

Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere.

Von

Paul Reichel.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Mit Tafel I.

Jede eingreifendere Änderung der Lebensweise eines Thieres, jeder Wechsel der Bedingungen, unter die es gebracht wird, erfordert eine Umgestaltung seines Organismus, die ihn befähigt, sich den neuen Verhältnissen anzupassen. Je größer jener Wechsel, um so bedeutender die durch ihn erzeugten Veränderungen. Entsprechend dem jeweiligen Bedürfnisse machen sich dieselben entweder in der Neubildung oder in der Umbildung schon bestehender Organe in morphologischer und physiologischer Hinsicht geltend, während andere, weil unnöthig geworden, sich rückbilden oder verschwinden. Welcher dieser beiden Vorgänge jedes Mal stattgefunden, ist oft sehr schwer zu entscheiden; um so schwerer, je weiter die zu vergleichenden Thierklassen von einander entfernt stehen, je größer die Anzahl der, wie wir annehmen, ausgestorbenen Zwischenglieder ist, je auffallender die eingetretenen Veränderungen sind.

Mit der Umwandlung der Fische in landbewohnende Thiere; mit dem Aufgeben des Wasserlebens trat das Bedürfnis nach Apparaten hervor, die Schutz gegen eine zu bedeutende Verdunstung, resp. die durch dieselbe bedingte Gefahr des Austrocknens gewährten. Wir sehen demselben Genüge geleistet durch das Auftreten sekretorischer Organe auf der Haut und den der Luft ausgesetzten Schleimhäuten, die durch Absonderung einer öligen, resp. klebrig-schleimigen Substanz dieselben feucht, geschmeidig und schlüpfrig erhalten. So ist bei den niederen Amphibien die ganze Haut mit kleinen, bläschenartigen Hautdrüsen bedeckt. Woher dieselben stammen, ob sie

völlig neue Gebilde sind, oder ob sie vielleicht, wie LEYDIG will, den Organen des sechsten Sinnes der Fische, die ja mit dem Verlassen des Wasserlebens verloren gehen, entsprechen, lässt sich nach unsern heutigen Kenntnissen noch nicht mit Sicherheit bestimmen. Auf höher entwickelten Thierstufen ordnen sich diese Drüsen mehr zu einzelnen Gruppen an, und mit der immer weiter gehenden morphologischen Differenzirung ändert sich auch mehr und mehr ihr physiologischer Werth, indem das Sekret der Drüsen gewisse spezifische Eigenschaften erhält. Sie hören auf, nur Schutzmittel gegen die Verdunstung an der Luft zu sein; sie werden, z. B. bei *Bombinator igneus*, durch Produktion eines scharfen, ätzenden, giftigen Sekretes zu wichtigen Abwehrmitteln gegen die Angriffe feindlicher Thiere.

Einer ähnlichen, der fortschreitenden Entwicklung parallel, von Stufe zu Stufe immer weiter gehenden Differenzirung und Specialisirung ihrer Funktion begegnen wir bei den Drüsen der der Luft ausgesetzten Schleimbäute, namentlich den Mundhöhlendrüsen. Indem ihr Sekret in den höheren Thierklassen ganz spezifische Eigenschaften erhält, was sich morphologisch durch eine Verschiedenartigkeit des Drüsenepithels kennzeichnet, gewinnen sie, namentlich für die Verdauung eine außerordentliche Bedeutung; auch macht sich bald eine gewisse Arbeitstheilung in so fern geltend, als die einen Drüsen wesentlich nur dieser, die andern jener Aufgabe vorzustehen haben.

Ursprünglich vielleicht nur einem ähnlichen Zweck, wie die Hautdrüsen dienend, die Schleimhaut gegen Austrocknung zu schützen, haben sie bei den Amphibien bereits den Zweck zu erfüllen, durch Absonderung einer mehr oder weniger zähen, klebrigen Substanz einen Stoff zu liefern, um die erfasste Nahrung sogleich festzukleben. Diesem Zweck entspricht ihre Anordnung auf Zunge und Gaumen in vorzüglicher Weise, indem ja erstere beim Vorschnellen jedes Mal am Gaumen vorbei- und das hier befindliche Sekret abstreift. — Zugleich erleichtern sie bei Amphibien und Reptilien das Herabgleiten der Speisen außerordentlich, indem sie die Deglutitionswege schlüpfrig erhalten, was um so vortheilhafter ist, als die Zähne der Reptilien ja nicht zum Zerkleinern und Kauen, sondern nur zum Festhalten der Beute dienen, diese aber sogleich im Ganzen in die Speiseröhre gelangt. Schon hieraus ergibt sich mit großer Wahrscheinlichkeit, dass die Mundhöhlendrüsen der Amphibien und Reptilien kaum den Zweck haben, durch Lieferung gewisser Fermente die Verdauung bereits im Mund, resp. Schlund einzuleiten, eine Aufgabe, die denen

der Säugethiere bekanntermaßen in so hohem Grade zufällt. Bei letzteren erreicht die Specialisirung der Funktion den höchsten Grad, indem sich ja nicht nur zwei Hauptgruppen, einfache Schleim- und eigentliche Speicheldrüsen, unterscheiden lassen, sondern auch jede der letzteren, vermöge der Verschiedenartigkeit ihrer Sekrete verschiedene Zwecke bei der Verdauung zu erfüllen haben. — Eine ganz eigenartige Stellung nimmt in physiologischer Hinsicht die Giftdrüse der Giftschlangen ein, indem sie durch ihr giftiges Sekret eine der gefährlichsten Angriffswaffen darstellt, die wir in der Thierwelt kennen. In vergleichend-anatomischer Beziehung können wir ihr eine solche Ausnahmestellung — wie unten näher gezeigt werden soll — freilich nicht zuerkennen.

Dieser mit fortschreitender Entwicklung stets zunehmenden physiologischen Differenzirung entspricht morphologisch eine immer größer werdende Mannigfaltigkeit in Zahl und Gruppierung, wie im gröberen und feineren Baue der Drüsen. Ihre specielle Schilderung behalte ich mir für die eigentliche Arbeit vor; nur die allgemeinen Grundzüge, die bei ihrem Aufbaue in den verschiedenen Thierklassen zur Geltung kommen, mögen hier kurz Erwähnung finden.

Alle drei Drüsenformen, welche die allgemeine Anatomie unterscheidet, tubulöse, zusammengesetzt tubulöse und acinöse Drüsen finden wir bei dem sekretorischen Apparat der Mundhöhle der Wirbelthiere verwendet. Doch überwiegen bei den niederen Vertebraten die ersten beiden Formen; bei den höheren tritt die letzte, entwicklungsgeschichtlich entschieden höher stehende Form in den Vordergrund. Auch zeigt sich ein weiterer Fortschritt darin, dass die acinösen Drüsen bei diesen eine weit mächtigere Entfaltung erreichen, als bei jenen. Bei den Amphibien und Sauriern haben sie einen kurzen Ausführungsgang, der sich nur wenig verästelt und eine relativ kleine Anzahl von Acini auf seinen Endästen trägt. Diese Form fehlt zwar auch den Säugern nicht, doch treten sie zurück gegen einzelne, sehr mächtig entwickelte Drüsen, die einen langen, sich außerordentlich vielfach verzweigenden, starken Ausführungsgang besitzen und daher außerhalb der Mundschleimhaut zu liegen kommen, ein Verhalten, das MILNE EDWARDS sogar veranlasste, diese beiden Drüsenformen als »glandules salivaires« und als »glandes salivaires« zu unterscheiden.

Die kleinen acinösen Drüsen sind bei den Amphibien und Reptilien meist zu Gruppen angeordnet und stehen so nahe an einander, dass sie eine einzige gelappte Masse darstellen, die auf ihrer Ober-

fläche eine Art Körner, gebildet durch Zusammenfassung mehrerer Acini, wahrnehmen lässt, und die zahlreiche kurze Ausführungsgänge in die Mundhöhle sendet. Wegen dieses makroskopischen Verhaltens benennt man auch meistentheils eine solche Gruppe zahlreicher zusammenstehender einzelner Drüsen als eine Drüse, und unterscheidet so z. B. Oberlippendrüse, Unterzungendrüse u. s. w. Die einzelnen Drüsen werden unter einander durch ein mehr oder minder entwickeltes Bindegewebe verbunden, von welchem Gerüst Bälkchen zwischen die Verzweigungen jeder einzelnen abgehen und feine Fasern zwischen die Acini selbst senden. — Je höher wir in der Thierreihe aufsteigen, um so mehr sehen wir, wie oben schon angedeutet, einzelne acinöse Drüsen gegenüber den anderen eine außerordentlich mächtige Entfaltung erlangen, z. B. die Giftdrüse der Giftschlangen, die Parotis, die Unterkieferdrüse der Säuger. Mit dem größeren Wachsthum dieser Drüsen nehmen aber die übrigen an Zahl und Ausbildung bedeutend ab: jenes Zusammenfassen in Gruppen schwindet mehr und mehr, und, während z. B. noch bei den giftlosen Ophidiern die Lippendrüsen eine mächtige Drüsengruppe bilden, senken sich bei den Säugethieren nur noch verhältnismäßig wenige, von einander gesonderte, traubige Drüsen in die Lippen- und Backenschleimhaut ein; nur die Unterzungendrüse bildet noch eine zusammengefasste Gruppe mehrerer Drüsen mit mehreren Ausführungsgängen. Also: ursprünglich gleichmäßige Vertheilung der Funktion auf eine gleichmäßig ausgedehnte und entwickelte, aber auch örtlich zusammengefasste Drüsengruppe; später specielle Ausbildung einer einzelnen Drüse unter Aufgabe der strengen gruppenförmigen Anordnung.

Auch in den Drüsenelementen, den die Drüse auskleidenden Epithelien findet mit der höheren Entwicklung der Thiere eine immer größere Differenzirung statt. Bei den Amphibien und dem größten Theile der Reptilien ist wesentlich nur eine einfache Zellform vertreten. Mäßig hohe, helle Cylinderzellen, welche ein wenig granulirtes Protoplasma zeigen, darunter einige verschleimte Zellen, mit einem platten, in Karmin färbbaren, der Zellbasis nahe sitzenden Kern kleiden die Drüsenalveolen aus und geben den Drüsen den Charakter der Schleimdrüsen. — Schon bei den Ophidiern gesellt sich in der Giftdrüse die Form der serösen Drüsen hinzu, deren Zellen ein dunkleres, mehr granuläres, in Karmin etwas färbbares Protoplasma wahrnehmen lassen, und die nie die schleimige Meta-

morphose eingehen. Die Säuger zeigen endlich in der Parotis, den Unterkiefer-, Unterzungendrüsen mit ihren lunulis, die mannigfaltigsten Formen, die ja bereits von den verschiedensten Autoren beschrieben worden sind. Immer aber findet man — und dies möchte ich besonders hervorheben — schon von den Amphibien an, bei genauer Durchsicht der einzelnen Drüsenpräparate in jeder Drüse zwei von einander verschiedene Zellformen, zwischen denen die verschiedensten Übergangsformen vorkommen, und die der Ausdruck der verschiedenen Funktionsstadien sind, in denen sich die einzelnen Acini befinden. Denn da ja die Drüsen in fortwährender Thätigkeit begriffen sind, wenn auch je nach den Umständen in verschiedenem Grade, so müssen sich auch immer die Produkte der Zellthätigkeit in ihnen vorfinden.

Nie aber kommen, — wie dies namentlich von BERMANN in Betreff der glandula submaxillaris des Hundes u. a. behauptet wurde — zwei Drüsenformen in einer Drüse vor. Allerdings findet oft eine so innige Aneinanderlagerung zweier, ihrem Baue nach durchaus verschiedener Drüsen statt, dass eine Sonderung mit dem Messer kaum möglich erscheint; — dies gilt z. B. von der Oberlippendrüse der Ringelnatter, deren Zusammensetzung aus zwei getrennten, doch eng an einander gelagerten Partiën erst von LEYDIG entdeckt wurde —; doch bei genauer Untersuchung stellt sich stets heraus, dass es sich eben nur um ein Aneinanderliegen, nicht ein Verschmelzen mit einander handelt, wie ja auch jene Behauptung BERMANN'S von BEYER widerlegt, und eine Verwechslung mit der glandula sublingualis nachgewiesen wurde. Ich komme auf diese Punkte noch im speciellen Theile meiner Arbeit näher zu sprechen.

Die Anordnung der Mundhöhlendrüsen ist in den verschiedenen Thierklassen eine sehr mannigfaltige. Bei oberflächlicher Betrachtung erscheinen sie oft diffus über die ganze Mundschleimhaut verbreitet; doch bei genauerer Untersuchung lassen sich stets bestimmte Gruppen unterscheiden, die durch ihre Beziehung zu anderen, konstant vorkommenden Gebilden eine charakteristische Lage und nach dieser auch ihren Namen erhalten. So kennt man Lippen-, Backen-, Zungen-, Unterzungen-, Unterkiefer-, Gaumendrüsen, Parotiden. —

In folgender Arbeit habe ich mir vorgenommen, eine Übersicht über die Mundhöhlendrüsen in den verschiedenen Thierklassen zu geben, und im Anschluss an diese eine Untersuchung über ihre morphologische Stellung zu einander bezüglich ihrer Homologie zu knüpfen. Es konnte hierbei nicht meine Aufgabe sein, alle Thierspecies einer

genaueren Prüfung zu unterwerfen; es genügte, aus den Hauptgruppen Vertreter zu wählen und zur Betrachtung heranzuziehen. — Eine ausgebreitete Litteratur hat sich bereits »über die Mundhöhlendrüsen der Vertebraten« angesammelt. Von Forschern, die sich um diesen Gegenstand verdient gemacht, sind namentlich MECKEL, MÜLLER, WEBER, von neueren vorzüglich LEYDIG, der die Kopfdrüsen der einheimischen Ophidier, und WIEDERSHEIM, der die Kopfdrüsen der Amphibien einer sorgfältigen Untersuchung unterwarf, hervorzuheben. Indess haben dieselben entweder ihre Forschungen nur auf einzelne Thiergruppen beschränkt, oder sie haben völlig die Frage nach der Homologie der in Rede stehenden Drüsen vernachlässigt. Natürlich musste ich des besseren Verständnisses halber in Folgendem die durch diese Forscher bereits festgestellten anatomischen Befunde theilweis wiederholen; doch konnte ich dies um so weniger vermeiden, als ich sowohl einige neue Daten hinzuzufügen habe, als auch in einzelnen Punkten von den Ansichten jener Autoren abweiche, zu ihrer Klarlegung aber eine genaue Bekanntschaft mit den anatomischen Verhältnissen erforderlich ist.

Unter denjenigen Umständen, die die Aufstellung einer solchen Homologie der Mundhöhlendrüsen wesentlich erschweren, ist vor Allem, wenn ich mich so ausdrücken darf, die Labilität drüsiger Gebilde in ihrer morphologischen Form zu nennen, d. h. ihr wechselndes Auftreten und Verschwinden bei sich genetisch sehr nahe stehenden Thieren: eine Schwierigkeit, die bei einer Erforschung der Homologie anderer Gebilde, z. B. des Nervensystems oder Skeletes der Thierwelt wegfällt oder doch bedeutend geringer ist. Denn mit der Wichtigkeit dieser Organe für das Bestehen der Thiere überhaupt steht im Einklang die Konstanz ihres Vorkommens. Dem entspricht ihre außerordentlich frühe Anlage in der embryonalen Entwicklung und ihr Übergewicht über andere minder wichtige Organe; man erinnere sich z. B. an die außerordentliche Mächtigkeit, die das Centralnervensystem in den frühen Entwicklungsstadien erlangt. Diese Organe bedingen somit die Gestaltung des Thieres und üben auf die Ausbildung der übrigen einen bestimmenden Einfluss. Anders steht es mit den Drüsen! Sie sind erst gewissermaßen sekundäre Bildungen, die erst auf einer ziemlich hohen Entwicklungsstufe entstehen, und zeigen daher ein weniger konstantes Auftreten. Sie sind in eine Reihe mit andern Epitheleinwachsungen zu stellen, den Zähnen, Haaren u. a., und es ist bekannt, wie so sehr leicht solche in einer einzelnen Art erworben, resp. verloren gehen können. Die Verfol-

gung einer Drüse durch viele Arten und Klassen hindurch ist daher besonders misslich.

Wegen dieser Elasticität in dem Vorkommen der Drüsen fällt auch ein anderes, ihre Homologisirung erschwerendes Moment mehr als sonst ins Gewicht, nämlich das Ausgestorbensein vieler Übergangsformen zwischen den noch jetzt lebenden Thieren; zumal wenn wir erwägen, dass die Ontogenese doch nur in beschränktem Maße eine Repetition der Phylogenese ist, dass in der Entwicklung eines Thieres nicht erst sämtliche Stadien der vorangegangenen Typen durchlaufen werden, ehe weitere Veränderungen stattfinden, sondern dass schon in der Mitte dieses Weges sich Modifikationen geltend machen. — Nicht ohne Belang ist ferner der Umstand, dass sehr leicht mehrere ihrer Entstehung nach ganz verschiedene Drüsen sich eng an einander lagern und eine einzige Drüsenmasse zu bilden scheinen, wofür ich theils die Oberlippendrüse der Ringelnatter schon angeführt habe, theils die Intermaxillardrüse der Amphibien und zahlreiche andere Beispiele aufzählen könnte. — Bei der Beurtheilung, ob zwei Drüsen zweier verschiedener Thiere einander homolog seien oder nicht, wird man somit weniger auf die Lage der Drüse, als auf die Art und Weise ihrer Ausmündung Werth zu legen haben, da der Ort der Ausmündung uns zugleich sicher die Stelle bezeichnet, von der aus sich die Drüse gebildet hat. In erster Linie wird man daher auch noch die Entwicklungsgeschichte der Drüsen zu Rathe ziehen müssen. — Dies sind denn auch die zwei Wege, die ich in folgender Arbeit eingeschlagen habe. Allerdings habe ich sowohl aus Mangel an Zeit, als an Material nur von relativ wenigen Thieren die Entwicklung ihrer Mundhöhlendrüsen studiren können, und mich mehr auf eine vergleichend-anatomische Untersuchung beschränken müssen. Letztere konnte ich leider auch nicht auf die Klasse der Fische erstrecken; indess habe ich mich bemüht, diesen Mangel durch möglichst genaue Litteraturangabe zu mildern.

Fische.

Den Fischen fehlen die Mundhöhlendrüsen nach Angabe der meisten Autoren fast allgemein. Allerdings hat RATHKE¹ beim Karpfen ein grauröthliches Organ von weicher gallertiger Substanz, das sich am Gaumen dicht unter der Mundhöhlenschleimhaut, mit dieser fest

¹ RATHKE, Über den Darmkanal der Fische (Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, B. II, p. 8).

zusammenhängend, befindet und sich bis gegen das hintere Ende der Kiemen und Schlundkopfknochen erstreckt, als Speicheldrüse in Anspruch genommen: doch ist diese Deutung durchaus nicht allgemein anerkannt. MECKEL spricht ihr den Charakter einer Speicheldrüse ab und sagt¹: »Unstreitig ist sie wohl bloß für die Schleimdrüschicht zu halten, welche sich bei den meisten Wirbelthieren, namentlich den Säugethieren im Munde und besonders dem Gaumen findet und ganz mit ihr übereinkommt.« Andere Autoren, z. B. OWEN², leugnen überhaupt die drüsige Natur dieses Körpers und wollen ihn mehr als Geschmacksorgan betrachtet wissen. Dasselbe Organ, wie beim Karpfen, beschreibt RATHKE noch beim Hornhecht, Stichling, Wels, der Schmerle. — MECKEL glaubte »eine eigene, kleine, gelappte, dicht unter der Haut liegende, nur locker mit den benachbarten Theilen verbundene Drüse hinten in der weiten Kiemenöffnung des Froschfisches« gefunden zu haben und sie als Speicheldrüsen ansprechen zu dürfen; doch steht dies Organ mit dem Verdauungstrakt in keiner Beziehung. — RETZIUS³ betrachtete als Speicheldrüse ein bei den Plagiostomen und verschiedenen Knochenfischen, z. B. den Gaden und Salmen, zwischen den Muskeln der Unterkiefergegend gelegenes röthliches Organ; nach den Angaben von STANNIUS und SIEBOLD⁴, so wie von OWEN⁵ ist dasselbe indess keine Drüse, sondern ein Gefäßganglion. — Mit mehr Recht scheint BORN⁶ zwei andere Organe als Speicheldrüsen in Anspruch zu nehmen, welche MILNE EDWARDS folgendermaßen schildert: »BORN a trouvé, entre la rangée inférieure des odontoïdes et le piston lingual, deux petits orifices qui appartiennent aux canaux excréteurs d'une paire de poches membraneuses situées à quelque distance derrière la base de la ventouse orale et contenant un liquide brunâtre assez consistant. Cet anatomiste les regarde, avec raison, comme des glandes salivaires d'une structure très simple. — Zu erwähnen wäre noch, dass CUVIER⁷ eine Ansammlung von drüsigen Körnchen, unmittelbar unter

¹ MECKEL, System der vergleichenden Anatomie, Theil IV, p. 214.

² OWEN, Lectures on the comp. Anat. of Vertebrate Animals (Fishes), p. 230.

³ RETZIUS, Observationes in anatomiam Chondropterygiorum, 1819.

⁴ STANNIUS und SIEBOLD, Neues Handbuch der vergleichenden Anatomie.

⁵ OWEN, l. c.

⁶ BORN, Observations anatomiques sur la Grande Lamproie (Ann. des sciences nat., 1828, t. XIII, p. 29).

⁷ CUVIER, Leçons d'anatomie comparée, t. IV., 2^e part.

Diese Angaben über die Litteratur sind wesentlich MILNE EDWARDS entnommen.

der Mundhaut über dem großen Niederzieher des Unterkiefers gelegen, bei den Rochen und den Haien beschreibt.

Amphibien.

Bei den Amphibien ist die Ausbildung der Mundhöhlendrüsen bereits ziemlich weit gediehen; und zwar ist es außer den Zungendrüsen wesentlich eine Drüse, die von WIEDERSHEIM so genannte *glandula intermaxillaris*, die wegen ihrer starken Entwicklung unser Interesse in Anspruch nimmt. In dem Internasalraum verborgen nimmt sie eine so versteckte, von der Mundhöhle etwas abgelegene Lagerung ein, dass sie den meisten früheren Forschern, wie CUVIER, MECKEL u. s. w. entgangen ist. Die erste Notiz über sie verdanken wir SCHLEGEL, der sie in seiner *Fauna japonica* von *Salamandra unguiculata* als eine unter der Haut des Schnauzenendes gelegene, ovale »glande rostrale« beschreibt; wenigstens passt die Schilderung, die er von ihrer Lagebeziehung zum os intermaxillare giebt, auf keine andere Drüse; SCHLEGEL kennt sie übrigens bei keiner andern Salamanderart. Ohne Kenntnis dieser Bemerkung SCHLEGEL's schildert LEYDIG die Intermaxillardrüse folgendermaßen¹: »Wie ich sehe, besitzen auch die Batrachier eine entwickelte Drüse, die in die Kategorie der Lippen- und Kieferdrüsen der Ophidier und Saurier gehört und von Niemand bisher beobachtet worden zu sein scheint. Ich kenne sie beim Frosch und Landsalamander als unpaaren, gelblichen oder weißlichen Körper, der an der Schnauzenspitze in der Vertiefung zwischen den beiden Nasenhöhlen, unmittelbar unter der Haut liegt. Bei weiterer Untersuchung sieht man, dass sie aus langen Drüsen-schläuchen besteht, die gewunden und innen von einem Cylinder-epithel überzogen sind. Die Zellen des Epithels messen bis 0,0120''' in der Länge, haben außer ihrem rundlichen Kern einen sehr feinkörnigen blassen Inhalt und sind so zart, dass sie nach Wasserzusatz bald zu Grunde gehen und nur der Kern sich erhält. Die Drüse mündet mit zahlreichen Gängen, die, wie ich einmal gesehen zu haben glaube, flimmern, vor den Gaumenzähnen in die Mundhöhle.« — Neuerdings ist die Drüse wieder von WIEDERSHEIM² genauer untersucht worden, und zwar hat ihr derselbe besondere Aufmerksamkeit bei mehreren ausländischen Urodelen geschenkt, bei denen

¹ LEYDIG, Untersuchungen über Fische und Reptilien.

² WIEDERSHEIM, *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*. — Die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die *glandula intermaxillaris* der Anuren.

sich zahlreiche, über den ganzen Schädel ausgebreitete Drüsen-schläuche innig mit der im Internasalraum gelegenen Drüse verbinden. Da Form und Lage der in Rede stehenden Drüse bei den Anuren wegen des Fehlens eines Intermaxillarraumes wesentlich verschieden von der der geschwänzten Amphibien ist, so soll ihre Beschreibung gesondert folgen; zunächst, wie sie für letztere passt.

Je nach der Form des Zwischennasenhöhlenraumes, nach seinem völligen oder unvollständigen Abschluss gegenüber den Nasenhöhlen und der damit verbundenen Sonderung oder Vereinigung mit den medianen Nasendrüsen, nach dem Beschränktbleiben auf diesen Raum oder Überwuchern auf die Schädeloberfläche ändert sich auch die Gestaltung der Intermaxillardrüse. Zum leichteren Verständnis will ich daher zuerst ihr Verhalten schildern, wie es sich am einfachsten darstellt, z. B. bei *Salamandrina perspicillata* und dann die Abweichungen bei andern Arten folgen lassen.

