

Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer.

Teil III.

Über die Appendices pyloricae, nebst Bemerkungen zur Anatomie und Morphologie des Rumpfdarmes.

Von

Dr. med. **Eduard Jacobshagen**,
Assistent am Anatomischen Institut Jena.

(Mit 68 Textfiguren.)

Einleitung.

Kein Organ der Fische hat der Naturforschung größere Mühe bereitet als das Pankreas. Jahrhunderte hindurch ist es dem Blicke der Naturforscher ganz entgangen. Gerade die Ganoiden und Teleosteer hatten offenbar kein Pankreas. Wohl aber hatten wieder gerade sie, und nur sie, etwa an gleicher Stelle Blinddärme sitzen: Appendices pyloricae. So sprach CUVIER die Vermutung aus, die Appendices pyloricae möchten ein Äquivalent der Bauchspeicheldrüse sein. In seiner „Histoire naturelle des Poissons“ 1828 heißt es im ersten Bande: „C'est tout près du pylore, qu'il y a dans le grand nombre des poissons des boyaux aveugles souvent très nombreux, et dont la veloutée, repliée en mailles serrées, paraît fournir abondamment une liqueur glaireuse, que l'on croit avec vraisemblance tenir lieu de celle du pancréas, et qui est d'autant plus utile, que les poissons, comme nous l'avons dit, n'ont généralement pas de glandes salivaires.“ CUVIER blieb sich der Gewagtheit seines Vergleiches also bewußt, nicht aber seine Zeitgenossen und Nachfolger. RATHKE sah in den Appendices noch „erste und rohe Andeutungen“ des Pankreas, MECKEL aber konstruierte bereits eine Art von Stammbaum für das Pankreas, in dem er die Appendices unterzubringen wußte. Er betrachtete als erster die Appendices und das Pankreas als homologe Gebilde und erhob CUVIERS Idee zu einer morphologischen Hypothese. Die Appendices entwickeln sich nach MECKEL „sehr deutlich von einem einfachen, blinden Anhang durch mehrere, die anfangs einfach, dann mehrfach gespalten, immer aber durch lockeres

Zellgewebe, Fett und Gefäße verbunden sind, in den Knochenfischen allmählich zu einem in den meisten, namentlich den höheren Knorpelfischen deutlich drüsigem Organe, und entsprechen hier völlig auch durch ihren Bau der Bauchspeicheldrüse der übrigen Wirbeltiere, an die sie auch bei den übrigen Fischen durch ihre Stellung dicht hinter dem Pförtner und ihre allmähliche, eben angegebene Vervollkommnung erinnern“.

Diese Theorie wurde von RUDOLPHI, JOH. MÜLLER, WAGENER, CARUS und anderen mehr geteilt. Bis 1831 war es nur ein einziger Naturforscher, der bei Ganoiden und Knochenfischen das Pankreas kannte und darum der CUVIER-MECKELSchen Hypothese fernstand, das war STELLER. Er lehrte, Pankreas und Appendices bestehen nebeneinander. Diese Angabe fand sich in einem nachgelassenen Werke des russischen Forschers. So hielt denn RUDOLPHI diese Notiz STELLERS für einen Zusatz des unbedeutenden Herausgebers der Werke STELLERS. Eine solche Notiz konnte nicht von einem Manne wie STELLER herrühren. MECKEL aber tat sie mit den Worten apodiktisch ab, die Erfahrung widerlege sie „bestimmt“.

Indessen fanden BRAND und RATZBURG 1831 das Pankreas bei *Silurus glanis*, ALESSANDRINI bei *Esox lucius*. Unglücklicherweise hatten nun beide Fische, ebenso wie die, bei denen man bald darauf auch ein Pankreas fand, keine Appendices pyloricae. So blieb man bei der Theorie: die Appendices ersetzen das Pankreas der Fische. Auch daß STANNIUS 1839 bei *Cyclopterus*, *Trigla* und *Trachinus*, alles Fischen mit Appendices pyloricae, ein Pankreas nachwies, konnte die CUVIER-MECKELSche Theorie nicht stürzen, denn STANNIUS hatte ja einen Pankreasausführgang nicht gefunden! Ja, als dann 1844 WAGENER bei der Forelle wirklich ein Pankreas und Appendices nebeneinander voll entwickelt sah, traute er sich diese Entdeckung selbst nicht zu, ebensowenig wie später CARL VOGT, LOUIS AGASSIZ und JOHANNES MÜLLER sie sich zutrauten. So gewaltig war der Einfluß der alten Theorie. Aber nun begann doch das Ende jener Lehre. BROCKMANN, ein Schüler von STANNIUS, und ganz besonders 27 Jahre nach ihm LEGOUIS wiesen bei zahlreichen Fischen ein Pankreas neben Appendices nach. Zumal LEGOUIS konnte in seiner umfangreichen Arbeit: „Recherches sur les tubes de WEBER et sur le pancréas des poissons osseux“, die 1873 erschien, bei 54 Knochenfischen ein Pankreas nachweisen, deren 18 zugleich Appendices hatten. Aber beide verdienstvolle Arbeiten blieben so gut wie unbeachtet.

In der Mehrzahl der Köpfe lebte noch in den achtziger Jahren des vorigen Jahrhunderts die längst widerlegte Theorie CUVIER-MECKELS fort. Erst LAGUESSE brachte LEGOUIS's Arbeit zu Ehren. LAGUESSE, der die Ontogenese des Fischpankreas am eingehendsten erforscht hat, bestätigte 1889 und in den Jahren 1890—1895 die Angaben von LEGOUIS und richtete auf sie die Aufmerksamkeit. Andere Forscher wie MACALLUM, EBERTH und MÜLLER, GULLAND, OPPEL, RENNIE und vor allem KRÜGER haben seitdem unsere Kenntnis vom Pankreas der Fische sehr gefördert. Es ist kein Fisch bekannt, dem ein Pankreas fehlt!

Das Pankreas, das bei Rochen schon im 17. Jahrhundert (STENON), bei Haien mindestens CUVIER bekannt war, und bei Chimaera von STANNIUS entdeckt zu sein scheint, tritt bei Plagiostomen als kompaktes Organ deutlich hervor. Nicht so bei den Teleostomen.

Hier liegt die Bauchspeicheldrüse diffus verteilt im Mesenterium und pflegt sich entlang des ganzen Darmtraktes zu finden, dessen Krümmungen es genau folgt. Das Pankreas der Fische ist eine verzweigte tubulöse Drüse, deren Schläuche vielfach miteinander anastomosieren (LAGUESSE). Es mündet neben dem Ductus choledochus in den Darm, manchmal von ihm getrennt, sonst ihm eng angeschlossen. Die Pankreasschläuche schließen sich nun als dünne, oft fast mikroskopisch feine Stränge in mannigfacher Art den Ästen der Pfortader oder der Arterien an, die sie mehr oder minder vollständig umhüllen und meist, wie erwähnt, durch die ganze Bauchhöhle begleiten, z. B. auch in die Leber hinein (Pancreas intrahépatique)¹⁾. So ist das Organ bei den Teleostomen also nur anders gelagert und angeordnet als bei den übrigen Vertebraten. Der Umstand, daß es oft fettumwachsen oder durchwachsen ist, konnte es, solange man nur makroskopisch arbeitete, leicht den Blicken entziehen und ist die Hauptschuld an der späten Auffindung der Drüse.

1) Die von KRUKENBERG aufgebrachte Bezeichnung Hepatopankreas für die rein äußerlich verschmolzenen Organe, deren anatomischer Aufbau bei näherer Besichtigung natürlich eine Selbstständigkeit beider wie bei allen Vertebraten ergibt, die ebenso kritische physiologische Untersuchung bestätigen würde, sollte man wahrlich einmal endlich schwinden lassen. Würde man bei den innigen Lagebeziehungen der Organe auch von einem Appendicopankreas sprechen wollen?

Selten tritt das Pankreas in kompakterer Form auf, meist weit verzweigt und verteilt. Wo es mehr kompakt ist, scheinen Appendices pyloricae immer selten zu sein oder ganz zu fehlen. Wahrscheinlich wird eine genaue Untersuchung da eine Gesetzmäßigkeit ergeben, die wohl damit zu erklären wäre, daß die Entfaltung der Appendices eine Komplikation des Gefäßverlaufes und eine Gefäßvermehrung mit sich bringt, die sich das Pankreas zunutze macht. Denn bei der engen Leibeshöhle der Fische, die die Schwimmbewegung mit sich bringt, ist eine Verbreitung der Bauchspeicheldrüse längs der Gefäße ebensowenig platzraubend, wie sie eine leichte Ernährung des Organes ermöglicht, ohne einen besonderen Raum für Blutgefäße zu beanspruchen. Ob dies in der Tat freilich die Ursache der Pankreaslagerung ist, bleibt zu erweisen.

Es ist das Pankreas also bei Fischen überall vorhanden und nicht verkümmert.

Auch in seinem feineren Aufbau bietet es bei den hier am meisten interessierenden Knochenfischen nichts prinzipiell verschiedenes vom Pankreas der anderen Wirbeltiere.

Die Pankreasschläuche sind an ihrer Peripherie von einer Membrana propria bekleidet. Die unregelmäßig geformten Pankreaszellen haben im ganzen eine abgestumpfte Kegelform, wobei die Basis der Membrana propria anliegt. Jede Zelle läßt ebenso wie bei höheren Vertebraten eine homogene Außenzone und eine feinkörnige Innenzone unterscheiden, die mit unscharfer Grenze ineinander übergehen. Das Plasma der Außenzone zeigte bei *Cottus scorpius* und *Gasterosteus aculeatus* (KRÜGER) feine Längsstreifung, die auch LAGUESSE bei Fischen manchmal, wenn auch nur gering ausgebildet, sah, EBERTH und MÜLLER beim Hecht aber vermißten. Die Innenzone zeigt das Plasma (*Salmo trutta*) von einem deutlichen Maschenwerk feiner Fädchen durchzogen, in dessen runden Maschen die Zymogenkörnchen liegen. Diese sind beim Hecht und anderen ungewöhnlich groß und im Ruhestadium der Zelle überall zahlreich. Die Zymogenkörnchen färben sich nach EBERTH und MÜLLER mit Safranin, nach GULLAND mit Eisenhämatoxylin, nach meinen Beobachtungen mit Eosin und mit Pikrinsäure, gut, mit Karmin, nach MACALLUM schwach. Neben diesen Zymogenkörnern fanden EBERTH und MÜLLER beim Hecht noch solche, die sich mit Hämatoxylin dunkel färben und von ihnen als Vorstufen der Zymogenkörnchen aufgefaßt wurden. Die Zahl der Zymogenkörnchen ist einige Stunden nach der Fütte-

zung des Tieres (MACALLUM, GULLAND) vermindert durch Abgabe der Körnchen ins Drüsenlumen, der Rest hat sich in einem dem Lumen anliegenden Zellteil versammelt. Der Zellkern liegt in der Außenzone und nahe der Innenzone. Er ist groß, meist oval, manchmal auch kugelig. Mehrere Kerne in einer Zelle sind nur von LAGUESSE und zwar manchmal, von LEGOUIS angeblich oft gesehen. Im Inneren der deutlichen Kernmembran liegen ein bis zwei Nukleolen, meist ist es einer. Mitosen sind in den Pankreaszellen von Fischen bisher nicht beobachtet. EBERTH und MÜLLER fanden beim Hecht, LAGUESSE bei der Forelle einen Nebenkern, KRÜGER konnte ihn bei 14 untersuchten Arten aber niemals entdecken. Seine Bedeutung ist unklar, seine Herkunft zweifelhaft. LAGUESSE glaubte, daß man einen aus dem Kern ausgetretenen Nukleolus vor sich habe, deutet ihn aber später als künstlich erzeugte Vakuole.

Nicht nur die eigentliche Pankreaszelle kommt den Fischen zu, sondern auch die durchweg zum Ausführgangsystem gerechneten zentroazinären Zellen, die 1873 durch LEGOUIS entdeckt wurden. LAGUESSE bestätigte bei der Forelle die Entdeckung und wies nach, daß es sich um Elemente epithelialer Natur handle. Die ursprünglich soliden Drüsenschläuche höhlen sich später aus und es entstehen nun zwei Zellagen. Die äußere wird zu Pankreaszellen, die innere, diskontinuierliche, läßt spindelförmige Elemente hervorgehen, die zu zentroazinären Zellen werden. Nachdem auch PISCHINGER diese Elemente beim Hecht sah, beschrieb sie besonders KRÜGER näher. Er fand sie bei allen Tieren reichlich entwickelt: „Die nach PISCHINGER als Stütze für die kleinen Ausführgänge dienenden zentroazinären Zellen besitzen spindelförmige Gestalt, so daß sie mit zwei Fortsätzen versehen zu sein scheinen. Mit ihrer Längsachse liegen sie genau wie bei höheren Wirbeltieren in der Richtung des Ganges. Bei *Salmo trutta* schienen sie, ohne deutlichen Protoplasmaleib, dem unteren Teil der Drüsenzelle aufgelagert zu sein, bei *Cottus scorpius* zeigten sie sich dagegen im Gang und mit deutlichem Protoplasmaleib. Der Protoplasmaleib war völlig homogen, ohne Körnelung oder Strichelung. Der Zellkern der zentroazinären Zellen ist bei allen Fischen elliptisch ohne irgendwelche Ausrandungen, und von einer deutlichen Kernmembran umgeben. Im Inneren des Kernes liegen ein oder zwei größere Nukleolen, von denen allseitig feine Gerüstfäden ausgehen. Außer diesen Nukleolen, die übrigens nie die Größe von Drüsenkernkörperchen erreichten, fanden sich eine

Anzahl kleiner, ebenso gefärbter Körperchen an den Gerüstfäden in den Zellkernen. Mit der Größe der Ausführungsgänge wächst die Zahl der zentroazinären Zellen. Die spindelförmige Gestalt der Zellen schwindet, auch nehmen die Zellen an Größe zu und verbinden sich zu einer zusammenhängenden Zellschicht. Führt man einen Querschnitt durch einen derartigen Gang, so zeigt sich derselbe mit kubischem Epithel ausgekleidet. Die zentroazinären Zellen gehen also in Gangepithel über. Mit der Größenzunahme der Ausführungsgänge findet auch eine Streckung der sie auskleidenden Epithelzellen statt, deren Gestalt schließlich völlig zylindrisch wird. Sobald die zentroazinären Zellen zu einer Zellschicht zusammengewachsen sind, beginnt auch eine, die Gangzelle ringförmig umschließende Bindegewebsschicht sich auszubilden, die an Umfang mit der Größe des Ganges zunimmt.“

Erweist sich also hier das Pankreas der Fische als im hohen Maße übereinstimmend mit dem der anderen Wirbeltiere, so tut es das auch in der Ausbildung von LANGERHANSSchen Inseln. Erst 1895 entdeckte LAGUESSE bei *Crenilabrus* und im gleichen Jahre DIAMARE bei Muraeniden LANGERHANSSche Inseln. Nachdem MASSARI 1898 beim Aal die Inseln näher studierte, zeigte DIAMARE 1899, daß schon BROCKMANN diese Gebilde bei *Lophius*, *Anguilla*, *Conger*, *Congruomuraena*, *Sphagebranchus*, *Orthogoriscus mola*, *Rhombus laevis* und *Motella tricirrata* gesehen hatte, ohne ihre Natur zu beachten. RENNIE 1903 und 1904 und KRÜGER 1905 bestätigten LAGUESSE und DIAMARE.

Die LANGERHANSSchen Inseln der Knochenfische bestehen nach LAGUESSE aus soliden Strängen polyedrischer oder zylindrischer Zellen. Diese Stränge sind vielfach gewunden und durch zahlreiche Blutgefäße voneinander getrennt. DIAMARE gibt eine reichliche Vaskularisation der Inseln an, was von allen späteren Untersuchern bestätigt ist. Er fand, was auch KRÜGER angibt, jede Insel von einer Bindegewebsskapsel abgegrenzt, so daß die Inseln völlig vom übrigen Pankreas getrennt sind. Im diffusen Pankreas sollen die Inseln stets groß, im kompakten aber klein sein. Die LANGERHANSSchen Inseln gehen aus demselben Epithel hervor wie die Pankreasschläuche. Wenn DIAMARE und MASSARI sich stark und schwachfärbende Zellstränge in den LANGERHANSSchen Inseln unterschieden, so kann KRÜGER diese Beobachtung nicht bestätigen. Nach ihm zeichnen sich die Zellen der LANGERHANSSchen Inseln generell dadurch aus, daß sie sich schlechter färben lassen. Sie liegen ungeordnet zusammen und lassen eine genaue

Abgrenzung der Zellen nicht erkennen, „so daß es wohl zunächst scheinen mag, als seien nur einzelne Kerne in einer etwas helleren, homogenen Grundsubstanz eingelagert. Eine Streifung oder Körnelung ebenso wie eine Differenzierung in eine Außen- und Innenzone war nicht zu erkennen. Die Gestalt der Kerne war oval, in ihrer Größe glichen sie meist den Drüsenzellkernen. Die die Pankreaszellkerne färbenden Substanzen zeigten sich weniger aktiv für diese Kerne. Eine Kernmembran war an allen deutlich zu unterscheiden. In den Kernen fanden sich meist ein bis zwei Nukleolen mit feinen Fächenausstrahlungen. Neben diesen Nukleolen waren eine Anzahl kleiner, ebenfalls mit Hämatoxylin blau gefärbter Körnchen zu erkennen, die an den einzelnen Fäden des Kerngerüsts als runde Klümpchen angelagert waren. Nukleolen waren fast immer vorhanden. Ein Lumen oder die Spur eines Ausführungsganges war . . . bei keinem intertubulären Zellhaufen anzutreffen“ (KRÜGER). Auch bei Selachiern sind durch OPPEL, LAGUESSE, HELLY und DIAMARE intertubuläre Zellhaufen wohl bekannt.

