollsten Aufgaben der Ernährungsphysiologie ist die Erforschung der Balmen sowie der chemischen Veränderungen des Eiweißes auf seiner Wanderung durch den Organismus. Von dieser Aufgabe ist erst ein kleiner Teil wirklich gelöst. Die gegenwärtigen Kenntnisse, soweit sie sich auf die tatsächliche Verfolgung der im Organismus verlaufenden Prozesse beziehen, lassen sich zweckmäßig in drei Abschnitten zur Darstellung bringen: der erste bespricht die Veränderungen des Eiweißes im Digestionsapparat, der zweite umfasst unser Wissen von dem Uebertritt des Eiweißes in den Säftestrom, und der letzte handelt von dem Schicksal des Eiweißes nach seinem Eintritt in die Blutbahn.

### I. Die Veränderungen des Eiweisses im Digestionsapparat.

Das Studium der Eiweißverdauung nimmt seinen Anfang mit Beobachtungen Réaumur's und Spallanzani's. Erwiesen die erstern die Existenz eines besonderen Magensafts, so ergaben die andern die wichtige Tatsache, dass dieser Saft auch außerhalb des Körpers seine verdauende Kraft zu entfalten im Stande sei. Die Erkenntniss, dass

der Magensaft die Eiweißkörper löse, ist von der andern, dass diese Nährstoffe bei der Verdauung eine chemische Umwandlung erleiden, durch einen Zeitabschnitt von mehr als einem halben Jahrhundert getrennt. War es zwar inzwischen bekannt geworden, dass der Speisebrei beim Erhitzen nicht merklich gerinnt, so konnte von einer erfolgreichen Erforschung des Chemismus der Eiweißverdauung doch erst nach der Entdeckung des künstlichen Magensafts die Rede sein. An diese knüpft sich der Name *Eberle*. Jetzt isolirte *Mialhe* einen bei den künstlichen Verdauungen auftretenden Körper, der sich durch leichte Löslichkeit in Wasser, Unlöslichkeit in Alkohol, sowie durch Unveränderlichkeit beim Kochen und beim Behandeln mit Säuren charakterisirte. Dieses Verdauungsprodukt nannte er *Albumose*. Bald darauf lehrte *Lehmann*, dass bei der Pepsinverdauung der Eiweißkörper verschiedene, allerdings sehr ähnliche Körper gebildet wurden; er nannte sie *Peptone*, unterwarf sie der Elementaranalyse und fand, dass sie in ihrer Zusammensetzung von den Eiweißmuttersubstanzen nicht nennenswert abwichen. Auch verdanken wir *Lehmann's* Beobachtungen die heute noch mustergiltige Grenzreaktion zwischen den Peptonen und den Eiweißkörpern, nämlich die Essigsäure-Blutlaugensalzreaktion. *Meissner* ermittelte, dass neben Pepton noch ein zweiter Körper in ganz bemerkenswerter Menge gebildet werde; derselbe charakterisire sich durch seine Unlöslichkeit in jenen neutralisirten Flüssigkeiten, sowie durch seine leichte Löslichkeit im geringsten Ueberschuss von Säure oder Alkali. Dieser Körper, das *Parapepton*, lasse sich nicht in Pepton überführen. *Mulder* und *Brücke* stellten indessen fest, dass das *Parapepton* nur ein Durchgangsprodukt der Eiweißverdauung sei und dass es durch anhaltende Pepsinverdauung seiner ganzen Menge nach in Pepton verwandelt werden könne. *Brücke* gibt dabei an, dass das *Parapepton* nichts weiter sei als *Syntonin*, dass das Pepsin bei seiner Bildung kein notwendiger oder wesentlicher Faktor sei, dass es vielmehr durch bloße Einwirkung der Säure entstehe.

Andere vorläufige Bezeichnungen für Produkte der Pepsinverdauung rühren von *Kühne* her, der mit den Namen *Antialbumose*, *Hemialbumose*, *Antipepton* und *Hemipepton* verschiedene Körper belegt. Die *Antialbumose* soll sich hinsichtlich ihrer Reaktionen nicht von den *Syntoninen* unterscheiden, das aus ihr gebildete Pepton soll durch pankreatische Verdauung nicht in Amidosäuren übergeführt werden und wird *Antipepton* genannt. Die *Hemialbumose* sei die Vorstufe des *Hemipeptons*, d. h. eines *Peptons*, welches bei der pankreatischen Verdauung gleich weiter in *Leucin*, *Tyrosin* und andere Zersetzungsprodukte zerlegt werde. Die *Hemialbumose* sei in kaltem Wasser schwer, in heißem leicht löslich, sie werde in der Kälte durch *Salpetersäure* und *Salzsäure* gefällt, von geringem Ueberschusse der Säuren aber wieder gelöst. Leider hat uns *Kühne* bis zur Stunde weder eine be-

friedigende Beschreibung seines Untersuchungsverfahrens, noch eine völlig hinreichende Charakteristik seiner Körper gegeben.

Da die Meissner'sche Bezeichnung Parapepton ganz obsolet geworden und fast allenthalben die Meinung zu finden war, dass es sich bei der Eiweißverdauung einfach um Bildung von Syntonin und Pepton handle, so glaubte ich mit dem Namen Propepton einen von dem Syntonin verschiedenen Eiweißkörper belegen zu sollen, der in nicht zu späten Stadien der Pepsinverdauung in großen Mengen anzutreffen ist und als die nächste Vorstufe des Peptons aufgefasst werden muss. Dieser Körper ist sowol bei Gegenwart geringer Mengen von Säure als auch von Alkali in Wasser löslich. Diese Lösungen werden in der Siedhitze nicht coagulirt. Der Salpetersäure gegenüber zeigt er ein höchst beachtenswertes Verhalten: Salpetersäure fällt ihn in der Kälte, nimmt ihn beim Erwärmen aber wieder vollständig in Lösung. Das Propepton geht mit der Salpetersäure eine salzartige Verbindung ein, aus der beide Komponenten mit Leichtigkeit wieder abzuspalten sind. Diese Verbindung konnte ich in wolausgebildeten Sphärokrystallen erhalten. Das Propepton bildet sich nicht allein bei der Pepsin-, sondern auch bei der Trypsinverdauung und wird durch weitere Einwirkung der Verdauungsflüssigkeiten leicht und vollständig peptonisirt; auch wurde ermittelt, dass der Körper bei der künstlichen Regeneration des Eiweißes aus Fibrinpepton hervorgeht. Der Körper dürfte identisch sein mit dem Parapepton Meissner's, wol auch mit der Hemialbumose Kühne's. Die unlängst von Salkowski in bejahendem Sinne beantwortete Frage, ob neben diesem Körper noch Syntonin auftrete, wird mich an einer andern Stelle beschäftigen; hier sei nur kurz bemerkt, dass Salkowski's Methode zur Scheidung dieser beiden Körper ganz und gar ungenügend ist.

Nachdem Kühne gezeigt hatte, dass die pankreatische Verdauung zum Teil mit einer tiefgehenden Zersetzung des Eiweißes verbunden ist, richtete man auch bei der Pepsinverdauung sein Augenmerk auf das Vorkommen krystallinischer Zersetzungsprodukte. Lubavin und Möhlenfeld, Schüler Hoppe-Seyler's, stießen nun bei ihren Untersuchungen tatsächlich auf Leucin und Tyrosin; wenn sie aus der Anwesenheit dieser Körper geschlossen, dass sie aus Verdauungseiweiß hervorgegangen seien, so lag für diese Annahme wol nur so lange einige Wahrscheinlichkeit vor, als es unbekannt geblieben, dass bei der Extraktion der Magenschleimhaut mit Glycerin (die Genannten bedienten sich solcher Extrakte) eine bedeutende Menge von Leucin und Tyrosin in das Extrakt tritt. Kühne hat auf letztern Punkt mit Nachdruck hingewiesen und angegeben, dass bei der Anwendung seiner Extrakte keine Spur von Leucin und Tyrosin nachzuweisen sei. Hoppe-Seyler hat dennoch unlängst wieder hervorgehoben, dass bei verlängerter Einwirkung der Verdauungsflüssigkeit aus den Peptonen langsam Leucin, Tyrosin und unbekannte Körper gebildet würden.

Ein neues Stadium für die Erforschung der Eiweißverdauung knüpft sich an den Nachweis der eiweißverdauenden Kraft des Bauchspeichels. Corvisart lehrte zuerst, dass der pankreatische Saft ganz wie der Magensaft Eiweißkörper in wahre Peptone verwandle und zwar unabhängig von der Reaktion der Verdauungsflüssigkeit. Diese Angaben stießen auf heftigen Widerspruch, den beseitigt zu haben im Wesentlichen das Verdienst Meissner's ist. Meissner hebt bei dieser Gelegenheit besonders hervor, dass nur bei schwach saurer Reaktion der Verdauungsprozess rein verlaufe, während bei Anwendung neutraler oder alkalischer Pankreasinfuse gleichzeitig Fäulnisprozesse zugegen seien.

Handelt es sich nun bei der Magenverdauung wesentlich um Hydratationsvorgänge, denn die Peptone verhalten sich zu den Eiweißstoffen wie die Hydrate zu den Anhydriden, so ist, wie Kühne nachwies, die Bauchspeichelverdauung zum Teil mit einer tiefgehenden Zersetzung der Eiweißkörper verknüpft. Kühne selbst fand von derartigen Zersetzungsprodukten nicht unerhebliche Mengen von Leucin und Tyrosin vor und glaubt sich zu der Annahme berechtigt, dass bei der Trypsinverdauung (Trypsin nennt Kühne das eiweißverdauende Ferment des Bauchspeichels) zwei Stadien zu unterscheiden seien: im ersten werde das Eiweiß peptonisirt, im zweiten eine Hälfte der Peptone (Hemipepton) weiter zersetzt, während die andere als Anti-pepton übrig bleibe.

Zu den genannten Amidosäuren fügten Radziejewsky und Salkowski als weiteres pankreatisches Zersetzungsprodukt der Eiweißkörper die Asparaginsäure.

Nachdem Kühne bereits angedeutet, dass bei der Einwirkung des Pankreas auf Eiweißkörper auch Indol gebildet werde, hat Nencki diesen Körper exakt nachgewiesen. Haben die Genannten auch anfänglich das Indol für ein wahres Verdauungsprodukt ausgegeben, so haben sie sich doch später selbst davon überzeugt, dass dieser Körper nur der Fäulnis sein Dasein verdanke.

Auf das bisher mitgeteilte haben sich bis vor Kurzem unsere Anschauungen von den chemischen Veränderungen des Eiweißes im lebenden Magen gestützt, denn Beobachtungen an Magen fisteln (Beaumont, Bassow und Blondlot) sowie an Darm fisteln (Busch, Thiry) konnten nur das Studium der Mechanik der Verdauung fördern, während sie die Kenntnisse von den chemischen Vorgängen nicht nennenswert bereichert haben. Das Gleiche gilt für die Beobachtungen Gosse's, der verschiedene Zeiten nach der Mahlzeit erbrochene Speisen untersuchte. Kenntnisse von den chemischen Veränderungen, welche die Eiweißkörper innerhalb des Digestionsapparats faktisch erleiden, haben wir bis vor Kurzem nicht besessen.

Als ich Methoden fand, welche eine leichte und scharfe Trennung sowie eine quantitative Bestimmung der verschiedenen Verdauungs-

produkte gestatteten, da strebte ich den Veränderungen, welche das Eiweiß innerhalb des Verdauungsapparats selbst erfährt, mit der Wage in der Hand nachzugehen, und es entstanden Untersuchungen, die sich mit der Verdauung des Fleisches innerhalb des Digestionsapparats des Hundes beschäftigen.

Als Versuchstiere dienten Hunde, die in Körpergewicht (7—9 Kgm.) und Race möglichst übereinstimmten. Sie weilten in gewöhnlichen Käfigen. Durch zweitägiges Hungern wurde ihr Magen und der größte Teil ihres Darmkanals von alten Futterrückständen befreit. 24 Stunden vor Verabreichung des Versuchsfutters erhielten sie 50 Grm. Kalbsknochen, durch sie bildet sich ein hellgrauer trockner Koth, der den auf den Versuch fallenden Teil des Darminhaltes von etwaigen älteren Futterrückständen schwach trennt.

Das Versuchsfutter bestand aus bestem Pferdefleisch, welches auf einer Fleischneidemaschine zerkleinert und alsdann eine Viertelstunde gekocht wurde. Behufs der Entfernung von stickstoffhaltigen kristallinischen Bestandteilen (Kreatin etc.) sowie von etwa anhängendem Pepton, wurde das gekochte Fleisch auf einem Siebe ausgewaschen. Zur Erhöhung der Schmackhaftigkeit des so zubereiteten Futters dienten kleine Zusätze von Kochsalz. Der Eiweißgehalt des Versuchsfutters wurde durch Stickstoffbestimmungen nach dem Dumas'schen Verfahren ermittelt.

Jeder Hund erhielt 200 Grm. Fleisch. Nach Ablauf bestimmter Zeiten wurden die Tiere durch Injektion von Cyankalium getötet. Sofort nach dem Eintritte des Todes wurde der ganze Mageninhalt, sowie der bis an den Knochenkot reichende Teil des Darminhaltes sorgfältigst gesammelt und es wurden nach Zerstörung der Verdauungsfermente mittelst Aufkochens beide Teile gesondert der Analyse unterworfen.

Eine Scheidung der Verdauungsprodukte von dem unverdauten Fleische bewirkte man durch Auspressen der gekochten Massen und wiederholtes Auswaschen der Pressrückstände. Die auf diesem Wege erhaltenen Lösungen klärte man durch Filtration, während die sorgfältig gesammelten unverdauten Massen getrocknet wurden, damit später aus ihrem Stickstoffgehalte die Menge des unverdauten Fleisches bestimmt werde.

In den klaren Lösungen der Verdauungsprodukte konnte das nicht peptonisirte Eiweiß durch bloßes Aufkochen bei Gegenwart von essigsäurem Eisenoxyd nach voraufgegangener Abstumpfung der sauren Reaktion so vollständig ausgefällt werden, dass in den Filtraten auf Zusatz von Essigsäure und Blutlangensalz nicht die Spur einer Trübung mehr entstand. Der braune Eiweißniederschlag wurde auf dem Filter gesammelt, gehörig ausgewaschen und bei 100° getrocknet. Aus seinem Stickstoffgehalte berechnete man die Menge des in Lösung gegangenen noch nicht peptonisirten Eiweißes.

Als ein vortreffliches Mittel für die Ausfällung des Peptons aus den eiweißfreien Filtraten bewährte sich die Phosphorwolframsäure; sie scheidet diesen Körper so vollständig ab, dass die sog. Biuretreaktion, welche nach meinen Beobachtungen von 1:10,000 noch eine wahrnehmbare Rotfärbung bewirkt, in den Filtraten kein Pepton mehr nachzuweisen vermag. Der Phosphorwolframsäureniederschlag wurde wie der Eisenniederschlag behandelt und aus seinem nach dem Dumas'schen Verfahren ermittelten Stickstoffgehalte die Menge des Peptons berechnet.

Der Darminhalt wurde auch noch auf krystallinische Zersetzungsprodukte untersucht. Zu dem Zwecke dampfte man die eiweiß- und peptonfreien Lösungen zur Trockne ein, extrahirte einen Teil des Rückstandes mit heißem Alkohol, stellte das eingeeignete Extrakt zur Krystallisation hin und untersuchte es nach einiger Zeit auf die leicht erkennbaren Leucinkrystalle. In einem andren Teile des Rückstandes suchte man mit Hilfe der Piria-Städeler'schen Reaktion Tyrosin nachzuweisen. Ein letzter Teil endlich diente dazu, um an der Hand von Stickstoffbestimmungen Aufschluss über die Menge der im Darminhalte vorhandenen krystallinischen Zersetzungsprodukte der Eiweißkörper zu erhalten. Wegen der Beimengung von Gallenbestandteilen zum Speisebrei haben die auf diesem Wege ermittelten Werte natürlich nur die Bedeutung von Annäherungen, und es wird die Menge des Leucins und Tyrosins in Wirklichkeit geringer gewesen sein, als die Stickstoffbestimmungen ermittelt haben.

Ueberhaupt musste bei den Versuchen von einer Eliminirung der durch das Zuströmen der Verdauungssäfte bedingten Fehler einseitigen Abstand genommen werden. Mit Ausnahme des eben berührten Punktes können aber die hierdurch erzeugten Fehler, wie sich auch aus dem Folgenden ergeben wird, unmöglich hoch zu veranschlagen sein.

Hinsichtlich der Magenverdauung ergeben meine Versuche, dass zu ihrem Ablaufe ein größerer Zeitraum erforderlich ist, als man gewöhnlich annimmt. Während allgemein angegeben wird, das Fleisch weile höchstens 5—6 Stunden im Magen, fand sich hier, dass nach der Verabreichung mäßiger Quantitäten eines Fleisches, dem durch tüchtiges Zerkleinern und durch Kochen eine möglichst leichte Verdaulichkeit gegeben war, noch nach Ablauf von 9 Stunden ein nicht unerheblicher Teil unverdaut im Magen war und erst nach Ablauf von 12 Stunden konnte die Magenverdauung als abgeschlossen betrachtet werden. Die Magenverdauung begann bald nach erfolgter Einfuhr des Fleisches, erreichte ihren größten Umfang um die zweite Stunde, nahm von dieser bis gegen die neunte Stunde langsam ab und erreichte gegen die zwölfte Stunde ihr Ende.

Ueberraschend gestaltete sich auch die physikalische Beschaffenheit des Mageninhalts. Während künstliche Verdauungsversuche nur

bei Gegenwart eines bedeutenden Quantums Wasser günstige Erfolge liefern, und während man die Menge des secernirten Magensafts allgemein als eine sehr bedeutende bezeichnet, fand ich den Mageninhalt — wenigstens gilt dieses für die ersten sechs Stunden der Verdauung — von einer auffallend trocknen Beschaffenheit.

Hinsichtlich der Verdauungsprodukte ergaben meine Versuche, dass die Peptonisirung der Eiweißkörper innerhalb des Verdauungsapparats in einem weit größern Umfange erfolgt, als man bisher vermutet hat. Die auf die Ergebnisse künstlicher Verdauungsversuche gestützte Annahme Brücke's, die Endprodukte der Einwirkung des Pepsins in saurer Lösung kämen bei der Verdauung erst in zweiter Linie in Betracht, und es werde das Eiweiß der Hauptmasse nach in einfach gelöstem Zustande resorbirt, konnte durch meine Versuche durchaus nicht bestätigt werden, vielmehr zeigte sich hier die Peptonisirung im Magen allein bereits so umfangreich, dass mir die Annahme gerechtfertigt scheint, der allergrößte Teil des genossenen Eiweißes werde bereits in Pepton übergeführt, noch ehe er Gelegenheit habe, mit dem pankreatischen Eiweißfermente überhaupt in Berührung zu kommen.

Es fanden sich nämlich im Magen vor:

Zeit nach der Fütterung.	Verdauungsprodukte überhaupt.	Pepton.
1 Stunde	5,349 Grm.	3,087 Grm.
2 „	5,448 „	3,685 „
4 „	5,398 „	3,312 „
6 „	5,008 „	2,912 „
9 „	5,052 „	3,242 „

Es trat mir hier die überraschende Erscheinung entgegen, dass die Menge der im Magen befindlichen verdauten und gelösten Eiweißstoffe zu allen Zeiten der Verdauung annähernd dieselbe war und weiter fand sich, daß sich in der Menge des im Magen befindlichen Peptons zu den verschiedenen Zeiten nur unerhebliche Differenzen zeigten.

Es scheint also, dass nach der Bildung einer bestimmten Menge von Verdauungsprodukten die Abfuhr dieser Produkte gleichen Schritt mit der Verdauung hält, so dass es niemals zu einer Anhäufung von Verdauungsprodukten kommt. Welche Mechanismen hierbei im Spiele sind, kann zur Zeit nicht mit Sicherheit entschieden werden. Wir wissen nicht, ob der Magen über Einrichtungen verfügt, welche jeden Ueberschuss an Verdauungsprodukten direkt in den Darm leiten oder ob er selbst im Stande ist, eine Resorption im Umfange der Verdauung auszuführen. Während der oben bereits hervorgehobene geringe Flüssigkeitsgehalt des Mageninhalts es unwahrscheinlich macht, dass dieses Organ nach Art eines mit Flüssigkeit gesättigten Schwammes

seinen Inhalt in den Dünndarm treibt, sprechen doch wieder die mit dem Mageninhalt ziemlich übereinstimmender Reaktionen der Verdauungsprodukte des Darminhalts dafür, dass ein nicht unerheblicher Teil der gelösten Stoffe des Magens in den Darmkanal gelangt.

Hinsichtlich der Darmverdauung wurde zunächst festgestellt, dass der Dünndarminhalt des Fleischfressers stets von saurer Reaktion ist. Nicht allein in den obern Abschnitten des Dünndarms zeigte sich ein saurer Inhalt, sondern auch die braunen und weniger zähflüssigen Massen, denen man am Endabschnitte des Dünndarms begegnet, reagieren oftmals noch schwach sauer. Dieser Befund widerlegt die allgemeine Angabe, dass der Zufluss der drei alkalischen Verdauungssäfte im Stande sei, dem Dünndarminhalt sofort eine alkalische Reaktion zu verleihen.

Dieses Verhalten des Dünndarminhalts hat nun für den Ablauf der pankreatischen Verdauung ein hervorragendes Interesse. Während nämlich alkalische Verdauungsgemische sehr schnell Fäulnisserscheinungen zeigen, und während in ihnen schon sehr bald krystallinische Zersetzungsprodukte und Indol in größerer Menge auftreten, tragen die Prozesse bei der Einwirkung eines sauren Pankreasinfuses auf Eiweißkörper durchaus den Stempel reiner Verdauungen. Bei Anwendung von Drüsenauszügen, zu deren Bereitung eine Salzsäure von 20,00/100 benutzt wurde, konnte ich feststellen, dass die Verdauung selbst größerer Mengen von Fibrin noch ziemlich schnell erfolgte und dass die Verdauungsfüssigkeiten noch nach vierzehntägiger Aufbewahrung bei 40° einen durchaus frischen Geruch besaßen. Sie enthielten nicht die Spur von Indol und waren verhältnissmäßig arm an Leucin und Tyrosin.

Doch auch nach einer andern Richtung hin dürfte die saure Reaktion des Darminhalts von hoher Bedeutung sein. Die Säure bedingt nämlich im Dünndarm einen zähen gelben Niederschlag, der sich mit Leichtigkeit löst, sobald die Säure abgestumpft wird; aus letzterm Grunde findet man ihn in den allerletzten Abschnitten des Dünndarms in der Regel nicht mehr. Dieser Dünndarmniederschlag, der zum allergrößten Teile aus einer Verbindung der Taurocholsäure mit dem Pepton besteht, hat für die Sistierung der Pepsinverdauung eine hohe Bedeutung. Brücke hat uns gezeigt, dass das Pepsin in hohem Grade die Eigenschaft besitzt, sich kleinen festen Körpern anzuhängen; dieses Adhäsionsvermögen ist so erheblich, dass Brücke es für die Darstellung des Pepsins benutzt hat. Der zähe Dünndarmniederschlag wird nun für eine solche Ausfällung des Pepsins in hohem Grade geeignet sein und es wird dieses Ferment erst wieder in Freiheit treten, nachdem der Gallenniederschlag wieder in Lösung gegangen ist. Durch Kühne davon unterrichtet, dass das Pepsin in saurer Lösung das pankreatische Eiweißferment zu zerstören vermag, sehen wir ein, dass die Rolle des Niederschlags für den Ver-

daunungsprozess darin bestehen dürfte, das Trypsin vor der Zerstörung durch den Magensaft zu schützen. Ist das Pepsin im Endabschnitte des Dünndarms wieder in Freiheit gelangt, so vermag es keinen Schaden mehr anzustiften, denn Pepsin in alkalischer Lösung ist völlig unwirksam.

