

Über die Verbreitung von Zahnbildungen und Sinnesorganen im Vorderdarm der Selachier und ihre phylogenetische Beurteilung.

Von

Curt Fahrenholz, cand. med.

(Aus dem anatomischen Institut der Universität Jena.)

Mit Tafel 6—7 und 7 Figuren im Text.

Unter dem Vorderdarm der Wirbeltiere wird diejenige Strecke des Darmrohres verstanden, welche vorn durch die Mundöffnung gegen die äußere Haut und hinten durch die Pylorusklappe gegen den übrigen Darm abgegrenzt ist.

Der Vorderdarm wird auch als Cephalogaster bezeichnet, um anzudeuten, daß er sich aus dem Teil des Darmrohres entwickelt hat, der ursprünglich dem Kopfteil des Tieres zugeteilt war. An diesem Kopfdarm macht sich infolge seiner großen physiologischen Bedeutung anfänglich für die Atmung, später auch für die Verdauung ein bedeutendes Längenwachstum bemerkbar, das dazu führt, daß sich der Kopfdarm mit seinem hinteren Abschnitt weit in den Rumpfteil des Körpers vorschiebt. Beim primitivsten Zustand des Wirbeltierkörpers, wie er uns im *Amphioxus* erhalten ist, kann man an dem Vorderdarm zwei Abteilungen unterscheiden, eine vordere, den Munddarm, und eine hintere, den Kiemendarm. Durch die bei höheren Formen auftretende progressive Beschränkung der respiratorischen Funktion auf den vorderen Teil dieses zweiten Abschnittes wird noch ein dritter Teil — ursprünglich der hintere Abschnitt des zweiten, respiratorischen Teiles — unterscheidbar, der, nachdem er dieser Funktion entfremdet ist, in den Dienst der Verdauung tritt. Es sind dann, wie das bei allen kranioten Wirbeltieren der Fall ist, drei Vorderdarmabschnitte zu unterscheiden. HAECKEL bezeichnet sie in seiner „Systematischen Phylogenie“ (Teil III) als 1. Munddarm oder Stomodaeum, 2. Schlunddarm oder Pharyngaeum und 3. Magendarm oder Autogaster.

Bei den höheren Wirbeltieren, besonders den Säugetieren, besitzt der Munddarm eine bedeutende Ausbildung. Bei den

Selachiern dagegen stellt er nur die kurze, kaum einige Zentimeter lange Strecke zwischen der Mundspalte und den Spritzlöchern dar. Hier schließt sich an ihn der Schlunddarm oder Kiemendarm an, der eine bedeutendere Entfaltung zeigt und mit seinen Kiemenspalten kaudalwärts das Cranium bereits überragt. Beide Gebilde lassen eine Grenze zwischen sich vollständig vermissen und bieten in ihrer makroskopischen wie mikroskopischen Struktur vollständig gleichartige Verhältnisse. Wir wollen daher im folgenden von einer Trennung dieser beiden Abschnitte absehen und sie als einheitliches Ganzes unter dem Namen „Mund-Kiemendarm“ zusammenfassen.

Dieser Mund-Kiemendarm stellt einen Raum dar, der vorn durch die Mundspalte, seitlich durch die Kiemebogen, ventral durch die Mediantteile des Kiemenskelettes und dorsal im vorderen Abschnitt durch die Basis cranii, im folgenden durch den kranialen Teil der Wirbelsäule und die dazugehörigen Muskelmassen begrenzt wird. Als Grenze gegen den Autogaster kann man den Hinterrand des letzten Kiemebogens betrachten. Wenn damit auch nicht bei allen Haien infolge der verschiedenen Anzahl der Kiemenspalten die gleiche Stelle des Vorderdarmes getroffen wird, so dürfte die Abgrenzung doch mit Rücksicht auf die Phylogenie des Autogasters berechtigt sein, indem man denjenigen Teil des Vorderdarmes als Autogaster bezeichnet, der seine ursprünglich bestehenden Beziehungen zur Respiration aufgegeben hat.

Die Schleimhaut überkleidet die Wände des Mund-Kiemendarmes in vielen Fällen glatt, doch finden sich sehr verbreitet in bestimmten Zügen angeordnete Falten, die auch stellenweise zu deutlichen Netzbildungen führen können. Nicht selten gehen diese Falten kontinuierlich in die Falten des Ösophagus über.

Besonders hervorzuheben sind zwei größere Falten, die sich bei den meisten untersuchten Plagiostomen in sehr ausgebildeter Weise dicht hinter der Zahnreihe der Kiefer, diesen parallel laufend, je eine oben und unten, finden. Diese Falten können sehr verschiedene Formen annehmen, doch ist ihnen allen gemein, daß ihre Oberfläche mit kleineren oder größeren, verschiedenartig gestalteten Papillen besetzt ist.

Ähnliche meist sehr kleine Papillen sind gewöhnlich über die ganze Oberfläche der Schleimhaut des Mund-Kiemendarmes verstreut. Auch auf der medianwärts gerichteten Fläche der Kiemebogen fehlen sie nicht. An den vorderen und hinteren

Rändern der inneren Kiemenspalten findet sich in vielen Fällen ein oft nur eben angedeuteter, manchmal aber sehr entwickelter Reusenapparat. Dieser kann in zwei Formen auftreten, einmal als papillen- oder zapfenartige Erhebung der Schleimhaut (*Acanthias*) oder aber als eine Reihe vergrößerter oder besonders differenzierter Plakoidzähne (*Selache maxima* und *Rhinodon typicum* [vgl. HENDRICKS]).

Der Boden des Mund-Kiemendarmes ist durch die bei allen Plagiostomen sehr wenig entwickelte Zunge ausgezeichnet. Bezüglich der eingehenderen Beschreibung aller dieser Gebilde und auch des Ösophagusreliefs verweise ich auf das den Sinnesorganen gewidmete Kapitel dieser Arbeit.

Der dritte Abschnitt des Vorderdarmes, der Autogaster, bewahrt unter den Selachiern nur bei *Chimaera* (und *Callorhynchus*?) den primitiven Zustand eines undifferenzierten längsgefalteten Rohres. Es läßt sich hier an ihm weder eine magenartige Erweiterung erkennen, noch hat sich histologisch eine besondere Magenregion differenziert. Ich möchte die Tatsache, daß *Chimaera* Magendrüsen vollständig fehlen, schon hier besonders hervorheben, da über diesen Punkt sichere Angaben noch fehlen (vgl. Oppels Lehrbuch, Bd. I, S. 50 und S. 355).

Ich fertigte durch den hinteren Teil des Vorderdarmes von *Chimaera spec.* längere Querschnittserien an, konnte aber nirgends eine Spur von Drüsen entdecken. Vielmehr reicht das geschichtete Epithel bis an die Stelle, wo der Vorderdarm ohne eine deutliche Pylorusklappe in den zottenträgenden Mitteldarm übergeht, den ein sehr hohes Zylinderepithel auskleidet.

Bei allen Rochen und Haien dagegen hat sich, soweit sie untersucht sind, makroskopisch wie mikroskopisch die Sonderung in einen zuleitenden Teil, den Ösophagus und einen verdauenden, mit Drüsen versehenen Magen vollzogen. Der Ösophagus stellt gewöhnlich ein Rohr dar, das an seiner Innenfläche mit Längsfalten versehen ist, doch können die Längsfalten durch große, derbe Papillen (*Acanthias*, *Aetobates*) oder auch durch Querfalten (*Trygon*) vertreten sein.

Der Magen der Plagiostomen hat stets die Form einer Schlinge, deren absteigender Teil, die *Pars cardiaca*, gewöhnlich mit einer scharfen Knickung umbiegend, in den aufsteigenden Pylorusast (*Pars pylorica*) übergeht. Die *Pars cardiaca* bildet die eigentliche Magenerweiterung. Ihre Innenfläche ist im kontrahierten Zustande in grobe, unregelmäßige Falten gelegt, die je-

doch, wie PETERSEN hervorhebt, und wie ich in mehreren Fällen bestätigt sah, bei gefülltem Zustande vollständig verstreichen. Der Übergang in den Pylorusteil bietet bei den einzelnen Arten Verschiedenheiten dar. Entweder gehen beide Teile allmählich ineinander über, indem durch zunehmende Verengung die Pars cardiaca zur Pars pylorica wird, wie das meist bei den Rochen der Fall ist, oder der Übergang in das enge Pylorusrohr ist ein plötzlicher, wie bei den meisten Haien. In diesem Falle kann die Übergangsstelle einmal an dem kaudalen Pol der absteigenden Magenerweiterung liegen, oder sie kann sich etwas vor diesem seitlich finden, in welchem Falle der Magen einen mehr oder weniger entwickelten Blindsack bilden kann. Das enge Pylorusrohr wechselt in seiner Länge sehr. Manchmal besitzt es (z. B. *Spinax niger*) kaum eine Länge von $1\frac{1}{2}$ cm, während es bei anderen Arten (z. B. *Alopecias vulpes*) die bedeutende Länge von 10 cm überschreiten kann. Das Ende des Pylorusrohres mündet unter der Bildung einer deutlichen, meist papillenartig vorspringenden Pylorusklappe, in den folgenden Klappen- bzw. Zwischendarm.

Die komplizierten und differenten Zustände zusammen mit dem Verhalten der Schleimhaut des Magens mit deren Drüsen nötigen zu der bereits von PETERSEN vertretenen Ansicht, daß in dem Magen der Plagiostomen ein hoch differenziertes Organ zu sehen ist, welches sich in seinem Bau weit von den einfachen Verhältnissen der Proselachier entfernt hat.

In das Gebiet des Vorderdarmes fällt nun eine morphologisch sehr wichtige Grenze. Das ist die Grenze zwischen dem ektodermalen und dem entodermalen Gebiete des Vorderdarmes. Der ektodermale Teil entstammt bekanntlich der Mundbucht, die sich in wechselnder, doch nie bedeutender Tiefe während der Ontogenese anlegt. Solange in ihrer Tiefe die Rachenhaut erhalten bleibt, ist in dieser die zweifellose Grenze zwischen Ektoderm und Entoderm gegeben. Nach ihrem Verschwinden erhalten sich aber nur bei *Amphioxus* und *Ammocoetes* Reste in Form des Velums, das dann einen, wenn auch nicht mehr sicheren, Hinweis auf die Grenze bietet. Bei allen gnathostomen Wirbeltieren dagegen verschwindet die Rachenhaut und damit auch scheinbar die Möglichkeit, die Grenze zu bestimmen, vollkommen.

Nach der allgemein herrschenden Auffassung fällt die Ektoderm-Entodermgrenze mit der Grenze des Stomodaeums gegen das Pharyngaeum zusammen, so daß das Mundhöhlenepithel ekto-

dermal, das Kiemendarmepithel dagegen entodermal wäre. Diese Anschauung, die auch HAECKEL in seiner systematischen Phylogenie vertritt, gründet sich lediglich darauf, daß während der Ontogenese an dieser Stelle, solange die Rachenhaut bestand, die Ektoderm-Entodermgrenze sicherlich einmal lag. Wer aber kann dafür bürgen, daß sie sich später nicht verschiebt? Ich habe schon oben darauf hingewiesen, daß die Schleimhaut des Kiemendarmes sich weder in ihrem makroskopischen Verhalten, noch in ihrem mikroskopischen Bau im geringsten von der der Mundhöhle unterscheidet, daß beide sich vielmehr in jeder Beziehung vollkommen gleichen.

Wenn sich schon der Annahme Schwierigkeiten in den Weg stellen, daß zwei Zellarten ganz verschiedener Herkunft — stellt doch die Sonderung in Ektoderm und Entoderm die älteste Differenzierung des tierischen Körpers dar — sich zu in allen Einzelheiten vollständig übereinstimmenden Geweben differenzieren sollten, so werden diese Schwierigkeiten unüberwindlich, wenn wir uns gewisse Eigentümlichkeiten der Pharyngealschleimhaut besonders niederer Wirbeltiere erklären wollen. Vor allen Dingen ist die Annahme ihrer entodermalen Abkunft nicht geeignet, das so verbreitete Vorkommen von Zähnen im Kiemendarm der Fische und Amphibien zu erklären, denn die von RYDER geäußerte Annahme, daß auch das Entoderm imstande sei, Zähne zu bilden, dürfte wohl mit Recht auf allgemeinen Widerspruch stoßen, zumal in neuerer Zeit tatsächlich Beobachtungen gemacht sind, die auf ein Vorrücken des Ektoderms in kaudaler Richtung hinweisen.

Bei seinen Untersuchungen über das Darmsystem der Fische kam mein Freund Dr. JACOBSHAGEN, Assistent am anatomischen Institut zu Jena, zu der Überzeugung, daß wahrscheinlich das Ektoderm bedeutend weiter in den Darmkanal hineinreiche, als man bisher annahm, und er legte mir nahe, mich mit dieser Frage zu beschäftigen, eine Anregung, für die ich ihm auch hier meinen besten Dank sage.

Unter diesen Umständen schien es verlockend, den Spuren des Ektoderms im Vorderdarme einmal systematisch nachzugehen. Als Kriterien für die Ausdehnung des Ektoderms kamen in erster Linie Zahnbildungen und epitheliale Sinnesorgane in Betracht. Ein besonders geeignetes Objekt boten dementsprechend die Selachier dar, da sich bei ihnen in der Bezahnung der Mundkiemenhöhle die primitivsten Zustände erhalten haben, und solche auch in anderer Beziehung am ersten zu erwarten waren.

Außerordentlich zu Dank verpflichtet bin ich dem Direktor der Jenaer anatomischen Anstalt, Herrn Geheimrat Prof. Dr. MAURER, der mir in der liebenswürdigsten Weise sowohl das reiche Material des Institutes zur Verfügung stellte, als auch frisches Material zur mikroskopischen Untersuchung aus Neapel kommen ließ und das regste Interesse an der Arbeit nahm.

Die Arbeit, wie sie hier — abgesehen von einigen Einfügungen — vorliegt, wurde von der medizinischen Fakultät der Universität Jena am 15. Juni 1912 mit dem Preis der Karl-Friedrich Stiftung belegt.

I. Teil.

Zähne.

Die Tatsache, daß sich im Vorderdarm der Haifische und Rochen Zähne nicht nur auf den Knorpeln des Kieferbogens, sondern auch auf der übrigen Schleimhaut der Mund- und Schlundhöhle befinden, ist schon längere Zeit bekannt.

Der erste, der darauf hingewiesen hat, war wohl LEYDIG in seinen „Beiträgen zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie“ (1852). Er erwähnt die Schleimhautzähnen hier von *Hexanchus* und *Raja clavata*. Die betreffende Stelle lautet: „Streift man da mit dem Finger über die Schleimhaut am Gaumengewölbe, so fühlt sie sich rauh an, und die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß schöne 0,135“ und noch größere Zähnen (*Hexanchus*) die Papillen vertreten¹⁾. Der Bau ist derselbe, wie er von den Zähnen des Gebisses gemeldet wurde.“

1873 erwähnt sie TODARO in seiner Arbeit über die Geschmackorgane der Rochen und Haie. Nach ihm findet sich eine Lage von Plakoidschuppen unter dem Epithel der Mund-Kiemendarmschleimhaut und zwar überall mit Einschluß der Kiemebogen, außer auf den beiden Falten, welche hinter dem Mandibulare und Palatoquadratum der Tiere stehen. TODARO gibt diesen Befund für alle von ihm untersuchten Haie an (*Squatina angelus*, *Acanthias vulgaris*, *Mustelus plebejus* und *Scyllium canicula*). Er schließt daran eine kurze Schilderung ihres Baues.

1) Daß die Ansicht, die Zähne „vertreten“ hier die Papillen, irrig ist, werden wir unten S. 420 sehen.

Schließlich führt sie noch HERTWIG 1874 in seiner Arbeit „Über Bau und Entwicklung der Plakoidschuppen und der Zähne der Selachier“ an, und zwar von *Hexanchus* und *Acanthias* auf der Mund- und Rachenschleimhaut und auf den Kiemenbogen.

Eine eingehendere Bearbeitung in bezug auf ihr Vorkommen und ihre Verbreitung fanden die Schleimhautzähne erst in neuerer Zeit. Kurz nacheinander erschienen zwei Veröffentlichungen von STEINHARD (1903) und IMMS (1905), die sich speziell mit ihnen beschäftigen. Trotzdem in diesen Arbeiten ein umfangreiches Material niedergelegt ist, glaube ich doch, nicht auf eine nähere Beschreibung der einzelnen Befunde verzichten zu dürfen, da ich ihren Angaben manches hinzuzufügen habe, besonders in bezug auf gewisse Einzelheiten der Verteilung, die auf bemerkenswerte Beziehungen zu anderen Organen hinweisen. Übrigens war mir die Arbeit von IMMS erst zugänglich, als ich meine Untersuchungen bereits abgeschlossen hatte. Kleine Differenzen in den Angaben erklären sich wohl dadurch, daß die Schleimhautzähne, wenn sie sehr klein sind, oft nicht leicht zu finden sind. Sicherer orientiert man sich über ihr Vorhandensein durch das Gehör, indem man mit einem Metallgegenstand, etwa einem Skalpell, über die Schleimhaut fährt. Eine deutliche Übersicht über ihre Verbreitung kann man sich mühelos dadurch verschaffen, daß man mit einem Bleistift leicht über die Schleimhautoberfläche streicht, wobei sich jedes Zähnchen durch einen schwarzen Punkt markiert.

Die nachfolgende Übersicht, die 42 Arten umfaßt, fußt auf den Resultaten von STEINHARD und IMMS, auf meinen eignen Untersuchungen und auf den mir bekannten übrigen Angaben in der Literatur.

STEINHARD untersuchte: *Heptanchus cinereus*, *Mustelus vulgaris*, *Carcharias glaucus*, *Pristiurus spec.*, *Pristiurus melanostoma*, *Acanthias vulgaris*, *Centrophorus spec.*, *Scyllium Bürgeri*, *Scyllium canicula*, *Galeorhinus japonicus*, *Spinax niger*, *Squatina vulgaris*, *Galeus canis*, *Pristis Perotteti*, *Rhynchobatis djettensis*, *Raja clavata*, *Torpedo marmorata*, *Trygon sephen* und *Chimaera monstrosa*.

IMMS untersuchte: *Heptanchus cinereus*, *Cestracion Philippi*, *Scyllium canicula*, *Chylosecyllium indicum*, *Pristiurus melanostoma*, *Carcharias glaucus*, *Carcharias laticaudus*, *Galeus canis*, *Zygaena malleus*, *Mustelus laevis*, *Acanthias vulgaris*, *Centrina Salviani*, *Rhina squatina*, *Lamna cornubica*, *Rhinobatis productus*, *Myliobatis aquila*, *Raja clavata*, *Trygon valga*, *Torpedo ocellata*, *Chimaera monstrosa*.

Mir standen aus dem reichhaltigen Material des Jenaer Instituts zur Verfügung: *Heptanchus cinereus*, *Hexanchus griseus*, *Chlamydoselachus anguineus*, *Cestracion Philippi*, *Scyllium canicula*, *Scyllium catulus*, *Pristiurus melanostoma*, *Carcharias glaucus*, *Carcharias obtusirostris*, *Galeus canis*, *Zygaena malleus*, *Mustelus vulgaris*, *Mustelus laevis*, *Acanthias vulgaris*, *Spinax niger*, *Rhina squatina*, *Rhinobatis spec.*, *Raja fullonica*, *Raja clavata*, *Trygon pastinaca*, *Trygon violacea*, *Torpedo marmorata*, *Torpedo ocellata*, *Chimaera monstrosa* und *Callorhynchus antarcticus*.

Die Bezeichnung des Kieferbogens will ich als genügend bekannt von der Betrachtung ausschließen (eine neuere Übersicht über die verschiedenen Gebißformen der Selachier findet sich bei DE TERRA). Was die Form der Schleimhautzähne betrifft, verweise ich, soweit sie STEINHARD untersucht hat, auf dessen Angaben.