Dies Referat über das Pankreas wurde ausführlich gegeben und an den Kopf dieser Arbeit gestellt, denn es ist nichts so nötig, als erst einmal die alte Hypothese CUVIERS und MECKELS mit ihren letzten Resten gründlich auszurotten. Man muß sich ein für allemal heute sagen, daß ein sachlicher Grund nicht besteht, in irgend einer Form noch die ehemalige Hypothese zu verwerten. Erst wenn wir uns bemühen, diese schier unausrottbare Hypothese ganz zu vergessen, können wir eine solide Basis für unsere Untersuchungen gewinnen und werden die Tatsachen lauter zu uns sprechen lassen, als es bisher der Fall gewesen ist.

Wollen wir die Bedeutung der Appendices pyloricae ergründen, so müssen wir ganz von vorn anfangen und alle Tatsachen und Beobachtungen neu revidieren!

Verbreitung, Sitz, Anordnung und Form der Appendices pyloricae.

Als Appendices pyloricae werden Ausstülpungen der Darmwand am Anfange des Rumpfdarmes bezeichnet. Wo ist der Anfang des Rumpfdarmes?

Im Teil I dieser Untersuchungen habe ich die Grenze zwischen Kopfdarm und Rumpfdarm bei den Fischen kritisch

geprüft und kam zu dem Schluß, daß diese Grenze am Pylorus liege. Diese Stelle ist stets scharf markiert, bei der Mehrzahl der Fische, die einen Magen haben, durch die *Valvula pylori*, bei solchen ohne Magen, entweder auch durch eine Falte oder durch einen plötzlichen Reliefwechsel. Der so abgegrenzte Vorderdarm zeigt stets eine Vagusinnervation und besitzt in mehrminder großen Ausdehnung — oft über den ganzen Vorderdarm hin (Siluriden usw.) — die quergestreifte Muskulatur der Kiemenregion. Auch histologisch ist die Grenze durchaus fest und das möchte ich besonders denen gegenüber betonen, die meinen, erst die mikroskopische Richtung der vergleichenden Anatomie gäbe die wahren Daten an. Der völlig undifferenzierte Vorderdarm der Cyclostomen, Dipnoer und Fische ist von einem mehrschichtigen Epithel ausgekleidet, das nach dem Urteil aller Untersucher große Ähnlichkeit mit der Epidermis zeigt¹⁾. Dies Epithel geht an der von mir angegebenen Vorderdarmgrenze bei allen daraufhin untersuchten Formen mit haarscharfer Grenze in das typische Darmepithel mit Randsaum und Schleimzellen über. Soweit wir wissen, ist die Grenze genau so scharf bei den wenigen Formen, an deren Vorderdarmende ein Zylinderepithel sich findet, ohne daß hier Magendrüsen vorkämen. Bei der Mehrzahl der Fische findet sich ja ein Drüsenmagen, der ganz allgemein ein typisches Epithel mit BIEDERMANNschen Pfröpfen besitzt, wie OPPEL schon lange betont hat. Dies typische Magenepithel kommt allen Vertebraten zu und ist, da es bereits bei den Selachiern vollentwickelt vorkommt, fraglos uralt. Dies Magenepithel verschwindet jäh am Pylorus²⁾!

1) Diese verrät sich auch im scheinbar ständigen Vorkommen von epithelialen Sinnesknospen, die ich bei allen bisher untersuchten Formen bis zum Ende des undifferenzierten Vorderdarmes fand (*Cyprinus carpio*, *Carassius carassius*, *Gobio fluviatilis*, *Leuciscus rutilus*, *Tinca tinca*, *Abramis vimba*, *Phoxinus laevis*, *Idus orphus*, *Squalius cephalus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Misgurnus fossilis*, *Fundulus gularis*, *Poecilia spec.*, *Mollinesia latipinna*, *Blennius palmicornis*). Wo ein Magen entwickelt ist, reichen sie bis zur Cardia (*Acipenser ruthenus*, *Scaphirhynchus cataphractus*, *Salmo fario*, *Thymallus thymallus*, *Clupea harengus*, *Anguilla anguilla*, *Umbra krameri*, *Gasterosteus pungitius*, *Mugil chelo*, *Ophiocephalus striatus*, *Serranus cabrilla*, *Lota lota*, *Acara coeruleo-punctata*).

2) Ich habe mich früher über B. HALLERS abweichende Ansichten über die Vorderdarmgrenze bei Selachiern mit Zwischendarm geäußert, die auf falschen Beobachtungen basieren. Der Zwischendarm gehört zum Rumpfdarm ohne Frage. Es liegt mir fern, hier nochmals den Streit aufzunehmen. HALLER hätte seinerzeit eine

So glaube ich, daß es eines weiteren Beweises nicht mehr bedarf, daß am Pylorus die Grenze von Kopf- und Rumpfdarm liegt. Die von A. WEBER 1903 verfaßte Arbeit (*Où passe chez les vertébrés adultes la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen?* Compt. rend. de la soc. de biol., T. LV) glaube ich fast ignorieren zu dürfen. Das Ösophagusende kann nicht als Ende des Vorderdarmes angesehen werden. Es bliebe nicht nur die Vagusverbreitung und das Verhalten der Muskulatur des Magens bei vielen Tieren problematisch, auch das Vorkommen von geschichtetem Plattenepithel in den drei ersten Magenteilen der Wiederkäuer und die Zustände bei Monotremen (s. OPPEL) machen jenen Versuch sofort unmöglich. Wenn auch bei den genannten Säugetieren ein Magen sich erst typisch anlegt, bevor es zur Ausbildung des Plattenepithels kommt, so würde es WEBER doch wohl recht schwer fallen, bei den erwachsenen Vertebraten seine Grenze zu demonstrieren!

Wenn wir somit die Grenze zwischen Kopfdarm und Rumpfdarm an den Pylorus verlegen, so kommen wir zu dem Resultat, daß Appendices bereits einigen Plagiostoni zukommen. *Laemargus borealis* und *Laemargus rostratus* besitzen zwei solcher Appen-

Angabe EDINGERS für sich in Anspruch nehmen können, die die mikroskopische Anatomie des Zwischendarmes betraf. EDINGER hat angegeben, daß jener Zwischendarm Magenepithel besitze, das die Merkwürdigkeit aufweise, daß die BIEDERMANNschen Pfröpfe nicht nur auf die oberflächlichen Teile der Zellen beschränkt blieben, sondern daß die Metamorphose tiefer hinabgegriffen habe und es hier häufig zu einem Verbräune sämtlichen Protoplasmas gekommen sei. Mußte schon nach meiner Beweisführung diese Tatsache als wenig glaubwürdig erscheinen, so sehe ich, daß REDEKE diesen Punkt bereits vor Jahren richtig gestellt hat. REDEKE fand, daß der Zwischendarm nicht nur im Relief an den Mitteldarm sich anschließt, sondern beide auch dasselbe Epithel besitzen. Das Magenepithel verschwindet auf der *Valvula pylori*. Zwar gelang es REDEKE nicht, hier eine haar-scharfe Grenze zu finden, allein die Zahl der zweifelhaften Zellen war sehr gering. Bei Selachiern ist es vielfach schwierig, Magen und Darmepithel zu unterscheiden dann, wenn die BIEDERMANNschen Pfröpfe sehr flach sind. Das ist fraglos der Grund für EDINGERS Irrtum gewesen, denn EDINGER fand gegen Ende des Zwischendarmes auch typisches Darmepithel! Ich selbst beabsichtige, den Vorderdarm der niederen Vertebraten in umfassenderer Weise einheitlich zu bearbeiten und hoffe, in einiger Zeit meine Resultate darüber mitteilen zu können. Schon heute möchte ich mit Nachdruck darauf hinweisen, daß das Magenepithel uns frühzeitig ganz spezialisiert entgegentritt und sich scharf vom Darmepithel bereits bei den Fischen unterscheidet.

dices am Anfang des Zwischendarmes. (Siehe Teil I, Jen. Zeitschrift, Bd. XLVII, p. 541, vergl. auch Fig. 61.) Es scheint fast, als ob auch bei *Scymnus lichia* eine Andeutung einer weiten Appendix bestehe.

Unter den Ganoiden ist nur *Amia* ohne Appendices. Äußerst verschieden verhalten sich die Knochenfische. Man weiß seit langem, daß ganzen Gruppen Appendices fehlen können, während sie der Mehrzahl sonst zukommen. Beispielsweise sind die Apodes und Plectognathen ohne Pförtneranhänge. Gewöhnlich aber sind es in den einzelnen Ordnungen nur wenige Familien, die keine Appendices haben, so z. B. die Labriden, Scariden, Gobiiden, Trichonotiden, Callionymiden, Gobiesociden, Batrachiden und Pholiiden unter den Acanthopterygiern. Im Teil II kann man über diese Dinge weiteren Aufschluß bekommen (Jen. Zeitschr., Bd. XLIX).

Häufig sind aber innerhalb von Familien mit sonst wohlentwickelten und zahlreichen Appendices doch einige Genera, denen Appendices völlig fehlen. Als Beispiel erwähne ich die Salmoniden. Bei *Osmerus arcticus* findet man 5, *Osmerus eperlanus* 6, den Argentina-Arten 12—20, bei *Thymallus* 19—24, bei *Salmo* 20 bis über 200 Pförtneranhänge, ebensoviel etwa bei *Plecoglossus*, dagegen kommt keine einzige Appendix vor bei *Nansenia*, *Bathylagus*, *Microstoma*, *Salanx* und *Retropinna*! Auch bei verschiedenen Spezies eines Genus können Appendices vorkommen oder fehlen. So pflegt *Gasterosteus aculeatus* zwei Appendices zu haben, *G. pungitius* aber ist ohne Pförtneranhänge. Selbst bei verschiedenen Individuen einer Spezies zeigen die Appendices mehr oder minder wechselndes Verhalten. So sind für *Lota lota* von CUVIER (1810) 32 Appendices angegeben, später (1835) aber nur 24, MECKEL fand etwa 40, YUNG und FUHRMANN dagegen 14—15, ich 41. Für *Lucioperca zandra* gab BLOCH 6 Pförtneranhänge an, CUVIER ebenso, CUVIER-VALENCIENNES fanden nur 4, MECKEL und RATHKE geben wieder 6 an, RUDOLPHI fand 7 und ich auch. Ja, es scheint, daß das Vorkommen von Appendices sogar bei einer Spezies nicht immer konstant ist, freilich nur bei Tieren, die ohnehin gewöhnlich nur sehr wenige Appendices haben. Als Beispiel nenne ich *Ammodytes tobianus*, von dem CUVIER 1829 angab, daß ihm Appendices fehlten, von dem auch BLOCH keine Appendix angibt, während andererseits RATHKE eine abgebildet und beschrieben hat und ebenso ARTEDI und MECKEL eine sahen. Im übrigen

schwankt die Zahl der Pförtneranhänge bei Knochenfischen von 1—909 (*Merlangus carbonarius*), wird von manchen Scombriden und Gadiden vielleicht sogar noch höher anzugeben sein.

Die höchst lückenhafte und variable Verbreitung der Appendices pyloricae, die bei Fischen zuerst auftreten und auch nur auf die Fischklasse beschränkt bleiben, gibt den Hinweis, daß wir hier keine Einrichtung von allgemeiner Bedeutung vor uns haben, sondern daß ihre Ursache in der Morphologie dieser Gruppe allein zu suchen ist. Gleichzeitig deutet die Art der Verbreitung darauf hin, was auch durch das (von LAGUESSE bei der Forelle, von FORCHHAMMER bei *Zoarces*, von VOGT für die Salmoniden generell und von CATTANEO bei *Salmo carpio* und *Salmo lacustris* angegeben) späte ontogenetische Auftreten der Appendices erwiesen wird, daß wir es hier mit einer stammesgeschichtlich sehr jungen Einrichtung zu tun haben, die mit solch uralten Organen wie Leber und Pankreas unter keinen Umständen auf eine Stufe gestellt werden kann.

Die Tatsache, daß die Appendices pyloricae stets am Anfange des manchmal nicht, meist aber in Mittel- und Enddarm gesonderten Rumpfdarmes beginnen, von wo aus sie bei zahlreichem Vorkommen freilich weit nach hinten sich erstrecken können, legt es nahe, ihr Vorkommen mit der Ausbildung des Magens oder der Lage von Leber und Pankreas in Beziehung zu bringen.

Betrachten wir einmal das Verhältnis der Magenausbildung und der Appendicesentfaltung! Da ergibt es sich, daß, wo ein Magen überhaupt fehlt (Cypriniden, Cyprinodonten, *Labrus*, *Crenilabrus* usw.), auch niemals Appendices vorkommen. Ja sie fehlen auch da, wo am Vorderdarmende auf kurze Strecke ein Zylinderepithel auftritt, ohne daß aber Magendrüsen entwickelt wären (*Callionymus lyra*, *C. maculatus*, *Syngnathus acus*, *Lepadogaster bimaculatus*). Auch, wo sehr wenige Magendrüsen in geringer Entfaltung anzutreffen sind, scheinen Appendices zu fehlen. Indessen bedarf es über diesen Punkt noch sorgsamer Nachprüfung. Scheint sich da eine Gesetzmäßigkeit zu ergeben, so sehen wir uns schwer enttäuscht, verfolgen wir die Magenentwicklung weiter. Es ergibt sich da weder ein Zusammenhang mit der Magenform, noch der Entfaltung der Magengröße oder einzelner Magenteile oder des anatomischen Aufbaues der Magendrüsen. Die Hoffnungslosigkeit dieser Untersuchungen hat denn auch mein Interesse an dem Problem stark abgekühlt, so daß ich von einer weiteren Bearbeitung der Appendicesfrage absehe und hier nur mitteile,

was ich bisher fand, gern anderen die endgültige Lösung überlassend, zumal andere Dinge mich weit lebhafter beschäftigen.

Die Lage der Ausmündungsstelle von Leber und Pankreas ist für das Problem von Interesse. Bei zahllosen Fischen liegen die Appendices pyloricae zwischen Pylorus und Ductus choledochus-Mündung, bei vielen aber mündet der Ductus choledochus zwischen den Appendices, in seltenen Fällen in eine Appendix hinein, in vielen Fällen aber vor den Appendices (s. spezielle Angaben in Teil II).

Trotzdem muß man zweifellos die Lage der Pförtneranhänge am Rumpfdarmanfang für sehr wichtig halten, denn in allen Fällen beginnen die Appendices sofort hinter dem Pylorus auch dann, wenn sie noch so weit kaudalwärts sich erstrecken. Es müssen die Appendices sich aus Gründen entwickelt haben, die mit der Nähe des Magens und der Entfaltung von Leber und Pankreas in ursächlichem Zusammenhang standen. Die vielfach weite Ausdehnung der Appendices auf entferntere Darmteile weist nach, daß unter Umständen der formative Reiz auch noch in größerer Entfernung der drei großen Verdauungsdrüsen wirksam ist.

Wenden wir der Anordnung der Appendices unser Augenmerk zu!

Selten nur findet sich eine Appendix pylorica (*Polypterus*, *Calamichthys*, *Hyodon*, *Panthodon*, *Paralepis coregonoides*, *Ammodytes tobianus*, *Merlucius* und *Hippoglossus*, *Monocirrhus polycanthus*), deren Platz dann stets unmittelbar am Pylorus liegt. Finden wir zwei (*Laemargus*, *Carapus macrurus*, *Gasterosteus aculeatus*, *Ophiocephalus striatus*, *Pleuronectes*, *Rhombus*, *Flesus*, *Zoarces* und *Lophius*), so stehen sie einander am Darmanfang gegenüber. Nur bei einigen Malacopterygiern trifft man sie hier dicht nebeneinander (*Mormyriden*, *Osteoglossiden*, *Notopteriden*). Sind mehr als zwei Appendices pyloricae da, so kommt es wohl ausnahmslos zunächst zu einer ringförmigen Anordnung derselben, wobei der Ring aber weder ganz vollständig noch ganz regelmäßig zu sein pflegt, immer aber gleich hinter dem Pylorus liegt.

Wenn HYRTL von Elops angibt, die Appendices ständen „nur an der rechtsseitigen Peripherie der Pylorusgegend und am konkaven Rand des Überganges der Portio pylorica ventriculi in den Darmkanal“, umringen also nicht erst den Pylorus kranzartig, so halte ich das für eine unvollständige Angabe. Ebenso, halte ich seine Figur des Befundes für nicht zutreffend. Es

ist mir mehr wie wahrscheinlich, daß wie bei seiner Figur von *Coilia Dussumieria* HYRTL hier eine Ungenauigkeit unterlief. Dort sollen drei Viertel des Darmumfanges von Appendices besetzt sein, das zeigt aber die Figur nicht (siehe Teil II, p. 421, Fig. 17). Bei *Elops* würde nun zu der ungenauen Figur (siehe Teil II, p. 404, Fig. 5) der ungenaue Text dazukommen. Solche Zweifel muß man mir wohl auf Grund meiner hier ausgedehnten eigenen Untersuchungen gestatten, um so mehr, als ich außer der HYRTLSchen Figur von *Coilia* auch die von *Clupea harengus* bestanden muß. Auch sie stimmt nicht zu der richtigen Textdarstellung. Sachlich nicht ganz zutreffend ist RATHKES Figur von *Meletta sprattus* und HALLERS von *Alosa finta*. Es dürfte wohl ganz allgemein erst ein ziemlich vollständiger Ring von Blinddärmen hinter dem Pylorus folgen, wie ich es für *Meletta*, *Clupea* und *Alosa* auch festgestellt habe (s. Teil II).

Bei einem Vorkommen von mehreren Appendices bleibt es nun aber nicht immer bei einem Ring von einzelnen Blindschläuchen um den Rumpfdarmanfang herum. Es kann hier zu Modifikationen der Anordnung kommen, die zwei Hauptrichtungen unterscheiden lassen.