Hinsichtlich der im Darmkanal vorhandenen Verdauungsprodukte wurde ermittelt, dass auch hier das Pepton stets am reichlichsten vertreten ist. Neben diesem wurden stets nicht unerhebliche Mengen von gelöstem aber noch nicht peptonisirten Eiweiß vorgefunden. Der Darm enthielt dabei stets eine weit geringere Menge von Verdauungsprodukten als der Magen (im günstigsten Falle gestaltete sich das Verhältniss etwa wie 1:3) und ich fand niemals ein nennenswertes Quantum verdaubaren Futters in ihm vor. Krystallinische Zersetzungsprodukte beherbergte der Darm in so spärlicher Menge, dass die Annahme gerechtfertigt scheint, dass unter physiologischen Verhältnissen von der Umwandlung und Resorption einer irgend nennenswerten Eiweißquote in dieser Gestalt nicht die Rede sein kann.

Die Versuche gestatteten auch, die Zeit zu bestimmen, in welcher unverdaute Fleischstücke nach außen gelangen und es wurde in einem Falle ermittelt, dass ein Teil des Futters bereits in 9 Stunden den ganzen Verdauungsapparat des Hundes passirt hatte.

### Erklärung.

Wir sehen uns veranlasst einen Irrtum zu berichtigen, der von uns durch ein Versehen gemacht worden ist. Es war nämlich unter unserer Mitteilung im „*Biolog. Centralbl.*“ Nr. 7 das Pflanzenphysiologische Institut zu München als der Ort der Untersuchung angegeben, was lediglich ein Versehen war. Die ganze Untersuchung war unsre Privatarbeit; auch die mikroskopischen Arbeiten wurden weder im pflanzenphysiologischen Institut noch ohne Kenntniss des Vorstands desselben gemacht, und sind wir allein für den Gesamtinhalt jener Arbeit verantwortlich.

O. Loew. Th. Bokorny.

### Berichtigungen.

- S. 240 Zeile 23 von oben lies: 0,2 statt 0,1.  
 S. 243 Zeile 13 von unten lies: statische statt elastische.  
 S. 250 Zeile 24 von oben lies: schwächere resp. schwächern statt stärkere resp. stärkern.  
 S. 250 Zeile 17 von unten lies: Reize statt Netze.

Einsendungen für das „*Biologische Centralblatt*“ bittet man an die „*Redaction, Erlangen, physiologisches Institut*“ zu richten.

Die Herren Mitarbeiter, welche Sonderabzüge zu erhalten wünschen, werden gebeten, die Zahl derselben auf den Manuskripten anzugeben.

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess**      und      **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Jährlich 24 Nummern von je 2 Bogen. Preis des Jahrgangs 16 Mark.  
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

---

**I. Jahrg.**

**15. September 1881.**

**Nr. 11.**

---

**Inhalt:** **Berthold**, Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen (Fortsetzung). — **Krause**, Zur Histologie der Retina. — **Munk**, Ueber die Funktionen der Grosshirnrinde. — **Munk**, Ueber die Hörsphäre der Grosshirnrinde. — **Schmidt-Mülheim**, Das Eiweiss auf seiner Wanderung durch den Tierkörper II. — **v. Thanhoffner**, Beiträge zur Histologie des quergestreiften Muskels und der Nervenendigung in demselben. — **Maly**, Ueber die Dotterpigmente. — **Maly**, Jahresbericht über die Fortschritte der Tier-Chemie.

---

## Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen.

Von

**Dr. G. Berthold** in Göttingen.

(Fortsetzung.)

In allen Fällen, mit alleiniger Ausnahme der unbeweglichen ruhenden Eier bei den vorhin erwähnten Formen, werden die Geschlechtsprodukte aus der Mutterzelle entleert, indem entweder die ganze Wandung derselben sich auflöst, oder an bestimmt begrenzten Stellen derselben Löcher oder Spalten entstehen, durch welche die Schwärmer austreten, resp. den Spermatozoiden der Zugang zum Ei eröffnet wird. Die ausgetretenen Zellen sind Primordialzellen ohne Cellulosehaut mit 2 (seltener 4) langen gleichen Cilien am Vorderende als Locomotionsorganen. Nur bei *Oedogonium* und *Bulbochaete* besitzen die Spermatozoiden, entsprechend den ungeschlechtlichen Schwärmern derselben Pflanzen, einen Kranz von zahlreichen Cilien. Die Organisation der beweglichen Geschlechtsprodukte entspricht durchaus derjenigen ungeschlechtlicher Algenschwärmer. Eine plasmatische Hautschicht grenzt sie gegen außen ab, das Vorderende ist hyalin, zugespitzt, oft sehr stark, wie bei den Spermatozoiden von *Volvox globator* nach Cohn und in diesem Falle äußerst beweglich. Zwei contractile Vacuolen finden sich nach Cienkowski im Vorderende der Spermatozoiden von *Cylindrocapsa involuta* (Zur Morphologie der Ulothrideen, Bull. de l'Acad. Imp. de St. Petersbourg 1876).

Ferner wurden dieselben für die Microzoosporen von *Ulothrix* nachgewiesen von Dodel (l. e.) und von Strasburger (l. c.), ihre Verbreitung dürfte wie bei den ungeschlechtlichen Schwärmern wol eine ziemlich große sein. Dass auch ein Zellkern in einigen geschlechtlichen Schwärmern, wo nach demselben gesucht wurde, sich fand, wurde schon oben angeführt, derselbe liegt im farblosen Plasma in der Nähe des Vorderendes. Auch der sogenannte „Augenfleck“ von roter Farbe ist bei den beweglichen Zellen gewöhnlich vorhanden. Im hintern abgerundeten Teil der schwärmenden Zellen liegt der grüingefärbte assimilirende Apparat, nur in den Spermatozoiden ist derselbe oft ganz verschwunden, an seiner Stelle findet sich in diesen gelblich gefärbtes Plasma. Die Spermatozoiden von *Vaucheria* sind dagegen vollkommen farblos.

Auch die nicht aus der Mutterzelle austretenden Eier von *Vaucheria*, *Sphaeroplea*, *Volvox*, bei den Oedogonien und Coleochaeten sind zur Zeit der Reife nackte Primordialzellen, sie contrahiren sich bedeutend, lösen sich von der Zellhaut ab und stoßen wie erwähnt oft Teile des Inhalts aus. Dabei tritt, entsprechend der Differenzirung von zwei Polen bei den beweglichen Zellen, auch bei ihnen eine Umlagerung der Bestandteile ein; am vordern, der Oeffnung der Mutterzelle zugewandten Pole, dem Keimfleck nach Pringsheim, sammelt sich farbloses Plasma, während die Farbstoffkörper von hier nach rückwärts wandern.

Die morphologischen Differenzen der beiderlei Geschlechtszellen fehlen vollständig bei einer größern Anzahl von Formen mit copulirenden Schwärmern. In andern Fällen zeigen sich zuerst geringe Größenunterschiede, dann auch Modificationen in der Färbung und der äußeren Form, aber nur bei den Characeen nimmt das Spermatozoid eine sehr lange schraubig gewundene Form an, entsprechend den Spermatozoiden der höhern Cryptogamen. Mit dem Auftreten der ruhenden Eier finden wir dann schon bei den grünen Algen dieselben morphologischen Differenzen der Geschlechtsprodukte, wie bei den höhern Kryptogamen und so allgemein im Tierreich.

Die Benennung der Geschlechtszellen ist noch keineswegs eine übereinstimmende. Zwar konnten bei vorhandener morphologischer Differenzirung derselben über ihre Natur Zweifel nicht auftauchen; als daher Pringsheim bei *Vaucheria* zuerst die Sexualität entdeckte, legte er sogleich den männlichen Schwärmern den Namen der Spermatozoiden bei. Der Benennung der weiblichen Zelle als Ei stellten sich jedoch Unzuträglichkeiten entgegen, da der Name Ei (*Ovulum*) bei den Phanerogamen schon für die Samenknospe im Gebrauch war. Er nannte die nackte weibliche Zelle deshalb Befruchtungskugel, *Oosphære*. Seitdem jedoch Strasburger (Befruchtung und Zelltheilung pg. 27 Anm.) zwischen *Ovulum* und *Ovum* streng unterschieden hat und das Keimbläschen der höhern Pflanzen seiner Bedeutung

entsprechend „Ei“ nennt, dürfte kein Hinderniss mehr vorhanden sein, auch die *Oosphaere* der Algen mit demselben Namen zu belegen.

Den kleinen Schwärmer der Chlorosporeen, welche, wie Pringsheim zuerst bei *Pandorina* nachwies, copuliren, war von ihrem Entdecker, A. Braun (*Verjüngung*) der Name Microzoosporen beigelegt worden, im Gegensatz zu den unmittelbar keimenden größern Macrozoosporen. Pringsheim hat in seiner Arbeit sogleich darauf hingewiesen, dass wir in ihnen durchaus den Spermatozoiden und Befruchtungskugeln von *Vaucheria* und den Oedogonien entsprechende Gebilde zu sehen haben, ja die Befruchtungskugel ist nur als eine ruhende Modification des weiblichen Schwärmers anzusehen. (Monatsber. der Berl. Akad. Oct. 1869). Diese Auffassung und überhaupt die Deutung der Copulation als Befruchtung ist zwar wie wir später sehen werden mehrfach angefochten worden, jedoch mit Unrecht. Es läge deshalb nahe, die Namen „Spermatozoiden“ und „schwärmende Eier“ auf sie anzuwenden. Wo vorhandene morphologische Differenzen oder Differenzen im Verhalten keinen Zweifel darüber lassen, welcher Schwärmer als weiblicher oder männlicher aufzufassen ist, werden wir konsequenter Weise auch diese Bezeichnung benutzen müssen. Für die Fälle aber, wo wir keine Anhaltspunkte besitzen das Geschlecht der copulirenden Zellen zu bestimmen, haben Strasburger und de Bary (Bot. Zeitg. 1877 p. 756) den Namen *Gameten* vorgeschlagen. Das aus ihrer Vereinigung entstehende Copulationsprodukt heisst *Zygote*. Der Name *Zygospora* ist zu verwerfen, weil das Wort Spore zu vermeiden ist, denn hiermit wird nach Sachs (Lehrbuch 4. Aufl.) eine Fortpflanzungszelle bezeichnet, welche den ungeschlechtlichen Abschluss einer sexuell erzeugten Generation bildet. Aus diesem Grunde kann deshalb auch die von Rostafiński (Mém. de la soc. de Cherbourg 1875 T. 19) vorgeschlagene Bezeichnung, *Isospora* statt *Zygospora*, nicht adoptirt werden.

Die Darstellung des Befruchtungsakts selbst werden wir am passendsten mit der niedersten Stufe, der Paarung gleichgestalteter Schwärmer beginnen. Der Vorgang wird von Pringsheim bei *Pandorina* in folgender Weise geschildert: „Unter den isolirten Schwärmsporen sieht man fortwährend solche, welche gleichsam sich suchend sich paarweise einander nähern. Diese berühren sich, wenn sie sich treffen, ganz vorn mit ihrer hellen Spitze, verschmelzen hier mit einander und nehmen in ihrer Verbindung sogleich eine bisquitartige Gestalt an. Die vorhandene Kerbung, die noch ihre frühere Trennung verrät, schwindet nach und nach ganz und die gepaarten Schwärmer bilden schließlich nur eine einzige, große, grüne Kugel, an deren Umrissen man ihre Entstehung aus zwei ursprünglich getrennten Schwärmern nicht mehr erkennen kann. Wol aber noch daran, dass die entstandene Kugel größer ist als die einzelnen in der Nähe befindlichen Schwärmer, dass sie ferner eine auffallend vergrößerte farb-

lose Mundstelle hat, an welcher rechts und links zwei rote Körperchen befindlich sind, und dass sie endlich vier noch schwingende Cilien besitzt, die paarweise in der Nähe der roten Körperchen entspringen. Jedoch schon kurze Zeit nach der Annahme der Kugelgestalt werden die vier Cilien starr und verschwinden später ebenso, wie die beiden roten Körperchen vollständig.“

Der Paarungsakt dauert mehrere — bis 5 — Minuten. Das Copulationsprodukt wird zur Oospore und bringt nach einem Ruhestadium eine neue *Pandorina* hervor.

Die zahlreichen bald nach der Arbeit von Pringsheim erfolgenden Nachweise von Schwärmercopulationen bei sehr verschiedenen grünen Algenformen haben ein wesentlich neues Moment für den Copulationsvorgang nicht mehr ergeben. Nur legen sich bei den übrigen Chlorosporoen die zusammentreffenden Schwärmer in auffallender Weise gegen einander um und verschmelzen rasch mit der Langseite. So erfolgt der Vorgang bei *Chlamydomonas multifilis* nach Rostafiński (Bot. Zeitg. 1871 p. 786), bei *Chlam. rostrata* nach Gorazankin (Gesellsch. der Freunde der Naturforschung. Bd. 16. 2. 1874). Ferner bei *Urospora penicilliformis*, *Cladophora sericea* und *Enteromorpha compressa* nach Areschong (Ac. Reg. soc. sc. ser. III, vol. IX, Upsaliae 1874) und *Botrydium granulatum* nach Rostafiński (Bot. Ztg. 1877). Ebenso verhalten sich *Ulothrix zonata* nach Cramer (Vierteljahrsschrift der naturf. Ges. zu Zürich Bd. 15. 2) und Dodel (Pringsheim, Jahrb. X) *Acetabularia mediterranea* nach Strasburger (Bot. Zeitg. 1877 p. 750) und *Monostroma bullosum* und *Tetraspora lubrica* nach Reinke (Pringsheim, Jahrb. Bd. XI). Aber auch bei *Pandorina* scheint die spätere Vereinigung vorwiegend einseitig zu erfolgen, obwol ein so auffallendes Umkippen nicht statt hat; an der Zygote liegen die helle Mundstelle und die roten Körperchen deutlich seitlich.

Die Verschmelzung der Gameten scheint in den Fällen, wo dieselben gegen einander umkippen, ziemlich rasch und fast gleichzeitig an einem großen Teil der Seitenlinie zu erfolgen, nur die hintere Einkerbung ist noch einige Zeit sichtbar. Wie jedoch aus den Beobachtungen von Strasburger bei *Acetabularia* und denen des Verfassers bei *Dasycladus* (Göttinger Nachrichten 1880) hervorgeht, sind auch die vordern Spitzen der Gameten im Anfang bei diesen beiden Pflanzen noch getrennt und tragen gesondert die Cilien. Nach Strasburger copuliren die Gameten von *Acetabularia* auch in umgekehrter Richtung. Vielfach ist die Vereinigung von mehr als zwei Gameten constatirt worden, so von Dodel bei *Ulothrix*, von Suppanetz (Mitgeteilt von Rostafiński Mem. de Cherbourg 1875 T. 19) bei *Hydrodictyon*, von Strasburger bei *Acetabularia*, bei welcher Pflanze sogar vier und mehr Schwärmer sich zu einer Masse vereinigen können. Wir werden auf diesen Punkt jedoch später noch einmal zurückkommen.

Die Zygote schwärmt nach der Vereinigung noch mehr oder minder lange; bei *Pandorina* kommt sie bald zur Ruhe, sehr lange bewegen sich noch die Zygoten von *Acetabularia* und *Dasycladus*.

Zwei interessante Angaben finde ich über das Verhalten der noch beweglichen Zygoten zum Licht. Die erste von Hennegui (Compt. rend. 1876), der an *Volvox dioicus* constatirte, dass die befruchteten Eier das Licht flohen, während die unbefruchteten demselben zustrebten. Dieselbe Beobachtung machte bald darauf auch Strasburger bei *Ulva  $\beta$  compressa* (Wirkung des Lichts und der Wärme auf Schwärmsporen p. 41).

Ueber die innern Vorgänge bei der Vereinigung der Gameten dürfte sich schwer mehr feststellen lassen, als dass die Plasmamassen sich innig mit einander mischen und auch die Kerne miteinander verschmelzen. Ein eingehenderes Studium dieser Vorgänge wird durch die geringe Größe der copulirenden Gameten sehr erschwert.

Gegen die Deutung der vorstehenden Copulationsvorgänge als Befruchtungsakte sind von manchen Seiten Einwände erhoben worden. Besonders Cienkowski (Archiv f. mikr. Anat. Bd. 9) hat sich, gestützt auf das Verhalten der Myxomyceten und von Protozoen, entschieden dagegen ausgesprochen und sieht in der Verschmelzung nur einen gesteigerten Ernährungsprocess. Die Vorgänge in diesen Organismengruppen sind aber wol, trotz der wertvollen Untersuchungen, welche schon darüber vorliegen, noch lange nicht genug aufgeheilt, als dass ihnen in der vorliegenden Frage schon ein großes Gewicht beigelegt werden könnte.

Besonders aber hat man das Vorhandensein einer wirklichen geschlechtlichen Differenz zwischen den copulirenden Gameten nicht zugeben wollen, während Pringsheim von Anfang an männliche und weibliche Schwärmer ausdrücklich unterschieden hatte. In der Tat zwingen uns die vorliegenden Tatsachen seiner Anschauung beizustimmen. Nach Strasburger copuliren nur die Gameten aus verschiedenen Sporen bei *Acetabularia*, nach Dodel tritt bei *Ulothrix* niemals Copulation ein zwischen den Microzoosporen derselben Zelle, wol aber zwischen den aus verschiedenen Zellen eines Fadens stammenden Schwärmern. Nach Areschoug (Bot. Notiser 1876 Nr. 5) copulirten die Microzoosporen von *Enteromorpha compressa* oft sehr zahlreich, zuweilen nur spärlich oder gar nicht. Rostafiński konnte Copulation bei derselben Pflanze (Mém. de Cherbourg 1874) nicht constatiren. Diese widersprechenden Beobachtungen sind nur erklärlich, wenn wir die Gameten als männlich und weiblich differenzirt betrachten. Es kann dann nicht weiter auffallen, wie auch Strasburger (Bot. Ztg. 1877 p. 755) hervorgehoben hat, dass die Gameten sich teilweise vollkommen indifferent gegen einander verhalten, ebenso wenig wie es auffällt, dass die Spermatozoiden nicht unter sich copuliren. Einen unwiderleglichen Beweis für den geschlechtlichen Gegensatz der Ga-

meten glaubt der Verfasser bei *Dasycladus* geliefert zu haben. Hier sind zweierlei Gruppen morphologisch durchaus identischer Pflanzen zu unterscheiden, welche auch durchaus identische Gameten liefern. Die Gameten jeder Gruppe sind vollkommen indifferent gegen einander, auch wenn sie von verschiedenen Exemplaren stammen. Copulation findet aber sofort und sehr reichlich statt, wenn solche aus den beiden verschiedenen Gruppen vereinigt werden.

Den Grund für die verschiedenen Resultate bei den Gameten einer und derselben Species hat man oft in einer momentanen Indisposition derselben, oder in ungünstigen Culturbedingungen und dergl. finden wollen. In dem vorliegenden Falle ist alles dies ausgeschlossen, denn dieselben Schwärmer, welche für sich indifferent sind, copuliren im nächsten Augenblick, wenn sie untereinander vermischt werden.

Die scheinbar sehr auffallenden Tatsachen, dass bei *Hydrodictyon* die Gameten aus derselben Zelle in Copulation treten, wie Suppanetz beobachtete, und ferner die Angaben von Klebs für *Chlorochytrium* und *Endosphaera*, können keineswegs als Grund gegen ihre geschlechtliche Differenzirung angeführt werden, denn da sogar morphologisch differente Spermatozoiden und Eier an derselben Pflanze und in nahe verwandten Zellen entstehen können, dürfen wir auch die entgegengesetzte geschlechtliche Differenzirung der aus verschiedenen Teilen einer Zelle hervorgehenden Produkte nicht für unmöglich halten, zumal wenn sie in so enormer Menge gebildet werden wie bei *Hydrodictyon*, bei welcher Pflanze nach A. Braun (Verjüngung in der Natur) 30,000—100,000 Microzoosporen in einer Zelle entstehen.

Von den zahlreichen Algenformen ausgehend, welche gleichgestaltete copulirende Schwärmer besitzen, scheinen sich nun in verschiedenen Gruppen unabhängig auch allmählich morphologische Differenzen der Geschlechtsprodukte neben der physiologischen eingestellt zu haben. Ein besonders schönes Beispiel bietet dafür die Gruppe der Volvocineen dar, in welcher *Pandorina*, und mehrere *Chlamydomonas*-arten copulirende Gameten besitzen, bei *Eudorina elegans* sind Spermatozoid und Ei schon gut durch ihre Größe unterschieden, beide aber beweglich, bei *Volvox* ist schließlich das Ei unbeweglich geworden. Eine ähnliche Steigerung der morphologischen Differenzirung der Geschlechtsprodukte zeigen die Siphoneen. *Acetabularia*, *Botrydium*, *Dasycladus* besitzen copulirende Gameten, *Bryopsis* hat, wie nach Pringsheim's (Monatsber. der Berl. Akad. 1871) Untersuchungen kaum noch zweifelhaft erscheinen kann, größere weibliche und kleinere männliche Schwärmer, ebenso *Coelium*; *Vaucheria* schließlich besitzt ruhende Eier und Spermatozoiden. Eine dritte derartige Parallelgruppe werden wir später bei den braunen Algen finden.

Auch nach dem Auftreten der morphologischen Differenz der Sexualzellen, bleibt der Vorgang der Befruchtung derselbe. Die Vereinigung von Sperma und Ei wurde zuerst von Pringsheim aus

seinen Beobachtungen an *Vaucheria sessilis* erschlossen, bald darauf aber von ihm in klassischer Weise für *Oedogonium ciliatum* bewiesen. Das Spermatozoid dringt hier durch die Oeffnung in der Wand des Oogoniums zu der frei liegenden Befruchtungskugel vor. Letztere zeigt vorn eine farblose Stelle, von Pringsheim Keimfleck oder Befruchtungsfleck genannt, für welche Namen jedoch die später von Strasburger vorgeschlagene Bezeichnung Empfängnißfleck adoptirt worden ist. Nur hier vermag die Vereinigung stattzufinden. Nachdem das Spermatozoid mit seiner Spitze die Befruchtungskugel berührt hat, sieht man es zuerst an dem Umfang derselben hin und her tastend. Aber schon im nächsten Moment sieht man es unter Aufgeben seiner Gestalt gleichsam berstend von der Befruchtungskugel aufgenommen werden und seine Masse sich ohne Rückstand mit der der letztern mischen. Auch bei *Vaucheria* konnte Pringsheim unmittelbar nach dem Zutritt der Spermatozoiden zum Ei das Auftreten eines größern hellen Körperchens innerhalb der Hautschicht des Eies nachweisen, über dessen Abstammung von einem eingedrungenen Spermatozoid kaum ein Zweifel obwalten kann.

Die befruchteten Eier umgeben sich bald mit einer festen Zellohülle und gehen bei allen Süßwasserformen in Dauerstadien über, welche erst in der nächsten Vegetationsperiode zur weitem Entwicklung gelangen.

Die unbefruchteten Eier (auch die nicht copulirten Gameten) sterben fast ausnahmslos nach einiger Zeit ab, nur in wenigen Fällen wurde parthenogenetische Weiterentwicklung constatirt, so von Pringsheim bei *Oedogonium*, von A. Braun bei *Chara crinita*, bei welcher Pflanze die parthenogenetische die allein bekannte Entwicklungsweise bildet (Abhandl. der Berl. Akad. 1856).

Ein interessanter Fall von Parthenogenesis wurde von Rostafinski bei *Botrydium* aufgefunden (Bot. Zeitg. 1877). Die Sporen dieser Pflanze, welche nach kurzer Ruheperiode nur geschlechtlich differenzirte für sich keimungsunfähige Gameten lieferten, erzeugten nach zweijähriger Ruhe nur ungeschlechtliche, unmittelbar keimende Schwärmer. In anderer Weise sind nach Dodel bei *Ulothrix* die Microzoosporen, wenn sie nicht copuliren, teilweise keimungsfähig, erzeugen aber nicht wie die Zygoten Dauerstadien, sondern unmittelbar vegetative Pflanzen. Vielleicht fällt jedoch dieser Fall unter einen andern, später zu erörternden Gesichtspunkt.