A. Squalidae.

1. *Heptanchus cinereus*: STEINHARD und IMMS geben an, daß sich Zähnchen in der ganzen Mund- und Rachenhöhle bis zum Ösophagus finden. Nur ein wenige Millimeter breiter Streifen hinter der Ober- und Unterkieferzahnreihe bleibt frei. Die Zähnchen stehen dicht gedrängt, nur auf dem Kiemenbogen weiter, ihre Spitzen sind stets dem Schwanz zugekehrt (STEINHARD).

Ich kann mich mit diesen Angaben nicht ganz einverstanden erklären und gebe daher eine eingehendere Darstellung nach meinem Befund. Ich untersuchte mehrere Exemplare und fand bei allen die gleichen Verhältnisse.

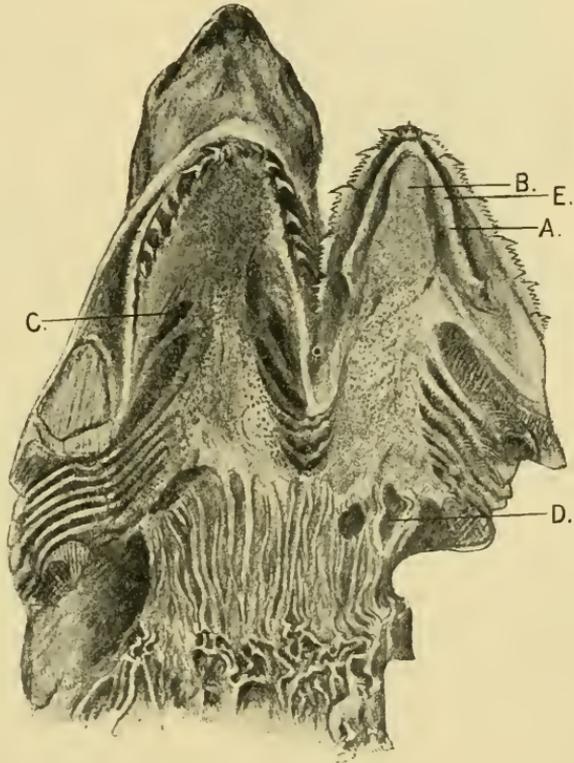
Am Boden der Mund-Kiemenhöhle (vgl. Textfig. 1) beginnt diese Zahnung dicht hinter einer fleischigen Falte, welche die gering entwickelte Zunge vorn und seitlich umgibt. Die Zähne überziehen die ganze Zunge und reichen kontinuierlich über den Boden der Mund-Kiemenhöhle bis zum Beginn des Ösophagus, wo sie ziemlich scharf in einem nach vorn konvexen, flachen Bogen enden. Seitlich setzen sich die Zähne auf die Kiemenbogen fort.

Am Dach beginnt der Zahnbesatz fast unmittelbar hinter der Zahnreihe des Kiefers, so daß nur derjenige Teil der Schleimhaut frei bleibt, welcher sich in Form von wellenförmigen Papillen zwischen die einzelnen Ersatzzahnreihen des Oberkiefers einschiebt. Von der ersten Kiemenspalte an finden sich Zähne nur noch in den seitlichen Partien, die den Kiemenspalten benachbart sind, und setzen sich mit dem Zahnbesatz der Kiemenbogen in Ver-

bindung. Sie fehlen dagegen vollständig in dem medialen Teil des Kiemendarmdaches. Ebenfalls frei von Zähnen ist die Schleimhaut da, wo sie sich — im vorderen seitlichen Teil der Mundkiemenhöhle — zu dem Spritzloch und der ersten Kiemenspalte einseckt. Diese Einsenkung stellt beim lebenden Tier nur eine spaltförmige Vertiefung vor, indem sich ihre mediale und laterale Wand direkt aneinanderlegen. (In der Abbildung ist der Oberkiefer auseinandergezogen, um einen besseren Überblick zu ermöglichen.)

IMMS bemerkt ausdrücklich, daß auf der Vorder- und der Hinterfläche der Kiemenbogen bei einem *Heptanchus cinereus* von 65 cm keine Zahngelände vorhanden waren. Bei einem von mir untersuchten Exemplar von ungefähr gleicher Größe (69 cm) war das ebenfalls so. Dagegen besaß ein offenbar größeres Exemplar (es war nur der Kopf vorhanden) auch an diesen Flächen kleine Zähne, die sich an der Hinterfläche des Bogens bis an den Fuß der Kiemenblätter erstreckten und nur die Stellen frei ließen, wo der knorpelige Kiemenbogen und seine Radien durch die Schleimhaut hindurchschimmerten (vgl. Textfig. 2). An der Vorderseite reicht der Zahnbesatz nicht so weit.

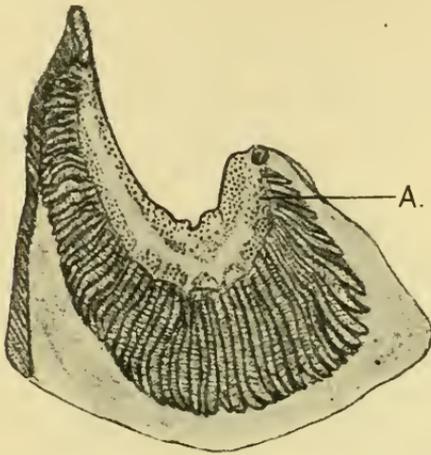
Am dichtesten stehen die Schleimhautzähne auf der Zunge, am Boden vor dem Ösophagus und am vordersten Teil des Daches.



Textfig. 1. Mundkiemendarm von *Heptanchus* (geöffnet), um die Verbreitung der Schleimhautzähne zu zeigen. *A* Unterkieferplatte; *B* Zunge; *C* Spritzloch; *D* Einrisse in die Wandung des Ösophagus; *E* Miliariforme Papillen.

Was die Richtung der Spitzen anbetrifft, kann ich STEINHARDS Angaben zum Teil bestätigen, die Zähne können wohl mit ihrer Spitze im wesentlichen kaudalwärts gerichtet sein.

Doch ist das durchaus nicht immer der Fall, wie mir ein anderes Exemplar bewies, bei dem am Dach des Mundkiemendarmes ein Teil der Zähne mit der Spitze direkt rostralwärts wies. Ich gebe die verschiedenen Befunde durch zwei Skizzen wieder (Textfig. 3a und 3b). Die Pfeile bedeuten die Richtung der Spitzen in den verschiedenen Regionen.



Textfig. 2. Kiemebogen von *Heptanchus cinereus* (Hinterseite) Verbreitung der Schleimhautzähne. A Zahnchen (durch Punkte bezeichnet).

2. *Hexanchus griseus*.

LEYDIG (l. c.) erwähnt das

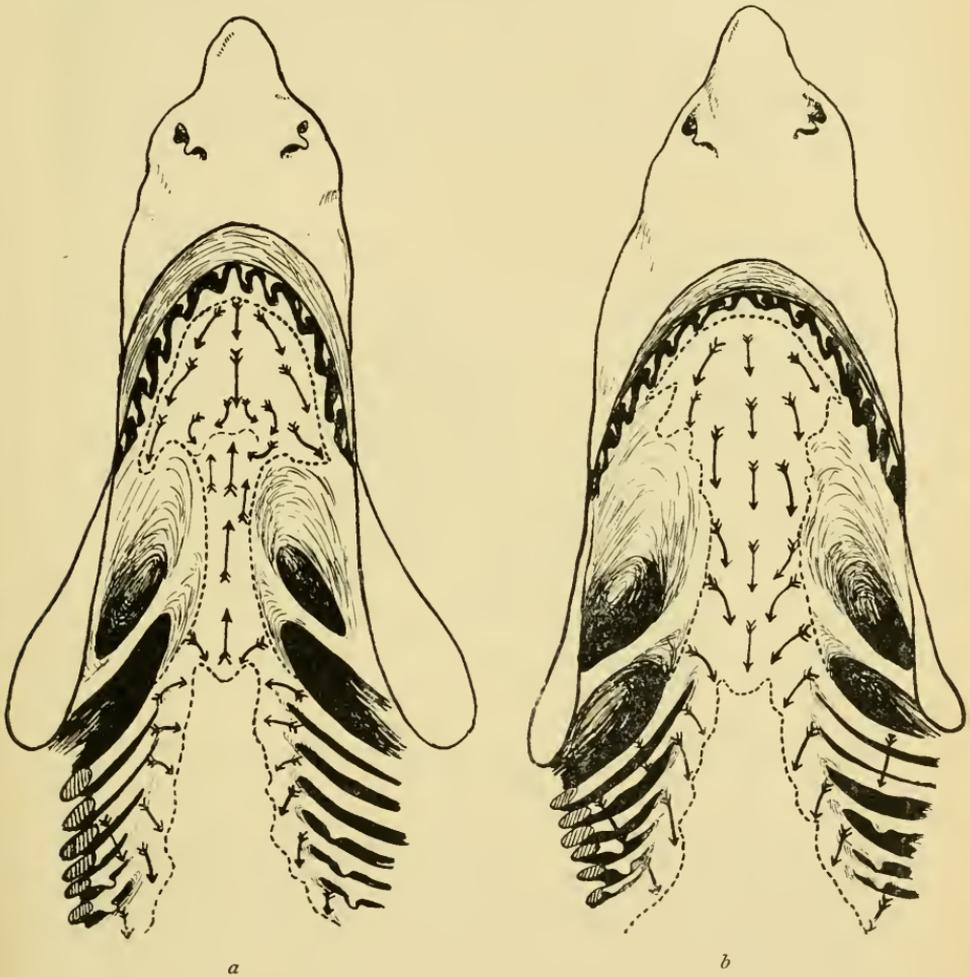
Vorhandensein von Zähnen am Gaumengewölbe. HERTWIG findet sie in der Mundrachenhöhle und auf der die Kiemebögen überziehenden Schleimhaut.

An dem Kopf eines außerordentlich großen Exemplares konnte ich feststellen, daß die Verhältnisse in jeder Hinsicht denen von *Heptanchus* gleichen. Die Bezahnung der Kiemebögen entspricht derjenigen bei den größeren Exemplaren von *Heptanchus*. Die Spitzen der Zähne waren alle nach hinten gerichtet, nur in den Kiemenspalten wiesen sie medianwärts.

3. *Chlamydoselachus anguineus*. Die Schleimhautzähne beginnen unmittelbar hinter den Kieferzahnreihen und reichen bis zum Beginne des Ösophagus. Auch die Falte hinter dem Oberkiefer ist mit Zahnchen besetzt. Die Zähne stehen ziemlich dicht. In der Form unterscheiden sich die des Daches von denen des Bodens. Während bei ersteren ein richtiger Schuppenstachel ausgebildet ist, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist, wird bei den letzteren dieser durch einen stumpfen Höcker vertreten, dessen Oberfläche durch mehrere über sie verlaufende Kämme in eine Anzahl von einzelnen Feldern zerlegt wird. Diese Schleimhautzahnchen ähneln denen von *Rhina* (Nr. 28), nur daß ihre Form infolge einer größeren Anzahl von Kämmen etwas komplizierter erscheint. Von den beiden bei *Chlamydoselachus* auftretenden Formen von Zahn-

chen läßt sich die eine von der anderen ableiten (Taf. 7, Fig. 11 und 12).

4. *Cestracion Philippi* besitzt am Boden auf der Zunge, wie auch am Dach bis in die Höhe der ersten Kiemenspalte Zähne, die sich von den Schleimhautzähnen der übrigen Haie

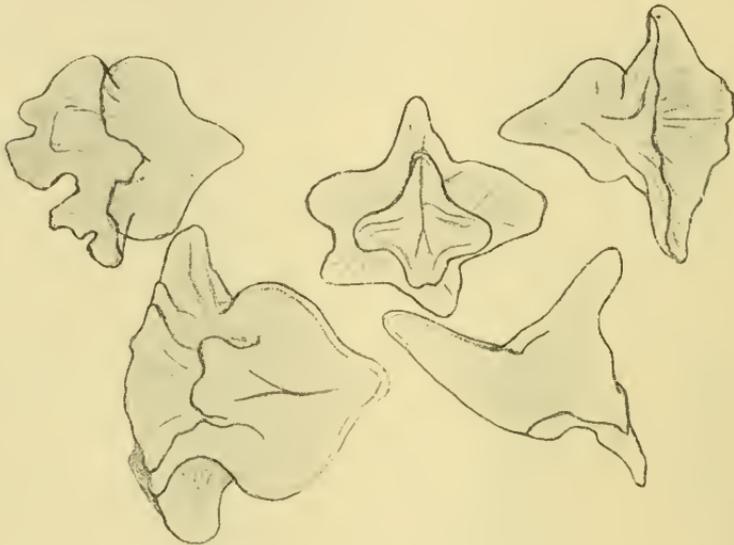


Textfig. 3a u. b. Mundkiemendarmdach von *Heptanchus cinereus*. (Die Pfeile deuten die Richtung der Spitzen der Schleimhautzähne, die punktierte Linie die Grenze ihres Vorkommens an.)

durch ihre bedeutende Größe unterscheiden. Sie bestehen aus einer unregelmäßig viereckigen Basalplatte, auf der sich ein meist schlanker, manchmal aber plumperer, nach hinten gebogener Stachel erhebt (vgl. Textfig. 4).

Angeordnet sind die Zähnnchen gleich denen der äußeren Haut, regelmäßig in schrägen Reihen. Die Zungenzähne haben ihre Spitze nach vorn gerichtet.

5. *Scyllium canicula*. LEYDIG fand keine Zähne in der Schleimhaut, auch STEINHARD und IMMS geben an, daß sie fehlen. Bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Exemplare war ebenfalls keine Spur davon zu finden. TODAROS Angabe, daß *Scyllium canicula* Schleimhautzähne zukommen, beruht auf einem offensibaren Irrtum (vgl. S. 420). Dagegen zeigte sich bei einem größeren Tiere von 66 cm Länge, an dem das Epithel fehlte, im Hinter-



Textfig. 4. Schleimhautzähne von *Cestracion Philippi* (isoliert). Zeiss Obj. A, Ok. 1.

teile des Kiemendarmes — von dem dritten Kiemenbogen an bis zum Ösophagus — am Dach sowohl wie am Boden je eine Insel von anfangs ganz vereinzelt, von der vorletzten Spalte an jedoch etwas dichter stehenden, außerordentlich kleinen Hartgebilden. Auch in den Kiemenspalten schienen einzelne vorhanden zu sein. Diese Hartgebilde zeigten eine ganz unregelmäßige Gestalt und waren regellos verteilt, indem oft mehrere nestartig zusammensaßen. Ihre Isolation gelang leider nicht.

6. *Scyllium catulus*. Zähne fehlen in der Schleimhaut des Mund-Kiemendarmes vollständig.

7. Bei *Scyllium Bürgeri* dagegen finden sich noch in der Schleimhaut der Kiemenbogen regellos verstreute Zähne in

wenigen Exemplaren. Ihre Gestalt ist ähnlich derjenigen der dreispitzigen Hautzähnen, nur sind gewöhnlich die beiden lateralen Spitzen weniger ausgebildet (STEINHARD).

8. Bei *Chyloscyllium indicum* sah IMMS Zähne unregelmäßig über die Auskleidung des Mundes und des Pharynx verteilt. Sie fehlten jedoch auf den Kiemenbögen.

9. *Pristiurus melanostoma*. Zähne sind nach STEINHARD auf die Kiemenbogenschleimhaut beschränkt. Ich konnte an anderen Stellen ebenfalls keine entdecken. Bei einem von IMMS untersuchten jungen Exemplare von 14 cm Länge fehlten alle Zahnbildungen.

10. Dagegen finden sich bei einem diesem offenbar sehr nahestehenden *Pristiurus spec.?* nach STEINHARD auch am Gaumen bis zur ersten Spalte und an einigen Stellen auf der Zunge Zähne, wobei sich die Zähne des Gaumens von denen der Zunge durch ihre Gestalt unterscheiden (vgl. STEINHARDS Abb.).

11. *Carcharias glaucus* untersuchte STEINHARD an einem beschädigten Exemplare. Er fand hier Zähne bis zum Ösophagus (von der gleichen Gestalt wie die Hautschuppen), doch konnte er nicht erkennen, ob sich freie Stellen fänden. Ich konnte Zähne im vorderen Teile des Mund-Kiemendarmes sowohl oben wie unten feststellen. Am Gaumen reichen sie etwa bis an den ersten Kiemenbogen, am Boden saßen sie auf dem Vorderteile der Zunge. Am Dach fanden sich sonst keine. Dagegen zeigte sich am Boden in der Höhe des letzten Kiemenbogens ein mit einem breiten Ende nach vorn sehendes keilförmiges Feld mit Zähnen besetzt. Seine Gestalt entspricht dem darunterliegenden Cardiobranchiale, das nach hinten stark verlängert ist. Außerdem war der Hinterrand der Kiemenbogen mit Plakoidzähnen besetzt, die sich ungefähr einen Millimeter weit in die Kiemenspalten erstreckten. Darauf folgt ein zahnfreier Streifen, und hinter diesem beginnt der Zahnbesatz von neuem, um erst am Fuß der Kiemenblättchen zu enden.

12. *Carcharias laticaudus*. IMMS Untersuchung von vier Exemplaren von 18—42 cm Länge ergab, daß die Mundhöhle bis in die Höhe der ersten Kiemenspalte dicht mit kleinen Zahnbildungen bedeckt war. Im Gebiete des Pharynx wurden sie nur am inneren konkaven Rande der Kiemenbogen gefunden. Bei einem fünften Exemplare (26 cm lang) waren nur einige Zähne auf dem Kiemenbogen zu finden.

13. *Carcharias obtusirostris* ließ Schleimhautzähne vermissen. Auch auf dem Kieferbogen zeigten sich eigentümliche Verhältnisse, insofern ich keine funktionierende Zahnreihe auf den Kiefern sehen konnte, sondern nur an ihrer Hinterfläche, also in der Ersatzleiste, trotzdem das Exemplar schon 40 cm maß.

14. Für *Galeus canis* geben STEINHARD und IMMS richtig an, daß die Zähne den ganzen Mund-Kiemendarm bis zum Ösophagus und die Kiemenbogen bis unmittelbar an den Fuß der Kiemenblätter überziehen. Zahnlos sah ich nur die beiden Falten hinter dem Ober- und Unterkiefer, die Unterseite der Zunge und die Stelle der Schleimhaut, welche dem Gelenk zwischen dem dorsalen und ventralen Teile des Kiemenbogens auflagert. Doch bildeten die Zähne am hinteren Teile des Daches nicht wie an den anderen Stellen einen kontinuierlichen Überzug, sondern ließen stets die Täler zwischen den sich hier findenden feinen Längsfalten frei.

15. *Galeorhinus japonicus* fehlen Schleimhautzähne (STEINHARD).

16. *Zygaena malleus*. Der Mund-Kiemendarm zeigt in seinem größten Teile einen sehr dichten Besatz von Zähnen, die so klein sind, daß sie der Schleimhaut ein samtartiges Aussehen verleihen. Wenn man ein Stückchen der Schleimhaut abpräpariert und in hellem durchfallendem Licht bei Zusatz von Kalilauge mit schwacher Vergrößerung (Zeiss-Obj. A., Ok. 4) von oben betrachtet, so sieht man, daß die Zähnchen gleich denen des Integumentes sehr regelmäßig verteilt sind und so eng stehen, daß die rhombischen Basalplatten einander fast berühren. Der nach hinten gebogene Schuppenstachel zeigt, von oben gesehen, eine breite, herzförmige Gestalt. Er hat gewöhnlich nur eine Mittelspitze, doch zeigen sich sehr häufig auch deutlich dreispitzige Zähne. Zwischen beiden Formen finden sich alle Übergänge. Über die Mitte des Stachels verläuft ein flacher Kamm, der in die Mittelspitze ausläuft (vgl. Taf. 7, Fig. 13).

Die ganze Oberfläche zeigt eine deutliche Felderung.