Der erste Typus läßt ein mehr minder ausgedehntes Darmstück hinter dem Appendicesring mit Pfortneranhängen besetzt sein. Die vermehrte Appendiceszahl führt zu einem größeren Mündungsgebiet. Bei *Elops*, *Albula*, *Engraulis*, *Dussumieria*, *Clupea*, *Clupeonia*, *Harengula*, *Meletta*, *Sardinella*, *Alosa*, *Chaetoesus*, *Kowala*, *Salmo*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Osmerus*, *Erythrinus*, *Uranoscopus*, *Scomber* und sehr zahlreichen anderen sehen wir dies Prinzip zutage treten. Wann tritt diese Anordnung auf?

Zunächst zeigt sich da, daß sie keineswegs an eine bestimmte Zahl oder Form von Appendices geknüpft ist. Bei *Osmerus* fand ich 5 kurze, dicke Appendices in Kranzstellung, die 6. aber bereits dahinterstehend. Bei *Hemitripterus* fanden aber 7 im Kranze Platz, 8 bei *Brosenius*, 12 bei *Molva*, bei *Sardinella* und anderen über 20. Bei wenigen und weiten, sehr kurzen Pfortneranhängen wie bei vielen langen und haarfeinen kann eine große Darmfläche als Ausgangspunkt der Appendices dienen. Auch der feine Aufbau der Organe gibt uns keinen Hinweis dafür, warum es zu einer vermehrten Ursprungsfläche der Appendices vielfach kommt. Ebenso wenig läßt sich zurzeit dieser Anordnungsmodus aus der Ausbildung des Mittel- oder Enddarms herleiten. Nur soviel ist

wohl sicher, daß kein allgemeines Gesetz dieser Einrichtung zugrunde liegt, sondern daß spezifische Einflüsse hier zur Geltung gelangen, über die sich zurzeit nur Vermutungen äußern lassen. Hierauf wird später zurückzukommen sein.

Die Art, in der die Besetzung eines größeren Darmstückes hinter dem ersten Ring von Pfortneranhängen erfolgt, ist nicht regellos und wohl zu beachten. Oft sieht man hinter dem Ringe eine Anzahl von $\frac{3}{4}$, $\frac{1}{2}$ oder $\frac{1}{4}$ Ringen folgen, d. h. die anderen Appendices stehen in queren Reihen angeordnet, wobei stets die dem Pylorus nächsten Querreihen auch die längsten sind und die größte Appendiceszahl besitzen, während die am meisten kaudal gelegene Reihe meist nur aus einer, selten zwei Appendices besteht. Es bleibt also die Pylorusnähe auch hier immer bevorzugt. Was die Länge dieser Appendices anlangt, so erhebt man da wechselnde Befunde. Bei *Salmo*, *Coregonus* und vielen anderen zeigen sich immer die Kranzbildner als die längsten Pfortneranhänge. Bei *Thymallus* sah ich dagegen die letzte Appendix länger als alle anderen, bei *Meletta sprattus* die zweitletzte. Aber diese Fälle, wo die letzten Appendices länger als die ersten sind, sind doch nur spärlich. Auch darf man sie nicht zu hoch bewerten, denn meist sind die Appendices unter sich überhaupt sehr ungleich in der Länge — bei *Sardinella* fand ich die längste mehr als zehnmal so lang als die kürzeste — und zwar wenig gesetzmäßig und recht wenig konstant. Auf alle Fälle ist die Oberflächenvergrößerung durch Appendices bei der Querreihenstellung am größten ganz am Rumpfdarmanfang.

Wohl durchweg ist diejenige Darmwand frei von Appendices, die der Leber direkt anliegt, während sonst mannigfache Zustände angetroffen werden. Bei allen *Coregonus* ist der Magen nach der rechten Seite in seinem Pylorusabschnitt gekrümmt, bei *Coregonus oxyrhynchus* aber nach links. Bei allen Arten lassen die Appendices das der Leber und das der Bauchwand anliegende Rumpfdarmstück frei. Folglich stehen bei *Coregonus oxyrhynchus* (*Situs inversus*) die Appendices um 180° anders zur Darmachse wie bei den übrigen. Durch diesen keineswegs irgendwie isolierten Befund wird bewiesen, daß das Alter der Appendices pyloricae ein recht geringes sein muß, unter keinen Umständen mit dem von Leber und Pankreas zu vergleichen ist. Andererseits macht der Befund wahrscheinlich, daß die Anordnung der Appendices von den Raumverhältnissen der engen Bauchhöhle größtenteils abhängt. Warum entwickeln sich die Appendices von *Core-*

gonus oxyrhynchus sonst nicht an gleicher Darmseite wie bei den anderen Coregonusarten?

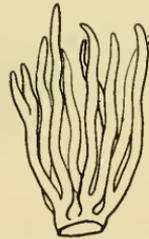
Ein anderer Modus der flächenhaften Anordnung der Pförtneranhänge zeigt Längsreihen. Sie treten hinter dem Blinddarmkranz entweder je eine rechts oder links an den Darmseiten auf, bisweilen auf beiden Seiten zugleich (Brosmius).

Das von Quer- oder Längsreihen von Appendices besetzte Darmstück kann minimal im Verhältnis zur Rumpfdarmlänge sein, wird aber manchmal sehr bedeutend. Bei *Serrasalmo* ist es schon etwa gleich $\frac{1}{30}$ der Rumpfdarmlänge, bei *Brosmius* und *Molva* bereits $\frac{1}{14}$, bei *Sarcodaces* gleich $\frac{1}{9}$, *Distichodus*, *Myletes* und *Clupea* $\frac{1}{7}$, *Ichthyoborus* und *Hydrocyon* $\frac{1}{6}$, *Salmo fario* und *Macrodon* $\frac{1}{5}$, *Meletta* und *Alosa* $\frac{1}{4}$, *Coregonus* bis zu $\frac{1}{3}$, bei *Lampris* mindestens $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$, wenn ich hier *CUVIER-VALENCIENNES* aber recht verstehe, sogar $\frac{2}{3}$ der gesamten Rumpfdarmlänge.

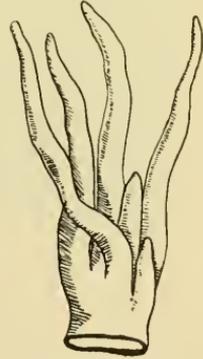
Der zweite Haupttypus der Anordnung, der bei größerer Appendicesanzahl gefunden wird, besetzt weniger große Darmgebiete. Er führt im Gegenteil zu einer Verkleinerung des Mündungsbezirkes. Er besteht in einer Büschelbildung. Ein oder mehrere Mündungsstämme zweigen sich in eine größere Zahl von Blindschläuchen auf.

Einfache Zustände bieten nach *VALENCIENNES* *Mugil macrolepidotus* und andere, wo neben im ganzen unverzweigten Pförtneranhängen einige verzweigte vorkommen.

Den weitaus häufigsten Typus studieren wir aber bei den Gadiden. Hier sehen wir von den in verschiedener Anzahl zu treffenden Mündungsstämmen (s. Textfig. 1) ganz kurze, viel dünnere Rohre abgehen, die sich sodann paarig in lange, schlanke Blinddärme fortsetzen, die mit runder oder spitzer Kuppe enden. Selten trifft man nahe dem blinden Schlauchende noch-



Textfig. 1. Appendix-Büschel von *Merlangus carbonarius*.

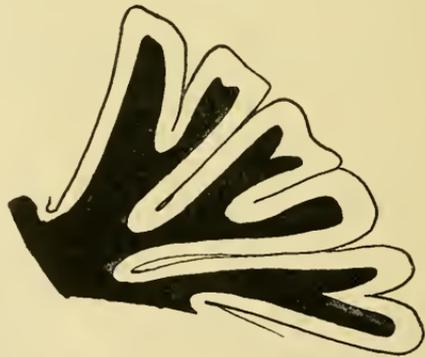
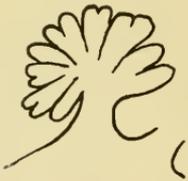


Textfig. 2. Appendix-Büschel von *Cyclopterus*.

mals eine Gabelung. Weitaus häufiger ist proximal eine drei- bis vierfache Gabelung statt der zweifachen. Bei *Cyclopterus* ist der Mündungsstamm länger, die Verzweigung weniger regelmäßig. Dabei sind die Schläuche viel weiter (Textfig. 2).

Gadus, Merlangus, Lota und Cyclopterus zeigten immer mehrere Mündungsstämme. Deren Zahl sinkt nun bei manchen Scombriformes derart, daß wir bei *Thynnus thynnus* fünf, nach CUVIER gar nur zwei, bei *Thynnus alalonga*, *Auxis Rochei* und *Pelamys sarda* nur noch einen einzigen Mündungsstamm finden. Dabei ist bei diesen Tieren die Büschelbildung ungemein üppig. Bei *Xiphias* wird die reiche Verzweigung als eine dreifache angegeben (MECKEL), VALENCIENNES berichtet ebenso von *Thynnus*, bei *Pelamys* ist sie vielleicht noch weiter gediehen. Die massenhaften Blinddärmchen liegen bei diesen Tieren zu einem Klumpen geballt im Peritoneum. Zwischen den feinen Schläuchen verlaufen reichlich Arterien und Venen, und längs dieser das Pankreas, meist begleitet, oft umhüllt von Fett. So wird der drüsige Eindruck der Appendices noch vermehrt und konnte ein Vergleich zwischen diesen Bildungen und dem Pankreas bei älteren Untersuchern naheliegen. Mit einer Drüse aber haben diese Dinge nur eine rein äußerliche, entfernte Ähnlichkeit. Es handelt sich immer um reichverzweigte Blinddärme mit voll entwickelter Muskulatur und Schleimhaut.

In etwas anderer Richtung liegt die Entfaltung der Appendices bei *Lepidosteus* und den Chondrosteern. Hier teilt sich jeder der minimal kurzen und buchtartigen Mündungsstämme in einige ebenfalls kurze, weite Hauptäste. Einen solchen Hauptast zeigt Textfig. 3. Dieser Hauptast pflegt sich



Textfig. 3. Appendix-Büschel von *Lepidosteus osseus*. Textfig. 4. Stück aus den Appendices von *Polyodon* (schemat. Durchschnitt, Lumen schwarz).

dann in ein Büschel zwei- bis dreimal aufzuteilen, aber alle Stücke, auch die Endschläuche, sind kurz. Dabei ist die Weite der abgeplatteten Blindsäcke recht beträchtlich. Von außen gesehen liegt die zweite Teilungsstelle ziemlich peripher, weniger aber, schneidet man die Gebilde auf. Dann sieht man die Scheidewände der meist zwei Endschläuche weiter zentripetal reichen, wie ich das in Textfig. 4

von Polyodon angedeutet habe. Bei Polyodon ist der Befund ähnlich wie bei Lepidosteus. Aber die Zahl der Mündungen in den Darm ist auf eine reduziert. Der ihr angeschlossene sehr kurze Mündungsstamm teilt sich fünfmal und es liegen diese fünf Hauptäste und ebenso ihre Äste und Zweige alle in einer Ebene, was bei Lepidosteus keineswegs der Fall war. Wir haben also bei Polyodon eine weit geringere Ausbildung der Appendices pyloricae vor uns. *Acipenser ruthenus* zeigt 9 Hauptäste, ähnlich verhalten sich die Dinge bei *Scaphirhynchus cataphractus*. Allen genannten Formen ist gemeinsam, daß sie komplizierter verzweigte Büschel von geringer Länge besitzen und die Büschelbildung als solche am eröffneten Organ besser zutage tritt als von außen. Äußerlich erscheinen die Gebilde als am freien Rande mehr minder tief gekerbte Scheiben, innen liegt der Büschelbau klar zutage.



Textfig. 5. Äußerlich zu einem einheitlichen Organ verschmolzene Appendices-Büschel von *Acipenser sturio*.

An solche Befunde können wir *Acipenser sturio* anreihen. Bei ihm ist äußerlich an den Appendices keinerlei Lappung des Randes mehr zu erkennen (s. Textfig. 5). Nach einem nicht durch die Darmmündungen des Organs gelegten Transversalschnitt (Textfig. 6) hat man einen sehr sonderbaren Anblick. Dunkle Züge von Muskelgewebe wechseln mit netzartig gefalteten Schleimbautpartien, die sich in zahlreiche angeschnittene Röhren hineinstrecken. Öffnet man nun vom Darm her einen der drei großen Mündungsstämme, mit denen bei meinem alten, von

einem sehr großen Tier herrührenden Präparat die Appendices sich in den Zwischendarm öffnen, so gelangt man in ein drei-dimensional verzweigtes Büschelsystem, dessen einzelne Äste nicht mit denen des benachbarten Mündungsstammes kommunizieren. In dem Büschelsystem lassen sich außer dem kurzen, weiten Mündungsstamm mehrere weite Hauptäste unterscheiden, die sich in etwas engere Äste aufzweigen, welche sich in Zweige, seltener noch feinste Zweige aufteilen. Trotz der erwähnten drei-



Textfig. 6. Ein nicht durch die Ausbreitungsebene der Appendices-Büschel gelegter Transversalschnitt (*Acipenser sturio*).

dimensionalen Verzweigung wird doch eine Ebene, die horizontale, von den Zweigen weitaus bevorzugt, so daß darin eine Annäherung an die Befunde bei *Polyodon* sich kundgibt. Da beim Stör die Verzweigung 4—5fach ist, meist 4fach, geht sie somit kaum über die bei *Polyodon* hinaus. Das Gebiet der einzelnen Hauptstämme innerhalb des Organs ist sehr ungleich. Am kleinsten ist der Anteil des am meisten kranial und zugleich am meisten ventral gelegenen Stammes, am größten der des am meisten kaudal und rechtsseitlich gelegenen. Der mittlere Stamm baut ein mittelgroßes Stück des Organes auf. Im Bereich des kaudal gelegenen Stammes ist die 3 dimensionale Entfaltung des Büscheltypus am stärksten ausgeprägt, das Organ also am dicksten, im Bereich des kranial gelegenen Stammes herrscht dagegen überwiegend horizontale Lagerung der Büschel ähnlich wie bei *Polyodon*.

Wir können also zusammenfassend die Appendices pyloricae von *Lepidosteus* und den Chondrosteern als höher organisierte Büschelsysteme bezeichnen, deren einzelne Abschnitte kurz und

weit sind, und deren Wände eine in zentrifugaler Richtung fortschreitende Verschmelzung zeigen. Diese, bei *Lepidosteus* noch gering ausgesprochen, nimmt bei *Polyodon*, *Scaphirhynchus* und den *Acipenser*-Arten zu und erreicht bei *Acipenser sturio* solche Höhe, daß äußerlich von dem ganzen Büschelbau nichts mehr zu erkennen ist, obwohl innerlich durchaus unverändertes Verhalten bestehen bleibt.

Es stellen sich die Befunde der genannten Ganoiden und der oben zitierten *Scombriformes* also als zwei getrennte Gipfel der Büschelformation dar. Kürze und Weite der Schläuche sowie die Tendenz zur Verschmelzung der muskulösen Wände charakterisieren die Ganoiden, an Endschläuchen wohl allgemein reicher sind die *Appendices* vieler *Scombriformes*. Dabei sind die *Appendices* schlanker und stets unverschmolzen. An Masse können sie hier sehr hervortreten.

Wir können die Büschelbildung nicht verlassen, ohne auf einen Punkt wenigstens noch hingewiesen zu haben.

VALENCIENNES gibt für *Thynnus thynnus* an, die *Appendices* mündeten mit fünf Mündungsstämmen, CUVIER und, wohl auf Grund der CUVIERSchen Angaben, auch MECKEL notieren das Bestehen nur zweier Mündungsstämme, für *Zeus faber* gibt VALENCIENNES 12—15 Mündungsstämme an, MECKEL aber nur 8, für *Acipenser sturio* fanden CUVIER, MECKEL und ich 3 Mündungsstämme, RATHKE aber nur einen. Es kann nicht zweifelhaft sein, daß alle Untersucher richtig beobachtet haben mindestens bei *Zeus* und *Acipenser*. Mir scheint das von Interesse zu sein. Es dürfte sich schon daraus ergeben, daß es nicht angeht, aus der Zahl der Mündungen einfach auf die Zahl der die Organe bildenden einzelnen *Appendices* zu schließen. RATHKES Figur von 1824 (s. Teil II, Textfig. 159) stimmt ausgezeichnet mit dem von mir untersuchten Situs überein. Sollte eine ungleiche Zahl von *Appendices* zwei äußerlich weitgehend übereinstimmende Formen bilden können? Viel näherliegend scheint mir da ein anderer Gedanke, nämlich daß bei dem RATHKESchen Exemplar der Prozeß der Büschelbildung auf eine höher entwickelte Stufe gekommen war. Wir wissen nämlich durch BALFOUR, daß die *Appendices* des Störes sich ontogenetisch als isolierte Aussackungen der Darmwand anlegen, die erst später einen gemeinsamen Ausführgang durch einen eigentümlichen Einbuchtungsprozeß der Darmwand gewinnen. MACALLUM hat die gleiche Entstehungsweise für die Büschel von

Lepidosteus nachgewiesen. Die blinden Endstücke entstehen also erst isoliert, dann die Äste und die Haupt- und Mündungstämme. Ein weiterschreitender Prozeß der Entwicklung würde auch die drei weiten Mündungstämme des Störs auf zwei oder einen reduzieren können. Das Büschelsystem rückte in eine höhere Kategorie auf, erhielt einen neuen Mündungstamm, und die drei alten würden zu Hauptästen.