Den Chlorosporeen schließen sich am unmittelbarsten mit ihren Befruchtungsvorgängen die braunen Algen an, die Phaeosporeen, Cutleriaceen und Fucaceen. Wie wir schon im Anfang unserer Betrachtung sahen, machten zuerst Thuret und Decaisne (Ann. d. se. nat., Botan. 1845) auf das Vorhandensein spermatozoidenartiger Schwärmer bei den Fucaceen aufmerksam, während die großen Sporen derselben schon längere Zeit bekannt waren. Dieselben Forscher

zeigten dann experimentell (Extrait des mém. de la soc. des se. nat. de Cherbourg 1853), dass bei Trennung der letztern von den erstern die Keimung unterbleibe, bei der Vereinigung aber reichlich stattfindet. Für die Cutleriaceen wies ebenfalls Thuret (Ann. des se. nat. Sér. III, T. 14 und 16) das Vorhandensein zweier verschieden gestalteter Schwärmerformen nach, während er bei den eigentlichen Phaeosporeen zwar zwei verschiedene Sporangienformen — die unilocularen und plurilocularen — auffand, aber in beiden die Bildung gleichgestalteter und unmittelbar keimender Schwärmer nachwies. Der direkte Nachweis für die Befruchtungsvorgänge bei den braunen Algen ist erst in der jüngsten Zeit geliefert worden.

So weit die noch unvollständigen Untersuchungen allgemeinere Schlüsse erlauben, entstehen bei den Phaeosporeen die Geschlechtsprodukte in den plurilocularen Sporangien durch fortgesetzte Zerklüftung des Inhalts derselben, die letzten Teilzellen liefern unmittelbar die Schwärmer. Bei den Cutleriaceen werden die Geschlechtsprodukte in ähnlicher Weise in plurilocularen Antheridien und Oogonien gebildet. Dagegen erfolgt bei den Fuaceen die Bildung der Spermatozoiden und Eier simultan in den Behältern. Die Eier entstehen nach den Gattungen einzeln, zu zwei, vier oder acht in den Oogonien und werden ausnahmslos vor der Befruchtung entleert. Mit Ausnahme der Fuaceeneier sind die Geschlechtsprodukte der braunen Algen ebenfalls bewegliche Schwärmer, sie sind aber durch zwei ungleichwertige Cilien charakterisirt, die seitlich am Körper des Schwärmers inserirt sind; eine lange nach vorn gerichtete, welche hauptsächlich als Bewegungsorgan dient, eine zweite kürzere, welche nachgeschleppt wird und gleichsam das Steuer bildet. Im Uebrigen besitzen sie entsprechend den Schwärmern der Chlorosporeen eine hyaline vordere Partie mit einem stark lichtbrechenden braunen Körper an einer Seite.

Angaben über einen geschlechtlichen Vorgang bei Phaeosporeen wurden zuerst von Areschoug gemacht (Observationes physiologicae III). Derselbe beschrieb eigentümliche Bildungen bei jungen Keimpflanzen von *Dictyosiphon hippuroides*, welche in drei Tagen am Boden eines Culturgefäßes sich aus ausgetretenen Schwärmern gebildet hatten. Hiernach sollen die einzelligen mit Haut umgebenen Keimpflanzen Fortsätze gegen einander treiben, die Scheidewand an der Berührungsstelle soll aufgelöst werden und der Inhalt der einen Zelle in die andere übertreten, worauf dann letztere zu einem längern Faden auswächst. Ein solcher Vorgang würde nun bei den Phaeosporeen durchaus isolirt dastehen und, da die Beobachtungsmethode Areschoug's als wenig zuverlässig erscheinen muss (keine seiner Angaben stützt sich auf direkte Beobachtung), auch die gegebenen Abbildungen andere Deutung zulassen, so dürfen wol erst weitere Bestätigungen abgewartet werden, bevor die Richtigkeit derselben als sichergestellt erscheinen kann.

Vor einigen Jahren hat dann Goebel (Bot. Zeitung 1878) weitere Angaben über den Copulationsprocess bei zwei Phaeosporeenformen gemacht. Derselbe gibt an, dass bei *Ectocarpus pusillus* und *Giraudia sphaclarioides* Copulation der Schwärmer stattfindet in derselben Weise wie bei den Chlorosporeen, jedoch nur wenn dieselben zu gleicher Zeit aus verschiedenen benachbarten plurilocularen Sporangien austreten. Auch diese Angaben können vorläufig noch nicht als hinreichend sichergestellt gelten. Der Verfasser, der Gelegenheit hatte beide von Goebel untersuchten Pflanzen an demselben Orte und zu derselben Zeit eingehend zu studiren (Mitt. der zool. Station zu Neapel II. 3), konnte einen derartigen Copulationsprocess, dessen Beobachtung nach Goebel sehr leicht sein soll, nicht constatiren, er fand dagegen bei der einen Pflanze, *Ectocarpus pusillus*, in großer Menge Schwärmer von unregelmäßiger Gestalt in den Kulturen, welche durchaus den von Goebel für dieselbe Pflanze abgebildeten Zygoten glichen, welche aber sicher keine Copulationsprodukte waren. Zudem konnte Goebel weder das Verhalten der Cilien bei seinen Zygoten noch auch den Verbleib der leicht sichtbaren roten Punkte der Schwärmer nachweisen.

(Fortsetzung folgt.)

### Zur Histologie der Retina.

1) Denissenko, Mitteilung über die Gefäße der Netzhaut der Fische. Arch. f. mikrosk. Anat. 1880. Bd. XVIII. S. 480—486. Taf. XXII. Fig. A. — 2) Derselbe, Ueber den Bau der äußern Körnerschicht der Netzhaut bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. 1881. Bd. XIX. S. 395—442. Taf. XXI. — 3) W. Krause, Ueber die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. f. mikr. Anat. 1881. Bd. XIX. S. 309—315. Taf. XVII.— 4) Boll, Thesen und Hypothesen zur Licht- und Farbenempfindung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1881. S. 1—39. — 5) Denissenko, Ueber den Bau und die Funktion des Kammes (Pecten) im Auge der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. 1881. Bd. XIX. S. 733. Taf. XXXIV.

Seit der Entdeckung des Sehpurpurs hatte die eigentliche Histologie der Retina etwas ausgeruht — ohne Zweifel, weil jeder Untersucher sich vorzugsweise dieser neuen und imponirenden Erscheinung zuwandte. Manche morphologische Notizen sind freilich in den Arbeiten namentlich von Kühne und seinen Schülern über die Photochemie der Netzhaut enthalten, die später ihre Früchte tragen oder nutzbringende Verwendung finden werden.

Denissenko (1) bestätigte beim Aal die vom Ref. in der Retina dieses Fisches früher (Die *Membrana fenestrata* der Retina 1868 S. 28) beschriebenen Blutgefäße. Bekanntlich haben mit Ausnahme der Säuger (und des Aals) alle übrigen Wirbeltiere anangische Netz-

häute. Nur bei einigen Cheloniern sah W. Müller (Beiträge zur Anatomie und Physiologie, als Festgabe für C. Ludwig. 1875. H. II. S. LIII) ebenfalls Blutgefäße.

Denissenko bestätigte die letztern nicht nur in der nervösen Schicht der Retina beim Aal, sondern glaubte solche auch in der Stäbchen- und Zapfenkörnerschicht dieses Fisches, ferner beim jungen Karpfen, nicht aber beim alten Aal aufgefunden zu haben. Die erst-erwähnte Angabe wurde, bald nachdem sie gemacht war, von Kühne und Sewall (Unters. aus d. physiol. Institut. zu Heidelberg 1880. Bd. III. S. 253) bestätigt.

Dagegen erklärte Denissenko in Betreff der mitgetheilten Altersverschiedenheiten u. s. w., dass eine ziemlich leicht erklärliche Verwechslung zwischen Aalaugen und Karpfenaugen vorgelegen habe. Allerdings ist der Bau der Retina ein offenbar für die Gesamtorganisation der Tiere so wichtiges und mit demselben so innig verknüpftes Moment, dass man aus der Untersuchung eines mikroskopischen Präparats der Retina, wie Ref. schon früher hervorgehoben hat, nicht nur die Gattung, sondern in einzelnen Fällen (z. B. bei den Eulen) sogar die Art bestimmen konnte. Ausnahmen von dieser Regel sind nur scheinbar: so kommen bei Beuteltieren (*Halmaturus*) gefärbte Oeltropfen in den Zapfen-Innengliedern vor, wie sie sonst nur die Vögel und Reptilien besitzen. Aber die Beuteltiere stehen mit den letztern resp. mit den Sauriern, wie man annimmt, in irgend welchem phylogenetischem Zusammenhange. Wenn man nun auch ein unbekanntes Auge durch mikroskopische Untersuchung der Retina gleichsam zoologisch bestimmen könnte, so ist es doch eine andere Sache, falls ein zufälliger Irrtum eintritt und man zugleich den Bau der betreffenden Retinae noch nicht genau kennt. Jedenfalls ist nicht zu bezweifeln, dass Denissenko's vermeintliche alten Aalaugen solche von jungen Karpfen und natürlich anangisch, sowie andererseits die vermeintlichen jungen Karpfenaugen in Wahrheit Augen von alten Aalen und ebenso selbstverständlich blutgefäßhaltig waren.

Ist es hienach nicht gelungen, auch die Netzhaut des Karpfens aus der Reihe der anangischen zu streichen, so wies andererseits Ref. (3) bei wenigstens meterlangen, also keinesfalls jugendlichen Aalen Blutgefäße nach. Dieselben treten aber nicht in die Stäbchen- und Zapfenkörnerschicht (sog. äußere Körnerschicht) ein. Der Anschein eines solchen Verhaltens resultirt nur daraus, dass die äußere, chorioidealwärts gerichtete Hälfte der (innern) Körnerschicht beim Aal abweichend von anderen Fischen aus relativ kleinen, kugligen, stark chromatophilen, d. h. Hämatoxylin und Karmin begierig aufnehmenden Elementen (innern Körnern) besteht. Die Stäbchen- und Zapfenkörnerschicht wird aber durch eine einzige Reihe resp. Kugelschale von Körnern gebildet, die sich weit schwächer färben. Bekanntlich richtet sich die relative Dicke dieser Schicht bei den ver-

schiedenen Wirbeltieren im Allgemeinen (vergl. unten) nach dem Querdurchmesser der Stäbchen und Zapfen. Wo der letztere Durchmesser gering ist, drängen sich die zugehörigen (äußern) Körner in vielen Lagen über einander; wo der Querdurchmesser bedeutend sich herausstellt, sind nur einige wenige solcher Lagen vorhanden, z. B. bei Anuren. Da der Aal beträchtlich dicke Zapfen und Stäbchen besitzt, so erklärt es sich, dass, wie gesagt seine Stäbchen- und Zapfenkörner nur eine einzige Lage bilden, deren Dicke geringer ist, als die Länge eines roten Blutkörperchens beim Aal. Selbstverständlich treten in diese so dünne Schicht keine Blutgefäße. Uebrigens dürften die wirklichen Stäbchenkörner, die wegen ihrer schlanken Beschaffenheit als geringe Anschwellungen der Stäbchen-Immenglieder erscheinen, bereits von Max Schultze (1866) abgebildet worden sein.

Letzterer Forscher hatte wie bei andern nächtlichen Tieren die damals schon bekannten Zapfen des Aals gelehnet, während Ref. (l. c. 1868) davon eine Abbildung gegeben hatte. Seitdem hatte die Controverse, wie schon früher bemerkt, so ziemlich geruht und es ist deshalb interessant, dass sowol Denissenko als Kühne und Sewall die Zapfen in der Aal-Retina neuerdings bestätigen.

Was die Zapfen der nächtlichen Tiere anlangt, so sind sie bei sämtlichen leichter zugänglichen jetzt nachgewiesen. Zuerst hatte Ref. (1868) sie bei den Eulen gezählt und ihre Anzahl auf einen Quadratmillimeter Netzhaut eben so groß wie beim Falken (*Falco buteo*) gefunden. In der That liegt der Unterschied im Bau der Retina bei den nächtlichen Tieren weder in stärkerer Ausbildung des Schpuppurs, woran man a priori denken könnte, noch im vermuteten Fehlen der Zapfen. Was den erstern anlangt, so haben zwar die Ratte, wie schon Max Schultze (1866) mittheilte, und der Aal, wie Kühne nachwies, intensiv violettrote Netzhäute. Dagegen fehlt der Schpuppur oder das *Photosthesin*, unter welchem Namen Ref. (Specielle oder descriptive Anatomie 1879 S. 363) Sehrot, Schpuppur und Sehgrün zusammengefasst hat, den Fledermäusen anscheinend gänzlich. Wenigstens konnte weder Kühne (1877) bei *Rhinolophus hipposideros* noch Ref. (1879) bei *Vespertilio Daubentonii* eine Spur davon entdecken. Was die Zapfen anlangt, so ist es bei allen nächtlichen Tieren sehr leicht, Zapfenfasern nachzuweisen (Ref.), welche in regelmäßigen Abständen die Stäbchen- und Zapfenkörnerschicht durchsetzen. Aber auch die Zapfen selbst sind demonstriert. Von der Fledermaus, der Maus und dem Meerschweinchen wurden sie vom Ref. abgebildet, obgleich sie Frey (1876) noch neuerdings ausdrücklich bestritten hatte. Nicht minder ist die Retina des Iltis, *Mustela putorius*, mit Zapfen ausgestattet (Ref. 1876). Vom Kaninchen hat Orth (1881) gelegentlich eine Abbildung gegeben, während Max Schultze bei diesem Tier nur Andeutungen von Zapfen gefunden zu haben angab. Selbst der Maulwurf besitzt nicht nur, was man durch

Leydig weiß, sehr zahlreiche und feine Stäbchen, deren geringer Dickendurchmesser ohne Zweifel der Myopie und dem ausgebildeten Raumsinn des innerhalb enger Erdgänge existirenden Tiers entsprechen dürfte, sondern auch Zapfen, wie Dr. Costa aus Chili, der während des Sommers 1881 im Laboratorium des Ref. arbeitete, kürzlich gefunden hat.

Die einzige durchschlagende Differenz zwischen den Netzhäuten der nächtlichen und der Tagetiere besteht, wie Ref. früher (1858) angegeben hat, in der relativen Länge der Außenglieder bei den Nachtieren. Daraus erklärt sich zugleich in einfachster Weise, dass man in der Flächenansicht der frischen Retina — welche Untersuchungsmethode M. Schütze damals noch anwendete — die Zapfen vermisst oder nur Spuren von solchen wahrnimmt.

Es ist vielleicht zur Charakterisirung der sog. nächtlichen Tiere von Nutzen, die Unterscheidungen hier zu erwähnen, welche Ref. (Arch. f. mikr. Anat. 1876 Bd. XII S. 776) früher vorgeschlagen hat.

Nykteropisch sind die Augen der nächtlichen Tiere z. B. der Eulen.

Hesperopische Augen gestatten den Tieren bei Abend auf Raub auszugehen, wie den Fledermäusen.

Perotisch können die verkümmerten rückgebildeten Augen von blöden Höhlenbewohnern genannt werden wie der *Proteus anguineus*. Letzterer besitzt gleichwol (rudimentäre) Zapfen und Stäbchen.

Hemeropisch würden die am häufigsten vorkommenden Augen der Tagtiere heißen. Beispiel: der Mensch.

Heliopisch endlich sind solche Tiere, deren Augen direktes Sonnenlicht ohne zu blinzeln ertragen wie z. B. das Kaninchen.

Hauptsächlich auf das vermutete Fehlen der Zapfen bei den nächtlichen Tieren war die Hypothese gegründet worden, dass die Zapfen der Farbenempfindung, die Stäbchen der einfachen Lichtempfindung dienen.

Betrachtet man die mannigfach gefärbten bunten Oeltropfen in den Retinazapfen z. B. der Vögel, so kann man in der That schwer sich von der Vorstellung loslösen, dass diese Elemente mit der Farbenempfindung, die farblosen Stäbchen nichts mit der letztern zu tun haben. Dazu kommt, was schon Michaelis (1837) wusste, dass die meisten Eulen nur blassgelbe Oeltropfen in ihren Zapfen besitzen, obgleich letztere, wie oben gesagt, nicht minder zahlreich sind, als beim Falken.

Nach der Entdeckung des Photoesthesin oder eigentlich der Empfindlichkeit des Sehrots gegen Licht kam Boll (4) zu einer andern Anschauung. Die roten und grünen Stäbchen des Frosches könnte man neben den wie bei den Eulen mit blassgelben Oeltropfen versehenen Zapfen des erstern Tiers nicht wol von den Farbenempfindungen ausschließen. Unter Zugrundelegung der Dreifarben-

theorie von Young und Helmholtz gelangte Boll jedoch zu dem auffallenden Schluss, dass die Stäbchen grün, die Zapfen rot und die Pigmentzellen der Retina violett empfinden sollten. Helmholtz (4 S. 3), wie gleich hier bemerkt werden mag, würde lieber umgekehrt den Zapfen die blaue, den Pigmentzellen die rote Empfindung zuschreiben.

Zunächst liegt der Schwerpunkt auf der Frage, ob man mit Helmholtz drei, oder mit Hering vier Grundempfindungen annehmen soll. In der Vogelretina fand Ref. (1868) vier Sorten von Oeltropfen, nämlich rote (carmoisin), gelbe (orange und canariengelb), grüne (grünlichgelb) und blaue (blassblau, anscheinend farblos). Die bläulichen, lange Zeit bezweifelten Oeltropfen sind von Dobrowolsky (1871) und von Hoffmann (1877), der seiner Zeit in Engelmann's Laboratorium arbeitete, bestätigt worden.

Bekanntlich sollten die Grundfarben ursprünglich durch Beobachtungen an Farbenblinden ermittelt werden. Nun haben neuerdings v. Hippel (Arch. f. Ophthalmol. 1880 Bd. 26, 2. S. 176) u. A. Fälle beobachtet, in denen die Betreffenden nur auf einem Auge farbenblind und zwar rot-grünblind waren. Sie unterschieden mit dem farbenblinden Auge nichts als Blau und Gelb. Dies spricht doch sehr entscheidend für die von vielerfahrenen Ophthalmologen wie D. Stilling immer vertretene Anschauung, dass Rot-Grün, Blau-Gelb die Grundfarben sind. Auch Preyer (1880) erklärte kürzlich die Dreifarben-theorie für unhaltbar.

Wie dem sei, so legte Boll ganz einfach die besonders aus W. Müller's Abbildungen hervorleuchtende Tatsache zu Grunde, dass die Zapfen kürzer sind, als die Stäbchen. Danach kann man drei lichtempfindliche Schirme unterscheiden, die von der Cornea an gerechnet so aufeinander folgen: hintere Enden der Zapfen, hintere Enden der Stäbchen, Pigmentzellen der Chorioidea. Sie sollen die Empfindungen: rot, grün und violett vermitteln (s. oben).

An den Pigmentzellen sind freilich keine Nerven nachgewiesen. Auch würden ihre Dimensionen schlecht zu der Empfindlichkeit der *Fovea centralis* des Menschen passen, während bekanntlich der Querdurchmesser der dort befindlichen Zapfen (0,003) mit der physiologisch ermittelten Leistungsfähigkeit der Fovea gut übereinstimmt. [Ref. benutzt die Gelegenheit, einen störenden Druckfehler zu berichtigen: der Durchmesser der *Fovea centralis* beträgt nach des Ref. Abbildung (Allg. Anatomie 1876 Fig. 93) nicht 0,1 (dieses Centralblatt Nr. 8 S. 240), sondern 0,2 mm.] — Jedenfalls repräsentirt aber die Pigmentschicht der Retina das Epithel in der hintern Hälfte der primären Augenblase, und wenn man dasjenige der vordern Hälfte oder die Stäbchen und Zapfen für lichtempfindend hält, so würde der gleiche Schluss für das Pigmentepithel wohl gestattet werden müssen — falls dasselbe Nerven hätte!

Hiervon abgesehen, so steht der Hypothese, wonach durch die

Stäbchen das grüne Licht empfunden werden soll, schon die *Macula lutea* des Menschen entgegen. Denn hier sind keine Stäbchen und ebensowenig verschieden lange Zapfen, an die Boll gedacht zu haben scheint, vorhanden und es wird doch daselbst Grün empfunden. Es schien dem Ref. deshalb wahrscheinlicher, dass die verschieden gefärbten Oeltropfen der Vogel- und Reptilienretina den Effekt haben, Lichtwellen von ganz bestimmter Länge (carminroth, orange, grünlichgelb, blau) auf die Nervenenden fallen zu lassen.

Die Frage nach der Nervenendigung des *N. opticus* wird zwar seit H. Müller und Kölliker allgemein als zweifellos erledigt angesehen. Beinahe Niemand zweifelt, dass die Stäbchen und Zapfen diese Endigung darstellen. Da dieselben entwicklungsgeschichtlich nicht etwa den Epithelialzellen des Centralkanal des Rückenmarks, sondern nur den Cilien derselben zu homologisiren sind — mit letzteren haben sie beiläufig bemerkt beim neugeborenen Kaninchen die größte Aehnlichkeit (Ref. 1868) — so läuft die Frage auf diejenige des Zusammenhangs der Stäbchen- oder Zapfenfasern mit den Ganglienzellenausläufern in der Retina hinaus.

Unendlich oft ist ein solcher Zusammenhang behauptet und fast eben so oft gezeigt worden, dass es sich um (bindegewebige) Radialfasern, anstatt um (direkte oder) indirekte Ganglienzellenausläufer gehandelt hatte. Einige waren auch geneigt, an der von keinem Gerinnern als Brücke gelieferten, physikalischen Deduktion festzuhalten, wonach die Außenglieder der Stäbchen und Zapfen die in ihr Inneres eingetretenen Lichtwellen total reflektiren.

Sie könnten letztere auf die wirklichen Opticusenden reflektiren. Man könnte auch fragen, ob sich hierüber nicht etwas auf physiologischem Wege wahrscheinlich machen ließe.

Nach Boll wird das Sehrot (im Gegensatz zum Sehgrün) durch grüne Strahlen am schnellsten zerstört. Sind die Stäbchen nun Opticusenden, so würden die roten Stäbchen durch grüne Strahlen am stärksten erregt werden. Umgekehrt: wenn die Stäbchen das auf sie fallende Licht nur reflektiren, so können die roten Stäbchen wesentlich nur rotes Licht zurücksenden, sie würden in diesem Falle der Rotempfindung dienen.

Grüne Stäbchen sind bisher außer bei *Rana temporaria* und *R. esculenta* von der Kröte (Kühne), blaugrüne aber auch vom Falken (Ref. Specielle oder descriptive Anatomie 1879 S. 363) bekannt. Aus den Lebensgewohnheiten des Frosches, zusammengehalten mit der sehr überwiegenden Anzahl seiner roten oder violettroten Stäbchen, lässt sich über obige Frage leider nichts entnehmen. Offenbar empfindet freilich der Frosch für gewöhnlich vorwiegend grünes Licht (im Gras u. s. w.), er könnte aber seiner Nahrung wegen um so mehr darauf angewiesen sein, auf andersfarbige Strahlen zu achten.

(Schluss folgt.)

## H. Munk, Ueber die Funktionen der Grosshirnrinde.

Die gesammelten Abhandlungen Munk's, welche unter obigem Titel erschienen, sind schon in Nr. 1 dieses Blatts angezeigt worden. Um jedoch den Leser besser in den Stand zu setzen, das folgende Referat über die Fortsetzung der Munk'schen Untersuchungen zu verstehen, teilen wir hier nochmals eine kurze Inhaltsangabe der ältern Untersuchungen unter Beifügung der Originalfiguren mit.

Die Großhirnrinde zerfällt, gleichmäßig an beiden Hemisphären, in eine Anzahl verschiedener Gebiete, deren jedes einem bestimmten Sinn zugehört, derart, dass in ihm die spezifischen Empfindungen und Wahrnehmungen dieses Sinnes zustandekommen. In der Rinde des Hinterhauptslappens hat die Lichtempfindung, die Gesichtswahrnehmung statt; ist diese Rindenpartie, die Sehsphäre, beiderseits entfernt oder zerstört, so ist das Tier vollkommen blind. In der Rinde des Schläfenlappens kommt es zur Schallempfindung, zur Gehörs wahrnehmung; beiderseitige Zerstörung dieser Hörsphäre bringt Taubheit des Tiers

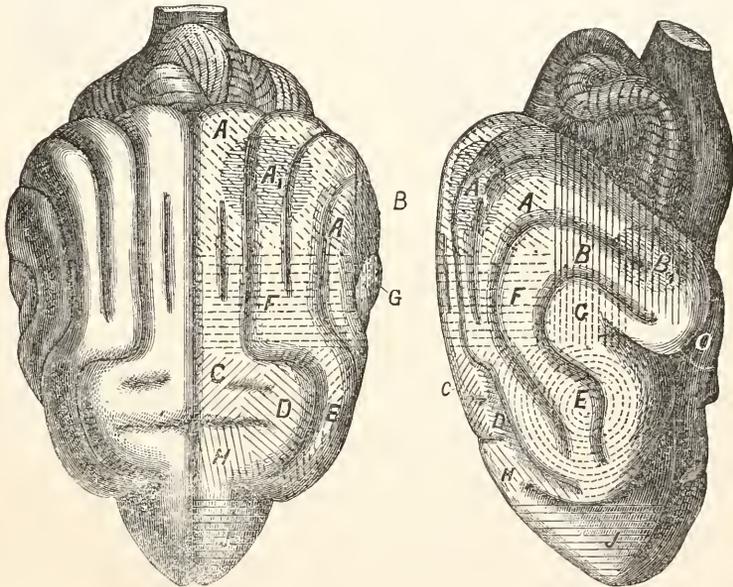


Fig. 1. Großhirnrinde des Hundes.