Bei der genannten Species wird die Intermaxillardrüse in Form und Ausdehnung völlig durch die sie eng umschließende Wandung des cavum intermaxillare bestimmt. Dasselbe wird vorn von dem zahtragenden Theil des Zwischenkieferknochens, seitlich von dessen sagittalen Fortsätzen, hinten vom os frontale begrenzt; überdacht wird es in seiner ganzen Ausdehnung nur von der der Drüse und den ossa nasalia fest adhären den Haut. Der Boden der Höhle wird vorn von dem os intermaxillare, hinten von den ossa vomeropalatina gebildet. Letztere lassen dicht vor den Choanen einen ovalen Raum zwischen sich frei, der nur durch die Mundschleimhaut verschlossen und hinten von den Ausführungsgängen der Drüse durchbrochen wird. In ihrem vorderen Abschnitt ist die Höhle höher als breit, nach hinten nimmt der Höhendurchmesser mehr und mehr ab, so dass ein durch die Ausmündungsstelle gelegter Querschnitt die Form eines Quadrates erhält, während der Breitendurchmesser noch weiter nach hinten bedeutend zunimmt, und ein Querschnitt hier die Gestalt eines oben offenen Dreiecks annimmt. Dieser Form schmiegt sich die Intermaxillardrüse eng an. Sie hat einen exquisit schlauchförmigen Bau und weicht von dem sonst gewöhnlichen Typus der acinösen Drüsen bedeutend ab. Ihre Ausführungsgänge verzweigen sich nicht, wie bei diesen, baumförmig, an ihrem Ende Acini tragend, sondern verbreiten sich kurz über ihrer Mündungsstelle radiär nach vorn und hinten, nur wenige schlauchförmige, gewundene, sich fast gar nicht weiter verästelnde Ausläufer aussendend. Die einzelnen Schläuche werden von einem mehr oder weniger starken binde-

gewebigen Gerüst von einander getrennt, von welchem ausgehend einige feine Gefäße den knöchernen Boden des Cavum durchsetzen, um in die Mundschleimhaut zu dringen. Die Ausführungsgänge münden gemeinsam an der genannten Stelle in eine dellartige Einstülpung der Mundschleimhaut (Fig. 1). Das Lumen der Schläuche wird von einem mäßig hohen Cylinderepithel ausgekleidet, mit wenig granulirtem, in Pikrokarmine eine ausgesprochene Pikrinfärbung annehmendem Protoplasma und einem der Basis nahen, in Karmin färbbaren großen Kern mit mehreren Kernkörperchen. WIEDERSHEIM giebt an, dass den Zellen ein stark lichtbrechender Hakenfortsatz zukommt, welche Fortsätze sich dachziegelförmig decken. Dies Epithel unterscheidet die Drüse deutlich von den, übrigens durch eine konstant vorhandene Bindegewebsschicht von ihr getrennten Hautdrüsen, welche mehr platte oder unregelmäßig polygonale weit größere Zellen mit einem krümeligen, sich nicht färbenden Zellinhalt besitzen.

Diesem Verhalten von *Salamandrina perspicillata* kommt das zahlreicher Tritonen- und Salamanderarten sehr nahe. Eine geringe Abweichung findet nur in so fern statt, als der hintere Theil der seitlichen Wand des cavum intermaxillare durchbrochen ist, und so eine enge Aneinanderlagerung der medianen Nasen- und der Intermaxillardrüse zu Stande kommt. So werden z. B. bei *Triton subcristatus* (Japan) und *Triton helveticus* beide Drüsen nur durch eine etwas dichtere Bindegewebsschicht von einander getrennt; allerdings sind sie durch die verschiedene Gestaltung ihrer Acini leicht von einander zu sondern und zeigen auch in ihrem chemischen Verhalten Verschiedenheiten, wie ich sie gleich bei einer andern Art schildern werde. Von dem Gehirn ist die Intermaxillardrüse bei *Triton subcristatus* nur durch eine membranöse Scheidewand getrennt. — Eine gleiche Aneinanderlagerung der inneren Nasen- und der Intermaxillardrüse zeigt eine neu entdeckte Tritonenart, *Delonectes Boscai* (Spanien); ihre Sonderung wurde mir hier durch eine gut gelungene Doppelfärbung sehr erleichtert. Ich hatte den Kopf in Pikrokarmine gefärbt, den überflüssigen Farbstoff durch Alkohol entzogen, und dann einer neuen Färbung mit Gentianaviolett unterworfen. Es färbten sich bei dieser Methode die Knorpelsubstanz blau, die Knochen so wie die Zellkerne roth, während die Drüsenzellen selbst, je nach ihrer chemischen Beschaffenheit, theils eine blaue, theils eine gelbliche (Pikrin-) Tinktion annahmen, theils ungefärbt blieben. Bei *Delonectes* hatten sich nun die Zellen der *glandula intermaxillaris*

blau, die der Nasendrüsen gelb gefärbt, so dass ihre Sonderung außerordentlich leicht war. Abgesehen von der bedeutenden Entwicklung ihres hinter der Mündungsstelle gelegenen Theiles zeigt die Intermaxillardrüse bei dieser Tritonenart noch eine andere, für die Deutung der Verhältnisse bei mehreren fremdländischen Amphibien sehr werthvolle Abweichung. Es bleibt nämlich die Drüse nicht auf das *cavum intermaxillare* beschränkt, sondern es wuchern einzelne Schläuche nach hinten auf das *os frontale* über, so dass ein durch diesen Theil gelegter Schnitt zwei durch das *os frontale* getrennte Drüsenmassen zeigt (Fig. 2). Ein gleiches Überwuchern der Intermaxillardrüse auf die Schädeloberfläche hat auch schon BORN¹ von einigen einheimischen Tritonen, *Triton cristatus* und *Triton taeniatus*, erwähnt.

Dass die *gl. intermaxillaris* die Bedeutung einer Gaumendrüse hat, beweist sehr deutlich ihr Verhalten bei *Salamandra atra*. Indem nämlich hier dem *cavum intermaxillare* ein knöcherner Boden fehlt, kommt die Drüse unmittelbar auf die Gaumenschleimhaut zu liegen; nur ihre vordersten Ausläufer erstrecken sich bis auf den zahntragenden Theil des Zwischenkieferknochens. Entsprechend der größeren Breitenausdehnung des Schädels dieser Salamanderart dehnt sich auch die Drüse mehr in die Breite, als in die Höhe aus und bedeckt die Mundhöhlenseite des Nasenknorpels in großer Ausdehnung. Auch ist die Ausmündungsstelle der Drüse nicht so eng begrenzt, wie bei den beschriebenen Tritonen, sondern es durchbrechen die einzelnen Schläuche — durch eine knöcherne Mundhöhlendecke nicht behindert — die Gaumenschleimhaut an verschiedenen Stellen.

So relativ einfach sich somit die in Rede stehende Drüse bei der Mehrzahl der Urodelen gestaltet, so verwickelt sind die Verhältnisse bei mehreren ausländischen geschwänzten Amphibien, die zuerst WIEDERSHEIM (*loc. cit.*) einer eingehenden Betrachtung unterzogen hat. Wegen ihrer Wichtigkeit in morphologischer Hinsicht, und da die von mir untersuchten Thiere² einige Abweichungen von der Schilderung WIEDERSHEIM's wahrnehmen lassen, sei es mir gestattet, einen kurzen Auszug aus der Beschreibung dieses verdienten Forschers zu geben.

Bei *Plethodon glutinosus* fand derselbe nicht nur die ganze

¹ BORN, Über die Nasenhöhlen und den Thränennasengang der Amphibien.

² Ich verdanke sie der Güte des Herrn Prof. Dr. WIEDERSHEIM.

Schnauzengegend und die Oberlippe, sondern auch die beiden Seitenhälften des Vorderkopfes in paariger Anordnung von einem drüsigen Organe überlagert, das »nach rückwärts zur Mitte der obern Circumferenz der Orbita zieht; ja es wandert noch mit einigen Schläuchen hinab in den vordern Winkel der Augenhöhle, wo es mit den Öffnungen in der hintern Wand der Nasenhöhle in unmittelbare Berührung tritt«. — Bei *Batrachoseps attenuatus* zieht die den Schädel überlagernde Drüse nicht bis zum Zahnrand der Oberlippe in der Gegend der Schnauzenspitze herab, bedeckt dagegen den ganzen Vorderkopf bis zu einer Linie, die man quer etwas hinter der Mitte des oberen Umfangs der Augenhöhlenränder sich gezogen denken kann. Ferner werden die seitlichen Partien des Oberkiefers von Drüsenschläuchen eingenommen, die nach der Lippe herabziehen und mit den auf der Schädeloberfläche liegenden Schläuchen in einigen Fällen bestimmt zusammenhängen. Letztere wuchern in die Orbitalhöhle herab und »tapezieren hier förmlich den vordern Abschnitt der Augenhöhle aus, sich nach hinten in das untere Augenlid fortsetzend«. — Der Vorderkopf eines mexikanischen Spelerpes ist völlig in Drüsenmasse eingehüllt, indem die auf der Schädeloberfläche liegende Partie sich zu beiden Seiten sowohl, als vorn in ihrer ganzen Ausdehnung gegen die Oberlippe herabstreckt. — Bei *Chioglossa lusitana* findet sich ein Drüsengürtel quer über das *os frontale* gespannt, dessen Ausläufer den *bulbus* von oben und unten ringförmig umgeben; nach vorn erstrecken sich einige Schläuche an der Seite des Oberkiefers entlang in die Oberlippe, während 5—6 stärkere, nur wenig gewundene Schläuche auf den Seitentheilen der nach hinten vom Auge liegenden Schädeloberfläche nach rückwärts laufen. Nirgends tritt diese Drüsenmasse in direkte Berührung mit der im *cavum intermaxillare* gelegenen Drüse. — Dies die Verhältnisse nach der Schilderung WIEDERSHEIM's.

Etwas anders gestalten sich dieselben bei dem von mir untersuchten *Hemidaetylium scutatum* (Connecticut). Wegen der Kleinheit des Thieres, und um mir völlige Klarheit über die Ausmündung der Drüsenschläuche zu verschaffen, was bei der einfachen Präparation mit dem Messer kaum möglich sein dürfte, zerlegte ich den Schädel mittels des Mikrotoms in feine Schnitte und durchmusterte diese mit dem Mikroskop. Danach gewann ich etwa folgende Anschauung. Aus dem *cavum intermaxillare* dringen zahlreiche Drüsenschläuche — mit der in dieser Höhle liegenden Drüse innig zusammenhängend — durch die zwischen den sagittalen Fortsätzen

und dem zahtragenden Theile des os intermaxillare befindliche Lücke, nehmen die ganze Schnauzengegend ein und ziehen sich nach außen und unten bogenförmig um den untern Rand der apertura narium. sich nach hinten eine Strecke weit in die Oberlippe ausdehnend (Fig. 3). Andere Drüsenzüge verlassen den Zwischennasenböhlenraum dicht hinter der äußern Nasenöffnung und breiten sich über das os nasale aus, reichen nach außen bis an den von vorn nach hinten ziehenden Thränennasengang, doch ragen sie nirgends bis in die Lippe hinab. Nach rückwärts verlaufen einige Schläuche an der innern Seite des obern Orbitalrandes auf dem os frontale weit nach hinten, ähnlich wie dies bei *Chioglossa lusitanica* der Fall ist; doch treten sie nirgends in Zusammenhang mit der die Orbita ausfüllenden Drüsenmasse, die ich als HARDER'sche Drüse in Anspruch nehmen möchte. Wohl legen sie sich dieser Gruppe eng an, so dass bei einfacher Präparation kaum eine Sonderung beider wahrnehmbar sein dürfte; doch die mikroskopische Untersuchung weist nach, dass es sich eben nur um eine Aneinanderlagerung beider Drüsen handelt, und sie sich nirgends in einander öffnen. — An die im cavum intermaxillare bleibende Drüsenpartie legt sich im hintern Abschnitt die hintere Nasendrüse eng an (Fig. 4); letztere ist es auch, die hier den vordersten Theil des Gehirns umhüllt, während die glandula intermaxillaris schon kurz vorher endete.

Dieselben Verhältnisse, wie bei *Hemidactylum scutatum* fand ich bei *Plethodon erythronota*, und kann der Schilderung WIEDERSHEIM's, dass die über den Schädel sich ausbreitenden Drüsenschläuche in die vordern Augenhöhlenwinkel hinabwandern, nicht beistimmen. Sie liegen zwar der in der Orbita befindlichen Drüse dicht an, doch sind sie überall durch eine deutliche Bindegewebsschicht von ihr getrennt. — Der WIEDERSHEIM'schen Beschreibung von *Batrachoseps attenuatus* möchte ich auch noch einige Worte hinzufügen. Es ist bei diesem Thiere die eigentliche Intermaxillarhöhle sehr klein, stellt nur einen schmalen Spaltraum dicht vor den Choanen dar, der durch Auseinanderrücken der innern knöchernen Nasenhöhlenwände zu Stande kommt, während letztere weiter vorn durch unmittelbare Aneinanderlagerung eine Art Septum bilden, das nur von unten her etwas ausgebuchtet ist. In dieser untern Ausbuchtung sendet nun die Intermaxillardrüse einen Theil ihrer Schläuche nach vorn, der somit von der Mundhöhle nur durch die Gaumenschleimhaut getrennt ist. Ein anderer, größerer Theil dringt durch das spaltförmige cavum intermaxillare nach oben und breitet sich über den Schädel

aus, schiebt einzelne Schläuche über das Septum nach der Schnauze zu, ohne indess in die Lippe der Schnauzengegend herabzuragen. dehnt sich seitlich über die ossa nasalia bis zum Thränennasengang hin aus, reicht nach hinten bis zur Mitte der obern Circumferenz der Orbita und sendet nur einzelne Schläuche, ähnlich wie bei *Hemidactylum*, über die ossa frontalia längs des obern Orbitalrandes nach rückwärts. Einen Zusammenhang dieser ausgedehnten Drüsenmasse mit den in der Orbita oder in der Oberlippe gelegenen Schläuchen, wie ihn WIEDERSHEIM angiebt, sehe ich nicht. Letztere stoßen an die Orbitaldrüse an; ob sie aber, sich mit ihr verbindend, nur ein nach vorn laufendes Läppchen derselben darstellen, oder ob sie, eine eigene Oberlippendrüse bildend, für sich an der Lippe ausmünden, vermochte ich an den mir vorliegenden Präparaten nicht mit Sicherheit zu entscheiden.

Wie verhalten sich nun die auf der Schädeloberfläche ausgebreiteten Drüsen-schläuche zu der im cavum intermaxillare gelegenen Drüse? Zwei Möglichkeiten sind, wie dies auch WIEDERSHEIM hervorhebt, vorhanden: entweder erreicht die *glandula intermaxillaris* bei diesen Urodelen eine solche Entwicklung, dass sie in dem Zwischenschieferraum nicht Platz findet und, über dasselbe hinauswuchernd, nach allen Richtungen ihre Ausläufer über den ganzen Schädel verbreitet, oder es wachsen von der Oberfläche des Schädels her stark entwickelte, tubulöse Hautdrüsen in den Intermaxillarraum hinein und verfilzen sich hier innig mit der Intermaxillardrüse. WIEDERSHEIM selbst hatte früher die erstere Anschauung und verglich die im Zwischennasenhöhlenraum gelegene Drüse einer Quelle, von der aus zahlreiche Strömchen sich über den Schädel ausbreiteten und hier als Drüsen-schläuche fest würden. Später verließ er indess diese Anschauung und huldigte der zweiten Auffassung einer Verfilzung zweier genetisch durchaus verschiedenen Drüsenkomplexe. Zu letzterer Ansicht gelangte er an der Hand von Frontalschnitten, die er durch den Schädel der verschiedensten Urodelen legte. — Mittels derselben Methode bin ich indess gerade zu dem entgegengesetzten Resultat gekommen, und trete bestimmt für die Richtigkeit der ersten Auffassung ein, und zwar aus folgenden Gründen:

Erstens sind die über den Schädel sich ausbreitenden Drüsen-schläuche von den außerdem vorhandenen Hautdrüsen durch ein stets vorhandenes Bindegewebslager getrennt, wie dies auch WIEDERSHEIM bezüglich der im cavum intermaxillare gelegenen Partie

angiebt, und unterscheiden sich ferner von diesen durch ihren tubulösen Bau, die Cylinderform, chemische Beschaffenheit und das Lichtbrechungsvermögen ihres Epithels, Merkmale, die sie völlig mit den Schläuchen der im Zwischenkieferraum gelegenen Partie gemein haben. — Weiter erinnere ich daran, dass wir schon bei *Deloneetes Boscai* eine Andeutung eines Überwucherns der Intermaxillardrüse auf den Schädel kennen gelernt haben, bei dem diese Entwicklung aber noch so gering ist, dass an dem genetischen Zusammenhang der auf dem Anfangstheile des *os frontale* gelegenen Schläuche und der Zwischenkieferdrüse kein Zweifel aufkommen kann. Das Hauptgewicht ist aber darauf zu legen, dass man an keiner einzigen Stelle die auf dem Schädel verlaufenden tubulösen Drüsen auf der Oberfläche der Haut münden sieht, was doch der Fall sein müsste, wären sie nichts als stark entwickelte Hautdrüsen. — WIEDERSHEIM sucht eine solche starke Ausbildung derselben durch Analogie mit der von ihm beschriebenen *glandula submaxillaris* bei *Spelerpes* plausibel zu machen, und sagt (*loc. cit.*, p. 37): »Ich glaube den Schlüssel zur Beantwortung dieser Frage (welcher Kategorie von Drüsen die in Rede stehenden Organe in morphologischer Beziehung zuzuteilen seien?) in den Verhältnissen der Submaxillardrüse suchen zu dürfen. Dort begegnet man bei *Spelerpes fuscus* einem Aggregat von sackartigen Drüsen, welche im Wesentlichen dieselbe elementare Zusammensetzung zeigen, wie die kleinen, überall in der Haut zerstreuten sekretorischen Organe und somit eben so gut wie letztere unter den Begriff von Hautdrüsen fallen. Bei *Plethodon* und *Gymnophilus* zeigen sich die Säcke schon mehr in die Länge gezogen, werden cylindrisch, bis sie endlich bei dem kleinen *Spelerpes* aus *Vera-Cruz* ein *Convolut* von langen, dicht verknäuelten Schläuchen darstellen, wobei mit der Streckung zugleich ein Ortswechsel der Ausmündungsstellen stattgefunden hat. An der Hand dieser Thatsache lassen sich wohl eben so gut die auf der Schädeloberfläche gelegenen Organe als ein erworbener, auf die gewöhnlichen Hautdrüsen zurückführbarer Zustand betrachten.« Hiergegen möchte ich indess doch betonen, dass man auf eine bloße Analogie keine für die morphologische Stellung der Drüse so wichtigen Schlüsse bauen darf. Ich leugne zwar nicht, dass sich Hautdrüsen zu tubulösen und acinösen Drüsen entwickeln und mit dieser Ausbildung ein anderes Epithel annehmen können, nehme vielmehr selbst, wie ich später zeigen werde, eine solche Umwandlung für die Entstehung der Lippendrüsen in Anspruch; doch kann ich eine solche Entstehungsweise

für die auf dem Schädel befindlichen tubulösen Drüsen aus angeführten Gründen entschieden nicht zugeben¹.

Auch was die in der Schnauzengegend sich ausbreitenden Schläuche betrifft, so halte ich sie nur für Ausläufer der glandula intermaxillaris, im Gegensatz zu WIEDERSHEIM, der sie für eine der Rostraldrüse der Ophidier homologe Lippendrüse erklärt. Auch ich glaubte Anfangs wegen der eigenthümlichen Lagerung dieser Drüsen ihre Ausmündung auf der Lippe annehmen zu dürfen; doch bei genauester Durchmusterung von Frontalschnitten konnte ich nirgends eine Ausmündung derselben auf der Haut wahrnehmen. In meiner Ansicht werde ich um so mehr bestärkt durch das Verhalten von *Batrachoseps attenuatus*. Bei diesem fehlt ja eine Spalte zwischen dem zahtragenden Theile und den sagittalen Fortsätzen des os intermaxillare, durch die ja sonst, z. B. bei *Hemidactylum scutatum*, *Plethodon erythronota* die Drüsenschläuche sich auf die Schnauzenspitze erstrecken, und gleichzeitig entbehren sie auch einer solchen Rostraldrüse. Auch WIEDERSHEIM selbst betrachtete sie früher als zur Intermaxillardrüse gehörig, wie aus folgender Angabe über *Geotriton fuscus* hervorgeht²: »Letztere (die Zwischenkieferdrüse) ist hier mächtiger entwickelt, als bei irgend einer andern, von mir untersuchten Salamandrinenart. Sie beschränkt sich in ihrer Lage nicht allein auf die Zwischenkieferhöhle, sondern überschreitet dieselbe nach vorn da, wo die aufsteigenden Fortsätze des os intermaxillare einen tiefen Ausschnitt besitzen. Sie kommt hier unter die Haut der Schnauzenspitze zu liegen und breitet sich zum Theil noch am zahtragenden Rand des in Frage stehenden Knochens gegen die apertura nasalis externa hin aus.« — Meiner Ansicht nach wuchert somit bei allen diesen oben genannten, fremdländischen Urodelen die Intermaxillardrüse weit über den Zwischenkieferraum hinaus und sendet ihre Ausläufer, sich überall Platz verschaffend, wo dies die Umgebung erlaubt, nach allen Richtungen über den Schädel. — Über ihren Charakter als Gaumendrüse kann nach

¹ Wie das Verhalten bei *Chioglossa lusitanica* ist, bei der die auf dem Schädel liegenden Schläuche nach Angabe WIEDERSHEIM's in gar keine Verbindung mit der gland. interm. treten, kann ich natürlich nicht sagen, da mir diese Species nicht zur Untersuchung zu Gebote stand, vermüthe aber, dass doch eine, wenn auch versteckte Kommunikation zwischen beiden statthaben wird; ist doch auch die Verbindung beider Drüsen bei *Batrachoseps* nur eine schmale.

² WIEDERSHEIM, *Salamandrina perspicillata* und *Geotriton fuscus*, p. 162.

dem Ort ihrer Ausmündung kein Zweifel sein; und ich wundere mich, dass LEYDIG sie in die Kategorie der Lippen- oder Kieferdrüsen der Ophidier und Saurier einreicht, da diese doch an der Außenseite des Kiefers münden.

Nächst der Zwischenkieferdrüse nimmt eine zweite, bei den Amphibien bereits sehr stark entwickelte Drüsengruppe unsere Aufmerksamkeit in Anspruch, die Zungendrüsen. Die Zunge wird bei den Urodelen in ihrer ganzen Ausdehnung von einer drüsigen Schicht, bestehend aus äußerst zahlreichen, dicht an einander stehenden Drüschchen von sehr einfachem Baue, überlagert, die ihrer Oberfläche ein sammetartiges Aussehen verleihen. Die einzelnen Drüsen stellen kurze, senkrecht in die Tiefe dringende, sich meist nur wenig verzweigende Schläuche dar, die mit einem sich in Karmin schwach färbenden, mäßig hohen, wenig granulirtem Cylinderepithel erfüllt sind. Geringe Verschiedenheiten hängen von dem Baue der Zunge selbst ab. So wird z. B. bei *Delonectes Boscai* der ganze vordere Abschnitt der Zunge von einer Drüsenmasse eingenommen, die sich nach hinten nicht nur über die Oberfläche, sondern auch die Seiten der etwas über den Mundhöhlenboden erhabenen Zunge fortsetzt. Die sie zusammensetzenden Drüschchen sind mächtiger, wie gewöhnlich, ausgebildet, haben mehr einen zusammengesetzt tubulösen Bau und dringen tief zwischen die Zungenmuskulatur ein, so dass ein durch die Zunge gelegter Querschnitt dieselbe ringförmig von Drüsen umgeben und in der Mitte des Ringes die Zungenmuskulatur und den Zungenknorpel wahrnehmen lässt. Zwischen die Drüsenschläuche dringen Muskelfasern ein, eine Anordnung, die für die Entleerung des Sekretes gewiss nicht ohne Wichtigkeit ist, indem dadurch bei jeder Kontraktion der Zunge, also bei jedem Hervorschnellen derselben ein Druck auf die Drüsen ausgeübt, ihr klebriges Sekret somit ausgedrückt, und so die erfasste Beute an der Zunge festgehalten wird.

In den Bereich der Mundhöhlendrüsen der Amphibien möchte ich noch eine weitere Drüsengruppe rechnen, die man vielleicht eben so gut noch als Hautdrüsen betrachten kann. WIEDERSHEIM beschreibt, wie erwähnt, bei *Spelerpes fuscus* ein am Unterkieferwinkel gelegenes, kuchenförmiges Aggregat von sackartigen Drüsen, die denselben Bau, wie die Hautdrüsen, zeigen, sich nur durch ihre weit bedeutendere Größe von denselben unterscheiden. Dieselben Gebilde fand er bei *Gymnophilus porph.* und *Plethodon glutinosus*; doch hatten sie bei letzterem schon eine gestrecktere Form angenommen, sich

cylindrisch gestaltet. Bei einem kleinen Spelerpes aus Vera-Cruz sehen wir endlich »beinahe zwei Drittheile des Raumes zwischen beiden Mandibularspangen von der Drüse überwuchert, und zugleich tritt uns ein nach allen Richtungen hin sich schlängelndes Konvolut von langen Schläuchen entgegen, welche jedoch gegen den Unterkieferwinkel hin eine gestrecktere Form annehmen und in parallelen Zügen dem Vereinigungspunkte beider Kieferhälften zusteuern«. Leider konnte ich diesen Befund, der sehr zu Gunsten meiner Annahme einer Umwandlung von Haut- in Schleimhautdrüsen sprechen würde, nicht bestätigen, da der von mir untersuchte Spelerpes longicauda (Mexiko) — jedenfalls durch zu langes Liegen in schlechtem Spiritus — schon stark macerirt war; indess fand auch ich bei mehreren Urodelen, z. B. besonders bei Salamandrina perspicillata, die Hautdrüsen am Unterkieferwinkel immer sehr mächtig entwickelt. Auch die längs des Unterkiefers liegenden Drüsen zeigen eine starke Ausbildung, nehmen oft den Charakter kleiner acinöser Drüsen an und unterscheiden sich auch durch ihr Epithel von den eigentlichen, direkt unter der Haut gelegenen Hautdrüsen. Während diese ein großes, plattes oder unregelmäßig polygonales Epithel mit trübem, krümligem Zellinhalt besitzen, lassen jene, wenigstens an vielen Stellen, ein körniges Cylinderepithel von ganz anderem Lichtbrechungsvermögen wahrnehmen. Die dicht unter der Hautoberfläche liegende Pigmentschicht erstreckt sich freilich bis zum Unterkieferknochen selbst und wird von den dicht neben dem Kiefer mündenden Ausführungsgängen der eben beschriebenen Drüsen durchbrochen. In Rücksicht hierauf kann man dieselben allerdings auch den Hautdrüsen zuzählen; in Anbetracht ihrer Lage, Form und Epithels glaube ich sie indess mit eben so großem Rechte als Lippendrüsen, den Lippendrüsen der Reptilien homologe Bildungen, in Anspruch nehmen zu dürfen. Meiner Ansicht nach sehen wir hier den Übergang von Hautdrüsen in Lippendrüsen, eine Auffassung, die gar nichts Befremdendes hat, wenn wir uns erinnern, dass die Lippen ja in der That nur Hautduplikaturen darstellen, deren der Mundhöhle zugewendete Seite sich in Schleimhaut umgewandelt hat, so dass natürlich die in ihr liegenden, ursprünglichen Hautdrüsen nun zu Schleimhautdrüsen werden und damit eine andere Form, ein anderes Epithel erlangen können.