Auf jeden Fall ist die Frage, wie viel Appendices das kompakte Organ des Störes bilden, nicht durch die Untersuchung der Mündungen zu entscheiden, wie es RATHKE tat, sondern nur durch die der Endzweige. Es gehört also der Stör zu den Tieren mit sehr vielen Appendices pyloricae und bezeichnet einen sehr spezialisierten Endzweig der Appendices Entfaltung, keineswegs das Urbild, wie es GEGENBAUR wollte. Der von GEGENBAUR angenommene phylogenetische Vorgang einer Einbeziehung der Büschelmündungen in den Darm, wodurch die bei Teleosteen meist unverzweigten Appendices entstanden sein sollen, findet in der Ontogenie keine Stütze, sondern ein gewichtiges Gegenargument. Ontogenetisch sind Einzelschläuche älter, Büschel jünger. Die vergleichende Anatomie aber scheint mir auch keine Anhaltspunkte für den GEGENBAURSchen Gedanken zu bieten. Zögen wir aber das hohe Alter der Ganoiden etwa heran, so ist auch das nicht beweisend. In Chondrosteus und Gyrosteus kennen wir zwar alte Chondrosteer aus dem Lias. Aber Acipenser, Crossopholis (Polyodontide) und Lepidosteus kennen wir erst aus dem Eozän. Es sind diese von den alten Ganoiden sehr abweichenden, spezialisierten Gruppen paläontologisch jünger als etwa Clupea, die Scopeliden, Stromateiden, Mugiliden, Sphyaeniden, Atheriniden, Muraeniden und Perciden, die in der unteren oder oberen Kreide vorkommen, und gleichaltrig mit Engraulis, Trigla, Acanthurus, Naseus, Toxotus, Trachinus, Lophius, und den Pleuronectiden.

Es treten also im Eozän bereits sehr viele der Familien auf, teilweise mit gleichem Genera sogar, die heute im Darm-system so sehr divergieren. Wenn wir daraus auch nicht schließen wollen, das Darmsystem jener eozänen Engraulis, Trigla, Acipenser, Lepidosteus usw. sei genau so gewesen, so läßt sich doch der entgegengesetzte Schluß auch nicht ziehen. Wir können aus dem Alter der Ganoiden nicht den Schluß ziehen, die bei einem Teil ihrer rezenten, sehr spärlichen Reste zu findende Form der Appendices pyloricae sei ein altes Erbstück eines Organs, das bei allen anderen Fischen rückgebildet sei. Bei solchen Fragen

spielt die Paläontologie für jetzt und lange hinaus gewiß noch keine wichtige Rolle.

Also eine regressive Umbildung von den Zuständen des Störes zu denen etwa der Clupeiden und Salmoniden kennen wir nicht. Ontogenetisch sehen wir nur entgegengerichtete Vorgänge. Zuerst treten an vielen Darmstellen Ausbuchtungen auf, deren Zahl aber nicht ins Ungemessene geht. Bei den Einen später (Gadiden, Scombriformes), bei den Andern schon früher (Lepidosteus, Chondrosteer) buchten sich wechselnd große mit Appendices besetzte Darmstellen aus, die ältesten künftigen Mündungsstämme. Die Appendices am Rumpfdarm von *Meletta thyrssa* (Teil II, Textfig. 21) und *Chatoessus chacunda* (Teil II, Textfig. 39) mögen uns davon ein Bild geben. Wiederholt sich der Vorgang mehrfach, so haben wir ein dreifaches, vierfaches bis fünffaches Büschelsystem vor uns.

Bedenkt man die eigenartige Idee GEGENBAURS, so könnte man zu dem Glauben kommen, als habe der geniale Meister, vielleicht mit gewisser Sympathie für die alte CUVIER-MECKELsche Hypothese, hier einmal nicht ausschließlich morphologische Gesichtspunkte walten lassen. Selbst, wenn man, wie GEGENBAUR, an eine Drüsentätigkeit der Appendices denken wollte, die auch bei *Acipenser* indessen anatomisch nicht nachweisbar ist, muß man nach meiner Meinung angesichts der vor mehr als 25 Jahren durch BALFOUR und MACALLUM festgestellten ontogenetischen Tatsachen davon abkommen, „die Lösung des Apparates in einzelne Schläuche“ als phylogenetisches Stadium zwischen den Zustand von *Polyodon* und den der Mehrzahl der Teleosteer einzuschieben. Was aber die „wichtigen Spuren des früheren Zustandes“ betrifft, die in einem den Schlauchkomplex der Teleosteer verbindenden Gewebe, oft noch „von Blutgefäßen durchzogen“, bestehen sollen, so wissen wir, daß es sich um die Gefäße der Appendices handelt, denen das Pankreas und viel Fettgewebe anliegen. Bindegewebe ist hier sehr spärlich entwickelt.

Was die Anordnung der Büschel von Appendices am Darm anlangt, so ist am häufigsten eine ringförmige um den Darmanfang. Manchmal können ein oder mehrere Büschel dahinter eine einreihige Stellung einnehmen, bei anderen Formen treten sogar zwei Längsreihen auf, an jeder Darmseite eine. Interessant ist in letzterem Falle (*Chatoessus* und *Meletta thyrssa*), daß die Büschel in regelmäßigen Abständen einander gegenüberstehen. Die Ursache dieser segmentalen Stellung dürfte wohl in mecha-

nischen Momenten des motorischen Systems liegen, über die wir zurzeit nichts aussagen können. Wie schon früher von Mugil macrolepidotus erwähnt, ist die Büschelbildung, wo sie auftritt, nicht immer die ausschließliche. Es kommen auch bei höherer Büschelbildung fast immer noch einige isolierte, unverzweigte Appendices vor. Das ist bei Gadus und Merlangus ein sehr häufiger Fall und scheint mir zu bekunden, was auch die mikroskopische Untersuchung lehrt, daß die Büschel nicht ein höheres Funktionsstadium gegenüber einfachen Schläuchen darstellen.

Betrachten wir nun noch kurz die Form der Appendices! Sie zeigt sehr große Verschiedenheiten. Minimale Ausbuchtungen der Darmwand finden sich bei Anarrhichas, Pleuronectiden und Gasterosteus gelegentlich. Wenig größer sind die weiten, kegelförmigen Blinddärme mancher Pleuronectiden, von Zoarces und Hyodon, rundendend die ähnlich weiten und kurzen von Polypterus, Calamichthys, Ammodytes und manchen Acanthopterygiern. Abgerundete Enden und größere Länge der Appendices zeigen die meisten Salmoniden und andere. Bedeutend ist die Länge der Gebilde von Heterotis, den Mormyriden und besonders von Ophiocephalus. Bis zu $\frac{1}{3}$ der Rumpfdarmlänge kann von einzelnen Appendices erreicht werden. Konisch zugespitzt sind die Appendices zahlreicher Acanthopterygier, zumal bei großer Blinddarmzahl findet man das häufig. Wenn manchen Appendices eine leichte, distal gelegene Auftreibung zugeschrieben wurde (Mormyriden, Heterotis), so mag das auch auf zufälligen Funktionszuständen beruht haben, die mit stärkerer Anfüllung der Organe mit Darminhalt verbunden waren. Wie erwähnt, schwankt die Weite der Appendices. Einige sind am Ursprung, nahe der Mündung, so weit wie der Darm, andere erreichen nicht mal $\frac{1}{5}$ des Darmdurchmessers dieser Gegend. Aber nicht allein bei den einzelnen Arten zeigen sich Formunterschiede, kleinere Differenzen bestehen sogar bei verschiedenen Individuen der gleichen Art. So scheinen vielfach ältere Tiere auch relativ entwickeltere Blinddärme zu haben (Perca).

Die Muskulatur der Appendices.

Die Muskulatur der Appendices ist bis heute so gut wie unbekannt, unbekannt wohl deswegen, weil man es nicht für nötig hielt, solch scheinbar einfache und uninteressante Dinge näher zu beschreiben.

Wenn ich aus Mangel an für diesen Zweck tadellosen Präparaten über eine sehr große Zahl von Fischen auch davon

absehe, hier eine allseitig geschlossene Darstellung des motorischen Apparates des Darmes zu geben, so glaube ich doch, daß meine Beiträge zu diesem Thema einiges Interesse beanspruchen dürfen, um so mehr, als sie den Beweis liefern, wie notwendig es ist, anscheinend so gleichförmige Gebilde doch sorgsam zu betrachten.

Die Muskulatur der Appendices pyloricae besteht stets aus glatten Muskelzellen, die in allen Fällen die gleiche Lagerung zeigen. Stets findet sich eine innere Ringmuskulatur und eine äußere Schicht von Längsfasern¹⁾. Im übrigen aber herrschen sehr wechselnde Verhältnisse bei den Fischen. Es läßt sich gewöhnlich eine geringe Abnahme der Muskulatur gegen das blinde Ende der Pförtneranhänge beobachten, infolgedessen werden vergleichende Muskeluntersuchungen möglichst gleiche Bezirke zu berücksichtigen haben. Ich wählte etwa die Mitte der Appendices zu Vergleichung.

Aber damit sind nun die Schwierigkeiten leider keineswegs behoben, die sich gerade einer Untersuchung der Muskulatur entgegenstellen.

Eine Schwierigkeit bietet schon die Fixierung. Gerade die Muskeln werden von der Fixierungsflüssigkeit sehr stark alteriert, was ja allbekannt ist. Die einzelnen Muskelzüge weichen voneinander oder drängen sich stellenweise dicht ineinander usw. Auch glaube ich bemerkt zu haben, daß der Grad der Quellung oder Schrumpfung der Muskeln sehr verschieden ist nach den Fixierungsflüssigkeiten, und ihrer Konzentration. Es wird die Längsmuskulatur oder Ringmuskulatur zweier verschieden behandelte Tiere sich quantitativ nicht ohne weiteres vergleichen lassen. Man bekommt keine exakten Resultate, sondern nur schwer kontrollierbare Näherungswerte. Vermeidet man die Fixierung, so ist die Sache nicht besser, denn auf mechanische Reize reagiert der Fischdarm auch mit Kontraktionen.

Das Untersuchungsobjekt zeigt gerade hier niemals die Zustände so, wie sie beim Lebenden sind, und es gelingt nicht, den Grad der Abweichung zuverlässig zu erkennen. Wir dürfen uns auch nicht der Hoffnung hingeben, daß die gleiche Fixierungsflüssigkeit überall gleich wirke. Wo mehr Bindegewebe, mehr Blutgefäße im Muskel sind, wird anders fixiert als da, wo weniger sind. So haben Zahlenangaben für die Dicke der Muskelschichten meines Erachtens nur einen zweifelhaften Wert und ich habe darum auf

1) Nur bei *Cyclopterus* sah ich innerhalb der Ringmuskelschicht noch vereinzelte Längszüge von Muskeln, die bei diesem Tier scheinbar konstant vorkommen.

sie verzichtet. Selbst bei genauer Angabe der Länge des Tieres und seines Darmes dürften sie wertlos sein. Der Tonus der einzelnen glatten Muskelzellen der Darmmuskulatur ist in vivo fast niemals wohl überall der gleiche und somit muß auch der Endzustand, der auf den Reiz der Fixierungsflüssigkeit einzusetzen beginnt, sehr ungleich sein, was tatsächlich leicht zu beobachten ist (s. Teil I, S. 557). Darum dürfen wir auch verschiedene Abschnitte eines Darmes hinsichtlich der Muskulatur nur mit größter Vorsicht vergleichen. Regel scheint vielfach zu sein, daß gefüllte Därme sich stärker in Fixierungsflüssigkeiten kontrahieren als leere.

Um den vollen Wert der Muskulatur zu erkennen, müßte man eigentlich alle Darmweiten auf eine gemeinsame Weise umrechnen. Eine enge Appendix — in die nur geringe Darm-Inhaltmassen eindringen können — braucht nicht die Muskulatur, die manche weite Appendix nötig hat. Man könnte also etwa die Stärke der Muskelschichten auf den Radius der Appendix umrechnen und käme da zu guten Resultaten. Technisch ist das aber ein sehr schwer durchzuführendes Mittel, da die unregelmäßige Gestalt des Querschnitts eine sorgsame Berechnung erschwert und die Fehlerquellen der Muskelfixierung doch nicht beseitigt wären.

Drum mögen vorerst noch die im Teil II gebrauchten Ausdrücke dünnwandige und dickwandige usw. Appendices genügen um die Quantität der Muskulatur anzugeben. Beachtenswert ist da die Tatsache, daß die Muskulatur der Appendices pyloricae sehr verschieden dick ist!

Weit wichtiger indessen sind wohl andere Dinge, auf die hier, glaube ich, zum erstenmal hingewiesen wird. Das Verhältnis der Ausbildung von Längsmuskulatur zur Ausbildung von Ringmuskulatur ist kein konstantes, sondern ist starken Schwankungen unterworfen. Läßt schon die Tatsache, daß es dünnwandige und dickwandige Appendices gibt, erkennen, daß die motorischen Leistungen quantitativ in den Appendices ungleichwertig sind, so verrät die Beobachtung, daß das Verhältnis der beiden Muskelschichten zueinander nicht immer das gleiche ist, daß auch der Modus der Arbeitsleistung sich verschieden abspielen muß.

Für die vergleichende Anatomie und die vergleichende Physiologie ist das ein bemerkenswertes Resultat. Es zeigt der Rumpfdarm damit, daß seine Morphologie und Physiologie stark

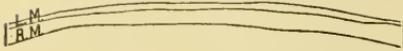
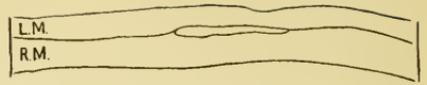
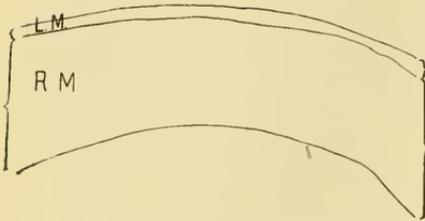
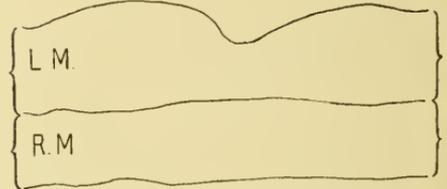
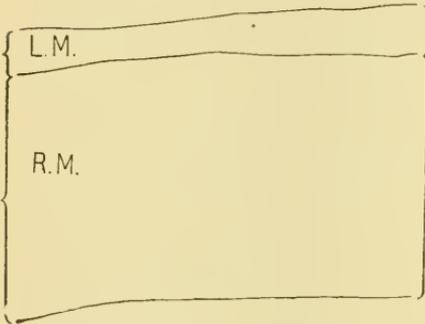
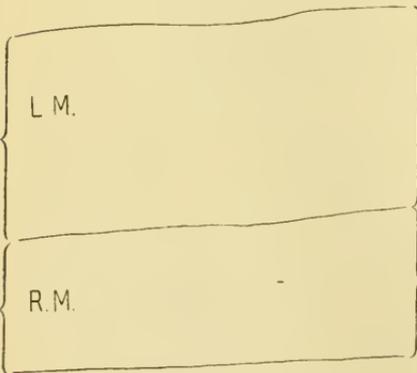
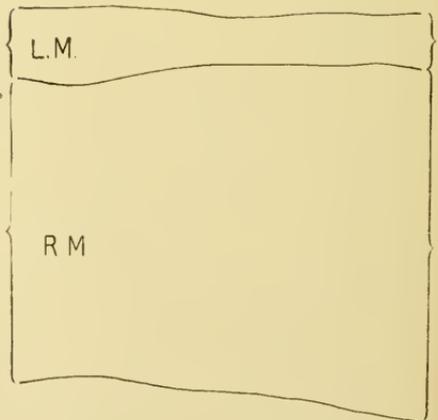
abhängig ist von der Ausbildung des Kopfdarms und mahnt daran, daß die völlige Lösung der Probleme des Rumpfdarms erst nach denen des Kopfdarms erfolgen kann.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung der Verhältnisse bei einer Zahl von Teleostomen.

Annähernd gleiche Ausbildung der Ring- und der Längsmuskelschicht zeigen sehr wenige Formen. Fast genau dürfte dies Verhalten bestehen bei *Agonus cataphractus*. Minimal überwiegt an Stärke die innere Ringmuskulatur bei *Serranus cabrilla*, sodann bei *Scorpaena porcus*, *Cottus scorpius* und *Sphyraena sphyraena*. Weniger als $1\frac{1}{2}$ mal so dick als die Längsmuskulatur ist die Ringmuskelschicht noch bei *Sardinella aurita*, *Engraulis encrasicolus*, *Alosa sardina*, *Coregonus albula*, *Osmerus eperlanus*, *Mugil chelo*, *Anabas scandens*, *Merlucius merlucius*, sowie bei *Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Cepola rubescens*, *Oblata melanura*, *Charax puntazzo*, *Trigla hirundo* und *Trachinus draco*. $1\frac{1}{2}$ —2mal so stark ist die Ringmuskulatur bei *Scomber scombrus*, *Trigla gurnardus* und *Lophius piscatorius*. 2—3mal übertrifft die Ringmuskulatur bei *Coregonus oxyrhynchus*, *Coregonus maraena*, *Thymallus vulgaris* und *Alosa finta* die äußere Längsschicht. Bei *Ophiocephalus striatus*, *Rhombus laevis* und *Gadus callarias* wird vier- bis fünffache Stärke erreicht, sechs- bis siebenfache bei *Gadus aeglefinus*, *Lota lota* und *Brosmius brosme*, sieben- bis neunfach bei *Merlangus carbonarius*, *Merlangus pollachius* und *Merlangus merlangus*. Bei *Molva* ist die Ringmuskelschicht 11mal so dick als die Längsfaserschicht!

Entgegengesetztes Verhalten zeigen andere Fische, die aber an Zahl geringer sind. Bei ihnen besteht auch ungleiches Verhalten der beiden Muskelschichten, aber an Stärke überwiegt die Längsmuskulatur, wenn auch nicht annähernd in dem Maße wie wir die Ringmuskulatur bei den meisten Gadiden die Längsmuskulatur überwiegen sahen. Kaum erkennbar übertrifft die Längsmuskulatur bei *Mugil auratus*, *Box salpa* und auch bei *Rhombus maximus* die Dicke der Ringmuskelschicht. Bei einem Exemplar dieses Fisches war dagegen der Dickenunterschied recht deutlich. Deutlich beobachtete ich ihn auch bei *Dentex vulgaris* und mehr noch bei *Pleuronectes platessa*. Stets aber blieb die Stärke der Längsmuskulatur unter dem $1\frac{1}{2}$ fachen der Ringmuskelschicht.