Zwischen den Zähnen finden sich verstreut kleine zahnfreie Lücken, die ungefähr die Größe eines Zahnes haben. Ob sie durch Ausfall einzelner Zähne entstanden waren, oder andere Bedeutung (Sitz von Geschmackspapillen) haben, konnte ich nicht entscheiden, da an dem Exemplar das Epithel nicht erhalten war.

Am Dach des Mund-Kiemendarmes beginnt der Zahnbesatz dicht hinter der zahnfreien Oberkieferfalte und reicht in seiner

Vollständigkeit bis zur zweiten Kiemenspalte, doch setzen sich darüber hinaus Zähne auf den hier beginnenden flachen Längsfalten noch eine Strecke weit fort. Besonders deutlich ist das der Fall auf den seitlichen Teilen, wo die Zähne auf den Falten bis zur vierten Spalte reichen können.

Der Boden ist von dem Vorderrande der Zunge bis zum Ösophagus dicht mit Zähnen besetzt. Interessant ist hier die hintere Grenze des Zahnbesatzes. Er endet ganz plötzlich, indem er genau die hintere Grenze des letzten Kiemerbogenknorpels und seiner Copula, die direkt unter der Schleimhaut liegt, nachzeichnet, in der Form eines umgekehrten **w** (**▲**).

Die Kiemerbogen zeigen die gleiche Bezahnung, die ventral direkt in die des Bodens übergeht, während sie dorsal an den hinteren Bogen plötzlich endet. Die letzten Kiemerbögen zeigen, wie das öfter bei Haien der Fall ist, am dorsalen medialen Ende ihren Hinterrand zu einer lappenartigen Zunge verbreitert, die die Kiemenspalte an ihrem dorsalen Ende begrenzt. Dieser lappige Fortsatz ist bei *Zygaena* noch mit Zähnen besetzt. In den Kiemenspalten reichen die Zähne bis unmittelbar an die Kiemtblättchen. Die Spitzen aller Zähne sind nach hinten gerichtet.

17. Von *Mustelus vulgaris* gibt STEINHARD als Verbreitungsgebiet der Schleimhautzähnen den gesamten Mund- und Kiemendarm bis zum Ösophagus an, wo die Zähne plötzlich mit einer zackigen Linie ohne jeden Übergang endigen. Ich kann das bestätigen. Der Zahnbesatz erstreckt sich über die ganze Mund- und Kiemendarmschleimhaut, sowohl oben wie unten bis zum Ösophagus, wo er scharf endet. Die zackige Form der Grenze am Dach kommt dadurch zustande, daß die Zähnen auf den in die Ösophagusfalten übergehenden Längsfalten des hinteren Kiemendarmabschnittes sich weiter fortsetzen, als in den Tälern zwischen ihnen. Am Boden, wo diese kleinen Falten fehlen, zeigt sich der Hinterrand des bezahnten Feldes auch nicht zackig. Interessant war die Tatsache, daß sich hinter der scharfen Grenze noch einzeln stehende Zähne fanden.

Die Kiemerbogen sind ebenfalls dicht mit Zähnen besetzt, die sich in den Kiemenspalten bis fast an die Kiemtblätter erstrecken.

Besonders hervorzuheben erscheint mir, daß auch auf dem Kamm der Ober- und Unterkieferfalte die Zähne nicht fehlten. Es sind *Mustelus vulgaris* und *Chlamydoselachus anguineus* die

einzigsten Arten, die diesen Befund zeigen, und zwar stellt er offenbar nicht eine individuelle Variation dar, da ich ihn bei mehreren Exemplaren antraf. Frei von Zähnen sah ich nur die spaltförmigen Vertiefungen, die vorn und hinten diese Falten begrenzen, die Mundwinkel, d. h. die Stellen über den Kiefergelenken und die Berührungsstellen der oberen und unteren Kiemenbogenknorpel, ebenfalls über den Gelenken.

Die Zähne stehen so dicht, daß sich die Schuppenteile gegenseitig dachziegelartig überdecken.

18. Sehr ähnlich wie bei *Mustelus vulgaris* verhält sich die Bezahnung bei *Mustelus laevis*. Doch reicht der Zahnbesatz am Dach nicht ganz bis zum Ösophagus. In der Medianlinie erstrecken sich die Zähnchen bis zur vorletzten Kiemenspalte, während sie an den Seiten schon eine Strecke früher enden. Außerdem fehlten die Zähne auf der Oberkieferfalte. Die Kiemenbogen sind bis fast an die Kiemenblätter mit Zähnen besetzt. Die Zähne stehen eng gedrängt. Am Dach ist ihre Spitze nach vorn gerichtet, am Boden bei einem großen Teil der Zähne ebenfalls, bei den vorderen jedoch nach hinten. Bei einem sehr jungen Exemplare von *M. laevis* fanden sich am Dach wie am Boden nur in den vordersten Abschnitten Zähne.

Für *Mustelus laevis* gibt bereits SPENGLER an, daß die Spitzen der meisten Schleimhautzähne (bei einem Embryo von 15 cm) am Boden nach vorn gerichtet sind. Auch bei *Mustelus vulgaris* sah ich am Boden die abgerundete Spitze des Stachels nach vorn gerichtet.

19. *Selache maxima* weist nach HENDRICKS an den Kiemenbögen einen sehr gut ausgebildeten Reusenapparat aus vergrößerten Plakoidzähnchen auf. Ob sich im übrigen Teil der Schleimhaut noch Zähne finden, ist mir nicht bekannt.

20. Nach COPTA besitzt *Alopias vulpes* nur auf den Kiemenbogen kleine Zähnchen, deren Spitzen nach hinten gekehrt sind.

21. Reichlichen Zahnbesatz zeigt *Lamna cornubica*, dessen Schleimhautbezahnung nach IMMS derjenigen von *Zygaena* gleicht.

22. *Rhinodon typicum* besitzt wie *Selache* einen aus Plakoidzähnen gebildeten Reusenapparat.

23. Daß die Schleimhaut der Mundkiemenhöhle und der Kiemenbögen von *Acanthias vulgaris* Zähne trägt, gibt schon HERTWIG an. STEINHARD und IMMS finden in der unteren Region

der Mundrachenhöhle und auf den Kiemenbögen bis zum Ösophagus Schleimhautzähne, vermissen sie dagegen am Gaumen.

In den Kiemenspalten zeigen die Zähnchen nach STEINHARD eine ganz andere Gestalt als sonst, wo sie den Hautschuppen ähneln. Sie bestehen aus einem fünfzackigen Gebilde als Stachel, das sich auf einer glockenförmigen Basalplatte erhebt. Auf der Vorderseite der Kiemenbögen stehen sie überall dicht, auf der Hinterseite dagegen vereinzelt.

Meine Untersuchungen zeigten mir, daß sich in der Verbreitung der Zähne sehr große individuelle Variationen darbieten können. Außer einem Exemplar, das überhaupt keine Zähnchen in der Schleimhaut besaß, sah ich verschiedene Fälle, wo sich die Zähne auf den hinteren Teil der Kiemenhöhle beschränkten, am Boden dichter, am Dach verstreut standen, und schließlich ein Tier, das am Boden sowohl wie am Dach überall bis auf die vordersten Teile, allerdings nicht sehr dicht stehende, Zähne besaß.

In den Kiemenspalten sah ich im großen ganzen die gleichen Verhältnisse wie STEINHARD. An den Kiemenbögen hat sich ein Reusenapparat entwickelt, der aus einer Reihe von langen konischen Papillen an der Vorderfläche der Bogen besteht, die in den Kiemenspalten, von den Kiemenblättern ein Stück nach innen zu, entspringen und sich mit ihren Enden an den Hinterrand des vorhergehenden Bogens anlegen, der an dieser Stelle eine etwas vorspringende Schleimhautfalte trägt. Diese Vorderseite der Bögen ist, soweit sie nach innen vom Fuß der konischen Papillen liegt, mit Zähnen besetzt, die sich auch auf diese Papillen fortsetzen, an denen sie nur die Seite freilassen, welche sich nach vorn an den vorhergehenden Bogen anlegt. Nach außen zu vom Fuß der Papillen folgt gewöhnlich ein schmaler, zahnfreier Streifen, dahinter beginnt der Zahnbesatz wieder und reicht bis unmittelbar an die Kiemenblättchen. Die Hinterseite der Kiemenbögen ist, wie STEINHARD angibt, mit verstreuten Zähnen besetzt.

24. Bei *Spinax niger* konnte ich ebenso wie STEINHARD nirgends Spuren von Plakoidorganen an der Schleimhaut entdecken, trotzdem ich mehrere Exemplare untersuchte.

25. In gleicher Weise fehlen sie *Centrina Salviani* nach IMMS vollständig.

26. Auf die Kiemenbogenschleimhaut beschränkt sind die Zähnchen bei *Centrophorus spec.* Ihre Gestalt ist ähnlich

derjenigen der Plakoidschuppen der Haut, doch sind sie gedrungener (STEINHARD).

27. Bei *Echinorhinus* ist die Schleimhaut frei von Zahngebilden.

28. *Rhina squatina* schließlich besitzt Plakoidorgane im vorderen Teile der Mundhöhle und zwar am Dach bis in die Höhe des ersten Kiemenbogens, am Boden wenige auf den seitlichen Teilen der Zunge. Von ihrer Gestalt gibt STEINHARD folgende Schilderung, die ich bestätigen kann. Die Basalplatte bildet eine große kreisförmige mit unregelmäßigen Einbuchtungen versehene Platte, auf der sich als Stachel eine zweite, kleinere Platte erhebt, deren Oberfläche von einer wechselnden Anzahl hoher, am Rand beginnender Leisten durchzogen ist, die zusammen die Form eines $+$, eines \rangle - \langle oder eines Sternes bilden. Histologisch gleichen sie den Plakoidschuppen vollkommen. Die Zähnen liegen unter dem Epithel, stellen also, wie das ihre Gestalt auch anzudeuten scheint, offenbar rudimentäre Organe vor. Im gleichen Sinne äußert sich IMMS.

B. Rochen.

1. *Pristis perotteti* besitzt auf der ganzen Schleimhaut von den Kieferbogen bis zum Ösophagus einen sammetartigen Überzug von Zähnen. Die Zähne beginnen unmittelbar hinter den Kieferzähnen und besitzen eine diesen sehr ähnliche Form, so daß fast der Anschein hervorgerufen wird, daß die Kieferzähne sich aus den Schleimhautzähnen ersetzen (STEINHARD).

2. Bei *Rhinobatis productus* bekleiden nach IMMS' Angaben dicht gestellte Zähne die Mund-Kiemendarmschleimhaut vollständig bis zum Ösophagus. Sie fehlen dagegen auf den Kiemenbogen, indem der Zahnbesatz mit einer scharfen Grenze endet. IMMS weist darauf hin, daß dieser Mangel eventuell in der Jugendlichkeit des untersuchten Tieres beruhen könnte, da dies nur 27 cm maß.

3. *Rhinobatis spec.* Die ganze Mund- und Rachenhöhle ist bis zum Hinterrande der letzten Spalte pflasterartig mit dichtstehenden Zähnen bedeckt, die in gleicher Weise die Kiemenbogen bis an den Fuß der Kiemenblättchen überziehen. Allein ein rautenförmiges Feld über dem Gelenk der oberen und unteren Bogen lassen sie frei, unter dessen Schleimhaut der Muskel zwischen diesen beiden Skeletteilen liegt. Im übrigen finden sich

ziemlich gleichmäßig verteilt am Dach wie am Boden zwischen den Zähnen kleine zahnfreie Stellen, in deren Zentrum sich jedesmal eine kleine Papille erhebt.

4. An einem ausgestopften Tiere der Art *Rhynchobatis djettensis* konnte STEINHARD erkennen, daß die Mundhöhle beschuppt ist. Die Gestalt der dichtstehenden Zähnchen war dreizackig ähnlich den Hautschuppen, doch gedrungener als diese. Ihre Verbreitung konnte er an dem Exemplare nicht feststellen.

5. Weder auf den Kiemenbogen noch auf der übrigen Schleimhaut des Mund-Kiemendarmes fand ich Hartgebilde bei *Raja fullonica*.

6. Dagegen besitzt *Raja clavata* — außer in dem vorderen Teile der Mundhöhle — bis zum Ösophagus Schleimhautzähnchen. Sie haben die Gestalt eines Hornes, das sich auf einer viereckigen bis kreuzförmigen Basalplatte erhebt. Die Spitze des Hornes war am Boden bei allen Zähnen bis auf die letzten nach vorn gerichtet. Die Zähne stehen nicht sehr dicht. Die Entfernung zwischen den einzelnen beträgt stets das mehrfache des Basalplattendurchmessers, damit überein stimmen die Angaben von IMMS.

7. Während ich bei *Trygon pastinaca* in der Höhe des letzten Kiemenbogens am Boden wie am Dach einen Streifen kleiner Zähne fand, konnte ich keine Spur davon bei *Trygon violacea* entdecken, ebenso weder STEINHARD bei *Trygon sephen*, noch IMMS bei *Trygon valga*.

8. Das gleiche war bei *Torpedo ocellata* und *Torpedo marmorata* der Fall, wogegen STEINHARD bei einem 6 cm langen Exemplare von letzterer Art regellos verteilte Hartgebilde fand, die, unregelmäßig gestaltet, der Basalplatte eines Plakoidzähnchens ähnelten, doch waren die Kalksalze weitmaschiger angeordnet. Etwas dichter sah er die Hartgebilde nur in der hinteren oberen Region der Mundhöhle stehen. Ein von ihm untersuchtes 20 cm langes Individuum dagegen zeigte ebenfalls keine Reste von Hartgebilden.

C. Holocephalen.

Von den Holocephalen besitzt weder *Chimaera* noch *Callorhynchus* Schleimhautzähnchen.

Allgemeines.

Wenn wir nach dem gemeinsamen Urzustand suchen, aus dem heraus die verschiedenen Befunde der Bezahnung sich entwickelt haben, so müssen wir einen solchen zweifellos in dem Zustand sehen, daß die ganze Strecke des Vorderdarmes, soweit die Bezahnung reichen kann, bis zum Ösophagus, gleichmäßig und dicht mit Zähnen besetzt war, die denen der äußeren Haut in jeder Beziehung glichen. Fast unverändert hat sich diese primitive Form der Schleimhautbezahnung, sowohl was die Verbreitung der Zähne als auch ihre Ähnlichkeit mit den Hautzähnen anbetrifft, bei *Mustelus vulgaris*, *Galeus canis* und einigen Rochen erhalten. Während ihre Verbreitung im Mund-Kiemendarme bei den meisten Plagiostomen sich wesentlich einschränkt, bleiben bei der Mehrzahl der Arten die Spuren ihrer primitiven Gleichförmigkeit mit den Hautzähnen unverkennbar. Ich verweise in dieser Hinsicht auf STEINHARDS Arbeit, in welcher der Vergleichung der Form beider Gebilde ein breiterer Raum gewidmet ist.

Die neuen Beziehungen, die die Plakoidorgane mit ihrer Einwanderung in den Vorderdarm zu der Funktion der Ernährung gewinnen, bieten die Veranlassung zu verschiedenen Differenzierungen. Als wichtigste von diesen stellt sich neben der Entwicklung von Kiemenreusenzähnen (*Selache* und *Rhinodon*) die Ausbildung der Kieferzähne dar. Die Stellung der Zähnchen auf der Schleimhaut der gegeneinander beweglichen Kieferbogenknorpel übertrug ihnen eine wichtige Rolle bei der Nahrungsaufnahme. Dieser wichtigen Rolle entspricht die nach den verschiedenen Lebensbedingungen der Selachier sehr mannigfache, aber stets gegenüber derjenigen der gewöhnlichen Plakoidorgane bedeutende Entwicklung der Kieferzähne.

Die gleiche Beziehung zwischen Plakoidorganen und knorpeliger Skelettunterlage, welche am Kiefer eine so große Bedeutung für die Genese des Gebisses gewann, macht sich auch in den übrigen Teilen des Mund-Kiemendarmes deutlich bemerkbar. Bei dem ursprünglichen Verhalten hat sie, wie im Integument der Plagiostomen (außer bei den Flossenstacheln von *Acanthias* usw.), wahrscheinlich nicht bestanden. Die feste Unterlage, deren die Plakoidschuppen bedürfen, um nicht eine Gefahr für das sie tragende Gewebe zu bedeuten, werden sie, wie in der äußeren Haut, in dem außerordentlich resistenten, bindegewebigen Teil des in den Munddarm eingestülpten Hautstückes gefunden haben. Doch mit der Umwandlung dieses Hautteiles in Schleimhaut ging

auch die Festigkeit des Bindegewebes zum Teil verloren. Einen Ersatz für diesen Verlust an fester Unterlage bot sich den Zähnen in den die Wandung des Mund-Kiemendarmes bildenden Skeletteilen dar, also in der Schädelbasis und den medianwärts gerichteten Flächen des Viszeralskelettes. Durch diese Beziehung zwischen den Skeletteilen und den Plakoidzähnen erklären sich viele Befunde in der Zahnverteilung, indem sich die Zähne gewöhnlich auf die Stellen der Schleimhaut beschränken, welche einem knorpeligen Skelettstück unmittelbar aufliegen.

Alle die verschiedenen Formen der Zahnverteilung lassen sich leicht in fünf Gruppen einordnen, deren erste von denjenigen Arten gebildet wird, bei denen mehr oder weniger die ganze Wand des Mund-Kiemendarmes mit Zähnen besetzt ist. Es sind das: *Chlamydoselachus anguineus*, *Galeus canis*, *Mustelus vulgaris*, *Pristis Perotteti*, *Rhinobatis productus*, *Rhinobatis spec.* und *Raja clavata*. Ausgehend von diesem Befunde macht sich bei den übrigen Formen eine fortschreitende Verminderung der Bezahlung bemerkbar. Zunächst schließt sich die zweite Gruppe an, deren Vertreter *Lamna cornubica*, *Zygaena malleus*, *Heptanchus* und *Hexanchus* auf den Kiemenbogen und am Boden bis zum Ösophagus Plakoidorgane besitzen, am Dach dagegen nur im vorderen Teile des Mund-Kiemendarmes. Unter diesen ist besonders *Heptanchus* bemerkenswert (vgl. Textfig. 1), indem die Schleimhautzähne bei ihm am vordersten Teile des Daches und Bodens, sowie am Boden dicht vor dem Ösophagus sich dicht drängen, in dem mittleren Abschnitt dagegen auffallend weiter stehen. Diese Art der Verteilung leitet nämlich zusammen mit derjenigen bei *Carcharias glaucus*, welchem die Zähne der mittleren Region des Bodens ganz fehlen, zu der dritten Gruppe über, bei der sich, abgesehen von den Kiemenbögen, die Zähne auf dem hinteren Teile des Mund-Kiemendarmes (*Trygon pastinaca*) resp. die vorderen Teile des Mund-Kiemendarmes beschränken (*Cestracion Philippi*, *Pristiurus spec.* *Carcharias laticaudus*, *Rhina squatina*).

Fallen auch diese Plakoidorgane fort, so erhalten sich Zähne nur noch auf den Kiemenbogen, wie das bei *Scyllium Bürgeri*, *Pristiurus melanostoma*, *Alopecias vulpes*, *Rhinodon typicum*, *Pristiurus*, *Centrophorus spec.* und *Selache(?)* der Fall ist. Zu der fünften und letzten Gruppe gehören schließlich alle diejenigen, welche gar keine Schleimhautzähne aufweisen. *Scyllium can.*, *Scyllium catulus*, *Carcharias obtusirostris(?)*, *Galleorhinus japonicus*, *Spinax niger*, *Centrina Salviani*, *Echinorhinus spinosus*, *Raja fullonica*,

Trygon violacea, *Trygon sephen*, *Trygon valga*, *Torpedo ocellata*, *Torpedo marmorata*, *Chimaera monstrosa*, *Callorhynchus antarcticus*.