Ich will hier, gehört dies auch nicht, streng genommen, in das Kapitel der Mundhöhlendrüsen, noch einige kurze Bemerkungen über die Nasen- und Orbitaldrüse der geschwänzten Amphibien anreihen, da

dieselben in innige Berührung mit jenen Drüsen treten. Man unterscheidet eine äußere (BORN's obere¹) und eine mediane (BORN's untere) Nasenhöhldrüse. Erstere besteht aus 3—5 kräftigen, sich fast gar nicht verzweigenden Schläuchen, die in Form und Epithel völlig den Schläuchen der Intermaxillardrüse gleichen. Sie beginnen mit ihrem blinden Ende dicht hinter der apertura nasalis externa, liegen innerhalb der knorpiligen Nasenkapsel, im untern Theil der äußern Nasenhöhlenwand, ziehen gerade nach hinten und münden zugleich mit dem von hinten her kommenden Thränennasengang in die untere Ausbuchtung der Nasenhöhle. — Die mediane Drüse setzt sich aus einer großen Anzahl weit kleinerer Drüsen zusammen, die mit ihren kurzen Ausführungsgängen das Riechepithel durchsetzen und, wie WIEDERSHEIM mit Recht hervorhebt, in ihrem Charakter sehr den Hautdrüsen ähneln. Sie beginnen gleich hinter der vordern Nasenhöhlenwand, liegen wesentlich an der Innenseite der Nasenhöhle und greifen erst im mittleren Theile derselben auf ihre obere Wand über; nirgends aber treten sie mit der äußern Nasendrüse in Berührung. Ich glaube keinen Fehler zu begehen, wenn ich sie als BOWMAN'sche Drüsen anspreche. — Eine hintere Nasendrüse ist durch keine scharfe Grenze von der medianen getrennt, unterscheidet sich von ihr nur durch längere Ausführungsgänge, so dass ihre Schläuche außerhalb des Bereiches des Riechepithels zu liegen kommen. Sie durchbricht bei zahlreichen Urodelen den hintern Abschnitt der innern Nasenhöhlenwand, und tritt so in enge Berührung mit der glandula intermaxillaris. Bei einigen, z. B. Hemidactylum, Plethodon, Batrachoseps erreicht sie eine außerordentliche Entfaltung (Fig. 4) und umschließt den vordersten Theil des von ihr nur häutig getrennten Gehirns.

Das untere Augenlid wird bei der Mehrzahl der Urodelen von mehreren, schlauchförmigen, von vorn nach hinten ziehenden, dicht unter der Conjunctiva gelegenen Drüsen durchsetzt, die in ihrem ganzen Baue denen der glandula intermaxillaris gleichen. Sie münden unterhalb des freien Lidrandes auf der freien Conjunctivalfäche. Außer diesen Drüsen finde ich, besonders stark entwickelt bei jenen ausländischen Urodelen, noch einen Drüsenkomplex, der, vom vordern untern Augenwinkel ausgehend, sich an der Innenseite der Orbita nach hinten und oben hinzieht; er nähert sich sehr den über das os frontale nach rückwärts ziehenden Schläuchen der Inter-

¹ BORN, loc. cit.

maxillardrüse, ist aber, wie oben gezeigt, völlig von ihnen getrennt. Sie stehen in Zusammenhang mit den das untere Lid durchziehenden Drüsen, und ich betrachte sie als ein Homologon der bei den Reptilien allerdings weit stärker entfalteten HARDER'schen Drüse. Auch bei den Salamander- und Tritonenarten fand ich Andeutungen dieser Drüse, wenn auch nicht in der Ausbildung, wie bei *Hemidactylum*.

Anuren.

Der charakteristische Lageunterschied der *glandula intermaxillaris* der Anuren von der der Urodelen besteht wesentlich darin, dass, da den ersteren ein *cavum intermaxillare* fehlt, die Drüse dadurch in eine rinnenförmige Ausbuchtung des *septum narium* und vor die Nasenhöhle zu liegen kommt. Eine ausführliche Beschreibung dieser Verhältnisse finden wir in der schon oft citirten Arbeit WIEDERSHEIM'S: Über die Kopfdrüsen der geschwänzten Amphibien und die *glandula intermaxillaris* der Anuren. Ich kann mich daher kurz fassen. Die Drüse breitet sich wesentlich vor der vordern knorpligen Nasenhöhlenwand aus, da, wo deren obere Wand mit nach vorn gerichteter Konvexität in die untere übergeht, und nimmt hier die ganze Schnauzengegend mit ihren Schläuchen ein. Dieselben liegen dicht unter der Haut, von den zahlreichen Hautdrüsen durch eine dichte Bindegewebsschicht geschieden. Hinter der vordern Nasenhöhlenwand theilt sich die Drüse in drei Lappen. Die beiden seitlichen Partien ziehen unter dem Oberkieferknochen eine Strecke weit nach hinten und schicken durch lange, feine, dicht unter der untern knorpligen Nasenhöhlenwand liegende, medianwärts verlaufende Gänge ihr Sekret dem mittleren Hauptlappen zu, der in der rinnenartigen Aushöhlung des *septum narium* unmittelbar über der Gaumenschleimhaut rückwärts läuft und mit einer Anzahl von Ausführungsgängen in einer, wie WIEDERSHEIM ganz richtig angiebt, nach hinten konvexen Linie ein Stück vor den Choanen ausmündet. — Die Drüse hat einen ausgezeichnet schlauchförmigen Bau, und man sieht auf Frontalschnitten sehr deutlich die einzelnen, etwas gewundenen Schläuche in dem vordern Abschnitt der Drüse sich radienartig von der in der Mitte gelegenen Partie nach oben und beiden Seiten hin ausbreiten. Das Epithel der Drüse gleicht völlig dem der Intermaxillardrüse der Urodelen, und der Ort ihrer Ausmündung kennzeichnet sie deutlich als ein Homologon derselben. Bei einigen Anuren, z. B. bei *Bombinator igneus*, ist die Verbreitungsweise der Drüse dadurch etwas

verwischt, dass die medianen Nasendrüsen, wie dies schon BORN hervorhebt, die Nasenhöhle verlassen und sich untrennbar mit der Intermaxillardrüse verfilzen. Auch mit dem Mikroskop konnte ich an mit Karmin gefärbten Schnittpräparaten keine Trennungsgrenze beider Drüsen finden. Nur die Entwicklungsgeschichte weist ihre Sonderung nach.

An der Gaumenschleimhaut von *Bombinator igneus* macht sich noch eine Eigenthümlichkeit geltend, indem an der Schleimhautduplikatur am hintern Rande des zahntragenden Theiles des os intermaxillare das Epithel sich vielfach kryptenartig einsenkt; vielleicht haben wir hierin die erste Andeutung einer Art seitlicher Gaumendrüsen, wie wir sie bei den Sauriern kennen lernen werden, zu sehen.

Die Zungendrüsen verhalten sich bei den Anuren in gleicher Weise, wie bei den Urodelen.

Schließlich kommt den Anuren noch eine Rachendrüse zu, welche ihr Entdecker BORN mit folgenden Worten schildert: »Die vierte Drüse, welche ich Rachendrüse nenne, bildet ein queres Band, das dicht hinter den Choanen liegt und den Zahntheil des Vomers umwuchert; eine Anzahl Schläuche ziehen sich an der Außenwand in die Choanen hinein und münden dort aus. Die übrigen öffnen sich an zwei symmetrischen Stellen — die ganze Drüse ist ursprünglich paarig — in die Rachenhöhle!.«

Saurier.

Von den Sauriern gilt vorzüglich, was ich im einleitenden Theile über die Elasticität der Drüsen bezüglich ihres Auftretens sagte. Bei einander sehr nahe stehenden Gruppen derselben finden wir bald einen außerordentlichen Drüsenreichthum, bald nur eine kleine Anzahl von Drüsengruppen und auch diese nur in geringer Ausbildung vorhanden. Es gilt dies jedoch nur von den an Oberkiefer befindlichen Mundhöhlendrüsen, während die des Unterkiefers ein ziemlich konstantes Verhalten zeigen. — Gegenüber den Amphibien macht sich ein Fortschritt durch eine ausgedehntere Sonderung in Drüsengruppen bemerkbar. Während dort nur Gaumen- und Zungendrüsen auftraten, unterscheiden wir hier außer medianen noch seitliche Gaumendrüsen, Zungen-, Unterzungen- und Lippendrüsen; letztere waren freilich auch bei jenen schon angedeutet. — Die früheren

¹ Loc. cit. p. 593.

Forscher kannten bei den Sauriern wesentlich nur die Zungen- und seit MECKEL bei einzelnen Species Unterlippendrüsen. Genannter Forscher scheint allerdings bei einer Art auch schon die Unterzungen- drüsen wahrgenommen zu haben, wie ich aus der Äußerung zu entnehmen glaube: »Außerdem finden sich bei Monitor vor der Zunge in der untern Mundfläche eine längliche, durch viele kleine Öffnungen sich in die Mundhöhle öffnende Drüsenschicht, welche, wie bei den Schildkröten die Unterkieferdrüse darzustellen scheint¹.« LEYDIG schildert in seiner Monographie über die einheimischen Saurier die mächtige Entwicklung der Unterzungen- und Lippendrüsen derselben. Erst BORN² gebührt das Verdienst, auf den großen Drüsenreichthum, der sich am Oberkiefer findet, näher aufmerksam gemacht zu haben. — Derselbe war so freundlich, mir seine Schnittserien einer Anzahl fremdländischer Saurierköpfe zur Durchsicht zu überlassen, so dass ich dadurch in den Stand gesetzt bin, seine Angaben durch einige Details zu erweitern. Seine Schnitte betreffen freilich nur den Oberkiefer; doch bei dem konstanten Auftreten der Drüsen am Unterkiefer wird es genügen, ihr Verhalten bei den einheimischen Sauriern zu schildern und das von Amphibäna und Chamäleon, die ich auch noch zu untersuchen Gelegenheit hatte, hinzuzufügen.

Durch den größten Drüsenreichthum ausgezeichnet sind die Chamäleonten, bei denen man am Oberkiefer, wie schon BORN bemerkt, drei Drüsengruppen unterscheiden kann: 1) die paarigen Labialdrüsen, 2) die paarigen seitlichen und 3) die unpaare mediane Gaumendrüse. — Die Labialdrüse setzt sich hier, wie bei allen Sauriern, welche dieselbe überhaupt besitzen, aus einer Summe zahlreicher, kleiner, durch ein gemeinsames bindegewebiges Gerüst zu einer einzigen Masse zusammengehaltenen Drüsen zusammen und umgibt, die ganze Oberlippe einnehmend, den Kiefer halbkreisförmig. Vorn im Pränasalraume bildet sie eine Art Schnauzendrüse, die mit zahlreichen, etwas medianwärts verlaufenden Ausführungsgängen auf der dem zahntragenden Theile des os intermaxillare gegenüber liegenden Schleimhaut der Oberlippe ausmündet. Die Lippe hat auf dem Querschnitt etwa die Form eines stumpfwinkligen mit der Hypotenuse nach dem Kiefferrande gerichteten Dreiecks. Auf seinen Seiten kann man nun für die zahlreichen Ausführungsgänge

¹ MECKEL, System der vergl. Anatomie, Band 4, p. 586.

² BORN, Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. I.

des seitlichen Theiles der Lippendrüsen drei Ausmündungsstellen unterscheiden. Die eine Reihe von Drüsen mündet in dem Winkel, den die Lippe mit dem Kiefer bildet, die zweite an der Spitze des von der Hypotenuse und der untern Kathete jenes Dreiecks gebildeten Winkels, die dritte etwa in der Mitte dieser Kathete. Die Ausführungsgänge sind kurz und nur wenig verzweigt. Die Hohlräume der Drüsenalveolen sind ziemlich groß und mit cylinderförmigen, hohen, leicht gekörnten, mit rundlichem Kern und deutlichen Kernkörperchen versehenen Zellen ausgekleidet. — Die seitlichen Gaumendrüsen finden sich in der den Gaumenfortsatz des Oberkiefers bedeckenden, etwas gewulsteten Schleimhaut und setzen sich gleichfalls aus zahlreichen kleinen Drüsen zusammen. Vorn schmal beginnend gewinnt die Drüse nach hinten bedeutend an Mächtigkeit, derart, dass, während ein durch ihr vorderes Ende gelegter Querschnitt nur 3—5 neben einander liegender Drüsenbläschen trifft, man an ihrem hinter den Choanen gelegenen Ende gegen 20 zählen kann. Die einzelnen Drüsen haben sehr weite Hohlräume und münden durch einen relativ sehr kurzen, etwas nach innen verlaufenden Gang in die Mundhöhle. Die mehr nach vorn gelegenen Drüsen sind weniger entwickelt, wie die hinteren, welche einen ausgesprochen acinösen Bau besitzen. Es berühren sich die beiden seitlichen Gaumendrüsen vorn in der Medianlinie nicht. — Noch weiter nach hinten, wie sie, beginnt kurz vor den Choanen die mediane Gaumendrüse. Sie liegt in der, die von dem vomer und palatinum gebildete, von BORN sogenannte Mittelplatte, deckenden Schleimhaut, ist vorn ebenfalls schmaler, als hinten und endet dicht hinter der Einmündungsstelle der Choanen. In ihrem Baue gleicht sie ganz den seitlichen Gaumendrüsen, von denen sie überall durch eine tiefe, rinnenartige Ausbuchtung geschieden ist. Auf ihre morphologische Stellung zur *glandula intermaxillaris* der Amphibien komme ich später zu sprechen.

Den Iguaniden fehlt die mediane Gaumendrüse. Die Lippendrüse ähnelt bei *Draco volans* und *Grammatophora barbata* der der Chamäleonten; nur ist sie stärker ausgebildet und besitzt ein spärlicheres Bindegewebsstroma. Die seitlichen Gaumendrüsen zeigen indess eine wesentlich verschiedene Anordnung. Während sie bei jenen mehr flächenartig, eine einzige Lage bildend, in der den Gaumenfortsatz des maxillare superius überziehenden Schleimhaut eingebettet sind, liegen sie hier, ein mächtiges Drüsenkonglomerat von rein acinösem Baue bildend, in einer von diesem Fortsatz aus sich

stark nach innen zu vorwölbenden Schleimhautfalte, die von der Mittelplatte durch eine tiefe Einbuchtung abgesetzt ist, und gewinnen namentlich in der Gegend der Choanen eine bedeutende Entfaltung; weiter nach hinten legen sie sich dicht der Innenseite des Kiefers an. Die Drüsenzellen sind hohe, helle Cylinderzellen mit fast homogenem Protoplasma und besitzen den Charakter von Schleimzellen.

Die Geckonen, von denen mir Schnitte von *Platydictylus muralis* und *Hemidictylus Oualensis* zur Durchsicht zu Gebote standen, ermangeln der Oberlippendrüsen gänzlich, wie überhaupt kaum von einer Oberlippe bei ihnen die Rede ist; hingegen erreichen die seitlichen, wie die medianen Gaumendrüsen eine bedeutende Entwicklung. Erstere liegen der Innenseite des Kiefers an und vereinigen sich vorn in der Mittellinie mit denen der andern Seite, so eine einzige, hufeisenförmige drüsige Masse darstellend. Die einzelnen Drüsen haben einen kurzen, sich wenig verzweigenden, mit niedrigen, sich in Bismarekbraun intensiv färbenden Zellen besetzten Ausführungsgang, dessen Zweige an ihrem Ende Drüsenbläschen mit sehr weiten, schon mit unbewaffnetem Auge erkennbaren Hohlräumen tragen, welche mit einem hellen Cylinderepithel ausgekleidet sind. Denselben Bau haben im Wesentlichen auch die medianen, das Mittelfeld einnehmenden Gaumendrüsen. Nur kann man — wie schon BORN bemerkt — wenigstens an seinen Schnitten von *Hemidictylus*, zwei durch Form und Epithel verschiedene Drüsenlagen unterscheiden. Er sagt hierüber: »Das Drüsenlager des Mittelfeldes lässt zwischen den Choanen eine Zusammensetzung aus zwei Schichten erkennen. Die untere, breitere Schicht besteht aus einer Lage weiter, auf dem Epithel der Rachenhöhle ausmündender Schläuche, die mit im Verhältnis zur Größe des Lumens niedrigen Zellen bekleidet sind, die obere schmalere Schicht setzt sich aus mehreren Lagen kleiner Drüsenquerschnitte zusammen, welche einen relativ viel höheren Cylinderepithelbelag zeigen. Die ersten funktionieren wohl als Ausführungsgänge der zweiten¹.« Dieser Auffassung schließe auch ich mich an, denn ich glaube in der That einen Zusammenhang der ersten mit der letzten Schicht an mehreren Stellen gesehen zu haben.

Die Gruppe der Scinken ist die drüsenärmste; sie besitzen weder Lippen- noch mediane Gaumendrüsen. Hingegen bemerkt man z. B. bei *Lygosoma smaragdinum* in einer von dem weit nach

¹ Loc. cit. p.110.

innen ragenden Gaumenfortsatz des Kiefers aus vorspringenden Schleimhautfalte zahlreiche, weite Hohlräume, die mit kurzen, nach innen gerichteten Ausführungsgängen in die Mundhöhle münden und mit Cylinderepithel bekleidet sind. Ich halte dieselben für einen Theil der sonst so stark entwickelten seitlichen Gaumendrüsen, wozu ich mich durch Lage und Form der Drüsen berechtigt glaube. Dieselben Verhältnisse, wie bei *Lygosoma*, fand ich noch bei *Gongylus ocellatus*, *Hinulia taeniolata*, *Eumeces Samonensis*, *Euprepes cyanura*, hingegen nicht bei *Scincus officinalis*.

Den Amphibäen fehlen die Gaumendrüsen gänzlich. Hingegen erreichen die die Lippendrüsen zusammensetzenden, kleineren Drüsen bei ihnen eine besonders mächtige Entwicklung und, ich möchte sagen, eine größere Selbständigkeit, in so fern nicht nur jede einzelne einen exquisit acinösen Bau zeigt, sondern auch jede für sich mit einem dicken, langen, an der Innenseite der Drüse nach vorn und unten ziehenden, mit einem, die Mitte zwischen niedrigen Cylinder- und Plattenzellen haltenden Epithel besetzten Ausführungsgange mündet. Ein mäßig starkes bindegewebiges Gerüst trennt die einzelnen Drüschchen. Es erinnert dies Verhalten entfernt an das der Ophidier, bei denen ebenfalls einzelne Drüsenabschnitte mit einem besonderen langen Ausführungsgange münden; indess eine derartige Loslösung, wie sie bei letzteren die hintere Oberlippendrüse z. B. bei *Tropidonotus natrix* oder die Giftdrüse bei den Giftschlangen erlangt, finden wir weder bei den Amphibäen, noch überhaupt einem Saurier. — Bei genauer Betrachtung des Epithels fiel mir auf, dass dasselbe an verschiedenen Stellen ein differentes Aussehen darbot, dass nämlich, während die meisten Acini ein hohes, helles, äußerst wenig granulirtes Epithel trugen, an einzelnen Acini die Zellen kleiner, etwas stärker granulirt und mit einem größeren Kerne versehen waren. Bei den Ophidiern, wo ich besonders auf dies Verhalten achtete, werden wir dieselben Veränderungen kennen lernen, und ich werde dort zu beweisen suchen, dass es sich hierbei nur um funktionelle Verschiedenheiten, um den Ausdruck verschiedener Funktionsstadien handelt.

Von unsern einheimischen Sauriern vermisste LEYDIG am Oberkiefer sämtliche Mundhöhlendrüsen bei *Lacerta agilis*, glaubte hingegen paarige Gaumendrüsen, die er auch abbildet, bei *Anguis fragilis* gefunden zu haben. Allerdings fand auch ich bei letzterer Gaumendrüsen, doch sind dieselben nicht paarig vorhanden, sondern stellen eine unpaare mediane, der medianen Gaumendrüse anderer

Saurier homologe Drüse dar. Sie beginnt kurz vor den Choanen, verbreitert sich etwas nach rückwärts, und setzt sich aus mehreren kleinen Drüschchen mit kurzen Ausführungsgängen zusammen. Was LEYDIG als paarige Gaumendrüse ansah, ist, wie aus seiner Abbildung eines Frontalschnittes durch den Schädel und einer Vergleichung derselben mit meinen Schnitten, unzweifelhaft hervorgeht, das etwas schräg getroffene hintere Ende des JAKOBSONN'schen Organes. — Rufen wir uns das Verhalten der Oberkieferdrüsen bei den Amphibien ins Gedächtnis zurück, so ergibt sich ganz von selbst, dass die Intermaxillardrüse dieser, nach dem Orte ihrer Ausmündung, den medianen Gaumendrüsen der Saurier homolog zu setzen ist. Dass dieselben bei letzteren eine relativ so geringe Entwicklung erlangten, erklärt sich wohl durch das Verschwinden des Intermaxillarraumes, das ihrer weitem Ausbreitung hindernd entgegentrat. Dazu kommt noch, dass das Auftreten einer großen Zahl anderer Mundhöhlendrüsen, der Lippen- und Unterzungendrüsen, durch theilweise Übernahme ihrer Funktion eine mächtigere Entfaltung der Gaumendrüsen unnöthig macht.

Gegenüber der Variabilität der Drüsen des Oberkiefers ist das Vorkommen derer des Unterkiefers sehr konstant. Man unterscheidet hier Unterlippen-, Unterzungen- und Zungendrüsen. Die ersten sind stets sehr stark entwickelt, umschließen den Unterkiefer halbkreisförmig und erstrecken sich meist bis hinter die Lippenkommissur. In ihrem Baue gleichen sie den Oberlippendrüsen. — Einem neuen bei den Amphibien noch nicht vorhandenen Gebilde begegnen wir bei den Sauriern in den Unterzungendrüsen. Dieselben stellen, ähnlich den Lippendrüsen, einen Komplex zahlreicher kleiner Drüschchen von zusammengesetzt tubulösem Baue dar. Sie sind paarig angeordnet und ziehen, vorn in der Medianlinie sich berührend, nach hinten zu beiden Seiten der Zungenbasis. Im Detail bieten sie bei den verschiedenen Species geringe Verschiedenheiten dar, indem sie bei den einen, z. B. den Amphibänen, durch umgebendes Bindegewebe mehr zu einer einzigen Drüsengruppe zusammengefasst werden, bei andern, z. B. den Chamäleonten, mehr flächenhaft über die Mundschleimhaut ausgebreitet sind. Eine Sonderung in mehrere diskrete Gruppen, wie wir sie bei den Ophidiern kennen lernen werden, war bei keinem der von mir untersuchten Saurier wahrzunehmen. Zwischen der Mächtigkeit der Unterzungen- und der Zungendrüsen zeigte sich ein gewisses Wechselverhältnis. Da, wo letztere eine bedeutende Entwicklung erlangen, z. B. den Chamäleonten, treten

jene an Zahl und Entfaltung zurück, und umgekehrt z. B. bei den Amphisbänen und *Anguis fragilis*. Es ist dies Verhalten für die Beurtheilung der morphologischen Stellung der Unterzungendrüsen nicht unwichtig, und werde ich später auf dasselbe zurückkommen. Das Epithel der glandulae sublinguales gleicht dem schon oft beschriebenen der andern Drüsen. Bei *Amphisbaena*, deren Drüsenepithel ausgezeichnet erhalten war, konnte ich auch in diesen Drüsen jene oben näher erwähnten Verschiedenheiten im Aussehen des Epithels nachweisen.

Die Zungendrüsen verhalten sich ähnlich, wie bei den Amphibien, nur sind sie bei den mit gablig getheilter Zunge versehenen Sauriern spärlicher und auf das hinter der Theilstelle befindliche Stück beschränkt. — Sehr interessant ist das Bild, das die Zungendrüsen des Chamäleons darbieten. Bei diesen ist die Zunge in ihrer ganzen Ausdehnung an ihrer Ober- und Seitenfläche von einer dichten Schicht zusammengesetzt tubulöser Drüsen überdeckt. Doch legt sich dieselbe nicht einfach über das Muskelstratum hinweg, sondern erhebt sich an der hintern Zungenhälfte faltenförmig in einer Duplikatur, die sich kapuzenartig nach vorn überschlägt, so dass ein Querschnitt durch diese Stelle eine dreifache Drüsenlage trifft. Die einzelnen haben ein ziemlich weites Lumen und sind mit einem, ein zähes, klebriges Sekret absondernden, hohen Cylinderepithel bekleidet.

Ophidier.

Die Sonderung in Drüsengruppen wird noch deutlicher in der Klasse der Ophidier; ja es geht bei diesen die Specialisirung bereits so weit, dass einzelne Drüsen sich von den andern derselben Gruppe durch eigne mächtige Entfaltung loslösen und mit dieser Entwicklung ein anderes Epithel und damit eine andere Funktion erlangen. Es gilt dies z. B. von der Giftdrüse, so wie von der gleich näher zu besprechenden hintern Partie der Oberlippendrüse vieler nicht giftiger Schlangen.