Betrachten wir wegen der sehr großen Zahl der Fehlerquellen diese Daten auch mit größter Vorsicht, so ist ihnen doch

Textfig. 7. *Sardinella aurita*.Textfig. 8. *Merlucius merlucius* (in der Mitte Schrägschnitt durch einen Venenstamm).Textfig. 9. *Lota vulgaris*.Textfig. 10. *Rhombus maximus*.Textfig. 11. *Brosmius brosme*.Textfig. 12. *Molva molva*.Textfig. 13. *Dentex vulgaris*.Textfig. 14. *Rhombus laevis*.

Die Textfiguren 7—14 stellen Querschnittstücke der beiden Muskelschichten von Appendices pyloricae dar. *L. M.* bezeichnet die Dicke der Längsmuskelschicht, *R. M.* die der Ringmuskulatur. Es soll das verschiedene Verhalten der Dicke beider Schichten zueinander gezeigt werden.

auf jeden Fall zu entnehmen, daß bei den Acanthopterygiern sehr ähnliche Verhältnisse im allgemeinen bestehen, indem die Differenz der beiden Muskelschichten niemals sehr groß wird. Niemals wird die Ringmuskulatur mehr als doppelt so dick als die Längsmuskulatur, bei *Box* und *Dentex* scheint sogar ein geringes Überwiegen der Längsmuskulatur vorzukommen. Eine Ausnahme bilden hier allein die Pleuronectiden, die sonderbare Befunde darbieten. *Pleuronectes platessa* und *Rhombus maximus* zeigen eine spurweise stärker ausgebildete Längsmuskulatur, während bei *Rhombus laevis* die Ringmuskulatur vier- bis fünfmal so dick ist als die Längsmuskelschicht (Textfig. 10 u. 14)! Unter den Percocetes schließen sich *Sphyraena*, *Mugil* und *Anabas* eng den Acanthopterygier-Verhältnissen an, während bei *Ophiocephalus* bereits starkes Prävalieren der Ringschicht auffällt. Die Malacopterygier besitzen eine stärkere Ausbildung der Ringschicht allgemein, die bis zu dreimal überwiegen kann, aber ich vermute fast, daß meine Maße durch Fixierungseinflüsse im einzelnen hier besonders wenig sicher sind. Sollte die Differenz bei zwei nahe verwandten Tieren wie *Alosa sardina* und *Alosa finta* oder bei den Coregonus-Arten im Leben in der Tat bestehen? Sehr einmütig ist das Verhalten der Muskulatur bei den Gadiden. Ein mindestens fünffaches Überwiegen der Ringschicht besteht hier, das bei den Merlangus-Arten etwa achtfach, bei *Molva* sogar 11fach wird. Aus der Reihe heraus fällt hier nur *Merluccius* (vgl. das unten über das Schleimhautbindegewebe und die LIEBERKÜHNschen Drüsen Gesagte).

Vergleichen wir nun diese Befunde mit denen am Rumpfdarm derselben Tiere, so ergibt sich da eine weitgehende Übereinstimmung, soweit das bei der Schwierigkeit exakter Messungen erwartet werden kann. Dieselben Tiere, die die Ringmuskulatur die Längsmuskelschicht in den Appendices so vielfach überwiegend zeigten, hatten gleiche Verhältnisse auch im Rumpfdarm und zwar im Mitteldarmabschnitt, nicht immer aber im Enddarm. So ist bei den Gadiden im Enddarm das Verhältnis der Längs- und Ringschicht lange nicht so abweichend. Die Längsfaserschicht ist dicker als im Mitteldarm und zwar ist die Ringschicht höchstens vier- bis fünfmal so dick als die Längsschicht. Am Enddarm scheint sehr häufig eine leichte Abweichung vom Mitteldarm durch Zunahme der Längsmuskulatur zu bestehen, wenngleich ich diese Angabe vorerst nur sehr mit Vorsicht machen möchte. Die lange Beschäftigung mit dem Fischdarm warnt mich, vor-

eilige Schlüsse ziehen zu wollen. Diese Fragen würden durch vorherige Ausarbeitung einer geeigneten Fixierungstechnik wesentlich gefördert werden können. Ich weise nochmals auf die enorm zahlreichen Fehlerquellen hin, die vergleichenden Muskelmessungen im Wege stehen. Eine Entleerung der vielleicht am besten erst dann zu lähmenden Därme würde wohl jeder genauen Fixierung vorangehen müssen. Da alle derartige Dinge bei meinem nun meist alten Material leider nicht rechtzeitig sorgfältig beachtet sind, kann es leider gründlicher Aufklärung der fraglichen Verhältnisse nur mangelhaft dienen.

Fassen wir kurz zusammen, was der Aufbau der Muskulatur der Appendices pyloricae uns lehrt, so können wir mit Sicherheit sagen: die Muskulatur ist quantitativ bei den einzelnen Fischen sehr verschieden entwickelt, daneben aber auch qualitativ. Die innere Ringmuskelschicht ist bei vielen Arten in den Appendices der Längsmuskelschicht an Stärke ziemlich gleich oder zwei- bis dreimal höchstens so stark, bei anderen aber (Gadiden) wird bisweilen 11 fache Längsmuskelschichtdicke erreicht. Es folgt hieraus, daß die Funktion der Muskulatur quantitativ und qualitativ sehr verschieden sein muß. Bei einem Vergleich mit dem Darm ergibt sich, daß die Muskulatur der Appendices mit der des Mitteldarms weitgehend oder völlig qualitativ übereinstimmt. Das Verhältnis der Muskelschichtenstärke ist das Gleiche! Quantitativ dagegen bestehen je nach der Weite und Größe der Appendices Differenzen gegen den Darmbefund. Wir dürfen daraus wohl den berechtigten Schluß ziehen, daß die mechanische Leistung der Appendices von der des Mitteldarmes nur quantitativ, nicht aber qualitativ unterschiedlich ist.

Das Relief der Schleimhautoberfläche der Appendices.

Der Betrachtung der Muskulatur der Appendices pyloricae folgt die der Schleimhaut. Wir wollen zunächst ihr Relief ins Auge fassen und hernach die mikroskopisch-anatomische Untersuchung anschließen.

Im zweiten Teile der Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer habe ich unter anderem auch die Materialien zu einer Reliefvergleichung der Schleimhaut geliefert. Jetzt gilt es, Schlüsse aus diesem Material, das inzwischen teilweise vervollständigt wurde, zu ziehen (vgl. Textfig. 15—33).

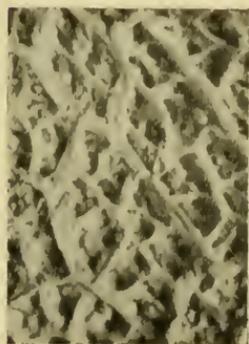
Ein einfaches Faltennetz findet sich in den Appendices pyloricae von *Calamichthys*, *Polypterus*, *Lepidosteus*, *Sphyræna*, *Gadus*, *Merlangus*, *Molva*, *Brosminus*, *Merlucius*, *Perca*, *Acerina*, *Aspro*, *Serranus*, *Cepola*, *Oblata*, *Box*, *Charax*, *Pagellus*, *Brama*,



Textfig. 15. *Polypterus bichir*.
Obj. 2, Ok. 2. Leitz.



Textfig. 16. *Perca fluviatilis*.
Obj. 2, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 17. *Molva molva*.
Obj. 1, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 18. *Merlucius merlucius*.
Obj. 1, Ok. 3. Leitz.

Reliefs der Schleimhautoberfläche in den Appendices.

Pleuronectes, *Rhombus*, *Echeneis*, *Cottus scorpius*, *Agonus*, *Trigla*, *Trachinus* und *Lophius*. Entweder ist es ganz einfach oder mit kleinen Fortsätzen am freien Rande versehen. *Osmerus* und *Gasterosteus* haben ein apart gebautes Netz.

Lota, *Cottus gobio* und *groenlandicus*, *Hemitripterus*, *Cyclopterus*, *Trigla*, *Uranoscopus*, *Scaphirhynchus* und *Acipenser* haben dagegen ein Doppelnetz.

Ein mehr oder minder vollständiges dreifaches Netz besitzen *Lucioperca* und *Polyodon*.



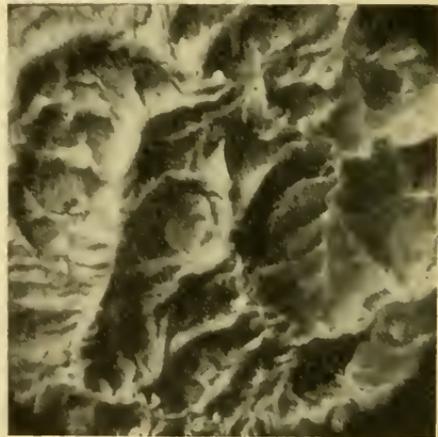
Textfig. 19. Percide (nicht näher bestimmt). Obj. 2, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 20. Box hoops.



Textfig. 21. *Pleuronectes microcephala*. Obj. 2, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 22. *Pleuronectes platessa*. Obj. 1, Ok. 3. Leitz.

Reliefs der Schleimhautoberfläche in den Appendices.

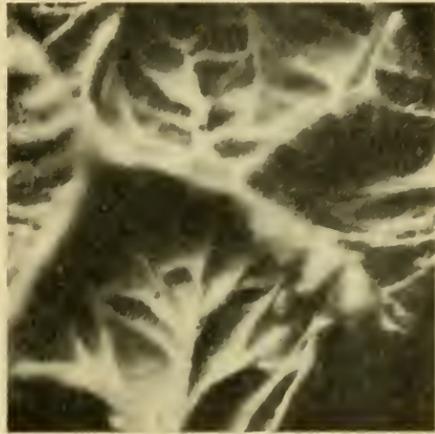
Längsfalten kommen zu: *Clupea*, *Meletta*, *Sardinella*, *Alosa*, *Salmo*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Ophiocephalus* und *Scomber*. Während bei *Ophiocephalus* ziemlich oft, seltener noch bei *Thymallus*, *Clupea*, *Meletta* und *Sardinella*, schräge oder quere Verbindungsäste zwischen den Längsfalten angetroffen werden, vermißt man

sie bei *Alosa*, *Salmo*, *Coregonus* und *Scomber* scheinbar immer gänzlich.

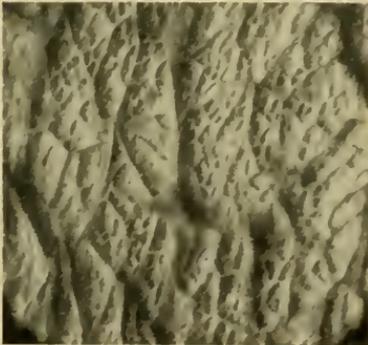
Wenn ich bei *Heterotis Ehrenbergii* eine spiralförmige Faltenanordnung fand, notiert hier HYRTL, der sicherlich ein weniger



Textfig. 23. *Pagellus centrodonatus*. Obj. 1, Ok. 3 Leitz.



Textfig. 24. *Pagellus centrodonatus*. Obj. 2, Ok. 3 Leitz.



Textfig. 25. *Cottus groenlandicus*. Obj. 1, Ok. 3 Leitz.



Textfig. 26. *Cottus gobio*. Obj. A, Ok. 3 Zeiss.

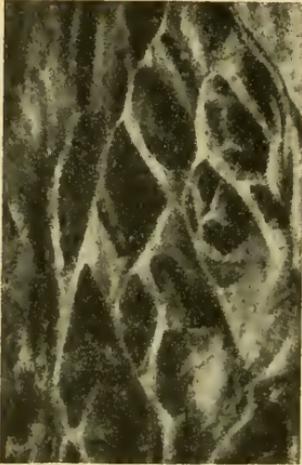
Reliefs der Schleimhautoberfläche in den Appendices.

zerstörtes Tier vor sich hatte, daß eine Netzstruktur im Relief der Appendices deutlich zutage träte.

Zotten hat *Mugil* in der Appendices. Bei *Mugil cephalus* zeigte abweichend davon eine einzige Appendix ein flaches, glatt-

randiges Netzrelief. Auch Zoarces und Ammodytes zeigten zotten-ähnliche Fortsätze in den Pförtneranhängen.

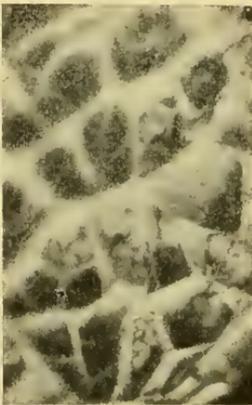
Das Relief der Appendices ist bei den einzelnen Arten also sehr verschieden. Wie verhält es sich nun zum Darmrelief, aus



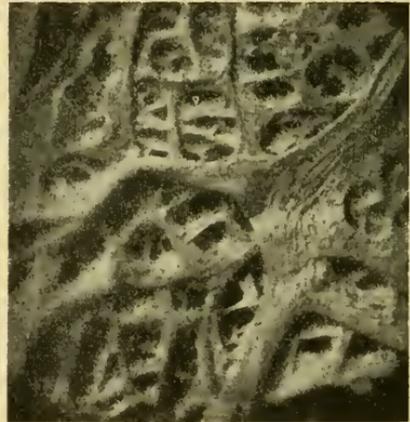
Textfig. 27. *Scaphirhynchus cataphractus*. Obj. 2, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 28. *Hemitripterus acadianus*. Obj. 1, Ok. 2 Leitz.



Textfig. 29. *Hemitripterus acadianus*. Obj. 2, Ok. 3 Leitz.



Textfig. 30. *Acipenser ruthenus*. Obj. 2, Ok. 3 Leitz.

Reliefs der Schleimhautoberfläche in den Appendices.

dem es sich entwickelt? Diese Frage ist von großem Interesse, da sie uns eventuell einen Hinweis auf die Funktion der Pförtneranhänge gestattet.

Es zeigt sich da, daß es Tiere gibt, bei denen das Relief der Pförtneranhänge fast bis ins Kleinste übereinstimmt mit dem

des Rumpfdarms an seinem Anfange. Das ist z. B. der Fall bei Polypterus, Osmerus, Gasterosteus, manchem Gadus und Merlangus, Motella, Merlucius, Serranus, Cepola, Box salpa, Rhombus, Pleuronectes, manchem Cottus, bei Trachinus und Zoarces. Bei anderen stimmt es mit einer Darmreliefstelle, etwa der Mitteldarmmitte, überein, so bei Lepidosteus, Ophiocephalus, einem der untersuchten Exemplare von Perca, bei Aspro, Charax und Echeneis. Hier ist das Appendicesrelief weniger hoch und einfacher.

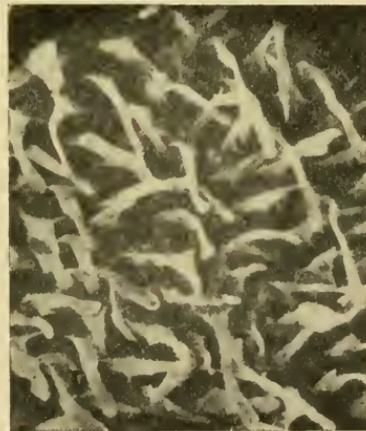
-Stimmte bei der ersten Fischgruppe das Relief der Appendices mit dem des Darmanfanges, bei der zweiten mit dem eines späteren Mitteldarmabschnittes fast völlig überein, so bietet eine dritte Gruppe Anschlüsse an hernach näher zu betrachtende For-



Textfig. 31. *Alosa finta*.
Obj. 2, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 32. *Mugil auratus*.
Obj. 2, Ok. 3. Leitz.



Textfig. 33. *Mugil cephalus*. Obj. 2,
Ok. 3. Leitz. (Nur Zotten hell.)

Reliefs der Schleimhautoberfläche in den Appendices.

mationen. Schon in unserer zweiten Gruppe zeigt sich hier und dort mal eine leichte Abweichung vom Darmrelief, die Fische der dritten Gruppe zeigen dies allgemein, wenngleich diese Abweichungen noch niemals die große Darmähnlichkeit verwischen.

Den dritten Relieftyp fand ich bei *Sphyaena*, *Lota*, *Molva*, *Brosmius*, einem Exemplar von *Perca*, bei *Lucioperca*, *Acerina*, *Oblata*, *Box boops*, auch *Cottus*, *Hemitripterus*, *Agonus*, mancher *Trigla*, bei *Uranoscopus*, *Lophius* und *Acipenser*.

Diese Abweichungen vom Darmrelief bestehen 1. darin, daß das Relief eine Tendenz zur Vergrößerung der Schleimhautoberfläche zeigt. Das sah ich bei *Acipenser*, *Lota*, *Sphyaena*, *Oblata*, *Cottus*, *Perca*, *Lucioperca*, *Hemitripterus*, *Trigla*, *Uranoscopus* und *Lophius*. Hier finden sich allgemein engere aber nicht höhere Netze. In einigen Fällen — stets handelt es sich um Netze — kommt es zu einer Differenzierung einzelner Falten, deren einige höher als die anderen werden, und so ein Doppelnetz oder gar ein dreifaches erzeugen. Bisweilen wird die Oberfläche auch durch freie Fortsatzbildungen vergrößert (mancher *Box boops* s. Textfig. 20), die entweder im Darm ganz fehlen können (*Agonus*) oder dort weniger zahlreich und hoch entwickelt sind (*Brosmius*, *Acerina*). In wieder anderen Fällen sind die Falten des Reliefs in den Appendices selbst wieder gefältelt (manche Exemplare von *Box boops*).

Demgegenüber bringt die 2. Form der Reliefabweichungen absolut gerechnet eine geringe Vereinfachung gegenüber dem Darm. Das sah ich sehr selten nur und auch nicht konstant, so bei *Molva* und manchem *Gadus*, *Merlangus*, *Cyclopterus* und *Scaphirhynchus*. Hier wurden die Maschen weiter, die Falten spärlicher und niedriger als im Darm. Diese Vereinfachung ist nur unbedeutend, aber doch wohl sehr beachtenswert. Alle Tiere, die sie zeigten, hatten sehr viele Appendices und den Büscheltypus.