Sehen wir zunächst von der ersten Gruppe ab, so ist bei der Mehrzahl der übrigen ein enger Zusammenhang zwischen Skelettunterlage und Zahnverteilung nicht zu verkennen. Zunächst gehen die Zähne im oberen, hinteren Teile des Kiemendarmes, wo eine Skelettunterlage fehlt, verloren, erhalten sich dagegen überall, wo von Kiemenskelett und Cranium eine solche gegeben ist. Sogar die feineren Verhältnisse der Bezahnung am Boden der Mundhöhle von *Heptanchus*, *Hexanchus* und *Carcharias glaucus* geben ein getreues Abbild der Verhältnisse des Kiemenskelettes: die Bezahnung zeigt sich bedeutend dichter im vorderen und hinteren Abschnitt, wo ihre Unterlage durch die voluminösere Entfaltung der Copula des Hyoids und des Cardiobranchiale eine größere Ausdehnung gewinnt. In dem mittleren Abschnitt dagegen, wo die medianen Teile des Viszeralskelettes eine weniger zusammenhängende Grundlage bilden, verliert die Bezahnung bedeutend an Dichtigkeit (*Heptanchus*, *Hexanchus*) oder verschwindet vollständig (*Carcharias glaucus*).

Schließlich ist auch an den Kiemenbogen, auf denen sich die Schleimhautzähne am längsten behaupten, die Schleimhaut von dem knorpeligen Viszeralbogen dicht unterlagert.

Bei denjenigen Tieren, deren Bezahnung sich am vollständigsten erhält, scheint bei oberflächlicher Betrachtung die Regel, daß der Zahnbesatz die von Skeletteilen gestützte Schleimhaut bevorzugt, durchbrochen, doch wird man durch näheres Zusehen leicht eines anderen belehrt. Präpariert man nämlich bei *Mustelus vulgaris* die Schleimhaut am hinteren Teile des Kiemendarmdaches ab, so trifft man unter ihr die bei diesem Tier bedeutend entfalteten und abgeflachten Pharyngobranchialia, die in ihrer Gesamtheit eine fast kontinuierliche Unterlage auch für diese Region abgeben. Ähnlich liegen die Verhältnisse bei den in Frage kommenden Rochen. Bei diesen ist infolge der starken dorso-ventralen Abflachung die Wirbelsäule in die unmittelbare Nachbarschaft der dorsalen Wand des Kiemendarmes gelangt und gibt mit ihrer ventralen, abgeplatteten Fläche zusammen mit dem Pharyngobranchiale auch hier eine stützende Unterlage für die Zähne ab. Bei *Galeus canis*, wo die Pharyngobranchialia nicht in dem Maße wie bei *Mustelus* verbreitert sind, ist auch die Bezahnung nicht so vollständig wie bei diesem, indem sich die Zähne immer nur auf dem Kamme der Längsfalten der Schleimhaut dieses

Teiles finden, dagegen in den Tälern zwischen ihnen nicht. Besonders bemerkenswert erscheint mir in dieser Hinsicht an dem von mir untersuchten Exemplare, daß dort, wo die Pharyngobranchiala unter der Schleimhaut lagen, der Zahnbesatz zweier benachbarter Falten oft zusammenfloß, so daß über ihnen eine zusammenhängende Lage von Zähnchen vorhanden war.

Es erscheint demnach nicht unwahrscheinlich, daß die vollständige Erhaltung des Zahnbesatzes bei diesen Tieren gerade darauf zurückzuführen ist, daß die Zähne überall eine knorpelige Unterlage fanden.

Am hinteren Teile des Daches des Kiemendarmes sah ich nur in zwei Fällen, wo man von einer Unterlage durch die Pharyngobranchialia kaum sprechen kann, Zähne. Das war einmal bei *Acanthias vulgaris* und ein andermal bei *Scyllium canicula*. Bei beiden Spezies handelte es sich aber nur um wenige verstreute Zähnchen, und beide Fälle stellen offenbar individuelle Variationen dar, da es sich nur bei einem einzigen Exemplare zeigte. Da diese Hartgebilde bei *Scyllium* außerordentlich klein und vollständig unregelmäßig geformt waren, und bei *Acanthias* offenbar der Bezahnung ein großer individueller Spielraum gelassen ist, glaube ich, daß beiden Fällen als Gegenbeweis gegen die sonst so evidenten Zusammenhänge zwischen Skelettunterlage und Bezahnung keine Bedeutung zuzusprechen ist.

Ich bin auf diese Beziehungen zwischen Skelett und Plakoidorganen, die sich auch außerordentlich deutlich da zeigen, wo die hintere scharfe Grenze der Bezahnung am Boden der Mundhöhle eine genaue Kopie des letzten Kiemenbogens darstellt, näher eingegangen, weil sie mir auf die Verteilung der Zähne einiges Licht zu werfen scheinen, und ich andererseits glaube, daß sie ein gewisses Interesse beanspruchen können, da man in ihnen wohl mit Recht eine Vorstufe zu der engeren Verbindung beider Gebilde sehen kann, die für die Genese des knöchernen Skelettes bei den höheren Wirbeltieren von so großer Bedeutung wurde (GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie, Bd. I, p. 200 und HERTWIG).

Doch neben dem Skelett hat noch ein anderer Faktor einen offenbaren Einfluß auf die Verteilung der Zähne. Das sind die Sinnesorgane, die gleich den Zähnen ursprünglich Organe der äußeren Haut, wie diese mit dem Ektoderm in den Vorderdarm gelangten und hier eine große Bedeutung als Organe des Geschmackssinnes gewannen. Diese Geschmacksorgane haben ihren Sitz auf kleinen Papillen, die in der Mundrachenhöhle der Plagiostomen sich verstreut finden. Wo nun ein dichter Zahnbesatz

und diese Sinnespapillen vereint vorkommen, finden sich die letzteren zwischen den Zähnen und sind frei von Zahnbesatz. Ein besonders deutliches Beispiel hierbei bietet *Rhinobatis spec.* dar. Hier zeigt sich jede dieser Papillen von einem zahnfreien Hof umgeben. Leider konnte ich speziell für diese Form nicht einwandfrei feststellen, daß die betreffenden Papillen Sinnesorgane tragen, da an dem mir zur Verfügung stehenden Exemplare das Epithel nicht erhalten war.

Doch halte ich es mit Rücksicht auf die Tatsache, daß die gleichen Papillen aller bisher daraufhin untersuchten Plagiostomenarten stets Sinnesorgane trugen, für unzweifelhaft, besonders da ich an Trockenpräparaten die für die Sinnespapillen typische Gestalt mit einer kleinen napfförmigen Grube auf der Spitze deutlich an ihnen konstatieren konnte.

Ebenfalls für eine Folge dieser Konkurrenz zwischen Zähnen und Sinnesorganen halte ich die Fälle, in denen sich (wie z. B. bei *Raja clavata*) bei sonst vollständigem Zahnüberzug nur der vorderste Teil der Mundhöhle zahnfrei zeigt, da hier die Sinnesorgane, was Dichtigkeit und Größe anbelangt, am besten ausgebildet sind. Daher erklärt sich auch die Tatsache, daß bis auf *Mustelus* bei allen Plagiostomen die Falten hinter dem Ober- und Unterkiefer frei von Zähnen bleiben. Daß dieser Mangel der Zähne nicht als eine in der Organisation dieser Tiere beruhende ursprüngliche Eigenschaft, sondern als eine sekundäre Anpassung aufgefaßt werden muß, beweist das Vorhandensein von Zähnen auf der Kieferfalte von *Mustelus* und ein Fall, in dem ich in einer Querschnittserie durch die Oberkieferfalte von *Heptanchus* ein Plakoidzähnnchen fand. Der Grund dieses sekundären Zahnverlustes auf den Falten ist eben wahrscheinlich in deren Ausbildung zu einem ausgesprochenen Sinnesapparat zu suchen.

Schließlich fehlen die Zähne, wie das fast selbstverständlich ist, an denjenigen Stellen der Schleimhaut, die sich ständig gegeneinander reiben (z. B. die Stelle auf den Kiemenbogengelenken, an den Einsenkungen zum Spritzloch bei *Heptanchus* und an den Stellen der Reusenpapillen von *Acanthias*, die sich an den vorhergehenden Bogen anlegen), da sie hier leicht zu Verletzungen Anlaß geben und zum Teil wohl auch (Kiemenbogengelenke) die Bewegungsfähigkeit beeinträchtigen könnten.

Alle diese verschiedenen Faktoren, verbunden mit einer sich in den verschiedensten Gruppen der Plagiostomen zeigenden Tendenz auf Einschränkung der Bezahnung, sind geeignet, uns einen

befriedigenden Einblick in die Gesetze, die die Verteilung der Zähne bei den einzelnen Formen beherrschen, zu geben.

Worauf beruht nun aber diese Tendenz der Zähne zu verschwinden? Ich meine zweifellos auf ihrer geringen physiologischen Bedeutung.

Man hat über die Funktion der Schleimhautzähnen manche Vermutungen geäußert. TODARO sieht in ihnen Sinnesorgane zur Wahrnehmung harter Gegenstände, während andere ihnen eine gewisse mechanische Bedeutung für die Zerkleinerung der Nahrung zuschreiben. Doch hat die Annahme einer solchen mechanischen Funktion in Anbetracht der minimalen Größe der Zähnen wenig Wahrscheinlichkeit für sich, besonders wenn man in Betracht zieht, daß sie nur mit einem Bruchteil ihrer Länge über die Oberfläche des Epithels hervorragen.

Nachdem bei einem jungen *Mustelus laevis* SPENGLER festgestellt hat, daß die Spitzen der Zähne nach verschiedenen Richtungen weisen, und ich dasselbe auch bei *Heptanchus*, *Cestracion*, *Mustelus vulgaris* und *Raja clavata* gefunden habe, dürfte auch der Annahme von IMMS, daß die Zähne mit ihren nach hinten gerichteten Spitzen das Verschlingen der Beute erleichtern sollen, der Boden entzogen sein. Eine derartige Bedeutung könnte höchstens den in der Nähe der Kiemenspalten sitzenden Zähnen zugeschrieben werden, indem die Tatsache, daß ihre Spitzen immer mehr oder weniger medianwärts gerichtet sind, als eine Einrichtung betrachtet werden kann, die das Eindringen von Speisen in die Spalten verhindern soll.

Besonders differenziert erweisen sich ferner die Zähne nach STEINHARD in den Kiemenspalten von *Acanthias* (s. o.) und *Rhina*, wo ihr Stachel die Form eines Pilzes besitzt, dessen Schirm sternförmig gezackt ist. Es erscheint mir nicht ausgeschlossen, daß dadurch eine gewisse Strudelbewegung des über die Kiemenblätter streichenden Wassers hervorgerufen wird, welche dessen intensivere Ausnutzung zur Atmung ermöglicht.

Auf sicherem Boden stehen jedoch die Vermutungen über die Funktionen der Plakoidschuppen der Mundrachenhöhle erst da, wo ihre spezielle Ausbildung, wie in den Kiemenreusen von *Selache* und *Rhinodon* und im Gebiß einen sicheren Anhalt für ihre Beurteilung bietet.

Von den gewöhnlichen Plakoidschuppen des Mund-Kiemendarmes müssen wir dagegen mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen, daß ihnen eine wesentliche Funktion nicht zukommt, daß

sie vielmehr funktionslose Organe sind, die sich durch zähe Vererbung bei vielen Arten erhalten haben. Dafür scheint mir auch ihre offenbare Neigung zu sprechen, an verschiedenen Orten ganz verschiedene Funktionen zu erfüllen. Denn die Eigenschaft, gleichsam als Gelegenheitsarbeiter diese und jene Arbeit zu übernehmen, läßt darauf schließen, daß im allgemeinen ihre Funktion keine wesentliche ist; denn ein Organ, das eine spezifisch ausgebildete Funktion besitzt, pflegt nicht zu solchen verschiedenen Funktionswechseln zu neigen. Gerade aber in dieser geringen physiologischen Bedeutung des Zahnbesatzes müssen wir die Ursache für das in den verschiedensten Abteilungen der Plagiostomen unabhängig voneinander auftretende Verschwinden der Bezahlung sehen.

Offenbar, um überhaupt eine Erklärung für das Vorhandensein der Plakoidzähnechen im Mund-Kiemendarme und ihre Verbreitung bis zum Ösophagus zu geben, hat IMMS die Theorie aufgestellt, daß die Urognathostomen, bevor sich ein besonderer Kieferbogen herausgebildet hatte, mit dem gesamten Kiemenbogenapparat kauten, und daß für diese primitive Art der Nahrungszerkleinerung die Schleimhautzähne eine Bedeutung besessen haben, die ihnen durch Beschränkung der Kaubewegungen auf den ersten Viszeralbogen verloren gegangen ist. Ich meine, die Spuren einer solchen Funktion würden sich wahrscheinlich an den Zähnen noch erkennen lassen, sicherlich jedoch wäre die sich überall zeigende weitgehende Übereinstimmung der Schleimhautzähnechen mit den Zähnen des Integumentes verwischt. Meiner Ansicht nach haben sie eine solche Funktion, wie sie bei den Ganoiden und Teleostiern besteht, nie bei den Selachiern besessen, sondern sind einfach, als Bestandteile der äußeren Haut, deren Einstülpung in den Vorderdarm gefolgt, zu der nicht sie, sondern die Sinnesorgane und die größere Widerstandsfähigkeit des Integumentes den Anstoß gegeben haben.

Die wichtigste theoretische Bedeutung, welche die Plakoidzähnechen des Mund-Kiemendarmes besitzen, liegt zweifellos darin, daß man sie als Kriterien für die Ausdehnung der Hauteinstülpung in den Vorderdarm benutzen kann, da sie typische integumentale Organe darstellen. Überall, wo die Schleimhautzähnechen erwähnt sind (LEYDIG, TODARO), wird ihre vollständige Gleichartigkeit mit den Plakoidschuppen des Integumentes hervorgehoben. Das Verdienst, diese Homologie zwischen Zähnen und Plakoidschuppen eingehend bewiesen zu haben, gebührt O. HERTWIG.

Mit welchem Recht dürfen wir nun die Zähnchen als Beweise für die Ausdehnung des Ektoderms ansehen?

Ein vollständiger Zahn setzt sich bekanntlich aus zwei verschiedenen Arten von Hartsubstanzen zusammen, einmal den knochensubstanzähnlichen, Dentin und Zement, und zweitens der strukturlosen Schmelzkappe. Beide Hartgebilde unterscheiden sich in ihrer Entstehung, indem der Schmelz ein Abkömmling des ektodermalen Epithels ist, während Dentin und Zement sich in dem darunterliegenden Bindegewebe als Ausscheidungsprodukte von Zellen entwickeln, über deren Zugehörigkeit zum Ektoderm oder Mesoderm man noch nicht zu einem endgültigen Entscheid gekommen ist. Wir wollen uns daher im folgenden auch nicht auf die Annahme der ektodermalen Abkunft von Dentin und Zement stützen. Zweifellos dagegen ist die ektodermale Abkunft des Schmelzes bewiesen.

Da nun die Zähnchen in der Schleimhaut des ganzen Mund-Kiemendarmes sich finden, d. h. bedeutend tiefer als die primitive ektodermale Mundbucht reicht, ergab sich hier eine gewisse Schwierigkeit, der man dadurch aus dem Wege zu gehen suchte, daß man den Zähnen der Selachier einen Schmelzüberzug absprach und die betreffende Schicht für Vitrodentin erklärte (KLAATSCH 1889, RÖSE 1897 und OWEN 1845). Abgesehen davon, daß hierdurch die Schwierigkeit durchaus nicht beseitigt ist, da auch bei den übrigen Fischen und den Amphibien in dem hinteren Teile des Mund-Kiemendarmes Zähne mit zum Teil „mächtigen Schmelzkappen“ (vgl. HERTWIGS Handb., Bd. II, Teil 1, p. 382) vorkommen, führen diese Forscher keinen einzigen stichhaltigen Grund für ihre Ansicht an. Die Mehrzahl der Autoren spricht sich demgemäß auch für die gegenteilige Ansicht aus (HERTWIG 1873, ROHON 1889, TOMES 1898, JENTSCH 1898, WALKOFF 1901 und STEINHARD 1903. Die Schmelzähnlichkeit betonen TODARO und HENDRICKS). Für die letztere Anschauung führt TOMES eine Anzahl sehr schwerwiegender Gründe an, die ich im einzelnen hier anführen möchte.

1. Die Rindenschicht der Zähnchen ist zwar nicht so hart wie Schmelz, doch übertrifft sie bei weitem die Härte und Glätte des Dentins.

2. Sie erscheint doppelbrechend in polarisiertem Licht.

3. Säuren lösen die Schicht bis auf einen geringen Rückstand auf, während vom Dentin eine kollagene Substanz zurückbleibt, die Bau und Struktur des Gewebes behält.

4. Das Dentin fossiler Zähne wird braun, der Schmelz bleibt weiß. Die hier in Betracht kommende Schicht bleibt ebenfalls weiß.

5. Die Salze, die der Schicht die Härte geben, sind denen des Schmelzes ähnlich.

Diese Gründe vereint mit der Entstehung der Schicht aus der basalen Lage des Epithels unter Bildung von typischen Ameloblasten scheinen mir das Vorhandensein von Schmelz an den Zähnen der Selachier über allen Zweifel zu erheben. Und so weit mir bekannt ist, hat sich gegen diese von TOMES 1898 geäußerten Beweise auch bisher kein Widerspruch erhoben.

Da nun aber die ektodermale Abkunft des Schmelzes ohne Zweifel festgestellt erscheint¹⁾, so darf man offenbar die Zähnchen der Schleimhaut, da für sie das Vorhandensein der Schmelzschicht durch O. HERTWIG, TODARO, STEINHARD und HENDRICKS festgestellt wurde und ich bei den Zähnchen des hinteren Kiemendarmes von Heptanchus auch das Auftreten der Schmelzmembran sah (vgl. Taf. 7, Fig. 8), diese Zähne mit Sicherheit als Kriterien für die Ausbildung des Ektoderms ansehen. Damit ist aber gesagt, daß entsprechend der Verbreitung der Zähne das Ektoderm sich bei den Rochen und Haien bis wenigstens zum Ösophagus erstreckt, und zwar sehen wir keine Stellen im gesamten Mund-Kiemendarme, welche nicht Zähne tragen könnten.

Überall, wo sie aber fehlen, lassen sich dafür einleuchtende Gründe geltend machen.

Interessant ist in dieser Richtung auch die Tatsache, daß in mehreren Fällen die Zähnchen bis unmittelbar an den Beginn der Kiemenblättchen reichen. Da nun nach neueren Untersuchungen²⁾ die Kiemen der Fische ektodermalen Ursprungs sind, so geht daraus hervor, daß wir im gesamten Kiemendarm keinen

1) Die Annahme RYDERS (vgl. HERTWIGS Handbuch, Bd. II, Teil 1, S. 357), daß auch dem Entoderm die Fähigkeit, Zähne zu bilden, zukommt, glaube ich übergehen zu können, da sie zu unhaltbaren Folgerungen führt.

2) GOETTE, Zur Entwicklung der Teleostierkiemen. Zool. Anz., Bd. I, 1888. — Ders., Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. für wissensch. Zool., Bd. LXIX, 1901.

MOROFF, Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd. LX, 1902. — Ders., Über die Entwicklung der Kiemen bei Fischen. Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd. LXIV, 1904.

Rest seiner ursprünglichen entodermalen Auskleidung erhalten sehen. Dieses Erkenntnis wird vielleicht auch die Möglichkeit bieten, die nach den bisherigen Anschauungen (GOETTE) bestehende Schranke zwischen den „Hautkiemen“ der gnathostomen Fische und den „Darmkiemen“ der Cyclostomen zu beseitigen.