Gerade die Mundhöhlendrüsen der Schlangen haben von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen, und besonders war es die Giftdrüse, die durch ihr eigenthümliches Sekret das allgemeine Interesse in Anspruch nahm. Wir finden daher über dieselben eine ausgebreitete Litteratur vor, die LEYDIG in seiner Abhandlung: »Über die Kopfdrüsen einheimischer Ophidier« mit großer Genauigkeit zusammenstellte. Gleichwohl ist trotz dieser zahlreichen

Arbeiten eine Einheit bezüglich der morphologischen Stellung dieser Drüsen, bezüglich ihrer Homologie mit Drüsen anderer Thierklassen nicht erzielt worden. Dieser Punkt veranlasste mich, gerade die Ophidier einer eingehenden Untersuchung zu unterziehen und an der Hand der Entwicklungsgeschichte diese Frage zu entscheiden zu suchen. — Betrachten wir zunächst die

glandula labialis superior.

Ihr Vorhandensein war CUVIER, vielleicht dem ältesten Untersucher der Speicheldrüsen der Schlangen, entgangen. Eine genauere Beschreibung derselben gab zuerst TIEDEMANN¹. Derselbe schildert sie als eine röthlich weiße, aus vielen Drüsenkörnern bestehende, längs dem äußern Kieferrande sich fast bis zur Lippenkommissur hinziehende Drüse, deren zahlreiche Ausführungsgänge sich neben der äußern Reihe der Zähne in die Mundhöhle öffneten. Er beschreibt dies Verhalten von *Coluber natrix*, *Col. ahaetulla*, *Vipera naja* und *Vip. berus*, übersah aber, dass sich die Drüse vorn bis zur Mittellinie erstreckt und hier eine Schnauzendrüse bildet, offenbar deshalb, da er, wie aus der von ihm beigefügten Abbildung von *Coluber natrix* hervorgeht, die Haut nicht bis zur Spitze der Schnauze ablöste. Fälschlicherweise vergleicht er die Drüse der Parotis der Säuger, was um so mehr auffällt, als er selbst ihre zahlreichen Ausführungsgänge erwähnt, während jener doch nur ein einziger zugehört. — Richtiger stellt sie MECKEL, der übrigens ihr Vorkommen bei *Coluber natrix* schon vor TIEDEMANN kurz erwähnte², in Parallele mit den Labial- und Buccaldrüsen der Säuger³. Er konstatirt ihr Vorhandensein bei *Coluber*, *Python*, *Naja*, *Vipera berus*, *Crotalus*, ihr Fehlen, was schon RUDOLPHI behauptet, bei *Trigonocephalus*. Eine Abbildung und Beschreibung der Oberlippendrüse von *Coluber natrix* giebt auch CLOQUET⁴ und auch DUGÈS⁵ erwähnt sie flüchtig.

¹ TIEDEMANN, Denkschriften der Akad. d. Wissensch. zu München für das Jahr 1813.

² CUVIER, Vorlesungen über vergl. Anatomie, übersetzt von MECKEL, 1810.

³ MECKEL, Über die Kopfdrüsen der Schlangen. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1826.

⁴ CLOQUET, Organisation des voies lacrymales chez les serpents. Mémoires du muséum d'hist. nat. 1821.

⁵ DUGÈS, Recherches anat. et physiol. sur la déglutition dans les reptiles. Annales des sciences natur. 1827.

— DUVERNOY¹ machte namentlich auf die verschiedene Größenentwicklung dieser Drüse bei den verschiedenen Schlangen aufmerksam und wies nach, dass sie bei den giftlosen Schlangen zu weit höherer Entfaltung gelangt, als bei den verdächtigen und giftigen Schlangen, indem bei letzteren eine besondere Drüse, die Giftdrüse. resp. ein Homologon von ihr, als Ersatz eintrete. Er beschreibt die glandula labialis superior wohl entwickelt gesehen zu haben bei *Coluber natrix*, *Col. austriacus*, *Col. funebris*, *Bungarus interruptus*, minder entwickelt bei *Col. Haemachates*, *Vipère cornue Cuv.*, *Crotalus horridus*, *Naja à lunettes*, *Bongare à anneaux*, *Homalopsis pantherinus*, *Col. plumbeus*, *Col. Aesculapii*. Von *Vipera berus* sagt er: »La vipère commune n'a pas de glande salivaire sus-maxillaire, ou du moins on la trouve réduite à quelques cryptes contenus dans l'épaisseur de la lèvre supérieure,« welche Angabe, wie wir sehen werden, nicht richtig ist. Ähnlich spricht er sich über *Crotalus durissus*, *Coluber Cerberus* aus. Er vermisst die Oberlippendrüse bei *Trigonocephalus*, *Plature à bandes*, *Pelamide bicolor*. — SCHLEGEL² kannte schon die Absonderung der vordern Partie der Oberlippendrüse als Schnauzendrüse. — In neuerer Zeit lieferte LEYDIG eine treffliche Beschreibung der bewussten Drüse und machte zuerst auf ein besonderes Verhalten derselben bei den giftlosen Schlangen aufmerksam. Er wies nämlich an derselben eine Zusammensetzung aus einer vorderen, grauröthlichen aus kleineren Drüsenkörnern bestehenden Partie mit zahlreichen Ausführungsgängen und einer hinten gelblichweißen Partie von größeren Drüsenkörnern mit nur einem einzigen Ausführungsgange nach und homologisirte letztere der Giftdrüse der Schlange. LEYDIG nahm auch zuerst eine mikroskopische Untersuchung der Drüsen vor. Auf seine näheren Angaben werde ich, da ich in einzelnen Punkten von denselben abweiche, weiter unten zu sprechen kommen.

Die Oberlippendrüse der Ophidier liegt, wie ihr Name sagt, in einer Hautfalte längs des äußeren Randes des Oberkiefers, die der Lippe der Säugethiere zu vergleichen ist, nach außen von den Zähnen. Sie bildet mit der andern Seite eine Art Hufeisen, dessen Schenkel sich nach hinten bis zur Kommissur der Ober- und Unterlippe erstreckt. Im Allgemeinen ist die Drüse bei den giftigen

¹ DUVERNOY, Mémoires sur les caractères tirés de l'anatomie pour distinguer les serpens venimeux des serpens non venimeux. Annal. des sciences natur. 1832.

² SCHLEGEL, Essai sur la physiognomie des serpens. La Haye, 1837.

Schlangen weit schwächer entwickelt, als bei den nicht giftigen. Sie ist von einem weiten Lymphraum umscheidet; nur ihr vorderer Abschnitt ist in ganzer Ausdehnung, der übrige nur an seiner untern Seite fest mit der Haut verbunden. Dieser vordere Theil hebt sich überhaupt von dem übrigen Drüsenkörper deutlich ab; er hat eine dreieckige Form, dehnt sich mehr nach oben aus, greift etwas auf den Nasenknorpel über und haftet fest an dem Intermaxillarknochen. Er wurde von SCHLEGEL, später von LEYDIG als unpaare Schnauzendrüse beschrieben. Dass dieser Theil übrigens ursprünglich paarig war, geht daraus hervor, dass die Drüsenläppchen beider Seiten durch ein medianes bindegewebiges Septum von einander getrennt sind und mit je einem nach innen, unten und wenig nach hinten gerichteten Ausführungsgange nicht, wie LEYDIG angiebt, in der Mittellinie, sondern etwas seitwärts von ihr ausmünden. Der übrige Theil der Drüse schließt sich bei *Vipera berus* als schmaler, cylindrischer Körper unmittelbar beiderseits an die Schnauzendrüse an und erfährt nur dicht hinter der Nasenöffnung eine geringe Verbreiterung. Bei *Tropidonotus natrix* hingegen gewinnt die Drüse nach hinten zu, besonders hinter dem Auge, bedeutend an Breite und verschmälert sich erst wieder kurz vor der Lippenkommissur. Hier lassen sich nun zwei Partien durch ihre verschiedene Farbe deutlich von einander abgrenzen, aber auch durch das Messer mehr oder minder leicht trennen. Die eine, gelblich weiße, nimmt den hinter dem Auge gelegenen obern Abschnitt der Drüse ein und mündet für sich durch einen besonderen, nach vorn unterhalb des Auges ziehenden Gang an der Außenseite eines der hinteren Zähne aus, stellt also eigentlich eine besondere Drüse dar; ich möchte sie als hintere Oberlippendrüse bezeichnen. An ihrer Innenseite zieht, mit ihr durch festes Bindegewebe verbunden, ein schmaler, glänzender, sehniger Streif von dem Thränenbein zum os articulare, der, wie schon DUVERNOY hervorhob, dem knöchernen Joehbogen der höheren Thiere zu vergleichen ist. Wir werden ihn auch bei den Giftschlangen bei Beschreibung der Giftdrüse kennen lernen. — Der andere grauröthliche Abschnitt nimmt den übrigen Theil der Drüse ein und umgiebt erstere Partie von unten mit einem schmalen Saume, der sie auch wenig nach hinten überragt; nur er ist der Oberlippendrüse der Giftschlangen gleich zu setzen. Eine vorzügliche Abbildung dieser Verhältnisse giebt LEYDIG in seinem oben citirten Werke. — Die grauröthliche Partie stellt nun ein Konglomerat zahlreicher, theils neben, theils hinter einander angeordneter kleiner Drüschchen dar,

welche jede mit einem kurzen Ausführungsgange an der Außenseite der Zahnreihe in die Mundhöhle einmünden; die Öffnungen derselben lassen sich bei genauer Betrachtung schon mit bloßem Auge erkennen. Die einzelnen Drüsen sind bei der Ringelnatter bedeutend stärker entfaltet, als bei der Kreuzotter, wenn sie auch nicht eine solche Selbständigkeit, wie wir sie bei den Amphibänen kennen gelernt haben, erlangen. Sie sind von einander durch nicht gerade sehr stark entwickeltes Bindegewebe geschieden, das sich zwischen die einzelnen Drüsenläppchen fortsetzt und ein Gerüst für dieselben bildet. Zwischen die Drüsenalveolen dringen nur wenige spärliche Bindegewebsfasern ein.

Das die Alveolen der grauröthlichen Partie auskleidende Epithel ist ein hohes, glashelles Cylinderepithel, das kaum eine geringe Körnelung wahrnehmen lässt. Die einzelnen Zellen setzen sich scharf gegen einander durch ihre stark lichtbrechenden Ränder ab, die je nach der Einstellung des Mikroskopes bald hellglänzend, bald tief-schwarz erscheinen. Jede Zelle hat einen kleinen, in Karmin färb-baren, so dicht an der Basis sitzenden Kern, dass er oft nur mit Mühe von den Bindegewebskörperchen des die Alveolen trennenden sparsamen Bindegewebes aus einander zu halten ist. Neben dieser schon von LEYDIG beschriebenen Zellform findet man indess noch andere, allerdings nicht so zahlreich vertretene Zellen von wesentlich anderem Aussehen. Dieselben sind zwar auch cylinderförmig, doch bedeutend kleiner, als die ersten. Ihr Hauptcharakteristikon ist ein stark gekörntes Protoplasma, das ihnen ein dunkleres Aussehen verleiht und die Zellgrenzen weniger deutlich hervortreten lässt. Der Zellkern erscheint mehr von der Basis abgerückt und etwas vergrößert. Sie finden sich wesentlich am Rande zahlreicher Acini. — Einzelne Alveolen enthalten nur diese Zellform, die größere Mehrzahl hingegen nur die erste. Zwischen beiden finden sich noch die verschiedensten Übergangsstadien vor, Cylinderzellen von mittlerer Größe, deren Zellinhalt auch schon granulirt, doch nicht so dunkel ist, als der der zweiten Zellform. — Man sieht diese Verhältnisse sehr gut an feinen, mit Pikrokarmin gefärbten und in Glycerin eingelegten Schnitten. — Ich fasse diese zwei verschiedenen Zellarten nur als Ausdruck verschiedener Funktionsstadien auf, indem ich die hohen hellen Cylinderzellen als der Ruhe, die dunklen niedrigen Zellen als der Thätigkeit der Drüse entsprechend betrachte; mit welchem Rechte, will ich später darzulegen suchen. — Die Ausführungsgänge, die den einzelnen, die grauröthliche Partie

der Oberlippendrüse der Ringelnatter, wie die glandula labialis super. der Kreuzotter zusammensetzenden Drüsen zukommen, enthalten nur jenes hohe helle Cylinderepithel. —

Einen ganz andern Charakter hat das Epithel der hintern, gelblichen Partie der Oberlippendrüse der Ringelnatter, wodurch auch ihre völlige Loslösung von dem vordern, grauröthlichen Theile und ihre Betrachtung als besondere Drüse gerechtfertigt wird. Was diese Zellen auf den ersten Blick von jenen unterscheidet, ist das dunkle körnige Aussehen ihres Zellinhalts. LEYDIG äußert sich über diese Zellen folgendermaßen: »Die zelligen Elemente der gelblichen Partie zeigen sich nun dicht erfüllt mit Körnchen und sind daher dunkel bei durchgehendem Licht; dabei ist die einzelne Zelle mehrkernig, sehr zart berandet und von rundlich eckiger Form. Die Zellen legen durchaus eine gewisse Ähnlichkeit mit den abscheidenden Elementen der Labdrüsen an den Tag und sind auch als denselben verwandt anzusehen«.¹ Dieser Schilderung dieses hochverdienten Forschers kann ich indess nicht völlig beipflichten. Ich sehe das Epithel dieser Drüse nur cylinder- oder auch wohl kegelförmig; von einer Ähnlichkeit derselben mit den Labzellen der Magendrüsen kann ich nichts entdecken. Natürlich erscheinen die Zellen auf dem Querschnitt rundlich eckig, polygonal; doch glaube ich nicht annehmen zu dürfen, dass eine solche Verwechslung bei LEYDIG vorliege. Dass übrigens LEYDIG selbst, wenigstens an einzelnen Stellen, das Epithel cylindrisch gesehen hat, geht deutlich aus einer Abbildung eines Schnittes durch ein Stück jener Drüsenpartie, die er bei starker Vergrößerung giebt, hervor², einer Abbildung, in der er jene von ihm entdeckten Intercellulargänge darzustellen sucht. Auch letztere konnte ich trotz genauester Rücksichtnahme auf diesen Punkt nicht wieder auffinden. Nach meinen Untersuchungen besteht das Epithel dieser Drüse aus mäßig hohen Cylinderzellen mit stark körnigem, dunklem Protoplasma und einem in Karmin färbbaren, der Basis nahe sitzenden Zellkern mit Kernkörperchen; die Zellgrenzen sind nur schwer sichtbar. — Die feineren und gröbereren Ausführungsgänge, wie auch der endliche gemeinsame Sammelgang besitzen dasselbe hohe, helle Cylinderepithel, wie die Gänge der grauen Partie.

¹ Loc. cit. pag. 601.

² Loc. cit Fig. 18.

Glandula venenata.

Die Giftdrüse der Schlangen hat, ihres besonderen Sekretes wegen, zu allen Zeiten das Interesse der Forscher erregt und wurde daher weit früher, als die übrigen Munddrüsen Gegenstand der Untersuchung. Wegen ihrer versteckten Lage zwischen zwei festen Fascien und den Kaumuskeln kann es nicht Wunder nehmen, dass sie der Aufmerksamkeit der ersten Untersucher entging und öfters mit der weit deutlicher zu Tage tretenden Nickhautdrüse verwechselt wurde. So glaubte z. B. CHARAS in letzterer die eigentliche sogenannte Giftdrüse entdeckt zu haben bei *Vipera aspis*, und lässt »von den verschiedenen Lappen derselben einen unter ihnen verlaufenden Gang entstehen, der sich in die Bläschen des Zahnfleisches öffne«¹. Gleichwohl geht aus der von ihm gegebenen Beschreibung und Abbildung mit Sicherheit hervor, dass die von ihm gesehene Drüse eben nur die Nickhautdrüse sein kann, und er diese fälschlich mit dem Ausführungsgange der Giftdrüse in Verbindung setzt. — Ob TIEDEMANN später die Giftdrüse gesehen hat, wage ich nicht bestimmt zu entscheiden. MECKEL schließt aus der Angabe TIEDEMANN'S²: »Die Drüsen hinter dem Auge (der Kreuzotter) oder die Giftdrüsen waren sehr groß, dick und länglich, zur Größe des Körpers viel größer, als bei der Ringelnatter. Die Ausführungsgänge mündeten in die Hakenzähne«, dass dieser alle Theile des Giftapparates im Zusammenhang gesehen habe. Da er indess weder bei *Vipera berus*, noch bei *Vipera naja* eine von seiner Giftdrüse gesonderte Augendrüse erwähnt, da er ferner selbst die Nickhautdrüse der Ringelnatter — von ihm fälschlich als Gaumenspeicheldrüse benannt — der Giftdrüse jener homolog stellt, da er schließlich von *Vipera naja* sagt: »Die Drüsen der Augenhöhle waren sehr groß und dick, von dunkler schmutziggelber Farbe. Die Ausführungsgänge mündeten in die hohlen Haken- oder Giftzähne ein«, so möchte ich eher annehmen, dass er auch bei diesen Giftschlangen nur die Nickhautdrüse gesehen, und in denselben Fehler, wie CHARAS verfallen sei. Auch LEYDIG spricht ihm die Kenntnis der Giftdrüse ab. — Zuerst sah die Giftdrüse bei der Klapperschlange, wenigstens nach seiner Beschreibung und Abbildung zu urtheilen,

¹ CHARAS, Anatomie de la vipère in Mém. de l'académie 1666—99. T. III. part. 2.

² TIEDEMANN, loc. cit.

wahrscheinlich RANBY¹, wenn er auch ihren Ausführungsgang nicht kannte und sie auch nicht als Giftdrüse in Anspruch nahm. Eine richtige Beschreibung des ganzen Giftapparates gab zuerst FONTANA²; nach ihm beschrieben denselben RUSSEL, CUVIER u. A. Schon vor FONTANA hatte übrigens TYSON³ den Weg, den das Gift durch den Giftzahn nimmt, genau beschrieben und abgebildet. — DUVERNOY⁴ nahm besonders Rücksicht auf die die Drüse umkleidende Muskulatur, deren Faserung er mit ziemlicher Genauigkeit schildert, und hob namentlich hervor, wie günstig die Anordnung derselben auf Austreibung des Sekretes beim Bisse wirken müsse. Außer an vielen Giftschlangen untersuchte er die gleiche Drüse an zahlreichen, sogenannten suspekten Schlangen, und fand sie bei diesen theils neben der Oberlippendrüse, deutlich von ihr getrennt, theils mit ihr mehr oder weniger zusammenhängend, theils ohne sie, sie gänzlich ersetzend. Er sieht in dem Vorhandensein dieser Drüse bei gleichzeitigem Auftreten gefurchter Zähne ein Charakteristikon für die Giftigkeit dieser Schlangen. Ob ein solcher Schluss erlaubt, und ob man ohne experimentelle Untersuchung des Sekretes auf Grund eines solchen Befundes eine Schlange für giftig zu halten berechtigt sei, möchte ich noch als offene Frage behandelt wissen. Neuerdings finden wir Angaben über den Giftapparat bei BRANDT und RATZEBURG⁵, und vorzüglich hat LEYDIG die Giftdrüse einer nochmaligen, sorgfältigen, auch mikroskopischen Untersuchung unterzogen. Auf seine Angaben werde ich noch weiter unten zu sprechen kommen.

Die Giftdrüse der Kreuzotter liegt hinter der Augenhöhle nach außen von der deutlich sichtbaren Nickhautdrüse, oberhalb der Oberlippendrüse, von beiden durch eine Schicht lockeren Zellgewebes getrennt. Die Drüse hat die Form eines Dreiecks, dessen vorderer Winkel in den Ausführungsgang ausgezogen ist, und an dessen hintern Winkel sich ein sehnig glänzendes Band anheftet, das an ihrer Innenseite sich nach vorn zum os lacrimale, nach hinten zum os articulare fortsetzt und das schon bei Beschreibung der hintern Oberlippendrüse der Ringelnatter erwähnte ligamentum zygomaticum darstellt. Die Drüse liegt in einer festen, bindegewebigen Scheide, gewissermaßen einer Verbreiterung des eben besprochenen Bandes

¹ RANBY, Philosoph. transact. No. 401. p. 378.

² FONTANA, Über das Viperngift.

³ TYSON, Philos. transact. No. 144, p. 46.

⁴ DUVERNOY, loc. cit.

⁵ BRANDT und RATZEBURG, Medic. Zoologie.

und wird mit dieser fast auf allen Seiten von Muskeln umgeben, indem sich an ihrem obern hintern Ende Fasern des musculus temporalis anheften, die Außen-, Unter- und theilweis Innenseite aber von dem kräftigen musc. masseter eingeschlossen wird, welche Anordnung bei jedem Biss eine Kompression der Drüse und damit eine Entleerung des Sekretes aus dem Giftzahn bewirkt. Der Ausführungsgang der Drüse zieht nach vorn und unten, unterhalb des untern Augenhöhlenrandes, legt sich dann dicht an die Innenseite der Oberlippendrüse und mündet in der bindegewebigen Falte, die die Wurzel des Giftzahnes umgibt. Die Wand des Ganges besteht aus festem, dicht verwebten, wesentlich cirkulär angeordnetem Bindegewebe, enthält keine Muskelfasern. Zerlegt man den Kopf in auf einander folgende feine Frontalschnitte, so sieht man, dass sich unweit der Mündung des Ausführungsganges von seiner Epithelauskleidung her kleine Drüschchen in seine Wandung einbuchten. — Die derbe, die eigentliche Drüsensubstanz umschließende Scheide geht an ihrer Innenseite in ein lockeres weitmaschiges Bindegewebsgerüst über, das weite Hohlräume umschließt und ein System zahlreicher Lymphräume darstellt, ein Verhalten, das LEYDIG einer eingehenden Untersuchung unterzogen hat. Von diesem Fasergewebe aus strahlen zahlreiche Bälkchen in die Drüse aus, immer mehrere Drüsenschläuche gruppenförmig zu sogenannten Körnern zusammenfassend.

Die Drüse hat einen exquisit schlauchförmigen Bau und muss zu den zusammengesetzt tubulösen Drüsen gerechnet werden. An feinen, in Pikrokarmine gefärbten, durch die in Alkohol erhärtete Drüse gelegten Schnitten sieht man zahlreiche, schmale, langgestreckte, eng an einander gelagerte Schläuche, welche durch ein sehr zartes, von jenem Fasergerüst ausgehendes Bindegewebe von einander getrennt sind; je nach ihrer Füllung mit Sekret lassen die Schläuche ein weites Lumen wahrnehmen, oder es liegen ihre Wandungen dicht auf einander (Fig. 5). Das der Wand unmittelbar aufsitzende Epithel erscheint als ein niedriges Cylinderepithel; die Zellen sind schmal, dicht gedrängt und zeigen ein mehr oder weniger stark granulirtes Protoplasma; die Zellränder sind nur schwer zu erkennen, der Kern ist bald kleiner, bald größer und der Basis der Zelle nahe gerückt. LEYDIG giebt an, den Zellkern bald ganz an der Basis, bald an der Zellspitze gefunden zu haben, und schiebt dies verschiedene Verhalten auf verschiedene Funktionsstadien. Muss ich nun auch zugeben, dass die Kerne an den verschiedenen Schläuchen verschieden weit von der Basis entfernt sind, so finde ich doch nir-

gends, weder an der unthätigen, noch der durch subkutane Pilocarpininjektion in Thätigkeit versetzten Drüse die Zellkerne der Spitze so nahe gerückt, wie dies LEYDIG in einer Zeichnung andeutet.

Zerzupft man die frische Drüse in 0,6 % Kochsalzlösung oder macerirt ein Stück durch 24 Stunden in MÜLLER'scher Flüssigkeit, färbt es dann in Karmin und zerzupft es in Glycerin, so sieht man, dass die Zellen doch nicht rein cylinderförmig sind, sondern zwar einen cylindrischen Zelleib haben, der sich aber in einen mehr oder weniger unregelmäßigen, in Karmin nicht färbbaren Fortsatz auszieht. Die meisten Zellen haben nur einen dreieckigen, in eine Spitze endenden Fortsatz, andere deren zwei; wieder bei anderen ist derselbe hakenförmig umgebogen u. dgl. m. Der Zellkern ist rund und färbt sich in Karmin; an einzelnen Zellen konnte ich deutlich zwei Kerne wahrnehmen, bald dicht an einander, eben in Theilung begriffen, bald getrennt. Das Zellprotoplasma ist körnig; in ihm sieht man meist noch eigenthümliche, stark lichtbrechende, runde Körperchen, die auch schon MEYER¹ gesehen zu haben scheint (Fig. 6). Der Zellinhalt zeigt wesentlich Eiweißreaktionen. Zusatz von Essigsäure zu der in Kochsalz zerzupften Drüse hellt die Zellen auf, Salzsäure trübt sie, Salpetersäure trübt und färbt sie gelblich. — Der Ausführungsgang zeigt dasselbe Epithel, wie die Drüsenschläuche.

Die Giftigkeit des Sekretes der Drüse scheint in der Gefangenschaft abzunehmen. Während nämlich BREHM und andere Forscher angeben, dass ein einziger Biss einer Kreuzotter z. B. eine Maus binnen der kürzesten Zeit tödte, zeigte es sich an etwa 4 Wochen gefangenen gehaltenen Kreuzottern, dass 20—30 Bisse nothwendig waren, um eine Maus nach Verlauf von 20 Minuten zu tödten. Ferner ergab sich, dass sich das Gift der Drüse sehr bald erschöpfe. Ließ man z. B. eine Maus 2—3 mal von einer Otter beißen, und bald darauf eine zweite von derselben circa 20 mal, so konnte man an letzterer kaum irgend welche Veränderungen wahrnehmen, während erstere deutliche Vergiftungserscheinungen darbot.