A Sehsphäre. B Hörsphäre. O Riechsphäre. C—J Fühlsphäre.  
 D Vorderbeinregion der Fühlsphäre. C Hinterbeinregion. E Kopffregion  
 F Augenregion. G Ohrregion. H Nackenregion. J Rumpffregion.  
 A<sub>1</sub> Partie der Sehsphäre, deren Abtragung Seelenblindheit, B<sub>1</sub> Partie der Hörsphäre, deren Abtragung Seelentaubheit setzt.

mit sich. Unterhalb der Hörsphäre an der Basis des Hirns in der Rinde des *Gyrus hippocampi* ist das Centralorgan des Geruchssinnes

gelegen, die Riechspähre, mit deren beiderseitiger Vernichtung alle Geruchswahrnehmung erloschen ist. Von größter Ausdehnung ist diejenige Rindenpartie, welche zu dem Gefühlssinne des Körpers in Beziehung steht, in welcher die Hautgefühle, die Muskelgefühle und die Innervationsgefühle zustandekommen: diese Fühlspähre erstreckt sich über den Scheitellappen und den Stirnlappen. Nur die Schnecksphäre ist noch nicht aufgefunden; sie ist in einem kleinen Rindenabschnitt an der Basis des Hirns vor der *Fossa Sylvii* zu vermuten.

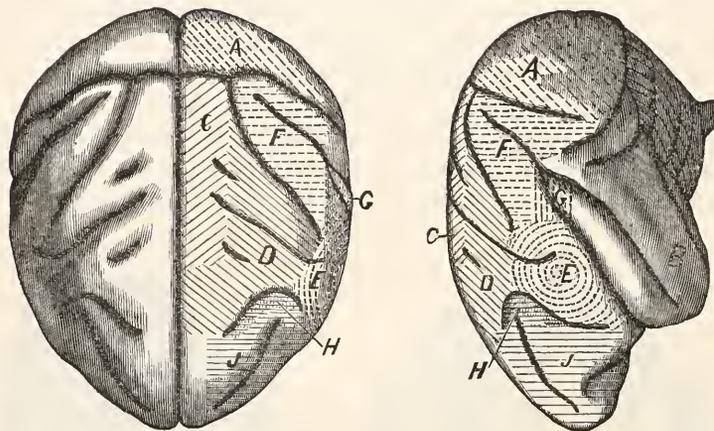


Fig. 2. Großhirnrinde des Affen.  
Die Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Die gleichnamigen Sinnessphären der beiden Großhirnhemisphären sind dabei insofern nicht gleichwertig, als sie in verschiedener Weise mit den peripheren Sinnesorganen verbunden sind; und zwar gehören meist Sinnessphäre und Sinnesorgan verschiedener Seiten zusammen, so dass von den Eindrücken, welche durch die Außenwelt oder sonst wie an der rechten Körperhälfte gesetzt sind, die Wahrnehmung in der linken Hirnhälfte erfolgt und umgekehrt. Aber auch innerhalb einer und derselben Sinnessphäre sind die verschiedenen kleineren Abschnitte der Sphäre wiederum von verschiedenem Werte; wenigstens für die räumlichen Sinne, deren Wahrnehmungen mit den sogenannten Lokalzeichen ausgestattet sind, ist dies bereits ausgemacht. Jede Fühlspähre setzt sich aus einer Anzahl von Regionen zusammen, deren jede zu einem bestimmten Teile der gegenüberliegenden Körperhälfte in Beziehung steht, so dass ausschließlich in ihr die Gefühle dieses Körperteils entstehen und durch ihre Entfernung oder Zerstörung dieselben Gefühle, aber eben auch nur die Gefühle dieses einen Körperteils verloren gehen. So sind eine Augenregion, eine Ohrregion

eine Kopf- (Gesichts- und Zungen-)region, eine Armregion, eine Beinregion, eine Nackenregion, eine Rumpfreigion an jeder Fühlspähre zu unterscheiden. Von der Sehspähre ist das größere mediale Stük dem größeren medialen Teil der gegenseitigen Netzhaut, das kleinere laterale Stük dem kleinern lateralen Teil der gleichseitigen Netzhaut zugeordnet; und zwar sind die letztern lateralen Partieen von Sehspähre und Netzhaut desto kleiner, je kleiner das gemeinschaftliche Gesichtsfeld beider Augen bei dem Tiere ist, beim Hunde also kleiner als beim Affen, und wiederum bei den verschiedenen Hundcrassen dort kleiner, wo die Divergenz der Augen größer ist. Ueberall aber ist dann jeder kleinste Sehspährenabschnitt mit einem bestimmten lichtempfindlichen Netzhautelemente verknüpft, und alle jene kleinsten Sehspährenabschnitte sind regelmäßig und continuirlich angeordnet wie diese Netzhautelemente, so dass die Schicht der wahrnehmenden Elemente der Sehspähre eine Projektion der lichtempfindlichen musivischen Netzhautschicht vorstellt. Mit der Entfernung oder Zerstörung einer kleinen Partie der Sehspähre ist demgemäß jedesmal gewissermaßen ein zweiter blinder Fleck an einer bestimmten Stelle der Netzhaut gesetzt, ein Fleck, diesmal natürlich blind nicht durch den Mangel der lichtempfindlichen Netzhautelemente, sondern durch den Verlust der zugehörigen wahrnehmenden Hirnelemente.

Innerhalb jeder Sinnesspähre kommen ferner, selbstverständlich mittels anderer Formgebilde, die Sinnesvorstellungen zustande und haben die Erinnerungsbilder der frühern Sinneswahrnehmungen ihren Sitz. Ein Tier, dem ungefähr die mittlern Partieen beider Sehspähren abgetragen sind, ist seelenblind, d. h. es sieht alles, erkennt aber nichts, das es sieht; und wenn ungefähr die mittlern Partieen beider Hörsphären fortgenommen sind, so ist das Tier seelentaub, d. h. es hört alles, versteht aber nichts, das es hört. Erst mit der Zeit lernt das Tier wieder, gerade wie in seiner Jugend, im einen Falle das Geschene kennen, im andern Falle das Gehörte verstehen, ganz allmählich und nur in dem Umfange, wie es jetzt Gesichts-, bez. Gehörs- wahrnehmungen macht und damit neue Erinnerungsbilder gewinnt. Es ist also am normalen Tier bloß ein Teil der Sinnesspähre mit Erinnerungsbildern besetzt, und dadurch ist dem Tier die Möglichkeit gewährt, seinen Schatz an Erinnerungsbildern immer noch zu vermehren. Dass aber die Erinnerungsbilder gerade etwa im mittlern Teil der Sinnesspähre angehäuft, gleichsam gesammelt sich finden, das hat wenigstens für die Sehspähre sich bereits verstehen lassen. Nicht von allen Sinneswahrnehmungen bleiben Erinnerungsbilder erhalten, sondern bloß von denjenigen Sinneswahrnehmungen, auf welche die Aufmerksamkeit gerichtet war. Gesichtswahrnehmungen dieser Art kommen aber immer unter Fixation des Objekts zustande, also mittels der Netzhautstellen des direkten oder deutlichen Sehens, welchen in den Sehspähren die mittlere Gruppe der wahrnehmenden

Elemente correspondirt. Nichts ist daher natürlicher, als dass auch die Formgebilde inmitten der Sphäre, welche mit den letztern Elementen am engsten verbunden sind, zuerst, so zu sagen, mit Erinnerungsbildern besetzt werden, gewissermaßen die Erinnerungsbilder in der Reihenfolge, wie die Wahrnehmungen zuströmen, von einem centralen Punkte aus in immer größerem Umkreise deponirt werden. In der Fühlphäre sind die Gefühlsvorstellungen, welche den Gesichtsvorstellungen der Sphäre, den Gehörsvorstellungen der Hörsphäre entsprechen, mehrfacher Art: Berührungs- oder Druckvorstellungen, welche aus den Hautgefühlen, Lagevorstellungen, welche aus den Haut- und den Muskelgefühlen, Tast- und Bewegungsvorstellungen, welche aus den Haut-, den Muskel- und den Innervationsgefühlen hervorgehen. In jeder Region entstehen hier die Gefühlsvorstellungen und haben die Erinnerungsbilder der Gefühle ihren Sitz für denjenigen Körperteil, welchem die Region zugehört. Ist eine kleine Partie der Region entfernt, so hat das Tier die Tastvorstellungen verloren und auch die Bewegungsvorstellungen, so dass die willkürliche Bewegung des Körperteils aufgehoben ist, die ihre Ursache in jenen Bewegungsvorstellungen hat; Tast- und Bewegungsvorstellungen stellen sich dann aber mit der Zeit wieder ein. Ist eine größere Partie der Region abgetragen, so hat das Tier mit den Tast- und den Bewegungsvorstellungen auch die Lagevorstellungen eingebüßt, und wol die letzteren Vorstellungen stellen sich allmählich wieder her, nicht aber die Tast- und die Bewegungsvorstellungen. Nach noch größerer Abtragung sind auch die Lagevorstellungen für die Dauer vernichtet. Den bleibenden Verlust der Druckvorstellungen zu erzielen, bedarf es der Entfernung der ganzen Region; diese Druckvorstellungen entstehen, die Erinnerungsbilder der Druckgefühle haben ihren Sitz in der ganzen Ausdehnung der Region.

Endlich, wie mit dem Gedächtniss, verhält es sich mit der Intelligenz. So althergebracht auch der Glaube an die hohe Bedeutung der Stirnlappen ist, so haben doch diese Lappen nichts besonderes mit der Intelligenz zu schaffen, sie sind Regionen der Fühlphäre. Die Intelligenz hat überall in der Großhirnrinde ihren Sitz; denn sie ist der Inbegriff und die Resultirende aller aus den Sinneswahrnehmungen stammenden Vorstellungen, der vorbehandelten Sinnesvorstellungen und der aus diesen weiter entwickelten complicirteren Vorstellungen. Wo auch immer die Großhirnrinde in einiger Ausdehnung lädirt ist, regelmäßig findet sich die Intelligenz geschädigt, und zwar durch den Ausfall solcher einfacher und verwickelter Vorstellungen, welche die Sinneswahrnehmung der betroffenen Rindenpartie zur Grundlage haben. Ist genug Rindensubstanz übrig geblieben, welche von neuem der Sitz der verlorenen Vorstellungen werden kann, so ist eine Restitution möglich; andernfalls bleibt die Schädigung der Intelligenz unverändert für die Dauer bestehen. Hat die Läsion der Großhirn-

rinde eine beträchtliche Ausdehnung, oder combiniren sich kleinere Rindenläsionen in größerer Anzahl, so ist der Kreis der vorhandenen Vorstellungen dermaßen eingeengt und die Bildung neuer Vorstellungen derart verhindert, dass das Tier schon der groben Betrachtung als abnorm geistig beschränkt, als blödsinnig sich darstellt.

Alles dies ist allerdings durch die Versuche am Hund und am Affen ermittelt worden; aber gerade weil die Ermittlungen zunächst bloß auf die groben Funktionen der Großhirnrinde sich erstreckt haben, ist es nicht zu bezweifeln, dass dieselben auch für den Menschen Geltung haben. Schon haben pathologische Erfahrungen in diesem und jenem Punkte Bestätigungen geliefert; und der ausreichende Nachweis wird bald geführt sein, wenn nur die seltenen Krankheitsfälle, welche den Versuch zu ersetzen vermögen, in die Hände tüchtiger Aerzte gelangen. Das ist aber um so mehr zu wünschen, als bei der Schwierigkeit, die es hat, von den Tieren sichern Aufschluss über ihre Vorstellungen zu gewinnen, das tiefere Eindringen in das Gebiet überhaupt in wesentlichen Stücken der Pathologie wird vorbehalten bleiben.

Für das Verständniss der fortschreitenden Entwicklung des Säugthierhirns, nicht minder für die vergleichende Betrachtung der Hirne der Menschen ist mit dem neuen physiologischen Erwerb eine neue und breitere Grundlage geschaffen. Um so gesicherter ist diese Grundlage, als der Versuch am Tiere und die Beobachtung am Menschen bereits übereinstimmend dargethan haben, dass, wo ein Sinnesorgan oder ein Körperteil von Jugend auf gefehlt oder lange nicht funktioniert hat, auch der zugehörige Großhirnabschnitt in der Ausbildung zurückgeblieben oder verkümmert ist. Wüsste man es nicht, man könnte es jetzt z. B. aus der Form des hintern Endes des Grosshirns beim Igel, beim Maulwurf, bei der Fledermaus erschließen, dass diese Tiere nur mit einem sehr unvollkommenen Gesichtssinn ausgestattet sind. Selbst da noch, wo bloß die knöcherne Hülle des Hirns erhalten geblieben ist, wird, freilich in engern Grenzen, ein Urtheil möglich sein. Nicht bloß die Schädelhöhle wird Anhaltspunkte bieten können, sondern auch die äußere Form des Schädels; denn bei Tieren, welchen kurz nach der Geburt Sinnesorgane zerstört waren, haben sich am Schädel Deformitäten ergeben, welche den in der Ausbildung zurückgebliebenen Hirnpartien entsprachen.

---

## H. Munk, Ueber die Hörsphäre der Grosshirnrinde.

Monatsber. d. Kön. Akad. d. W. zu Berlin, Mai 1881.

Die im vorstehenden Artikel in Kürze referirten Untersuchungen Munk's erhalten in Bezug auf die Hörsphäre eine wesent-

liche Ergänzung und Erweiterung durch die vorliegenden neuen Studien. Es wurde damals schon festgestellt, dass es eine Hörsphäre gibt in dem Sinne wie eine Schsphäre, Fühlspähre, Riechspähre u. s. w. existirt. Dieselbe wurde im Schläfenlappen des Hundes nachgewiesen. Es gelang ferner schon damals im Innern der Hörsphäre eine circumscribed Rindenpartie zu erkennen, deren Zerstörung das Tier zwar nicht rindentaub, aber seelentaub machte. Ich erinnere daran, dass Munk sowol für den Gesichtssinn als für den Gehörsinn zweierlei Störungen unterscheidet, welche durch die Ausschaltung von Rindenteilen erzeugt werden können; erstens Rindenblindheit bezw. Rindentaubheit, dadurch charakterisirt, dass die betreffenden Sinneseindrücke überhaupt nicht zum Bewusstsein gelangen; zweitens Seelenblindheit bezügl. Seelentaubheit, bei deren Vorhandensein zwar die Eindrücke zum Bewusstsein gelangen aber wegen gänzlichen Mangels des auf diese Eindrücke bezüglichen Gedächtnisses nicht verstanden werden. Doch können die Gedächtnissbilder neu gesammelt und so das Tier dem normalen Zustande wieder zugeführt werden. Die Rindenstelle deren Zerstörung bloß Seelenblindheit nicht Rindenblindheit erzeugt ( $A_1$ ) liegt ungefähr in der Mitte der Schsphäre, ähnlich liegt die Stelle ( $B_1$ ), deren Zerstörung mit Seelentaubheit verbunden ist, in der Mitte der Hörsphäre. (Vgl. die Figuren S. 335 u. 336.)

Bei der großen Schwierigkeit, die es hat, an einem Hunde beide Hörsphären zu exstipiren und ihn dann noch dauernd am Leben zu erhalten, war Munk von seinen zuerst publicirten Versuchen nicht zufrieden gestellt. Er unternahm neue, und es gelang nun in der That die beiderseitige vollständige Exstirpation der Hörsphäre. Es ist diß deshalb von Wichtigkeit, weil es gerade im Gebiet des Gehörsinns nicht gut möglich ist, zu unterscheiden, welche Eindrücke durch das eine, welche durch das andere Ohr vermittelt werden.

Ein Hund, an welchem die Operation beiderseits gelungen ist, treibt sich mit den andern Hunden umher und zeigt keinerlei motorische Abnormitäten; Sehen, Riechen, Schmecken, Fühlen sind ebenfalls vollkommen normal, aber das Tier ist auf beiden Ohren vollkommen taub. Man kann das Tamtam schlagen, ohne dass es im Geringsten darauf reagirt. Dabei ist es auffallend, dass der Hund, wie Munk erzählt, nicht mehr die Ohren spitzt, wenn er etwas Besonderes sieht, wie das ja normale Hunde zu tun pflegen. Auch wird er, eine analoge Erscheinung, stumm. Er hört allmählich auf zu bellen — er gewöhnt es sich gleichsam ab — offenbar weil er keinen unmittelbaren Eindruck des Effekts seiner Anstrengungen mehr erhält.

Was die Ausdehnung der gesammten Hörsphäre betrifft, so umfasst sie am Hundehirn beiderseits die drei hintern Windungen des Schläfenlappens — die vorderste an die *Fossa Sylvii* gränzende Windung derselben ist also nicht mit einbegriffen — und reicht nach aufwärts etwa so weit wie man gewöhnlich den Schläfenlappen rech-

net, d. h. bis etwas über die Höhe in welcher das obere Ende der *Fossa Sylvii* liegt.

Nach Feststellung dieser Tatsachen stellte sich Verf. weiter die Fragen: steht eine Hörsphäre ausschließlich oder nur teilweise mit dem Gehörnerv der gekreuzten Seite in Verbindung? ferner: lassen sich in einer Hörsphäre noch funktionell differente Gebiete unterscheiden?

Die erste Frage wurde dadurch beantwortet, dass Hunden eine Hörsphäre und die Gehörsschnecke derselben Seite zerstört wird. Der Hund war vollkommen taub. Es ist dies nur möglich, wenn jede Hörsphäre einzig mit dem gekreuzten Gehörorgan in Beziehung steht. Es verhält sich also die Hörsphäre anders wie die Sehphäre, da wie Verf. früher gezeigt hat, ein Teil der Netzhautfasern in der Sehphäre derselben Seite seine Endigung findet.

Die Beantwortung der zweiten Frage stieß auf große Schwierigkeiten. Doch wurden dieselben soweit überwunden, dass festgestellt werden konnte: die vordern Abschnitte der Hörsphäre dienen zur Wahrnehmung hoher Töne, die hintern Abschnitte derselben zur Wahrnehmung tiefer Töne, die mittlern Töne sind zwischen und unterhalb dieser beiden Stellen lokalisiert, so dass, wenn man die einzelnen Lokalitäten miteinander verbindet, ein nach abwärts convexer Bogen entsteht, der das untere Ende der *Fissura postsylvia* (R. Owen) umfasst, und in dem von vorne nach hinten die Wahrnehmung der Töne von abnehmender Höhe lokalisiert ist.

Sigm. Exner (Wien).

## Das Eiweiss auf seiner Wanderung durch den Tierkörper.

Von

Dr. Schmidt-Mülheim (Proskau).

### II. Die Abzugsbahnen des Peptons aus der Darmhöhle.

Die Streitfrage, welche Abzugsbahnen die Nährstoffe bei ihrem Eintritt in den Organismus wählen, beginnt mit der Entdeckung des Lymphgefäßsystems durch Aselli, Rudbeck und Pecquet. Verstand es sich bis dahin von selbst, dass den Darmvenen allein die Arbeit zufiel, so eröffnete sich mit dem Nachweis der Chylusgefäße eine neue Bahn, welche die gesammte oder mindestens einen Teil der Resorption übernehmen konnte.

Auf Grund der Beobachtung Aselli's, dass die Chylusgefäße der Hunde zur Zeit der Verdauung eine rahmartige Flüssigkeit beherbergen, welche fastenden Tieren völlig fehlt, betrachtete man schon lange die Chylusbahnen als die einzigen Straßen für den Transport der Nähr-

stoffe in den Organismus, als man auch noch auf anderm Wege die hohe Bedeutung dieser Gefäße für die Resorption nachzuweisen suchte. Lower, Duverney, Astley Cooper u. A. durchschnitten oder unterbanden nämlich den *Ductus thoracicus*. Der Umstand, dass der Operation fast regelmäßig der Tod folgte, ließ in Verbindung mit den Beobachtungen, nach denen in Fällen mit günstigerem Verlauf der *Ductus Aeste* abschickte, welche noch eine freie Kommunikation mit der Blutbahn gestatteten, die Anschauung entstehen, dass die Absperrung des Chylus von der Blutbahn deshalb tödlich werde, weil nur die Chylusgefäße im Stande seien, dem Organismus die zu seinem Bestande erforderlichen Nährstoffe zuzuführen. Unhaltbar wird aber diese Anschauung sogleich, wenn man nur die Zeit berücksichtigt, welche von der Vollendung der Operation bis zum Eintritt des Todes verstrich. Denn mit Ausnahme von zwei Versuchstieren Colin's, welche den Eingriff 20 und 25 Tage überlebten, starben die übrigen Hunde ausnahmslos am zweiten bis zwölften Tag nach der Operation. Dieser Zeitraum aber ist durchaus ungenügend, um einen Hund auch bei vollständigster Entziehung der Nahrung dem Hungertode entgegenzuführen.

Diese Experimente können deshalb zu keiner Entscheidung der Frage dienen, welche Bahnen die Nährstoffe bei ihrer Resorption einschlagen, und genau dasselbe gilt auch für Versuche von Martin, Lister, Haller u. A. Diese glaubten nämlich den direkten Uebergang färbender Substanzen vom Darne aus in die Chylusgefäße beobachtet zu haben und schlossen hieraus auf eine Abfuhr der Nährstoffe mittels der Chylusgefäße. Spätere Beobachter, Hallé, Magendie, vorzüglich aber Tiedemann und Gmelin, haben ausnahmslos andere Resultate erhalten, und es kann wol kaum noch zweifelhaft sein, dass die Erstgenannten den Inhalt der Chylusgefäße erst besichtigten, nachdem so viel Zeit verstrichen war, dass die zuerst in die Blutbahn gelangten Farbstoffe in der Lymphe wieder erscheinen konnten.

Als die Fortschritte der physiologischen Chemie eine vergleichende Analyse von Chylus, Lymphe und Blut ermöglichten, da suchte man die Resultate derartiger Untersuchungen einer Beantwortung unserer Frage dienstbar zu machen. Schloss man zunächst aus der bloßen Anwesenheit von Eiweißkörpern innerhalb der Chylusgefäße auf eine direkte Wanderung dorthin vom Darm her, so war dieses nur so lange berechtigt, bis der Nachweis geliefert worden, dass sich die Lymphgefäße des Darms in dieser Hinsicht nicht anders verhalten wie die aller übrigen Körperteile, welche stets einen stark eiweißhaltigen Inhalt beherbergen. Von Bedeutung war hier namentlich der Nachweis Lesser's, dass selbst bei vollkommener Nüchternheit des Tiers aus den Darmwandungen ein gleicher Lymphstrom hervorgehen kann wie während der Verdauung. Auch die Beobachtung Brücke's, dass

einige Zeit nach dem Tode säugender Tiere geronnenes Eiweiß in den Chylusgefäßen anzutreffen ist, spricht nicht zu Gunsten einer Abfuhr der Eiweißkörper mittelst der Chylusbahnen. Denn für die Annahme Brücke's, dass es sich hier um resorbiertes Casein gehandelt habe, welches unter dem Einfluss einer postmortalen Säurebildung zur Ausscheidung gelangt sei, sind nicht allein die zu einer strengen Beweisführung gehörenden Erfordernisse nicht erfüllt, sondern es wird diese Annahme sogar erschüttert durch die weitem Mitteilungen desselben Autors, dass die Gerinnung auch dann anzutreffen seien, wenn gar keine Milch genossen wurde. Gleich wenig befriedigend sind die Schlüsse, die man aus den bisherigen Untersuchungen des Bluts der *Vena portae* gezogen hat. Keine Ausnahme hievon bilden die neuesten Versuche dieser Art von Drosdoff. Ohne den Nachweis geliefert zu haben, dass der Körper die Chylusbahnen nicht zu passiren im Stande war, also nicht indirekt den Blutstrom erreichen konnte, hat man einzig und allein aus der Anwesenheit von Pepton im Blute der Pfortader auf einen Uebertritt des Peptons in die Wurzeln dieses Gefäßes geschlossen.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass die Frage nach den Abzugswegen des Eiweißes noch durchaus offen war, und dass es namentlich an streng durchgeführten quantitativen Bestimmungen fehlte, wie sie Zawilski und von Mering für die durch die Chylusgefäße abgeführte Fett- und Zuckernahrung versucht haben, als ich auf Anregung des Herrn Geheimrat C. Ludwig den Versuch unternahm, die einer exakten Beantwortung der Frage entgegenstehenden Schwierigkeiten zu beseitigen.

