# Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer.

Von

**Eduard Jacobshagen,**
Medizinalpraktikant am Anatomischen Institut
der Universität Jena.

Die verschiedenartigen Ansichten über das Wesen der Appendices pyloricae, die in den zoologischen und vergleichend-anatomischen Lehr- und Handbüchern zutage treten, reizten mich im Jahre 1908, Untersuchungen über diese Organe anzustellen. Je mehr ich mich in die Materie einarbeitete, um so unzureichender erschienen mir unsere Kenntnisse über das Darmsystem der Vertebraten überhaupt. Diese Erkenntnis bildete die Ursache, daß ich den Rahmen der ursprünglich geplanten Untersuchungen bald wesentlich überschritt.

Während die älteren Autoren (Cuvier, Rathke, Meckel) zwar meist ein einigermaßen umfangreiches Material benutzt haben, fehlt es in ihren Arbeiten doch vielfach an Gesichtspunkten, und sucht man selbst solche aus ihrem Material zu gewinnen, so sieht man bald, daß selbst ihr Material doch nicht ganz ausreichend ist. Dagegen fehlt es den neueren Forschern — man möchte vielleicht nur wenige, zumal Gegenbaur, ausnehmen — umgekehrt an den notwendigen empirischen Grundlagen. Es wurde zumal die makroskopische Betrachtung fast durchweg sehr vernachlässigt; hier sind fast immer noch Cuvier, Meckel, Rathke und Stannius die einzige Quelle, und oft wurde auch sie nur mangelhaft benutzt. So kommt es, daß man bei nur einigermaßen zureichender Literaturkenntnis Mut und Phantasie in vielen neueren Arbeiten in gleicher Weise bewundern muß.

Um den Mängeln der bisherigen Betrachtungsweisen zu entgehen, schien es sich mir darum zu verlohnen, zunächst einmal ein möglichst großes Material von Fischen selbst genauer zu untersuchen. Um dies zu können, reiste ich im Oktober 1908 nach Hamburg, wo ich auf dem Altonaer Fischmarkt eine Anzahl von

Süß- und Brackwasserfischen lebend erhielt und auch einzelne Seefische in noch brauchbarem Zustand kaufen konnte. Da aber das Material nicht genügte, wandte ich mich um Rat an den Fischereidirektor von Hamburg, Herrn Lübbert, welcher mich in der liebenswürdigsten Weise damit unterstützte und mich nach Cuxhaven verwies, wo ich durch seine Vermittelung und das ganz außerordentliche Entgegenkommen des Fischerei-Inspektors Duge-Cuxhaven eine sehr ansehnliche Menge von Fischen zur Untersuchung bekam, die ich größtenteils sogar in einem mir freundlichst überwiesenen Raume des Fischerei-Inspektionsgebäudes gleich bearbeiten konnte. Ich möchte nicht versäumen, beiden hochverehrten Herren auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Während ich die kleineren Brackwasserfische, wie die Cottus, Gobius, Zoarces, viele Pleuronectiden, junge Clupeiden und Gadiden, gleich an Bord eines zum Krabbenfang bestimmten Fahrzeuges sezierte und fixierte, erhielt ich die großen Arten und die eigentlichen Hochseefische durch Fischdampfer und auf Eis gelegt. Sie wurden erst in Cuxhaven fixiert und dann in formolgetränkten Tüchern nach Jena geschickt. Trotz dieser rohen Methode zeigten sich die Därme zu meiner Ueberraschung noch als ganz leidlich brauchbar sogar zu mikroskopischen Studien, weswegen ich im Herbst 1910, als es mir darauf ankam, noch einige sonst schwer zu beschaffende Gadidendärme auf das Vorhandensein und die Ausbildung echter Darmdrüsen zu untersuchen, nochmals auf diese Methode zurückgriff. Auch diesmal nahm ich die so außerordentlich liebenswürdig angebotene Hilfe des Herrn Fischerei-Inspektors Duge in Anspruch.

Die nicht große Zahl untersuchter einheimischer Südwasserfische stammt aus Hamburg, aus der Aller, der Leine und der Saale, die Coregonus-Arten und Osmerus aus dem Madue-See in Pommern.

Der Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. Rauther danke ich die Därme von Ophiocephalus striatus, einiger Gobien und Lepadogaster, Herrn Prof. v. Eggeling die einiger Crenilabren, von Serranus cabrilla und von Blennius tentacularis, meinem Freunde, Herrn cand. med. Rauch, die tadellos fixierten Eingeweide einiger Pleuronectiden, Gadiden und von Zoarces. Eine größere Anzahl von Mittelmeerfischen konnte ich durch das große Entgegenkommen von Herrn Prof. R. Dohrn-Neapel untersuchen. Allen diesen Herren sage ich nochmals herzlichen Dank für ihre Unterstützung, insbesondere auch Herrn Geheimrat Maurer, der mir die Benutzung der reichhaltigen Materialsammlung des Anatomischen Instituts in liberalster Weise gestattete.

Das so zusammengebrachte Material enthält etwa 100 verschiedene Arten, und zwar in weit über 200 Exemplaren, denn es war mein Bestreben, auch die Breite der individuellen Variationen im Darmsystem einigermaßen kennen zu lernen.

Die Bearbeitung dieses Materials war eine verschiedene, je nach den Zwecken.

Sollte der Situs studiert werden, so habe ich eine gute, nicht zu schwache Formolfixierung (5—10-proz.) allem vorgezogen. Da sie die Farben gut erhält, ist sie trotz der unangenehmen Dünste allen anderen mir bekannten Fixierungen für Situspräparate überlegen. Sehr viel benutzt habe ich für gleiche Zwecke Pikroformol, das bessere Reliefbilder und besonders meist sehr gute histologische Resultate liefert. Auch 70-proz. Alkohol mit 5, ja 10-proz. Eisessig gab gute Situspräparate (ich fand das besonders bei dickwandigen Därmen).

Was nach dem Situs zuerst studiert wurde, war das Relief der Schleimhautoberfläche. Für diesen Zweck liebe ich die Pikroformolfixierung oder eine solche mit Alkohol. Die fixierten Därme wurden möglichst in ganzer Länge aufgeschnitten, und darauf erst wurde entweder der ganze Darm oder einzelne Partieen für die Herstellung von Trockenpräparaten ausgewählt. Die von v. Eggeling für unseren Zweck so erfolgreich angewandte Methode der Trockenpräparate wandte ich in etwas modifizierter Form an. Ich ließ die auf Korkplatten gespannten Reliefs auch bei der Entwässerung wenigstens bis zum 94-proz. Alkohol auf den Korkplatten sitzen, in allen schwierigeren Fällen später sogar im absoluten Alkohol und im Terpentin. Und zwar ließ ich die Korkplatten auf dem Alkohol oder Terpentin so schwimmen und stellte sie auch nachher im Wärmeschrank so auf, daß das Relief nach unten hing. Der Erfolg dieses Verfahrens war sehr viel besser als bei einer anderen Behandlung, da die hohen, zarten Falten und Fortsätze nicht zusammensanken und so das Relief verwirrten. Oft wurden auch frische Reliefs oder solche fixierter Därme zur Kontrolle oder aus anderen Gründen unter Wasser angesehen. In einzelnen Fällen untersuchte ich auch durch Terpentin oder Xylol aufgehellte Reliefs, die nicht getrocknet waren, um Grundformen festzustellen, oder aber ich präparierte ein Trockenrelief oder ein frisches Relief — dann unter Wasser — sorgfältig bis auf die Basis ab. Die Methoden wurden oft alle nebeneinander geübt an ein und demselben Tier. Zum Aufkleben dünner Trockenpräparate benutzte ich geschmolzenen Kanadabalsam, bei dem ein erneutes, unerwünschtes Aufhellen des Reliefs fast immer unterbleibt.

Für mikroskopische Zwecke kann ich von den zahllosen benutzten Fixierungen Pikroformol und ZENKERsche Flüssigkeit am meisten empfehlen. Man soll Darmstücke zur Fixierung niemals längs aufschneiden! Im übrigen hatte ich bei derselben Fixierungsart nicht überall gleich gute Resultate, oft waren sie im Vorderdarm günstiger als im Mittel- oder Enddarm. Die Mikrotomschnitte wurden meist sehr dünn (5 $\mu$) gewählt wegen der kleinen Formelemente. Von den vielen Färbungen wurde die Hämalaun-Eosin-Doppelfärbung im ganzen vorgezogen, daneben kamen gelegentlich aber auch viele andere Methoden zur Anwendung.

Außer den eigenen Untersuchungen wurde natürlich die Literatur eifrigst zu Rate gezogen, insbesondere wurde die „Histoire naturelle des poissons" von CUVIER et VALENCIENNES, die viel in den Literaturnachweisen aufgeführte, leider aber selten gründlich benutzte, eingehend studiert, desgleichen die Arbeiten RATHKES und HYRTLS sowie vieler anderer. Um die in das Studium der Literatur verwandte Arbeit auch anderen nutzbar zu machen, habe ich mich auf die Anregung von Herrn Prof. v. EGGELING und Herrn Geheimrat MAURER dazu entschlossen, das in der Literatur zerstreute Material systematisch geordnet zusammen mit den eigenen Untersuchungen zu veröffentlichen. Da dies Unternehmen ebenso zeitraubend wie mühsam ist, bin ich noch immer nicht damit zu Ende gekommen. Doch wird diese Arbeit bald nachfolgen. In einem dritten Teile werden die Appendices pyloricae einer Betrachtung unterzogen und ebenso die Resultate über die mikroskopischen Darmuntersuchungen mitgeteilt werden. Ferner werde ich später noch einiges über den Vorderdarm und die Mundhöhle der Fische mitteilen und hoffe, noch einmal Gelegenheit zu finden, auf das Schleimhautrelief gründlicher einzugehen. Zu dieser letzten Arbeit liegt ein reiches Material vor, dessen Vervollständigung und kritische Bearbeitung indessen noch viel Zeit in Anspruch nehmen wird.

Ein Verzeichnis der benutzten Literatur sowie ein Register der untersuchten Fische wird dem zweiten Teile dieser Arbeit angefügt werden.

Die Untersuchungen wurden sämtlich im Anatomischen Institut begonnen und auch fast alle dort abgeschlossen. Herrn Geheimrat MAURER bin ich zu Dank verpflichtet für die Ueberlassung eines Arbeitsplatzes sowie für das Interesse, das er dem Fortschreiten der Untersuchungen entgegengebracht hat; desgleichen Herrn Prof. LUBOSCH, der mich in Fragen der mikroskopischen Technik oft in liebenswürdiger Weise mit seinem Rate unterstützt hat.

## Teil I.

# Beiträge zur Charakteristik des Vorder-, Mittel- und Enddarms der Fische und Dipnoer.

Mit 4 Figuren im Text.

Aus der großen Zahl der Naturforscher, die sich mit dem Darmsystem der Fische beschäftigt haben, sind es zwei, denen die Morphologie zu besonderem Danke verpflichtet ist. Der eine ist Heinrich Rathke, der 1824 in seiner äußerst sorgfältigen Arbeit: „Ueber den Darmkanal der Fische" die Begriffe „Munddarm", „Mitteldarm", „Enddarm" einführte und in dieser sowie in seiner späteren Abhandlung: „Zur Anatomie der Fische" zu charakterisieren trachtete. Der zweite ist Carl Gegenbaur, der 1877 in seinen kurzen, höchst geistvollen „Bemerkungen über den Vorderdarm niederer Wirbeltiere", auf Rathke fußend, die Sonderung des Magens und seine spätere Form und Lage zu erklären versuchte und die prinzipiellen Differenzen zwischen dem Vorderdarm und den beiden späteren Darmabschnitten mit Nachdruck betonte.

Rathke rechnete zum Vorderdarm den Schlundkopf, die Speiseröhre und den Magen, sah also bei den mit einem Magen versehenen Fischen den Pylorus als Ende des Munddarms an. Bei den Fischen aber, bei denen er einen Magen nicht fand, wie bei den „Cyprinen", Belone, Gobius niger, Misgurnus fossilis und Cobitis taenia, und ferner (1837) „bei den Syngnathen und Crenilabren", Gobius melanostomus, Blennius sanguinolentus und Atherina Boyeri besteht nach ihm der Vorderdarm nur aus dem gleichfalls mit einer äußeren Ringmuskulatur versehenen Schlundkopfe. Hier ist das Ende entweder wie bei Gobius melanostomus, den Cyprinus-, Syngnathus- und Crenilabrusarten durch eine „von der Schleimhaut gebildete, mehr oder weniger deutliche Klappe" kenntlich, oder aber, es ist die Vorderdarmschleimhaut in der Regel hier aus „einigen groben Längsfalten" zusammengesetzt, derber und fester als in den übrigen Teilen des Darmkanals und scheint nicht geeignet zu sein, an der Verdauung teilzunehmen".

Stehen bei Rathke strukturelle Momente in erster Reihe bei der Entscheidung der Frage, was Vorderdarm sei und wo sich

seine kaudale Grenze finde, so wählt GEGENBAUR, „abgesehen von anderen, eine Scheidung vom Mitteldarm darstellenden Einrichtungen“, die Verbindungsstelle der Leber mit dem Darme als Kriterium der Grenze der beiden ersten Darmhauptabschnitte. Denn „es wird unbestritten bleiben, daß die Leber nicht an beliebiger Stelle sich aus der gemeinsamen Darmanlage sondert, daß vielmehr jene Stelle eine durch die Reihe der Wirbeltiere gleiche ist, daß demnach auch die spätere Mündung des Leberausführganges an gleicher Stelle statthat. Diese Stelle ist der Anfang des Mitteldarms.“

Nun fällt aber die Stelle des Pylorus oder des anderweitig von RATHKE charakterisierten Vorderdarmendes keineswegs in allen Fällen mit der Mündungsstelle des Ductus choledochus zusammen. Vielmehr besteht zwischen der RATHKEschen Grenze und der Lebermündung — die, wie GEGENBAUR offenbar annimmt, zusammenfallen — in nicht wenigen Fällen ein mehr minder großer Zwischenraum, dessen Beurteilung für viele Dinge von einiger Bedeutung ist, z. B. für das Problem der Appendices pyloricae.