Das Bestreben des Schleimhautreliefs der Appendices, gegenüber dem Darm sich selbstständig auszubilden, ist beim vierten Typ am stärksten ausgeprägt. Hier ist das Relief sehr verschieden von dem des ganzen Rumpfdarms. In einem Fall, bei *Brama*, besteht nach VALENCIENNES in den Appendices ein Netzwerk, im Darm aber findet man konische, borstenartige, ziemlich lange, engstehende Papillen. Bei den meisten, wie bei *Clupea*, *Melletta*, *Sardinella*, *Alosa*, *Salmo*, *Coregonus* und *Thymallus*, kommen Längsfalten vor, während im Rumpfdarmanfang ein einfaches, selten doppeltes Netz auftritt, das oft lappige Anhänge zeigt, im späteren Darm aber, mit Ausnahme von *Scomber*, überall Ringfalten bestehen.

Können wir eine Ursache für alle Momente der Schleimhautdifferenzierung in den Appendices finden?

Ich muß hier einen Augenblick auf die Ausführungen zurückkommen, die ich im I. Teil dieser Untersuchungen (S. 549 — 565) gemacht habe. Damals stellte ich den Satz auf, daß alle Rumpfdarmreliefs sich im letzten Grunde aus einem einfachen Netzwerk herleiteten, wie es bei der Mehrzahl der Fische noch verbreitet ist. Ich wies darauf hin, daß dieses Netzrelief auf keinen Fall von speziellen Faktoren der Ernährung abhängen könne, sondern daß seine allgemeine Verbreitung den schlagenden Beweis liefere, daß nur eine allgemeine Ursache dieser Gestaltung zugrunde liegen müsse. Diese Ursache fand ich in dem motorischen Apparat des Darmes und seinen Leistungen. Die kaum elastische Darmschleimhaut mußte sich den mannigfachen Zuständen des motorischen Apparates anpassen.

Letzterer wird von einer inneren Ringmuskulatur und einer äußeren Längsmuskulatur gebildet, die proportional nicht überall gleichentwickelt sind und damit schon die verschiedenartige Tätigkeit des Darmes bei verschiedenen Tieren deutlich anzeigen.

Ein leerer Darm wird einen mittleren Muskeltonus seiner Wände besitzen, die Schleimhaut ist zu groß, sie faltet sich darum. Sie faltet sich längs, damit sie einer Querdehnung folgen kann, sie faltet sich quer, damit sie einer Längsdehnung des Darmes nachgibt. Zieht sich die Ringmuskulatur intensiver zusammen, so treten die Längsfalten höher hervor, eine Kontraktion der Längsmuskulatur wölbt die Querfalten stärker. Bei starker Darmfüllung aber flachen Längs- und Querfalten, die zusammen ein Netzwerk bilden, ab und zwar bei Längsdehnung mehr die queren Falten, bei Dehnung der Ringmuskelschicht mehr die Längsfalten. Daß eine solche Veränderung des Reliefs je nach den Darmfüllungen auftritt, kann man leicht beobachten. Ich brauche wohl nicht hinzuzufügen, daß auch bei starker Darmfüllung immer noch eine Spur des Reliefs erhalten bleibt, denn daß die Darmreliefs konstant sind, ist ja bekannt¹⁾. Betonen aber möchte ich, daß die konstanten Reliefs stark abgeflacht werden bei stärkerer Darmfüllung und dabei darauf hinweisen, daß die Ösophagusreliefs z. B. auch zum großen Teil konstant sind. Ich möchte das deshalb hervorheben, weil von manchen Seiten behauptet ist, die des

1) Bei Amphibien, über deren Rumpfdarmschleimhautrelief ich in Kürze eine kleine Abhandlung veröffentliche, steht das Relief in vieler Hinsicht auf tieferer Stufe als bei allen Fischgruppen. Es ist nicht allgemein konstant geworden.

Ösophagus z. B. seien inkonstant. Bisweilen ist das zwar der Fall, so bei vielen Säugetieren, bei Fischen ist es meistens aber anders. Ich muß es darum verurteilen, wenn manche Gegner der auf jeden Fall geistreichen Theorie EDINGERS, die seit 40 Jahren Anregungen gebracht hat, und die meines Erachtens erst dann ganz zu altem Eisen zu legen ist, wenn man sie durch Besseres ersetzen kann, sich zu solch seltsamen Aufstellungen verstanden.

Indem wir nun die motorischen Verhältnisse des Darmes für die Ausbildung des Grundbaues der Darmschleimhaut verantwortlich machen, haben wir noch zu erklären, warum das Relief der Darmschleimhaut konstant ist.

Dafür habe ich im Jahre 1911 Erklärungen zu geben versucht. Jedenfalls hat der Gefäßapparat der Darmschleimhaut hier eine entscheidende Rolle gespielt. Der Gefäßapparat konnte nur zu größerer Entfaltung kommen, wo stabilere Verhältnisse bestanden.

Wenn eine Längsfalte bald hier, bald aber da auftrat, wenn die Lage der Querfalten nicht immer am gleichen Ort war, konnte kein großer Gefäßapparat sich entwickeln. Nun wird niemand den unmethodischen Schritt verlangen, anzunehmen, das zu erreichende Ziel habe als morphogenetischer Reiz gewirkt. Nein, aber wir werden sogleich eins erkennen, daß eine gleichmäßige Ernährungsweise mit gleichen Füllungszuständen immer ein gleichlokalisirtes ephemeres Relief erzeugen mußte, das dann die Entfaltung eines komplizierten Gefäßapparates gestattete. Tiere mit gleichmäßigen Füllungszuständen des Darmes hatten auch einen besseren Gefäßapparat und nutzten darum die Nahrung auch resorptiv besser aus. Die Auslese mußte sie vor anderen erhalten. So läßt sich aus der gleichmäßigen Muskeltätigkeit und den Bedürfnissen des Gefäßapparates wohl erklären, warum im Darm überall konstante Reliefs vorkommen. Nicht ganz unmöglich wäre es, daß auch die Maschenanordnung und Form mitabhängig wäre von mechanischen Ursachen. Vorerst, solange man die mechanischen Gesetze der Peristaltik nicht kennt, wäre es denkbar, daß die Arbeit der Muskelschichten so erfolgt, daß regelmäßige Schwingungsknotenpunkte der Kontraktionswellen entstünden, die Ruhepunkten entsprächen. Die Ruhepunkte würden den Netzecken entsprechen. Auf diese Idee, die vorläufig schwer beweisbar sein wird, kam ich durch die offenbar ganz gesetzmäßige Anordnung des Fibrins auf dem Perikard bei exsudativer Pleuritis des Menschen

(*Cor villosum*), deren Erklärung kaum anders als rein mechanisch sein kann.

Muskeltätigkeit und Gefäßapparat sind die Dinge, welche sich im Reliefbau weiterhin deutlich spiegeln! Befand sich einmal ein Schleimhautnetz immer an gleicher Stelle, so lag in der Basis der Falten die gegebene Bahn der Blut- und Lymphgefäße, und ganz besonders die Netzknotenpunkte mußten eine Rolle übernehmen, denn hier war der geschützte Ort. Sodann begünstigten besonders hohe Netzecken die Resorption und gaben darum der Auslese Richtung. So lassen Netzecken Fortsätze hervorgehen, die als Resorptionsorgane große Bedeutung gewinnen und physiologische Äquivalente der Zotten darstellen. Bei anderen Tieren gehen von der Basis der Netzfalten kleinere, gefäßführende Fältchen ab (s. Teil II. S. 756 u. 639), die auf die Art die resorbierende Fläche vermehren, oder die Netzfalten verlaufen geschlängelt, sind gefältelt (s. Teil II, S. 702) mit gleichem Erfolg. Motorischen Einflüssen begegnen wir auch noch sonst viel im Relief. Wir wollen einige der wichtigsten hervorheben, die nach meiner Ansicht für das Verständnis des Appendicesbaues von Bedeutung sind.

Ein Blick auf die im II. Teile ausgiebig geschilderten Darmreliefs läßt uns teilweise erhebliche Abweichungen vom alten Netzwerk erkennen. Hier und dort, zumal an Rumpfdarmanfängen, sind die Netzmaschen stark in die Länge gezogen, daß man (*Malopterurus*) anfangs glauben könnte, man habe nur Längsfalten vor sich. Erst weiterhin werden die Maschen kürzer und tritt das Netzwerk deutlich hervor.

Ein zweiter Typus zeigt umgekehrt Ringfalten überwiegen. Das ist besonders häufig der Fall bei Clupeiden und Salmoniden. Diese Anordnung pflegt erst gegen den hinteren Darmabschnitt platzzugreifen, geht aber oft vorn und hinten kontinuierlich und allmählich in ein Netzwerk über.

Eine dritte Hauptrichtung der Schleimhautentwicklung führt zur Zottenbildung. Ich habe in Teil I und II ausgeführt, daß diese Zotten wohl immer aus Netzecken hervorgegangen sind, wobei gleichzeitig die übrigen Netzteile sich mehr minder vollständig zurückbildeten. Solche Übergänge von Netzecken in Zotten stellte ich auch photographisch dar (Teil II, S. 533).

Worin liegt das Wesen der drei Bildungen?

Ein starkes Prävalieren von Längsfalten gestattet zweierlei. Einmal eine stärkere Querdehnung des Darmlumens. Es können also auf einmal große Speisemengen in den Darm aufgenommen

werden. Tatsächlich findet man ein Überwiegen von Längsfalten fast ausnahmslos am Darmanfang, wo die Verhältnisse dafür am ersten gegeben sind. Nie finden sie sich am Mitteldarmende allein, meist überwiegen sie im Netz hier nicht mal die Schräg- und Querfalten¹⁾. Aber die Längsfalten haben noch einen anderen Vorzug. Das Darmrelief der Fische ist konstant, es bleibt also immer ein niedriges Relief bestehen! Infolgedessen bilden quere und die viel häufigeren schrägen Falten ein Hindernis für die Fortbewegung der chymösen Massen. Es liegt auf der Hand, daß eine geringe Ausbildung von schrägen und queren Falten also eine geringere Muskelleistung in dem betreffenden Darmteil zur Folge hat. Man wird mir vorhalten, daß ja aber am Rumpfdarmanfang gerade die stärkste Muskulatur sei. Gewiß ist das so, aber hier ist auch die größte Darmweite, hier ist eine größere Inhaltsmasse fortzuschaffen als später, wo bereits ein Teil der Nahrung resorbiert ist, infolgedessen muß darum hier eine starke Muskulatur erwartet werden. Wenn sich nun ein mathematisches Gesetz in den Beziehungen zwischen Faltenhöhe und Muskulatur auch nicht ergibt — bei einem konstanten Relief ist das auch nicht zu erwarten, denn es bleibt ja ein verschieden entwickelter, nicht verstreicher Rest bestehen — so ist doch die Tatsache, daß die Reliefs vorn höher sind als hinten, beachtenswert genug. Der resorbierende, am meisten ins Darmlumen vorragende Relieftteil, der an der Abflachung bei starkem Füllungszustand nicht mehr teilnimmt, kann gerade am Darmanfang besonders wichtig sein, da hier die stärkste Resorption erfolgen wird. Ein hohes Längsfaltenrelief am Darmanfang bietet somit auch, zumal bei mäßiger Darmfüllung, günstigste Chancen für die Resorption. Bequeme Anpassungsfähigkeit an starke Füllungszustände, geringe Anforderung an die Ausbildung des motorischen Apparates und eventuell günstige Resorptionsverhältnisse sind die Vorzüge eines Längsfaltenreliefs.

Nach diesem Prinzip gebaut sind aber die Appendices-Reliefs der Clupeiden, Salmoniden und von Scomber. Rasch können sich die Pfortneranhänge stark mit chymösen Massen füllen, denn die hier relativ recht hohen Längsfalten lassen günstige Resorption zu, und der Entleerung der Organe stellen keine Querfalten ein Hindernis in

1) Das Verhalten des Mitteldarmreliefs ist bei Amphibien in diesen Dingen fast entgegengesetzt.

den Weg. Die genannten Tiere haben durchweg eine größere, teilweise sehr große Zahl von Blinddärmen. Trotz der im einzelnen vielleicht nicht besonders erheblichen Oberflächenvergrößerung, die etwa ein feines dreifaches Netz weit überbieten könnte, ist die Gesamtvergrößerung der Darmfläche durch die vielen Appendices doch eine ganz riesige. Die Verstärkung der Darmmuskulatur im Bereich der Appendicesmündungen, die gelegentlich wahrnehmbar ist, bringt die Arbeitsteilung des offenbar hauptsächlich resorbierenden Apparates der Appendices und des an dieser Stelle bei Appendicesvorkommen wohl mehr motorisch tätigen Darmes zur Anschauung.

Betrachten wir nun einmal die Querfaltenreliefbildung näher. Sie weist deutlich auf eine Anpassung an die Längsmuskulatur des Darmes hin und das tut sie um so mehr, als sie bei der Mehrzahl der Fische, bei der sie sich findet (Clupeiden, Salmoniden), den hinteren Darmabschnitt betrifft, der sicherlich als eine wesentliche Funktion die der Kotaustreibung besitzt.

Leider sieht man sich dank der fast immer noch ausschließlich angewandten experimentierenden Methode der Physiologie ohne genügende Materialien für eine klare Einsicht in die motorischen Darmfunktionen, die auf dem Wege exakter Beobachtung und erst in zweiter Linie auf nachfolgender experimenteller Nachprüfung zu gewinnen wäre. Hier will ich nur einige spärliche Angaben machen, die mehr anregend wirken können, als daß sie wertvolle Resultate darstellen. Die motorischen Leistungen des letzten Rumpfdarmabschnittes, der ja keineswegs bei Fischen allgemein als Enddarm differenziert ist, sind offenkundig sehr ungleich. Das bezeugt schon die Tatsache, daß viele Fische wie z. B. die Cypriniden überhaupt keinen Enddarm haben oder eine spezifische Ausbildung des Rumpfdarmendes, während andere einen mit kräftiger Muskulatur und einem abweichenden Relief versehenen Enddarm aufweisen, den eine oft sehr mächtige BAUHINsche Klappe vom Mitteldarm trennt. Dem abweichenden anatomischen Bau muß selbstverständlich eine verschiedene physiologische Funktion der betreffenden Darmteile zugrunde liegen. Worin diese besteht, ist noch unklar. Bei der Mehrzahl der Aquarienfische erfolgt scheinbar die Defäkation in kleinen Kotbällen, die ziemlich plötzlich entleert werden, bei anderen erscheinen langsam größere Säulen von Kot, bei wieder anderen sieht man, wenn man sie fängt, mit einem Ruck den Darm sich mächtig entleeren, so daß man denken kann, hier läge, vielleicht nur bei Chockwirkung, etwas vor wie die

in den letzten Jahren beim Menschen besonders von HOLZKNECHT studierten blitzartigen Dickdarmkontraktionen.

Wenn bei Cypriniden gar keine mechanische Vorrichtung sichtbar ist, die bei der Kostaustreibung, zumal der ruckweise erfolgenden, eine Rückstauung des Kotes verhindert, so sollte man hier fast gleichmäßige peristaltische Wellen beider Muskelschichten erwarten. Schwerlich wird der Kot eigentlich geballt werden können, sondern die jeweils aufgenommenen Nahrungsmassen müssen wohl in langsamem gleichmäßigem Tempo den Darm passieren. Wo sich Enddärme finden, sind nicht nur die Muskulaturverhältnisse ungleich, sondern auch der Bau der Enddarmklappe ist verschieden, die Klappe ist oft trichterförmig und kann darum rein passiv schon geschlossen werden durch Kotstauung, oft aber wird auch nur ein flacher Ringwulst gebildet, dessen Verschluß sicher aktive Muskeltätigkeit erfordert. In Enddärmen begegnen wir nun niemals Querfalten, letztere trifft man nur in typischer Ausbildung, wo ein Enddarm nicht ausgebildet ist, und da nicht überall. Auch unterscheiden sich scheinbar Salmoniden und Clupeiden wieder von einander. Zwar findet man bei beiden die im II. Teil beschriebenen, sich dachziegelartig deckenden Querfalten, die bei einer Bewegung der Speisen von vorn nach hinten sich niederlegen und freie Bahn lassen, bei umgekehrter Bewegung aber ein schweres Hindernis dem Inhalt bieten müssen; aber während bei Salmoniden vor dem Anus eine kleine querfaltenlose Ampulle besteht, scheint bei den Clupeiden das Querklappenrelief bis zum Anus sich fortzusetzen. Sicherlich dient bei beiden Familien das Querfaltenrelief der Kostaustreibung, aber während in der ampullenartigen Ausweitung der Salmoniden eine Kotansammlung erfolgen kann, muß bei Clupeiden eine mehr gleichmäßige Kostaustreibung erwartet werden.

In den Appendices pyloricae kommt diese Form der Reliefausbildung nicht vor und das ist ja auch begreiflich. Zwar könnten die chymösen Massen in die Pförtneranhänge hinein, aber sehr schwer wieder heraus. Letzteres aber ist erforderlich, denn wenn auch ein großer Teil des Inhaltes der Appendices sicher bereits verdaut und resorptionsfähig ist, so gelangen doch bestimmt auch unverdaute und oft auch unverdauliche Substanzen in die Appendices¹⁾, deren Verbleib das Leben des Tieres gefährden

1) Bei Mugil traf ich z. B. oft Sand in den Appendices pyloricae wie im Darm.

müßten. Ein Relief der bezeichneten Art würde also in den Appendices von der natürlichen Auslese niemals erhalten werden. Nur ein einziges Tier zeigt in seinen Appendices ein Netzrelief mit hervortretenden Querfalten: *Gasterosteus aculeatus*. Aber die minimalen Appendices dieses Tieres stellen bei rein seitlicher Anordnung mehr Buchten dar, in der verschiedene Stromrichtungen kaum in Frage kommen können, wie sie in längeren Blindsäcken notwendig entstehen müssen.