Glandula labialis inferior.

Wegen ihres außerordentlich konstanten Vorkommens ist die Unterlippendrüse schon lange bekannt. Schon CUVIER erwähnt sie bei Coluber und Boa, vergleicht sie aber sonderbarerweise den

¹ MEYER, Monatsberichte d. Akad. d. Wissensch. zu Berlin, 1869: „Parenchym der Giftdrüsen von Pelias berus.“

Unterzungendrüsen der Amphisbänen, deren Unterlippendrüsen ihm unbekannt waren, indem er außer Acht lässt, dass diese außer-, jene innerhalb der Zahnreihe ausmünden. TIEDEMANN, RUDOLPHI, DUVERNOY kannten die Drüse gleichfalls bei einer großen Anzahl von Schlangen und erwähnen auch, dass ihr Auftreten, namentlich bei den Giftschlangen, konstanter ist, als das der Oberlippendrüse. MECKEL, der ihr makroskopisches Verhalten genauer schildert, bemerkt auch, dass die Drüsen beider Seiten vorn in der Mittellinie zusammenstoßen. Diese Angabe modificirte LEYDIG dahin, dass dieser vorderste Theil nach hinten zu etwas ausgezogen wäre und so eine, der Rostraldrüse des Oberkiefers analoge, wenn auch nicht, wie jene, völlig gesonderte Partie bilde.

Wie die Oberlippendrüse den Oberkiefer, so umgibt die Unterlippendrüse mit der gleichnamigen der andern Seite den Unterkiefer halbkreisförmig und erstreckt sich nach hinten bis zur Lippenkommisur. Von der gleichnamigen ist sie vorn in der Mittellinie durch ein dünnes bindegewebiges Septum geschieden; sie ist hier etwas verbreitert, nach hinten und unten ausgezogen und fest mit der Haut verbunden, welcher der übrige Theil der Drüse nur an ihrer Unterfläche fest adhärirt, während er an den andern Seiten von einem ausgedehnten Lymphraume umgeben ist. Im Allgemeinen ist die Unterlippendrüse etwas stärker entwickelt, als die Oberlippendrüse, wenigstens, wenn wir von der hintern, gelben Partie der giftlosen Schlangen absehen. In ihrem gröbern, wie feinern Bau stimmt sie völlig mit der Oberlippendrüse überein.

Glandula sublingualis anterior.

Über das Vorkommen dieser Drüse finden wir bei den schon so oft genannten Forschern die verschiedensten Meinungen vertreten. HELLMANN machte in seiner Arbeit »Über den Tastsinn der Schlangen 1817« zuerst auf sie aufmerksam, und MECKEL erklärt sie sogar für die konstanteste der Mundhöhlendrüsen der Reptilien, welche er bei allen, mit Ausnahme von Typhlops, habe nachweisen können. Er schildert sie »als kleine, länglichrunde, sehr harte, nicht deutlich aus Lappen zusammengesetzte, glatte Drüse, welche in geringer Entfernung von der Haut, dicht hinter dem vordern Ende der untern Fläche des Mundes, nicht weit von der Mittellinie liegt und sich ganz vorn, neben der Mündung der Zungenscheide öffnet«¹. — Mit derselben

¹ MECKEL, Über die Kopfdrüsen der Schlangen. Archiv für Anat. u. Phys. 1826, p. 2.

Bestimmtheit bezeichnet hingegen DUGÈS, jedenfalls ohne Kenntnis der Arbeit MECKEL's, dieselben Gebilde als Knorpel und vergleicht sie abgesprengten Stücken des Zungenbeins oder des Schildknorpels¹. Er giebt uns folgende Beschreibung von ihnen: »Les fibrocartilages, dont nous parlons, sont semilunaires et leur bord supérieur, couvert par la membrane de la bouche, forme une sorte de lèvre saillante de chaque côté de l'ouverture en question; leurs angles antérieurs sont rapprochés et réunis par un fort ligament; les postérieurs écartés, etc.« Mit ziemlicher Genauigkeit beschreibt schon er sodann die sich an diesen vermeintlichen Knorpeln anheftenden Muskeln, deren Entdeckung später LEYDIG für sich in Anspruch nimmt. DUVERNOY, der übrigens die MECKEL'sche Arbeit kannte, glaubt die Angaben DUGÈS' bestätigen zu können, und ihnen scheint später auch SCHLEGEL gefolgt zu sein. Erst LEYDIG stellte die drüsige Natur der fraglichen Gebilde sicher und beschreibt ihre Ausführungsgänge und Epithel.

Man führt sich die in Rede stehenden Drüsen am besten zu Gesicht, wenn man die Zungenspitze nach oben zieht, die sich span nende Zungenscheide beiderseits durchtrennt, sie sammt der Trachea nach hinten zurückschlägt und nun die den Boden bedeckende Schleimhaut von hinten nach vorn abpräparirt. — Man sieht dann die Drüsen als kleine, gelbliche, birnförmige Körperchen mit vorderer Spitze, hinterer Verdickung seitlich der Mittellinie dicht hinter dem von beiden Unterkieferhälften gebildeten Winkel nach hinten verlaufen. Bei genauerer Betrachtung mit der Lupe gewahrt man, dass die Drüse von einer kräftigen Muskulatur umgeben wird. Auf, hinter einander folgenden, durch den Unterkiefer gelegten Frontalschnitten kann ich namentlich zwei Muskelzüge unterscheiden, der eine umschließt ringförmig das hintere Drittel der Drüse in circa $\frac{5}{6}$ ihres Umfanges; der andere inserirt sich an der Außenseite ihres hintern Endes, wendet sich mehr und mehr nach vorn und unten, so dass er an der Mündungsstelle der Ausführungsgänge direkt unter sie zu liegen kommt, und zieht nach vorn zum Unterkiefer. Er wird die Drüse nach vorn ziehen, jener sie

¹ DUGÈS, loc. cit. p. 368. Er sagt darüber Folgendes:

»Cette gaîne (die Zungenscheide) placée au-dessous du larynx, est ouverte au devant de la glotte par un orifice garni de deux cartilages ou fibrocartilages latéraux, qu'on n'a point indiqués, quoiqu'ils aient une certaine importance; peut-être ne sont-ils que des démembremens de l'hyoïde, dont les filets ne représentent que les cornes styloïdiennes; peut-être aussi sont-ils des portions du thyroïde, dont le larynx des couleuvres paraît dépourvu, comme celui des Batraciens.

komprimiren und so ihren Inhalt austreiben. Solche Frontalschnitte lehren zugleich das Verhalten der Ausführungsgänge. Dieselben, sechs an Zahl, finden sich nur im vordersten, zugespitzten Abschnitt der Drüse und sind fast senkrecht nach oben, nur wenig nach vorn und innen gerichtet. Nach einer Zeichnung LEYDIG's scheinen sie fast die ganze vordere Hälfte des birnförmigen Körpers einzunehmen, während die Drüsenalveolen nur auf die hintere Hälfte beschränkt wären, von denen aus die Gänge schräg nach vorn und innen verliefen. Wäre dies der Fall, so müsste man die Gänge im Querschnitt und die Drüsenacini erst weit nach hinten antreffen. Dem entgegen zeigen Frontalschnitte die Gänge fast in ihrer ganzen Ausdehnung und lassen die Acini schon auf den vordersten Schnitten wahrnehmen. Auf einem Querschnitt der Drüse sieht man nun von außen nach innen zuerst die erwähnte ringförmige Muskelschicht, deren Fasern sich mit der folgenden starken Bindegewebsschicht fest verweben. Von letzterer aus gehen kräftige Bindegewebssbalken in die Drüse hinein und trennen die einzelnen Alveolen von einander, ohne sie wie wir dies an den Lippendrüsen gesehen, gruppenförmig zu »Körnern« zusammenzufassen. — Diesem starken Bindegewebserüst verdankt die Drüse ihre außerordentlich derbe Konsistenz, die ja einen Theil der früheren Forscher veranlasste, sie als knorpliges Gebilde in Anspruch zu nehmen.

Glandula sublingualis posterior.

Diese Drüse ist, ihrer verborgenen Lage wegen, der Aufmerksamkeit der meisten früheren Forscher entgangen. Nur HELLMANN beschreibt ihr Vorkommen bei *Vipera berus* bestimmt: DUVERNOY, der sie auch kannte, sagt nur vorsichtig: »Die Scheide (Zungenscheide) selbst schien mir in der Decke der untern Wand sehr nahe ihrer Öffnung eine Substanz drüsiger Natur zu enthalten.« Indess ist es mir wahrscheinlich, dass auch MECKEL diese Drüse schon gesehen hat, wenn er sie auch mit keinem Worte erwähnt. Wenigstens bildet er zwischen den beiden vordern Unterzungendrüsen, diese nach hinten überragend, einen Körper ab, den ich, seiner Lage und Gestalt nach, eben nur als die HELLMANN'sche hintere Unterzungendrüse in Anspruch nehmen kann. LEYDIG berichtete die Angabe HELLMANN's, der nur einen Ausführungsgang für diese Drüse annahm.

Die Drüse ist in die untere Wand der Zungenscheide eingeschaltet, ist von länglich ovaler Form, größer als die vordern Unterzungendrüsen und ragt zwischen letztere mit ihrem vordern Abschnitt

als unpaares Gebilde hinein. Die zahlreichen Ausführungsgänge lassen indess noch die ursprünglich paarige Anlegung der Drüse erkennen. Sie sind nämlich sämmtlich nach oben und außen gerichtet und münden alle seitwärts von der Mittellinie, kein einziger in dieser selbst. Ihre Verzweigungen in Drüsenlappchen vereinigen sich freilich derartig mit einander, dass an eine Sonderung in zwei paarige Drüsen nicht zu denken ist. Es stellt die hintere Unterzungendrüse demnach ein Konglomerat zahlreicher einzelner Drüschchen von zusammengesetzt tubulösem Baue dar, die von einander nur durch spärliches Bindegewebe getrennt sind.

Das Epithel der vordern, wie der hintern Unterzungendrüse gleicht dem an den Lippendrüsen beschriebenen und lässt auch zwei Zellformen wahrnehmen; nur erscheinen mir die hellen Cylinder-epithelien etwas niedriger und lassen auch eine leichte Granulirung erkennen.

An dieser Stelle mögen einige Versuche Erwähnung finden, die mich zur Auffassung beschriebener zwei Zellformen als Ausdruck verschiedener Funktionsstadien berechtigen. Um nämlich zu sehen, ob bei den niedrigen Thieren an den Drüsen während ihrer Thätigkeit ähnliche Veränderungen vorgehen, wie wir sie von den Speicheldrüsen der Säuger her kennen, injicirte ich einer Kreuzotter im Verlaufe einer Stunde circa 0,03 g Pilokarpin unter die Haut, tödtete das Thier 20 Minuten nach der letzten Einspritzung, präparirte die Drüsen sofort heraus und untersuchte sie sodann auf gleiche Weise, wie die Drüsen einer ungereizten Kreuzotter. Die in Alkohol gehärteten Drüsen wurden mit Pikrokarmen gefärbt und in feine Schnitte zerlegt; letztere wurden in Glycerin eingelegt. Es zeigte sich Folgendes: An den Lippendrüsen war die Zahl der hohen, glashellen Cylinderzellen vermindert, die dunklen, stark granulirten niedrigen Zellen in weit größerer Ausdehnung vorhanden, als bei der ungereizten Drüse. An den Unterzungendrüsen erblickte man fast ausschließlich ein niedriges, dunkles, körniges Cyliinderepithel; die Zellgrenzen waren nur schwer sichtbar; der an der ruhenden Zelle dicht an die Basis gerückte, kleine Zellkern war bedeutend vergrößert, mehr nach der Mitte der Zelle gerückt und schien mir auch eine rundere Form angenommen zu haben (Fig. 7 und 8). Es zeigten sich also dieselben Veränderungen, wie sie von den Säugethieren bekannt sind.

Sehen wir nun zu, nachdem wir so Zahl und Art der Drüsen der Ophidier kennen gelernt, welche Stellung dieselben in morpho-

logischer und vergleichend-anatomischer Hinsicht einnehmen, ob wir morphologisch gleiche Gebilde schon bei den Amphibien und Sauriern wahrnehmen, ob wir Homologien jener bei den Säugethieren wiederfinden. — Natürlich ist schon von vorn herein zu erwarten, dass, da die Mehrzahl der sogenannten Drüsen der Reptilien sich aus zahlreichen, kleinen Drüschchen zusammensetzen, sich nicht für jede einzelne ein Homologon bei andern Thieren wird finden lassen, sondern dass wir nur bestimmten Drüsengruppen homologe Gruppen werden zur Seite setzen können; nicht Einzel-, sondern nur Serienhomologien lassen sich aufstellen. Als bei der Frage nach der Homologie der Drüsen leitendes, fast allein entscheidendes Moment kommt natürlich nur die Mündungsstelle der Drüsen in die Mundhöhle in Betracht, da sie uns zeigt, wo die Drüsen entstanden sind. Freilich werden wir dabei die Lage und Form der Drüse selbst, das Verhalten ihres Ausführungsganges nicht außer Acht lassen; vielmehr wird uns eine Übereinstimmung auch in diesen Verhältnissen zur Bestätigung der gefundenen Resultate von hohem Werthe sein.

Dass die Lippendrüsen der Ophidier dieselben Gebilde sind, welche wir bei einer großen Anzahl von Sauriern kennen gelernt haben, wird wohl Niemand bezweifeln; für ihre Gleichwerthigkeit spricht ihre Einmündungsstelle in der Schleimhaut seitlich der Zähne, ihre Lage in den Lippen, ihre Zusammensetzung aus zahlreichen einzelnen Drüschchen, ihr Epithel. — Auf die Berechtigung, die Lippendrüsen der Amphibien und Reptilien den Lippen- und Buccaldrüsen der Säugethiere zu homologisiren, wie dies von zahlreichen Autoren geschieht, werde ich bei Besprechung der Säugethiere zu reden kommen.

Schwieriger ist die Entscheidung bezüglich der morphologischen Stellung der Unterzungendrüsen, da wir eine solche Sonderung in eine vordere paarige und hintere unpaare Drüse, wie wir sie bei den Ophidiern gesehen haben, bei keiner andern Klasse der Reptilien wiederfinden. Wo hier Unterzungendrüsen vorkommen, sind dieselben in einer einzigen, paarweis vorhandenen Drüsengruppe angeordnet, die theils vor, theils seitwärts von der Zungenwurzel liegt und sich aus vielen, neben oder hinter einander gereihten kleineren, jeder für sich mit einem besonderen Gange seitlich der Mittellinie, nie in derselben, mündenden Drüschchen zusammensetzt. Gerade dies charakteristische Merkmal ist aber auch den Unterzungendrüsen der Schlangen eigen und entscheidet für ihre Gleichwerthigkeit mit denen

der übrigen Reptilien. Auch der Umstand, dass die hintere Unterzungendrüse der Ophidier unpaar ist, hindert nicht, sie dem hintern Theile der Unterzungendrüsen jener gleich zu setzen, denn die Anordnung ihrer Ausführungsgänge deutet ja, wie oben gezeigt, auf ihre paarige Anlage und erst spätere Verschmelzung. Wie leicht aber eine solche Verschmelzung zu Stande kommen kann, sehen wir an zahlreichen Beispielen anderer Drüsen, sowohl bei den Reptilien — ich erinnere z. B. an die Schnauzendrüse — wie bei allen Säugern. — Warum ich der Ansicht LEYDIG's, der die vordere Unterzungendrüse der vordern Partie der glandula sublingualis der Säuger mit dem ductus Bartholinianus, die hintere der hintern Partie mit dem ductus Rivini homolog setzt, nicht ganz beistimmen kann, werde ich bei den Säugethieren erörtern.

Sind nun die Unterzungendrüsen der Reptilien in der That völlig neue Bildungen, oder sind sie vielleicht nur — eine Frage, die bereits LEYDIG aufwirft — durch Herabrücken von der Zunge auf den Mundhöhlenboden aus den Zungendrüsen der Amphibien entstanden und demnach einem Theile der letzteren homolog? Erwägen wir, dass die Zunge durch eine Erhebung und Ablösung der Muskulatur des Mundhöhlenbodens entstanden ist, dass diese Erhebung auch die ihr aufliegende Schleimhaut mit den in ihr auftretenden Gebilden in die Höhe zieht, und dass schließlich die Zunge der Amphibien fast die ganze Breite des Mundhöhlenbodens einnimmt, die aller höheren Thiere indess nur den mittleren Abschnitt betrifft, so hat die LEYDIG'sche Auffassung nichts Befremdendes. Für dieselbe spricht auch der oben erwähnte Umstand, dass bei denjenigen Sauriern, die einen Reichthum an Zungendrüsen besitzen, die Unterzungendrüsen in ihrer Ausbildung zurückblieben, bei denen hingegen, deren Zungendrüsen nur gering entwickelt sind, die glandulae sublinguales bedeutende Entfaltung erreichen. Meiner Ansicht nach sind demnach die beiden genannten Drüsengruppen als morphologisch völlig gleichwerthig zu betrachten.

Wie verhält es sich nun mit der Giftdrüse der Giftschlangen? Stellt dieselbe eine besondere, bei den übrigen Reptilien noch nicht angelegte Drüse dar? Ist sie, wie LEYDIG es will, der von ihm entdeckten gelblichen Partie der Oberlippendrüse der Ringelnatter homolog? Sind beide vielleicht den die Oberlippendrüse bildenden kleinen Drüschchen gleich zu setzen? Physiologisch wenigstens scheint mir eine solche Gleichwerthigkeit in gewisser Hinsicht, wenn wir von den specifischen Eigenschaften des Sekretes der Giftdrüse ab-

sehen, vorhanden zu sein. Denn wir sehen, dass da, wo die Giftdrüse stark entwickelt ist, die eigentliche Oberlippendrüse eine geringere Entfaltung zeigt, wie z. B. bei *Vipera berus*, ja sogar fehlen kann, wie bei *Trigonocephalus*, dass also die eine für die andere stellvertretend eintreten kann. MECKEL glaubt freilich, aus dem gleichzeitigen Auftreten beider Drüsen bei einzelnen Schlangen den Schluss ziehen zu müssen, dass beide Drüsen völlig verschiedene Gebilde seien. Er sagt: »Der Umstand, dass bei mehreren Giftschlangen die Lippendrüse ganz oder so gut als ganz fehlt, könnte zu der Annahme leiten, dass die Giftdrüsen Modifikationen von diesen seien, allein auch diese Ansicht wird durch die gleichzeitige Anwesenheit beider in *Naja* und *Vipera berus* widerlegt. Man kann daher nur sagen, dass sich die Giftdrüse auf Kosten der übrigen Lippendrüsen entwickelt, weil die Funktion von diesen reichlich durch sie ersetzt wird. Sie ist in der That eine eigene, den übrigen, nicht giftigen Ophidiern fehlende Drüse.« — Die Entscheidung dieser Frage kann meiner Ansicht nach nur durch die Entwicklungsgeschichte gegeben werden. — LEYDIG homologisirt die Giftdrüse der hintern Oberlippendrüse von *Tropidonotus natrix*, und der Ansicht dieses hochverdienten Forschers möchte auch ich aus folgenden Gründen beitreten. Zunächst stellt diese gelbliche Partie, wie die Giftdrüse, eine von der übrigen Oberlippendrüse völlig gesonderte, schon durch ihre Farbe verschiedene Drüse mit einem eigenen, starken Ausführungsgange dar. Dieser zieht bei beiden schräg nach vorn und unten, unterhalb des untern Augenhöhlenrandes, sich an die Innenseite der eigentlichen Lippendrüse haltend, zu einem der hinteren Backenzähne. um freilich bei dem einen in der den Giftzahn umgebenden Schleimhautscheidung, bei dem andern sich neben dem Zahne zu öffnen. Beide Drüsen stimmen ferner in ihrer Lage nach außen und hinten von der HARDER'schen Drüse, so wie in ihrer Beziehung zu dem oben erwähnten Ligamentum zygomaticum, das sich an ihrer Innenseite festheftet, überein. Nicht unwichtig erscheint mir weiter die Art des Epithels. Mikroskopische Schnitte durch beide Drüsen gewähren freilich auf den ersten Blick ganz verschieden aussehende Bilder, da ja die Giftdrüse einen exquisit röhrenförmigen, die hintere Oberlippendrüse der Ringelnatter einen rein acinösen Bau zeigt; auch ist ja die Form des Epithels etwas verschieden. Indess eine charakteristische Eigenthümlichkeit beider ist der dunkle, stark granulirte Inhalt der Epithelien, der beide Drüsen dem Typus der serösen Drüsen einreihet. — Auch darauf möchte ich noch hinweisen,

dass bei den sog. suspekten Schlangen auch eine besondere, noch deutlicher, als bei *Tropidonotus*, gesonderte Drüse vorkommt, die einen Übergang zwischen dieser und der Giftdrüse der Giftschlangen darstellen möchte.

Um ein sicheres Urtheil über diese Fragen zu gewinnen, glaubte ich die Entwicklungsgeschichte der Mundhöhlendrüsen zu Rathe ziehen zu müssen; die Resultate, die sich mir aus diesen Untersuchungen ergeben haben, will ich mich bemühen, im Folgenden mitzutheilen.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir fast ausschließlich Embryonen der verschiedensten Entwicklungsstadien von *Tropidonotus natrix*, die ich der Güte des Herrn Dr. BORN verdanke. Von Kreuzottern standen mir leider nur einige Embryonen desselben Entwicklungsgrades zu Gebote, und zwar solche, die dem Ausschlüpfen schon nahe waren. — Um mir eine ungefähre Anschauung über das Entwicklungsstadium der zu untersuchenden Exemplare zu verschaffen, maß ich stets Kopf- und Körperlänge derselben. Dabei stellte es sich indess bald heraus, dass die Verhältnisse dieser Größen äußerst schwankende sind, dass manche Embryonen von ziemlich bedeutender Körperlänge einen kleinen Kopf und manche bei geringerer einen größeren Kopf haben; auch zeigte sich, dass die differentielle Entwicklung der einzelnen Organe durchaus nicht genau den Längenverhältnissen entsprechen, wie dies schon RATHKE bemerkt, sondern dass dieselbe bei einzelnen schon weiter gediehen war, als bei andern, hinter denen sie bezüglich der Länge ihres Kopfes resp. Körpers zurückstanden. Es können uns also diese Messungen nur einen ungefähren Anhalt für den Grad der Entwicklung geben, den wir aber aus Mangel eines bessern benutzen müssen. Die Embryonen wurden erst in Alkohol gehärtet, die älteren dann durch 24stündiges Liegen in einer 1—2procentigen Salpetersäure entkalkt, und dann im Ganzen in Pikrokarmen gefärbt. Mit dieser Färbeflüssigkeit, der ich einige Tropfen einer 20procentigen, ammoniakalischen Karminlösung beisetzte, erzielte ich die schönsten, distinktesten Färbungen, und trotz mehrerer Versuche mit andern Anilinfarben kehrte ich doch immer wieder zu dieser Färbemethode zurück. Nach Entziehung des überflüssigen Farbstoffes wurden die Präparate nochmals in Alkohol gehärtet, für einige Zeit in Bergamottöl gelegt, dann in einer Mischung von Walrath und Ricinusöl eingebettet und mit dem Mikrotom in feine, meist $\frac{1}{50}$ mm dicke Frontalschnitte

zerlegt. Ich lasse die Beschreibung der Entwicklung der einzelnen Drüsen folgen.

Auffallend ist es, wie relativ spät sich die Mundhöhlendrüsen im Verhältnis zu andern Organen ausbilden. Erst lange nach Entwicklung des JAKOBSON'schen Organes, nach Ausbildung des Thrännenasenganges, nach Beginn der Zahnanlage sehen wir die erste Andeutung einer Drüsenentwicklung: Ich fand dieselbe zuerst bei einem Embryo von 6,2 mm Kopf- und 6,4 cm Gesamtlänge. Auf durch den Unterkiefer desselben gelegten Frontalschnitten sieht man an beiden Seiten sich das Epithel tief, senkrecht, leistenartig einsenken, welche Zellsprossung sich kontinuierlich von vorn nach hinten bis zur Lippenkommissur verfolgen lässt; in ihrem Grunde machen sich, durch Intervalle getrennt, kleine papillenförmige Zellwucherungen geltend, welche meist von innen her gegen jene Leiste vordringen und von ihr kappenartig überdacht werden. Es stellen diese Gebilde die Zahnanlage dar, und man kann daher die leistenartige Wucherung des Epithels als Zahnleiste, die Papillen als Zahnpapillen bezeichnen. An der Außenseite der Zahnleiste senkt sich nun das Epithel, theils unmittelbar da, wo sie an die Oberfläche stößt, theils etwas nach außen davon in verschiedenen Zwischenräumen grubenförmig ein. Auf Frontalschnitten stellen sich diese Grübchen als kleine, durch einige Schnitte verfolgbare Konkavitäten dar, die erst seicht, dann tiefer und tiefer und wieder flacher werden, um dann zu verschwinden und nach einigen Schnitten von neuen, eben solchen gefolgt zu werden. Diese Epitheleinsenkungen bilden die erste Anlage der Unterlippendrüsen. Am Oberkiefer fehlen dieselben in diesem Stadium noch, obwohl Zahnleiste und Zahnpapillen schon vorhanden sind. Sie zeigten sich erst bei einem Embryo von 6,3 mm Kopf- und 6,5 cm Körperlänge, und zwar begannen sie hier vorn dicht neben dem Eizahne und reichten, immer an der Außenseite der Zahnleiste, nach hinten bis zur Kommissur; doch scheinen mir die Zwischenräume, in denen sich die einzelnen Drüsenanlagen folgten, etwas größer zu sein, wie an der Unterlippe. Von einer Differenzirung einer Schnauzendrüse oder einer besonderen hintern, der spätern gelblichen Partie entsprechenden Drüse, war eben so wenig die Rede, als von einem Vorhandensein der Unterzungendrüsen. Letztere fand ich in ihrer ersten Anlage bei einem Embryo von 6,5 mm Kopf- und 7 cm Körperlänge. Es zeigt sich hier im vordersten Theile des Unterkiefers in der Median-

linie eine flache Erhebung, die zu beiden Seiten von etwas höheren länglichen Wülsten begleitet wird (Fig. 9). Auf der innern Seite letzterer senkt sich in einer von vorn nach hinten gehenden Linie an auf beiden Seiten genau symmetrischen Stellen das Epithel mehrmals grubenförmig ein, in ähnlicher Weise, wie wir es von den Lippendrüsenanlagen geschildert haben. Der letzten Einstülpung folgt dicht die Vereinigung des Zungenkörpers mit dem Boden der Mundhöhle; ein Unterschied zwischen den vordern und hintern Einstülpungen ist absolut nicht wahrzunehmen. Diese Einstülpungen sind die ersten Anlagen der spätern vordern und hintern Unterzungendrüsen. — Ein im Verhältnis zu den übrigen Anlagen der Oberlippendrüse tieferes Eindringen der vordersten, neben dem Eizahne gelegenen Epitheleinsenkung kennzeichnet schon in diesem Stadium die sich später aus ihr entwickelnde Schnauzendrüse. Gleichzeitig gewinnt auch eine der hintersten Drüsenanlagen, und zwar — was ich ausdrücklich hervorheben muss — immer eine solche, die sich in die Zahnleiste einsenkt, an Ausdehnung; sie entspricht der spätern hintern Oberlippendrüse.