Bietet schon die Festlegung der Grenze zwischen dem Vorder- und Mitteldarm einige Schwierigkeit, denn gegen die GEGENBAURsche Argumentierung wird man zunächst kaum etwas einwenden wollen, so verursacht die Bestimmung der Grenze zwischen dem Mitteldarm und dem Enddarm oft weit mehr Kopfzerbrechen.

Bei Selachiern bietet nach GEGENBAURS „Vergleichender Anatomie der Wirbeltiere“ (Bd. II, p. 170) der Enddarm, in die Kloake fortgesetzt, eine bedeutende Kürze, allein es beginnen an ihm mancherlei Differenzierungen. „Die Abgrenzung gegen den Mitteldarm geht von letzterem aus, indem bei voller Entfaltung der Spiralklappe, wie z. B. bei den Notidaniden, diese Klappe mit einer queren Falte den Mitteldarm abschließt. Aus einer solchen bei Rückbildung der Spiralklappe bestehenbleibenden Einfaltung geht vielleicht die scharfe Grenzstelle hervor, welcher wir später begegnen. Eine neue Erscheinung ist ein in die hintere Wand des Enddarms der Selachier mündendes fingerförmiges Organ, dessen Wandung auf einem ansehnlichen terminalen Abschnitte mit Drüsen besetzt ist. Den Chimären fehlt es, dagegen liegen dieselben Drüsen an der der Einmündungsstelle des Schlauches bei Selachiern entsprechenden Stelle des Enddarms (LEYDIG). Die durch eine Art Ausführgang vermittelte Mündung des Schlauches entspricht

genau dem Anfange des Enddarms, indem sie dem Ende der Spiralklappe gegenüber sich findet, so daß das Sekret mindestens der ganzen Enddarmstrecke zugeteilt wird.“ „Den Ganoiden und Teleostei fehlt dieses Gebilde und in der Regel auch die präzisere Abgrenzung gegen den Mitteldarm, allein zuweilen ist der Beginn des Enddarmes bei Teleostei durch eine Falte ausgezeichnet, und sehr allgemein kennzeichnet ihn eine andere Beschaffenheit der Schleimhaut. Auch die Verschiedenheit des Kalibers, bald größere Enge, bald eine schwache Erweiterung, wie diese auch unter den Ganoiden besteht, dient zuweilen als Auszeichnung. Die Erweiterung des Enddarms ist bei einiger Länge nicht selten unter den Knochenfischen.“ Auch Rathkes Angaben über die Befunde bei Knochenfischen stimmen damit im wesentlichen überein.

Betrachten wir zunächst einmal die Grenze des Vorderdarms gegen den Mitteldarm an der Hand der von Rathke gegebenen Kriterien.

Am einfachsten ist die Rathkesche Vorderdarmgrenze entschieden an den mit einem Magen versehenen Fischen festzustellen. Hier stellt der Pylorus das Ende des Vorderdarms dar.

Einen Magen besitzen, soweit mir bekannt ist, unter den Plagiostomen alle Squalaceen und Rajaceen, unter den Teleostomen die Crossopterygier, Holosteer, Chondrosteer und der größte Teil der Teleosteer. Unter letzteren fehlt ein Magen bestimmt den meisten Cypriniden, den Syngnathiden, einigen Gobiiden, den Labriden, Scariden, Callionymiden, einigen Blenniiden und Lepadogaster. Ziemlich sicher fehlt er ferner Stomias boa, den Cyprinodonten, Centriscus, den Scombresociden, Atheriniden und Pholis gunellus. Wahrscheinlich fehlt er ferner Solenostoma und Pegasus und möglicherweise den Plectognathen, den zu den Salmoniden gestellten: Salanx, Retropinna, Nansenia und Bathylagus und vielleicht auch Loricaria, wo nach Stannius kein Magen besteht, doch scheint mir die Sache höchst fraglich zu sein. Wenn Edinger seinerzeit Gasterosteus pungitius einen Magen absprach, so ist ihm hier sicherlich ein Versehen untergelaufen; denn dies Tier hat ebenso entwickelte Magendrüsen wie der dreistachlige Stichling.

Komplizierter liegen die Verhältnisse bei den magenlosen Fischen.

Hierher rechnen unter den Plagiostomen die Holocephalen. Es zählen gleichfalls hierher alle Dipnoer und von den Teleostomi die Familie der Cypriniden bis auf Nemachilus barbatulus, ferner

die Syngnathi, einige Gobiiden — ausgenommen sind Gobius niger und G. cruentus nebst Anarrhichas lupus — die Labriden, Scariden, Callionymiden, wenigstens zum Teil die Blenniiden und Lepadogaster. Für die übrigen oben genannten Fische besteht nur eine mehr minder große Wahrscheinlichkeit des Magenmangels.

Betrachten wir bei diesen Fischen ohne Magen nun den Vorderdarm, so finden wir ihn bei den Holocephalen leicht abzugrenzen. Außer einer äußeren Ringschicht quergestreifter Muskulatur charakterisieren ihn dickere Wände und ein Längsfaltenrelief der Schleimhaut. Eine Klappe von geringer Länge und Entwickelung bildet die scharfe Grenze gegen den Mitteldarm. Dies Verhalten zeigten mir Chimaera monstrosa und Callorhynchus antarcticus. Unter den Dipnoern hat Lepidosiren nach Hyrtl, wie ich Gegenbaur entnehme, keine eigentliche Magenerweiterung des Verdauungskanales, sondern „der Oesophagus geht, ohne an Durchmesser zuzunehmen, in den Darm über. Diese Uebergangsstelle ist durch eine Pylorusklappe bezeichnet.“ Aehnlich verhält sich der Vorderdarm von Protopterus annectens. Auch hier besteht eine Pylorusklappe und ein Längsfaltenrelief im davor gelegenen Vorderdarm. Bei Ceratodus Forsteri finde ich zwar auch Längsfalten, die mit scharfer Grenze nach hinten hin abschließen, allein eine Pförtnerklappe habe ich nicht gesehen. Der einzige Cyprinide, von dem in der älteren Literatur eine Pylorusklappe beschrieben wird, ist Cirrhina, doch ist hier die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß ähnlich wie bei Nemachilus ein Magen besteht. Alle anderen Cypriniden sind nach den meisten Autoren ohne Pförtnerklappe. Indessen machte schon Rathke (1824) die Angabe, daß auch den Fischen, denen ein eigentlicher Magen fehle, trotzdem eine Pylorusklappe zukommen könne. Im allgemeinen sei sie kurz „bei den Karpfen“. Ich selbst fand in der Tat eine solche kurze Klappe als Abschluß des Vorderdarms bei Squalius cephalus und eine Andeutung davon bei Tinca tinca und Aspius aspius. Dagegen vermißte ich sie bei Abramis vimba und Cyprinus carpio völlig. Rathke fand am Vorderdarm der Cypriniden allgemein außen eine Ringschicht von quergestreifter Muskulatur und die Schleimhaut innen zu Längsfalten erhoben, die bei verschiedenen Individuen einer und derselben Fischart der Zahl nach verschieden sind und sich hier und da unter spitzen, nach hinten gekehrten Winkeln verbinden. „Jene Falten sind bei allen Fischen, die keinen eigentlichen Magen besitzen, also bei den Cyprinen, einigen Cobiten . . . hinten glatt abgeschnitten, und zwar immer dann eine

jede in gleich großer Entfernung vom Schlunde, so daß die Grenze aller, oder doch der meisten gleich einem im Darmkanal herumgehenden Ringe erscheint.“ Und zwar reichen alle Falten so weit hinaus wie der Schlundkopf. Im Mitteldarm ist ein sehr abweichendes Schleimhautrelief zu finden. Bei Squalius cephalus, Aspius aspius und bei Tinca tendierten die Längsfalten des Vorderdarms zur Netzbildung. Doch ist in allen Fällen die Grenze gegen den Mitteldarm eine ganz scharfe.

Syngnathus besitzt gegen den Mitteldarm hin nach Rathke eine Klappe, nach Cuvier nur eine leichte Einschnürung. Einen jähen Wechsel des Schleimhautreliefs an jener Stelle führen beide Autoren an. Gobius niger, G. paganellus und G. minutus haben ein Längsfaltenrelief im Vorderdarm und besitzen daselbst eine äußere Ringschicht von quergestreifter Muskulatur. Während G. niger und paganellus eine Pförtnerklappe aufweisen, vermisse ich sie bei G. minutus, doch gibt der plötzliche Reliefwechsel auch hier sofort die Grenze an. Der ähnliche Vorderdarm der Labriden ist wohl sehr oft durch eine Klappe nach hinten hin abgeschlossen. Ich fand das bei Labrus merula, Cuvier-Valenciennes geben es für L. bergylta und Crenilabrus pavo an. Auch Rathke (1837) hat bei Crenilabrusarten eine Klappe gesehen. Ebenso kommt unter den Scariden bei Odax eine Klappe vor. Ob aber bei Labriden oder Scariden eine Klappe besteht oder nicht, stets macht das gröbere Längsfaltenrelief einem zierlichen Mitteldarmrelief unvermittelt Platz. Eine Klappe besitzt auch Lepadogaster, ebenso Centriscus und Pholis gunellus. Dagegen fehlt sie bei Stomias boa, Belone, Atherina, vielleicht auch bei Callionymus und den Cyprinodonten. Längsfalten im Vorderdarm und ein jäher Reliefwechsel an seinem Ende finden sich bei Lepadogaster, Centriscus, Pholis gunellus und Belone, über die anderen Fische herrscht Dunkelheit. Wahrscheinlich gelten aber auch hier die Rathkeschen Charakteristika.

Man erkennt also, daß mit Hilfe der Rathkeschen Methode sich sehr gut in allen bisher bekannten Fällen die Vorderdarmgrenze festlegen läßt.

Werfen wir jetzt einen Blick auf das Verhalten der Leberausführwege zu dieser Grenze.

Ich beginne mit den magenlosen Fischen!

Bei einem 78 cm langen Exemplar von Chimaera monstrosa fand ich die Mündungsstelle des Ductus choledochus $^1/_2$—$^3/_4$ cm hinter dem Vorderdarmende Rathkes gelegen. Etwas größer,

nämlich gleich 2 cm war diese Entfernung bei einem 63 cm langen Exemplar von Callorhynchus antarcticus. Verhältnismäßig gleich groß war die Länge des zwischen der RATHKEschen Vorderdarmgrenze und der Einmündungsstelle der Leberausführwege gelegenen Darmstückes bei Protopterus und Ceratodus. Unter den Cyprinoiden ist nach RATHKE die Mündungsstelle des Gallenganges in den Darm bei den Cobiten von der Pförtnerklappe, „wenn sie sich nach hinten anlegt, durchaus verdeckt". Da dies sich nicht nur auf Nemachilus, sondern auch auf Cobitis und Misgurnus bezieht, ist daran zu erinnern, daß den beiden letzten allgemein eine Pförtnerklappe abgesprochen wird. Bei den übrigen Cyprinoiden ist, soweit bekannt, die Entfernung bis zur Einmündungsstelle des Gallenganges nur gering. Dagegen ist sie ansehnlicher bei Belone. Hier fand ich einmal einen 1,2 cm langen Vorderdarm, und die Länge des übrigen Darms war 12,9 cm. In diesem Falle mündete der Ductus choledochus 1,1 cm hinter der RATHKEschen Grenze. Bei Atherina, den Labrusarten, den Scariden und Gobiiden mündet er dicht hinter derselben, weniger dicht bei Crenilabrus. Wirklich groß scheint die Entfernung aber nur bei Tetrodon reticulatus zu sein, wo nach HYRTL der Gallengang $3^1/_2$ Zoll hinter dem „Magen" in den Darm mündet.

Es besteht also schon bei den meisten Magenlosen ein freilich meist kurzes Zwischenstück zwischen der RATHKEschen und GEGENBAURschen Grenze. Ich bezeichne es fernerhin als „Zwischenstück". Dieses Zwischenstück, ebenfalls noch kurz bei den meisten Magenfischen, gelangt bei einigen von ihnen gleichwohl zu größerer Länge und Differenzierung.

Gleich die Selachier zeigen solche Zustände.

Ganz dicht hinter dem Pförtner mündet hier der Gallengang bei Carcharias glaucus und C. obtusirostris, bei Scyllium canicula, Mustelus laevis, Centrophorus granulosus und Cestracion Philippi; desgleichen nach REDEKE bei Acanthias vulgaris, Dicerobatis giorna und Galeus canis. Größer schon ist die Länge des Zwischenstückes bei Rhinobatis columnae (REDEKE), Zygaena malleus, Scymnus lichia (B. HALLER, HELBING) und einer von mir untersuchten Carchariasart. Lang ist es bei Taeniura lymna (REDEKE), sehr ansehnlich bei Spinax niger (REDEKE) und am meisten entfaltet bei Laemargus borealis (REDEKE) und L. rostratus (HELBING) (siehe Fig. 1, 2 u. 3).

Sehr kurz ist das Zwischenstück bei Crossopterygiern, Holosteern und Chondrosteern und bei der Mehrzahl der Teleosteer.