Die Tendenz des Reliefs, Zotten zu bilden, ist für die Appendices weit wichtiger. Zotten sind hervorragende Resorptionsapparate, deren breitere, bei Darmdehnung flach verstreichende Basis den oben genannten Elastizitätsmißverhältnis von Schleimhaut und Muskulatur Rechnung trägt. Aber ebenso wichtig vielleicht wie für die Resorption sind die Zotten für die motorischen Leistungen eines Darmes und darauf möchte ich besonders hinweisen. Schon RUDOLPHI lehrte, daß die Zotten der Fische sich aus einem Netzwerk entwickelten und 1824 sehen wir auch RATHKE teilweise wenigstens gleiche Ansichten vertreten. Bei *Belone* bemerkte er, „daß durch den größten Teil des Darmkanales auf dem Netzwerke stark vorspringende Zotten aufsaßen, an etlichen Stellen des Darmes aber das Netzwerk gänzlich verschwunden war und an dessen Statt nur Zotten, untermischt mit kurzen, am Rande ein oder etliche Mal eingeschnittenen und einzeln dastehenden Falten vorkommen.“

Im I. Teil dieser Untersuchungen und mehr noch im II. habe ich selbst auf Grund meiner Beobachtungen in einer Reihe von Fällen nachzuweisen versucht, daß die Zotten aus Netzecken entstehen. Die Zotten haben sich aus konstanten Netzen umgebildet. Es mußte also Hand in Hand mit der Ausbildung der bereits zottenähnlichen Netzecken eine Rückbildung der Falten des Netzwerkes erfolgen. Wodurch läßt sich dies Schwinden der Falten nun begründen? Ich denke sehr einfach dadurch, daß die motorische Leistung im Darm wesentlich sinken kann, wenn nicht mehr der Widerstand des Darminhaltes in der Darmschleimhaut zu groß ist. Da nun das Netz bei Fischen nie verstreicht, sondern mindestens als flaches Leistenwerk das Schleimhautniveau überragt, besteht stets ein Hindernis, das natürlich geringer wird, wenn entweder die Querfalten und Schrägfalten gegenüber den Längsfalten zurücktreten, oder mehr noch, wenn auch in den Längsfalten große Lücken auftreten, wenn Zotten allein stehen bleiben. Nur einen Nachteil dürften Zottenreliefs haben: daß nämlich die

Dehnungsfähigkeit des Darmes doch eine geringere ist als bei Faltennetzreliefs. So scheint bei echten Zotten denn auch die Muskulatur des Darmes im ganzen schwächer zu sein, wenngleich betont werden muß, daß Muskelstärke des Darmes und Dehnungsfähigkeit nicht unbedingt einander ganz entsprechen müssen. Die Dehnungsfähigkeit gestattet das Aufnehmen großer Nahrungsmassen auf einmal, eine starke Muskulatur ein Vorwärtsbewegen eines bisweilen auch trägen Darminhaltes noch dazu. Eine Steigerung der Verdauung, eine gründlichere mechanische und chemische Zerlegung im Kopfdarm kann dem Rumpfdarm wesentliche Arbeit ersparen. Man tut gut, das wechselvolle Spiel der Kräfte ständig im Auge zu haben, wenn man solche Gebilde wie Darmreliefs vergleichend würdigen will. Es ist noch nicht mal gesagt, ob Dehnungsfähigkeit und Inhaltstransport die einzigen Leistungen der Darmmuskulatur sind. Ist es doch sehr wohl denkbar, daß namentlich am Darmanfang andersartige Bewegungen stattfinden, die eine stärkere Durchsetzung des eben aus dem Magen hervorgetretenen Inhaltes mit den Sekreten von Leber und Pankreas herbeiführen ähnlich wie im Magen. Ein dunkles, kaum betretenes Gebiet liegt hier dem Physiologen offen, das dem anatomisch geschulten Beobachter wertvolle Aufschlüsse bieten dürfte.

Wenn wir nun sowohl bei den höheren Fischen wie auch bei den höheren Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren nicht allgemein Zotten, oder doch wenigstens eine Tendenz zur Zottenbildung antreffen, so darf uns das nicht befremden. Wenn auch das Netz die älteste Reliefform des Mitteldarms der Wirbeltiere darstellt, aus dem Längsfaltenreliefs, Querfaltenstrukturen, Zotten usw. sich ableiten lassen, die Zotten also morphologisch eine höhere Stufe repräsentieren, so ist andererseits die Erreichung dieses Zieles keineswegs mit der allgemeinen Höherentwicklung der Tiere unmittelbar verknüpft, was leicht einzusehen ist. Eine Erleichterung der Passage bedeutet auch ein leichteres und schnelleres Passieren, eine Erschwerung aber der Resorption. Fraglos kann die Resorptionsfähigkeit der Zotten nicht ins Ungemessene gehen. Es wird also, wenn im Lauf der Stammesgeschichte allmählich ein Nahrungswechsel z. B. sich vollzog von leichter verdaulicher zu schwerer verdaulicher Nahrung, leicht dasjenige Tier den Vorzug gehabt haben, dessen Relief dem Passieren der chymösen Mengen einen größeren Widerstand entgegengesetzte. Hatte dies Tier etwa Zotten, so konnte zweierlei

eintreten, a) es konnte der Darm länger werden, b) es konnte sein Relief sich zurückbilden, so daß es dem Netzcharakter sich näherte, oder direkt wieder netzförmig wurde. Welcher Fall eintrat, wird verschieden gewesen sein. Speziell der erste Fall konnte nur eintreten, wenn die Bauchhöhle dem Raum gab. Bedenken wir dazu, daß eine Hilfseinrichtung in einer Steigerung etwa der Magenverdauung und des Gebisses (Wiederkäuer!) auch erstehen konnte, so wird uns klar, daß die Darmphylogenie kein einfaches Stammbaumschema als Vergleichsobjekt benutzen kann, sondern daß nur umfassende Betrachtungsweise die viel verschlungenen Pfade der Geschichte des Rumpfdarms der Wirbeltiere wird näher treten können. Auch das Blinddarmproblem wird trotz aller Spezialarbeiten ohne jene Betrachtungsweise niemals zu Ende geführt werden. Gerade der Rumpfdarm muß in seiner Ausbildung von hunderten von Faktoren beeinflußt werden. Vor solchen Problemen aber steht dann noch das ganze Gebiet des Kopfdarms mit seinen zahllosen Rätseln. So wird die Morphologie sich noch ein Weilchen gedulden müssen, ehe sie an Fragen gehen kann, zu deren Beantwortung wir zur Zeit nicht reif sind.

Der Vorteil des Zottenreliefs in den Appendices liegt auf der Hand. Hier dürfte ihre mechanisch günstige Form häufiger von Nutzen sein als im Darm, darum scheint es mir sonderbar, daß nach VALENCIENNES im Darm von *Brama Rayi* zottenartige Bildungen sich finden sollen, nicht aber in den Appendices. Leider konnte ich diese Angabe nicht nachprüfen!

Von den erwähnten Abweichungen vom Netzrelief waren zwei, die Längsfalten und Zotten, auch in den Appendices vorhanden. Beide bedeuteten mechanische Erleichterungen gegenüber dem Netzwerk, wobei vielleicht eine Oberflächenverringerung gegenüber dem Darm gar nicht oder fast gar nicht vorlag. Die dritte, für Blindsäcke mechanisch schwierige Form des Reliefs, die des Querfaltenreliefs, fehlte gänzlich.

Wir wollen nun noch weitere Appendicesreliefs prüfen, um zu sehen, ob auch sie uns über die Leistungen der Organe etwas zu sagen vermögen. Es handelt sich um Netzreliefs.

Ein Teil der Tiere zeigte dasselbe Relief in den Appendices und im Darmanfang. Hier liegt gleiche Reliefföhe bei geringerem Lumen als im Darm vor: also eine Steigerung der Oberflächenvergrößerung gegenüber dem Darm, dabei sind die motorischen Leistungen nicht gering.

Ein zweiter Teil zeigt Appendicesreliefs, die mit einem späteren Rumpfdarmstück übereinstimmen, das enger ist als der Darm an seinem Anfang. Hier ist das Relief also im Verhältnis zur Blinddarmweite schon mehr oder minder vollständig dem des Darmes gleichwertig hinsichtlich der Leistungsfähigkeit.

Interessanter sind die Netzreliefs, die vom Darmrelief abweichen. Wenn hier bei einem Teile der Fische engere und nicht höhere Maschen bestehen, so vereint sich damit ein gesteigerter Resorptionsapparat mit einer nicht oder kaum vermehrten motorischen Leistung. Treten im Netz gegenüber dem Darm einzelne Falten stärker hervor, steigt die mechanische Leistung und zugleich die Größe der Oberfläche. Das Auftreten von freien Fortsätzen auf Netzen allein in den Appendices oder stärker in den Appendices als im Darm bringt unerhebliche mechanische Hindernisse gegenüber einer bedeutenden Vermehrung der resorbierenden Fläche.

Wenige Tiere zeigten ein einfacheres Relief als der Darm. Hier wird dann, wenn das Lumen der Appendices viel kleiner ist als im Darm — was meist so ist — relativ durchaus keine geringere Oberfläche gegenüber dem Darm vorliegen, sondern sie wird ihr mindestens gleichen. Nur bei einigermaßen gleicher Darm- und Appendicesweite würde ein Minus auf Seiten der Appendix vorliegen. Das ist aber wohl nirgends der Fall. Bedenken wir dazu, daß die sehr wenigen Tiere, die überhaupt ein einfaches Relief in den Appendices haben, zugleich zu denen mit sehr zahlreichen Appendices gehören, so verliert diese Tatsache noch an Bedeutung.

Das Relief der Appendices pyloricae läßt also fast ohne jede Ausnahme eine Oberflächenvermehrung über die des Darmes hinaus erkennen. Die mancherlei Abweichungen vom Darmrelief führen neben einer mehr oder minder stark entwickelten Vermehrung der resorbierenden Fläche bisweilen zu einer entsprechend gesteigerten Anforderung an die Appendicesmuskulatur, meist steigt aber diese Anforderung keineswegs proportional, sondern nimmt dadurch ab, daß die Oberflächenvermehrung durch mechanisch günstige Relieftypen zustande kommt.

Die in jeder einzelnen Appendix hervortretende Oberflächen-gestaltung, die fast ohne Ausnahme die eines entsprechend weiten Darmes oft sehr weit übertrifft, bedeutet in der Gesamtheit der Gebilde einen ganz bedeutenden Apparat, der fraglos der Resorption der bereits verdauten Teile der chymösen Massen dient,

die bis zu seinem blinden Ende in ihn eindringen. Schon allein auf Grund des Schleimhautreliefs mit seinen Spezialeinrichtungen, muß man den Appendices pyloricae der Fische eine unbestreitbar resorbierende Funktion zuschreiben, die auch gleichzeitig die dominierende ist.

Die von manchen Physiologen, zuletzt auch von BOUDOUY getane Äußerung, das Lumen der Appendices sei schon meist so gering, daß sie als Resorptionsorgane kaum in Frage kämen, ist mindestens zur Hälfte übertrieben. Dann aber ist noch zu sagen, daß selbst bei den Formen mit wirklich kleinem Lumen und großer Appendices-Zahl doch auf jeden Fall viel eindringen kann. Wie ernähren sich denn die kleinen Fische, deren ganzer Darm nicht weiter ist? Nahrung dringt, wovon ich mich überzeugt habe, bestimmt in sie ein, und daß es sich z. B. bei Scombriden um ansehnliche Mengen handeln muß, ist anzunehmen. Der größte Teil des Darminhaltes jener Region ist obendrein bereits gelöst und dringt so leicht in feinere Kanäle ein.

Das Schleimhautbindegewebe der Appendices.

Die Schleimhaut der Appendices pyloricae setzt sich genau wie die des Darmes zusammen a) aus dem bindegewebigen Stützgerüst mit seinem Gefäßapparat und den bisweilen in ihn eingelagerten glatten Muskeln und b) dem Oberflächenepithel mit den von ihm bei einem Teil der Fische ausgehenden LIEBERKÜHNschen Drüsen. Wir wollen zunächst dem Stützgerüst der Schleimhaut Beachtung schenken.

Das bindegewebige Stützgerüst wird bei der großen Mehrzahl der Fische zum wenigsten in seinem zentralen Anteil von einem lockeren, maschigen, ziemlich zarten Bindegewebe gebildet, das sehr stark an adenoides erinnert, wofür es auch lange Zeit hindurch gegolten hat. Indessen hat KULTSCHITZKY 1897 im ganzen mit Recht darauf hingewiesen, daß das Bindegewebe meistens dem adenoiden nur sehr nahestehe, aber nicht mit ihm zu identifizieren sei, da sich allorts daneben, wenn auch oft in geringer Menge, bündelartig angeordnetes Zwischengewebe zeige. Die Maschen dieses Gewebes sind erfüllt von Lymphzellen, die oft massenhaft auftreten, nie fehlen. Echte Lymphfollikel habe ich in keinem von 50 untersuchten Tieren gefunden. Die Ausbildung des Schleimhautbindegewebes ist nun keineswegs uniform bei Fischen, sondern

zeigt erhebliche Differenzen. Zunächst sind da quantitative Unterschiede in die Augen fallend.

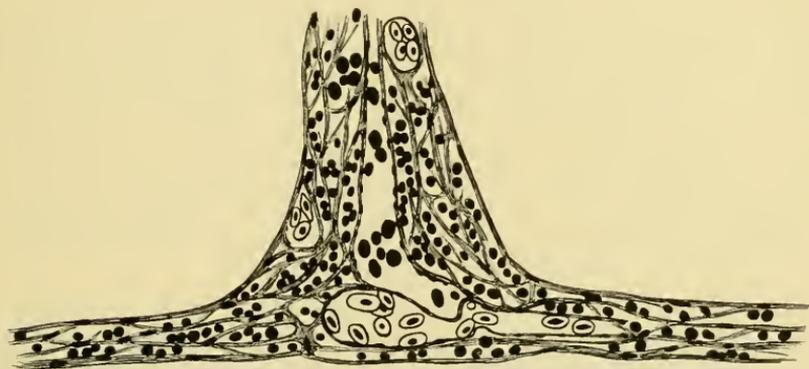
Sehr viel dünner als die Schicht der Längsmuskulatur, die wir als Maßstab setzen wollen, ist das Schleimhautbindegewebe von *Acipenser ruthenus*, *Lepidosteus osseus*, *Sardinella aurita*, *Cottus scorpius* und *Scorpaena porcus* und erreicht auch bei *Gymnotus electricus*, *Perca fluviatilis* und *Cyclopterus lumpus* nur etwa die Hälfte der Dicke dieser Schicht. Auch bei dem Notopteriden *Xenomystus nigri*, bei *Alosa sardina*, *Coregonus albula*, *Thymallus thymallus*, *Mugil chelo*, *Mugil auratus*, *Ophiocephalus striatus*, *Merluccius merluccius*, *Cepola rubescens*, *Charax puntazzo*, *Rhombus laevis*, *Agonus cataphractus*, *Trachinus draco*, *Zoarces viviparus* und *Lophius piscatorius* wird nicht die Dicke der Längsmuskulatur erreicht, die man etwa bei *Alosa finta*, *Salmo fario*, *Coregonus maraena*, *Serranus cabrilla* und *Scomber scombrus* antrifft.

Coregonus lavaretus, *Trigla hirundo* und *Trigla gurnardus* übertreffen dies Maß nur wenig. Bei *Clupea harengus* und *Acerina cernua* wird 1,5—2fache Dicke der Längsmuskelschicht gefunden, etwa zweifache bei *Anabas scandens* und etwas mehr bei *Brosimius brosme*, *Box salpa* und *Rhombus maximus*; reichlich vierfache bei *Dentex vulgaris* und *Oblata melanura*, drei- bis vierfache bei *Lota lota*, vier- bis fünffache bei *Molva molva* und den *Gadus*-arten, und etwa fünf- bis sechsfache bei den *Merlangus*-Arten.

Neben diesen beachtenswerten quantitativen Unterschieden weist nun das Stützgerüst noch solche der Qualität auf. Es lassen sich bei den Fischen etwa vier große Typen im Stützgerüst voneinander unterscheiden.

Der erste Typus besitzt ein mehrminder zartes, netzförmig angeordnetes Bindegewebe, das stark an adenoides erinnert. Seine Maschen sind meist mit reichlichen Lymphzellen erfüllt. Wie aber schon KULTSCHITZKY betont hat, SUNDBVIK auch fand und ich vollauf bestätige, ist wohl niemals dies Gewebe ganz rein adenoid. Zumal peripher, in der Nähe der Muskulatur trifft man häufig Bündel von Kollagenfibrillen, die bisweilen allerdings nur an einzelnen Stellen dort zu finden sind. Bei der Anwendung der von RIBBERT modifizierten Kollagenfärbung Mallorys, die bei Fischen ausgezeichnete Resultate ergab, fand ich in der Mehrzahl der Fälle keinen positiven Ausfall. Nur bei *Anabas scandens* und *Ophiocephalus striatus* war eine schwache Kollagenfärbung

da, obgleich der adenoide Charakter sonst deutlich und der Reichtum an Lymphzellen hier sehr groß war. Bei *Perca* habe ich nur ganz peripher und dann ganz zentral in der tunica propria des Epithels schwach positiven Ausfall der Färbung gefunden. Glatte Muskelzellen habe ich niemals bei diesem Typus gesehen. So gebaut fand ich das Stützgerüst der Appendices von *Calamichthys calabaricus*, *Lepidosteus osseus* und *Acipenser ruthenus*, bei *Xenomystus nigri* — wo allerdings peripher eine Andeutung des hernach zu besprechenden *Stratum compactum* wahrnehmbar ist — ferner bei *Gymnotus electricus*, *Anabas scandens*, *Mugil chelo*, *Mugil auratus*, *Ophiocephalus striatus* und den Acanthopterygiern: *Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Serranus cabrilla*, *Cepola rubescens*, *Oblata mela-*



Textfig. 34. Schleimhautbindegewebe von *Mugil chelo*. Typus I.

nura, *Charax puntazzo*, *Box salpa*, *Scorpaena porcus*, *Cottus scorpius*, *Cyclopterus lumpus*, *Agonus cataphractus*, *Trigla gurnardus*, *Trigla hirundo*, *Trachinus draco* und *Zoarces viviparus*.