Die einschlägigen Untersuchungen zerfallen in zwei Gruppen: die erste Gruppe beschäftigt sich mit dem Umfang der Eiweißabfuhr und des Eiweißumsatzes nach der Absperrung des Chylus von der Blutbahn, also unter Verhältnissen, unter denen allein die Blutbahnen als Abzugswegen in Betracht kommen konnten; der andern Gruppe gehören Versuche an, in denen durch vergleichende Peptonbestimmung in Chylus und Blut zur Zeit der Eiweißverdauung über die Resorptionsbahnen des Peptons Aufschluss zu erhalten gesucht wird.

Die Versuche der ersten Art gingen von folgender Ueberlegung aus: die Stickstoffausscheidung durch den Harn, welche uns bekanntlich einen Maßstab für den Eiweißumsatz im Organismus gewährt, ist bei Hunden, die kurze Zeit gehungert haben, sehr gering und besitzt für vierundzwanzigstündige Perioden einen annähernd constanten Wert. Reicht man unter diesen Verhältnissen einem Hunde Eiweißnahrung, so steigert sich der Eiweißzerfall in einem solchen Grade, dass der allergrößte Teil des verabreichten Eiweißes innerhalb 24 Stunden in Gestalt stickstoffhaltiger Harnbestandteile zur Ausscheidung gelangt. Kommt nun dieses Verhalten bei Tieren, deren Chylusstrom sich nicht mehr in das Blut ergießen kann, in Wegfall, so ist die hohe Bedeu-

tung der Chylusbahnen für die Eiweißabfuhr direkt nachgewiesen; ist aber das Umgekehrte der Fall, so spricht dieser Befund dafür, dass auch die Blutbahnen verdautes Eiweiß aus der Darmhöhle aufzunehmen vermögen.

Ehe nun den Versuchen dieser Art näher getreten werden konnte, mussten eigene Anschauungen über die Einwirkung der zur Absperrung des Lymphstroms notwendigen operativen Eingriffe auf das Befinden der Versuchstiere gewonnen werden.

Die Operation, durch welche der Abfluss des Chylus aufgehoben werden sollte, gestaltete sich in Folge der ungemein häufigen Anomalien im Einmündungsgebiet der Lymphgefäße umfangreicher, als vorherzusehen war. Dennoch hatte eine sorgfältig ausgeführte Operation bei antiseptischer Behandlung der Wunde keine nennenswerten Störungen im Allgemeinbefinden der Tiere im Gefolge. Wie lange diese nach der Ausschaltung des Chylus noch zu leben vermögen, ist mir unbekannt geblieben, da sie bereits kurze Zeit nach der Operation getötet wurden.

Bei der Autopsie zeigten sich regelmäßig umfangreiche Lymphstauungen. Schon bald nach der Unterbindung des Milchbrustganges und ev. auch seiner Verzweigungen werden die großen Lymphstämme, besonders der *Ductus thoracicus* und das *Receptaculum chyli* durch die nachrückende Flüssigkeit bedeutend ausgedehnt. Sie schwellen zu dicken Strängen an, die beim Ansteehen das Hervorquellen eines mächtigen Chylusstroms bewirken. Auch die in die Cisterne einmündenden Gefäße werden von dieser prallen Füllung betroffen. Diese Stauungen führten zu Infiltrationen des perivaseulären Bindegewebes. Von einer derartigen Infiltration wird zunächst das um die größten Gefäßstämme gelegene Gewebe betroffen, ganz besonders gilt dies für die Cisterne und den *Ductus thoracicus*. Von der Cisterne aus kann alsdann der infiltrierte Chylus dieselbe Wanderung anstellen, welche der Chirurgie von dem Eiter retroperitonealer Abscesse bekannt ist, und man trifft alsdann den Milchsaft in der Umgebung des Rectums und Afters, unter der Haut der Hinterschenkel und in dem Bindegewebe zwischen den Bauchmuskeln an.

War der Inhalt der Chylusgefäße fettfrei und durchsichtig, so besaß das Bindegewebe den gewöhnlichen ödematösen Habitus, war hingegen der Chylus fetthaltig und milchig, so zeigte das Bindegewebe eine milchige Infiltration. Bei großem Fettgehalt des Chylus erschien das Bindegewebe weiß wie Rahm.

Manometrische Messungen des Lymphdrucks wurden nicht vorgenommen; doch scheint es, als wenn schon ganz geringe Druckwerte zur Erzeugung der Chylus extravasate genügten, denn sie fanden sich selbst dann vor, wenn ein beim Hunde äußerst häufig vorkommender Ast des *Ductus thoracicus*, der ein umfangreiches Abfließen des Chylus in das Venengebiet der rechten Seite gestattet, nicht unterbunden war.

Astley Cooper, der nach der Unterbindung des Milchbrustgangs gleichfalls Chylusergüsse beobachtet hat, lässt selbige durch eine Berstung der Lymphcisterne zu Stande kommen. Er untersuchte nun, welche Kraft erforderlich sei, um die Cisterne zum Platzen zu bringen und fand, dass sie dem ganz enormen Druck einer zwei Fuss hohen Quecksilbersäule erfolgreichen Widerstand zu leisten vermag. Es muss befremden, dass Cooper selbst dann noch an seiner Ansicht festhielt, als er sich davon überzeigte, dass es gar nicht notwendig ist den Ductus zu unterbinden, um die beschriebenen Veränderungen des Bindegewebes hervorzurufen, dass diese vielmehr dann schon anzutreffen sind, wenn man mit Milch gefütterten Tieren nur wenige Minuten den Milchbrustgang mit dem Finger comprimirt. Aus Cooper's Versuchen geht nicht hervor, auf welche Weise er sich von dem Vorhandensein einer Ruptur der Cisterne überzeugt hat. Dieses lässt sich wol am besten mittels behutsamer Injektion farbiger Massen in das Receptaculum erzielen. Dringen die Massen von hier aus mit Leichtigkeit in das perivaseuläre Gewebe, so wird eine Zerreißung vorgelegen haben; bleiben sie aber selbst bei stundenlangem Verweilen unter hohem Druck innerhalb der Cisterne, so wird man nicht gut von einer Ruptur dieser reden können. So gerne ich nun auch zugeben will, dass es auf den ersten Blick den Anschein hat, als seien die Chylusergüsse durch Berstung hervorgerufen, so ist es mir dennoch in zahlreichen Fällen nur ein einziges Mal gelungen, eine diffuse Verbreitung von Berlinerblau in dem um die Cisterne gelegenen Bindegewebe nachzuweisen. Ich muss aber ausdrücklich betonen, dass diese Zerreißung aller Wahrscheinlichkeit nach erst beim Freilegen der Cisterne mittels der Präparirnadeln zu Stande kam. In allen andern Fällen ließ sich selbst bei mehrstündigem Verweilen von Berlinerblau in der Cisterne unter einem Druck von 40—50 mm. Quecksilber nie auch nur eine Spur der Injektionsmasse außerhalb des Lymphbehälters antreffen.

Kurz sei noch bemerkt, dass sich in Folge der Lymphstauungen sowol in der Bauch- als auch in der Brusthöhle ein mehr oder weniger großes Quantum von Chylus anzusammeln pflegt, der an der Luft zu einem Kuchen von ziemlich erheblicher Consistenz gerinnt, dass die Lymphdrüsen anschwellen und das Pankreas und die Mesenterialdrüsen zuweilen völlig von infiltrirtem Bindegewebe verdeckt sind.

Als sich nun weiterhin zeigte, dass die Ausschaltung des Chylus ohne jeden nachweisbaren Einfluss auf die Harnstoffausscheidung der Versuchstiere blieb, da ergab sich folgender Versuchsplan.

Jedem der Hunde, welche zur Untersuchung verwendet werden sollten, wurde so lange das Futter entzogen, bis die Harnstoffausscheidung einen constanten minimalen Wert angenommen hatte. Alsdann wurden die Einmündungen des Chylusstroms in die Blutbahn unterbunden und das Tier nunmehr mit einer Nahrung von genau er-

mitteltem Eiweißgehalt gefüttert. Nach einer zur Verdauung des Versuchsfutters für genügend erachteten Frist wurden die Tiere getötet und nunmehr der Inhalt des Digestionsapparats sorgfältig gesammelt. In letzterem wurde der Stickstoffgehalt ermittelt, so dass man durch den Abzug dieses von demjenigen des Versuchsfutters die Menge des resorbierten Eiweißes feststellen konnte. Da auch der nach der Fütterung gebildete Harnstoff bestimmt wurde, so ließ sich leicht ermitteln, in welchem Umfang sich dieser durch das resorbierte Eiweiß vermehrt hatte.

Für brauchbar wurden hierbei nur diejenigen Versuche gehalten, bei denen sich durch eine behutsame Injektion der Lymphbahnen der strenge Nachweis führen ließ, dass der völlige Verschluss der Chyluswege untadelhaft gelungen war.

Uebrigens erhielten die Tiere einige Zeit vor Anstellung der Versuche ein kleines Quantum frischer Kalbsknochen, wodurch im Darmkanal ein scharf begrenzter weißer Kotring entsteht, der die Rückstände vom Versuchsfutter von älteren im Verdauungsapparate befindlichen Massen scharf zu trennen vermag.

Bei reiner Fibrin- und Caseinnahrung enthielt der Magen 24 Stunden nach der Operation und der Aufnahme des Futters meistens nicht unbeträchtliche Rückstände; bei Fleischfütterung waren indessen um diese Zeit im Magen und im Dünndarm fast regelmäßig nur geringe Mengen Schleim anzutreffen. Zum Zwecke einer Analyse des Magendarminhalts wurde dieser mittelst eines Platinspatels sorgfältig von der Schleimhaut abgehoben, letztere außerdem noch mit der Spritzflasche abgespült und das Ganze auf dem Wasserbade eingedampft. Zur Vorbereitung für die Stickstoffbestimmung wurde der so gewonnene feste Rückstand fein pulverisirt, bei 100° getrocknet und gewogen. Die Stickstoffbestimmungen geschahen nach dem von Dumas angegebenen Verfahren.

Zum Zweck des Aufsammelns und der Abgrenzung der täglichen Harnmengen waren die Tiere darauf abgerichtet, ihren Harn regelmäßig alle 24 Stunden in eine untergehaltene Schale zu entleeren. Da außerdem die Hunde während der ganzen Versuchsdauer in einem Käfig weilten, der mit Eisendrahtboden und einem unter diesem befindlichen sorgfältig glasirten Thonuntersatz von trichterförmiger Gestalt versehen war, so konnte für ein genaues Gewinnen des Harns die möglichste Sicherheit erlangt werden. Die Bestimmungen des Stickstoffs im Harn erfolgten nach der Methode Seegen-Nowack.

Viele in der beschriebenen Weise angestellte Versuche haben nun die überaus wichtige Tatsache festgestellt, dass nach der völligen Absperrung des Chylus von der Blutbahn die Resorption der Eiweißnahrung wie bei offenen Chyluswegen stattfindet und dass hier, genau wie unter normalen Verhältnissen, ein der resorbierten Nahrung entsprechendes Quantum Stickstoff durch den Harn zur Ausscheidung gelangt.

In einem Falle hatte ein Hund nach vollständigster Absperrung des Chylusstroms von der Blutbahn innerhalb 48 Stunden noch 583,24 Grm. in einem andern Falle gar 645 Grm. Fleisch verdaut und resorbirt. Stets fand sich dabei im Harn eine dem aufgesaugten Fleischquantum entsprechende Menge Stickstoff.

Auf dem betretenen Weg war natürlich gar nichts über die chemische Natur der resorbirten Stoffe zu ermitteln und dieser Mangel musste um so schwerer ins Gewicht fallen, als Kühne gezeigt hat, dass der Bauchspeichel ein Ferment enthält, welches einen erheblichen Teil der Eiweißnahrung in krystallinische Zersetzungsprodukte überzuführen vermag. Verbindet man die Resultate der eben beschriebenen Experimente mit denen meiner Versuche über die Verdauung der Eiweißkörper, so ist allerdings kaum daran zu zweifeln, dass die Blutgefäße zur Abfuhr von unzersetztem Eiweiß geeignet sind. Zum strengern Beweis hierfür bedurfte es jedoch besonderer Versuche.

Da ich gezeigt hatte, dass die Verdauung des Fleisches innerhalb des Digestionsapparats unter normalen Verhältnissen kaum über die Peptonbildung hinausgeht und dass die Hauptmasse der in Lösung befindlichen Körper sowol im Magen als im Darmkanal aus Pepton besteht, so war die Hauptaufmerksamkeit auf diesen Körper zu richten und von der größten Bedeutung musste es werden, sollte es gelingen, quantitativen Aufschluss über das Vorkommen desselben im Chylus und Blut zu erhalten.

Sollten durch den Nachweis von Pepton die Bahnen, auf denen das Eiweiß in den Säftestrom tritt, direkt bestimmt werden, so schien es geboten, zunächst das Blut normaler Tiere auf seinen Peptongehalt zu untersuchen.

Bereits mehrere Beobachter haben im Blute Pepton angetroffen. Von seinem regelmäßigen Vorkommen konnte ich mich aber nur dann überzeugen, wenn das Blut Hunden entnommen war, die sich in der lebhaftesten Eiweißverdauung befanden, und auch hier nur dann, wenn bereits einige Stunden seit der Futteraufnahme verstrichen waren. Da wir nun nicht wissen, dass das im Blut circulirende Pepton anderswo als in der Darmhöhle gebildet wird, wir aber davon unterrichtet sind, dass die Eiweißnahrung schon bald nach ihrer Resorption entweder in Form von Harnstoff und andern Zersetzungsprodukten den Organismus verlässt oder zu „Organeiß“ wird, so war mit einiger Wahrscheinlichkeit anzunehmen, dass es gelingen werde, durch kurzes Fasten das Blut peptonfrei zu machen. Die hierauf ausgehenden Beobachtungen bewiesen in der That, dass das Blut nüchterner Tiere kein Pepton enthält.

Hatte sich aber ergeben, dass dem Blut nüchterner Tiere eine scharf charakterisirte eiweißartige Substanz fehlt, die bei gefütterten Tieren angetroffen wird, so musste es nunmehr von hoher Bedeutung sein, zu erfahren, ob ein Tier mit peptonfreiem Blut nach der Ab-

sperrung des Chylus von der Blutbahn noch Pepton aus der Darmhöhle abzuführen vermag.

Zu dem Ende ließ man Hunde kurze Zeit fasten und reichte ihnen dann eine eiweißreiche Nahrung. War diese verzehrt, so wurde sofort zur Abspernung des Chylus von der Blutbahn geschritten und einige Stunden nachher eine Blutprobe entnommen. Das so gewonnene Blut wurde auf Pepton untersucht. In zwei nach dieser Richtung hin angestellten Versuchen fand sich Pepton im Blute vor, weshalb es wol als bewiesen angesehen werden darf, dass die Blutgefäße Pepton aus dem Darminhalt wegzuleiten im Stande sind. In den erwähnten Versuchen enthielt das Blutserum in dem einen Fall 0,017, in dem andern 0,028 ‰ Pepton.

Damit, dass unter den beschriebenen Verhältnissen Pepton vom Verdauungsapparat aus in die Blutgefäße übertreten kam, ist nun keineswegs ausgesagt, dass es unter physiologischen Verhältnissen ausschließlich diesen Weg einschlägt; im Gegenteil, man musste es für möglich, ja für wahrscheinlich halten, dass ein Teil desselben auch in die Chylusbahnen gelange. Und letzteres hauptsächlich darum, weil es in der Literatur nicht an Angaben fehlt, dass sowohl Lymphe, wie lymphatische Ergüsse in die Unterleibshöhle peptonhaltig seien. Da nun aller quantitativer Nachweis darüber fehlt, wie sich das Pepton auf Blut und Chylus verteilt, so hielt ich es für geboten, in beiden Flüssigkeiten, welche in der Verdauung begriffenen Tieren möglichst gleichzeitig entnommen waren, vergleichende Peptonbestimmungen vorzunehmen; auch untersuchte ich lymphatische Ergüsse, die sich nach der Unterbindung des *Ductus thoracicus* gefütterter Tiere in deren Bauchhöhle gebildet hatten.

Hier fand ich nun zu meiner großen Ueberraschung ebensowenig in dem aus dem *Ductus thoracicus* ausgeflossenen, wie in der durch Lymphstauung aus der Bauchhöhle gewonnenen Flüssigkeit Pepton vor, obwol die milchweisse Farbe des Chylus (dem Versuchsfutter war ein kleines Quantum Fett beigemischt) den Beweis dafür lieferte, dass er aus einem in lebhafter Resorption begriffenen Darm abfloss.

Die Bedeutung dieses Befunds erhöhte noch der Umstand, dass in dem Blut von Tieren, denen der peptonfreie Chylus entstammte, Pepton enthalten sein konnte. Der Gehalt des Serums an diesem Körper war in einem Fall 0,008 ‰, in einem zweiten 0,022 ‰, während ein drittes Serum sich vollkommen peptonfrei zeigte.

Hatte sich aus allen bis jetzt mitgeteilten Versuchen ergeben, dass eine Abfuhr des Peptons mittelst des Chylus nicht nachzuweisen ist, so musste dieses Ergebniss auf eine Untersuchung des Pfortaderinhalts hinweisen. Und das um so mehr, als schon vor Jahren durch Plósz und Gyergyai und neuerlichst durch Drosdoff Pepton im Pfortaderblut nachgewiesen worden. Zu einer Aufnahme derartiger Versuche fühlte ich mich in erster Linie deshalb bewogen, weil ich nach

den von mir gewonnenen Erfahrungen über die Geschwindigkeit der Fleischverdauung erwarten durfte, das Pepton in weit reichlicherer Menge anzutreffen, als es nach ihren freilich nur qualitativen Angaben die erwähnten Beobachter gefunden zu haben scheinen. Außerdem konnte ich zur Gewinnung des Pfortaderbluts von dem höchst zweckmäßigen Verfahren Gebrauch machen, dessen sich v. Mering und Bleile bei ihren Zuckerbestimmungen bedient hatten. Dieses benutzt zum Aderlass aus der Pfortader die Milzvene, durch welche am lebenden Tier ohne jede Störung des Blutlaufs in der Darmwandung ein Katheter bis in die Nähe der Leber vorgeschoben wird. Endlich durfte ich erwarten, mit Hilfe einer von mir zuerst in Anwendung gebrachten colorimetrischen Methode zu einer genauern Bestimmung des quantitativen Verhältnisses zu gelangen, in welchem die Peptonmengen der Pfortader zu denen des Carotidenbluts stehen.

Der Reinheit des Versuchs wegen zog ich es vor, bei diesen Bestimmungen die Tiere mit Pepton zu füttern, und zwar erhielt jeder Hund 30 Grm. In drei Beobachtungen nun, in denen ich 1, 1½ und 2 Stunden nach dieser Fütterung gleichzeitig Blut aus der *A. carotis* und *V. portarum* entnommen habe, wurden die gehegten Erwartungen nicht bestätigt, denn einmal waren kaum mehr als innerhalb der Fehlergrenzen ( $\pm 6\%$ ) die Peptonprocente beider Blutarten von einander verschieden, und die beiden andern Male ließ sich weder im arteriellen, noch im venösen Blut überhaupt eine Peptonreaktion erkennen. In dem ersten Fall zeigte das Pfortaderblut einen Peptongehalt von 0,011, das Carotidenblut einen solchen von 0,008 %.

Die überraschende Erscheinung, dass sich das Pepton nicht regelmäßig im Blut vorfand und dass es hier überhaupt immer nur in sehr geringen Procentsätzen angetroffen wird, hat seinen Grund in Verhältnissen, welche im folgenden Abschnitt dieser Arbeit erörtert werden sollen.

---

## Beiträge zur Histologie des quergestreiften Muskels und der Nervenendigung in demselben.

Vorgelegt in der mathem.-naturwiss. Klasse der ungar. Akademie der Wissensch. vom correspondirenden Mitglied

Prof. Dr. L. v. **Thanhoffer** (Budapest).

Hauptresultate der Untersuchung.

1) Das Sarkolemm der quergestreiften Muskeln der Käfer hat zwei, durch die Verdauungsmethode isolirbare Membranen.

2) Die Nerven endigen im Muskel mit den bekannten Nervenendplatten, und die Nervenendplatte breitet sich zwischen diesen zwei Membranen des Sarkolemmis aus.

3) Bei Käfern teilt sich der Axencylinder des Nerven dichotomisch in der Endplatte, der Nerv selbst breitet sich in der Endplatte netzförmig aus. In den Muskelfasern der Amphibien (Frosch) breitet sich der Nerv ebenfalls endplattenartig aus, jedoch nicht unter Netzbildung, sondern nur in der bekannten dichotomischen Teilungsweise mit den über der Muskelsubstanz liegenden Kernen zusammenhängend; eigentlich stoßen diese Kerne nur an die Axencylinder-Fasern an.

4) Die Sohle der Endplatte ist (wenigstens bei den Muskelfasern der Käfer) von der Muskelsubstanz durch ein membranartiges Gebilde (Nervenmantel) getrennt. Diese Sohlenmembran aber und die aus dieser sich ausbreitende innere kernige Lamelle des Sarkolemmis hängt mit den Krause'schen Querlinien (man kann sagen Nervenendplatten) zusammen<sup>1)</sup>.

5) Die Querstreifung zerfällt bei durch elektrische Reizung hervorgerufener kräftiger Contraction der Muskelsubstanz in Moleküle; die dennoch sichtbaren feinen Streifungen entstehen durch die Annäherung der Krause'schen Querlinien (Zwischenscheibe) an einander; jedoch scheinen bei sehr kräftigen Contractionen auch diese zu verschwinden.

6) Wir können an dem gedehnten Muskel des Käfers alle bis jetzt beschriebenen Querstreifen sehen.

7) Die äußere Hülse des Muskelsarkolemmis verwächst mit der äußeren hyalinen Hülse der mit diesem zusammenhängenden Sehne; während bei der Sehne ein in die Muskelsubstanz hineinragendes netzförmiges Kanalsystem sich befindet, welches an den Knotenpunkten zellenförmige kernige Gebilde besitzt und den Saftkanälchen anderer Organe gleicht. Diese laufen eine kleine Strecke in der Muskelsubstanz fort, und hier verlieren sich ihre Aeste in der Kittsubstanz der Muskelprimitivfibrillen. Diese Kanäle können nichts Anderes, als Saftkanälchen sein.

8) Bei zerzupften Goldpräparaten stellte es sich heraus, dass in den Saftkanälchen bei der Insertionsstelle der Sehne an die Käfermuskeln sich Bindegewebszellen mit windmühlflügelähnlichen Fortsätzen befinden, und dass deren einzelne Lamellen sich theils zwischen die Sehnenbündel, theils zwischen die Muskelfibrillen hineindrängen.

9) Die Nervenstämme der Muskulatur liegen in einer Höhle (perineuraler Raum), welche aus mehreren, mit Endothelzellen gefütterten Schichten besteht.