Aber bei weitem nicht bei allen! Wir betrachten am einfachsten bei Teleosteern die Lage der Einmündungsstelle des Ductus choledochus in ihrem Verhältnis zur Mündung der Pförtneranhänge, da letztere gleich hinter dem Pförtner beginnen. Bei einem großen Teil der Knochenfische mündet der Ductus choledochus zwischen den Appendices und dem Pylorus. Oft aber mündet er in größerer Entfernung von ihm. So mündet er inmitten der Appendices pyloricae bei Labrax lupus, Priacanthus macrophthalmus, Mullus surmuletus, Cottus platycephalus, Holacanthus tricolor, Argyriosus vomer, Zeus faber, Zeus pungio, Lampris guttatus, Acanthurus chirurgus, Naseus fronticornis, Trachypterus leiopterus, Gymnetrus gladius, bei Clupea harengus, Meletta thryssa, Salmo hucho und Macrodon tahira. Aber nicht nur zwischen, auch hinter den Appendices pyloricae kann der Gallengang münden. Er tut es bei Uranoscopus cirrhosus, Otolithus guatucupa, Pogonias fasciatus, Chaetodon striatus, Ch. vagabundus und Ch. capistratus, bei Pomacanthus niger, Mugil cephalus, den Gadus- und Merlangus-Arten, bei Merlucius und Lota. Sehr lang ist das Zwischenstück auch bei Brosmius (bei einer gesamten Mittel- und Enddarmlänge von 55 cm lag die Mündungsstelle des Ductus choledochus 2,9 cm hinter dem Pylorus) und nach Rathke beim Hecht. Rathke vergleicht darum den Darm des Hechtes mit dem der Säugetiere, weil im Gegensatz zu den meisten Fischen „bei ihm der Gallengang in einer beträchtlichen Entfernung vom Pförtner mündet". Freilich stimmen Meckels Angaben damit nicht überein. Indessen konnte ich Rathkes Angabe an zwei Exemplaren vom Hecht bestätigt finden. Beim ersten betrug die Gesamtlänge des Mittel- und Enddarms 35,5 cm, von denen die letzten 6,0 cm auf den Enddarm entfielen; beim zweiten die Gesamtlänge 38,5 cm, von denen 7,5 cm auf den Enddarm kamen. Beim ersten mündete der Ductus choledochus 2,3 cm, beim zweiten genau 4,6 cm hinter dem Pylorus! Diese individuelle Verschiedenheit ist hoch interessant!

Nachdem auf die ungleiche Länge des zwischen der Rathkeschen und Gegenbaurschen Grenze gelegenen Zwischenstückes bei den Fischen hingewiesen ist, soll jetzt das strukturelle Verhalten des Zwischenstückes gewürdigt werden.

Wenn man die Selachier auf unsere Frage hin untersucht, so wird man bald geneigt sein, zu glauben, daß die größere Länge des Zwischenstückes in einem gewissen Verhältnis zur Entfaltung jenes klappenlosen, der Pylorusfalte folgenden Abschnittes steht, der lange unter dem Namen der Bursa Entiana aufgeführt wurde, den

Gegenbaur Bursa pylori nennt und ich mit Helbing nach dem Vorgange Redekes als „Zwischendarm“ bezeichne. Es will nämlich scheinen, daß überall da, wo der Zwischendarm fehlt, auch der Ductus choledochus sofort hinter der Pylorusklappe in den Darm einmündet. Das ist auch wohl meist der Fall, indessen nicht immer! So mündet nach Helbing bei Pristis Perrotteti der Ductus choledochus „in den oberen Abschnitt des Spiraldarms“, und Redeke sagt von Acanthias vulgaris: „In den meisten Fällen liegt die Oeffnung des Gallenganges in der dorsalen Wand unmittelbar über der ersten Spiraltour, einmal fand ich sie halbwegs zwischen der ersten und der zweiten.“ Ja Redeke verallgemeinert diese Angabe sogar noch, indem er angibt: „Die Mündung des Ductus choledochus zeigt sich in ihrer Lage äußerst variabel auch bei Individuen derselben Species. Sie liegt bald hinter, gleichsam versteckt unter der Valvula pylori, bald mehr kaudalwärts, der ersten Windung der Spiralfalte mehr genähert, bisweilen sogar zwischen den beiden ersten Spiraltouren. So fand ich die Verhältnisse bei den meisten Haien und vielen Rochen.“ Man erkennt also ein unbeständiges Verhalten auch am Spiraldarm. Mit der Entwickelung des Zwischendarms aber scheint gleichwohl jene Unbestimmtheit der Gallengangsinsertion zu wachsen. Bei Rhinobatis columnae ist nach Redeke der Zwischendarm „sehr kurz“. „Der Ductus choledochus und der Ductus pancreaticus münden jedoch nicht in den Zwischendarm, sondern rechts oder dorsal, resp. links oder ventral von der ersten Spiraltour.“ Bei Dicerobatis giorna mündet der Gallengang in den vorderen Teil des Zwischendarms „unmittelbar hinter den beiden Pylorusklappen“ (Redeke). Die Spiralfalte von Torpedo marmorata fängt „weit nach hinten an. Auf der Grenze zwischen dem eigentlichen Spiraldarm und dem Zwischendarm liegt die Mündung des Ductus choledochus“. Trygon violacea, pastinaca und Kuhlii sind durch den Besitz eines „ziemlich langen Zwischendarms“ ausgezeichnet. „Der Anfangsteil dieses Zwischendarmes . . . schaut nach vorn. An der Umbiegungsstelle liegt der Anfang der Spiralklappe, deren oberes Ende gerollt erscheint. Der Ductus choledochus mündet noch etwas mehr kaudalwärts und stets in den eigentlichen Spiraldarm. Taeniura lymna schließt sich in jeder Beziehung den eben genannten Formen an, nur ist der Zwischendarm verhältnismäßig etwas kürzer.“ Bei dem Torpediniden Hypnos subnigrum Dum. ist der durch eine tiefe Einschnürung vom Magen abgesetzte Zwischendarm mehr schlauchförmig als gewöhnlich, Laemargus

ausgenommen. Dieser Zwischendarm besteht aus zwei durch eine halbmondförmige Erhebung der posterolateralen Darmwand geschiedenen Abteilungen, in deren hintere der Ductus choledochus mündet (nach Howes s. Redeke). Anders liegt die Mündung an

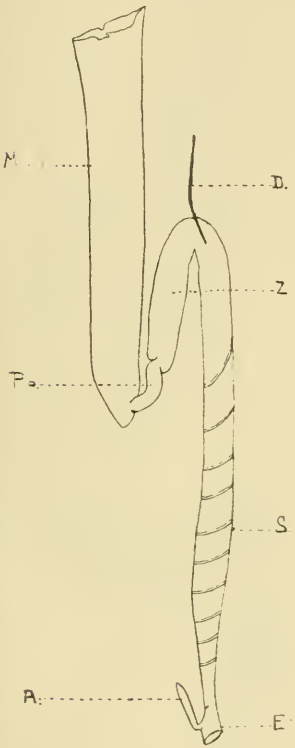



Fig. 1.

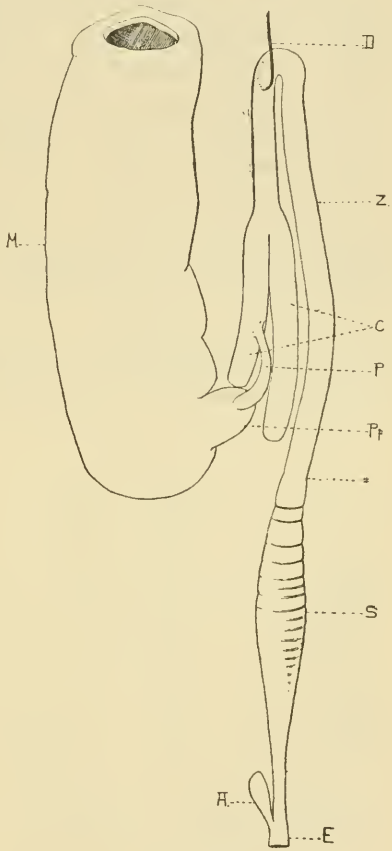



Fig. 2.

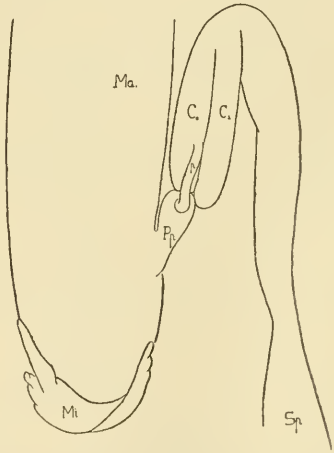
Fig. 1. Darmkanal von Spinax niger, nach Redeke. *M* Magen, *Pp* Pars pylorica desselben, *D* Ductus choledochus, *Z* Zwischendarm, *S* Spiraldarm, *E* Enddarm, *A* fingerförmiges Organ.

Fig. 2. Darmkanal von Laemargus borealis, nach Redeke. *M* Magen, *Pp* Pars pylorica desselben, *P* Pylorus, *C* Zwischendarmcoeca, *D* Ductus choledochus, *Z* Zwischendarm, *S* Spiraldarm, *E* Enddarm, *A* fingerförmiges Organ.

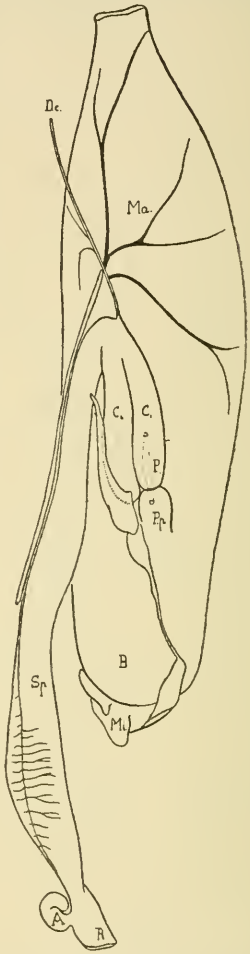
dem langen Zwischendarm von Spinax niger. „Dieser setzt sich nach vorn zu fort und biegt sodann kaudalwärts um. Gerade an der Umbiegungsstelle öffnet sich der Ductus choledochus, und unweit von dessen Mündung liegt der Anfang der Spiralfalte, das Ende

des Zwischendarms" (Redeke). Hieran schließen sich unmittelbar die Befunde bei Laemargus borealis und L. rostratus (Helbing), die aus den Figuren sich erläutern.

Ich komme somit zu dem Schlusse: der stets hinter der Pylorusklappe gelegene „Zwischendarm" der Plagiostomen ist keineswegs durch das Verhalten der Gallengangsmündung zu ihm zu charakterisieren. Der Gallengang mündet bald ganz vorn an seinem Anfang (Dicerobatis), bald mehr in der Mitte (Laemargus), bald gegen Ende (Hypnos, Spinax), bald überhaupt erst hinter ihm in den Spiraldarm (Rhinobatis, Trygon, Taeniura). Es stellt somit unser „Zwischenstück" zwischen der Rathkeschen und Gegenbaurschen




A




B

Fig. 3 A und B. Darmkanal von Laemargus rostratus, nach Helbing. *Ma* Magen, *B* Magenblindsack, *Pp* Pars pylorica, *P* Pylorus, *C* Zwischendarmcoeca, *Dc* Ductus choledochus, *Mi* Milz, *Sp* Spiraldarm, *R* Enddarm, *A* fingerförmiges Organ.

Grenze manchmal den ganzen Zwischendarm dar, manchmal aber nur die Hälfte oder weniger. Es ist also kein morphologisch einheitliches Gebilde, ja es braucht überhaupt nicht zum Zwischendarm zu gehören, sondern kann ein Stück Spiraldarm sein.

Ich schweife hier einen Augenblick von unserem Thema ab, um bei dieser Gelegenheit auf einige Irrtümer aufmerksam zu machen, die über den Zwischendarm der Selachier verbreitet sind.

B. Haller betrachtet in seinem Lehrbuch der vergleichenden Anatomie die doch vom Zwischendarm ausgehenden Cöcalbildungen von Laemargus als zum Vorderdarm gehörend, denn sie seien vor der Pylorusfalte gelegen. Da ich aus diesen Angaben schloß, Herr Professor Haller habe selbst Laemargus untersucht und andere Verhältnisse gefunden, als wie sie von Turner und Gegenbaur dargestellt waren, wandte ich mich brieflich an ihn mit der Bitte, mir seine Auffassung erklären zu wollen, und machte ihn später auf die Arbeiten von Redeke und Helbing aufmerksam. Herr Professor Haller vertrat in einem Briefe an mich trotzdem seine Ansicht weiter und suchte auch mich davon zu überzeugen. Er betonte, daß die Pylorusfalte, hinter welcher sonst sofort der Dünndarm beginnt, bei den Selachiern jenen Zwischendarm, „nach hinten zu" abschließe, „womit dieser als dem Magen zugehörig sich erweist." Woher Herr Professor Haller jene Kenntnis hat, ist mir unklar, jedenfalls nicht aus der Arbeit von Redeke und der von Helbing, auch nicht aus dem Studium der Därme von Rhinobatis columnae, Torpedo marmorata, Trygon violacea und pastinaca, die ich selbst untersucht habe[1]). Redeke und Helbing beschreiben die Pylorusfalte stets als vor dem Zwischendarm gelegen und erwähnen nirgends eine Falte am Ende des Zwischendarms. Auch ich habe stets den Zwischendarm hinter der Pylorusfalte gefunden und nie eine Falte am Ende des Zwischendarms gesehen. Ferner möchte ich darauf hinweisen, daß, wenn Herr Professor Haller an seiner Behauptung noch festhalten will, der „Magen" von Dicerobatis, Spinax und Scymnus lichia — von jenem Autor selbst so abgebildet — der Laemargi und von Hypnos das einzigartige Phänomen bieten würde, daß der Ductus choledochus in ihn einmündet!

Da ich jene dem Zwischendarm angehörenden Blindsackbildungen der Laemargi mit Gegenbaur und anderen als Homologa der Appendices pyloricae betrachte, so glaubte Herr Professor Haller mich gleichsam mit meinen eigensten Waffen, dem Studium der Appendices der Teleosteer schlagen zu können, indem er hervorhob: Der Gallengang münde bei allen mit Appendices pyloricae

1) Inzwischen habe ich auch Spinax niger untersuchen können. Hier liegt die sehr entwickelte Pylorusfalte am Anfang des Zwischendarms, wie bei den anderen Arten, oder richtiger vor dem Zwischendarm, denn sie gehört fast ganz zum Vorderdarm.

ausgerüsteten Fischen vor jenen in den Darm, bei den Selachiern aber hinter den Cöcalbildungen! Letzteres ist völlig richtig, falsch ist nur die Behauptung, daß die Appendices pyloricae der Teleosteer allgemein hinter der Einmündungsstelle des Ductus choledochus gelegen seien. Oder will Herr Professor Haller z. B. bei Brosmius die ersten 14 vor dem Ductus choledochus gelegenen Blindschläuche zum Vorderdarm rechnen, und nur die letzten beiden als Appendices pyloricae betrachten? Was will man dann mit jenen Fischen machen, von denen seit über 70 Jahren bekannt ist, daß der Ductus choledochus in eine Appendix pylorica hineinmündet?