Im weitem Verlauf der Entwicklung nehmen die Drüsenanlagen bald an Zahl und Entfaltung zu, dringen zapfenförmig in die Tiefe und senden hier und da Nebenzweige ab, die an ihrer Spitze eine kleine, kolbige, knospenförmige Auftreibung tragen. Auch macht sich bald eine Trennung einer vordern von einer hintern Unterzungendrüse geltend. Indem nämlich jene seitlichen Wülste in ihrem vordern Theile höher werden, werden die vordersten Drüsenanlagen mit heraufgezogen und wuchern in diese wulstartigen Erhabenheiten hinein, während die hintern mehr in die, zwischen den seitlichen und dem medianen Wulst gebildete Bucht herabrücken und sich in schräger Richtung nach unten und innen weiter entwickeln, worin schon eine Andeutung zu der späteren Verschmelzung in eine Drüse sich bemerkbar macht. — Es würde zu weit und zu Wiederholungen führen, wollte ich die geringen Veränderungen, welche die Drüsen in jedem weiteren Stadium erfahren, näher ins Einzelne schildern. Ich wende mich daher bald zur Besprechung einer schon ziemlich weiten Entwicklungsstufe, welche ich bei einem Embryo von 8 mm Kopf- und 9,5 cm Gesamtlänge fand.

Beginnen wir mit den Unterlippendrüsen, da diese die einfachsten Verhältnisse zeigen. Die Drüsenanlagen umgeben halbkreisförmig den hier schon größtentheils mit Deckknochen belegten Unterkieferknorpel, indem sich jetzt auch in dem vordersten Theile

Drütschen vor dem Kieferwinkel finden, die sich schräg nach unten und hinten in die Tiefe senken. Die seitwärts vom Unterkiefer gelegenen Anlagen sind etwas weiter entwickelt, nach hinten und außen gewendet, und senden mehrere, sich wieder traubenförmig verzweigende Nebenästchen ab. Die Gänge münden in ihrer Mehrzahl mit der Zahnleiste zusammen, in welche die, jetzt auch schon weit entwickelten und eine deutliche Struktur zeigenden spitzen Zähne hineinragen, wenn sie auch ihre Mündungsstelle in die Mundhöhle noch nicht erreichen. Von einem, die Drüsengänge, wie die ihnen aufsitzenden, noch knospenförmigen Acini auskleidenden, besonders differenzirten Epithel ist noch keine Rede; dieselben Zellen, welche sich bei der ersten Anlage zeigten, erfüllen auch jetzt noch die Gänge; eben so wenig lassen dieselben ein Lumen erkennen; sie stellen eben nur Zellwucherungen dar, die von der die Mundhöhle bedeckenden, obersten Zellschicht aus in die Tiefe dringen. Die Sonderung der vordern von der hintern Unterzungendrüse hat sich jetzt völlig vollzogen. Sehen wir zu, wie sie sich uns an Querschnitten darstellt. Die Drüsenanlagen der vordern münden auf dem oben erwähnten seitlichen Wulst, der auf einem Querschnitt papillenförmig, das Niveau des übrigen Bodens der Mundhöhle überragend, erscheint. Jeder folgende Gang liegt nach innen und wenig nach hinten von dem vorhergehenden; da nun die Gänge gleichzeitig etwas schräg nach hinten gerichtet sind, so treten auf einem Querschnitt bald mehrere zu Tage (Fig. 10). Die Gänge dringen, sämmtlich etwas bogenförmig, nach innen konvex gekrümmt, in das den Wulst bildende Gewebe ein und verzweigen sich erst hier derartig, dass die Verästelungen der einzelnen Schläuche eine einzige, nicht in einzelne Drütschen auflösbare Masse bilden. Die hintere Unterzungendrüse stellt schon auf dieser Stufe ein unpaares Gebilde dar, indem die, im Vergleich mit denen der vordern kurzen, wie gesagt, nach innen gerichteten, zahlreichen Ausführungsgänge sich bald stark verästeln und die Zweigchen beider Seiten sich unter einander innig verbinden, natürlich ohne sich in einander zu öffnen. Zu beiden Seiten der Drüse erhebt sich die Schleimhaut faltenförmig; eine Verbindung beider Falten über ihr zu einer Zungenscheide findet freilich in diesem Stadium noch nicht statt. Von dem Epithel beider Drüsen gilt dasselbe, wie von dem der Lippendrüsen. — Das Verhalten der Oberlippendrüsenanlage gleicht völlig dem der Unterlippendrüsen, wesshalb ich, um Wiederholungen zu vermeiden, ihre Schilderung unterlasse. — Unser Hauptinteresse wird durch die

Schnauzendrüse und die hintere Oberlippendrüse in Anspruch genommen. Erstere hatte sich, wie gezeigt, schon frühzeitig durch ein rascheres Wachstum der ihr entsprechenden, vordersten, neben dem Eizahn befindlichen Drüsenanlage kenntlich gemacht. In dem uns augenblicklich beschäftigenden Stadium hat sie bereits eine bedeutende Entwicklung gewonnen und dehnt sich, sich baumförmig verzweigend, in dem vor der vordern knorpligen Nasenwand befindlichen Raume weit nach oben hin aus. Auf Querschnitten kann man einen Hauptstamm unterscheiden, der, nach außen konvex gekrümmt, sich zur Seite des Eizahnes nach oben, wenig nach vorn und in seinem obersten Theile nach innen wendet und nach allen Seiten hin Nebenzweige sendet, die sich wieder von Neuem verästeln (Fig. 11). Die traubchenartigen Verzweigungen beider Seiten nähern sich oben der Medianlinie, doch sind sie noch völlig von einander gesondert. Der Ausführungsgang mündet neben dem Eizahne. Interessant ist es vielleicht, dass die Wurzel dieses in ähnlicher Weise gefaltet ist, wie wir dies bei den Furchenzähnen der suspekten Schlangen in ihrer ganzen Ausdehnung wahrnehmen. Unmittelbar hinter seiner Mündung kommt ein Zahn zum Vorschein, sich in die Zahnleiste hinein entwickelnd, woraus auch hervorgeht, dass sich die Schnauzendrüse zur Zahnleiste in gleicher Weise verhält, wie die übrigen Oberlippendrüsenanlagen. — Schließlich hätten wir noch das Verhalten der hintern Oberlippendrüse in Betracht zu ziehen. Die Zahnleiste weicht in ihrem hintern Theile etwas nach innen ab und entfernt sich somit von der äußern Haut. Dadurch ist der Ausführungsgang dieser in diesem Stadium schon weit entwickelten Drüse, da dieselbe dicht unter der Haut liegt, gezwungen, sich fast horizontal in schräger Richtung nach innen zu wenden, um sich in die Zahnleiste an ihrer Mündungsstelle zu öffnen (Fig. 12). Er liegt unter der unter dem Auge liegenden Spange des Oberkiefers und beginnt etwas nach hinten bald kleine Seitenästchen abzusenden; die traubigen Verzweigungen reichen schon hier bis hinter das Auge.

Ehe wir nun dazu gehen, die aus dem Geschilderten sich ergebenden Folgerungen zu ziehen, möchte ich noch die Verhältnisse, die der von mir untersuchte, leider schon weit entwickelte Embryo von *Vipera berus* zeigte, einer kurzen Betrachtung unterwerfen, wenigstens in Bezug auf die Giftdrüse. Letztere ist hinter dem Auge gelagert, bereits an der Stelle, die sie beim ausgebildeten Thiere einnimmt, und sendet einen kräftigen, mit starker bindegewebiger

Wandung versehenen Ausführungsgang ab, der unter dem Oberkiefer oberhalb der eigentlichen Lippendrüschen nach vorn zieht. Um die Art seiner Ausmündung verständlich zu machen, möchte ich an die spätere Richtung des Giftzahnes erinnern. Bekanntlich ist derselbe mit seiner Spitze hakenförmig nach hinten gekrümmt, während seine Wurzel nach vorn sieht. Dadurch wird natürlich auch die Richtung des Endstückes des in seine Scheide mündenden Drüsenausführungsganges nach hinten und unten bedingt. Es zieht demnach der Gang von der Drüse an unter der Haut nach vorn, wendet sich dann nach innen und biegt nun nach hinten um. Man sieht daher auf Frontalschnitten zuerst die Umbiegungsstelle als spaltförmiges Lumen, das sich auf weiter nach hinten gelegenen Schnitten in zwei mehr kreisförmige Lumina spaltet, von denen das äußere dem centralen, der Drüse zugehörigen, das innere dem peripheren, dem Giftzahne zukommenden Theile des Ausführungsganges entspricht. Da den Kreuzottern in dem vordern Theile des Oberkiefers die Zähne fehlen, so beginnt die Zahnleiste erst unter dem Auge, und zwar stellt sie eine von vorn nach hinten ziehende Epitheleinstülpung dar, die sich nach oben in zwei Fortsätze, gewissermaßen sekundäre Zahnleisten theilt. Diese fassen einen Raum zwischen sich, in dem die Zahnanlagen liegen, die sich in diese Fortsätze hinein entwickeln. Auf dem Querschnitt erscheint diese Leiste daher in der Form eines Y. Diese sekundären Leisten setzen sich nun eine Strecke weit nach vorn fort, und in die äußere derselben mündet der Ausführungsgang der Giftdrüse (Fig. 13 α — ζ). — In der Wand des seitlichen centralen Stückes des Ausführungsganges machen sich schon in diesem Entwicklungsgrade zahlreiche kleine Drüsenanlagen bemerklich. — Die übrigen Drüsenanlagen gleichen im Wesentlichen denen von *Tropidonotus*; nur hat sich bei dem fast reifen Embryo von *Vipera berus* bereits eine Lippe abgesondert, in der die Lippendrüschen liegen.

Resumiren wir kurz die sich aus der Entwicklung ergebenden Resultate, so sind:

- 1) die graue und gelbliche Partie der Oberlippendrüse, wie die Schnauzendrüse von *Tropidonotus natrix* in ihrer ersten Anlage völlig gleich, sowohl was Art, wie Ort derselben im Verhältnis zur Zahnleiste betrifft; erst später sondern sich die hintere Oberlippen- und die Schnauzendrüse durch rascheres Wachsthum ab, sind also in der That nur stark entwickelte Oberlippendrüschen.

2) sahen wir, dass die ersten Anlagen beider Unterzungendrüsen gänzlich übereinstimmten, dass die hintere, wie erwartet, paarig angelegt wird, erst im Verlaufe der Entwicklung eine Verschmelzung der Drüsen beider Seiten, und eine Trennung der vordern von der hintern Gruppe eintritt; wir sind somit berechtigt, die Unterzungendrüsen der Ophidier, wie dies früher geschehen, denen der Saurier zu homologisiren.

3) glaube ich auch, ohne Weiteres die hintere Oberlippendrüse der Ringelnatter der Giftdrüse der Kreuzotter gleich setzen zu dürfen. Denn so verschieden auch das Verhalten der Ausführungsgänge beider Drüsen auf den ersten Blick erscheinen mag, so gleichen sich doch beide darin, dass sie in die Zahnleiste an der Außenseite des Zahnes einmünden. Der einzige Unterschied ist der, dass der Gang bei der Ringelnatter in die primäre, der der Giftdrüse in einen Fortsatz derselben, eine sekundäre Leiste mündet, ist also mehr ein quantitativer, als ein qualitativer. Demgemäß kann ich natürlich auch die Giftdrüse nur als eine mächtig entwickelte, modificirte Oberlippendrüse in Anspruch nehmen.

Die Mundhöhlendrüsen der Chelonier und Krokodilinen zu untersuchen hatte ich leider keine Gelegenheit.

Vögel.

An die Spitze dieses Abschnittes möchte ich folgende Worte MILNE EDWARDS' stellen, welche noch heut in fast gleicher Weise zu Recht bestehen, wie damals: Il existe beaucoup de confusion dans les descriptions brèves qui ont été données de l'appareil glandulaire chez les oiseaux, et l'on est loin d'être d'accord sur la détermination de plusieurs de ses parties. Ainsi, la plupart des anatomistes appellent glandes sous-maxillaires les organes que d'autres considèrent comme des glandes sublinguales; et les glandes linguales sont parfois désignées sous le nom de glandes sublinguales, etc. On ne possède aussi de bonnes figures de ces organes que pour un très petit nombre d'espèces¹. Ja nicht nur in der Benennung der einzelnen Drüsenabschnitte herrscht eine große Verwirrung, sondern

¹ MILNE EDWARDS, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, T. VI. p. 229.

auch in den Angaben über ihr Vorkommen in den verschiedenen Vogelklassen, eine Folge des fast völligen Mangels neuerer Forschungen über diesen Gegenstand. Nach MECKEL, auf dessen ausgedehnten Untersuchungen hierüber wir noch immer fußen, sind die Speicheldrüsen der Vögel sehr allgemein vorhanden, doch meist nur, mit Ausnahme der Hühner- und Klettervögel, gering entwickelt. CUVIER kannte bei den meisten Vögeln nur Drüsen unter der Zunge und hielt die übrigen, wie auch TIEDEMANN, für ungewöhnlich und nur einzelnen Ordnungen zukommend. MECKEL unterscheidet vier Hauptdrüsen, resp. Drüsengruppen: 1) »Die Zungendrüse liegt längs der Seitenfläche der Zunge fast in ihrer ganzen Länge und besteht aus einer einfachen Reihe senkrechter, länglicher, einfacher, dichtgedrängter, dickwandiger blinder Säcke, die sich unmittelbar in die Mundhöhle öffnen.« Man sieht ihre Mündungsstellen schon mit bloßem Auge sehr gut z. B. bei der Gans, bei der sie, in regelmäßigen Abständen von einander, in einer an der etwas nach unten sehenden Seitenfläche der Zunge von vorn nach hinten verlaufenden geraden Linie angeordnet sind. 2) Sehr konstant findet sich sodann dicht hinter dem vordern Unterkieferwinkel oder an der Vereinigungsstelle beider Seitenäste dicht unter der Haut ein vorderes längliches Drüsenpaar, das gewöhnlich fester, röthlicher, aus mehr vereinigten Lappen gebildet ist und sich durch eine geringere Zahl von Mündungen vor der Zunge in oder dicht neben der Mittellinie in die Mundhöhle öffnet. 3) Weniger konstant ist das dritte Drüsenpaar, das, kleiner wie das vorige, hinter demselben und tiefer liegt, vor dem vordern Abschnitt des Seitenhorns des Zungenbeins. Es mündet entweder mit mehreren Gängen sogleich nach innen, z. B. bei der Gans, oder mit einem einzigen langen, dünnen Gang, der unter der Zunge wegläuft hinter der vorigen Drüse vor der Zunge, so bei Fulica, Larus, Gallus. Beide Drüsen zusammen vergleicht MECKEL der Unterkieferdrüse der Säugethiere. 4) Meist sehr gering entwickelt, obwohl ziemlich allgemein vorhanden, ist schließlich die vierte, dicht unter der Haut des Mundwinkels gelegene Drüse. Sie ist klein, von rundlicher oder eckiger Gestalt, nur bei einzelnen Klassen mehr in die Länge gezogen, und ist in die Hautschleimhautfalte, welche, eine Art Backe bildend, Ober- und Unterkiefer mit einander verbindet, eingebettet, in mehr oder weniger Fett eingehüllt, unterhalb des os jugulare. Sie ist von körnigem Gefüge und mündet durch eine oder mehrere Öffnungen in den Mundwinkel, wird daher auch als Mundwinkeldrüse bezeichnet. — Ferner werden allgemein noch

Gaumendrüsen erwähnt, doch finde ich nirgends genauere Angaben über ihre Anordnung.

Überhaupt vermisst man neuere specielle Forschungen über das Vorkommen der Mundhöhlendrüsen in den verschiedenen Vogelklassen sehr, und sorgfältige Untersuchungen hierüber würden eine große Lücke ausfüllen. Solche anzustellen hätte die Grenzen der mir gestellten Aufgabe weit überschritten. — Für meine Zwecke, die morphologischen Beziehungen der Mundhöhlendrüsen der Vertebraten unter einander festzustellen, studirte ich, neben der Untersuchung der Drüsen einiger leicht zu erhaltender Vögel, wie der Gans, Huhn, Taube, und sorgfältiger Benutzung der vorhandenen Litteratur vorzüglich die Entwicklungsgeschichte der Drüsen, und benutzte als Untersuchungsobject das so beliebte, weil am leichtesten zu erlangende Hühnchen. In der That halte ich meine Ergebnisse für meinen Zweck ausreichend, und glaube auch, auf Grund derselben einige Klarheit in die Eintheilung und Benennung der Drüsen bringen zu können. Ehe ich indess hierzu übergehe, will ich kurz noch die speciellen Angaben MECKEL'S, auf dessen Untersuchungen wir auch noch bei den Säugethieren werden rekurriren müssen anführen.

Bei den Gänsevögeln sind die Speicheldrüsen im Allgemeinen nur schwach entwickelt, ja bei einigen, z. B. bei *Sula alba*, *Carbo arcticus* und *stellaris* ließen sie sich nicht mit Bestimmtheit nachweisen. Anderen fehlten nur einzelne Drüsen, so z. B. *Procellaria* die vordere Unterkieferdrüse, während die hintere, sich weit hinten öffnende Drüse nur von mäßiger Größe ist. *Uria* ließ auch noch die Zungendrüsen vermissen. Gleichfalls fehlt die vordere Unterkieferdrüse bei *Larus* und *Lestris*, während die hintere sich hier im Gegensatz zu *Procellaria* weit vorn durch einen langen Gang in die Mundhöhle öffnet. — Sämmtliche Drüsenpaare besitzen *Anser* und *Anas*, ja es erreichen bei ihnen die Zungendrüsen eine ganz bedeutende Entwicklung und bilden außer dem Zungenknorpel und Fett fast die ganze Masse der Zunge. — Hingegen fehlen die Zungendrüsen bei *Mormon fratercula*. — Die Mundwinkeldrüse ist fast allen Gänsevögeln eigenthümlich, allerdings meist nur von geringer Größe; ziemlich ansehnlich ist sie indess bei *Mormon fratercula*.

Bei den Sumpfvögeln sind die Speicheldrüsen am wenigsten ausgebildet, fehlen dem Flamingo wahrscheinlich ganz. Während

TIEDEMANN¹ den Sumpfvögeln eine hintere Unterkieferdrüse und ein nach hinten unter der Gaumenschleimhaut gelegenes Drüsenpaar, dessen Ausführungsgänge sich auch hier öffnen, zuschreibt, vermisste MECKEL erstere bei *Ardea* völlig und konnte ihr Vorkommen auch bei *Ciconia* nicht mit Sicherheit nachweisen; beide entbehren jedenfalls einer vordern Unterkieferdrüse. Auch die Zungendrüsen fehlen bei *Ciconia* und sind bei *Ardea* nur schwach entwickelt; letzterer geht auch die bei *Ciconia* vorhandene längliche Mundwinkeldrüse ab. Bei *Grus* und *Fulica* sind sämtliche Drüsenpaare, vielleicht mit Ausnahme der Zungendrüsen vorhanden und von nicht unbeträchtlicher Größe.

Bei den Trappen findet sich eine einzige, ansehnliche, aus länglichen, nicht dichtstehenden, vielen Blindsäcken gebildete Unterkieferdrüse, außerdem nur eine kleine Oberkieferdrüse. Beim Strauß sind dagegen die Zungendrüsen verhältnismäßig ansehnlich und bilden fast ganz dieses Organ.

Die Hühnervogel zeichnen sich durch ziemliche Vollständigkeit des Speicheldrüsenapparates aus. Es ist die aus vielen, dicht an einander liegenden, weiten Gängen bestehende, sich durch mehrere Mündungen in die Mundhöhle öffnende vordere Unterkieferdrüse im Allgemeinen kräftig entwickelt; die hintere ist kleiner und auch die Mundwinkeldrüse ist, mit Ausnahme der Taube, nur wenig ausgebildet. Bei letzterer ist sie indess sehr ansehnlich, von länglicher Form, nimmt fast den ganzen Raum zwischen dem Mundwinkel und dem Gehörgange ein und mündet mit einem einzigen Ausführungsgange in den Mundwinkel. — Die Zungendrüsen sind allgemein schwach.

Eine ganz auffallende Mächtigkeit erlangen die Speicheldrüsen, namentlich die Unterkieferdrüsen in der Klasse der Klettervögel, vorzüglich bei den Spechtarten. Speziell bei *Picus viridis* ist die hintere Unterkieferdrüse besonders stark entwickelt und reicht über den Unterkieferwinkel weg bis hoch oben zum Hinterhaupte. Es lassen sich bei den erwachsenen Spechten die vordere und hintere Unterkieferdrüse schon durch ihre Farbe und ganze Beschaffenheit unterscheiden, indem erstere roth und weich ist und eine dünne Flüssigkeit absondert, letztere weiß und hart ist und ein klebriges Sekret liefert. Ihre Ausführungsgänge öffnen sich unten vor der Zunge in die Mundhöhle. Außerdem finden sich noch am Boden der-

¹ TIEDEMANN, Anatomie und Naturgesch. d. Vögel I. 397, 398.

selben mehrere einzelne, längliche, blinde Säcke von ihnen getrennt. — Die Mundwinkeldrüse der Spechte ist aber außerordentlich klein und die Zungendrüsen scheinen ganz zu fehlen. — Gerade letztere sind dagegen beim Papagei, dem die übrigen Drüsen abgehen, bedeutend entwickelt. — Cuculus besitzt auf jeder Seite eine breite, sich durch einen langen Gang öffnende Unterkieferdrüse und eine kleine Zungendrüse.

Die Speicheldrüsen der Singvögel sind nur schwach entwickelt. Zungen- und die vordere Unterkieferdrüse waren bei *Turdus*, *Oriolus*, *Sturnus* nicht aufzufinden, die hintere hingegen war vorhanden. Sehr groß ist bei *Turdus* und *Sturnus* die Mundwinkeldrüse. Dasselbe gilt auch von *Corvus* und *Garrulus*, bei denen sie, von länglicher Form, nach dem Gehörgang zu ausgezogen, mit einem eignen langen Ausführungsgange versehen ist. Die Unterkieferdrüsen sind bei den Rabenarten zu einer sehr großen Drüse verschmolzen, die aus vielen, langen, wenig vereinigten Blinddärmen besteht, die sich hinter dem Unterkieferwinkel in die Mundhöhle öffnen. Die Zungendrüsen sind klein. Bei *Sturnus* ist die Unterkieferdrüse ein langer, weiter, einfacher, blinder Darm. *Upupa* hat nur ein ziemlich ansehnliches, längliches Unterzungendrüsenpaar, eine starke Mundwinkeldrüse, keine Zungendrüsen. Bei *Cypselus*, welchem die letzteren, so wie auch die Mundwinkeldrüse fehlen, bilden die vordere und hintere Unterkieferdrüse große blinde Säcke, die, zu einer sehr großen Masse vereinigt, den ganzen Raum zwischen Zungenbein und Unterkiefer ausfüllt. *Caprimulgus* scheint nur die Mundwinkeldrüse zu besitzen, und *Alcedo* lässt außer ihr nur noch die hintere Unterkieferdrüse, beide schwach entwickelt, wahrnehmen.

Die Speicheldrüsen der Raubvögel sind klein. Den Tagraubvögeln fehlen die hintern Unterkieferdrüsen, und bei den Nachtraubvögeln war auch die Mundwinkeldrüse nicht zu entdecken.

Eine Übersicht über diese Angaben MECKEL's macht es wahrscheinlich, dass sie in mehreren Punkten Ungenauigkeiten enthalten. Denn es ist kaum anzunehmen, dass in der That einzelne Vögel gänzlich der Speicheldrüsen ermangelten, andere eine nur so geringe Zahl derselben besäßen; vielmehr ist zu vermuthen, dass die Drüsen, sei es wegen ihrer Kleinheit, sei es wegen etwas versteckter Lagerung der Aufmerksamkeit des Forschers entgangen seien. Nichtsdestoweniger kann man Folgendes wohl als sicher festgestellt ansehen: Zunächst finden sich in der Klasse der Vögel Zungendrüsen, welche, bei einzelnen fast die ganze Zungenmasse ausmachend, auf

beiden Seitenflächen der Zunge ausmünden. Sodann ist am Mundhöhlenboden ein Komplex zahlreicher Drüsen konstant vorhanden, welche, bald in einer, bald in zwei Gruppen angeordnet, zu beiden Seiten der Zungenbasis sich öffnen. In einigen Fällen münden mehrere Drüsenträubchen zusammen in einen mehr oder weniger langen Gang, der entweder weit vorn, oder unmittelbar vor der Zunge mündet. Schließlich kann man noch ein Drüsenpaar unterscheiden, das für sich mit je einem Gange in den Mundwinkel ausmündet. Ob außer dieser Drüse noch andere zur Bildung eines Drüsenkomplexes am Mundwinkel beitragen, möchte ich noch dahingestellt sein lassen.