10) Isolierte Muskelfasern von *Hydrophilus piceus*, die mit Endplatten zusammenhängen, zeigen, wenn sie in eigenem Saft oder Speichel untersucht werden, bei ihrer Zusammenziehung ein sehr interessantes Bild. Wir sehen nämlich, dass die mit der kernigen Sohlenmembran der Endplatte zusammenhängenden Krause'schen Linien bei der Zusammenziehung der Muskelfasern am dichtesten,

1) Vom Verfasser schon im Jahre 1877 ungarisch publicirt.

zu beiden Seiten aber allmählich weiter von einander stehen; sie nehmen, als würden sie durch irgend eine Kraft gezogen, an der Basis der Endplatte eine convergirende, auf der entgegengesetzten Seite aber eine divergirende Richtung an. Das ist auch ein Argument, welches dafür spricht, dass zwischen der Endplatte und den Krause'schen Linien ein engerer Zusammenhang besteht.

v. **Thanhoffer** (Budapest).

### Richard Maly, Ueber die Dotterpigmente.

Sitzungsber. der Akad. der Wissensch. Wien, II. Abt. Mai 1881. 18 S.

Chevreul und Gobley gaben im Eidotter einen roten und einen gelben Farbstoff an, ohne dieselben genauer zu charakterisiren. Die neueren Autoren nahmen nur ein Pigment an, dessen Verhalten von Staedeler und Holm eingehender untersucht wurde. Thudichum, welcher dasselbe Lutein benannte, studirte seine optischen Eigenschaften und identificirte dasselbe mit dem Farbstoff der *Corpora lutea*, des Blutserums, des Fettgewebes, der Milch sowie verschiedener Pflanzenteile. Capranica fand das Lutein in den gelben Oelkugeln der Retina. Von Bilirubin wurde dasselbe außer durch sein Spektrum (ein Absorptionsstreif auf F, ein zweiter mitten zwischen F und G) durch folgende Merkmale unterschieden: 1) es wird durch Alkalien der Chloroformlösung nicht entzogen, 2) durch rauchende Salpetersäure erst gebläut, dann entfärbt, 3) durch concentrirte Schwefelsäure grün oder blau gefärbt. Maly untersuchte die farbstoffreichen roten Eier von Seespinnen (*Maja Squinado*), welche wegen ihres geringen Fettgehalts ein geeignetes Material darstellen. Er wies darin neben dem gelben (Vitellolutein) ein rotes Pigment (Vitellorubin) nach. Das Vitellorubin ist unlöslich in Petroleumäther, wird durch Tierkohle den Lösungen entzogen, gibt mit Alkalien in Alkohol unlösliche Verbindungen und zeigt ein breites Absorptionsband, F bedeckend. Das Vitellolutein ist löslich in Petroleumäther, gibt mit Alkalien keine Verbindungen und zeigt die beiden oben erwähnten Absorptionsstreifen. Zur Darstellung der Pigmente (siehe Original) wird ihre große Resistenz gegen Alkalien benutzt. Jedes der beiden Pigmente, deutlicher das Vitellorubin, zeigt obige Farbenreaktionen, beide sind frei von Eisen und merkwürdiger Weise auch frei von Stickstoff, was einen nähern Zusammenhang mit dem Blutrot ausschließt, wie auch das reichliche Vorkommen in den Eiern Wirbelloser, welche kein Hämoglobin besitzen, gegen diesen Zusammenhang spricht. Krystallinisch wurden die Pigmente nicht erhalten, weshalb M. ihre Identität mit

dem Farbstoff der *Corpora lutea*, welchen Piceolo und Liében als Hämolutein bezeichneten, für zweifelhaft hält. Die Pigmente bleichen unter Einfluss von Licht und Luft.

E. Herter (Berlin).

---

Jahresbericht über die Fortschritte der Tier-Chemie redigirt und  
herausgegeben von Prof. Dr. R. Maly (Graz).

Wiesbaden, J. F. Bergmann. Bd. X. (1881) 506 S.

Mit dem soeben ausgegebenen Bande, welcher die einschlägige Literatur des Jahres 1880 enthält, feiert der Jahresbericht für Tierchemie das Fest seines zehnjährigen Bestehens. Er hat während dieses Zeitraums die Unabhängigkeit der biochemischen Forschung begründen helfen und, soviel an ihm ist, gezeigt, dass die Frucht, welche vor bald einem Menschenalter durch Berzelius, Mulder und Liebig gesät wurde, eine üppige Ernte ergab. So wurde in kurzer Frist ein weites Arbeitsfeld eröffnet, dessen Erträge der biologischen Wissenschaft zu gute kommen müssen.

Es war Deutschland fast allein vorbehalten, diese Wissenschaft der Biochemie ins Leben zu rufen oder sie wenigstens zu vertiefen.

In England, Italien und Amerika existirt die physiologische Chemie bisher kaum dem Namen nach; was Frankreich auf diesem Gebiete leistet, lässt bis auf wenige rühmliche Ausnahmen an Strenge zu wünschen übrig. Dieser Zustand dürfte sich allerdings bald genug ändern. Die französische Regierung hat mit der Gründung von Lehrkanzeln für diese neue Disciplin schnell Ernst gemacht und unter der Führung von Männern wie Wurtz und Dumas wird in Frankreich der physiologischen Chemie bald derjenige legale Einfluss auf die botanischen und medicinischen Studien eingeräumt sein, welchen sich die neue Richtung der Physiologie in Deutschland bis heute kaum zu erobern vermochte. Auch in diesem friedlichen Kampfe wird der Jahresbericht ein treuer Bundesgenosse sein, der die Seinen zum Siege führt und dadurch verhindert, dass unser junges Reis verdorre, weil es nicht gepflegt wird.

Th. Weyl (Erlangen).

---

Einsendungen für das „Biologische Centralblatt“ bittet man an die „Redaction, Erlangen, physiologisches Institut“ zu richten.

Die Herren Mitarbeiter, welche Sonderabzüge zu erhalten wünschen, werden gebeten, die Zahl derselben auf den Manuskripten anzugeben.

# Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

**Dr. M. Reess**      und      **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

**Dr. J. Rosenthal**

Prof. der Physiologie in Erlangen.

---

Jährlich 24 Nummern von je 2 Bogen. Preis des Jahrgangs 16 Mark.

Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

---

**I. Jahrg.**

**31. September 1881.**

**Nr. 12.**

---

**Inhalt:** **Berthold**, Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen (Fortsetzung). — **Wiedersheim**, Zur Paläontologie Nordamerikas. — **Vayssière**, *Prosopistoma punctifrons*. — **Krause**, Zur Histologie der Retina. — **Peyrani**, Die Funktion der *Thalami optici*. — **Munk**, Ueber den Einfluss der Ernährung auf die Milchbildung. — **Behrens**, Eine biologische Station in Australien. — Berichtigungen.

---

## Die Befruchtungsvorgänge bei den Algen.

Von

**Dr. G. Berthold in Göttingen.**

(Fortsetzung.)

Dagegen konnte nun bei zwei Pflanzen ein Befruchtungsvorgang constatirt werden, der sich eng an den für die Cutleriaceen durch Reinke (*Nova acta d. K. L. C. D. A. der Naturf.* Bd. 40, Nr. 2) und Falkenberg (*Mitteilungen der zool. Station zu Neapel* Bd. I, 3) schon früher bekannt gewordenen Befruchtungsprocess anschließt. Bei *Ectocarpus siliculosus* und *Scytosiphon lomentarium* fanden sich (l. c.) gegen Ende der Vegetationszeit geschlechtlich differenzirte Schwärmer von gleicher Größe und Gestalt, welche in den plurilocularen Sporangien gebildet werden. Nur in dem Verhalten der Schwärmer zeigt sich ein Unterschied; die einen kommen nach kurzem Schwärmen zur Ruhe, ziehen die Cilien ein und bilden eine flaschenförmige Primordialzelle, welche mit einem kurzen Rest der vordern Cilie sich irgendwo anheftet. Diese Schwärmer sind als weibliche zu bezeichnen, beim Zuruhekommen werden sie zu empfängnisfähigen Eiern. Die männlichen Schwärmer besitzen eine bedeutend längere Bewegungsfähigkeit, oft schwärmen sie fast zwei Tage lang. Von den empfängnisfähigen Eiern werden sie mit großer Kraft angezogen, sie kommen von allen Seiten herbei und umdrängen diesel-

selben, bis zuletzt die vordere Cilie eines von ihnen mit dem Körper des Eies verschmilzt, worauf dann, unter rascher Verkürzung und Verdickung der Cilie, die beiden Plasmamassen sich nähern und in kurzer Zeit zu einer abgerundeten Masse mit einander verschmelzen. Das Copulationsprodukt entwickelt sich unmittelbar zu einer kräftigen Keimpflanze, während die nicht copulirten Schwärmer zum Teil bald absterben, zum Teil zu sehr schwächlichen Pflänzchen auswachsen. Nach später wieder aufgenommenen Untersuchungen an *Ectocarpus siliculosus* sind die Schwärmer aus den plurilocularen Sporangien im Anfang der Vegetationsperiode durchaus nicht geschlechtlich differenzirt, so dass also die ältern Beobachtungen, besonders von Thuret, ihre volle Bestätigung finden. Erst gegen das Ende der Vegetationsperiode tritt die sexuelle Differenz auf, und zwar in sehr verschiedenen Graden mit allmählicher Steigerung. In dem einen Falle erfolgen die Verschmelzungen massenhaft und rasch, in andern Fällen zeigen sich zwar anziehende Kräfte zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtsprodukten wirksam, aber es treten keine oder nur ganz vereinzelte Copulationen ein. Die sexuelle Differenz scheint in solchen Fällen nur schwach entwickelt zu sein, denn wenn man ausgeprägt männlich oder weiblich differenzirte Schwärmer solchen Kulturen zufügt, so finden immer noch eine größere Zahl von Vereinigungen statt. Die Schwärmer von einer Pflanze besitzen gewöhnlich gleiches Geschlecht, doch kommen Ausnahmen nicht selten vor. Schwach geschlechtlich differenzirte Schwärmer von verschiedenen Pflanzen reagiren gewöhnlich auch nicht aufeinander oder doch nur vereinzelt. Die Keimfähigkeit erlischt allmählich mit der Steigerung der sexuellen Differenz, entschieden sexuell differenzirte Schwärmer gingen nach der Isolation fast ausnahmslos zu Grunde. Dagegen entwickelten sich aus den Zwischenstadien zwischen diesen und den ganz ungeschlechtlichen Schwärmern meist Keimpflänzchen von gradweise abgestufter Lebensenergie. Einige kamen noch zur Fructification, andere hörten bald auf zu wachsen und ihre Zellen schollen rosenkranzförmig an, wieder andere gingen schon nach wenigen Tagen zu Grunde. Derselbe Fall einer allmählich sich steigernden geschlechtlichen Differenzirung dürfte nun vielleicht auch für *Ulothrix* vorliegen, denn nach den Angaben von Dodel (Pringsheim's Jahrb. Bd. X) keimt ein großer Teil der nicht copulirten Microzoosporen zu schwächlichen Ulothrixfäden aus, während andere zu Grunde gehen. Ob die noch keimfähigen Schwärmer auch weniger energisch copuliren lässt sich leider aus Dodel's Angaben nicht entnehmen und bedürfte der weitem Prüfung. Auf die Beziehungen des vorliegenden Falles zur Parthenogenesis werden wir am Schluss des Aufsatzes noch einmal zurückkommen.

Für die Cutleriaceen ist die Vereinigung von Spermatozoid und Ei zuerst von Reinke (l. e.) an *Zanardinia collaris* constatirt wor-

den. Das Ei ist bedeutend größer als das Spermatozoid, aber gleich gebaut, es schwärmt eine Zeitlang und wird dann, nachdem es zur Ruhe gekommen ist, empfängnisfähig. Es zeigt einen Empfängnisfleck, wie die Eier von *Vaucheria*, *Oedogonium*; nur hier vermag das Spermatozoid einzudringen, dessen Masse Reinke noch kurze Zeit gesondert im Ei unterscheiden konnte. Bei *Cutleria* constatirte Falkenberg die Verschmelzung der Geschlechtsprodukte. Das am Empfängnisfleck das Ei berührende Spermatozoid verschmilzt rasch mit demselben unter Aufgabe seiner eigenen Gestalt, als wenn es von dem weiblichen Plasma angezogen und gewissermaßen aufgesaugt würde. Sehr bemerkenswert sind Falkenberg's Angaben über die starken Anziehungskräfte, welche zwischen Spermatozoiden und Eiern wirksam sind, erstere sammelten sich in wenigen Augenblicken um ein mehrere Centimeter entfernt gelegenes Ei. Bald nach der Befruchtung ließ sich am Ei eine dünne Cellulosehaut constatiren; nur ein Spermatozoid vermag deshalb in das Ei normaler Weise einzudringen, und nur bei genau gleichzeitiger Ankunft am Empfängnisfleck hält F. die Verschmelzung mehrerer Spermatozoiden mit dem Ei für möglich.

Die massenhaften Ansammlungen der Spermatozoiden um das frei gewordene Ei der Fucaceen beschrieb zuerst Thuret, er vermochte jedoch das Eindringen derselben in letzteres nicht zu constatiren, hielt ein solches auch, entsprechend den damaligen Anschauungen, nicht für wahrscheinlich. Dagegen zeigte bald darauf Pringsheim (Zur Kritik und Geschichte der Untersuchungen über das Algengeschlecht. Berlin 1856 p. 57), dass in der befruchteten Spore eine Anzahl brauner Punkte auftreten, welche vollkommen den braunen Körpern in den Spermatozoiden entsprechen und welche vor dem Zutritt der männlichen Schwärmer fehlten. Die materielle Vereinigung von Sperma und Ei kann hiernach kaum noch einem Zweifel unterliegen. Die Eier der Fucaceen zeigen keinen besonders differenzirten Empfängnisfleck (bei den Chlorosporeen fehlt ein solcher auch den Eiern von *Volvox globator*), die Spermatozoiden scheinen an der ganzen Oberfläche eindringen zu können und vollziehen wahrscheinlich zu mehreren die Befruchtung.

Da die Eier der Fucaceen vollkommen bewegungslos sind, so haben wir bei den braunen Algen in Bezug auf die morphologische Differenzirung der Geschlechtsprodukte — *Ectocarpus siliculosus*, *Scytosiphon*; Cutleriaceen; Fucaceen — dieselben drei Stufen wie bei den grünen Algen, z. B. bei den Volvocineen — *Pandorina*; *Eudorina*; *Volvox* —. Ganz isolirt stehen vorläufig die Dictyotaceen, welche nach Bau und vegetativen Verhältnissen ebenfalls den braunen Algen zuzuzählen sind, aber wie die Florideen vollkommen unbewegliche Samenkörper besitzen. Auch die als ungeschlechtliche (Tetrasporen) und als weibliche Fortpflanzungskörper angesehenen Produkte sind bewegungslos und werden wie die Eier der Fucaceen nach außen

entleert. Es ist jedoch noch nicht gelungen den Befruchtungsprocess in dieser Gruppe klarzulegen.

Wir wenden uns daher sogleich zu zwei großen Algengruppen, bei welchen die Befruchtungsvorgänge scheinbar einem ganz andern Typus folgen als bei den bisher beschriebenen Formen, zugleich aber auch gegenüber der Mannigfaltigkeit, welche uns früher entgegentrat, eine sehr auffallende Einförmigkeit zeigen. Es sind dies die artenreichen, allverbreiteten Klassen der Conjugaten und Diatomeen, Algen ohne bewegliche Fortpflanzungskörper, welche dagegen im Allgemeinen während ihrer ganzen Lebensdauer mehr oder minder intensive freie Ortsbewegung zeigen. Morphologische Differenzirungen fehlen; die aus einer Zelle bestehenden Individuen leben entweder einzeln oder in fadenförmigen Kolonien und vermehren sich auf vegetativem Wege durch fortgesetzte Zweiteilung.

Nachdem schon im vorigen Jahrhundert von O. F. Müller und Vaucher, später von zahlreichen andern Autoren, Angaben über die eigentümliche Conjugation einzelner der hiehergehörigen Formen gemacht waren, sind die Vorgänge bei den Conjugaten von de Bary (Conjugaten, Leipzig 1858) einer allseitigen und gründlichen Untersuchung unterworfen worden.

Die geschlechtliche Fortpflanzung besteht in der Copulation zweier Individuen von näherer oder entfernterer Verwandtschaft. Dieselben legen sich paarweise neben einander; bei den vorwiegend einzeln lebenden Desmidiaceen oft in gekreuzter Stellung, bei den fadenförmigen Kolonien nähern sich einzelne Fäden der ganzen Länge nach und beginnen dann Fortsätze gegen einander zu treiben, oder die Zellen biegen sich knieförmig bis zur Berührung. Wo die Zellen mit ihren Fortsätzen auf einander treffen, verwachsen sie fest miteinander.

In den einfachsten Fällen bei den Desmidiaceen treten nun nach der Resorption der trennenden Membranpartie, die plasmatischen Inhalte beider copulirten Zellen in den Verbindungskanal über und vereinigen sich zu einer kugligen Zygote, welche sich mit einer Cellulosehaut umgibt und in einen Dauerzustand übergeht. Bei den Spirogyren kennzeichnet sich jedoch eine der Copulationszellen schon dadurch als weibliche, dass sie ihr Inhalt einfach zusammenzieht und als ruhende Primordialzelle den Uebertritt der zweiten, männlichen erwartet. Die Zygoten liegen also hier alle in einem, dem weiblichen, Faden. Eine bemerkenswerte Eigentümlichkeit zeigt *Sirogonium* (De Bary l. c. p. 14). Nach der knieförmigen Verwachsung zweier gleicher Zellen treten nämlich in diesen vor der Vereinigung noch Theilungen auf, die eine von ihnen scheidet eine kleinere steril bleibende Zelle ab, die andere zwei; erst nach diesen Theilungen wird die Haut resorbirt und die konstant kleinere, männliche Zelle tritt zur weiblichen hintüber und verschmilzt mit ihr.

Weitere Abweichungen von den angeführten Formen zeigen dann

die Mesocarpeen. Bei ihnen findet ebenfalls Verschmelzung durch Ausstülpungen der Membran und Resorption der Scheidewand statt, hierauf wandert aber nicht der ganze Inhalt der beiden Zellen in den Kanal, sondern nur ein Teil desselben mit den beiden Chlorophyllplatten. Die beiden ursprünglichen Zellräume trennen sich darauf durch Querwände jederseits von der neuen Zygote ab und in den so abgeschiedenen bald zu Grunde gehenden Zellen bleibt ein dünner farbloser Wandbeleg und körnige Massen zurück. Wir sahen früher, dass auch bei den Chlorosporeen bei der Bildung der Geschlechtsprodukte oft unverbrauchte Massen in den Zellen zurückbleiben und dass die reifen Eier von *Vaucheria* und *Coleochaete* Schleimmassen ausstoßen, ehe sie empfängnisfähig werden; aber dieser Reinigungsprocess vollzieht sich hier vor der Verschmelzung der Geschlechtsprodukte. Bei den Mesocarpeen werden nun solche Reste erst nach dem Verschmelzungsprocess durch einfache Zellteilung abgeschieden.

Die Geschlechtszellen verschmelzen also hier schon in einem noch unfertigen Zustande.

Der Vorgang bei *Sirogonium* mag physiologisch dieselbe Bedeutung besitzen, er kann aber nicht unmittelbar mit dem vorhergehenden parallelisirt werden, denn bei dieser Pflanze gehen die abgeschnittenen Zellen keineswegs zu Grunde, sondern verhalten sich wie vegetative.

Die copulirenden Geschlechtszellen der Conjugaten zeigen niemals eine spezifische Organisation vor der Vereinigung, wie etwa die schwärmenden Gameten und Spermatozoen der Chlorosporeen, es fehlt ihnen auch ein besonders differenzirter Empfängnisfleck.

Nach Strasburger's frühern Angaben sollte der Kern der Gameten vor der Vereinigung aufgelöst werden. Schmitz (Bonner Sitzungsber. 4. Aug. 1879 p. 23) zeigte jedoch bei *Spirogyra* mit Hülfe von Tinctionsmitteln, dass bei der Copulation die Kerne erhalten bleiben und mit einander verschmelzen. Bemerkenswert ist, dass nach de Bary (Conjugaten p. 3) und Strasburger (Befruchtung und Zellteilung p. 6) bei *Spirogyra longata* und *quinina* sich auch die Chlorophyllbänder bei der Copulation mit einander vereinigen.

An die beschriebenen Vorgänge bei den Conjugaten lassen sich die leider noch zu wenig allseitig erforschten Copulationserscheinungen bei den Diatomeen, oder den Bacillariaceen, wie sie neuerdings nach Pfitzer (Hanstein's Abhandlungen I, 2) vorwiegend genannt werden, unmittelbar anschließen. In den durchsichtigsten Fällen, bei *Himantidium*, *Surirella*, *Cymatopleura* nach Thwaites (Ann. and Mag. of nat. Hist. 1 Ser. vol. XX. 1847) Föcke (Physiol. Studien 2. Heft 1854) und Pfitzer (Hanstein's bot. Abhandl. Bd. I, 2) legen sich zwei Individuen neben einander und scheiden gemeinsam Gallertmasse aus, dann klappen die beiden Hälften der Schalen aus einander, die austretenden Plasmakörper verschmelzen mit einander

und wachsen in der Gallerte zu einem bedeutend größern Individuum heran, welches zuerst eine, *Perizonium* genannte, Membran ausscheidet, innerhalb welcher sich dann später die normale zweischalige Hülle bildet. Das entstandene Individuum heisst Auxospore, weil mit ihm die, durch mehrere Generationen fortgesetzte Zweiteilung zu geringerer Größe herabgesunkenen Individuen, zur Anfangsgröße zurückkehren.

Etwas abweichend verhalten sich *Epithemia* und *Amphora*, indem nämlich die austretenden Plasmakörper zuerst eine Teilung eingehen und erst dann paarweise zu zwei Auxosporen verschmelzen.

Die Deutung dieser Fälle als Geschlechtsakte kann nach dem Vorhergehenden keinem Zweifel unterliegen. Dagegen tritt in zahlreichen andern Fällen eine Verschmelzung der Plasmakörper nicht ein, sondern beide entwickeln sich, nachdem sie sich vorher auf kurze Zeit berührt haben, oder auch ohne jede körperliche Berührung zu zwei gesonderten Auxosporen. Dieser Modus findet sich bei den Naviculaceen und Gomphonemeeen und wurde ausführlich von Pfitzer (l. c. p. 70) bei *Frustulia saxonica* geschildert.

Schließlich erfolgt dann die Auxosporenbildung auch bei isolirten Zellen, indem solche einfach nach Abwerfung der alten Schale (*Orthosira*, *Cyclotella*, *Biddulphia* nach Pfitzer und Schmitz), oder unter Beibehaltung derselben (*Melosira*) zu einem vergrößerten Individuum heranwachsen. Bei *Rhabdonema arcuatum* entstehen nach Smith (Synopsis of the Brit. Diatomaceae) und Lüders (Bot. Ztg. 1862) auf diese Weise zwei Auxosporen. In diesen letztern Fällen ist jeder Gedanke an einen sexuellen Vorgang ausgeschlossen, wir können die Auxospore nur mit den ungeschlechtlichen Sporen der Chlorosporeen vergleichen. Es ist nun aber sehr beachtenswert, dass eine der nach Schmitz (Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Halle, 2. Juni 1877 p. 15) hiehergehörigen Formen, *Cocconeis Pediculus*, nach Carter (Ann. and. Mag. of Nat. Hist. 2. ser. vol. XVII 1856), Lüders, Pfitzer und Borscow (Die Bacillariaceen des südwestl. Russlands, Kiew 1873) auch wahre Copulation besitzt. Dadurch könnte vielleicht ein ähnliches Verhältniss angezeigt sein, wie wir es früher für *Ectocarpus siliculosus* konstatiren konnten, wo die morphologisch identischen Schwärmer zu einer Zeit ungeschlechtlich, zu einer andern dagegen geschlechtlich differenzirt sind.

(Schluss folgt.)

## Zur Palaentologie Nord-Amerikas.

Von

Prof. Wiedersheim in Freiburg i/B.

Vorliegender Aufsatz ist nicht sowol ein Referat, als vielmehr eine freie Bearbeitung verschiedener Schriften von Prof. O. C. Marsh, welche im Lauf der letzten Jahre erschienen sind. Hätte ich den Inhalt derselben einfach referiren wollen, so würde ich dem Leserkreis dieser Zeitschrift wahrscheinlich einen schlechten Dienst geleistet und nicht das erreicht haben, was ich mir vorgesetzt.