Der Zwischendarm gehört ohne Zweifel zum Mitteldarm und darum nicht weniger, weil Blindsäcke von ihm ausgehen, hinter denen der Ductus choledochus — fast möchte man sagen: zufällig — mündet. Hieran ist festzuhalten: Die Entwickelung des Zwischendarms aus dem Spiraldarm unter Reduktion der Spiralfalte ist ein gemeinsamer Prozeß bei Selachiern und Ganoiden.

Wie hier, so ist Haller mit der ganzen übrigen Darmanatomie in seinem Lehrbuch verfahren. Es mag hier und dort ein Fünkchen Wahrheit in seinen kühnen Ausführungen stecken, aber mit den bekannten Tatsachen stimmt sein Gebäude in fast keinem Punkte überein, wovon sich jeder leicht überzeugen kann, der die im folgenden Teil dieser Arbeit zusammengetragenen Tatsachen auch nur flüchtig durchsieht. Der vergleichende Anatom sollte von den Tatsachen ausgehen, nicht von der Spekulation!

Nachdem die Verhältnisse bei den Plagiostomen klargelegt sind, betrachte ich kurz die Zustände des Zwischenstückes bei den Teleostomen.

Wo sich bei ihnen ein größeres Zwischenstück entfaltet hat, kann es, wie bei Paralepis, Mugil cephalus, Gadus und Merlangus, z. B. der Ausgangspunkt, ja der ausschließliche Ausgangspunkt komplizierter Bildungen werden: der Appendices pyloricae, deren Zahl bei Merlangus carbonarius über 800 beträgt! Aber die Vergleichung liefert die klarsten Beweise, daß trotz jener Sonderungen das Zwischenstück keine morphologische Selbständigkeit beanspruchen kann. Das zeigen Befunde bei Brosmius, Clupea harengus, Meletta thryssa, Salmo hucho, Macrodon tahira usw., wo der Ductus choledochus zwischen den Appendices pyloricae mündet, oder Zustände, wie man sie antrifft bei Platycephalus insidiator, Hemitripterus americanus, Pelor filamentosum, Eleginus maclovinus und bursinus, Amphacanthus siganus, Acanthurus coeruleus und Naseus marginatus, wo sich der Gallengang in eine Appendix pylorica öffnet.

Ebensowenig wie die Lage und Abgrenzung das Zwischenstück als selbständiges Gebilde nachzuweisen vermögen, wie auch die Entwickelung eines komplizierten Appendices-Apparates dazu ausreicht, gibt die feinere Struktur irgendwelche besonderen Kriterien an die Hand. In nichts unterscheidet sich die Muskulatur, in nichts das Schleimhautrelief, in nichts die histologische Struktur vom Mitteldarm. Nicht einmal bei jenen Gadiden, deren Darmkanal gewiß der höchstentwickelte ist, den man bei Fischen findet, bei denen man echte Drüsen nachgewiesen hat[1]), zeigt jener Abschnitt Besonderheiten. Ueberall fand ich auch in den Appendices pyloricae absolut kein besonderes Verhalten, beeinflußt durch die Lage des Gallenganges[2]).

Wenn wir rein anatomisch verfahren, werden wir also unbedingt die RATHKEsche Grenze als die wichtigere ansehen. Aber wir können noch von einem höheren Standpunkt aus den Widerspruch beleuchten, den GEGENBAURS Definition der Vorderdarmgrenze schafft.

Zuvor aber soll kurz auf den Enddarm noch eingegangen werden.

Ich beginne mit den Fischen, deren Darmkanal durchweg am höchsten entwickelt ist, den mit einem Magen versehenen.

Für die Squalaceen und Rajaceen ist die Abgrenzung des Enddarms nach GEGENBAUR oben bereits angegeben. Jene Auffassung ist die allgemein übliche. Neu daran ist nur die hypothetische Ableitung der Enddarmklappe aus der Spiralklappe.

Schwierig ist es, bei den früher unter dem Namen der Ganoiden zusammengefaßten Teleostomen-Gruppen der Crossopterygier, Holosteer und Chondrosteer den Enddarm abzugrenzen. Zwar ist es fast allgemein üblich, das hinter der Spiralfalte bei jenen Tieren gelegene Endstück als Enddarm zu betrachten, ob man indessen hierzu wirklich berechtigt ist, ist mir fraglich. In keinem Falle besteht eine BAUHINsche Klappe. Ferner zeigen Polypterus und

---

1) Motella tricirrata (PILLIET, 1885), Gadus morrhua (THESEN, 1890), Lota (JUNG u. FUHRMANN, 1900), Gadus callarias, G. aeglefinus, Merlangus pollachius, M. carbonarius, M. merlangus, Brosmius brosme, Molva molva (JACOBSHAGEN). Merlucius fehlen Darmdrüsen (JACOBSHAGEN).

2) Alle genannten Gadiden bis auf Motella, die ich nicht histologisch untersuchen konnte, zeigten in den Appendices pyloricae Drüsen wie im Darm, auch Gadus morrhua, wo es THESEN nach JUNG und FUHRMANN bestritten hatte.

Lepidosteus kein besonderes Schleimhautrelief an dieser Stelle, und ob das von Amia als besonders charakteristisch zu bezeichnen ist, möchte ich zurzeit nicht behaupten. Diese Frage ist nur an einem größeren Untersuchungsmaterial zu lösen. Etwas günstiger hinsichtlich des Schleimhautreliefs liegen offensichtlich die Dinge bei den Chondrosteern. Indessen ist hier die Enddarmlänge nicht konstant, ja bei Acipenser rubicundus wurde keine Spur von einem Enddarm in einem Falle gesehen. Die Spiralfalte reichte bis in die Afteröffnung hinein. In allen Fällen, wo am Darmende ein klappenfreies Stück besteht, ist dessen Weite beträchtlicher als eine Spiralwindung. Aber dasselbe ist auch im Zwischendarm der Fall und scheint mit der Rückbildung der Spiralfalte verknüpft zu sein.

Bei den Teleosteern kann der Enddarm bei entwickeltem Magen fehlen. Wenigstens hat man eine Klappe vermißt bei Mormyriden, Silurus glanis, Symbranchus und Theutis hepatus. Von diesen gehören die Mormyriden sicher in eine später zu besprechende Kategorie. Daß in den andern Fällen ein Enddarm doch besteht, der sich nur im Relief ausspricht, mag sein, doch glaube ich nicht daran, da ich etwas derartiges nicht gesehen habe[1]). Bei den allermeisten Fischen besteht jedenfalls — das muß im Gegensatz zu Gegenbaur betont werden — ein Enddarm, der äußerlich oft nicht erkannt wird, innen aber mit einer Klappe beginnt und meist durch ein etwas abweichendes Schleimhautrelief vom Mitteldarm unterschieden ist.

Ein besonderes Verhalten zeigen einige zu den Malacopterygiern gehörigen Fische. Bei diesen Tieren ist das letzte Stück des Darmkanals mit Ring- oder Spiralfalten besetzt, die manche Autoren früher geneigt waren als einen Rest der Spiralklappe bei Teleosteern zu betrachten. Hierher rechnen Clupea, Engraulis, Meletta, Alosa, Salmo, Coregonus und Thymallus, ferner Chirocentrus dorab, Heterotis Ehrenbergii, Alepocephalus rostratus und wahrscheinlich auch alle Mormyriden. Während bei Clupea, Meletta Alosa, bei Salmo, Coregonus, Thymallus und bei Alepocephalus nach vorn zu jene Bildungen früher oder später verschwinden, durchziehen die Spiralfalten von Heterotis und offenbar auch von Chirocentrus den Darm schon vom Pförtner an. Die nicht genau

1) Bei Malapterurus electricus, der inzwischen untersucht wurde, fehlt eine Bauhinsche Klappe sowie irgendeine Sonderung im Relief, die zur Unterscheidung eines Mittel- und Enddarmabschnittes benutzt werden könnte. Hier fehlt ein Enddarm also gänzlich.

bekannten Zustände von Engraulis dagegen dürften sich an die der anderen Clupeiden anschließen. Von den Autoren pflegte bei Clupeiden und Salmoniden bisher der ganze Darm vom Beginn der Ringfalten an als Enddarm bezeichnet zu werden. Allein ich möchte mich dieser Sitte nicht anschließen. In zwei Fällen ist man nach den bisherigen Beobachtungen vielleicht zu der erwähnten Auffassung berechtigt. Der eine wird von Alepocephalus dargestellt, der andere von Thymallus. Bei beiden setzt in der Tat der Ringfaltenteil mit einer ganz besonders entwickelten und gezähnelten Klappe ein, die man als Bauhinsche Klappe bezeichnen könnte. Aber es verdient Beachtung, daß bei Thymallus, wo ich die Verhältnisse selbst kenne, die vorher runden Maschen des einfachen Netzes quergestreckt und polygonal werden, und daß schon einige flache quere Wülste auftreten kurz vor der Bauhinschen Klappe. Der Befund ist genau derselbe, wie ihn v. Eggeling von Salmo fario an jener Stelle abgebildet hat. Gleichfalls ähnlich ist der Befund bei drei von mir untersuchten Coregonusarten. Bei Clupea geht ein einfaches, wenig regelmäßiges, weites Netz allmählich in den Querfaltenabschnitt über, in dem die schrägen und queren Falten höher werden und ganz allmählich einen geraden Verlauf in der Querrichtung des Darmes annehmen. Ganz ähnlich liegen die Dinge bei Meletta sprattus, dagegen täuschen Alosa finta und A. vulgaris namentlich dicht hinter dem Pylorus Längsfalten vor, die aber gleichfalls einem Netzwerk entstammen, wie eine genaue Untersuchung lehrte. Die Querfalten sind sehr zahlreich, aber niedrig, erst am Ende findet man ein ähnliches Netz wie bei Clupea und Meletta und denselben Uebergang in das sogenannte Ringfaltenrelief, das in der Tat denen der Kerkringschen Falten ähnlich ist.

Bedenkt man dies, ferner, daß jenes Klappenstück bei den Clupeiden zumal eine enorme Länge erreicht hat und schon dicht hinter den Appendices pyloricae beginnt [1]), so erscheint es vielleicht doch zweifelhaft, ob man die Grenze des Enddarms wirklich hier zu suchen hat. Ferner ist zu beachten, daß nur bei Clupeiden, offenbar aber niemals bei Salmoniden der Klappenteil bis zum After reicht. Bei Salmoniden besteht stets ein klappenfreies Endstück, woraus sich ergibt, daß nicht der Besitz von Klappen als

1) Am auffallendsten ist das Mißverhältnis des mit einem Netzwerk versehenen Anfangsstückes und des riesigen mit Ringfalten besetzten Abschnittes bei Sardinella aurita.

Charakteristikum des Enddarms jener Tiere anzusehen ist, und da eine vordere scharfe Abgrenzung unseres Stückes durch eine Bauhinsche Klappe in der Regel fehlt, ist es schwer, ein brauchbares Kriterium zu finden. Endlich möchte ich bemerken, daß es wohl kaum angeht, die Bildungen bei Heterotis und Chirocentrus von denen der Clupeiden trennen zu wollen; hier erfüllen jene Spiralfalten aber den ganzen Darm.

Entsprechend ihrer primitiven Vorderdarmentwickelung zeigen die magenlosen Fische vielfach auch hinsichtlich des Enddarms sehr einfache Zustände[1]).

Während Syngnathus, die Gobiusarten, Callionymus, Blennius, Clinus und Lepadogaster eine Bauhinsche Klappe und einen differenzierten Enddarm besitzen und ebenso die wahrscheinlich zu den magenlosen Fischen zu stellenden: Anableps, Centriscus, Belone, Hemirhamphus, Atherina, Pholis und Pegasus, fehlt eine Enddarmklappe bei den Cypriniden-Genera: Catostomus, Cyprinus, Carassius, Barbus, Tinca, Aspius, Idus, Squalius und vielleicht bei allen anderen.

Fehlt bei diesen Cypriniden ein Enddarm oder nur eine Enddarmklappe?

Cuvier und Meckel geben vom Karpfendarmrelief an, daß es ganz in der Nähe des Afters wieder höher werde. Meckel fand hier eine Querrichtung der Falten überwiegend. Indessen erwähnen die anderen Forscher davon nichts, und ich selbst habe bei aller Sorgfalt keine Spur eines Enddarmreliefs auffinden können. Auch bei Aspius aspius, wo man nach Rathkes Darstellung vielleicht ein besonderes Enddarmrelief vermuten könnte, fand ich keine Andeutung einer Differenzierung; auch nicht bei Squalius cephalus, wo man nach der Beschreibung Cuvier-Valenciennes' auf ähnliche Gedanken kommen könnte. Ich gehe wohl nicht fehl, wenn ich auch Idus idus (Rathke) und Gobio fluviatilis (Cuvier), wo die Berichte ähnlich lauten, ein Enddarmrelief abspreche. Offenbar fehlt den Cypriniden jede Spur eines Enddarms. Künftige Untersuchungen werden das zu bestätigen haben.

Es ist also ersichtlich, daß die bei den Plagiostomen leicht zu findende Enddarmgrenze bei den Teleostomi nur in wenigen Gruppen fehlt oder schwer zu definieren ist. Sie fehlt Silurus, Malapterurus, Symbranchus, Theutis hepatus und den Cypriniden, vielleicht den Ganoiden, sie läßt sich nicht feststellen bei vielen Malacopterygiern.

---

1) Ueber die Holocephalen S. 534.

Wir verlassen jetzt die bisher gewählte Betrachtungsweise, die sich im Prinzip an die RATHKES und der älteren Anatomen anschloß, und wenden uns zu einer Vergleichung des Schleimhautreliefs des Darmtraktus. Hierbei werde ich mich an die mir vertrauten Verhältnisse bei den Teleostomen halten und nur gelegentlich einige Bemerkungen über die betreffenden Zustände bei den Plagiostomen und Dipnoern machen, von denen ich nur wenige untersucht habe. Wenn ich im folgenden den Ausdruck „Vorderdarm" gebraucht habe, so meine ich damit den Vorderdarm im Sinne RATHKES.