Suchen wir nach Homologien für die Mundhöhlendrüsen der Vögel in den schon betrachteten Thierklassen, so haben wir zunächst die Saurier zum Vergleich heranzuziehen, da wir ja — wie aus zahlreichen vergleichend-anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen hervorgeht, — annehmen müssen, dass die Vögel sich aus einer den Sauriern nahe stehenden Thierklasse entwickelt haben. In der That hält es nicht schwer Vergleichungspunkte aufzufinden. Allerdings vermissen wir die bei einzelnen Sauriergruppen ziemlich mächtigen Lippendrüsen bei den Vögeln gänzlich, doch kann dies bei dem Mangel von Lippenbildungen nicht Wunder nehmen, um so weniger, als ja auch eine Anzahl Saurier wenigstens der Oberlippendrüsen völlig entbehren. — Hingegen ist das Vorkommen der am Mundhöhlenboden ausgebreiteten Drüschicht bei den Vögeln eben so konstant, wie das der Unterzungendrüsen der Saurier, und ihre oben beschriebene Anordnung im großen Ganzen so genau dieselbe, dass ich nicht anstehe, sie einander homolog zu setzen. Hiermit steht auch die bei einer Anzahl von Vogelarten bestehende Sonderung der in Rede stehenden Drüsen in zwei Gruppen nicht im Widerspruch, denn einmal ist diese Sonderung nicht allen Vögeln eigen, vielmehr sind sie bei vielen in eine Gruppe zusammengefasst, andererseits glaube ich bereits bei den Ophidiern, bei welchen ja eine ähnliche Theilung statt hat, genügend dargethan zu haben, dass eine solche für Beurtheilung der morphologischen Stellung bedeutungslos ist. Auch der Umstand, dass bei einzelnen Vögeln mehrere Drüsenträubchen mit einem einzigen längeren Ausführungsgange ausmünden, widerspricht dieser Deutung nicht, denn nicht die Mächtigkeit der Entfaltung einer Drüse — um eine solche handelt es sich ja nur in diesen Fällen — sondern nur der Ort ihrer Entwicklung, also ihrer Ausmündung, ist bei der

Aufstellung von Homologien von Belang. — Der Ansicht MECKEL's: »Diese beiden (vordere und hintere) Drüsen zusammen stellen wahrscheinlich wohl durch Lage und Bau die Unterkieferdrüse der Säugethiere dar, die hier nur wegen der Länge des Unterkiefers in zwei Hälften, eine vordere und eine hintere, zerfiel«, kann ich nicht beipflichten, denn die Unterkieferdrüse der Säuger entspricht, wie ich im folgenden Abschnitt zu zeigen gedenke, eben nur einer einzigen der zahlreichen am Mundhöhlenboden gelegenen Drüsen der niederen Thiere, nicht dem ganzen Drüsenkomplex. Daher möchte ich auch den von MECKEL und anderen für die bewussten Drüsen der Vögel gewählten Namen »Unterkieferdrüsen« nicht beibehalten, sondern sie mit dem der entsprechenden Gebilde der niederen Vertebraten »Unterzungendrüsen« bezeichnet wissen.

Nicht so ohne Weiteres können wir die Zungendrüsen der Vögel denen der Saurier identificiren. Denn während sie bei letzteren über die ganze Oberfläche der Zunge zerstreut ausmünden, öffnen sie sich bei ersteren, wie gesagt, nur an der etwas nach unten gewendeten Seitenfläche der Zunge. Doch finden wir ähnliche Gebilde, die dasselbe morphologisch wichtige Charakteristikum der seitlichen Ansmündung besitzen, auch bei vielen Sauriern, ich erinnere an die Chamäleonten, wie bei einer Anzahl von Urodelen, deren Zunge sich etwas höher über das Niveau des Mundhöhlenbodens erhebt. Nur diesem Theile der Zungendrüsen der Amphibien und Reptilien möchte ich die der Vögel gleichsetzen. Überhaupt halte ich aber eine so scharfe Unterscheidung zwischen Zungen- und Unterzungendrüsen in vergleichend-anatomischem Sinne nicht für gerechtfertigt. Erklärte ich bereits bei den Reptilien die Zungendrüsen nur für einen Theil der ursprünglich gleichmäßig über den Mundhöhlenboden verbreiteten Drüsenschicht, so ist nach meinem Urtheil das Verhalten dieser Drüsen bei den Vögeln ein weiterer Beleg für die Richtigkeit dieser Anschauung. Man sieht z. B. auf Querschnitten die Unterzungendrüsen fast unmerklich, möchte ich sagen, in die Zungendrüsen übergehen; nur dadurch, dass die Zunge in die Höhe gerückt ist, haben letztere eine schrägere Richtung angenommen. Mag man also auch systematisch-anatomisch beide Drüsengruppen mit verschiedenen Namen belegen, so erinnere man sich doch stets, dass sie vergleichend-anatomisch derselben ausgedehnten Drüsenschicht angehören.

Schwierig ist die Entscheidung bezüglich der morphologischen Stellung der Mundwinkeldrüse, da sich eine ähnliche Drüse bei kei-

nem der, wie wir annehmen müssen, direkten Stammeseltern der Vögel, weder bei den Amphibien, noch Sauriern nach unsern jetzigen Kenntnissen vorfindet. Hingegen ist uns ein ähnliches Gebilde bei einem Seitenzweige, den Ophidiern, in der hintern Oberlippendrüse der giftlosen, resp. der Giftdrüse der Giftschlangen begegnet, und es entsteht die Frage, ob vielleicht diese der Mundwinkeldrüse der Vögel gleich zu achten sei. Bei den Ophidiern suchte ich den Nachweis zu führen, dass die betreffende Drüse entwicklungsgeschichtlich nur eine stark entwickelte Lippendrüse darstellt. Sollte dieselbe also der Mundwinkeldrüse der Vögel homolog sein, so müsste auch letztere nur eine allein aus der Zahl der Lippendrüsen übrig gebliebene mächtig entfaltete Drüse sein. Sie mündet nun gerade im Mundwinkel aus, d. h. in dem Winkel, der von der Hautschleimhautfalte, die vom Ober- zum Unterkiefer sich ausspannt, beim Schließen des Mundes gebildet wird. Diese Falte aber der Backe der Säuger, also auch die in ihr liegenden Drüsen den Buccaldrüsen der letzteren gleichzusetzen, kann meiner Ansicht nach kein Bedenken vorliegen. Entsprechen nun aber die Buccaldrüsen, wie ich im folgenden Abschnitt zeigen werde, den hinteren Lippendrüsen der Reptilien, so dürfen wir auch mit einiger Wahrscheinlichkeit die Mundwinkeldrüse der Vögel als eine Art Lippendrüse ansprechen. Dass gerade sie allein von der großen Zahl der Lippendrüsen sich erhalten haben soll, kann nicht auffallen, da wir ja auch bei einzelnen Giftschlangen, z. B. bei *Trigonocephalus*, sämtliche Oberlippendrüsen bis auf die Giftdrüse verschwinden sehen. Unsere Auffassung wird um so wahrscheinlicher, falls sich die Angabe MECKEL's bestätigt, dass bei einzelnen Vogelarten mehrere gesonderte Drüsen im Mundwinkel ausmünden. Die Frage mit Bestimmtheit zu entscheiden, hält wegen der Verschiedenheit des knöchernen Schädels der Vögel und Ophidier schwer. Bei letzteren liegen die Lippen- resp. Giftdrüse nach außen von dem Oberkieferknochen; eine solche charakteristische Lagerungsbeziehung fehlt aber bei den Vögeln, da hier die *maxilla superior* bereits ziemlich weit vorn endet, hinten in der Gegend der Lippenkommissur durch eine Knochenspanne, das *os jugulare*, vertreten wird. Kann ich demnach die Homologie der Mundwinkeldrüse der Vögel mit der Giftdrüse der Ophidier zwar nicht direkt beweisen, so ist mir eine solche doch aus den angeführten Gründen sehr wahrscheinlich.

Sehen wir zu, ob die Entwicklungsgeschichte unsern Schlussfolgerungen einiges Recht giebt! Ich studirte die Entwicklung der

Mundhöhlendrüsen an Hühnerembryonen vom 6. bis 16. Bruttage; noch ältere Embryonen zu untersuchen, war für meine Zwecke unnöthig, da am 16. Tage nicht nur sämtliche Drüsen bereits angelegt, sondern schon ziemlich weit entwickelt sind. Die Behandlungsweise der Präparate war dieselbe, wie die bei den Ophidiern beschriebene. Da auch der Entwicklungsmodus der Drüsen der Vögel ganz dem der Ophidier gleicht, so kann ich mich hier sehr kurz fassen. Es entstehen die Drüsen durch Einsenkung des Schleimhautepithels in die Tiefe; die Zellsprossungen wuchern, verzweigen sich mehr oder weniger und erhalten dann ein Lumen.

Es beginnt die Drüsenentwicklung erst ziemlich spät. Bei Embryonen vom 6. und 7. Tage war noch keine Spur von ihnen zu sehen; erst am 8. Tage machten sich die ersten Anlagen bemerkbar in Form von kleinen Epithelwucherungen zu beiden Seiten der Zungenbasis, wie in dem Winkel oder, besser gesagt, bogenförmigen Ausschnitt, den die Zunge mit dem Mundhöhlenboden bildet. Erstere dringen fast senkrecht in die Tiefe, letztere sind mehr nach innen gerichtet, so dass man an vielen Stellen zweifelhaft sein kann, ob sie den Anlagen der Zungen- oder denen der Unterzungendrüsen zuzurechnen sind. Späterhin nehmen die Anlagen an Zahl und Größe zu, beginnen vorn bald hinter dem Unterkieferwinkel und zwar in ziemlich symmetrischer Anordnung zu beiden Seiten der Mittellinie und erstrecken sich nach hinten entlang der Zungenbasis. Schon früh erhalten sie dann ein Lumen und stellen ziemlich weite Gänge dar, die von ihrer Mündungsstelle sich zunächst fast direkt nach außen wenden, dann eine Strecke weit nach hinten umbiegen und nur wenige Seitenzweige absenden. Nur die dicht an der Zungenbasis stehenden Drüsen senken sich fast senkrecht oder etwas schräg nach innen ein, an die Zungendrüsenanlagen anstoßend. Letztere dringen mit der weiteren Erhebung der Zunge über den Mundhöhlenboden zu beiden Seiten des Zungenknorpels nach oben und breiten sich mit ihren Ausläufern dicht unter der Zungenoberfläche aus; auf letzterer selbst finden sich, abgesehen von dem hintersten, bereits dem Rachen angehörenden Theile, keine Drüsenanlagen. — Eine Sonderung in eine vordere und hintere Unterzungendrüse ist auch bei schon ziemlich vorgertückten Stadien nicht wahrzunehmen. Es ähneln die erhaltenen Bilder sehr denen, welche Querschnitte durch den Unterkiefer von Embryonen von *Anguis fragilis* darbieten, die früher ausführlicher zu beschreiben ich nicht für nöthig erachtete. Es steht somit die Entwicklungsgeschichte völlig

mit unsern obigen Auseinandersetzungen im Einklang, und bestätigt die Homologie der sog. Unterkieferdrüsen der Vögel mit den Unterzungendrüsen der Reptilien. — Weniger entscheidend ist sie für die Stellung der Mundwinkeldrüse, indem bereits ihre erste Anlage vom Mundwinkel ausgeht, bestehend in einer Epitheleinsenkung in die seitliche Mundhöhlenwand. Andere Drüsenanlagen, welche den Buccaldrüsen der Säuger entsprächen, konnte ich an den von mir untersuchten Embryonen nicht entdecken. Ich kann somit obigen Ausführungen nichts weiter hinzufügen. Hingegen ergab die Durchmusterung meiner Präparate einen interessanten Befund bezüglich der von andern Forschern meist vernachlässigten Gaumendrüsen. Man kann zwei Gruppen derselben, eine mediane und eine laterale unterscheiden. Erstere, weiter vorn gelegen, breitet sich in der dicht unter dem septum narium gelegenen Gaumenschleimbaut aus, reicht hinten bis nahe an die Choanen, ist paarig angelegt und setzt sich aus zahlreichen kleinen Drüsen mit sich mehrfach verzweigenden Gängen zusammen. Ob die paarige Anlage auch noch bei dem ausgewachsenen Hühnchen zu erkennen ist, vermag ich nicht anzugeben; doch möchte ich wegen der innigen Aneinanderlagerung der beiderseitigen Drüsenanlagen in der Medianlinie annehmen, dass sie mit der weitem Entwicklung verschwindet. Sie entwickelt sich etwas früher, als die weiter hinten gelegene laterale Gruppe. Letztere ist am mächtigsten an und hinter den Choanen, wuchert ähnlich, wie die von BORN beschriebene Rachendrüse der Anuren etwas in die Choanen hinein und ist in der das os palatinum deckenden Schleimbaut eingeschlossen. Nach vorn theilt sie sich in zwei zu beiden Seiten des Gaumenbeines verlaufende Zipfel; sie setzt sich eben so, wie die mediane Gruppe, aus mehreren kleinen Drüsen zusammen. Ihre Anlage erfolgt erst nach der der Zungen- und Unterzungendrüsen. — Es ist dieser Befund darum interessant, da er außerordentlich dem bei zahlreichen Sauriern beschriebenen gleicht, so dass an der Homologie dieser Drüsen mit den entsprechenden medianen und lateralen Gaumendrüsen der Saurier kaum ein Zweifel auftreten kann. Es kennzeichnet sich also auch hierin wieder die nahe Stammesverwandtschaft der Saurier und Vögel.

Säugethiere.

Im Gegensatz zu der gruppenförmigen Anordnung der Mundhöhlendrüsen zu mehreren größeren drüsigen Massen mit zahlreichen Ausführungsgängen, wie wir sie bisher kennen gelernt haben, fin-

den wir bei den Säugern namentlich drei Drüsenpaare, von denen jede Drüse nur einen einzigen langen Ausführungsgang besitzt, mächtig entwickelt und die sonst vorhandenen kleinen Drüsen nur sehr wenig ausgebildet. Es sind dies die Parotis, die Unterkiefer- und die Unterzungendrüse. Zugleich mit dieser bedeutenden Entfaltung einzelner Drüsen geht eine Änderung ihres Epithels einher, nach welchem man, nach dem Vorgange HEIDENHAIN's, LAVDOWSKY's u. A., drei Arten von Drüsen, seröse, Schleimspeicheldrüsen und zusammengesetzte Drüsen unterscheiden kann. Ich kann hier von der ausführlichen Schilderung derselben absehen, da sie von genannten Forschern eingehend beschrieben sind, und will nur kurz ihre Hauptcharakteristika hervorheben. — Die serösen Drüsen zeichnen sich durch Zellen aus, deren Protoplasma dunkel, körnig ist und deutliche Eiweißreaktion zeigt. Sie werden also durch Essigsäure aufgehellt, durch anorganische Säuren, z. B. Salzsäure, getrübt, durch Salpetersäure gelblich gefärbt und tingiren sich in Karmin mehr oder weniger stark. Nie gehen die Zellen eine schleimige Metamorphose ein; sie enthalten sonst noch einen platten, der Basis nahe sitzenden Kern. — Die Schleimspeicheldrüsen, als deren Typus z. B. die *glandula submaxillaris* des Hundes gelten kann, enthalten große, helle, nur wenig oder gar nicht granulierte, deutliche Mucinreaktion gebende Zellen, die von dunklen, körnigen, undeutlich von einander abgegrenzten, sich färbenden Randzellen, den GIANUZZI'schen Mündchen, umgeben sind. Bekanntlich sind diese beiden Zellformen nicht durchaus verschiedene Gebilde, sondern erstere gehen aus den zweiten hervor, welche letzteren sich durch Zelltheilung regeneriren. — Die Existenz der dritten Art, der »gemischten« Drüsen, scheint mir noch nicht genügend festgestellt zu sein. Als ihr Charakteristikon gilt bekanntlich, dass neben Acinis mit solchen, eben für die Schleimspeicheldrüsen beschriebenen Zellen noch Acini vorkommen, die nur Schleimzellen enthalten, keine *lunulae* wahrnehmen lassen. Bei der großen Verschiedenheit der serösen und Schleimdrüsen erscheint mir indess eine Vermischung beider mindestens gewagt, zumal man das Fehlen der *lunulae* auch auf andere Weise erklären kann. Erstens können in der That, wie dies BOLL will, in einzelnen Acinis sich die Randzellen in völlig mucinhaltige Zellen umgewandelt haben, und so der ganze Acinus ausgestoßen werden, indem seine Stelle durch andere, Albuminzellen haltende Acini ersetzt wird. Zweitens können die *lunulae* oft wegen ihrer Kleinheit sehr leicht übersehen werden. Drittens kann auch die Schnittrichtung Ursache

sein, dass man zahlreiche Acini nur mit Schleimzellen erfüllt sieht. Denn, da ja die Acini ungefähr Kugelgestalt haben und die lunulae ihnen nur segmentartig anliegen, so kann natürlich ein diesem Segment paralleler, durch die Mitte der Kugel oder das entgegengesetzte Segment geführter Schnitt nur Schleimzellen, keine Randzellen treffen. Ich möchte daher eher annehmen, dass auch die bisher als »gemischte« geschilderten Drüsen als Schleimspeicheldrüsen anzusehen seien, und es sich bei den verschiedenen Bildern nur um verschiedene Funktionsstadien handle.

Es konnte natürlich, da mich namentlich die Homologie der Drüsen beschäftigte, nicht meine Aufgabe sein, das Vorkommen oder Fehlen der einzelnen Drüsen bei jeder Gruppe von Säugethieren zu untersuchen; ich will daher nur mit wenigen Worten vornehmlich an der Hand MECKEL's ihr Vorhandensein bei den Hauptordnungen erwähnen.

Den Cetaceen fehlen nach Angabe MECKEL's die Speicheldrüsen gänzlich, und auch ich konnte, wenigstens bei einem Delphinembryo, keine Spur davon entdecken, während LONGET das Vorkommen einer Parotis bei den unechten, fleischfressenden Cetaceen erwähnt. Dass bei dem von mir untersuchten Delphinembryo diese Drüse noch nicht angelegt gewesen, kann ich darum nicht zugeben, weil die HARDER'sche Drüse nicht nur schon angelegt, sondern bereits ziemlich stark entwickelt war. Sollte vielleicht eine Verwechslung LONGET's mit dieser starken HARDER'schen Drüse vorliegen?

Von den Monotremen vermisst MECKEL eine glandula sublingualis bei Ornithorhynchus, LONGET eine Parotis bei Echidna.

Den Edentaten spricht MECKEL, wieder im Gegensatz zu LONGET, eine Unterzungendrüse ab.

Bei den Nagern sind sämtliche drei Speicheldrüsen vorhanden, die glandula sublingualis sogar bei einzelnen Gruppen stark ausgebildet; während neuere Forscher doch z. B. dem Kaninchen letztere ganz absprechen.

Die Beutelhüer besitzen auch alle drei Drüsen; bei vielen behauptet OWEN das Fehlen einer glandula sublingualis. Jedenfalls ist dieselbe bei der Beutelratte, wie ich selbst fand, sehr mächtig entwickelt.

Den Chiropteren sollen auch die Unterzungendrüsen fehlen.

Die Wiederkäuer, Ein- und Vielhufer, Dickhäuter und Fleischfresser besitzen alle drei Arten von Speicheldrüsen.

Im Hinblick auf dies, im Allgemeinen doch ziemlich konstante

Auftreten dieser drei Drüsenpaare wirft sich natürlich gleich die Frage nach ihrer morphologischen Stellung auf. Haben wir in ihnen schon in früheren Thierklassen angelegte, aber nur wenig entwickelte Drüsen zu sehen, oder haben wir es mit völlig neuen Gebilden zu thun? In welchem Verhältnis stehen sie zu den übrigen Mundhöhlendrüsen?

Nächstdem aber fragt es sich auch, wie doch, bei der hohen Wichtigkeit dieser Organe, in einzelnen Gruppen solche Schwankungen in ihrem Vorkommen auftreten können, wie wir dies besonders von der gland. sublingualis wahrnehmen? ob in der That diese Drüse einzelnen Säugern völlig fehlt, oder nur gering entwickelt ist? Wie erklären sich ferner die abweichenden Angaben so bedeutender Autoren?

Ich suchte diesen Fragen vorzüglich auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte näher zu treten, und untersuchte zu diesem Zwecke die Entstehung der Mundhöhlendrüsen bei der Maus und dem Maulwurf von ihrer ersten Anlage bis zu einer ziemlich hohen Entwicklungsstufe, außerdem einzelne Stadien vom Schwein, Hund, Kaninchen, Kalb. Vielleicht tragen folgende Zeilen zur Beantwortung jener Fragen etwas bei.

Dass die Lippendrüsen der Säuger denen der Reptilien homolog seien, haben schon die früheren Forscher, wie CUVIER, TIEDEMANN, MECKEL u. A. behauptet, und es kann, bei Beachtung ihrer Lage in den Lippen, ihrer Ausmündung an der Außenseite der Zahnreihe wohl kaum ein Zweifel an der Richtigkeit dieser Annahme aufkommen. Dass aber auch die Buccaldrüsen den Lippendrüsen gleich zu setzen seien, dürfte aus folgender Betrachtung hervorgehen. Wie früher geschildert, erstrecken sich die Lippendrüsen der Reptilien bis zur Lippenkommissur, oder besser, da der Ort dieser sehr wechselt, es münden die letzten Ausführungsgänge zur Seite der hintersten Zähne. Da nun die Lippenkommissur bei den Säugethieren mehr und mehr nach vorn rückt, die Drüsen aber in ihrer Lage zu den Zähnen unverändert bleiben, so müssen sie natürlich jetzt hinter die Kommissur zu liegen kommen, d. h. Backendrüsen werden, und in der That stimmen sie auch in der Art der Ausmündung mit den Lippendrüsen ganz überein. Zur Evidenz bewiesen wird die Gleichwerthigkeit beider durch die Entwicklungsgeschichte. In zwei die Zahnanlagen des Ober- und Unterkiefers halbkreisförmig umgebenden Linien senkt sich das Epithel in einem frühen Entwicklungsstadium mehrfach an auf einander folgenden Stellen vor, wie hinter der

Kommissur ein und wuchert zapfenförmig in die Tiefe, so die ersten Anlagen der Lippen- und Backendrüschen bildend. Später, nach Differenzirung einer besonderen Lippe, münden dieselben auf der Lippen- resp. Backenschleimhaut, — an letzterer immer in zwei parallelen, der Fortsetzung der Lippen entsprechenden Linien — oder in dem Winkel der Lippen- resp. Backenschleimhaut mit der Gingiva. Es stimmen also die beiden Drüsenformen in Anordnung und Art der Ausmündung genau überein. — Sehr deutlich zeigt sich dies an Schnitten, die den Schädel nicht ganz frontal, sondern etwas schräg getroffen haben, derart, dass der Schnitt auf der einen Seite kurz vor, auf der andern unmittelbar hinter die Lippenkommissur zu liegen kam, so dass die auf der einen Seite getroffenen Drüsen noch zu den Lippen-, die auf der andern Seite schon zu den Buccaldrüsen zu rechnen sind, wie ich dies mehrfach an meinen Schnittserien gesehen habe. — Halten wir diese Entwicklung zusammen mit der der Lippendrüschen der Ophidier, so ergibt sich ihre völlige Übereinstimmung; beide bilden sich hervor aus Epitheleinsenkungen dicht an der Außenseite der Zahnanlagen. — Wir sind somit völlig berechtigt, die Backen- den Lippendrüschen der Säuger gleichwerthig und beide den Lippendrüschen der Reptilien homolog zu setzen.

Schwieriger ist die Entscheidung bezüglich der Parotis. Ihr außerordentlich konstantes Vorkommen in der Reihe der Säugethiere deutet schon auf ihre Wichtigkeit und ihre, in der Thierreihe gewiss frühe Anlegung hin. Doch welchem Gebilde der niedern Thiere haben wir sie gleich zu achten? Eine ähnliche Drüse haben wir bereits in der Giftdrüse der Giftschlangen und der hintern Oberlippendrüse der ungiftigen Schlangen kennen gelernt, und es hat auch nicht an Beobachtern gefehlt, welche diese Drüsen der Parotis homologisirten. Gewichtige Gründe sprechen in der That für eine solche Homologie. Solche liegen in der Lage und der mächtigen Entfaltung der Drüsen, vor Allem aber in der Mündung ihres einzigen Ausführungsganges, welche immer der äußern Seite eines der hintersten Backenzähne entspricht. Ferner spricht für eine solche morphologische Gleichwerthigkeit das Epithel der Drüsen, welches beide der Gruppe der serösen Drüsen einreihet, während doch die übrigen Lippendrüschen sämtlich Schleimdrüsen sind. Wie man sich erinnern wird, sind nun aber die Giftdrüse und die hintere Oberlippendrüse nichts Anderes, als stark entwickelte Lippendrüschen. Wir müssen demnach fordern, dass auch die Parotis nur eine mächtige

Buccaldrüse sei. Sehen wir zu, ob die Entwicklungsgeschichte diese Forderung bestätigt! —

Die erste Anlage der Parotis fand ich bei einem Mäuseembryo von 26,5 mm Gesamtlänge. Es liegen in diesem Stadium Ober- und Unterkiefer dicht auf einander, so dass ein Frontalschnitt die Mundhöhle einfach als einen queren Spalt zeigt, der nach beiden Seiten in einen spitzen Winkel ausgezogen ist. Von diesem Winkel aus senkt sich nun an der Seite der hintersten Partie der Zahnanlage an einer bestimmten Stelle das Mundhöhlenepithel in die Seitenwand ein und bildet so die erste Anlage der Parotis. — In einem etwas späteren Stadium haben sich Ober- und Unterkiefer etwas mehr von einander entfernt, so dass ein Frontalschnitt die Mundhöhle jetzt in der Form eines Viereckes zeigt, dessen vier Ecken die Übergangsstellen der Schleimhaut von der Zahnanlage auf die Mundhöhlenseitenwand bilden und den Mündungsstellen der Lippen- resp. Backendrüsen entsprechen. Genau korrespondirend der Anlage einer oberen Buccaldrüse dringt nun die Anlage der Parotis in die Backe ein, durchsetzt, nach hinten zu vorschreitend, die Muskelanlagen und verbreitet sich traubenförmig unter der Haut. Später rückt ihre Mündungsstelle etwas nach abwärts, doch bleibt sie immer der Übergangsstelle der Backenschleimhaut auf die Gingiva nahe.