Es musste mir daran liegen, das da und dort zerstreute, nur für den speciellen Fachmann bestimmte<sup>1)</sup>, große Material einmal zu sammeln und dann durch eigene Zusätze und kritische Behandlung in einem größern Rahmen zu vereinigen. Dabei musste ich ein besonderes Augenmerk richten auf gewisse Hauptfragen der Morphologie, welche durch den vorliegenden Stoff entweder eine neue Anregung erhalten oder ihre Beantwortung gefunden haben.

Durch eine derartige Behandlung des Stoffes darf ich hoffen, die Kenntniss jener Funde, welche trotz ihrer unermesslichen Tragweite bis jetzt in Deutschland eine relativ geringe Verbreitung erfahren haben, in weitere Kreise hineinzutragen und sie dem allgemeinen Verständniss näher zu bringen.

---

Der in fast allen amerikanischen Verhältnissen sich dokumentirende gigantische Zug beschränkt sich nicht allein auf unsere jetzige Zeit, sondern findet auch seinen Ausdruck in den Ueberresten einer längst untergegangenen Lebewelt, die uns durch den unermüdliehen Sammelfleiß amerikanischer Palaentologen, mit Prof. Marsh an der Spitze, erschlossen worden ist.

Kaum zehn Jahre sind verflossen, seit jener Forscher in den Rocky Mountains seine Ausgrabungen begonnen hat und schon türmt sich im Yale College zu New-Haven ein geradezu monströses Material von fossilen Wirbeltieren, das alles weit hinter sich lässt, was je in Europa, nicht nur in einem ähnlichen Zeitraum, sondern überhaupt je ans Tageslicht gezogen worden ist. Es handelt sich dabei nicht nur um einzelne neue Formen, sondern um ganz neue Ordnungen und Unterordnungen, um ganz neue Tierkreise, von deren Existenz zum großen Teil bisher entweder nur sehr wenige oder gar keine Spuren bekannt waren. Und nicht allein einzelne Exemplare der verschiedensten Arten liegen uns vor, sondern nicht selten ganze

---

1) Die einschlägige Literatur soll am Schluss der ganzen Reihe von Aufsätzen übersichtlich zusammengestellt werden.

Serien, Ueberreste von oft hundert und mehr Exemplaren einer einzigen Species. Nicht weniger staunenswert aber als die Masse des Materials sind die Größenverhältnisse der ausgestorbenen Geschlechter, von denen wir uns kaum eine ordentliche Vorstellung zu bilden im Stande sind. Es gelingt dies um so schwieriger, da sie sich oft auf Tiere beziehen, die, wenn auch dem Reptilientypus angehörig, doch andererseits wieder sehr viele Besonderheiten in ihrem Organisationsplan aufweisen, die von den die heutigen Reptilien charakterisirenden Eigenschaften aus, häufig nur sehr schwer zu verstehen sind. Ich meine die *Dinosaurier*, ein Reptiliengeschlecht, von dem sich keine einzige Familie bis auf die Jetztzeit erhalten hat.

Um uns nun die Reconstruction zu erleichtern und um überhaupt eine kleine Uebersicht über das gesammte fossile Material zu gewinnen, wird es sich als praktisch erweisen, dasselbe nicht sowohl streng systematisch, als vielmehr nach seiner wissenschaftlichen Bedeutung in größere Abteilungen zu zerlegen. Wenn wir diesen Weg einschlagen, so können wir erkennen, dass sich die Arbeiten von Prof. Marsh auf folgende drei Hauptgruppen concentriren:

1) Auf die *tertiären* Urformen der Huftiere, Rüsselträger und Dickhäuter,

2) Auf die *triassischen, jurassischen* und die *Dinosaurier* der *Kreideperiode*.

3) Auf die *Zahnvögel (Odontornithes)* der *Kreide*.

Was die erste Gruppe anbelangt, so könnte ich, da ihre Entdeckung zum Theil schon in eine frühere Zeit fällt und deshalb als bekannter vorausgesetzt werden darf, vielleicht von einer Schilderung derselben absehen; doch würde dadurch das ganze von mir zu entwerfende Bild bedeutend an seinem einheitlichen Charakter verlieren. Aus diesem Grunde also kann ich auf eine kurze Berücksichtigung jenes Tierkreises nicht verzichten und zwar um so weniger, als doch Manches davon, wie z. B. die Kenntniss von der Gehirn-Struktur der cocänen Säugetiere, erst von den letzten Jahren datirt und deshalb noch keine weitere Verbreitung erfahren hat. Dasselbe gilt in gleicher Weise für die *Dinosaurier* und die *Zahnvögel*, welchen ich deshalb eine ausführlichere Schilderung angedeihen lassen muss.

### I. Die tertiären Urformen der Huftiere, Rüsselträger und Dickhäuter.

Ausgehend von einer tapirähnlichen Form lassen sich 30 verschiedene Zwischengenerationen unterscheiden, die in ganz allmählichen, ja oft kaum merklichen Uebergängen zum heutigen Pferd hinführen; d. h. aus einer noch mit fünf Fingern (Zehen) ausgerüsteten Urform sieht man durch allmähliches Schwinden der ersten, zweiten, vierten und fünften Zehe den durch alleinige Persistenz der dritten Zehe charakterisirten Typus der Einhufer (*Perissodactyli*) hervorgehen. Diese Reduktion in der Finger- resp. Zehenzahl lässt sich mit der Annahme

erklären, dass mit geringerer Reibung auch eine raschere Abwicklung vom Boden d. h. eine gesteigerte Schnelligkeit gegeben sein musste.

Sehen wir uns die verschiedenen Wandlungen, die das Pferd in seinem Hand- und Fußskelete sowol als auch in seinen Größenverhältnissen im Laufe der Jahrtausende durchgemacht hat, etwas genauer an.

Das vierzehige Pferd des Eocaens, der *Eohippus*, besaß nur Fuchsgröße, war also ein verhältnismäßig zierliches Tier; eine fünfte Zehe war nur noch durch ein schwaches Rudiment des Daumens vertreten und auch dieses ist bei der nächsten Form, bei dem ebenfalls dem Eocaen angehörigen *Orohippus* und *Ephippus* geschwunden, so dass hier nur vier Finger resp. Zehen persistiren.

Diese drei Tiere besaßen ungefähr dieselbe Größe und entsprechen in ihrer Entwicklungsstufe etwa dem *Palaeotherium* der alten Welt.

Der im untern Miocaen auftretende *Mesohippus* war von der Größe eines Schafes; es besaß nur noch drei Finger und ein Rudiment vom vierten. Letzteres erscheint noch mehr reducirt bei der nächsten, ebenfalls dem Miocaen entstammenden Form, dem etwa dem *Anchitherium* Europa's entsprechenden *Miohippus*.

Bei dem pliocaenen *Protohippus* ist auch dieser letzte Rest vollends geschwunden und nur drei Finger bleiben übrig. Dieses Tier, welches mit dem *Hipparion* der alten Welt in Parallele zu stellen ist, war etwa von Eselsgröße. Ebenfalls dem Pliocaen angehörig ist der *Pliohippus*, bei welchem der zweite und vierte Finger äußerst rudimentär und nur der dritte bedeutend entwickelt ist. Damit ist schon der Typus des heutigen, einfingerigen Pferdes erreicht.

Der eben geschilderte Reduktionsprocess bezieht sich in gleicher Weise auf die vordere, wie auf die hintere Extremität, nur dass er bei letzterer gewöhnlich rascher verläuft. So besitzt z. B. der *Eohippus*, von dem wir vier Finger, ja sogar noch das Rudiment eines fünften constatiren konnten, hinten nur drei Zehen. Worin die Erklärung für diese Tatsache liegt, ist vorderhand nicht einzusehen.

Dass die Zeit des polydaetylen Pferdes nicht allzuweit hinter uns liegt, beweist der Umstand, dass ausnahmsweise auch bei unsern heutigen Pferden noch eine größere Zahl von mit Hufen versehenen Fingern resp. Zehen auftritt.

Außer dem dritten Finger beobachtet man nämlich noch einen zweiten und vierten, eine Tatsache, die selbstverständlich nicht anders, als im Sinn eines Rückschlages (Atavismus) zu deuten ist.

Hand in Hand mit den Modificationen des Fuß- und Handskelets treten auch solche im Zahnskelet auf, doch kann auf dieselben, von so großem Interesse sie auch in systematischer Beziehung sind, hier nicht näher eingegangen werden. — Man sieht also, dass Nord-Amerika die eigentliche Urheimat des Pferdes genannt werden darf, und es ist schwer zu sagen, warum dasselbe in der Diluvialzeit dort ganz

ausgestorben ist, so dass es von den Spaniern wieder importirt werden musste.

Von weleli' außerordentlicher Tragweite diese paläontologischen Funde, in deren ganzer Kette nicht ein einziges Glied fehlt, für die Descendenz-Theorie geworden sind, braucht nicht erst betont zu werden. Ja, wären keine andere Stützen für dieselbe vorhanden, so würden jene allein genügen, um jeden Zweifel daran für immer von der Hand zu weisen.

Eine ähnliche Entwicklungsreihe, wie sie hier für die Einhufer aufgestellt wurde, ließe sich auch (von *Hyopoternus* und *Anoplotherium* ausgehend) für die Zweihufer (*Artiodactyli*) d. h. für die Ahnen der Schweine und Wiederkäuer aufstellen, denn man allen Grund hat anzunehmen, dass beide, Schweine und Wiederkäuer, von einer gemeinsamen Urform abstammen. Ja man darf noch weiter gehen und die Behauptung aufstellen, dass sämtliche Huftiere, die *Perissodactyli* wie die *Artiodactyli*, einer und derselben pentadactylen Urform entsprungen sind, die höchstwahrscheinlich, da Ein- und Zweihufer in der ältesten Tertiärzeit bereits scharf differenziert waren, in der Kreideformation zu suchen ist, und von dieser haben sich wahrscheinlich auch die Rüsseltiere (*Proboscidea*) abgezweigt.

Ich kann die tertiären Säugetiere nicht verlassen, ohne noch gewisser Formen gedacht zu haben, deren systematische Stellung zwar noch keineswegs klar liegt, die aber unser größtes Interesse in Anspruch nehmen, weil man durch die erhaltenen „Steinkerne“ d. h. die Ausgüsse ihrer Schädelhöhle, auf ihren Hirnbau und dadurch auf ihren Intellekt zu schließen im Stande ist. Eine solche Gelegenheit bietet sich für untergegangene Tiergeschlechter nur selten und es sind mir nur noch drei derartige Fälle bekannt geworden. Der erste und zweite betrifft die später zu besprechenden *Dinosaurier* und *Odon-tornithes* und der dritte bezieht sich auf das älteste, bis jetzt bekannte Wirbeltiergehirn, das ich vor einigen Jahren bei einem triassischen Labyrinthodonten nachzuweisen im Stande war. (Vgl. R. Wiedersheim: Labyrinthodon Rüttimeyeri, in: Abhandlungen der schweizer. paläontol. Gesellsch. V. 1878).

Jene Säugetiergenera, die jetzt zur Sprache kommen sollen, stammen aus der ältesten Schicht der Tertiärperiode, aus dem Eocæn. Sie waren z. T. von gigantischer Größe und haben von Marsh die Namen: *Tillotherium*, *Brontotherium*, *Dinoceras* und *Coryphodon* erhalten. Ihrer systematischen Einreihung stellen sich, wie oben bemerkt, noch Hindernisse entgegen, denn neben dem Besitz von Schneidezähnen nach Art der Nager, war z. B. das *Tillotherium* plantigrad, also ein Sohlengänger, wie die Bären; und während die *Brontotheridae* und *Dinocerata* einerseits eine scharf abgegrenzte Familie der Einhufer bilden, waren sie andererseits mit einem kurzen Rüssel versehen und

erinnerten durch ihren Kopfbau an die Rhinoceroten. Auch *Coryphodon* zeigt verwandtschaftliche Beziehungen zu den Einhufern, Hand und Fuß waren aber fünfzählig.

Aus dem Mitgeteilten geht somit hervor, dass alle diese Tiere sog. „Collectiv-Typen“ repräsentieren, mit welchem Ausdruck allerdings in phyletischer oder systematischer Beziehung Nichts erklärt ist.

Was nun den Bau ihres Gehirns betrifft, so ist dasselbe durch außerordentliche Kleinheit, sowie durch eine sehr niedere Entwicklungsstufe im Allgemeinen charakterisiert. Diese dokumentiert sich namentlich in der Struktur des winzigen Vorderhirns, in den Hemisphären, und rechnet man dazu noch die Ausdehnung des Mittelhirns und der großen Riechlappen, so würde Jedermann ohne Kenntniss des Skeletes jenes Gehirn unbedingt einem Saurier, nie und nimmermehr aber einem Säugetier zusprechen.

Was die Kleinheit der verschiedenen Gehirne anlangt, so steht dasjenige von *Dinoceras* unbedingt an der Spitze, denn es kann hier durch den größten Teil des Wirbelcanals frei hindurchgezogen werden. (!)

Auf diesen Tatsachen fußend müssen wir für die genannten eocänen Säugetiere eine geistige Stufe annehmen, die sich über diejenige der heutigen Reptilien, im besondern der *Lacertilien*, nur wenig oder gar nicht erhoben hat, so dass wir also auch auf Grund paläontologischer Daten berechtigt sind, nicht nur von einem physischen, sondern auch von einem psychischen, intellectuellen Entwicklungsgesetz zu reden.

Es wird eine Zeit kommen, und sie ist nicht mehr ferne, dass auf diese die weitesten Perspektiven eröffnende Seite der paläontologischen Forschung das Augenmerk nicht nur der Biologen, sondern auch der Philosophen mehr und mehr gerichtet sein wird.

## II. Dinosaurier.

Wie es häufig geht, dass man anfangs nur geringe Reste oder gar nur Abdrücke von neuen Fossilien findet, die dann bis zur Auffindung eines mehr oder weniger vollständigen Exemplars ein viel diskutirtes Streitobjekt abgeben, so erging es auch mit den *Dinosauriern*.

Längere Zeit schon waren in Europa Fußspuren aus dem Zechstein bekannt, die nach der Form und Schrittweite zu urteilen, vogelähnlichen Wesen von 15—18 Fuß Höhe angehört haben müssen. Dieselben Spuren nun wurden, und zwar in viel größerer Anzahl in jüngster Zeit auch in der Trias des Connecticut-Tals von Nordamerika aufgefunden und müssen von 50—60 verschiedenen Tierformen, worunter solchen von sieben und mehr Fuß Schrittweite herrühren. Welcher Art nun waren diese Geschöpfe? — Die Antwort auf diese Frage konnte nicht lange zweifelhaft bleiben, seitdem fast jede Woche neue

Reste eines untergegangenen Tiergeschlechts aus triassischen, jurassischen und den Schichten der Kreide zu Tag förderte und noch fördert, welches man mit dem Namen der *Dinosaurier* (Schreckenssaurier) bezeichnet und wovon früher schon — ich erinnere nur an das *Iguanodon* und den aus Solenhofen stammenden und jetzt im Münchener Museum aufbewahrten *Compsognathus* — einzelne Repräsentanten bekannt geworden waren.

Dieses wunderliche Geschlecht besaß sehr schwankende Größenverhältnisse, denn während diese und jene Exemplare kaum die Größe einer Katze besaßen, so erreichte doch die weitaus größte Zahl geradezu monströse Dimensionen, eine Länge von 20—40 ja bis 80 und mehr Fuß.

Nicht selten liegen sie in den Erdschichten zusammen mit Crocodiliern, Dipnoern (*Ceratodus*) und wol auch mit Flugsauriern, sowie mit den ältesten, bis jetzt bekannten Säugetieren z. B. mit dem kleinen *Dryolestes priscus* und *obtusus*, dem *Diplocynodon victor* etc., lauter Formen, die man früher den Beuteltieren zugesprochen hatte, deren systematische Stellung aber bei eingehender Prüfung neuerdings wieder sehr zweifelhaft geworden ist. Die Gesamtzahl der bis jetzt aufgefundenen mesozoischen Säugetiere Amerikas übersteigt bereits 60 einzelne Individuen. Kein einziges Exemplar davon kann nach dem Urteil von Marsh irgend einer Säugetierordnung von heutzutage eingereiht werden, und dasselbe gilt auch für die in Europa aufgefundenen Formen. Was sich mit Sicherheit darüber aussagen lässt, ist nur, dass sie einen sehr niedern Typus, ohne irgend deutliche marsupiale Eigenschaften darstellen. In Folge dieser Unsicherheit ihrer systematischen Stellung und in Anbetracht ihrer „generalized-characters“ schlägt Marsh vor, eine ganz neue Ordnung unter dem Namen der *Pantotheria* daraus zu bilden, und aus dieser haben sich ohne Zweifel die heutigen *Insectivoren* und *Marsupialier* herausentwickelt.

Doch kehren wir nach dieser Abschweifung zu den *Dinosauriern* zurück und constatiren zunächst, dass sich diese nach der Beschaffenheit ihrer Gliedmaßen und nach dem Besitz eines Hautskelets in drei große Gruppen zerlegen lassen, nämlich:

- 1) in die *Sauropoden*,
- 2) in die *Ornithosceliden*,
- 3) in die *Stegosaurier*.

Während bei der erstgenannten Gruppe zwischen der vordern und hintern Extremität keine oder nur unbedeutende Größendifferenzen existiren, ist dies bei den beiden andern Gruppen in ausgedehntester Weise der Fall, so dass also beide bezüglich dieses Punktes übereinstimmen; was sie aber von einander scheidet, das ist ein nur den *Stegosauriern* zukommender Hautknochenpanzer.

Während wir uns also die *Sauropoda* als schwere, plumpe Tiere

vom Krokodilhabitus mit gleichartiger, im Dienste der Locomotion stehender Verwendung beider plantigrader Extremitätenpaare vorzustellen haben, müssen wir annehmen, dass die *Ornithosceliden* und *Stegosaurier* sich bei der Fortbewegung vorzugsweise der Hingliedmaßen bedient haben, dass ihr Gang also, wie der der Känguruhs, ein hüpfender gewesen ist. Dabei schleifte der allen Dinosauriern zukommende kräftige und lange Schwanz auf dem Boden nach und gab wie bei den Känguruhs, vielleicht ein weiteres Stützelement ab für den hoch aufgerichteten schweren Rumpf. Der Hals scheint stets lang und schlank und der saurierartige Kopf verhältnismäßig klein gewesen zu sein. Hand und Fußwurzel waren stets gut ossificirt und ebenso alle übrigen Knochen des Skelets; dabei ist übrigens nicht zu vergessen, dass diese und jene Knochen, ähnlich wie bei Vögeln, pneumatisch d. h. lufthohl waren. An den Endgliedern der Finger und Zehen saßen gewöhnlich starke Krallen. Die Halswirbel waren wie es scheint, bei allen Dinosauriern opisthocoele d. h. hatten nur an ihrer hintern Fläche eine Höhlung, während die Rumpf- und Schwanzwirbel an ihren Körpern entweder ganz glatte oder nur leicht konkave Flächen besaßen.

Die Neuralbögen waren wie bei den heutigen Crocodiliern und gewissen Cheloniern durch eine Naht mit den Wirbelkörpern verbunden; das Os sacrum componirte sich aus 4—5, gewöhnlich synostotisch verbundenen Wirbeln. Diese anatomischen Merkmale gelten so ziemlich in gleicher Weise für alle drei Gruppen der Dinosaurier; und für die *Sauropoda* ist abgesehen von einigen Größenangaben nichts Wesentliches mehr nachzutragen. Diese sollen nun hier zuvor ihren Platz finden, ehe wir uns den beiden andern, weitaus interessanteren Gruppen, den *Ornithosceliden* und *Stegosauriern*, specieller zuwenden.

Zu den *Sauropoda* gehört das Genus *Morosaurus* (fast vollkommen erhalten), *Diplodocus*, *Apatosaurus* und *Atlantosaurus* (*Titanosaurus*), alles Formen von gigantischen Dimensionen. So besaß der *Morosaurus* eine Länge von 40, *Diplodocus* eine von circa 50 Fuß mit Hinterextremitäten von über 13 Fuß. Doeh was soll man erst sagen, wenn man erfährt, dass der *Atlantosaurus immanis* wenigstens 80 (!) Fuß lang gewesen sein muss, dass er aber wahrscheinlich noch übertroffen wurde von *Apatosaurus laticollis*, dessen Halswirbel eine Breite von  $3\frac{1}{2}$  Fuß erreichten! Diese beiden Riesen repräsentiren somit die größten, landlebenden Wirbeltiere aller Zeiten: sie waren ebenso wie auch *Morosaurus* und *Diplodocus* plumpe Pflanzenfresser und man kann sich kaum vorstellen, was diese Tiere für Weidegründe besessen haben müssen!

Zugleich mit ihnen lebten nun aber auch carnivore Dinosaurier, ausgerüstet mit furchtbarem Gebiss. Sie erreichten eine Länge von 20—25 Fuß und mochten, wenn sie zahlreich genug vorhanden waren, schon im Stande gewesen sein, jene im Schach zu halten, d. h. gefürchtete

Feinde derselben zu bilden. Sie waren übrigens mit den *Ornithosceliden* näher verwandt, als mit den *Sauropoden*, und da sie wie jene luffthohle Knochen besaßen und sich beim Gange fast nur der Hinterextremitäten bedienten, so mögen sie durch Schnelligkeit und Gewandtheit in der Bewegung ersetzt haben, was ihnen an massigem Körperbau den Sauropoden gegenüber abging. Es mag ungefähr dasselbe Verhältniss zwischen *Sauropoden* und *Ornithosceliden* bestanden haben, wie wir es heute zwischen Elephanten und Rhinoceronten einer-, und den großen katzenartigen Raubtieren andererseits beobachten.

Marsh unterscheidet zwei scharf getrennte Familien von carnivoren *Dinosauriern*, nämlich die dem *Megalosaurus* verwandten *Allosaurier* und die *Nanosaurier*, welche letztere verwandtschaftliche Beziehungen zu dem oben erwähnten *Compsognathus* zeigen. Bis jetzt hat Marsh nur eine kurze Notiz darüber veröffentlicht, eine ausführlichere Beschreibung aber in Aussicht gestellt.

Während also die *Sauropoda* den Reptiliencharakter ziemlich unverfälscht erkennen lassen, tritt uns bei den *Ornithosceliden* ein Mischtypus zweier sonst getrennter Tierklassen, nämlich von Reptilien und Vögeln entgegen.

Man wird sich dabei vielleicht an den Solenhofener *Archaeopteryx* erinnern, der ja auch eine Uebergangsform repräsentirt; ich werde aber später zeigen, dass dieser eine ganz andere Entwicklungsrichtung verfolgt, als die *Ornithosceliden*.<sup>1)</sup>

Erinnern wir uns noch einmal der verkümmerten Vorder- und der um so stärkern Hinterextremitäten der *Ornithosceliden*, so werden wir, falls wir uns in der Reihe der Vögel nach ähnlichen Verhältnissen umschauen, auf keine andere Gruppe verfallen können, als auf die der *Ratiten* oder *Cursores* d. h. der straußenartigen Vögel.

Abgesehen von dem Bau der Extremitäten tritt dieses vor Allem im Bau des Brustbeins und des Beckens hervor.

Beide haben wir deshalb einer genauern Prüfung zu unterwerfen, und zwar wollen wir zunächst mit dem letztern beginnen.

Das Becken der *Ornithosceliden* besteht merkwürdigerweise aus vier Theilen, während es sich sonst bekanntlich nur aus drei Abschnitten, dem Darm- Sitz- und Schambein zusammensetzt. Der Grund davon liegt in der Doppelnatur des Schambeins (*Os pubis*). Der eine Ast dieses Knochens, welcher von einem diskreten Ossificationspunkt aus verknöchert, ist gertenartig schlank und ganz wie bei straußenartigen Vögeln parallel dem Sitzbein (*Os ischii*) nach hinten gerichtet („post-pubic-bone“, Marsh).

Dass dieser Knochen dem *Os pubis* der Vögel homolog ist, kann keinem Zweifel unterliegen.

---

1) Ueber den *Archaeopteryx* bringen wir demnächst einen eigenen Artikel.  
D. Red.