Wenn wir nun somit zu der Überzeugung gelangt sind, daß die gesamte Auskleidung des Mund-Kiemendarmes ektodermaler Abkunft ist, so entsteht im weiteren die Frage: Fällt nun auch mit der hinteren Grenze dieses Vorderdarmabschnittes diejenige der Ektodermausbreitung zusammen, oder dehnt sich dieses noch auf weitere Teile des Vorderdarmes aus?

Für die erste Annahme scheint das häufige scharfe Aufhören des Zahnbesatzes an der Grenze des Ösophagus zu sprechen. Doch einer genaueren Kritik gegenüber verliert dieser Befund wesentlich an Bedeutung. Wir sahen bereits oben, daß dieses scharfe Aufhören des Zahnbesatzes, das sich übrigens öfter auch an anderen Stellen, nicht nur am Übergang in den Ösophagus zeigt, seine Ursache in den physiologischen Beziehungen zwischen Zahnbildungen und Skelettunterlage hat, und ihm deshalb eine derartige morphologische Bedeutung nur mit großer Vorsicht zugeschrieben werden darf. Dazu kommt noch, daß, wie ebenfalls oben erwähnt, die Grenze zwischen Ösophagus und Kiemendarm bei den verschiedenen Haien nicht immer an die gleiche Stelle fällt. Der letzte Kiemendarmabschnitt der Notidaniden, in dem sich noch Zähne finden, gehört bei den pentanchen Selachiern schon zum Ösophagus.

Um sich über diese Frage Klarheit zu verschaffen, muß man sich nach einem anderen Kriterium umsehen. Da nun die Zähne phylogenetisch nichts anderes als verkalkte Papillen darstellen, so lag es nahe, zu untersuchen, ob bei ihrer Rückbildung sich nicht wieder papillenartige Reste oder andere Spuren fänden, die einen Aufschluß über die ehemalige Verbreitung verloren gegangener Zähne gäben. Leider konnten in dieser Beziehung keine positiven Ergebnisse erzielt werden. Die Zähne verschwinden scheinbar spurlos. Wenigstens standen alle Papillen, die sich bei den Selachiern fanden, offenbar in keiner genetischen Beziehung zu den Schleimhautzähnen. Vielmehr trugen sie fast alle deutlich den Charakter von Sinnespapillen, indem sie die Basis abgaben für die bei allen untersuchten Plagiostomen verbreiteten epithelialen Sinnesorgane.

Wenn die Zähne in dieser Hinsicht den Dienst versagen, so bietet sich eben in diesen Sinnesorganen eine willkommene Gelegenheit, teils die bisherigen Ergebnisse nachzuprüfen, teils auch über den fraglichen Punkt eventuell Auskunft zu erhalten.

II. Teil.

Sinnesorgane.

Die Sinnesorgane des Vorderdarmes stellen sich als sogenannte „becherförmige Organe“ dar. Ursprünglich gleich den Zähnen Organe der äußeren Haut, haben sie ebenfalls erst sekundär Beziehungen zum Darmsystem gewonnen. Da sie einerseits in ihrer Eigenschaft als Sinnesorgane ektodermalen Ursprung haben, andererseits lokale Differenzierungen des sie umgebenden Epithels darstellen, erscheinen sie wie die Zähne aufs beste geeignet, die Anwesenheit des Ektoderms im Bereich ihres Vorkommens zu beweisen.

Bevor ich jedoch ihre Verbreitung im Vorderdarme behandle, halte ich es für nötig, auf die allgemeine Oberflächengestaltung der in Frage kommenden Vordertarmteile etwas näher einzugehen, da diese mit der Verteilung der Sinnesorgane aufs engste im Zusammenhange steht.

Während sich bei den Rochen der Boden der Mund-Kiemenhöhle mehr oder weniger glatt vom Unterkiefer bis zum Ösophagus erstreckt, ist bei den Haien der vordere Teil dieser Strecke durch den Besitz einer Zunge ausgezeichnet. Diese Zunge erscheint bei den einzelnen Arten in verschiedener Ausbildung. Am wenigsten entwickelt ist sie bei den niederen Formen Hexanchus und Heptanchus.

Hier stellt sie lediglich einen durch die Copula des Hyoidbogens veranlaßten Wulst vor, den die Schleimhaut überkleidet, ohne daß es zur Ausbildung einer richtigen „Zunge“, d. h. eines in seinem Vorderteile von dem Boden losgelösten Organes kommt. Eher ist das bei den übrigen Haien der Fall, bei denen sich alle Übergänge von diesem Verhalten bis zu dem Zustande bei Scylium und Mustelus finden, wo es sehr deutlich zu einer solchen Abhebung des Vorderteiles gekommen ist. Doch stellt auch hier die Zunge noch immer ein unbewegliches, nur aus Knorpel und

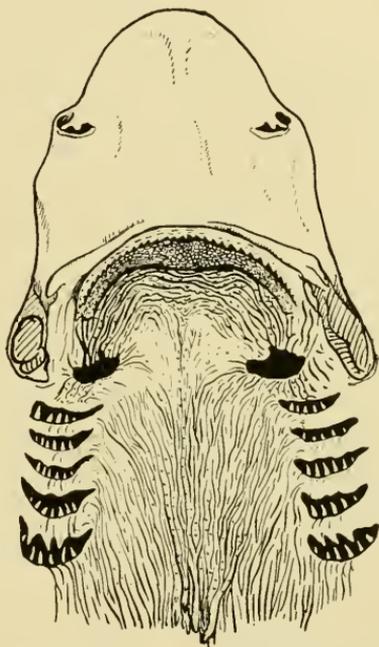
Schleimhaut bestehendes Organ dar, das der Zunge der höheren Wirbeltiere nur in seiner äußeren Form ähnelt.

Die Zunge wie den folgenden Teil des Bodens überzieht die Schleimhaut in den meisten Fällen glatt, nur bei *Scyllium* finden sich auf dem hinteren Teile des Kiemendarmbodens einige unregelmäßige Falten.

Anders liegen in dieser Hinsicht die Verhältnisse am Dache des Mund-Kiemendarmes der Plagiostomen. Während hier die Schleimhaut bei den Rochen ebenfalls glatt ist (nur bei *Torpedo* erscheint sie runzelig), zeigt sich bei den meisten Haien ein in bestimmter Weise ausgebildetes System von Falten. Als Mittelpunkt dieses Falten-systems erscheint ungefähr die innere Mündung des Spritzlochkanals. Von dieser aus strahlen die Falten radienförmig auseinander (vgl. Textfig. 5).

Da sie am deutlichsten in den vorderen Teilen hinter den Kieferbogen und in den seitlichen Teilen der Kiemenregionen ausgebildet sind, so entstehen gewöhnlich in der ersteren Stelle mehr oder weniger bogig verlaufende Querfalten, während hinten im Kiemendarme von den Kiemenspalten ausgehende, nach hinten konvergierende Längs-

falten gebildet werden (*Acanthias vulgaris*, *Spinax niger*, *Pristiurus melanostoma*), die sich manchmal direkt in die Ösophagusfalten fortsetzen. In einzelnen Fällen (*Scyllium catulus*) können sich die Falten durch Querverbindung zu einem besonders in dem vorderen Teile des Daches sehr deutlichen Netzwerk vereinigen. Auch im vorderen Teile des Bodens befindet sich ein ähnliches Netzwerk bei *Scyllium catulus*. Das Epithel, das dieses bindegewebige Netz überzieht, füllt die stellenweise recht entwickelten Fächer zwischen den Netzfalten zum großen Teil aus, so daß sie an der Oberfläche nur als grubchenartige Ver-



Textfig. 5. Verlauf der Falten der Schleimhaut am Dach des Mund-Kiemendarmes von *Acanthias vulgaris*.

tiefungen zu erkennen sind. Die Entstehung des Netzes und die starke Ausbildung der Falten scheint mit der bei Scyllium sehr starken Entwicklung von Schleimzellen im Zusammenhang zu stehen, insofern dem Epithel, das durch die vielen Becherzellen an Widerstandsfähigkeit verloren hat, in dem Bindegewebe eine festere Stütze geboten werden soll. Die Mehrzahl der Schleimzellen sitzt nestartig zusammen in den Vertiefungen.

In den Fällen, wo eine dichtere Bezaehlung des Daches sich findet, verschwinden die Falten im vorderen Teile, während sie sich in der Kiemenregion, wo ja gewöhnlich die Bezaehlung weniger vollständig ist, erhalten (Heptanchus, Hexanchus, Galeus, Mustelus, Zygaena). In einzelnen Fällen schließlich (Carcharias und Rhina) war auch von diesen Falten nichts mehr zu sehen, so daß die Schleimhaut eine ganz glatte Oberfläche zeigte.

Bei den Rochen fehlt, wie gesagt, ein derartiges Falten-system, denn die unregelmäßigen Runzeln, die sich bei Torpedo finden, sind kaum hierher zu rechnen. Nur bei Rhinobatis, der den Haien ja nahe steht, erhält sich ein Teil des Falten-systems in Form deutlicher Querrunzeln hinter dem Oberkiefer.

Neben diesen Faltenbildungen fallen bei der Betrachtung des Mund-Kiemendarmes der Plagiostomen am meisten ziemlich gleichmäßig verteilte kleine Papillen auf, welche über die ganze Schleimhaut verstreut sind. Diese Papillen waren schon LEYDIG bekannt. Er gibt an, daß sich die Schleimhaut bei Rochen und Haien „in warzenförmige oder fadenförmige Papillen (Scyllium, Acanthias, Scymnus)“ erhebt. Doch erkannte er nicht ihre wesentliche Bedeutung als Träger der Sinnesorgane. Eine genauere Beschreibung dieser von ihm „miliariforme Papillen“ genannten Papillen gibt TODARO, der auch ihre Eigenschaft als Träger der Sinnesorgane feststellte. Während TODARO die Verbreitung für die Rochen richtig angibt, vermißt er die Papillen auf der Mundkiemendarmschleimhaut der Haie, trotzdem sie hier gewöhnlich mit der gleichen Deutlichkeit vorhanden sind. Das hat seinen Grund wohl darin, daß er diese Papillen bei den Haien fälschlich für von den Schleimhautzähnen veranlaßte Erhebungen hielt. Er sagt wenigstens: „All di sotto del' epitelio in tutta la mucosa bocco-branchiale si trova uno strato formato delle scaglie placoid, alcune delle quale si presentano piu voluminose delle altre, e fanno un tal rilievo al di sopra delle superficie, che sembrano altrettanto papille miliariforme.“ Daher erklärt sich auch die Tatsache, daß er irrtümlich für alle von ihm untersuchten Haie

(auch *Scyllium canicula*) das Vorhandensein von Schleimhautzähnen angibt.

Diese Lücke in TODAROS Angaben füllte MERKEL 1880 aus, der auch bei den Haien die Papillen in der Schleimhaut des Mund-Kiemendarmes fand. Ich selbst vermißte die Papillen bei keiner Art und fand sie stets am Dache, am Boden, wie auch auf der medialen Fläche der Kiemenbogen.

In der Größe und der Dichtigkeit macht sich sowohl nach den verschiedenen Arten als auch nach den einzelnen Regionen der Mund-Kiemenhöhle mancher Unterschied bemerkbar.

Gewöhnlich stehen die Papillen in Abständen von wenigen Millimetern voneinander. Ihr Umfang kann die Größe eines Stecknadelkopfes erreichen. Am Boden sind sie mit bloßem Auge überall bis zum Ösophagus deutlich zu erkennen. Am Dache dagegen sind sie öfters bei makroskopischer Betrachtung nur in der vorderen und seitlichen Region zu sehen, während sie in dem mittleren und hinteren Teile zu fehlen scheinen. Doch dann lehrt die mikroskopische Untersuchung, daß sie zwar vorhanden sind, aber vom Epithel glatt überzogen werden, ohne daß es auf der Oberfläche eine Erhebung gibt. Auch in den Fällen, wo man sie hier schon mit bloßem Auge sehen kann, sind sie merklich kleiner als vorn und an den Seiten, was auch MERKEL betont. Am Boden macht sich der gleiche Unterschied, doch weniger in die Augen fallend, bemerkbar, indem auch hier die Papillen an den Seiten, besonders aber vorn, voluminöser entfaltet sind.

Nicht selten sind die Papillen mehr oder weniger deutlich in Längsreihen angeordnet. Besonders auffallend ist das bei *Scyllium canicula* der Fall, wo die medialen Papillen eine schnurgrade Linie bilden.

Wie sich die einzelnen Papillen zu den Schleimhautzähnen verhalten, ist bereits oben (S. 411) gesagt worden.

Papillen, welche diesen „miliariformen Papillen“ TODAROS in vieler Hinsicht ähneln, sitzen auch den schon mehrfach erwähnten Falten auf, die sich bei den meisten Plagiostomen hinter den Kiefern, oben und unten je eine, finden.

Diese Falten bieten bei den Rochen und Haien sehr verschiedene Ausbildungszustände.

Die einfachsten Verhältnisse sind bei *Chimaera* und *Callorhynchus* vorhanden. Hier legt sich die Schleimhaut mit einem glatten Vorderrande einfach der Basis der Kieferzähne auf, ohne

daß es zur Bildung von Falten kommt. Doch darf man diesen Zustand in Anbetracht der einseitigen Differenzierung des Gebisses dieser Tiere kaum als primitiv ansehen.

Eher ist das bei *Heptanchus* und *Hexanchus* berechtigt, wo die Schleimhaut am Oberkiefer ebenfalls keine Falte bildet, doch endet die Schleimhaut nicht wie bei *Chimaera* mit einem glatten Rande, sondern bildet große, wellenförmige Papillen, die durch einen ebenfalls welligen Sulcus von dem benachbarten Oberkiefer getrennt sind. Die Stelle dieses Sulcus entspricht der Ersatzleiste der Kieferzähne. Die Entstehung der Papillen steht in offenbarem Zusammenhange mit der Entwicklung der Kieferzähne. Jede Einbuchtung zwischen zwei Papillen entspricht nämlich einer Ersatzzahnreihe und hat ihre Bedeutung darin, daß die neugebildeten Zähne sich, bevor sie in Funktion treten, in ihr aufrichten können, ohne das Epithel zu verletzen. Die wellenförmigen Papillen legen sich zwischen je zwei solchen Ersatzzahnreihen an die Hinterfläche des Kiefers an (s. Textfig. 3, S. 399). Derartige Papillen sind mehr oder weniger ausgebildet bei allen Rochen und Haien vorhanden. Ihre Form wechselt entsprechend der Form und Größe der Zähne sehr. Gewöhnlich stellen sie ein negatives Abbild der Gebißform dar. So kommt auch jene Reihe von dreispitzigen Papillen bei *Scyllium canicula* zustande, die LEYDIG für eine Reihe rudimentärer Zähne hielt, denen nur die Kappe von Kalksalzen fehlte. Diese Ansicht ist jedoch nicht berechtigt, da sich nach dem oben Gesagten aus der Form der Papillen kein Schluß auf ihre Entstehung aus Zähnen ziehen läßt. Es ist irrtümlich, wenn TODARO und STEINHARD annehmen, daß LEYDIG auch die miliariformen Papillen für rudimentäre Zähne ansah. Das geht aus seinen Worten durchaus nicht hervor, und es war deshalb überflüssig, daß STEINHARD dieser vermeintlichen Ansicht LEYDIGS ausdrücklich entgegentritt.

Während sich so die verschiedenen Formen der Papillen am vorderen Rande der Gaumenfalten durch die Beziehung zu den Kieferzähnen leicht erklären lassen, können wir die Ursachen, welche zu der Ausbildung der sich an diese Papillen anschließenden Oberkieferfalte führen, schwieriger erkennen. Vielleicht stand ihre erste Ausbildung mit der Physiologie der Atmung im Zusammenhang, indem die Falte den Verschuß der Mundhöhle nach vorn vervollständigte, so daß das in die Mundhöhle aufgenommene Wasser nicht wieder durch die Mundöffnung abfließen konnte, sondern seinen Weg durch die Kiemenspalte nehmen mußte.

Hierfür scheint auch die Tatsache zu sprechen, daß die Formen, denen die Falte fehlt (Heptanchus, Hexanchus und Chimaera), statt dessen besser ausgebildete lippenartige Hautfalten besitzen, die diese Funktion gleichfalls verrichten können. Ihre besondere Ausbildung hat die Oberkieferfalte wohl später infolge ihrer Entwicklung zu einem spezifischen Geschmacksorgan erfahren.

Die Kieferfalte schließt sich unmittelbar an den Hinterrand der Papillenreihe an, so daß deren Vorderrand gleichzeitig als Vorderende der Falte aufgefaßt werden kann. Bei *Carcharias glaucus* bildet die Falte einen unregelmäßigen, runzeligen Wulst. Eine bestimmtere Form nimmt sie dagegen bei den meisten anderen Haien an. Sie ist nach hinten gegen die übrige Schleimhaut durch eine tiefe Furche abgegrenzt und stellt gewöhnlich ein schmales Band von spitzwinkelig dreieckigem Querschnitt vor, das nach hinten segelartig vorspringt, so daß man an ihr je eine breite obere und untere und eine schmälere vorn ansetzende Fläche unterscheiden kann. Die nach hinten stehende zugespitzte Kante ist entweder glatt (*Zygaena*) oder sie ist mehr oder weniger ausgezackt und in dorsoventral abgeplattete Papillen ausgezogen. Die Oberfläche ist meist dicht mit kleinen Papillen besetzt, die den miliariformen Papillen ähneln, und wohl auch nur eine Abart von diesen vorstellen (vgl. Textfig. 5, S. 419). Auf dem vorderen Teile der Falte sind diese Papillen ein wenig größer, stehen etwas dichter und sind in Reihen angeordnet, die dem Vorderrande parallel laufen. Die eigentliche Kieferfalte ist manchmal gegen die oben beschriebene, sich vorn an sie anschließende Papillenreihe durch eine oberflächliche Furche abgegrenzt.

Während bei der Mehrzahl der Haie, die Kieferfalte auf ihrer ganzen Länge die gleiche Breite zeigt, tritt bei einzelnen Arten (z. B. *Spinax niger* und *Pristiurus*) ein flacher Ausschnitt an dem medianen Teile ihres Hinterrandes auf. Dieser Befund leitet zu den bei Rochen vorhandenen Verhältnissen über.

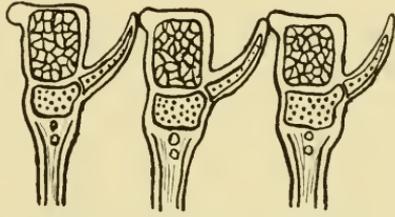
Bei den Rajiden nämlich wird die einheitliche Kieferfalte durch einen tiefen Medianausschnitt, der fast bis an den Kiefer reicht, in zwei dreieckige lappenartige Teile zerlegt. Außerdem erscheinen bei den Rajiden die Papillen der Oberfläche und des Hinterrandes bedeutender entwickelt; besonders ausgebildet erscheinen bei *Raja fullonica* die Papillen des Hinterrandes, indem sie wieder sekundäre Papillen tragen können. Ganz ähnlich, wie bei der Gattung *Raja*, verhält sich die Oberkieferfalte bei *Rhinobatis*, so daß sich TODAROS Vermutung, sie würde derjenigen

der Haie sehr nahe stehen, nicht bewahrheitet. Eher ist dieses der Fall bei *Trygon*; hier bildet die Falte ein in der Mitte nur wenig eingebuchtetes Band, das am Hinterrande in regelmäßige dorsoventral abgeplattete Papillen ausgezogen ist, jedoch im Gegensatz zu der Falte bei den Haien auf der Oberfläche keine Papillen besitzt. Einen unregelmäßig in Falten zerlegten Wulst stellt die Oberkieferfalte bei *Torpedo* dar. Ob dieser Wulst durch eine Rückbildung der typisch entwickelten Oberkieferfalte entstanden ist, der einen primitiven Zustand darstellt, läßt sich schwer sagen, wenn man mit HAECKEL für die Rochen einen polyphyletischen Ursprung annimmt.