Als ich vor 3 Jahren meine Untersuchungen über die Appendices pyloricae begann und die Arbeiten RATHKES und v. EGGELINGS über das Relief der Mitteldarmschleimhaut las in der Hoffnung, aus diesem Studium doch noch vielleicht Nutzen für das Verständnis des Schleimhautreliefs in den Appendices pyloricae zu gewinnen, obgleich v. EGGELING eine Beziehung zwischen Ernährung und Dünndarmrelief und somit der vermeintlichen Funktion und dem anatomischen Befund nicht hatte feststellen können, fiel mir auf, wie neben der außerordentlichen Variabilität des Reliefs nach Arten, Familien, Unterordnungen und Ordnungen doch überaus häufig als Grundlage des Ganzen ein Netzwerk wiederkehrt; wie in weit entfernten Gruppen und bei sehr differenter Lebensweise und Ernährung doch meist ein Netzwerk die Grundform des Reliefs bildet.

Da ich von der Notwendigkeit des Gedankens ganz durchdrungen war, daß nur die Funktion des Mitteldarms sich in diesem anatomischen Verhalten widerspiegeln könne, sammelte ich zunächst Angaben über das Relief des Mitteldarms und des höchst ähnlichen Enddarms und wandte der Ernährungs- und Lebensweise der Fische mein Interesse zu. Seit dem Sommer 1910 dehnte ich diese Studien auch auf den Vorderdarm aus, wozu mein aus über 90 Arten bestehendes Material die beste Gelegenheit bot. Die Einzelheiten dieser Untersuchungen werden im speziellen Teil berichtet. Hier soll nur das allgemeine Resultat klargelegt werden.

Ich beginne mit der Betrachtung des Mitteldarmreliefs. Nachdem mir die außerordentliche Häufigkeit der netzförmigen Anordnung der Schleimhautfalten im Mitteldarm der Teleostomen aufgefallen war, fragte ich mich zunächst: ist jenes Netz allgemein verbreitet oder nicht?

Die Untersuchung meines Materials wie der Fischliteratur zeigte, daß ein Netzwerk die Grundform des oft außerordentlich kom-

plizierten und verwickelten Reliefs bildet[1]) im Mitteldarm von Polypterus, Lepidosteus, Amia, Elops*, Clupea, Meletta sprattus, Sardinella aurita, Alosa finta, A. sardina und A. vulgaris, Salmo fario, S. salar*, S. dentex*, S. salvelinus*, Coregonus maraena, C. albula, C. oxyrhynchus, Thymallus thymallus, Osmerus eperlanus, Gonostoma denudatum*, Erythrinus unitaeniatus*, Gymnotus electricus*, Cyprinus carpio, C. Kollarii*, Carassius carassius*, Gobio fluviatilis*, Tinca tinca, Abramis vimba, A. brama*, A. ballerus*, Idus idus*, Blicca björkna*, Squalius cephalus, Scardinius erythrophthalmus*, Nemachilus barbatulus*, Misgurnus fossilis*, Cobitis taenia*, Clarias gabonensis, Silurus glanis*, Pimelodus Stegilichii, Bagrus spec.*, Malapterurus electricus, Callichthys spec., Symbranchus marmoratus*, Anguilla anguilla, Conger conger, Conger niger*, Muraena helena*, Esox lucius*, Anableps tetrophthalmus*, Gasterosteus aculeatus, G. pungitius, Spinachia spinachia*, Belone acus, Exocoetus volitans*, Ophiocephalus striatus, Gadus callarias, G. morrhua, G. aeglefinus, Merlangus carbonarius, M. merlangus, M. pollachius, Molva molva, Lota lota, Brosmius brosme, Merlucius merlucius, Motella tricirrata*, M. maculata*, Phycis mediterraneus*, Perca fluviatilis, Lucioperca zandra*, Aspro asper, A. apron*, Acerina cernua, Labrax lupus*, Serranus cabrilla, S. scriba*, S. hepatus*, Cepola rubescens, Umbrina vulgaris*, Smaris vulgaris*, Oblata melanura, Box salpa, B. boops, Sargus annularis*, Charax puntazzo, Pagellus centrodontus, Chrysophrys aurata*, Mullus barbatus*, M. surmuletus*, Chaetodon ciliaris*, Labrus bergylta*, L. turdus*, L. viridis*, L. merula, L. festivus, Crenilabrus Roissali, Cr. mediterraneus, Cr. fuscus*, Cr. perspicillatus*, Coris julis*, Lachnolaimus aigula*, Scarus cretensis*, Scomber scomber, Auxis Rochei, Sarda sarda, Luvarus imperialis*, Brama Rayi*, Zeus faber*, Pleuronectes limanda, Pl. platessa, Pl. nasutus*, Pl. luscus*, Pl. microcephala, Rhombus maximus, Rh. laevis, Solea solea*, Flesus flesus, Fl. passer*, Gobius niger, G. ophiocephalus*, G. melanostomus*, G. paganellus, G. minutus, Remora remora, Sebastes dactyloptera*, Scorpaena scrofa*, Sc. porcus*, Cottus groenlandicus, C. scorpius, C. gobio, C. niloticus*, Hemitripterus acadianus, Cyclopterus lumpus*, Agonus cataphractus, Trigla gurnardus, Tr. hirundo, Tr. lyra, Tr. spec.*, Peristedion cataphractum*, Trachinus draco, Uranoscopus scaber, Callionymus festivus, C. lyra*, Lepadogaster Decandollei, L. Gouani, L. bicilia-

---

1) Die mit einem * versehenen Tiere habe ich nicht selbst untersucht.

tus*, Anarrhichas lupus*, Batrachus Dussumierii*, Pholis gunellus, Zoarces viviparus, Ophidium barbatum*, Lophius piscatorius, L. budegassa*, Orthagoriscus mola*, Acipenser ruthenus, A. sturio*, A. nasus*, A. Nakarii*, Scaphirhynchus cataphractus, Polyodon folium.

Aber hiermit ist sicherlich die Reihe der mit einem Netzwerk versehenen Fische noch lange nicht beendet. Es fehlt indessen leider vielfach an exakten Angaben, da viele Forscher nur oberflächlich untersucht und die Grundform nicht beachtet haben. Namentlich dürfte dies bei den Cypriniden der Fall sein.

Im Zickzack verlaufende Längsfalten werden Atherina, Chaetodon arcuatus, Ch. triostegus, Ch. ephippium, Pomacanthus arcuatus, Coricus rostratus und Gobius batrachocephalus zugeschrieben. Ich stehe nicht an, zu behaupten, daß bei allen diesen Tieren ein Netzwerk die Grundlage bildet. Man wird mir vielleicht vorwerfen, daß dies ein Tyrannisieren der Literatur sei, das von einer vorgefaßten Meinung ausgehe, allein ich möchte darauf hingewiesen haben, in wie vielen Fällen zickzackartig verlaufende Längsfalten angegeben sind, wo eine gründlichere Untersuchung ein wundervolles Netzwerk zeigte. Ich habe keinen einzigen Fall solcher Falten gesehen, alle erwiesen sie sich als die stärker ausgeprägten Teile eines einfachen Faltennetzes. Dazu kommt, daß von den Chaetodon-Arten bei einer ein Netzwerk beschrieben ist, daß bei den nächstverwandten Formen von Coricus und allen Gobien außer unserer Art Netzwerke bekannt sind.

Einer zweiten Gruppe werden Längsfalten zugeschrieben. Hierher gehören Alepocephalus rostratus, Balistes capriscus [1]), Monacanthus und Ostracion cubicus, ferner Arius Herzbergii, Bagrus bayad, Agriopus verrucosus. Bei Corvina nigra verbinden sie sich hier und da unter spitzen Winkeln, bei Loricaria und Stromateus fiatola sind sie wellenförmig in ihrem Verlauf. Ich möchte auch hier ein Netzwerk annehmen, in dem z. B. wie bei Silurus die Längsfalten bei weitem überwiegen, wie das sehr häufig sich findet (z. B. bei Labrax).

Besonders schwierig ist das sehr interessante Relief der Cypriniden und noch lange nicht gründlich genug untersucht. Ganz einwandfreie, ziemlich regelmäßige, einfache Netze sah ich bei Cyprinus carpio und Tinca, aber schon beim Karpfen beobachtete ich an einigen Orten Zustände, die z. B. bei Aspius

1) Inzwischen fand ich bei Balistes capriscus ebenfalls ein Netz vor, in dem die Längsfalten aber sehr überwiegen (vergleiche den folgenden Teil der Untersuchungen).

und Abramis vimba, Squalius cephalus und offenbar nach v. Eggelings Abbildung bei Barbus fluviatilis in weit größerer Verbreitung anzutreffen sind. War beim Karpfen das Netzwerk zumeist ohne besonderes Hervortreten einer Faltenrichtung, so sind es nunmehr die queren Zickzackfalten, die das Bild beherrschen. Aber bei näherer Betrachtung erweist es sich, daß, wie beim Karpfen, jene Zickzackfalten einem Netzwerk entstammen und nur als dessen am stärksten entfaltete Teile zuerst in die Augen springen. Gestützt auf diese Beobachtung möchte ich eine gleiche Schleimhautanordnung auch bei dem von Cuvier-Valenciennes beschriebenen Catostomus communis annehmen und ebenso bei Cyprinus chrysoprasius (Rathke), Labeo niloticus (Cuvier), Leuciscus rutilus, Chondrostoma nasus, Alburnus lucidus und Pelecus cultratus. Ich glaube mich somit zu dem allgemeinen Schlusse berechtigt, daß auch den Cypriniden ein Netzwerk zukommt, freilich ein meist sehr eigenartiges!

Ob die Zustände, wie sie von Cuvier-Valenciennes von Hemirhamphus angegeben sind, hierher gestellt werden dürfen, möchte ich nicht entscheiden.

Ich schließe hier jene Formen an, bei denen Falten fehlen und nur noch Fortsatzbildungen vorkommen, die an ihrer Basis ganz oder fast ganz getrennt voneinander sind. Dahin gehören die Mugiliden in erster Linie, ferner Ammodytes, Centriscus und wahrscheinlich Tetrodon testudinarius, sowie Callyodon ustus. Für Mugil werde ich im speziellen Teil genügend Gründe anführen dafür, daß man jene regelmäßig gestellten Fortsätze als Ecken eines alten Netzes anzusehen hat (vgl. auch v. Eggelings Abbildung!). Eine Entstehung der Fortsätze aus Falten gab ja schon Rudolphi an. Außerordentlich lehrreich war das Auffinden eines Netzwerkes in einer der Appendices pyloricae. Auch die Bildungen im Darm von Centriscus sind auf ein Netzwerk zurückzuführen. Die von Callyodon ustus sollen in gewundenen Längslinien, die von Tetrodon testudinarius ebenfalls längsgestellt sein. Auch über Ammodytes tobianus herrscht keine genügende Sicherheit.

Es kann nicht genügend betont werden, wie unzuverlässig so oft die Literaturangaben über das Schleimhautrelief sind, und nichts unberechtigter ist, als jene Literatur gegen meine Ableitungen anführen zu wollen. Wer selbst die oft ganz bedeutende Schwierigkeit kennt, die zu überwinden ist, bis ein aus hohen oder doch zarten lappigen Falten gebildetes Schleimhautrelief ganz entziffert ist, wer selbst an den verschiedensten Stellen eines

Darms an einem oder mehreren Exemplaren mit Hilfe der verschiedensten Untersuchungsmethoden den Grundstrukturen nachgeforscht hat, der wird erst zu einer Kritik befähigt sein, und er wird es begreiflich finden, daß die Aufzeichnungen oberflächlicher waren, solange ein nachhaltiges Interesse an jenen Zuständen vollkommen mangelte, das heißt eben leider bis heute. Wenn trotzdem nicht nur die eigenen Untersuchungen benutzt und zitiert wurden, so geschah es zu einem Teil, um Forscher, denen die Möglichkeit gegeben ist, selbst die namhaft gemachten Tiere zu prüfen, auf die unzulänglichen bisherigen Angaben aufmerksam zu machen. Es ist dringend zu wünschen, daß speziell die Cypriniden sämtlich und an einem möglichst reichen Material von Exemplaren verschiedenen Alters neu untersucht würden. Möchte der Umstand, daß der einzelne beim Studium der Darmanatomie kaum glänzende Resultate zu erhoffen hat, in Zukunft nicht davon abhalten, auf eine mühsame Detailforschung auf diesem Gebiet einzugehen.

Es bleiben noch die Reliefs der oben erwähnten Malacopterygier übrig, die sich aus Ring- oder Spiralfalten zusammensetzen. Vielleicht darf man auch das von Meckel beschriebene Relief von Xiphias als verwandt ansehen. Es wurden schon die Gründe erwähnt, die mich dazu bewegen, den Ringfaltenabschnitt nicht einfach als Enddarm anzusehen. Vielmehr enthält der Ringfaltenabschnitt einen großen Teil des Mitteldarms. Es ist wohl unzweifelhaft, daß jene Ringfalten der Salmoniden und Clupeiden mit der Spiralfalte der Selachier und Ganoiden nicht das geringste zu tun haben, daß sie einfache Abkömmlinge der Schleimhaut sind, die aus einem einfachen Netzwerk sich ableiten, aus einem Netzwerk, wie es den ganzen Mitteldarm und die Spiralfalte in ihm bei den Selachiern überzieht. Leider fehlen Angaben über die Ontogenese dieses schönen Reliefs offenbar noch gänzlich. Ich glaube, daß man Chirocentrus und Heterotis hier anreihen muß. Bei Heterotis fand ich Spiralfalten, wie sie sich auch bei Chirocentrus finden sollen. Leider sind die Angaben über diese Dinge nicht ausreichend. Doch kommt nach Hyrtl bei Heterotis eine echte Netzbildung zustande. Man hat es wohl mit einem Netz mit spiraliger Anordnung der ursprünglichen Ringfalten zu tun.