Der zweite Ast des Schambeins ist nach vorne und zugleich medianwärts gerichtet, so dass er mit dem Knochen der andern Seite vielleicht unter Bildung einer Symphyse zusammenstößt. In Erwägung dieser seiner Verlaufsrichtung und seiner Form muss dieser Beckenteil dem ganzen Schambein der Reptilien, in specie demjenigen des Krokodils homolog erachtet werden, und so kommen wir also zu dem interessanten Resultat, dass das Dinosaurierbecken zwei Schambeine in sich vereinigt, wovon das eine demjenigen der Vögel, das andere demjenigen der Crocodilier entspricht.

Es wird sich nun die Frage nach dem fernern Schicksal des Reptilienschambeins in der Reihe der Vögel erheben, denn dass dasselbe mit dem Auftreten des ersten wirklichen Vogels abgeworfen, also gänzlich verschwunden sein sollte, ist ebenso unwahrscheinlich, als dass umgekehrt irgend ein Organ sich sprungweise entwickelt und schon vollkommen fertig in die Erscheinung tritt.

Und so sehen wir denn Reste jenes Knochens einmal auf die Urvögel Amerikas und dann auch noch auf die heutigen Vögel, vor Allem die Ratiten (*Apteryx*, *Dromaeus*) vererbt. Die deutlichsten Spuren besitzt übrigens der *Geocoeyx californianus*.

Ob sich auch bei den Säugern noch Reste davon finden und ob solche vielleicht in den Ossa marsupialia der Beuteltiere zu erblicken sind, dies zu entscheiden, muss künftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben. Die Lösung dieser interessanten Frage wäre vielleicht von der Entwicklungsgeschichte der Marsupialier zu erwarten.

Da nun das Vogelschambein bei den *Dinosauriern* schon vollkommen fertig vorliegt, so ist, fußend auf dem obigen Satz, dass die Entwicklung nie sprungweise erfolgt, mit Sicherheit anzunehmen, dass eine große Reihe von Dinosauriergenerationen vorhergegangen sein muss, bei welcher die erste Anlage dieses Knochens zu suchen wäre. Wir dürfen hoffen, dass derartige Uebergangsformen mit der Zeit noch aufgefunden werden.

Dies führt uns also zu der Behauptung, dass das Schambein der Vögel nicht homolog ist demjenigen der Reptilien (Crocodilier), sondern dass sich dasselbe in der Reihe der Dinosaurier oder vielleicht schon bei deren Vorfahren neu entwickelt haben muss.

Die Frage endlich, ob das Os pubis der Säuger demjenigen der Reptilien oder dem der Vögel homolog ist, muss in letzterm Sinn bejahend beantwortet werden. Während nämlich bei Amphibien und Reptilien alle drei Beckenabschnitte als ein Continuum sich anlegen, entsteht das Os pubis der Vögel und Säuger mit diskreter Anlage und dokumentirt so seinen eigenartigen Charakter, der wie wir gesehen haben, erst auf Grund der phyletischen (paläontologischen)

Entwicklung wenigstens bis zu einem gewissen Grade dem Verständniss nahe gerückt erscheint.

Abgesehen von diesen Verhältnissen des Os pubis nimmt, wie Huxley nachgewiesen hat, das Dinosaurierbecken auch durch die Configuration seines Darmbeins unser Interesse in hohem Maße in Anspruch. Um dies genügend würdigen zu können, müssen wir weiter in der Tierreihe zurückgreifen und uns zunächst das Verhalten des Darmbeins der geschwänzten Amphibien vergegenwärtigen. Hier stellt es eine einfache, schlanke Knochenlamelle dar, welche in rein transverseller Richtung vom Sacralwirbel nach außen und abwärts läuft, somit also eine zur Medianebene rechtwinklige Verlaufsrichtung erkennen lässt. Diese wird bei Lacertiliern zu einer schiefen und zwar so, dass die Längsaxe des Knochens von hinten und oben nach außen und vorne verläuft; noch wichtiger als dies ist aber das Auftreten einer, wenn auch noch schwachen lamellosen Verbreiterung des Knochens, welche letztere bei Crocodiliern bereits in bedeutendem Grade zugenommen hat. Zugleich bemerkt man am Vorderende des Lacertilier- und noch viel ausgesprochener an demjenigen des Crocodilier-Darmbeins eine knopfartige Protuberanz, die die Hüftgelenkspfanne (Acetabulum) nach vorne zu mehr oder weniger weit überragt und so die erste Anlage einer Pars praecetabularis des Os ilei repräsentirt. Indem nun letztere bei Dinosauriern zu einem starken zapfenartigen Gebilde und schließlich gar zu einer förmlichen Schaufel auswächst, resultirt daraus jene mehr und mehr Sacralwirbel umfassende Beckenform, wie sie die Ratiten und überhaupt die Vögel charakterisirt.

Das Sitzbein (Os ischii) der Vögel ist in dem homologen Knochen der Dinosaurier schon vollständig vorgebildet und unterliegt so gut wie gar keinen Veränderungen mehr.

Was das Brustbein der *Ornithosceliden* und überhaupt der *Dinosaurier* betrifft, so scheint es zum größten Teil aus Knorpel bestanden zu haben, denn die aufgefundenen Knochenteile stammen nur von den allerältesten Exemplaren her und sind auch hier spärlich genug entwickelt. Das in vollkommen natürlicher Lage und überhaupt am besten erhaltene Brustbein kennt man von *Brontosaurus excelsus* einem zur Gruppe der *Sauropoda* gehörigen Dinosaurier. Es besteht aus zwei subovalen, dorsalwärts konkaven und ventralwärts konvexen Knochenplatten, die medianwärts beinahe zusammenstoßen und während des Lebens höchst wahrscheinlich sowol unter sich als mit den anstoßenden Coracoiden durch Knorpel vereinigt waren. In seiner Configuration kommt dieses Sternum mit demjenigen von jungen Vögeln und speciell von jungen Straußen bis ins Einzelste überein. Wie hier, so bildete es auch dort zusammen mit der Knorpelseibe eine breite, glatte Platte ohne Spuren einer Crista sterni, wie sie den Flugvögeln, den *Carinaten*, zukommt. Wenn man dies im Auge behält,

d. h. wenn man die genetischen Beziehungen des Episternalapparats resp. der Furcula zur Crista sterni bei den Carinaten erwägt, so wird uns auch der vollständige Mangel eines Episternalapparats bei Dinosauriern nicht befremden können. Doch ich kann auf diese specielleren Verhältnisse nicht näher eingehen, da eine Discussion derselben mehr in eigentliche Fachschriften gehört.

Was endlich die Extremitäten-Knochen der Ornithosceliden betrifft, so waren sie mit großen Markhöhlen versehen; der Fuß hat drei wol entwickelte Zehen, die fünfte fehlt ganz und von der ersten (Hallux) ist nur ein kleines Rudiment des Metatarsus vorhanden. Man unterscheidet eine proximale und distale Tarsalreihe; in der erstern liegt ein Astragalus und ein Calcaneus.

Der ganzen Form nach können die oben erwähnten Fußspuren von nichts anderm herrühren als von Ornithosceliden; man sieht von Stelle zu Stelle auch leichte Spuren der kleinen Vorderextremitäten, die bei wie Känguruhs während des Sprunges den Boden nur leicht angepöppt haben mögen.

Der Unterkiefer war vorne zahlos und beide Hälften waren durch keine Symphyse verbunden.

Die Vorderextremität besaß fünf Finger und neun Carpalknochen.

Die ganze herbivore Gruppe der Ornithosceliden stand in ihren Größenverhältnissen den *Sauropoda* weit nach. Die bis jetzt aufgefundenen Exemplare werden die Länge von 10—12 Fuß nicht überschritten haben.

Von den amerikanischen Genera hebe ich *Laosaurus* und *Camptonotus*, von den europäischen *Iguanodon* und *Hypsilophodon* hervor.

Ich wende mich jetzt zu der dritten Gruppe der Dinosaurier, zu den *Stegosauriern* (Marsh).

Wie oben schon kurz erwähnt, liegt ihr charakteristisches Merkmal in einem monströsen Hautknochenpanzer, der, da er auch mit Stacheln ausgerüstet war, sowol zum Schutz als zum Angriff gleich gute Dienste geleistet haben mag.

Rechts und links von der Wirbelsäule saßen in einer oder mehreren Reihen, nach Größe und Form sehr variirende Knochenschilde, deren größte Ausdehnung einen Meter (!) betrug. Dazu kamen Knochenstacheln bis zu 63 Cm. Länge und diese müssen ursprünglich einen hornigen Ueberzug besessen und ihre Lage auf den extrem langen Processus spinosi der vordern Caudalwirbel gehabt haben. Diese repräsentirten überhaupt die stärksten Wirbel der gesammten Columna vertebralis.

Es ist nicht unwahrscheinlich, dass mit derartigen Knochenstacheln auch die Vorderextremität in der Nähe des Handgelenks bewahrt war, wodurch sie sich natürlich zu einer furchtbaren Angriffswaffe gestalten musste.

Dass die *Stegosaurier* bezüglich ihrer Extremitäten im Wesentlichen mit der vorigen Gruppe übereinstimmen, dass sie also bei der Fortbewegung hauptsächlich auf die Hintergliedmaßen angewiesen waren, habe ich früher schon kurz erwähnt, und ich habe jetzt nur noch Folgendes nachzutragen.

Die mindestens zweimal kürzern Vordergliedmaßen waren trotz ihrer Kleinheit von sehr kräftigem Bau und jedenfalls im Kampfe einer bedeutenden Krafftleistung fähig. Der massige Femur war beinahe doppelt so lang als Tibia und Fibula; was aber viel interessanter ist, das ist der Umstand, dass der Astragalus mit dem distalen Tibia-Ende synostotisch verbunden ist, ein Verhältniss das zuweilen auch zwischen Fibula und Calcaneus besteht. Wir haben hierin die allernächsten verwandtschaftlichen Beziehungen zu erblicken zum Fußskelet der Vögel, wo dieses Verhalten bekanntlich die Regel bildet. Auf der andern Seite nun existiren aber Tatsachen, die die große Kluft, die immerhin zwischen Vögeln und Stegosauriern existirt, recht scharf beleuchtet, ich meine den Schädelbau, sowie den Besitz von fünf Fingern an Hand und Fuß. Dazu kommt, dass die Endphalangen stumpf und breit sind, genau so wie bei manchen Huf-tieren, dass also hier nicht wol von Krallen die Rede sein kann.

Der Kopf ist sehr schmal und viel lacertilierähnlich als bei den typischen Dinosauriern, den Ornithosceliden; am meisten ähnelt er dem heute lebenden, neuseeländischen Genus *Hatteria*. Die Quadratbeine waren unbeweglich mit dem Schädel verbunden und es existirte ein Quadrato-jugal-Bogen. Die Kieferknochen waren kurz und massiv und auf dem Querschnitt sieht man eine ganze Reihe, [die z. B. aus fünf Stücken bestehen kann] von übereinander in der Kieferhöhle liegenden Ersatzzähnen. Die ausgebildeten Zähne sind cylindrisch und deuten auf ein herbivores Leben hin.

Von ganz eigentümlicher Form ist das Darmbein von *Stegosaurus*. Sein praecetabularer Abschnitt erstreckt sich weiter nach vorne, als bei irgend einem andern *Dinosaurier*, ja sogar weiter, als bei irgend einem Vogel. Sein oberer Rand krümmt sich medianwärts gegen die Wirbelsäule, wo er sich an den Neuralbogen des Sacrums enge befestigt. Auf diese Weise werden, genau wie bei den Vögeln, die zwischen je zwei Querfortsätzen gelegenen Intervalle von der Dorsalseite her vollständig zugedeckt, und der Beckengürtel erscheint so nach der Rückseite zu als eine homogene, breite Knochenplatte.

Der postacetabulare Abschnitt des Darmbeins ist sehr kurz, kaum ein Drittel so lang wie der praecetabulare. Scham- und Sitzbein weichen principiell von der früher bei den Ornithosceliden geschilderten Form nicht ab, nur sind beide kürzer, gedrungener. Dies gilt namentlich für den letztgenannten Knochen, der mit der Pars post-pubica des Schambeins enge verbunden ist.

Endlich noch ein Wort über das centrale Nervensystem der

Stegosaurier, welches uns, wenigstens was das Hirn betrifft, im „Steinkern“ vortrefflich erhalten ist.

Das Gehirn ist außerordentlich klein, ja im Verhältniss zur Körpergröße des Tiers kleiner, als dasjenige irgend eines andern landlebenden Wirbeltiers. Wenn man das Verhältniss der ganzen Körpermasse eines Alligators zu derjenigen eines Stegosauriers setzt wie 1: 1000, so beträgt das Gehirnvolum dieses Dinosauriers nur den hundertsten Teil (!) desjenigen eines Alligators. Das absolute Volumsverhältniss des Alligatorgehirns zu demjenigen eines Stegosauriers stellt sich wie 1: 10.

Das Stegosaurier-Gehirn war von länglicher gestreckter Form mit schwach entwickelten Hemisphären und winzigem Cerebellum, dagegen mit stark ausgeprägten Lobi olfactorii, L. optici (Mittelhirn) und Sehnerven. Der Querdurchmesser des Großhirns übertrifft an Ausdehnung kaum denjenigen des Rückenmarks.

Im Großen und Ganzen gleicht dieses Gehirn viel mehr dem eines Lacertiliers als dem eines Vogels.

Das Gehirn des zur Gruppe der *Sauropoda* gehörigen *Morosaurus* war etwas höher entwickelt, doch kann hierauf für jetzt nicht näher eingegangen werden.

Vielleicht in noch höhern Grade, als die Anatomie des Gehirns erregt unser Interesse folgender Umstand.

Der Sacral-Kanal von *Morosaurus* ist 2—3mal, derjenige von *Stegosaurus* mindestens 10mal so weit als die Schädelhöhle. Er stellt einen ovalen, von dem übrigen Wirbelkanal scharf abgesetzten gewölbten Raum dar, welcher sich wie ein zweites, nur viel größeres Cavum cranii ausnimmt.

Bei keinem andern Wirbeltier wurde bis jetzt eine solche, offenbar für die Aufnahme eines großen nervösen Centrums, gewissermaßen für ein Sacralhirn berechnete, große Höhle („very large chamber“) der Wirbelsäule nachgewiesen, und es hält schwer eine Deutung dafür zu finden.

Zur Erklärung derselben denkt man selbstverständlich sofort an die massige Entwicklung der hintern Extremitäten und möchte in der ungeheuren Sacral-Anschwellung des Rückenmarks ein Homologon der Intumescencia lumbalis und brachialis der übrigen Vertebraten erkennen. In diesem, gewiss zunächstliegenden Gedanken wird man aber wieder dadurch unsicher gemacht, dass die Intumescencia sacralis verwandter Dinosaurier (z. B. bei *Camptonotus*,) obgleich hier dieselbe Disproportion zwischen Vorder- und Hintergliedmaßen existirt, nicht den vierten Teil derjenigen von *Stegosaurus* beträgt.

Es ist interessant und steht mit Allem, was wir über die Entwicklung des Gehirns wissen, in vollkommener Uebereinstimmung, dass bei jungen Individuen der *Stegosaurier* jene Sacralhöhle verhältnismäßig weiter ist, als bei Erwachsenen.

Es wäre verführerisch genug, sich in weitere Speculationen über dieses Thema einzulassen; jedoch fehlt uns dazu noch größeres Material, und wir müssen uns vorderhand mit der Erkenntniss bescheiden, dass bei derartig construirten Geschöpfen der Schwerpunkt des gesammten Nervenlebens ans hintere Rumpffende verlegt gewesen sein muss.

Mit dem Ende der Kreideperiode waren die letzten Dinosaurier ausgestorben, und damit war überhaupt die Blütezeit und höchste Entwicklung der Reptilien für immer dahin und die großen Säugetiere der Tertiärzeit traten an ihre Stelle.

Dass das, was von jenem Tierkreis auf unsere Tage gekommen ist, nur kümmerliche Ueberreste sind einer einst den Erdball beherrschenden Lebewelt, dazu dürfte ein Blick auf die untergegangenen Tiergeschlechter Amerikas genügen; noch mehr aber wird man sich dessen bewusst, wenn man einen Blick wirft auf die immensen Leichenfelder, welche in den letzten dreißig Jahren von den Engländern in Südafrika aufgedeckt worden sind.

Werden doch aus den dortigen triassischen Schichten Reptilien mit Köpfen von Nilpferdgröße zu Tage gefördert, welche in Ermanglung von Zähnen entweder Hornschnäbel besessen haben nach Art der heutigen Schildkröten oder furchtbare Gebisse vom Säugetiertypus (Schneid-Reißzähne etc.), (*Dicynodontia*).

Ich werde vielleicht später Gelegenheit haben, dieser Seite der neuern Paläontologie eine besondere Betrachtung zu widmen. Im nächsten Aufsatz sollen jedoch vorher noch die Zahnvögel Amerikas besprochen werden und dabei wird sich Gelegenheit geben, noch einmal auf die Dinosaurier zurückzukommen, um die von ihnen eingeschlagene Entwicklungsrichtung genauer zu präcisiren und mit derjenigen der Zahnvögel zu vergleichen.

### A. Vayssière, Etude sur l'état parfait du *Prosopistoma punctifrons*.

Annales des sciences naturelles, 6. sér., Zoologie et Paléontologie XI, Nr. 1, 1881, p. 1—16, Pl. 1.

Das in Rede stehende Tier beansprucht ein gewisses allgemeines Interesse durch seine unsichere Stellung im Arthropodensystem. Von Geoffroy (*Histoire des Insectes*, II, 1764, p. 560. Pl. 21, Fig. 3) als ‚binocle à queue en plumet‘, von Latreille als ‚binocle permigère‘, von Duméril als ‚binocle pisciforme‘ und späteres *Prosopistoma* (Maskenmaul) den Crustaceen zugeordnet, ein Platz, den später Milne-Edwards dem Tiere streitig machte: ward dasselbe sodann 1869 von Em. Joly seiner Tracheen wegen als Insekt erkannt und in die Nähe der Ephemeren, zu den amphibioten Orthop-

teren gestellt. Erst Vayssière gelang es, die Richtigkeit der Vermutung Joly's durch die Entdeckung der Entwicklung der Nymphe zur Subimago<sup>1)</sup> zu constatiren, als er sich bemühte, das *Argulus*-ähnliche Larvenstadium des merkwürdigen Arthropoden als ein bleibendes, fortpflanzungsfähiges nachzuweisen, — eine Annahme, zu welcher ihn die erstaunliche Concentration des Nervensystems des *Prosopistoma* mit Mac Lachlan geführt hatte. Dasselbe zeigt ein Paar obere Schlundganglien zur Innervirung der Augen und Antennen, ein unteres Schlundganglion zur Innervirung verschiedener anderer Teile des Kopfes und endlich ein sehr voluminöses Thoracalganglion mit Nervenstämmen für alle Teile des Thorax und Abdomen, deren Einschnürungen auf eine Verwachsung dreier Paare Thoracalganglien und eines unpaaren Abdominalganglions deuten.

Das Larvenstadium charakterisirt die vollständige Verwachsung der Thoracalringe mit den vordersten Abdominalsegmenten, durch welche eine Verminderung der respiratorischen Teile und eine totalere Localisation derselben hervorgerufen ist; während die Ephemerinen (*Palingenia*, *Oligoneura*) außer an andern Körperregionen ein Paar Tracheenkiemen an den Seiten eines jeden der sieben vordersten Abdominalringe besitzen, hat *Prosopistoma* deren nur fünf, und zwar sind die beiden vordersten Paare derart modifizirt, dass sie kaum der Atmung selber dienen, sondern nur die physiologische Aufgabe der folgenden erleichtern. Der aus den verlängerten, fest verschmolzenen Rückentegmenten gebildete, der Bewegung unfähige Schild bildet die mit der Außenwelt durch drei Oeffnungen, eine mediane dorsale und zwei ventrale laterale in Verbindung stehende Atmungskammer; durch die paarigen Oeffnungen, die Bauchporen, dringt das Wasser in die Kammer und entweicht, nachdem es die Tracheenkiemen mit Luft gesättigt hat, durch die unpaare Dorsalpore, — eine Art der Strömung, welche durch die Bewegung der beiden vordersten Paare der Atmungsorgane bewirkt wird, deren vorderstes verlängertes Paar das Wasser eintreten lässt, deren hinteres Paar es hinaus schafft, während die drei übrigen Paare ausschließlich den Austausch der Gase vermitteln.

Die sehr helle, fast weiße Larve des *Prosopistoma* verwandelt sich im Juni (in der Rhone)<sup>2)</sup> in eine dunkelbraune Nymphe, welche sich durch die maskenähnliche Bildung ihrer Unterlippe — eine Eigen-

---

1) Dasjenige geschlechtsreife Postembryonalstadium, welches bei einigen Neuropteren noch einer letzten Häutung unterliegt, also der Imago unmittelbar vorausgeht.

2) In einem umfassenden Aufsätze „Ueber Verbreitung der Tiere im Rhöngebirge und Mainthal mit Hinblick auf Eifel und Rheinthal“, p. 43—183 der soeben ausgegebenen ersten Hälfte der Verhandl. d. naturhist. Ver. d. preuss. Rheinl. u. Westfal, 38. Jahrg., 1881, teilt Leydig p. 135 das Vorkommen der *Prosopistoma*-Larve auch für das Taubergebiet mit.

tümlichkeit, der das seltene Tier seinen Namen verdankt — auszeichnet und alsdann in die dipterenähnliche Subimago mit verkümmerten Mundteilen und schwach entwickelten Beinen, deren Weibchen ein Viertel millim. lange, milchweiße, warzige Eier, ähmlich denen der *Chloë diptera* legt, indem sich nach des Verfassers Vermutung die Subimago wahrscheinlich nicht zur Imago ausbildet.

F. Karsch (Berlin).

### Zur Histologie der Retina.

1) Denissenko, Mitteilung über die Gefäße der Netzhaut der Fische. Arch. f. mikrosk. Anat. 1880 Bd XVIII. S. 480—486. Taf. XXII. Fig. A. — 2) Derselbe, Ueber den Bau der äußern Körnerschicht der Netzhaut bei den Wirbeltieren. Arch. f. mikr. Anat. 1881. Bd. XIX. S. 395—442. Taf. XXI. — 3) W. Krause, Ueber die Retinazapfen der nächtlichen Tiere. Arch. f. mikr. Anat. 1881. Bd. XIX. S. 309—315. Taf. XVII. — 4) Boll, Thesen und Hypothesen zur Licht- und Farbenempfindung. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abt. 1881. S. 1—39. — 5) Denissenko, Ueber den Bau und die Funktion des Kammes (Pecten) im Auge der Vögel. Arch. f. mikr. Anat. 1881. Bd. XIX. S. 733. Taf. XXXIV.

(Schluss.)

Boll (4) hat nun ferner eine Anzahl von Thesen aufgestellt, deren morphologische Unterlage hier in Betracht kommt.

1) Die lichtempfindende Fläche der Retina ist ausschließlich zusammengesetzt aus Sehelementen (Boll), d. h. aus gesonderten, individuellen und selbständig empfindenden Punkten.

2) Jedes einzelne Sehelement besitzt zwei bestimmte physiologische Eigenschaften: erstens die Fähigkeit zu einer vollständigen Licht- und Farbenempfindung, und zweitens ein bestimmtes „Localzeichen“ [letztere Bezeichnung ist bekanntlich von Lotze eingeführt, Ref.].

3) Alle Sehelemente sind unter sich gleichartig durch ihre Licht- und Farbenempfindung und ungleichartig allein durch ihre Localzeichen.

4) Die Anzahl der Sehelemente ist gleich der Anzahl der Nervenfasern in dem zu ihr gehörigen Sehnerven.

Diese Anzahl der Nervenfasern im *N. opticus* ist nun bisher nur für den Menschen bestimmt worden und auch noch mit Zweifeln behaftet. Ref. (Allg. Anat. 1876 S. 167) hatte sie auf eine Million geschätzt. Kuhnt (1879) fand nur 40000, Salzer (1880) 438000 Nervenfasern. Ref. (Arch. f. Ophthalmol. 1880 Bd. 26, 2. S. 102) zeigte dann, dass zwar nur etwa 400000, 0,002—0,004 mm. messende, mit Ueberosmiumsäure sich schwärzende Fasern, welcher Methode Salzer sich bedient hatte, außerdem aber eine mindestens eben so große Anzahl sehr feiner Fasern von 0,0005—0,001 Durchmesser,