Die Unterkieferfalte weist allgemein eine einfachere Form auf. Bei *Heptanchus* und *Hexanchus* stellt sie eine einfache fleischige Falte vor, welche dem Kiefer, zwischen diesem und dem Vorderrande der Zunge stehend, parallel läuft (vgl. Textfig. 1, S. 397). Über ihre Oberfläche verteilt sind einfache miliariforme Papillen, die übrigens bei *Heptanchus* sich dadurch auszeichnen, daß unmittelbar um ihre Basis eine ringförmige, rinnenartige Vertiefung läuft. Dadurch erhält auf einem Durchschnitt die Papille den Anschein, als ob sie in einer kleinen Mulde steht.

Bei den übrigen Haien wird durch das Vorderende der sich hinter der Falte entwickelnden Zunge der basale Faltenanteil bedeckt, so daß nur ihr Kamm frei bleibt, der sich zu einer schmalen, dicht mit kleinen Papillen besetzten Fläche abplattet. Bei *Acanthias vulgaris* und *Spinax niger* verbreitert sich diese Fläche etwas mehr und die Falte erhält dadurch, indem sie mit dem Hinterrande schirmartig vorspringt, eine gewisse Ähnlichkeit mit der Oberkieferfalte. Unter den von mir untersuchten Rochen zeigt nur *Torpedo ocellata* eine eigentliche Falte hinter dem Unterkiefer. Bei *Torpedo marmorata* ist sie durch einen runden Wulst vertreten, während *Trygon* und *Rhinobatis* auch dieser fehlt. Dagegen erhebt sich die Schleimhaut bei den letzteren hinter dem Unterkiefer zu einer Anzahl in einer Querreihe stehender Papillen. Bei *Rhinobatis* sind es etwa 15 fadenförmige Papillen, die 2 mm von der Kieferzahnreihe entfernt stehen und eine Länge von 1 mm erreichen. Ihre Spitze zeigt sich — offenbar zur Aufnahme eines Sinnesorganes — napfförmig ausgehöhlt. Größer (fast 3 mm lang), aber auch in geringerer Anzahl (6—8) vorhanden, sind die Papillen bei *Trygon pastinaca*. Die mittleren sind größer als die seitlichen. Ihre Gestalt ist eher konisch als zylindrisch.

Außer all den bisher beschriebenen Bildungen der Mund-Rachenschleimhaut der Plagiostomen finden sich mehrfach noch an den Kiemenbogen ein oder zwei Reihen von Papillen, die sich durch ihre Größe deutlich von den auf den Kiemenbogen ebenfalls vorhandenen miliariformen Papillen unterscheiden, und wahrscheinlich einen wenig entwickelten Kiemenschutzapparat darstellen. Am Vorderrande der Kiemenbogen steht eine Reihe solcher Papillen von rundlicher Gestalt bei *Pristiurus*; bei *Scyllium catulus*, *Spinax niger* und *Chimaera*, je eine Reihe vorn und hinten. Einen wesentlich besser ausgebildeten Reusenapparat besitzt *Acanthias*. An der Vorderfläche der Kiemenbogen von *Acanthias* noch in den Kiemen-



Textfig. 6. Schematischer Querschnitt durch 3 Kiemenbogen von *Acanthias vulgaris*.

spalten entspringen eine Anzahl langer konischer Papillen, die sich nach vorn an den Hinterrand des vorhergehenden Kiemenbogens anlegen, so daß dadurch auf einem Querschnitt durch die Kiemenbögen sich ein Bild zeigt, wie es schematisch

Textfig. 6 dargestellt hat. Die Papillen tragen bis auf die dem vorhergehenden Bogen anliegende Fläche Schleimhautzähnnchen. Schließlich zeigt die Mund-Rachenhöhle von *Trygon patinaca* noch einige auf diese Art beschränkte Eigentümlichkeiten. Es findet sich nämlich bei dieser Art am Gaumen dorsal hinter der Oberkieferfalte, zum Teil von dieser bedeckt, eine trichterförmige Grube, deren Grund in die Nachbarschaft der Nasengruben zu liegen kommt. Von den lateralen Rändern dieser Grube läuft auf jeder Seite eine ungefähr 2 cm lange niedrige Falte bis zum Spritzloch. Eine ähnliche Falte beginnt in der Mitte des Hinterrandes und setzt sich ungefähr 1 cm weit nach hinten fort.

Am Boden laufen neben der Mittellinie zwei Längsfalten von 28 mm Länge von vorn bis ungefähr zur dritten Kiemenpalte. Wo sie enden, befindet sich in der Medianebene eine kurze Falte und schließlich verlaufen weiter hinten, von der vierten und fünften Spalte beginnend, jederseits zwei Falten nach vorn, indem sie auf das Hinterende der letzt erwähnten Medianfalte zu konvergieren. Alle diese Falten sind auf ihrer Oberfläche dicht mit miliariformen Papillen besetzt.

Zu beiden Seiten der inneren Spritzlochöffnungen von *Trygon pastinaca* steht schließlich je eine dreieckige Papille, die ebenfalls

kleine Papillen trägt und eine Größe von 1—2 cm besitzt. Eine geringer ausgebildete ähnliche Papille findet sich übrigens auch medial neben dem Spritzloch von *Spinax niger* und *Acanthias vulgaris*.

Besonders zu erwähnen ist noch, das Verhalten der Schleimhaut von *Chimaera*. Die ganze Schleimhaut ist bei diesem Tiere mit warzenartigen Papillen besetzt. Eigentümlich ist auch die Form der Zunge bei *Chimaera*. Sie stellt nämlich eine dreieckige, kissenartige Erhabenheit vor, die nach hinten deutlich gegen die übrige Schleimhaut abgesetzt ist.

Der Ösophagus der Selachier ist meist in Längsfalten gelegt, die auf ihrer Oberfläche nicht selten wieder sekundäre Längsfalten aufweisen. Eine Ausnahme hiervon machen *Acanthias* und *Trygon*. *Acanthias*¹⁾ besitzt statt der Längsfalten Papillen, die eine Größe von 1 cm erreichen können. Ihre Grundform ist konisch, doch können die Papillen dadurch, daß sie sich verzweigen und mit sekundären konischen Papillen besetzt sind, die verschiedenste Gestalt annehmen. Da die in Längsreihen angeordneten Papillen mit ihren Basalteilen zu Längsfalten verbunden sind, macht die Ableitung dieses Befundes von dem gewöhnlichen Verhalten keine Schwierigkeit.²⁾

Eigenartiger erscheint in dieser Beziehung *Trygon*, wo der Ösophagus deutliche Querfaltung aufweist. Diese Falten umziehen nicht ringförmig das ganze Lumen, sondern sind derartig unterbrochen, daß drei Kolumnen von Querfalten entstehen, die durch drei längsverlaufende faltenfreie Streifen voneinander getrennt sind. Von diesen faltenfreien Streifen stehen zwei lateral und der dritte dorsal. Daher entsprechen einer Kolumne breiterer Querfalten an der ventralen Seite des Ösophagus zwei solche von schmälere an dessen Dorsalseite. Jede Kolumne besteht aus neun einzelnen Falten, von oben betrachtet zeigen sie eine runzelig-papillöse Beschaffenheit, während sie einen baumförmigen Querschnitt besitzen.

Von einer Beschreibung der Faltenbildung des Magens will ich absehen, da die Falten, wie bereits oben erwähnt, ephemerer Natur sind und bei der Ausdehnung des Magens verstreichen.

1) Außer *Acanthias* besitzen Papillen im Ösophagus *Aëtobatis Marina* (STANNIUS), *Lamna* (PILLIET), „Selache und einige Haie“ (OWEN), *Myliobatis* (MECKEL).

2) Vergleiche darüber PETERSEN.

Die Schleimhaut des Pylorusrohres schließlich ist überall mit Längsfalten versehen. Die Grundlage der Schleimhaut, die den Mund-Kiemendarm auskleidet, bildet, bei den Haien, bei Chimaera und bei *Torpedo marmorata* eine aus groben Bindegewebsbündeln bestehende Propria, die vielfach sehr deutlich die für die Cutis der Selachier typische Durchflechtung der Bindegewebsbündel in drei zueinander senkrechten Richtungen erkennen läßt. Bei *Trygon* und besonders bei *Torpedo ocellata* zeigt sich die Propria viel weniger kompakt und ist von Bindegewebsbündeln gebildet, die ihrer Oberfläche parallel laufen. In ihr finden sich verstreut Bindegewebskerne (besonders zahlreich bei *Acanthias* und *Trygon*).

Bei denjenigen Tieren, welche eine pigmentierte Schleimhaut besitzen, haben die Pigmentzellen ihren Sitz hauptsächlich in dieser Propria, wenn sie auch nicht in dem darunter liegenden lockeren Bindegewebe besonders in der Umgebung der Gefäße und Nerven fehlen. Während ihre Mehrzahl bei Chimaera an der Basis der Propria verteilt war, lagen sie bei *Spinax niger* meist dicht unter dem Epithel.

Die Grenze zwischen Bindegewebe und Epithel wird von einer gewöhnlich sehr deutlichen Basalmembran gebildet.

Das Epithel der Mund-Kiemendarmschleimhaut selbst besitzt bei allen Selachiern den Charakter des mehrschichtigen kubischen Epithels, dessen Höhe sowohl nach Arten, wie auch bei den einzelnen Arten nach Regionen bedeutend schwankt (vgl. Textfig. 7, S. 432).

Die unterste Zellage wird von Zylinderzellen mit länglichem Kern gebildet. Je weiter man von dieser basalen Zellage nach oben steigt, desto mehr nehmen die Zellen polygonale bzw. rundliche Form an, und desto deutlicher treten die Zellgrenzen, die sich in den untersten Lagen wenig markieren, in Erscheinung. Es entwickeln sich gleichzeitig damit meist sehr deutliche Interzellularräume, in denen man häufig sehr schöne Interzellularbrücken erkennen kann. Die oberste Zellage wird von kubischen Zellen gebildet, die an ihrer freien Oberfläche einen Cuticularsaum entwickelt haben. Stellenweise jedoch sind auch die Oberflächenzellen stark abgeplattet und scheinen sich als Schüppchen abzustoßen. In der unteren Hälfte des Epithels sieht man oft (bei Chimaera besonders schön) Kernteilungsfiguren. Die Kerne der Epithelzellen sind für gewöhnlich bläschenförmig und rund. Da aber in manchen Fällen (z. B. Chimaera) die oberen Zellen

in ihrem Inneren schleimartige Substanzen abscheiden, kann der Kern an die Basis der Zelle rücken und sich abplatten, was in extremen Fällen (*Torpedo marmorata*) dazu führen kann, daß die zwei obersten Zellagen, abgesehen von ihrer etwas geringeren Größe, vollkommen echten Schleimzellen gleichen.

Die echten Becherzellen fehlen ferner bei keinem der untersuchten Selachier, wenn auch ihre Zahl bei den einzelnen Arten sehr wechselt.

In großer Menge sind sie bei *Scyllium* und *Rhina* vorhanden, wo die gewöhnlichen Epithelzellen gleichsam nur ein Netzwerk um sie bilden, nicht so viele besitzen *Heptanchus*, *Spinax*, *Torpedo ocellata* und *Torpedo marmorata*, während sie nur vereinzelt bei *Acanthias*, *Chimaera* und *Trygon pastinaca* vorkommen. Sie fehlen jedoch auch bei denjenigen Tieren, die sonst reichlich damit versehen sind, auf den Kieferfalten und (außer bei *Torpedo*) auf den die Sinnesorgane tragenden Papillen.

Interessant sind ferner an der Mundkiemendarmschleimhaut der Selachier einige Drüsenbildungen. Bei *Trygon* entdeckte TODARO eine eigentümliche Art von Drüsen, doch ist seine Entdeckung offenbar nicht beachtet worden. Diese intraepithelialen Drüsen bestehen aus einer Anzahl (ca. 3—10) großer, heller Zellen von ungefähr ovaler Gestalt, und mit hellem bläschenartigem, mittelständigem Kern, die nestartig zusammensitzen und in den unteren Schichten des Epithels liegen. Mit ihren oberen Teilen beugen sie sich gewöhnlich gewölbeartig gegeneinander, und von hier steigt ein enger Ausführungskanal zur Oberfläche des Epithels empor, dessen Länge entsprechend der Dicke des Epithels an der betreffenden Stelle wechselt. Die den Ausführungskanal begrenzenden Zellen sind wie die Deckzellen des Epithels mit einer Cuticula versehen (Fig. 1, Taf. 6). Diese Drüsen finden sich in größerer Anzahl über die Schleimhaut des Mundkiemendarms von *Trygon* verstreut, doch trifft man auf Schnitten infolge seiner Enge den Ausführungsgang nur selten in seiner ganzen Länge. (In dem abgebildeten Präparat ist er ungewöhnlich weit und kurz.) TODARO will diese Drüsen mit den Kolbenzellen von *Petromyzon* in Zusammenhang bringen.

Andert geartete intraepitheliale Drüsenbildungen fand ich bei *Chimaera* im vorderen Teile des Bodens der Mundhöhle.

Bei der Betrachtung der Sinnesorgane fällt zunächst die Tatsache auf, daß sie stets an erhabenen Stellen der Schleimhaut,

besonders auf den Spitzen der Papillen sitzen. Es macht sich in dieser Stellung der Sinnesorgane, die sich bis zu den Reptilien hinauf findet, ein Gegensatz zu den Säugetieren bemerkbar, bei denen die Geschmacksorgane vertiefte, geschützte Stellen bevorzugen. Dieser Unterschied in der Stellung der Geschmacksknospen erklärt sich leicht durch die physiologische Verschiedenheit der Nahrungsaufnahme bei den Tieren und steht in enger Beziehung zu der Differenzierung des Gebisses bei den Säugetieren. Bei den niederen Wirbeltieren stellt die Mundhöhle, wie der Ösophagus, lediglich ein zuleitendes Organ dar, durch das die aufgenommene Nahrung hindurchgeht, ohne einen längeren Aufenthalt zum Zwecke der mechanischen Zerkleinerung zu nehmen. Infolgedessen müssen die Geschmacksorgane, um überhaupt ihre Funktionen ausüben zu können, die Nachteile mit in den Kauf nehmen, welche ihre exponierte Stellung mit sich bringt.

Bei den Säugetieren dagegen verweilt die Nahrung zum Zwecke der Zerkleinerung längere Zeit in der Mundhöhle, und es ist den Nahrungsstoffen durch den Kauakt mit seinen mechanischen Einwirkungen und durch die chemische Einwirkung der Drüsensekrete Gelegenheit gegeben, auch zu den versteckt und geschützt liegenden Geschmacksorganen vorzudringen. Für diese Annahme scheint ferner zu sprechen, daß beim Menschen eine Geschmacksempfindung nicht eintritt, wenn die Nahrung ruhig auf der Zunge liegt, ohne durch Reibung der Zunge gegen den Gaumen in die Vertiefungen der Schleimhaut eingeführt zu werden.

Übrigens scheinen die becherförmigen Organe der Haie ziemlich widerstandsfähig zu sein; bei älteren Alkoholpräparaten, an denen das Epithel ziemlich mazeriert war, waren häufig gerade die Geschmacksknospen und ihre nächste Umgebung erhalten, so daß man auch an solchen Präparaten oft noch recht deutliche Bilder von ihnen bekommen konnte.

Die Sinnesorgane der Plagiostomen hat TODARO zuerst gesehen, der 1872 eine vorläufige Mitteilung über diese Entdeckung veröffentlichte. Ein Jahr später erschien seine ausführliche Arbeit. TODARO sah die Sinnesorgane bei allen von ihm untersuchten Plagiostomenarten. Bei den Rochen, von denen er *Torpedo*, *Raja clavata*, *Trygon pastinaca* und *Myliobatis Nottola* untersuchte, fand er die Sinnesknospen auf der gesamten Schleimhaut des Mundkiemendarmes bis zum Ösophagus. Bei den Haien dagegen — seine Untersuchungen erstreckten sich auf *Rhina squatina*, *Acan-*

thias vulgaris, *Scyllium canicula* und *Mustelus vulgaris* — sah er sie auf der Oberkieferfalte und Unterkieferfalte. Schließlich entdeckte er noch auf der Zunge von *Chimaera* Sinnesorgane, konnte aber ihr sonstiges Vorkommen nicht feststellen, da ihm kein geeignetes Material zur mikroskopischen Untersuchung zur Verfügung stand.

Erst 1880 wurden die Sinnesorgane der Plagiostomen wieder untersucht, und zwar von MERKEL. Er konnte für *Torpedo*, *Scyllium canicula* und *Mustelus* ihre Anwesenheit bestätigen und fand sie außerdem bei *Pristiurus*. Wichtig für uns ist, daß MERKEL erkannte, daß die Geschmacksorgane bei den Haien nicht, wie TODARO annahm, auf die Kieferfalte beschränkt, sondern ebenso wie bei den Rochen über die ganze Schleimhaut des Mundkiemendarmes bis zum Ösophagus verteilt sind.

Das sind bisher die einzigen Arbeiten, die von den Geschmacksorganen der Rochen und Haie handeln. Nur eine kurze Notiz von RETZIUS, die in seinen biologischen Untersuchungen enthalten ist, muß hier noch erwähnt werden. RETZIUS untersuchte mit der Methylenblaumethode die Mundschleimhaut von *Acanthias*. Er fand bei der Betrachtung der Schleimhaut von der Oberfläche, daß diese in der direkten Umgebung der (miliariformen) Papillen besonders reichlich mit Nerven versorgt ist und gibt auch von diesem Befunde eine Abbildung. Da ihn die Angaben TODAROS und MERKELS offenbar nicht bekannt waren, läßt er die Frage offen, ob sich auf diesen Papillen Sinnesorgane finden.

TODARO unterscheidet in seiner Arbeit scharf zwischen zwei Formen von Sinnesorganen, den „Geschmacksglocken“ (*campane del gusto*) und den „Geschmackskelchen“ (*calici del gusto*). Die Geschmacksglocken sitzen nach seiner Angabe mit dem abgerundeten breiten Ende in der napfförmigen Vertiefung auf dem Scheitel der miliariformen Papillen und münden mit dem schmaleren distalen Ende auf der Oberfläche des Epithels. Die Geschmackskelche, die nach TODARO mit ihrem schmaleren unteren Ende auf dem Bindegewebe fußen und sich distalwärts trichterartig verbreitern, sollen bei den Rochen zu sechs Stück in regelmäßigen Abständen die Geschmacksglocken umstehen, während sie bei den Haien mit diesen zu einem einheitlichen Organ verschmolzen sind. Von beiden Befunden, die er für die Rochen einerseits, für die Haie andererseits als allgemeinen Typus angibt, ohne Unterschiede in der Form der Sinnesorgane bei den

einzelnen Arten zu erwähnen, gibt er Abbildungen, die stark schematisiert sind.