Ich glaube zu dem Schlusse berechtigt zu sein, daß in der Tat das Netzwerk bei Fischen die allverbreitete Grundform des Mitteldarmreliefs darstellt. Selbstverständlich die Grundform allein, aber nicht mehr. Von ihr aus entwickelte sich jene Verschieden-

artigkeit des zierlichen Oberflächenbildes, die im speziellen Teile beschrieben ist und deren Erklärung im letzten Sinne noch sehr fernliegt. Beachtenswert ist besonders die Fülle an individuellen Variationen und der Variationen nach Alter und Größe. Jene Variabilität ist es vorwiegend, die dem Morphologen eine tiefere Erforschung der Ursachen der Reliefbildung erschwert. Nicht morphologische Studien allein werden zum Ziele führen, sondern eine Verbindung jener Studien mit dem kritikvoll unternommenen Experiment. Die große Variationsbreite — auf eine leichte Beeinflußbarkeit jener Bildungen hinweisend — berechtigt zu der Hoffnung, daß es gelingen wird, experimentell Klarheit in das Wesen der Reliefgestaltung zu bringen und ihre Gründe zu erforschen.

Es zeigte sich aber, daß das Relief nicht nur im Mitteldarm, sondern auch im Enddarm vom Netzwerk ausgeht.

Ein Netzwerk besteht im Enddarm von Polypterus, Lepidosteus, Amia, von Albula macrocephala*, Clarias gabonensis, Pimelodus Stegilichii, Callichthys spec., Anguilla anguilla, Conger conger, C. niger*, Muraena helena*, Esox lucius*, Lampris guttatus*, Gasterosteus aculeatus, G. pungitius, Spinachia spinachia*, Syngnathus variegatus*, S. argentosus*, Belone acus, Sphyraena sphyraena, Ophiocephalus striatus, Gadus morrhua, G. aeglefinus, G. callarias, Merlangus merlangus, M. pollachius, M. carbonarius, Molva molva, Brosmius brosme, Lota lota, Motella tricirrata*, M. maculata*, Phycis mediterraneus*, Merlucius merlucius, Perca fluviatilis, Lucioperca zandra*, Aspro apron, Acerina cernua, Labrax lupus*, Serranus cabrilla, S. scriba*, S. hepatus*, Umbrina vulgaris*, Smaris vulgaris*, Oblata melanura, Box salpa, B. boops, Pagellus centrodontus, Chrysophrys aurata*, Mullus barbatus*, Chaetodon ciliaris*, Ch. arcuatus*, Labrus turdus*, L. viridis*, L. merula*, L. festivus*, Crenilabrus Roissali, Cr. mediterraneus, Cr. fuscus*, Cr. perspicillatus*, Coris julis*, Coricus rostratus*, Lachnolaimus aigula*, Scarus*, Scomber scomber, Auxis Rochei, Sarda sarda, Zeus faber*, Pleuronectes platessa, Pl. microcephala, Pl. limanda, Rhombus maximus, Rh. laevis, Flesus flesus, Fl. passer*, Gobius niger*, G. ophiocephalus*, G. melanostomus*, G. paganellus, G. minutus, Remora remora, Sebastes dactyloptera, Scorpaena scrofa*, Sc. porcus*, Cottus groenlandicus, C. scorpius, C. gobio, C. niloticus*, Hemitripterus acadianus, Cyclopterus lumpus*, Agonus cataphractus, Trigla gurnardus, Tr. hirundo, Tr. lyra, Trachinus draco, Uranoscopus scaber, Callionymus lyra*, C. festivus, Lepadogaster Gouani, L. Decandollei, Blennius sanguinolentus*, Bl. lepidus*,

Anarrhichas lupus*, Pholis gunellus, Zoarces viviparus, Ophidium barbatum*, Lophius piscatorius, L. budegassa*.

Ich selbst sah wiederum keinen Enddarm, dem unsere Grundform gefehlt hätte!

Doch sind Längsfalten beschrieben von Bagrus spec., Anableps tetrophthalmus, Polynemus sexfilis, Pinguipes chilensis, Labrus bergylta, Cottus quadricornis, Uranoscopus guttatus, Balistes capriscus[1]), Monacanthus, Ostracion cubicus, Tetrodon hispidus.

Ferner sollen geschlängelte Längsfalten besitzen: Synanceia horrida, Lepadogaster biciliatus und Tetrodon oblongus.

In allen diesen Fällen liegt sicherlich ein Netzwerk vor. Die Schwierigkeit der Reliefuntersuchung und die Ungenauigkeit der Angaben muß auch hier wieder nachdrücklichst betont werden. Ich selbst glaubte eine Zeitlang, daß in der Tat im Enddarm eines großen Zoarces reine Längsfalten zu finden seien. Als ich jedoch später zufällig zwei weitere Enddärme desselben Fisches untersuchen konnte, fand ich, daß jenes erste Relief mich sehr gründlich irregeführt hatte und daß auch bei Zoarces ein ausgesprochenes Netzwerk vorkommt.

Wie im Mitteldarm zeigt auch im Enddarm die Schleimhaut Gebilde, die nicht mehr selbst Netze sind, sich aber von einem Netzwerk mit großer Sicherheit ableiten lassen. Es rechnen hierher besonders die isoliert stehenden Fortsatzbildungen von Charax puntazzo, den Mugilarten und Centriscus und von Fischen, die ich nicht untersucht habe, wahrscheinlich die zottenartigen Gebilde von Ammodytes tobianus, Sargus annularis, Chaetodon triostegus, Ch. ephippium, Brama Rayi, Echeneis naucrates und Tetrodon testudinarius.

Des Ringfaltenreliefs vieler Malacopterygier wurde bereits gedacht.

Findet man nun das Netzwerk als allgemeine oder wenigstens fast allgemeine Grundlage des ganzen Mittel- und Enddarmreliefs der Teleostomi und, wie ich hinzufügen möchte, wohl auch aller Plagiostomi und Dipnoi — wenigstens habe ich keine Ausnahme hiervon gesehen — so heißt es der Ursache dieser allgemein verbreiteten Erscheinung nachzuspüren!

Es liegt zunächst auf der Hand, daß es nicht angeht, in der Art der Ernährung den Grund für die Netzbildung zu suchen.

---

1) Inzwischen fand ich bei Balistes capriscus ein echtes Netzwerk vor, in dem die Längsfalten überwiegen.

Bei allen Arten von Ernährung tritt ja jene Grundform zutage. Ja, nicht nur das, gelegentlich kommen sogar bei ganz differenter Ernährung in ihrer speziellen Ausbildung gleiche oder fast gleiche Reliefs vor. So ist z. B. das Relief im Mitteldarm von Box salpa, Box boops und Charax puntazzo dem mancher Trigla, Zeus, Trachinus, Sebastes usw. oft sehr ähnlich. Gleichwohl sind die Boxarten und Charax als fast ausschließliche Pflanzenfresser anzusehen. Ich fand bei ihnen meist den Darmkanal vom Schlund bis zum After gefüllt — ja bei einem Charax ganz enorm voll gefüllt! — mit Massen in den verschiedensten Zuständen der Verdauung, die sich aus Fucoideen und Florideen fast allein zusammensetzten und nur selten einmal kleine Amphipoden enthielten. Auch das Mikroskop zeigte nichts anders. Dagegen sind die anderen Tiere rein karnivor, deren Ernährung sehr abweichend sich verhält. Es mag an dieser Stelle erwähnt sein, daß sich die Verwandtschaft der Tiere untereinander meist viel deutlicher in ihrem Darmrelief widerspiegelt, als die Lebensweise oder gar die engere Form der Ernährung.

Wenn nicht die Ernährung die Ursache der Netzgrundform im Mittel- und Enddarm sein kann, deshalb, weil dieser Faktor sehr schwankend ist, das Netzwerk aber konstant, so muß es ein anderer Faktor sein, der allgemeine Verbreitung besitzt. Das ist aber die Peristaltik! Die Funktion, welche die stets aus einer inneren Ring- und äußeren Längsfaserschicht zusammengesetzte Mittel- und Enddarmmuskulatur ausübt, ist meines Erachtens die Ursache der Netzbildung. Ueber jene Funktion wissen wir leider noch sehr wenig. Nur dürfte für jeden denkenden Forscher feststehen, daß jene Muskulatur eine tiefere Bedeutung hat.

Wir sehen sie am Fischdarm, wie am Darm der übrigen Vertebraten in ganz wechselnder Entfaltung, in einer Entfaltung, die nicht nur in den einzelnen Darmteilen äußerst verschieden sich verhält, sondern die auch nach Arten, ja nach Individuem deutlichen Schwankungen unterliegt. Daraus muß mit Notwendigkeit der Schluß gezogen werden, daß jene Därme auch physiologisch ungleiche Leistungen vollbringen. Ein Oesophagus, ein Magen, ein Mitteldarm, ein Enddarm, der eine starke Muskulatur besitzt, wird in seinen physikalischen Leistungen von einem dünnwandigen sehr abweichen. Und wenn ein Physiologe wie Pütter an jenen anatomischen Kriterien vorübergeht, so zeigt sich darin eine große Einseitigkeit der Betrachtungsweise.

Jeder, der sorgfältig Darmuntersuchungen bei Fischen macht, kann oft genug beobachten, daß bald der ganze Darm, bald einige

Teile desselben angefüllt, oft prall angefüllt sind mit chymösen oder fäkulenten Massen. Ein andermal findet man den Darm leer, aber kann dann häufig genug sehen, wie zuvor der Fisch beim Fange, oder wenn man ihn aus dem Wasser herausnimmt, um ihn zu töten, ein- oder mehrmals mit einen Ruck im Strahl seinen Darminhalt entleert. Zumal bei Cypriniden sieht man das leicht.

Bei jenen Fischen, deren Darm prall gefüllt ist, findet man die Muskulatur äußerst dünn, oft durchsichtig. Sind nur einzelne Stellen gefüllt, so sieht man deutlich das wechselnde Verhalten der Muskulatur. Um den Nahrungsballen herum zeigt sich die Muskulatur verdünnt, aber auch das Schleimhautrelief ist hier stark verändert. Es ist ganz niedrig geworden, so daß man oft, namentlich bei an sich nicht hohen Reliefs nur noch ganz flache Leisten vorfindet, die um das Vielfache niedriger sein können als vor und hinter dem Ballen. Damit ist klar erwiesen, daß die Darmmuskulatur physiologisch einer sehr starken Dehnung fähig ist, ferner, daß das Relief sich gleichzeitig abflacht, also vom Verhalten der Muskulatur abhängig ist. Da die Muskulatur einer starken Dehnung fähig ist, da demgegenüber das locker mit ihm verbundene Epithel der Schleimhaut ganz oder fast ganz dehnungsunfähig ist, muß bei einem mittleren und minimalen Füllungszustand das Epithel stets eine gefaltete Oberfläche darbieten, und zwar werden die Falten senkrecht zur Richtung der verengenden Kraft verlaufen. Die Muskulatur besteht aus einer inneren Ringschicht, deren Kontraktion also zur Entstehung von Längsfalten führt und aus einer äußeren Längsfaserschicht, deren Kontraktion notwendigerweise zum Auftreten von Ringfalten führen muß. Durch Anpassung der Schleimhaut an beide Muskelsysteme muß es also zur Entstehung eines Netzwerkes an der inneren Darmoberfläche kommen. So mag einmal dereinst das Darmrelief beschaffen gewesen sein. Die physiologischen Funktionen der Schleimhaut aber erforderten eine sehr ausgedehnte Verbreitung von Blut- und Lymphgefäßen unter dem Epithel, und da die prominierenden, in das Darmlumen und somit in die chymösen Massen hineinragenden Falten durch ihre Lage und größere Oberfläche geeigneter als die tieferen Maschen für die Resorptionsvorgänge sein mußten, mußte sich morphologisch die Tendenz geltend machen, das ephemere Netzwerk zu einem konstanten umzuwandeln, in dessen Falten dann die Hauptmenge der zahlreichen Blut- und Lymphbahnen verlaufen. Indessen lag der Grund für das Auftreten eines konstanten Netzes vielleicht doch weniger in der höheren Entwickelung des resorptiven

Apparates, sondern war am Ende auch durch die physikalischen Funktionen der Muskulatur bedingt. Darauf verweisen sehr viele Tatsachen! Es ist ja das Netzwerk eine weitverbreitete Art der Oberflächengestaltung auch außerhalb des Darmsystems. Namentlich findet man es häufig an der Innenfläche muskulöser Hohlorgane. Ich erinnere daran, daß es sich in der Gallenblase des Menschen und sehr vieler Tiere findet, daß es ferner auftritt in der Ampulle des Vas deferens und in den Tuben des Weibes und wohl auch noch an anderen Orten. Auch hier liegen konstante Netzwerke vor. Allein man wird bei dem heutigen Stand unserer Kenntnisse kaum geneigt sein, bei einem dieser Organe einen analogen Reiz anzunehmen, wie ich ihn oben für die Entwickelung des konstanten Darmnetzes angenommen habe. — Daß ich das Vorhandensein jener Netze ebenfalls aus den Wechselbeziehungen zwischen Muskulatur und Schleimhaut ableite, dürfte selbstverständlich sein.

Schon vor längerer Zeit nahmen die bei sero-fibrinöser Pericarditis des Menschen sich auf dem visceralen Pericardblatt abscheidenden Fibrinauflagerungen, die zum Cor villosum führen können, mein lebhaftestes Interesse in Anspruch. Wenn bei einer sero-fibrinösen Pericarditis die Flüssigkeitsmenge so groß ist, daß ein Aneinanderlegen der Pericardialblätter, wenigstens an den am meisten beweglichen Teilen des Herzens, nicht möglich ist, zeigen die sich abscheidenden Fibrinmassen zuweilen eine besondere Anordnung. Es lagern sich nach Kaufmann (Lehrbuch der speziellen pathologischen Anatomie, 1909, p. 5) über dem linken Ventrikel kammartig angeordnete Massen ab. „Letztere sind oft annähernd parallel untereinander und quer zur Längsachse des Ventrikels gerichtet. Auf den dem Vorhofe zu gelegenen Teilen des Ventrikels und über dem Conus pulmonalis, Teilen, welche bei der Herzaktion geringere Bewegungen machen, ist das Fibrin meist in Form dichter Netze oder bienenwabenartiger Lamellen angeordnet.“ „Die Erklärung für diese eigentümliche Anordnung liegt in den unausgesetzten, gleichmäßigen, ausgiebigen Bewegungen des Herzmuskels, vorzüglich bei der Kontraktion.“

Es will mir nun so scheinen, als ob sich das Fibrin an den Orten der schwächsten Bewegung ablagern müsse und daß seine Anordnung ähnlichen oder denselben Gesetzen folge, wie die Verteilung der Sandkörnchen auf einer schwingenden elastischen Platte beim Chladnischen Versuch. Wie hier die ruhenden Knotenlinien Sammlungszentren für den Sand bilden, stellen wohl auch die

physikalischen Zustände des sich kontrahierenden Herzmuskels die Ursache jener gesetzmäßigen Ablagerung des Fibrins dar.