Es folgt sonach aus dieser Entwicklung mit Bestimmtheit, dass die Parotis den eigentlich sogenannten Buccaldrüsen gleichwerthig ist. Entwickelt sie sich auch vielleicht etwas früher, wie diese — es ist dies bei der Kleinheit der ersten Backendrüsenanlagen schwer zu entscheiden — so spricht dies doch nicht gegen eine solche Gleichstellung, da sich ja auch die Backendrüsen nicht alle zu gleicher Zeit entwickeln, sondern die einen etwas früher angelegt werden, wie die andern.

Es ist somit dies Verhalten der Parotis zu den Buccaldrüsen ein Grund mehr für ihre Homologie mit der Giftdrüse. Doch lässt sich mit Sicherheit eben nicht mehr sagen, als: Giftdrüse, wie Parotis sind nur mächtige Lippen- resp. Buccaldrüsen. Ziehen wir aber in Betracht, dass auch noch in einer dritten Thierklasse, bei den Vögeln, gerade an dieser Stelle eine ähnliche stark entwickelte Drüse mit einem einzigen langen Ausführungsgange liegt — deren Homologie mit der Giftdrüse wir bereits früher wahrscheinlich zu machen suchten — so liegt in der That die Vermuthung sehr nahe, dass sämmtlichen drei Drüsen dieselbe Drüsenanlage bei einem niederen

Thiere, z. B. einem geschwänzten Amphibium zu Grunde liegt. Ehe eine solche gefunden, lässt sich freilich ein sicherer Entscheid nicht treffen.

Ähnliche Drüsen, wie die Unterkiefer- und Unterzungendrüse der Säuger, Drüsen, die sich mit einem einzigen langen Gange vorn am Boden der Mundhöhle öffnen, haben wir bisher nur bei einzelnen Vögeln kennen gelernt; doch herrschte bei den meisten die Gruppenbildung zahlreicher Drüsen zu einem Drüsenkomplex vor. — Die *glandula submaxillaris* liegt immer an oder hinter dem Unterkieferwinkel und öffnet sich mit ihrem, zwischen der Zunge und der Unterzungendrüse nach vorn verlaufenden Gange, dem *ductus Whartonianus*, dicht hinter der Vereinigungsstelle beider Unterkieferäste meist auf einer Papille, der *caruncula salivaris*. Auf ihre feinere Struktur brauche ich nicht einzugehen, da dieselbe ja schon so oft und ausführlich von befähigterer Feder geschildert worden ist. Über ihre einheitliche Zusammensetzung war man fast immer einig; nur BERMANN glaubte in neuerer Zeit entdeckt zu haben, dass sich die Unterkieferdrüse meist aus drei verschiedenen Drüsenformen zusammensetze, einer acinösen, tubulösen und einer zusammengesetzt tubulösen Drüse. Es ist diese Behauptung BERMANN's bereits durch BEYER, wenigstens was die zusammengesetzt tubulöse Drüse anbetrifft, widerlegt worden, welcher nachwies, dass diese Partie nichts Anderes, als die der Unterkieferdrüse dicht angelagerte Unterzungendrüse sei. Ich kann daher unter Hinweis auf die BEYER'sche Arbeit¹ diese Frage für erledigt halten, und brauche auf sie nicht näher einzugehen.

Der *ductus sublingualis* zieht, wo er vorkommt, dicht neben dem stärkeren *ductus Whartonianus* und öffnet sich unmittelbar hinter und nach außen von der Mündung dieses, ebenfalls auf der Carunkel in die Mundhöhle. Über das Vorkommen und die Zusammensetzung der *glandula sublingualis* aus einer oder mehreren Drüsen ist bislang ziemlich viel gestritten worden. HENLE schildert sie beim Menschen als eine zusammengesetzte, aus mehreren, hirsekornbis bohngroßen Abtheilungen bestehende Drüse, deren jede ihren besonderen Ausführungsgang hat. »Auch treten,« sagt er, »die Ausführungsgänge des hintern untern Theiles der Sublingualdrüse zuweilen auf einer oder beiden Seiten zu einem stärkern Kanal von

¹ BEYER, Die *glandula sublingualis*, ihr histologischer Bau und ihre funktionellen Veränderungen. Inaug.-Dissertation.

etwa 1 mm Durchmesser und 25 mm Länge, duct. sublingualis, zusammen, der an der medialen Fläche der Drüse schräg vor und aufwärts geht, sich unter spitzem Winkel mit dem mehr gerade vorwärts verlaufenden Submaxillargang vereinigt und mit diesem oder dicht lateralwärts neben demselben auf der *caruncula salivalis* ausmündet. Die übrigen Ausführungsgänge der Sublingualdrüse, 5 bis 8 an der Zahl, durchbohren mit sehr feinen Öffnungen die Schleimhaut des Bodens der Mundhöhle zuweilen in einer, dem Zahnrande parallelen Längsreihe, die sich von der Mündung des ductus submaxillaris bis in die Gegend des letzten Backenzahnes erstreckt etc.« Auch MECKEL spricht sich für die Zusammensetzung der Unterzungendrüse aus mehreren, jeder für sich mit einem eigenen Gange mündenden Drüsen aus. Er kennt zwar bei vielen Säugern eine besondere, längs des WHARTON'schen Ganges gelegene Drüsenmasse, die sich mit einem besonderen Gange auf der Carunkel öffnet, doch hält er sie nicht für die *glandula sublingualis*. So sagt er z. B. »Die Zungendrüse ist besonders bei den Kamelen klein, niedrig und länglich. Sie öffnet sich durch viele Gänge zum Theil mittels der vorher erwähnten Reihe von Vorsprüngen in die Mundhöhle. So habe ich es bei allen Wiederkäuern gefunden, und kann daher CUVIER's Angabe, dass der Ausführungsgang der Zungendrüse neben dem WHARTON'schen verlaufe und sich dicht neben ihm öffne, nicht beistimmen. Allerdings liegt längs dem WHARTON'schen Gange eine längliche Drüsenmasse, die sich dicht nach außen von ihm durch einen kleinen Gang öffnet, allein außerdem findet sich die eben beschriebene Anordnung.« — Dieser Ansicht entgegen lassen mehrere neuere Autoren die *glandula sublingualis* nur mit einem einzigen Gange ausmünden. So sagt z. B. BEYER: »Neben dem Hauptausführungsgange giebt es beim Hunde und der Katze keine besonderen Ausführungsgänge, mittels deren eine Anzahl von Läppchen ihr Produkt direkt in die Mundhöhle gelangen lassen, wie es beim Menschen der Fall sein soll.« Freilich leugnet auch er nicht das Vorkommen kleiner, dicht unter der Mucosa gelagerter, für sich besonders ausmündender Schleimdrüsen.

Diese von einander so abweichenden Angaben scheinen mir nun darin ihren Grund zu haben, dass die verschiedenen Autoren mit demselben Namen der *glandula sublingualis* verschiedene Gebilde bezeichnen und es erklärt sich dies aus folgendem Verhalten. Bei der Mehrzahl von Säugethieren existirt ein besonderer, an der Außenseite des ductus Whartonianus verlaufender, neben ihm mündender,

feinerer Gang, der sich mit ihm nach hinten erstreckt und sich oberhalb seiner Verzweigungen traubig verästelt. Bei einer großen Anzahl von Säugern, so namentlich beim Hund, der Katze, dem Schwein u. A., sendet dieser Gang auf seinem Verlaufe Nebenzweige in den Boden der Mundhöhle, die sich hier weiter zu mehr oder minder starken, acinösen, zu einer einzigen Masse verbundenen Drüsen verästeln. Außerdem aber kommen zu beiden Seiten der Zunge kleinere, in ihrer Entwicklung zurückgebliebene Schleimdrüsen vor, die für sich in die Mundhöhle ausmünden. Bei anderen Klassen fehlen nun die seitlichen Äste des sogenannten ductus sublingualis gänzlich, wie bei der Maus, oder sind nur in geringer Zahl und Ausbildung vorhanden. Hingegen gelangen hier die sonst so kleinen Schleimdrüsen zu mächtiger Entfaltung und vereinigen sich zu einer mit mehreren Gängen sich öffnenden drüsigen Masse. Indem nun die einen Autoren nur jene mit dem langen ductus sublingualis mündende Drüse, die andern auch jene stark entwickelten Schleimdrüsen unter dem Namen der glandula sublingualis zusammenfassen, erklären sich ihre verschiedenen Angaben. So versteht man auch, dass MECKEL dem Hasen eine stark entwickelte Unterzungendrüse zuschreibt, während die neueren Autoren eine solche bei dem Kaninchen vermissen. Einen besonderen ductus sublingualis besitzt das Kaninchen allerdings nicht, wohl aber ziemlich starke zur Seite der Zunge gelegene Schleimdrüsen. —

Zu dieser Auffassung bin ich durch Durchmusterung meiner zahlreichen, entwicklungsgeschichtlichen Präparate gelangt.

Bei einem ziemlich jungen Mäuseembryo senkt sich das Mundhöhlenepithel in zwei zu beiden Seiten der Zungenwurzel liegenden Reihen mehrfach ein, und zwar dringen die beiden vordersten Einstülpungen weiter in die Tiefe, wie die hinteren. Sie stellen die ersten Anlagen der ductus submaxillaris und sublingualis dar, jene die der übrigen Unterzungendrüsen. Mit der weiteren Entwicklung und dem Auswachsen des Unterkiefers nach vorn rücken auch die vordersten Drüsenanlagen nach vorn und kommen so vor die Zungenwurzel zu liegen. Gleichzeitig entwickeln sie sich aber auch sehr rasch und stellen zwei nach hinten dringende Gänge dar, die hinter der Anlage der musculi mylohyoidei nach außen umbiegen und sich mehrfach verzweigen, derart, dass die Verästelungen des äußeren, feineren Ganges oberhalb der des inneren zu liegen kommen. Doch sind diese Verzweigungen kaum von einander zu trennen. — Auf diesem Verlaufe sendet nun der äußere Gang, also die An-

lage des ductus sublingualis, beim Hunde und Schweine zahlreiche Nebenästchen ab, die sich auch verzweigen und zwischen die, jetzt ebenfalls weiter entwickelten hinteren Unterzungendrüsen eindringen; letzteres zeigt sich sehr deutlich bei Schweinsembryonen. Bei Mäuseembryonen vermochte ich diese Nebenäste des ductus sublingualis nicht wahrzunehmen, hingegen hatten sich hier die hinteren Drüsenanlagen sehr mächtig ausgebildet und lagen nach außen von beiden Gängen (Fig. 14).

Bei einem Kaninchenembryo von 5,6 cm Körperlänge hatte sich nur die vorderste Drüsenanlage weit ausgebildet und stellte den sich hinter dem musc. mylohyoideus stark verzweigenden ductus submaxillaris dar. Indess fehlte auch nicht, wie dies zu erwarten stand, die Anlage eines ductus sublingualis. Sie kennzeichnete sich als eine nach außen und unmittelbar nach hinten von der Mündung des ductus submaxillaris, genau an dem, bei anderen Thieren der Ursprungsstelle des ductus sublingualis zukommenden Ort gelegene, etwas tiefer als die weiter hinten gelegenen Epitheleinstülpungen dringende Drüsenanlage.

Aus diesen durch die Entwicklungsgeschichte gelieferten Daten lassen sich nun mit Sicherheit folgende, für die morphologische Stellung der glandulae submaxillaris und sublingualis wichtige Schlüsse ziehen:

1) Die mit dem ductus Whartonianus und die mit dem sogenannten ductus sublingualis ausmündenden, mächtigen Drüsen sind in ihrer morphologischen Bedeutung den zu beiden Seiten der Zunge dicht unter der Mucosa gelagerten, bald mehr, bald minder entwickelten, jeder für sich mit einem eigenen Gange mündenden Schleimdrüsen gleichzusetzen.

2) Es sind diese beiden Drüsen stets bei den Säugthieren embryonal angelegt, doch kommt nur die eine dem ductus submaxillaris entsprechende Anlage konstant zur weiteren Entwicklung, die andere, dem ductus sublingualis korrespondirende, bleibt zuweilen, z. B. beim Kaninchen auf der embryonalen Entwicklungsstufe stehen.

Vergleichen wir endlich noch die Entwicklung der seitlich der Zunge der Säuger gelegenen Drüsen mit der der Unterzungendrüsen der Reptilien und Vögel, so ergibt sich, dass dieselben in ganz gleicher Weise entstehen und somit

einander homolog zu setzen sind. — Wenn LEYDIG den mit dem ductus Bartholinianus mündenden Theil der glandula sublingualis der vorderen, den mit zahlreichen ductus Rivini mündenden hintern Theil der hintern Unterzungendrüse der Ophidier parallel stellt, so kann ich nur dem zweiten Theil dieser Behauptung zustimmen, während ich gegen den ersten geltend machen muss, dass die vordere Unterzungendrüse der Ophidier nicht mit einem einzigen Gange mündet, dass somit der mit dem ductus Bartholini mündende Theil nur einem einzigen dieser Drüsen homolog sein kann.

Was schließlich die Gaumen- und Zungendrüsen der Säugethiere anlangt, so kann ich mich kurz dahin äußern, dass ihre Homologie mit den Gaumen- resp. Zungendrüsen der niedern Wirbelthiere kaum zu beweisen nöthig ist.

Werfen wir noch einen kurzen Rückblick auf die Vertheilung der Mundhöhlendrüsen in den verschiedenen Thierklassen.

Eigentliche Lippendrüsen sind bei den Amphibien noch nicht vorhanden, doch sind sie in ihrer ersten Anlage als modificirte Hautdrüsen bei zahlreichen Urodelen deutlich zu erkennen. Bei den Reptilien sind sie stark entwickelt, um in der Klasse der Vögel wieder ganz zu verschwinden, in der der Säugethiere wenigstens an Mächtigkeit zu verlieren. Ursache dieser Abnahme ist die bedeutende Entfaltung theils anderer Drüsengruppen, theils einer einzigen Drüse derselben Gruppe, ersteres bei den Vögeln, letzteres bei den Säugern. Denn Parotis, wie Giftdrüse der Ophidier sind entwicklungsgeschichtlich eben nur stark entwickelte Lippen- resp. Backendrüsen, und höchst wahrscheinlich, so wie die Mundwinkeldrüse der Vögel, einander homolog zu setzen.

Gaumendrüsen finden sich bei sämmtlichen Vertebraten; ihre specielle Anordnung ist in den einzelnen Klassen etwas verschieden, doch ihre morphologische Gleichwerthigkeit nicht anzuzweifeln.

Der Mundhöhlenboden ist bei den Amphibien von einer gleichmäßig ausgebreiteten Drüsenschicht, als Zungendrüsen benannt, bedeckt. Bei den Reptilien zerfällt dieselbe in zwei Gruppen, Zungen- und Unterzungendrüsen. Die Unterzungendrüsen der Saurier sind denen der Ophidier, der Vögel und Säuger homolog trotz der im Detail vorhandenen Verschiedenheiten. Die Unterkieferdrüse und die mit dem ductus Bartholinianus mündende Partie der Unterzungendrüsen der Säuger entsprechen nur je einer einzigen der zahlreichen kleinen Unterzungendrüsen der niederen Thierklassen.

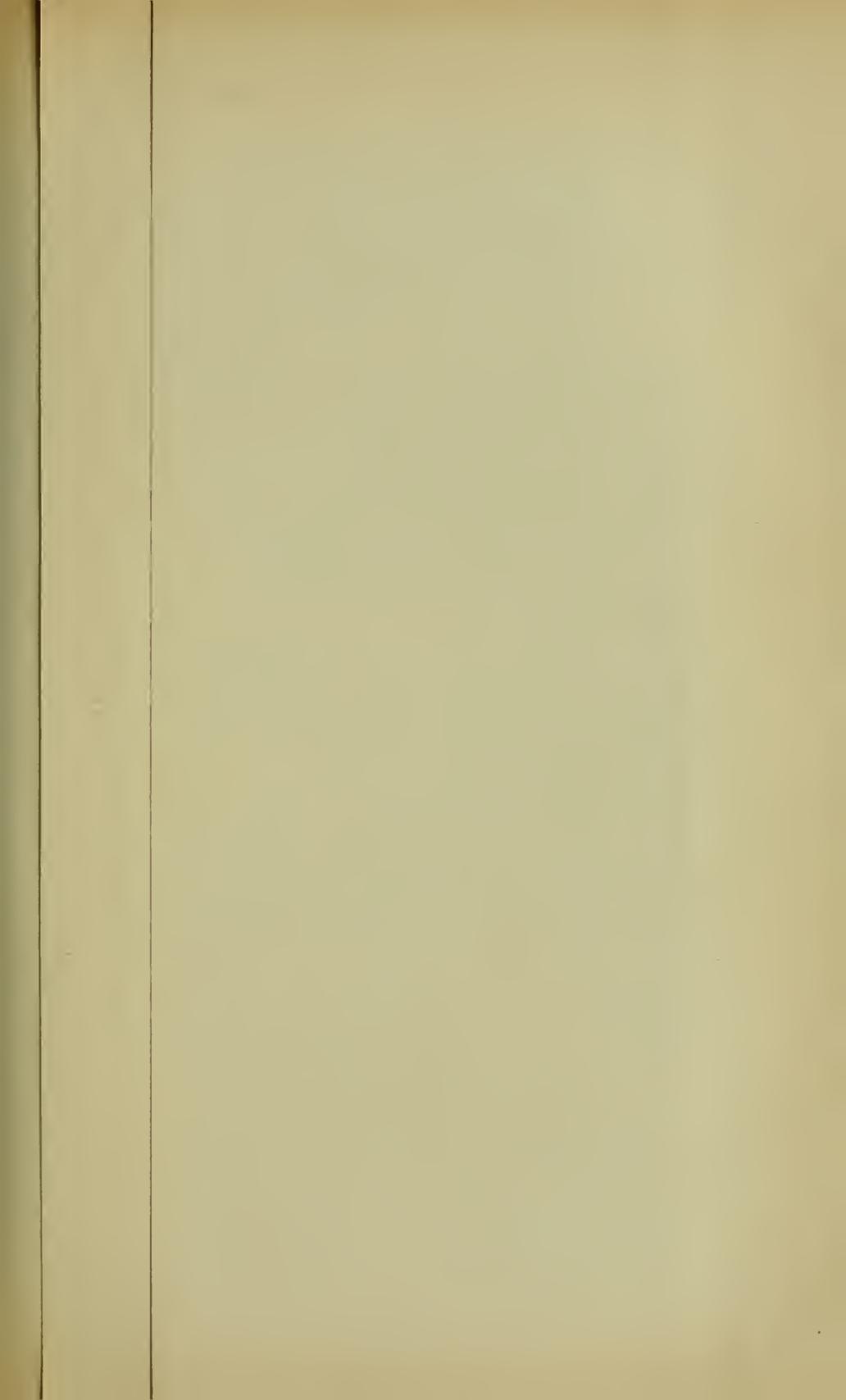
Zum Schluss dieser Arbeit drängt es mich, folgenden Herren für das Interesse, wie die Unterstützung, die sie mir während meiner Arbeit zu Theil werden ließen, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Zunächst gebührt derselbe Herrn Prof. Dr. HASSE, der mir sowohl die freundliche Anregung zu vorliegender Arbeit gab, als auch durch die gütige Erlaubnis, das Material und die Apparate des anatomischen Institutes zu benutzen, ihre Ausführung ermöglichte. — Sodann bin ich namentlich Herrn Prosektor Dr. BORN für seinen fortgesetzten Beistand durch Rath und That zu hohem Danke verpflichtet. — Auch Herrn Prof. Dr. WIEDERSHEIM danke ich hiermit öffentlich für die freundliche Übersendung mehrerer fremdländischer Urodelen, die mir die Untersuchung auch dieser Thierklasse möglich machte.

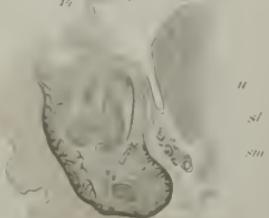
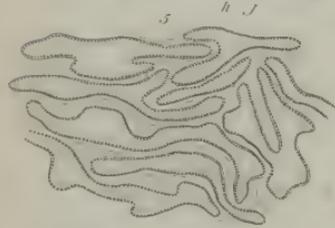
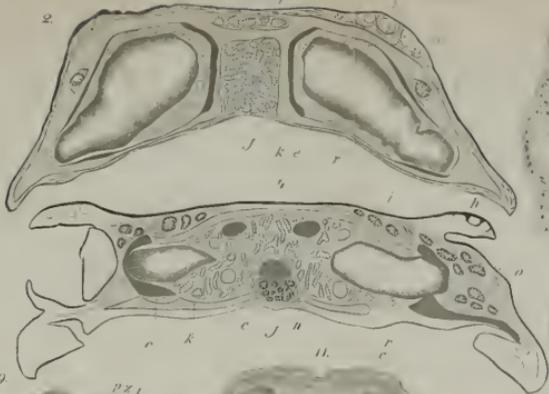
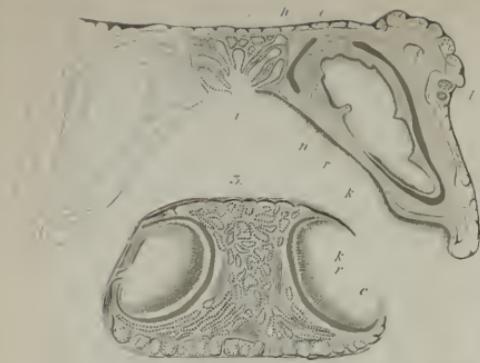
Erklärung der Abbildungen.

Tafel I.

- Fig. 1. Frontalschnitt durch die Mündung der Intermaxillardrüse von *Salamandrina perspicillata*. *i* Intermaxillardrüse; *k* knöcherner, *c* knorplige Nasenwand; *n* mediane Nasendrüsen; *h* Hautdrüsen; *r* Riechepithel; *l* Thränenröhrchen.
- Fig. 2. Frontalschnitt durch den Schädel von *Delonectes Boscai*, zeigt die auf dem osfrontale liegenden Schläuche (*i*) der Intermaxillardrüse (*I*). *k* knöcherner; *c* knorplige Nasenkapsel; *n* mediane Nasendrüse; *h* Hautdrüsen; *r* Riechepithel; *l* Thränennasengang.
- Fig. 3. Schnitt durch die Schnauze von *Hemidactylum scutatum*, zeigt die aus dem Intermaxillarraum auf die Schnauze überwuchernden und unterhalb der knorpligen Nasenwand (*c*) nach außen umbiegenden Schläuche der Intermaxillardrüse (*I*). *k* knöcherner Nasenkapsel, gebildet von den sagittalen Fortsätzen des os intermaxillare; *h* Hautdrüsen; *r* Riechepithel.
- Fig. 4. Schnitt hinter den Choanen von *Hemidactylum scutatum*. *I* Intermaxillardrüse; *n* hintere Nasendrüse; *k* Knochen; *c* Knorpel; *i* die auf dem Schädel nach hinten ziehenden Schläuche der Intermaxillardrüse; *o* Orbitaldrüse.
- Fig. 5. *Glandula venenata viperae beri*.
- Fig. 6. Epithelzellen der Giftdrüse.
- Fig. 7. Schnitt durch die vordere Unterzungendrüse der Kreuzotter im unthätigen,

- Fig. 8. Schnitt durch die vordere Unterzungendrüse der Kreuzotter im durch Pilokarpin-Injektion erzeugten, thätigen Zustande.
- Fig. 9. Schnitt durch den Unterkiefer eines Embryo von *Tropidonotus natrix* von 6,5 mm Kopf- und 7 cm Körperlänge. *sl* Sublingualdrüse; *l* Lippendrüse; *z* Zahnleiste; *p* Zahnpapille.
- Fig. 10. Schnitt durch die glandula sublingualis anter. (*sl*) eines Embryo von *Tropid. natr.* von 8 mm Kopf-, 9,5 cm Körperlänge.
- Fig. 11. Schnitt durch die Schnauze eines Embryo von *Trop. natr.* von 8 mm Kopf- und 9,5 cm Gesamtlänge. *s* Schnauzendrüse; *i* os intermaxillare; *e* Eizahn; *c* knorplige Nasenkapsel.
- Fig. 12. Schnitt durch den Ausführungsgang der hintern Oberlippendrüse (*lp*) desselben Embryo. *z* Zahnleiste; *p* Zahnpapille; *h* HARDER'sche Drüse; *m* os maxillare superius.
- Fig. 13 α — ζ . Sechs von hinten nach vorn, in Zwischenräumen auf einander folgende Schnitte durch den Ausführungsgang der Giftdrüse, um ihre Ausmündung zu zeigen, bei einer fast reifen Kreuzotter. *g* Ausführungsgang der Giftdrüse; *l* Lippendrüse; *z* Zahnleiste; *z*₁ sekundäre Zahnleiste; *p* Zahnpapille; *m* os maxillare superius.
- Fig. 14. Schnitt durch den Schädel eines Mäuseembryo von 51 mm Länge. *sm* ductus submaxill.; *sl* ductus sublingualis; *u* hinteres Unterzungendrüschen.
-





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1883

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Reichel Paul

Artikel/Article: [Beitrag zur Morphologie der Mundhöhlendrüsen der Wirbelthiere. 1-72](#)