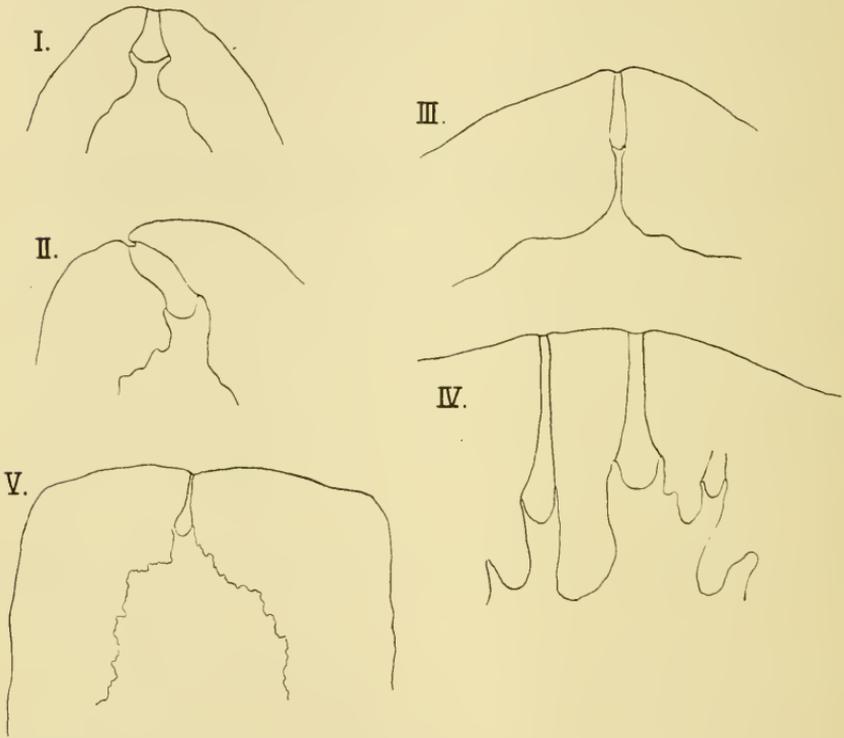
Den Angaben TODAROS gegenüber betont MERKEL mit Recht, daß er eine Scheidung der Sinnesorgane in Kelche und Glocken nicht habe bemerken können. Ich habe ebenfalls bei den Haien vergeblich nach Kelchen gesucht. Alle Sinnesorgane, die ich bei ihnen sah, konnte man nur zu den Geschmacksglocken zählen. Ich stimme daher mit MERKEL vollkommen überein, wenn er TODAROS Angaben für die Haie (soweit sie MERKEL untersuchte *Scyllium* und *Mustelus*) für unzutreffend erklärt, und kann das Gleiche auch für die beiden anderen von TODARO untersuchten Spezies (*Acanthias* und *Rhina*) bestätigen, ebenso wie ich auch bei *Torpedo* (vgl. MERKEL) nicht die von TODARO für die Rochen angegebenen Verhältnisse fand. Dagegen sah ich bei *Trygon* auf den miliariformen Papillen neben den Geschmacksglocken auch die Gebilde, die TODARO als Geschmackskelche auffaßt. Sie stellen sehr wenig auffallende Epitheldifferenzierungen dar, die auf minimalen Erhebungen des Bindegewebes stehen (Fig. 2, Taf. 6). Ihre Eigenschaft als Sinnesorgane erscheint mir zweifelhaft. Nerven sah ich nicht zu ihnen treten. Wenn diese Kelche auch vorwiegend in der Umgebung der Geschmacksknospen auftreten, so ist doch von einer so regelmäßigen Verteilung um diese, wie sie TODARO angibt, nichts zu erkennen.

Die irrigen Angaben TODAROS für die Haie kann ich mir nur so erklären, daß er das ganze Epithel auf den miliariformen Papillen von *Scyllium canicula*, soweit es frei von Becherzellen ist, als Sinnesorgane angesehen hat. In diesem Fall erhält man allerdings eine ähnliche Form von „Sinnesorganen“, wie sie TODARO (Fig. 4, Taf. 6) abbildet. Es ist jedoch bei etwas genauerem Zusehen leicht zu erkennen, daß dieser schleimzellenfreie Bezirk nicht mit dem Sinnesorgan identisch ist. Dieses nimmt vielmehr nur dessen zentralen Bezirk ein.

Während TODARO einen Unterschied in der Form der Geschmacksorgane der einzelnen Spezies nicht angibt, hebt MERKEL richtig hervor, daß kaum zwei Arten der Selachier gleichgeformte Sinnesorgane besitzen. Ich konnte sogar mehrfach feststellen, daß sie auch bei einem Tiere sich in den verschiedenen Regionen merklich voneinander unterscheiden. Sehr auffallend war dies bei *Chimaera* der Fall, wo die Organe, was Größe und Form anbelangt außerordentlich variieren. Ihre Größe scheint lediglich von der Dicke des Epithels, in dem sie stehen, abhängig zu sein

(vgl. die Nebenstehenden fünf Abbildungen, die alle bei gleicher Vergrößerung gezeichnet sind).

In betreff der Verteilung der Sinnesorgane gibt MERKEL an, daß sie bei *Torpedo*, *Scyllium* und *Mustelus* einzeln auf den Papillen stehen, zu mehreren dagegen bei *Pristiurus*. Wenn das im allgemeinen auch zutrifft, so darf man hier doch keinen allzu scharfen Unterschied machen, denn ich fand bei *Scyllium* und ebenso bei *Chimaera*, wo gewöhnlich ebenfalls nur ein Organ auf



Textfig. 7. Verschiedene Formen von Sinnesorganen von *Chimaera monstrosa*, bei gleicher Vergrößerung (Zeiss Obj. A, Ok. 3) mit dem Abbeschen Zeichenapparat gezeichnet und dann auf $\frac{1}{2}$ verkleinert. I. II. und III. von der Schleimhaut hinter der Zunge; IV. vor der Zunge; V. aus dem hinteren Abschnitt des Vorderdarms.

jeder Papille steht, stellenweise (bei *Scyllium canicula* auf manchen Papillen der Kiemenbogenschleimhaut und bei *Chimaera* auf den größeren Papillen hinter der Zunge) mehrere Geschmacksorgane auf einer Papille sitzend.

In der Regel sitzt jedes Sinnesorgan mit seinem unteren, abgerundeten Ende auf der ausgehöhlten Spitze einer kleinen eierbecherförmigen Papille. Nur an einzelnen Sinnesorganen von

Chimaera (Fig. 6, Taf. 6) wurde diese Papille vermißt. Die Papillen, welche, was Höhe und Breite betrifft, erheblichem Wechsel unterworfen sind, ohne jedoch irgendwo ihre typische Gestalt zu verlieren, sitzen meist auf der Oberfläche von rundlichen hügel-förmigen, etwas größeren Papillen (den miliariformen Papillen TODAROS), doch können sie sich auch direkt auf der ebenen Oberfläche des Bindegewebes finden.

Bei Chimaera und bei Acanthias ist unter der Sinnesorgan-papille die Propria der Schleimhaut durchbrochen, so daß das unter dieser liegende, lockere, schleimige Bindegewebe direkt in die Papille eintritt. Man sieht in diesen Fällen sehr deutlich, ein Nervenstämmchen in die Papille eintreten und in deren Achse senkrecht emporsteigen (Fig. 5, Taf. 6). Nicht ganz so deutlich sieht man das Nervenstämmchen in den Fällen, wo das grobe Bindegewebe der Propria selbst in die Papille aufsteigt, doch fehlt es auch hier nie. Im oberen Teil der Papille verliert sich der Nerv in ein helles Gewebe, dessen zahlreiche Kerne in querer Richtung angeordnet sind. Dieses Gewebe, das die obere Höhle der Papille auskleidet, ist offenbar nervöser Natur. Außer dem Nerven tritt gewöhnlich noch ein Blutgefäß in die Papille ein und läuft meist ringförmig im oberen Rand der Papille entlang.

Während die seitlichen Wände der Papille ebenso wie das Bindegewebe der übrigen Schleimhäute durch eine deutliche Basalmembran gegen das Epithel abgegrenzt ist, fehlt diese am Boden der napfförmigen Einsenkung an dem Oberende der Papille, indem sie an deren Rande endet.

Nicht selten finden sich unter den Geschmacksorganen Lymphozythen-Anhäufungen, die auch an anderen Stellen der Schleimhaut, besonders an deren Rändern gegen die Kieferzahnreihe und in der Gaumengrube von Trygon vorkommen.

Der epitheliale Teil der Geschmacksknospen tritt, abgesehen von den kegelförmigen „Geschmackskelchen“ von Trygon, in zwei verschiedenen Formen auf. Bei der einen Form erhält sich über dem Organ, die mit einer Cuticula versehene Deckzellenschicht des Epithels in kontinuierlichem Zusammenhang, so daß die Sinneszellen mit ihren Fortsätzen einzeln zwischen den Zellen münden. Das Geschmacksorgan hat in diesem Fall die Gestalt einer Glocke, deren breite Öffnung der Epitheloberfläche zugekehrt ist (Torpedo, und nach MERKEL auch Mustelus).

Bei den meisten Arten dagegen besitzt das Sinnesorgan eine einheitliche Mündung, in deren Ausdehnung die Deckzellenschicht

unterbrochen ist. Durch diese einheitliche Mündung erhält das Organ, indem sich die oberen Zellenden bündelartig vereinigen, eine distalwärts verjüngte Gestalt. So sah ich die Geschmacksorgane bei *Chimaera*, *Heptanchus*, *Rhina*, *Acanthias*, *Spinax* und entgegen der Angabe MERKELS, auch bei *Scyllium*. Bei *Trygon* ist es bei den meisten Sinnesorganen noch nicht deutlich zu einer solchen Durchbrechung der Deckschicht gekommen. An der Mündung der Sinnesorgane kann sich in diesem Fall eine mehr oder weniger ausgesprochene Einsenkung der Epitheloberfläche ausbilden (s. die Fig. 5, 6 u. 7 auf den Taf. 6 u. 7).

Von dem umgebenden Epithel unterscheiden sich die Geschmacksknospen mehr oder weniger deutlich durch ihre Längsstreifung, die durch die Spindelform der sie zusammensetzenden Zellen bedingt ist. Die Zellgrenzen sind in dem Organ bedeutend weniger in die Augen fallend, als bei dem polygonalzelligen Epithel. Außerdem besitzt das Organ meist ein helleres Aussehen und die Kerne sind in ihm dichter angeordnet. Zwischen den bündelförmigen Stützzellen sieht man oft mehrere hellere Sinneszellen eingebettet. Ähnliche helle Zellen finden sich am unteren Ende des Organes genau auf der Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe. Sie sind sehr deutlich zu erkennen durch ihre hellere Färbung und dadurch, daß sie und besonders ihre Kerne im Gegensatz zu allen übrigen Zellen des Organes quer gestellt sind. Auf einem Schnitt durch ein Sinnesorgan sind sie je nach der Art, und je nachdem das Organ getroffen ist, in der Zahl von zwei bis fünf zu sehen. Sie waren so konstant, daß ich sie in keinem Geschmacksorgan vermißte. Da sich ähnliche Zellen sonst nirgends an der Basis des Epithels finden, kann man sie in den Fällen, wo sich wie bei *Torpedo*, die Sinnesorgane kaum von dem umgebenden Epithel unterscheiden, geradezu zum Auffinden der Organe benutzen. (Vgl. die Tafelfiguren.)

Was die Verbreitung der Sinnesorgane anbetrifft, so ist bereits durch TODARO und MERKEL für *Raja*, *Trygon*, *Torpedo*, *Myliobatis*, *Acanthias*, *Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus* festgestellt, daß sie über die Schleimhaut des ganzen Mundkiemendarmes verstreut sind.

Für *Trygon*, *Torpedo*, *Acanthias* und *Scyllium* kann ich diese Verbreitung bestätigen und fand außerdem bei *Heptanchus* und *Spinax niger* die gleichen Verhältnisse, während ich von *Raja fullonica*, von *Rhina squatina* und *Carcharias obtusirostris*

nur einzelne Stellen schneiden konnte, an denen ich jedoch auch nirgends Sinnesorgane vermißte.

Die Sinnesorgane finden sich auf der Ober- und Unterkieferfalte, auf der Zunge und am Boden der Mundkiemendarmhöhle, wie auch am Dach bis zum Ösophagus. Auf den Kiemenbogen erstrecken sie sich (z. B. *Scyllium canicula*) bis in die unmittelbare Nähe der Kiemenblättchen, und schließlich fehlen sie auch nicht auf allen oben erwähnten Papillenarten, sowie auf den Schleimhautfalten von *Trygon*, die infolge der Anhäufung von Geschmacksknospen auf ihnen direkt als Sinnesapparate anzusehen sind.

Die Sinnesorgane bestätigen also durch ihre Verbreitung vollkommen, was die Zähne uns bereits lehrten, daß das ursprüngliche Entoderm des Kiemendarmes restlos durch das Ektoderm verdrängt wird.

Wenn die Sinnesorgane somit auf der einen Seite für die Richtigkeit der im ersten Teil gezogenen Schlüsse Zeugnis ablegen, so ermöglichen sie uns auf der anderen Seite außerdem noch die Frage zu entscheiden, ob das Ektoderm sich im Vorderdarm der Selachier noch weiter, als bis zum Ende des Mundkiemendarmes ausdehnt, worüber uns die Zähne keine Klarheit verschaffen konnten.

Es gelang mir nämlich, nachzuweisen, daß in dem Beginn des Ösophagus der Verbreitung der Sinnesorgane bei den Selachiern durchaus keine Grenze gesetzt ist.

Ich untersuchte unter diesem Gesichtspunkte den Ösophagus von *Heptanchus*, *Acanthias*, *Spinax*, *Scyllium canicula*, *Raja fullonica* und *Trygon*, wie auch den Vorderdarm von *Chimaera*.

Es ist uns bereits durch EDINGER bekannt, daß sich im Ösophagus der Plagiostomen zwei verschiedene Epithelarten finden können: entweder geschichtetes Pflasterepithel oder Flimmerepithel. In den Fällen, wo sich Flimmerepithel findet (*Raja clavata*, *Mustelus laevis*, *Squatina angelus* und *Pristiurus*) erstreckt sich das mehrschichtige Mundepithel noch ein kurzes Stück weit in den Ösophagus, wo dann erst das Flimmerepithel beginnt. OPPEL bestätigt die Angaben EDINGERS von *Raja asterias* (Flimmerepithel) und *Torpedo marmorata* (mehrschichtiges Pflasterepithel). Die gleichen zwei Epithelformen sah ich auch, und zwar Flimmerepithel mit anfangs Pflasterepithel bei *Heptanchus*, *Scyllium* und *Raja fullonica*, mehrschichtiges Epithel bei

Acanthias, Spinax und Trygon. Auch Chimaera besaß geschichtetes Pflasterepithel im ganzen Vorderdarm.

Das Flimmerepithel besteht aus hohen nagelförmigen Flimmerzellen, zwischen denen sich (im Gegensatz zu EDINGERS Angaben) bei allen von mir untersuchten Formen mehr (*Raja fullonica*, *Heptanchus*) oder weniger (*Scyllium canicula*) zahlreiche schmale, keulenförmige Becherzellen sah, die nur in ihrer oberen Hälfte mit Schleim erfüllt sind. Die Kerne des Epithels sind in drei Lagen angeordnet. Zu oberst stehen die länglichen schmalen Kerne der Flimmerzellen, etwas tiefer, die im oberen Teil durch den Schleiminhalt etwas eingedrückten Kerne der Becherzellen. In dem basalen Teil schließlich finden sich die in 1—2 Lagen angeordneten, rundlichen Kerne der Ersatzzellen des Epithels.

Das geschichtete Pflasterepithel des Ösophagus gleicht demjenigen des Mundkiemendarms, nur das manchmal in den oberen Zellagen sich Schleim entwickelt, der den Zellkern an die Basis drückt (*Torpedo marmorata*, *ocellata* und *Acanthias*). Bei Trygon, der in der Mundkiemendarmschleimhaut nur vereinzelte Becherzellen besitzt, finden sich diese sehr zahlreich im Ösophagus an den gegeneinander gekehrten Seiten der Querfalten, und zwar sitzen sie dichter auf der Hinterseite der Falten, als auf deren Vorderseite (geschütztere Lage?). Auf der Oberfläche der Falten fehlen sie fast ganz.

Bei allen Haien und Rochen, durch deren Ösophagus ich Schnitte machte, d. h. bei *Heptanchus*, *Acanthias*, *Spinax*, *Scyllium canicula*, *Torpedo marmorata*, *Torpedo ocellata*, *Raja fullonica* und Trygon fand sich unter der Schleimhaut das sogenannte „lymphoide Organ.“ Es fehlt bei Chimaera, welche es jedoch unter der Mund-Kiemendarmschleimhaut besitzt.

Der Ösophagus aller Selachier besitzt eine dünnere oder dickere Schicht quergestreifter Ringmuskulatur. Bei *Acanthias* kommt dazu eine quergestreifte innere Längsmuskulatur, doch sind beide Schichten nicht sehr scharf voneinander geschieden. Eine äußere Ringmuskelschicht und innere Längsmuskelschicht quergestreifter Muskeln weist auch der Vorderdarm von Chimaera auf.

Unter den mit Flimmerepithel versehenen Arten konnte ich bei *Heptanchus* und *Scyllium canicula* Sinnesorgane soweit im Ösophagus sehen, wie sich das Pflasterepithel erstreckte. Bei *Raja fullonica* waren in meiner Querschnittsserie leider nur Spuren des Pflasterepithels getroffen, und ich fand dementsprechend hier auch keine Sinnesorgane.

Es fragte sich nun, ob in denjenigen Fällen, wo das geschichtete Pflasterepithel bis zur Cardia reichte, auch die Sinnesorgane in gleicher Weise an Verbreitung gewinnen. Einigermassen aussichtsreich erschien mir in dieser Hinsicht *Acanthias*, denn hier gehen, wie man deutlich sehen kann, die miliariformen (also Sinnes-)Papillen durch schnelle Größenzunahme (2—3 Papillen bilden den Übergang) in die großen Papillen des Ösophagus über. Meine Erwartung hatte mich nicht getäuscht: Auch die Papillen des Ösophagus von *Acanthias* stellen in dessen ganzer Ausdehnung Sinnespapillen vor. Auf jeder der vielen Spitzen und Spitzchen der Papillen sitzt wie auf den miliariformen Papillen ein sehr deutliches Sinnesorgan, und zwar ebenso am Beginn des Ösophagus wie an der Cardia.

Daß dieses Verhalten bei *Acanthias* nicht einen einzelnen Ausnahmefall darstellt, beweist *Trygon*, wo ebenso wie bei *Acanthias* die Sinnesorgane im ganzen Ösophagus bis zur Cardia, allerdings weniger häufig als dort, verbreitet sind. Auch bei *Spinax niger* sah ich im Ösophagus Sinnesorgane, doch konnte ich ihre Verbreitung wegen Mangels an für mikroskopische Zwecke brauchbarem Material nicht feststellen.

Von Interesse mußte es sein, die Verbreitung der Sinnesorgane an einem primitiven, undifferenzierten Vorderdarm kennen zu lernen, wie ihn unter den Plagiostomen *Chimaera* aufweist. Ich untersuchte *Chimaera spec.?* (die Art konnte ich nicht feststellen, doch handelte es sich offenbar nicht um *Ch. monstrosa*, da der Vorderdarm nicht wie bei dieser Art an seiner Innenfläche mit hohen, schmalen Längsfalten besetzt war, die bis fast zur Mittelachse des Vorderdarms reichend, dem Querschnitt ein zitronenscheibenartiges Aussehen verleihen. Die Falten zeigten sich vielmehr niedriger und dicker. Ihr Querschnitt war wellenförmig). Diese *Chimaera*-Art besaß einen Vorderdarm von 7 cm Länge, und die mikroskopische Untersuchung zeigte mir, daß sich die Sinnesorgane über die vordere Strecke des Vorderdarms bis zum Ende des 6. Zentimeters verbreitet finden, so daß nur ein Streifen von 1 cm Breite an der Cardia frei von Sinnesorganen ist. Doch halte ich es nicht für ausgeschlossen, daß auch hier sich noch einzelne Sinnesorgane finden, wenn ich auch in meinen Serienschritten keines antraf.

Wir sehen somit, daß die Anwesenheit von Sinnesorganen im Ösophagus offenbar, wenigstens für die Plagiostomen, durchaus nicht als eine Ausnahme zu betrachten ist, sondern sich wohl

ziemlich verbreitet findet, denn in allen untersuchten Fällen fand ich in der Ausdehnung des Pflasterepithels auch Sinnesorgane.