Aehnlich liegen vielleicht die Verhältnisse im Darm! Freilich geht die peristaltische Bewegung möglicherweise (die gleichmäßige Entfaltung der Muskulatur spricht dafür) in fortschreitenden Wellen vor sich. Ob dann beide Muskelschichten gleichmäßig arbeiten oder nicht, muß exakt erwiesen werden. Künftige Untersuchungen physiologischer und anatomischer Art werden Licht in die mathematisch-physikalischen Gesetze der Darmbewegungen bringen. Sie werden auch zu zeigen haben, ob der Vorderdarm zu jenen Vorgängen in einem aktiven physikalischen Verhältnis steht oder nicht. Der Anatomie aber steht noch der exakte Nachweis bevor, ob die Muskulatur des Darmes eine reine Ring- und Längsmuskulatur ist, oder ob sie nicht vielmehr, was mir wahrscheinlich ist, noch weitere Komplikationen aufzuweisen hat.

Da ich den Standpunkt einnehme, daß das Netzwerk die allgemeine Grundform des Schleimhautreliefs der Fische und Dipnoer sowohl im Mitteldarm wie im Enddarm darstellt — daß es auch bei den höheren Vertebraten als Grundform höchstwahrscheinlich fortbesteht, soll nur erwähnt werden; ein reicheres empirisches Material, als es mir zu Gebote steht, wird darüber entscheiden [1]) — da ich ihre Ursache in den mechanischen Vorgängen im Darm sehe, liegt es nahe, zu fragen, ist etwa das ganze Relief ein Produkt der mechanischen Leistungen? Das ist sicherlich keineswegs der Fall! Aber es finden sich noch einige Beziehungen zwischen dem Verhalten der Muskulatur und dem Schleimhautrelief, die kurz erwähnt werden sollen. Vielleicht kann ich später noch einmal auf diese Dinge näher eingehen. Wenn, wie zumeist, die Muskulatur am Anfang des Mittel- oder Enddarms relativ dicker und kräftiger ist als am Ende, womit übrigens gleichzeitig gewöhnlich eine Abnahme des Darmlumens verknüpft ist, so ist stets das Schleimhautrelief auch anfangs höher als hinten, ganz so, wie wir es nach unserer Schleimhauttheorie annehmen mußten. Indessen ist darauf hinzuweisen, daß die absolute Stärke der Muskulatur zur Höhe des Reliefs in keinem bestimmten Verhältnis steht. Unabhängig von der Stärke der Muskulatur ist das Auftreten von zottenartigen Fortsätzen, dagegen scheint ihre Länge doch in Beziehung zur Muscularis zu stehen.

---

1) Beim Menschen finde ich die Ileumzotten in ganz ähnlicher Anordnung wie bei Mugil!

Es wird also ein großer, wichtiger Teil des Reliefs anders erklärt werden müssen als durch die Peristaltik. Ich sehe davon ab, noch weitere Gründe für diese Ansicht anzuführen. Gründliche Studien werden hier Klarheit schaffen. Sie werden zu unterscheiden haben, was stammesgeschichtlich zu beurteilen, und was dem speziellen Einfluß der Ernährung zuzuschreiben ist. Bei letzterem sollte aber beachtet werden, daß unsere physiologisch-biologischen Kenntnisse von den allermaßgebendsten Faktoren noch sehr gering, ja fast gleich Null sind. Wir haben über die Funktion des Fischdarms fast nichts als die, wie später gezeigt werden soll, höchst kritiklosen und fast ganz wertlosen experimentellen Untersuchungen von Krukenberg, Stirling, Blanchard, Decker und Boudouy.

Wer sagt uns, daß zwei Fische, die genau dasselbe fressen, auch genau den gleichen Verdauungsprozeß haben, daß sie Gleichartiges resorbieren? Man darf sicherlich behaupten, daß das nicht der Fall ist. Während man bei Crustaceenfressern z. B. bei manchen Arten noch im Enddarm Chitinreste findet, vermißt man sie bei anderen hinter dem Magen vollkommen. Bei Fischfressern fand ich einigemal noch im späteren Mitteldarm zu meinem Erstaunen noch ganze Wirbel mit den scharfen Spitzen. Bei Coregonus maraena sah ich Schneckengehäuse im ganzen Darm, alle waren durch die Verdauung stark angegriffen, keins aber zerstört. Bei anderen Schneckenfressern fand ich schon im Magen nur noch Trümmer von Molluskengehäusen, im Darm aber nichts mehr.

Unser Problem öffnet der Forschung ein weites und wenig bebautes Feld, dessen Bearbeitung teilweise sehr schwierig sich gestalten wird. Was fehlt, sind vor allem zunächst einmal Tatsachen, deren Beschaffung jedem Biologen ans Herz gelegt werden muß.

Da die Reliefverhältnisse in den vom Mitteldarm ausgehenden Appendices pyloricae in einer besonderen Arbeit gewürdigt werden sollen, wende ich mich jetzt gleich dem Vorderdarm zu, der, wie wir sehen werden, gegenüber den soeben betrachteten Abschnitten sehr verschieden sich verhält.

Ich beginne mit dem Relief des undifferenzierten Vorderdarms.

Es wurde erwähnt, daß sowohl die Holocephalen als auch unter den Dipnoern Protopterus und Ceratodus ein aus Längsfalten gebildetes Vorderdarmrelief besitzen. Auch die magenlosen Teleosteer besitzen Längsfalten, die zwar bei einigen Cypriniden sich in der schon von Rathke beschriebenen Art verbinden,

ja gelegentlich zu einem ganz ungeordneten, lokal beschränkten Netzwerk sich verbinden, aber im ganzen auch hier ihre engen Beziehungen zum allverbreiteten Längsfaltensystem bewahren.

Wenden wir uns jetzt zu den einen Magen besitzenden Fischen! Hier bringt die Sonderung in den kranialwärts gelegenen Oesophagus und den mehr kaudal gelegenen Magen zunächst einen wichtigen Unterschied im Relief zustande. Während der Oesophagus die größten Anklänge an den ungesonderten Vorderdarm im Persistieren des Längsfaltenreliefs im ganzen beibehält, besteht das Relief des Drüsenmagens in einem ein- oder mehrfachen, zarten, meist niedrigen und oft mit zottenartigen Verlängerungen versehenen engmaschigen Netzwerk.

Wir betrachten somit beide Teile gesondert und beginnen mit dem Magen. Wenn im speziellen Teil immer in den Angaben der Autoren von Längswülsten, Runzeln oder Längsfalten als Teilen des Magenreliefs die Rede ist, so stellen diese ganz allgemein ephemere Gebilde dar, die unter dem konstanten Relief liegen und vielfach nicht einmal an einen bestimmten Ort in ihrem Auftreten gebunden sind. Da es aber doch im ganzen als Gesetz gelten darf, daß sich die konstanten Längsfalten des Oesophagus in den Magen hinein als ephemere unter dem Relief fortsetzen, verdienen sie doch bei einer vergleichenden Betrachtung des Vorderdarmreliefs Beachtung. Das eigentliche Magenrelief wird von dem erwähnten engmaschigen Netzwerk gebildet, das zuerst von Rathke beschrieben wurde und ich überall verbreitet fand. In seinen Maschen liegen die Magenkrypten, von deren Grund aus sich die tubulösen Drüsen selten einzeln, meist zu mehreren in die Tiefe senken. Dies Netzwerk kann von ganz wechselnder Höhe sein, je nach dem Füllungszustand des Magens, vielleicht auch nach den Arten. Die Maschengröße ist verschieden bei den Fischen, aber nur in engen Grenzen. Oft ist sie im Magenblindsack oder auch im Pylorusast etwas größer als an den übrigen Stellen. Eine Anbahnung an die Befunde im Darm, oder gar nach Petersen einen kontinuierlichen Uebergang in die Zustände im Darm, sah ich im Pylorusast nicht, auch nicht bei Acanthias. Ja, ich muß betonen, daß die Grenze am Pylorus eine äußerst scharfe ist, wie schon Rathke wußte. Während die dem Magen zugewandte Seite der Pylorusklappe ein Magenrelief trägt, hat die der Darmwand zugekehrte ein ausgesprochenes Darmrelief. Beide berühren sich am Rande, gehen aber nicht ineinander über, genau so wenig, wie das an der durch keinerlei Klappe bezeichneten Vorderdarmgrenze

vieler Cypriniden der Fall ist. Die RATHKEsche Grenze zwischen dem Vorder- und dem Mitteldarm ist eine haarscharfe, die einzig wirklich scharfe im ganzen Darmkanal. Verfolgen wir dagegen die Grenze des Magens gegen den Oesophagus hin, so bietet das Schleimhautrelief hier ganz andere Zustände. Es zeigt sich, daß die Oesophaguslängsfalten sich an der Magengrenze mehr oder minder rasch erniedrigen und zu unscheinbaren Leistchen werden, und daß diese seltener einheitlich, sondern meist rasch sich aufzweigend, in das Netzwerk des Magens übergehen. Oft liegt jene Aufzweigung schon etwas höher, vor dem Oesophagusende, so daß hier dann eine Art Netz besteht, das aber weitmaschiger und unregelmäßiger ist als im Magen. Während oft die an dem Beginn des engmaschigen Netzwerkes sehr leicht kenntliche Magengrenze rings um den Oesophagus herum in gleicher Höhe einsetzt, bieten andere Formen Abweichungen dar. Hier ragt das Magenrelief mit seinen Drüsenmündungen an einzelnen Orten höher, zapfenartig, in den Oesophagus hinauf, oder man findet bei Netzen am Oesophagusende hier schon vereinzelte Drüsenöffnungen.

Wenn wir nach den Ursachen dieses Magennetzes fragen, so ist zweierlei von großer Wichtigkeit.

1) Die Oesophaguslängsfalten setzen sich, wenn auch stark modifiziert, in das Schleimhautnetz des Magens fort, während grobe ephemere Längswülste als Fortsetzung der Oesophagusfalten im Magen fortbestehen.

2) Dieses Netzwerk kommt nur in Drüsenmägen vor, nicht in drüsenlosen.

Diesen letzten Punkt müssen wir noch kurz würdigen. OPPEL kommt das Verdienst zu, die wichtige Entdeckung gemacht zu haben, daß bei Syngnathus, wo man einen undifferenzierten Vorderdarm vor sich zu haben meinte, eine histologische Sonderung gleichwohl besteht, daß man einen vorderen, mit einem mehrschichtigen, an Becherzellen reichen Epithel versehenen Oesophagus von dem mit einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleideten hinteren Vorderdarmstück trennen müsse, das als Magen anzusprechen sei. Leider bin ich mit meinen Vorderdarmuntersuchungen noch im Rückstande, hoffe aber, OPPELS Entdeckung bald noch mehrere derartige Fälle anreihen zu können. Die Tatsache, daß man bei Syngnathus einen Magen findet, der aber noch der Drüsen entbehrt, daß dieser Magen sich in seinem Relief nicht vom Oesophagus unterscheidet, ist höchst beachtenswert und wirft ein Licht auf die Phylogenie des Vertebraten-

magens. Sie zeigt, daß die Entstehung des Drüsenmagenreliefs ein später Vorgang ist, wie dies auch der Uebergang des Oesophagusreliefs in das Magenrelief lehrt. So fällt neues Licht auf die Edingersche Theorie der Ableitung der Drüsen aus Krypten.

Cattaneo bekämpfte sie, weil beim Lachs die Magendrüsen sich bildeten, ehe eine Spur von Schleimhautfalten zu sehen war. Auch Petersen sah in der „gänzlich getrennten ontogenetischen Entwickelung" von Drüsen und Falten einen Hauptgrund, die Edingersche Theorie abzulehnen. Diese ontogenetische Beweisführung meine ich indessen ablehnen zu müssen. Das Auftreten von Magendrüsen ist ein phylogenetisch später Prozeß bei Fischen. Sicherlich sind die Falten weit älter als die Magendrüsen. Das zeigen nicht nur die magenlosen Fische, die alle ein Längsfaltenrelief haben, das beweist auch die eiserne Konstanz, mit der die Längsfaltung als Grundprinzip im Vorderdarm durch die ganze Reihe der Wirbeltiere wiederkehrt, auch da, wo nachher von Längsfalten nichts mehr zu sehen ist. Wie Gegenbaur bereits ausgeführt hat, ist die Entwickelung des Magens an das Wachstum des von der Kiemenhöhle ausgehenden Vorderdarms geknüpft. Die Fische bieten alle Stadien dieser Entwickelung dar. An die Befunde bei Cypriniden und Labriden, wo der Vorderdarm noch ganz ungesondert und kurz ist, schließen sich die von Syngnathus, wo bei differenziertem Vorderdarm bereits eine größere Länge erreicht ist. Dann folgen, bisher noch in weitem Abstand, der aber vielleicht schon in Kürze durch eine gründliche Untersuchung der Gobiiden wird überbrückt werden können, die Fische mit echtem Drüsenmagen.

Auch ich vermag, wenigstens für den Magen, nicht, mich der Edingerschen Theorie anzuschließen, und halte mit Petersen Falten und Drüsen für sehr differente Bildungen, allein die Ontogenie gibt kaum ein klares Bild von der Entstehung des Magens, und ich möchte dem ontogenetisch scheinbar früheren Auftreten der Drüsen als irgendwelcher Falten nicht jene Bedeutung zusprechen, wie Cattaneo und Petersen.