Doch die Eigentümlichkeit, daß sich Geschmacksknospen im Ösophagus finden, ist nicht auf die Plagiostomen beschränkt, sondern es finden sich in der Literatur verstreut mehrere Angaben über das Vorkommen von Sinnesorganen im Ösophagus. So fand MACALLUM bei *Acipenser rubicundus* im Ösophagus Sinnesorgane, von denen er eine Abbildung gibt, für *Acipenser ruthenus* bestätigte dies JACOBSHAGEN und macht ihre Anwesenheit im Ösophagus von *Scaphirynchus cataphractus* wahrscheinlich. Im Ösophagus von *Hatteria* sah OSAWA Sinnesorgane. Ja auch bei den Säugetieren erstrecken sich die Geschmacksorgane weit nach hinten; allgemein scheinen sie sich auf dem Kehldeckel und in dessen Umgebung zu finden (vgl. OPPELS Lehrbuch, Bd. III, p. 470 f. und Bd. VI, p. 389 f.). Für den Menschen jedoch ist durch PONZO das Vorkommen von Sinnesorganen an noch tieferen Stellen nachgewiesen. Er fand bei zwei etwa 6 Monate und bei einem etwa 7 Monate alten Embryo Geschmacksknospen im Ösophagus noch 2 mm unter dem unteren Rande des Ringknorpels.

Schließlich erwähnt KEIBEL noch „epithelknospenähnliche“ Gebilde im Mitteldarm von Affen. Diese Gebilde jedoch haben, wie wohl auch KEIBEL annimmt, nichts mit echten Sinnesorganen zu tun, an die nur ihre Gestalt erinnert. Dafür spricht auch die Umwandlung zu kleinen Krypten, die sie später erfahren.

Wenn man nun in Betracht zieht, daß die bisherigen Angaben in der Literatur nur Gelegenheitsfunde vorstellen, so scheint es nicht unberechtigt, anzunehmen, daß sich wahrscheinlich zu den bisher bekannten Fällen bei eingehenderer Untersuchung noch eine ganze Reihe neuer gesellen werden; wenigstens machen mir meine Funde bei den Plagiostomen das sehr wahrscheinlich ¹⁾.

Die Verteilung der Sinnesorgane läßt einen bemerkenswerten Zusammenhang zwischen ihnen und dem mehrschichtlichen Pflasterepithel erkennen, der sich nicht nur bei den Plagiostomen, sondern in gleicher Weise auch bei den Säugetieren in der Kehlkopfschleimhaut bemerkbar macht, wo die im Bereich des Flimmerepithels stehenden Sinnesorgane, wie auch PONZO ausdrücklich hervorhebt, stets von einer Insel von Pflasterepithel umgeben sind (vgl. OPPEL, l. c.).

1) Wie ich jetzt von meinem Freunde Dr. E. JACOBSHAGEN erfahre, hat sich nach seinen Untersuchungen diese Vermutung auch für Teleostier bestätigt.

Da ausnahmslos bei den von mir untersuchten Plagiostomen das Pflasterepithel überall, wo es im Vorderdarm vorkommt, Sinnesorgane aufwies, halte ich den Schluß für berechtigt, daß wir es in dem mehrschichtigen Pflasterepithel des Selachierdarms mit einem ektodermalen Gebilde zu tun haben und daß daher das Ektoderm bei ihnen mindestens bis zur hinteren Grenze dieses Epithels reicht. Ich sage „mindestens“, denn es entsteht die Frage, ob das Flimmerepithel des Ösophagus und das Magenepithel mit zum Ektoderm oder zum Entoderm zu rechnen ist. Zu dieser Frage möchte ich jetzt noch nicht Stellung nehmen, da mir vorläufig die Grundlagen für die Entscheidung in der einen oder anderen Richtung noch nicht vorhanden zu sein scheinen. Vor allen Dingen ist es meiner Ansicht nach dazu nötig, daß man eine genaue Kenntnis der frühesten Ontogenese des Epithels besitzt und daß man sicher entscheiden kann, ob das Flimmerepithel des Ösophagus wirklich den primitiven Zustand gegenüber dem Pflasterepithel darstellt. Die Tatsache, daß sich im undifferenzierten Vorderdarm stets mehrschichtiges Epithel findet, scheint diese Annahme in Frage zu stellen und läßt es nicht ausgeschlossen erscheinen, daß Magenepithel und Flimmerepithel Differenzierungen des mehrschichtigen Epithels des primitiven Vorderdarms vorstellen.

In gleicher Weise will ich mich heute noch nicht darüber äußern, wie weit meine Ergebnisse für die Selachier auch auf andere Wirbeltierabteilungen auszudehnen sind. Auch hier erscheint es mir schwierig, auf Grund der jetzt bekannten Tatsachen zu einem sicheren Ergebnis zu gelangen. Doch glaube ich, sprechen eine Anzahl von Tatsachen dafür, daß auch bei den höheren Wirbeltieren dem Ektoderm im Vorderdarm eine größere Ausdehnung zuzuschreiben ist. Zu diesen Tatsachen rechne ich neben dem Vorkommen von Sinnesorganen vor allem die Verhornung der oberflächlichen Epithellagen des Ösophagus und die Unterschiede in der Innervierung der Vorder- und Mitteldarmschleimhaut (im Vorderdarm dringen die Nerven in das Epithel ein, während im Mitteldarm davon bisher nichts bemerkt werden konnte).

Ferner macht mir die Tatsache, daß bei den Selachiern und Ganoiden¹⁾ (Acipenser und Scaphirynchus) das Ektoderm sich weit

1) Der eventuelle Einwand, es handele sich bei dem Vorkommen von Sinnesorganen um individuelle Variationen, wird wohl dadurch entkräftet, daß bei Acipenser in zwei Fällen die Sinnesorgane gesehen sind und ich sie auch bei zwei Exemplaren von *Trygon pastinaca* im Ösophagus fand.

in den Vorderdarm erstreckt, die Annahme wahrscheinlich, daß sich die Proselachier, also die Stammeltern aller gnathostomen Wirbeltiere, in dieser Hinsicht diesen Formen ähnlich verhielten. Bevor man jedoch über alle diese Dinge ein abschließendes Urteil zu fällen imstande ist, scheinen mir ausgedehntere Untersuchungen nötig zu sein.

Wollen wir uns nun klar werden, auf welchem Wege das Ektoderm bei der Ontogenese so tief in den Vorderdarm gelangt, so haben wir zwischen zwei Möglichkeiten zu wählen. Einmal könnte sich der Einwanderungsprozeß ontogenetisch in der gleichen Art abspielen wie er phylogenetisch vor sich gegangen sein muß; das würde heißen, das Epithel schiebt sich von der Mundbucht und den Kiemenspalten aus kaudalwärts in den Darm vor, oder die Ontogenese könnte känogenetisch abgeändert sein, in welchem Fall das Ektoderm schon bei der Gastrulation in die Urdarmanlage gelangen könnte. Von diesen beiden möglichen Annahmen hat wohl die erstere größere Wahrscheinlichkeit für sich, besonders da GREIL an Teleostiern, Dipnoern, Urodelen und Anuren die Ausbreitung des Ektoderms von der Mundöffnung und den Kiemenspalten aus über den ganzen Mundkiemendarm direkt beobachten konnte. Es erscheint mir ferner mit JACOBSHAGEN nicht unwahrscheinlich, daß der vorübergehende Verschuß des Vorderdarmlumens auf frühen Entwicklungsstufen, für den man schon lange nach einer phylogenetischen Bedeutung sucht, mit diesem Vorrücken des Ektoderms in Verbindung steht. Das zeitliche Auftreten des Verschlusses nach der Eröffnung der Kiemenspalten (KREUTER) würde mit dieser Annahme im Einklang stehen.

Es würden sich dann bei der Entwicklung des Wirbeltierdarms ähnliche auf die Beschränkung des entodermalen Darmabschnittes zugunsten des Ektoderms hinzielende Vorgänge abspielen, wie sie auch bei Wirbellosen auftreten und hier in dem extremen Fall (bei den Orthopteren) dazu führen können, daß der entodermale Darm vollständig durch das Ektoderm ersetzt wird. Alle diese Fragen, über die man jetzt noch kein endgültiges Urteil fällen kann, werden spätere Untersuchungen zu entscheiden haben.

Wenn es mir auch bis jetzt noch nicht gelungen ist, die Lage der Ektoderm-Entoderm-Grenze im Vorderdarm der Plagiostomen sicher festzustellen, so glaube ich doch, bewiesen zu haben, daß die Grenze sicherlich ein bedeutendes Stück weiter kaudal liegt als bisher angenommen wurde. Ferner glaube ich,

daß nunmehr als Ektodermgrenze bei den Plagiostomen nur zwei Stellen, nämlich 1. der Hinterrand des geschichteten Pflasterepithels und 2. der Pylorus in Betracht kommen und daß die Entscheidung für die eine oder die andere davon abhängen wird, ob man das Magenepithel als eine Differenzierung des mehrschichtigen Epithels des primitiven Vorderdarms ansehen wird oder nicht. Bei Chimaera fällt meiner Ansicht nach die Grenze des Ektoderms mit dem Pylorus zusammen.

Literaturverzeichnis.

- 1) COPTA, Les appendices des arches branchiaux des Poissons. Ann. Sci. Nat. Zool., T. XII, 1900.
- 2) EDINGER, Über die Schleimhaut des Fischdarms nebst Bemerkungen zur Phylogenese der Drüsen des Darmrohres. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIII, 1876.
- 3) GARMAN, Chlamydoselachus anguineus. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv., Vol. XII, 1886.
- 4) GEGENBAUR, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig 1898.
- 5) GÖTTE, Zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierkiemen. Zool. Anz., 1878.
- 6) Ders., Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXIX, 1901.
- 7) GREIL, Über die Genese der Mundhöhlenschleimhaut der Urodelen. Verhandl. d. anat. Ges. 1905.
- 8) HAECKEL, Systematische Phylogenie. Teil III. Berlin 1895.
- 9) HENDRICKS, Zur Kenntnis des gröberen und feineren Baues des Reusenapparates an den Kiemenbögen von *Selache maxima*. Diss. Leipzig 1908.
- 10) O. HERTWIG, Über Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. VIII, 1874.
- 11) Ders., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd. II, 1906.
- 12) A. D. IMMS, On the oral and pharyngeal denticles of Elasmobranch fishes. Proc. Zool. Soc. London, Vol. I, 1905.
- 13) JACOBSHAGEN, Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer. Teil I. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XLVII, 1911.
- 14) JENTSCH, Beitrag zur Entwicklung und Struktur der Selachierzähne. Diss. Leipzig 1898.
- 15) KEIBEL, Zur Embryogenese des Menschen, der Affen und der Halbaffen. Verh. d. anat. Ges. 1905.
- 16) KLAATSCH, Zur Morphologie der Fischschuppen und zur Geschichte der Hartschubstanzgebilde. Morphol. Jahrb., Bd. XVI, 1890.

- 17) LEYDIG, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852.
- 18) MACALLUM, The alimentary canal and pancreas of Acipenser, Amia and Lepidosteus. Journal of anat. u. physiol., Bd. XX, 1886.
- 19) MERKEL, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
- 20) MOROFF, Über die Entwicklung der Kiemen bei Knochenfischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LX, 1902.
- 21) Ders., Über die Entwicklung der Kiemen bei Fischen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LXIV, 1904.
- 22) OPPEL, Lehrbuch der vergleichenden mikr. Anatomie d. Wirbeltiere, Bd. I, II, III, VI.
- 23) OSAWA, Beiträge zur Lehre von den Eingeweiden von Hatteria punctata. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XLIX, 1897.
- 24) PETERSEN, Beiträge zur Kenntnis des Baues und der Entwicklung des Selachierdarms. Diss. Jena 1908.
- 25) PILLIET, Sur la structure du tube digestif de quelques poissons de mer. Bulletin d. l. Soc. Zool. de France, Vol. X, 1885.
- 26) PONZO, Intorno alla presenza di organi gustativi sulla faccia inferiore della lingua nel feto umano. Anat. Anz., Bd. XXX, 1907.
- 27) RETZIUS, Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nerven-
hügeln der Fische und Amphibien. Biol. Unters., N.-F., Bd. IV, 1892.
- 28) ROHON, Die Obersilurischen Fische von Oesel. Mémor. Acad. Sc. Petersburg 1898.
- 29) ROESE, Über die verschiedenen Abänderungen des Hartgewebes bei niederen Wirbeltieren. Anat. Anz. 1897.
- 30) STEINHARD, Über Placoidschuppen in der Mund- und Rachen-
höhle der Plagiostomen. Arch. f. Naturgesch., Jahrgang 69, 1, 1903.
- 31) SPENGLER, In Beziehung auf Mund- und Schlundzähne der Elasmobranchier. Zool. Anz., Bd. XXVIII, 1906.
- 32) STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1854.
- 33) TODARO, Gli organi del gusto et la mucosa boccobranchiale dei selaci. Rom 1873.
- 34) Ders., Die Geschmacksorgane der Rochen. Zentralbl. für die med. Wissensch. 1872.
- 35) WALKOFF, Die normale Histologie der menschlichen Zähne. Leipzig 1901.

Tafelerklärungen.

Tafel 6.

Fig. 1. Intraepitheliale Drüse aus der Mundschleimhaut von *Trygon pastinaca*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 2).

Fig. 2. „Geschmackskelch“ von *Trygon pastinaca*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 3).

Fig. 3. Sinnesorgan aus dem Mund-Kiemendarm von *Trygon pastinaca*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 3).

Fig. 4. Sinnesorgan aus dem Kiemendarm von *Spinax niger*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 3).

Fig. 5. Sinnesorgan aus dem Kiemendarm von *Chimaera monstrosa*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 3).

Fig. 6. „Sitzendes“ Sinnesorgan aus dem Kiemendarm von *Chimaera monstrosa*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 3).

Tafel 7.

Fig. 7. Sinnesorgan aus dem Anfang des Ösophagus von *Heptanchus cinereus*. (Zeiss-Obj. D, Ok. 1).

Fig. 8. Sinnesorgan und Zahnanlage vom Mundkiemendarm-dache von *Heptanchus cinereus* (Zeiss-Obj. A, Ok. 3).

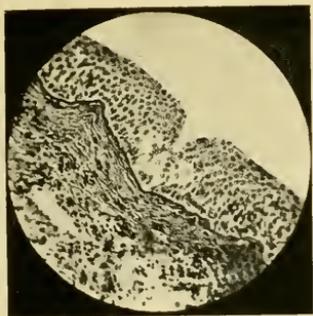
Fig. 9. Sinnesorgan aus dem Kiemendarm eines jungen *Acanthias vulgaris*. (Zeiss-Immers. $\frac{1}{12}$, Ok. 1).

Fig. 10. Sinnesorgan aus dem Ösophagus von *Acanthias vulgaris*. (Zeiss-Immers. $\frac{1}{12}$, Ok. 1).

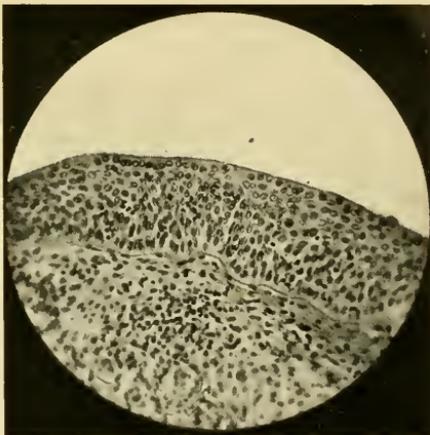
Fig. 11. Schleimhautzähnnchen vom Boden des Mundkiemendarmes von *Chlamydoselachus anguineus*.

Fig. 12. Schleimhautzähnnchen vom Dache des Mundkiemendarmes *Chlamydoselachus anguineus*.

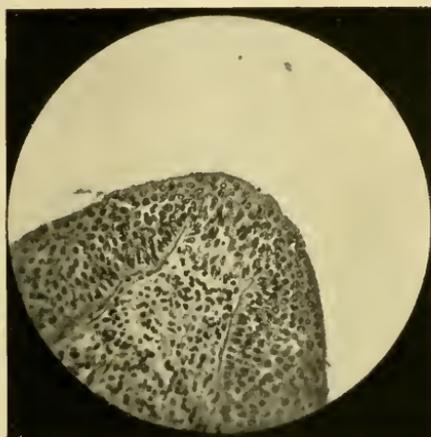
Fig. 13. Schleimhautzähnnchen von *Zygaena malleus*.



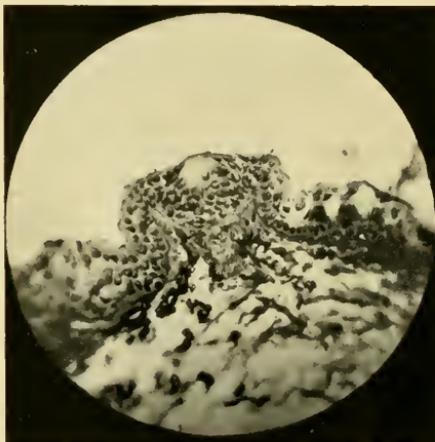
1



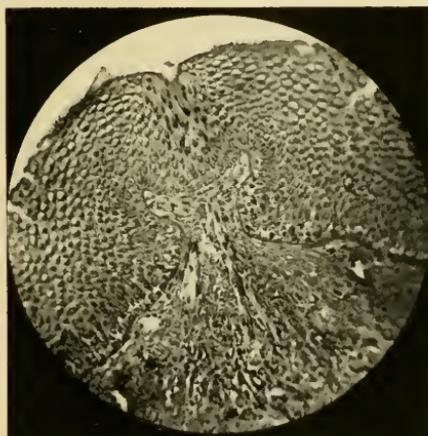
2



3



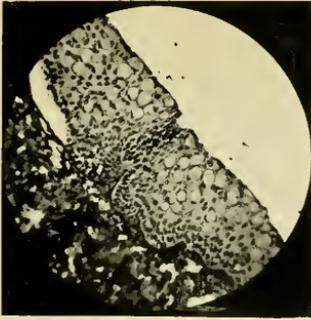
4



5



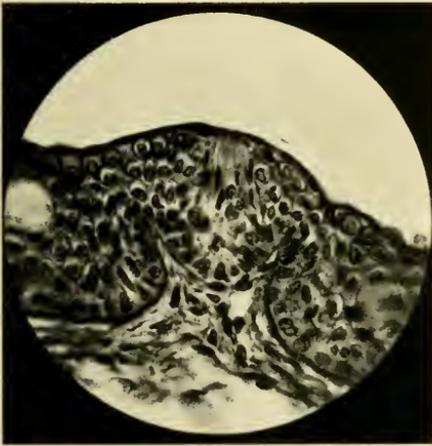
6



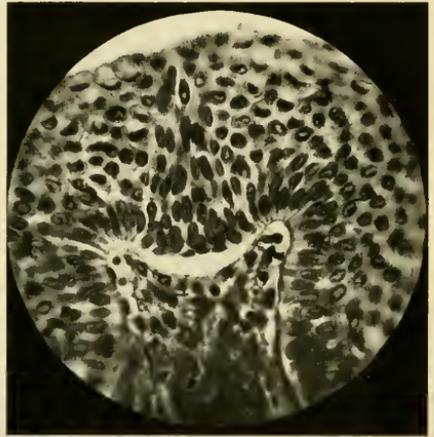
7



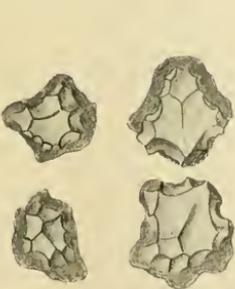
8



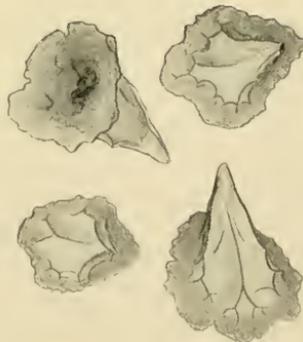
9



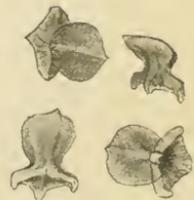
10



11



12



13

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [NF_46](#)

Autor(en)/Author(s): Fahrenholz Curt

Artikel/Article: [Über die Verbreitung von Zahnbildungen und Sinnesorganen im Vorderdarm der Selachier und ihre phylogenetische Beurteilung. 389-444](#)