Ich glaube vielmehr, daß das Netzwerk des Drüsenmagens aus dem Längsfaltensystem des undifferenzierten Vorderdarms abzuleiten ist, und daß das selbständige Auftreten von Drüsen, deren Phylogenie noch höchst rätselhaft ist, modifizierend auf das Vorderdarmrelief einwirkte. Indem die Drüsen zu höherer Entfaltung kamen, machte sich die Schleimhaut mit ihrer Muskulatur in höherem Grade selbständig und führte zu der allverbreiteten Netz-

form, während der Einfluß der eigentlichen Magenmuskulatur ein weniger unmittelbarer wurde und in der Bildung ephemerer Wülste seinen Hauptausdruck findet.

Weit mehr Interesse als bisher verdient der Oesophagus. Er wird in Kürze bei Selachiern und Dipnoern durch meinen Freund C. Fahrenholz bearbeitet werden. Möchten die Amphibien und zumal die Reptilien, anderweitig bearbeitet, bald folgen!

Es wurde bereits betont, daß das Relief des Oesophagus der Fische im ganzen außerordentlich ähnlich ist dem des primitiven Vorderdarms.

Bei nahezu allen bekannten Formen kommen Längsfalten vor, ich verzichte darum auf eine Aufzählung der Tiere. Diese Längsfalten haben selten oder nie einen glatten Rand, sondern sind mehr minder gezackt und mit Fortsatzbildungen verschiedenster Art versehen oder bis an ihre Basis zerklüftet. Verhältnismäßig selten treten, wie bei Polypterus, einer Amia calva, Mormyrus spec., Heterotis, Salmo, Coregonusarten und einer Anzahl anderer, Verzweigungen auf, so daß eine Art Netzwerk entstehen kann. Stets sind auch hier das Wesentliche aber die Längsfalten. Nur wenige Fische machen hiervon eine Ausnahme. Es sind dies Alosa sardina, Chanos lubina und Chanos mento. Bei Alosa sardina umlaufen eine Anzahl paralleler Falten die Oesophaguswand in einer Spiraltour, bei Chanos lubina gibt Valenciennes 13 Spiraltouren an, bei Chanos arabicus 20. Die Untersuchung von Alosa sardina lehrte mich, daß jene Spiraltour individuell sehr verschieden entwickelt ist und bei einigen Exemplaren so lang gezogen erscheint, daß sie keine volle Spirale mehr bildet und nur wenig von gewöhnlichen Längsfalten abweicht. Es dürfte darum naheliegen, jene seltenen Spiralfaltenreliefs der Chanosarten auch aus Längsfalten abzuleiten. Die Ursache jener Umbildung dürfte schwer anzugeben sein.

Außer und oft neben Falten kommen auch isolierte Fortsatzbildungen in Gestalt mehr minder dicker Papillen vor. Man ist ihnen begegnet bei Acipenser sturio, A. ruthenus, A. rubicundus, wo sie an Placoidorgane erinnern können, ferner bei Tetragonurus Cuvieri, Mugil cephalus, M. capito, M. auratus, M. chelo, Naseus fronticornis, Scorpis georgianus, Box boops, Caesio tile, C. lunaris, Stromateus fiatola, Str. candidus, Rhombus xanthurus und Seserinus.

Im speziellen Teil werden längsgestellte, lappenartige Papillen bei Scaphirhynchus aus Längsfalten abgeleitet werden, es wird dieselbe Ableitung auch für die quergestellten zackigen Papillen

von Acipenser dort versucht. Auch bei den Mugilarten sind zweifellos Längsfalten der Ausgangspunkt der späteren Papillen, die stets in Längsreihen stehen bleiben. Die einfachsten Zustände finden sich bei Mugil auratus, M. chelo und M. capito, ein sehr hoch entwickelter bei M. cephalus. Auch das Relief von Box boops wird weiterhin aus Längsfalten hergeleitet. Ueber Tetragonurus, Naseus, Scorpis, Caesio, Stromateus, Seserinus und Rhombus fehlt es leider sehr an genauen Angaben, die hoffentlich bald erfolgen werden, da sich an jene Befunde wenigstens bei Caesio, Stromateus, Seserinus und Rhombus sehr interessante Probleme knüpfen. Bei diesen Tieren sind die Papillen hart und werden als Zähne bezeichnet.

Wir finden also, daß dem Vorderdarm der Fische bis auf Chanos und Alosa sardina ganz allgemein ein aus Längsfalten gebildetes oder aus solchen abzuleitendes Relief zukommt, das mit dem Auftreten des Drüsenmagens in diesem zwar als konstantes Relief verloren geht und einem feinmaschigen Netzwerk Platz macht, sich aber in seiner alten Form im Oesophagus forterhält und auch in den schwachen ephemeren Längsfalten des Magens eine Spur zurückgelassen hat.

Es steht in diesem Verhalten der Vorderdarm den übrigen beiden Teilen sehr fern, ja ihnen prinzipiell gegenüber, wie in seiner Vagusinnervation und dem vorwiegenden Vorkommen quergestreifter Muskulatur in seinen Wandungen.

Wir finden von diesem allgemeineren Gesichtspunkt aus also gleichfalls, daß die Rathkesche Grenze wertvoller als die Gegenbaursche ist. Was hat es nun aber mit der Gegenbaurschen Grenze für eine Bewandtnis?

Es zeigte sich, daß die Gegenbaursche Grenze nicht mit der Rathkeschen zusammenfällt. Wie, wenn der Ductus choledochus niemals genau am Mitteldarmanfang gemündet hätte? Wenn die Leber sich dicht hinter dem Mitteldarmanfang, nicht aber genau am Darmanfang entwickelt hätte? Die Ontogenie läßt uns darüber bisher im unklaren. Aber die Tatsache, daß auch bei den magenlosen Fischen der Ductus choledochus niemals ganz genau auf der Rathkeschen Vorderdarmgrenze mündet, legt den Gedanken sehr nahe, daß die Leber ein Stück dahinter ihren Ursprung nahm. Es würde dann die wechselnde Länge des „Zwischenstückes“ nichts darstellen als eine ungleiche Entfaltung des späteren Duodenums der höheren Vertebraten. Diese Lösung dürfte die einfachste sein, und sie findet in der Darmanatomie, soweit ich sehe, nirgends einen Widerspruch.

Indem wir uns nochmals dem Vorderdarm zuwenden, fragen

wir uns, woher mag jener charakteristische Vorderdarm sich ableiten? Bekanntlich hat Gegenbaur diese Frage beantwortet. Er leitete den Vorderdarm von der Kiemenhöhle ab. Und diese Ableitung liegt sehr nahe. Bei den Cypriniden sehen wir vielfach, daß der ganze undifferenzierte Vorderdarm nur ein leicht zu übersehendes, ganz kurzes Rohr darstellt, das gegen die oft ansehnliche Länge des übrigen Darms gar nicht in Betracht kommt. Aber schon bei Belone, Syngnathus, einigen Gobius- und Lepadogasterarten sehen wir es viel ansehnlicher werden, ja bei Syngnathus sich histologisch bereits in einen Oesophagus- und einen Magenabschnitt differenzieren. Mit der Entwickelung des Drüsenmagens — wahrscheinlich würde eine umfassende Untersuchung z. B. der Gobiiden die phylogenetische Reihe in der Magenentwickelung noch sehr vervollständigen — nimmt die Länge und Formenmannigfaltigkeit des Vorderdarms fortwährend zu, bis wir schließlich Mägen wie bei Regalecus glesne, Mugil cephalus und den Mormyriden vor uns sehen. Ueber die Ursachen der mannigfachen Richtung der Vorderdarmentwickelung herrscht Dunkel; der Gegenbaursche Gedanke aber, daß die in ihrer Lage fixierte Leber die Form und Lage des Magens beeinflusse, besteht zu Recht und läßt hoffen, daß auch eine Erklärung der Magenformen nicht allzulange mehr auf sich warten lassen wird. Es läßt sich nach meinen Erfahrungen überraschend deutlich erkennen, wie die erste, den Magen enthaltende Schlinge des Darmkanals an dem einen Ende am Ductus choledochus gleichsam hängt. Aber nicht fällt der Pylorus gerade an jene Befestigungsstelle (siehe Fig. 1, 2 und 3 B). Er eben ist unabhängig, wenigstens innerhalb gewisser Grenzen, von der Form der Magenschlinge. Der Pylorus steht am Ende des aus der Kiemenregion stammenden, vom Vagus noch innervierten und ein Längsfaltenwerk als Grundform aufweisenden Vorderdarms, der ein morphologisch selbständiges Gebilde darstellt, das dem vereinigten Mittel- und Enddarm gleichwertig gegenübersteht. Es stellt somit die Rathkesche Vorderdarmgrenze eine höchst wichtige Stelle dar, gegen die die Mitteldarm-Enddarmgrenze geringe Bedeutung für sich in Anspruch nehmen kann. Und wir sehen ja auch, daß letztere bei den Cypriniden, Silurus, Malapterurus, Symbranchus und Theutis hepatus, und vielleicht den Ganoiden nicht besteht, daß bei vielen Malacopterygiern nur die Willkür bisher eine Enddarmgrenze anzugeben vermag.

Ueberall steht bei Fischen und Dipnoern der Enddarm noch auf einer sehr tiefen Stufe, und wenn auch die winklige Ver-

bindung von Mittel- und Enddarm bei Trigliden, Pleuronectiden, bei Galeichthys und Box, die zur Bildung eines kleinen Enddarmcoecums führen kann, an höhere Zustände erinnert, so zeigt doch die Inkonstanz dieser Verhältnisse, desgleichen die sonst meist höchst geringe Differenzierung in der Länge, Weite, Muskulatur und dem Schleimhautrelief des Enddarms zumal bei Trigla, daß man diese Fortschritte nicht zu hoch einschätzen darf.

Vermag uns nun die Ableitung des Vorderdarms aus der Kiemenhöhle jenes Längsfaltenrelief zu erklären? Diese Frage hat mich lange beschäftigt, aber ich wage nicht, sie jetzt schon zu beantworten.

Beachtenswert ist, daß bei den meisten Teleostomen jene Vorderdarmlängsfalten sich weit nach vorn hin in die Mundhöhle fortsetzen, daß auf ihnen auf der Zunge, am Gaumen, am Vomer wenigstens gelegentlich — meine Untersuchungen darüber sind nicht sehr ausgedehnt — Zahnbildungen und Sinnesorgane anzutreffen sind!

Beachtenswert ist ferner, daß im Oesophagus in manchen Fällen Papillen angetroffen sind, die beim Stör an Hautzähne erinnern, die bei Caesio tile, Caesio lunaris, Stromateus fiatola, Stromateus candidus, Seserinus sowie bei Rhombus xanthurus hart und zahnartig sind oder sein sollen! Haben wir auch hier echte, von Placoidorganen abzuleitende Abkömmlinge des äußeren Keimblattes vor uns? Die Zukunft wird es lehren!

Von sehr großer Bedeutung aber ist eine bereits 1886 erkannte Tatsache, die aber bisher nicht beachtet worden zu sein scheint, nicht einmal von ihrem Entdecker: Macallum. Im Oesophagus von Acipenser rubicundus kommen auf den dicken, fleischigen Papillen Sinnesorgane in großer Zahl vor, die Macallum „taste buds“ nennt und abbildet. Ich selbst fand bei Acipenser ruthenus diese Entdeckung bestätigt, ja auch bei meinen leider nicht gut fixierten Präparaten von Scaphirhynchus cataphractus glaube ich Sinnesorgane auf den längsgestellten Papillen gefunden zu haben. Schon Macallum hob hervor, daß diese Sinnesorgane jenen der Mundhöhle glichen. Aber er bedachte die ektodermale Herkunft dieser Gebilde offensichtlich nicht, denn nirgends drückt er sein Erstaunen aus über diesen Befund, der den herrschenden Anschauungen gegenübersteht.

Fig. 4. Sinnesorgane von einer Oesophaguspapille von Acipenser rubicundus, nach Macallum.

Die ektodermale Mundbucht reicht bei keinem Fische bis zur Kiemenhöhle. Trotzdem fand man bei vielen Selachiern Abkömmlinge von Placoidorganen auch in der Kiemenregion bisher bis genau an den Anfang des Oesophagus! Bei Teleosteern liegen die Dinge ähnlich. Hier sind Sinnesorgane bisher bei Cypriniden, Gadus und anderen (siehe Merkel, Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Rostock 1880) bis zum Anfang des Oesophagus hin gefunden. Ich selbst sah dies bei Tinca tinca und Mugil auratus bis jetzt. Es reicht also schon nach dem heutigen Stand unserer Kenntnisse das Ektoderm sicher bis zum Oesophagus!!

Fahrenholz, der diese Dinge zusammenhängend bearbeitet, wird demnächst über seine Ergebnisse berichten. Bei Acipenser reichen Sinnesorgane, ebenfals dem äußeren Keimblatt entstammend, weit in den Oesophagus hinein bis zum Magen hin [1]), offenbar auch bei Scaphirhynchus!

Es ist die Frage, wo und wieweit man sonst noch im Vorderdarm niederer Wirbeltiere Spuren des Ektoderms findet. Ich selbst werde wenigstens einen kurzen Bericht über meine Ergebnisse bei den Teleostomi bald folgen lassen. Hinsichtlich der Selachier und Dipnoer verweise ich auf die Fahrenholzsche Arbeit.

Die Vorgänge, die sich während des soliden Stadiums des Vorderdarms und der Kiemenhöhle an der Ektodermgrenze abspielen, sind noch keineswegs klar. Undenkbar erscheint es mir keineswegs, daß sich am undifferenzierten, kurzen Vorderdarm der Nachweis wird erbringen lassen, daß der gesamte Vorderdarm dem Ektoderm angehört.

Indessen fehlen für eine solche generelle Abteilung zurzeit noch die Materialien.

Die Längsfalten aus dem Verhalten der Muskulatur abzuleiten, wage ich nicht. Ich werde später auf diese Dinge zurückgreifen.

---

1) Ueber den Begriff des Magens bei Ganoiden werde ich in einer späteren Arbeit eingehend mich äußern.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: NF_40

Autor(en)/Author(s): Jacobshagen Eduard

Artikel/Article: Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. 429-568