Anzureihen wären hier die Gadiden: *Gadus morrhua*, *Gadus callarias*, *Gadus aeglefinus*, *Merlangus merlangus*, *Merlangus pollachius*, *Merlangus carbonarius*, *Lota lota*, *Molva molva* und *Brosmius brosme*. Bei ihnen fiel die Kollagenfärbung negativ aus. Die Lymphzellen sind aber seltner, die Maschen des Reticulums enger, so daß oft ein geradezu fibrillärer Charakter vorgetäuscht wird. Was aber dem Bindegewebe dieser Tiere einen besonderen Ausdruck gibt, das ist seine Anordnung (vgl. auch Textfig. 44). Es handelt sich bei den Gadiden um Fische, denen LIEBERKÜHNSche Drüsen zu kommen. Diese sind in das Bindegewebe eingelagert und haben es sich in drei Zonen sondern lassen. Peripher liegt eine wenig dicke Lage von Bindegewebe

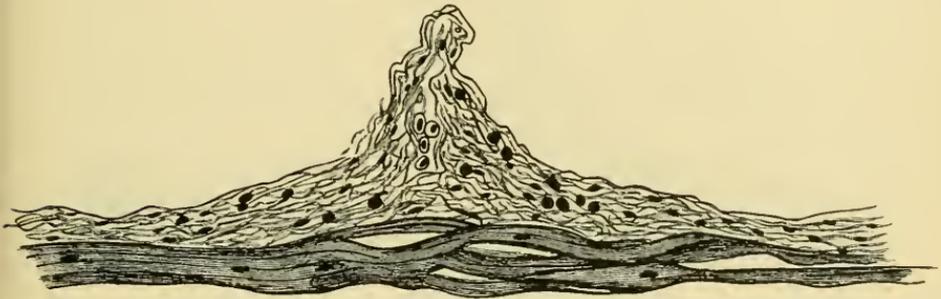
mit überwiegend zirkulärer Anordnung der Fasern und Maschenachsen. Die Maschen sind von Lymphzellen einigermaßen erfüllt. Die Dicke dieser Zone bleibt etwas hinter der der Längsmuskulatur zurück (Lota, Brosmius, Merlangus carbonarius und besonders Merlangus pollachius) oder übertrifft sie soeben (Gadus, Molva und Merlangus merlangus). Bei Merlangus carbonarius, Brosmius und Molva hat das Gewebe etwas mehr fibrillären Charakter. An diese basale Bindegewebszone schließt sich nach innen zu eine mittlere sehr breite an, in der die Körper der LIEBERKÜHNschen Drüsen liegen. Infolge der meist dichten Lagerung der Drüsen ist das Bindegewebe hier auf schmale Züge bei allen Formen zusammengedrängt, die einen vorwiegend radiären Verlauf nehmen. Daneben finden sich spärliche, die Drüsen in Form einer Tunica propria umspinnende Fasern. Die dritte, zentrale Lage des Bindegewebes ist am voluminösesten. Sie besteht aus dicht verflochtenen, ringförmig gruppierten Fasern, die einerseits peripher die Hälse der Drüsen umfassen, zentralwärts aber die recht dicken Bindegewebskämme der Falten aus sich hervorgehen lassen. Die beiden inneren Schichten bestehen bei Gadus morrhua, aeglefinus und callarias sowie bei Merlangus merlangus aus gröberen Fasern als gewöhnlich.

Schon beim ersten Bindegewebstypus wurde das Hervortreten eines mehr fibrillären Charakters in der peripheren Zone vieler Fische erwähnt. Der zweite Typus ist durch ausgesprochene Fibrillenbündel in dieser Zone charakterisiert. Die periphere Hälfte des Stützgerüsts besteht aus kräftigen Fibrillenbündeln. Bei großen Exemplaren von Merlucius und Lophius waren diese Bündel wohl entwickelt, imponierten aber besonders bei einem großen Rhombus laevis, in dessen Faltenbasen zumal mächtige Fibrillenbündel auftraten, die mich direkt an die Fibrillenbündel der menschlichen Lederhaut erinnerten. Die Kollagenfärbung fiel stark positiv aus. Lymphzellen fehlen. Die zentrale Hälfte des Stützgerüsts hat einen lockeren Charakter. Auch dort hat man bei Rhombus laevis den Eindruck, als handele es sich um fibrilläres und nicht adenoides Gewebe. Es besteht aber ein enges Fasernetz mit eingestreuten spärlichen Lymphzellen. Es gibt eine sehr schwache Kollagenfärbung nach Mallory und pflegt sich mit der Pikrofuchsinfärbung ganz matt rot bis gelblich zu färben. Es geht kontinuierlich in die periphere Kollagenschicht über, die sicher aus ihr ungewandelt ist. Bei Rhombus maximus, Lophius und Merlucius ist der adenoide Typus zentral deutlicher.

Hier sind auch Lymphzellen leichter zu finden. Leider fehlt es mir an dem nötigen Material zu einer Nachprüfung. Ich will aber hier den Verdacht äußern, daß das stärkere Hervortreten von Fibrillen möglicherweise eine Alterserscheinung ist, daß unser Typus II auch häufig bei großen Exemplaren unserer ersten Gruppe vorkommen könnte.

Das Vorherrschen kollagener Fasern in der peripheren Bindegewebszone hat bei einigen Fischen zu einer Bildung besonderer Art geführt, die wir mit OPPEL als das Stratum compactum bezeichnen. Fische mit einem Stratum compactum bilden unseren dritten Bindegewebstypus. Hierher rechnen: Clupea, Alosa, Sardinella, Salmo, Coregonus, Thymallus und Scomber.

1870 wurde von LANGER das Stratum compactum bei Fischen zum erstenmal beschrieben. LANGER fand es, bei Fischen mit Appendices pyloricae, bei Salmo fario und Salmo hucho. 1898

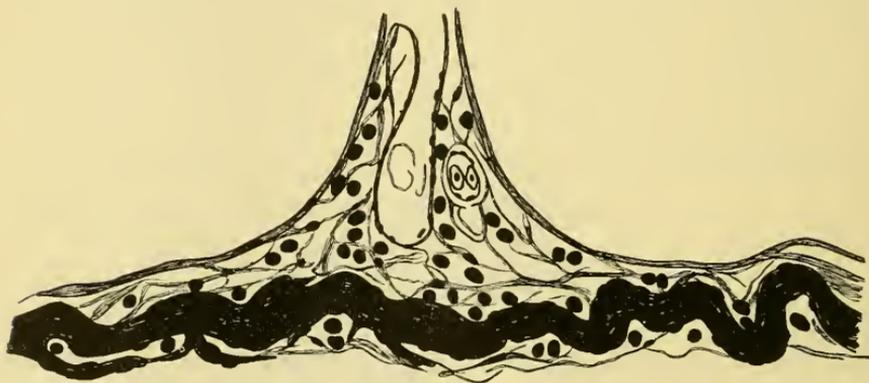


Textfig 35. Schleimhautbindegewebe von Rhombus laevis. Typus II.

beschrieb es GULLAND dann näher bei Salmo salar, 1907 notiert SUNDVIK sein Vorkommen bei Coregonus arbus. Ich selbst habe es dann bei Clupea harengus, Alosa finta und sardina, Sardinella aurita, Coregonus maraena, albula, lavaretus und oxyrhynchus gefunden, sowie bei Thymallus vulgaris und Scomber scombrus. Es handelt sich um eine hyalin bei der Mehrzahl, bei einigen aber fein fibrillär aussehende kompakte Bindegewebschicht, die streckenweise scharf begrenzt erscheint zumal bei schwachen Vergrößerungen. Sie liegt entweder in der Mitte des Schleimhautbindegewebes oder ein wenig peripher davon. An zahlreichen Orten steht sie, wovon man sich am leichtesten bei Anwendung einer Kollagenfärbung überzeugt, mit kleinen

Fortsätzen peripher wie zentral mit dem übrigen Bindegewebe in kontinuierlicher Verbindung. Dieses übrige Bindegewebe ist ein lockeres, ziemlich weitmaschiges, zartes adenoides Gewebe mit spärlich eingelagerten Lymphzellen. Gegen die Muskulatur hin geht es, wie alles Schleimhautbindegewebe, in kollagenes Gewebe zwischen die Muskulatur über.

Dies Stratum compactum ist von verschiedener, meist ansehnlicher Breite und fällt durch seine Armut an Kernen sehr auf. Es gibt eine sehr intensive Kollagenfärbung nach MALLORY-, RIBBERT, zumal bei der Forelle (auch gut nach ZENKERfixierung) und färbt sich mit Pikrofuchsin schön fuchsinrot. Überfärbt man mit Pikrofuchsin, so bleibt, ebenso wie bei Pikrinsäurezusatz, lange noch das Rot erhalten. Schon GULLAND hat festgestellt daß mit Hilfe der Orcein-Methode elastische Fasern in Stratum



Textfig. 36. Schleimhautbindegewebe von *Salmo fario*. Typus III.

compactum des Lachses nicht nachweisbar sind. OPPEL, dem diese Angabe offenbar entgangen ist, hat bei der Forelle den Versuch wiederholt und erhielt eine diffuse, wenig intensive Orcein-Färbung der ganzen Schicht, also einen negativen Ausfall wie GULLAND. Mit Pikrinsäure läßt sich nach meinen Versuchen auch keine elastische Faser nachweisen. Wir dürften hier also eine reine Kollagenschicht vor uns haben.

Bei allen genannten Tieren sieht man zum mindesten an einzelnen Stellen, daß das scheinbar homogene Stratum compactum aus meist wellig verlaufenden, sehr dichtliegenden Fibrillen zusammengesetzt ist. Nach SUNDVIKS leider recht unvollständig gebliebener Arbeit über diese Schicht wissen wir nur, daß sie aus einer peripheren Verdichtung des Schleimhautbindegewebes

resultiert. Stadien solcher Verdichtung konnte SUNDVIK bei Cypriniden aufzeigen, habe auch ich am Darm der Forelle deutlich gesehen. Indessen steht die histogenetische Arbeit SUNDVIKS über das Stratum compactum leider noch aus und so wissen wir über den Verbleib der Bindegewebskerne, denen man nur äußerst spärlich in dieser Zone begegnet, nichts. Leider eignete sich auch mein Material nicht zu histogenetischen Untersuchungen. Welche Rolle physiologisch dieser stark verdichteten, kernarmen Kollagenfaserschicht zukommen mag, ist wohl schwer zu entscheiden. Ihr Vorkommen innerhalb gewisser nahverwandter Gruppen ist auf jeden Fall sehr interessant und bestärkt die unten geäußerte Ansicht, daß die Vererbung in der Darmanatomie sich weit deutlicher nachweisen läßt als die Funktion.

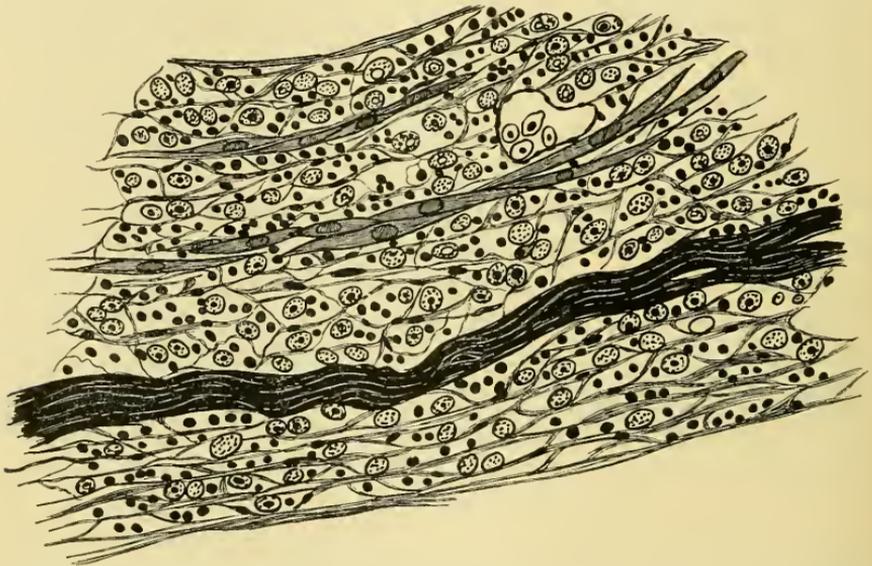
Ein Stratum compactum der bezeichneten Art haben die oben genannten Fische bis auf *Coregonus oxyrhynchus*. Es liegt bei ihnen meist etwa in der Schleimhautmitte. Nur bei *Alosa finta* und *Scomber scombrus* sah ich es der Ringmuskulatur dicht aufliegen.

Bei einem Exemplar von *Coregonus oxyrhynchus* aber sah ich zwei Strata compacta. Ein schmales lag ganz peripher und nach innen davon folgte ein zweites, breiteres. Beide waren getrennt durch sehr lockeres Bindegewebe, das etwa die Dicke des inneren Stratums hatte. Die beiden Strata hingen an vielen Orten zusammen durch schräge Äste, ja an einzelnen Stellen waren sie flächenhaft verschmolzen, so daß hier nur ein Stratum bestand. Häufiger als sonst fand ich bei *Coregonus oxyrhynchus* die sonst im Stratum compactum so sehr seltenen Kerne.

Den vierten und letzten Typus fand ich bei *Dentex vulgaris*. Auch hier ist ein Stratum compactum entwickelt, dazu aber findet man noch in der zentralen Zone viele glatte Muskelzellen. Die sehr mächtige Schleimhaut dieses Tieres besteht aus einer peripheren Schicht, lockeren, ziemlich derben Bindegewebes, die an Dicke hinter der Ringmuskulatur etwas zurücksteht. In dieser Schicht liegen zahlreiche größere Gefäßäste und viele Lymphzellen. Die zweite Zone bildet das Stratum compactum, das etwas mehr als halb so breit wie die periphere Bindegewebszone ist. Es setzt sich wie gewöhnlich aus dicht liegenden, leichtgeschlängelten, sehr kernarmen, hyalinen Fasern zusammen, zwischen denen hin und wieder kleine Gefäße liegen. Zu innerst des Stratums stößt man wieder auf eine breite Zone lockeren, adenoiden Gewebes, das nach dem Lumen zu sich in die dicken Falten mächtig vorwölbt.

Diese Schicht ist nun ausgezeichnet durch den Besitz sehr zahlreicher Muskelzellen. Sie verlaufen in allen nur denkbaren Richtungen, liegen oft bandartig aneinander, bilden aber keine Muscularis mucosae, wenn man auch stellenweise daran erinnernde Zusammenschlüsse finden mag. Bis dicht unter das Epithel konnte ich einzelne solche glatten Muskelzellen beobachten. Ob sie sich an das Epithel ansetzen, wie KULTSCHITZKY angab, mag ich nicht behaupten, wenn es auch oft so aussieht.

Innerhalb dieser vier Typen ist nun der bindegewebige Anteil am Aufbau der Falten und Zotten sehr ungleich. Bei *Calamichthys*, *Lepidosteus* und *Acipenser*, bei *Clupea harengus*, *Sardinella aurita*, *Alosa finta* und *sardina*, *Salmo fario*, *Coregonus*



Textfig. 37. Schleimhautbindegewebe von *Dentex vulgaris*. Schwarz: Stratum compactum, grau: Muskeln. Typus IV.

maroena, *albula*, *lavaretus* und *oxyrhynchus*, *Gymnotus*, *Anabas* und *Ophiocephalus* ist das Bindegewebe in den Falten nur sehr schwach entwickelt, desgleichen bei *Serranus cabrilla*. Bei *Mugil chelo* und *auratus*, *Merlucius*, *Acerina*, *Charax*, *Perca* und *Cottus*, mehr noch bei *Cepola*, *Rhombus maximus* und *laevis*, *Scomber*, *Scorpaena porcus*, *Cyclopterus lumpus*, *Agonus*, *Trigla hirundo* und *gurnardus*, *Trachinus draco* und *Zoarces viviparus* ist die geringe Bindegewebsteilnahme schon größer. Die kurzen Bindegewebtsfalten von *Gadus*- und *Merlangus*-Arten sind ziemlich breit und massiv, schwächer sind die höheren Falten von *Lota*

und Molva durch Bindegewebe gestützt und noch weniger die von Brosmius, der nur in den Faltenbasen ansehnlicheres Bindegewebe besitzt. Oblata hat kräftige Falten, zumal aber Dentex.

In diesem Verhalten des Bindegewebes gelangt keineswegs wie dies R. HEIDENHAIN 1888 für die Säugetiere annahm (Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut, PFLÜGERS Arch., Bd. XLIII, Suppl.), der Einfluß der Nahrung zum Ausdruck. Bei Carnivoren meinte HEIDENHAIN, Epithel und Stroma von gleicher Dicke oder letzteres noch überwiegend zu finden, bei Herbivoren mehr Epithelhöhe als Bindegewebsticke. Bei Fischen ist von derartigen Beziehungen nichts zu finden. Die herbivoren (Faulschlammfresser) Mugilarten haben zwar gerade wenig Bindegewebe, aber die karnivoren Clupeiden, Salmoniden, Gymnotus usw. haben noch weniger! Daß diese Beziehungen auch bei Säugetieren nicht bestehen, glaube ich annehmen zu dürfen und werde wohl Gelegenheit finden, die dort bestehenden Verhältnisse an größerem Material nachzuprüfen. Die Aufstellung ähnlicher Spekulationen ist bei den Säugetieren in überreichem Maße zu beobachten. Gemeinsam ist allen eine sehr bescheidene empirische Basis, indem man immer Hund, Katze, Ratte, Kaninchen, Hamster, Rind, Schwein als „die“ Säugetiere in extenso genommen hat. Die Überraschungen, die aber andere Familien diesen Forschern einst bereiten werden, dürften sehr erhebliche sein.

Die Ausbildung des bindegewebigen Stützgerüsts der Schleimhaut der Appendices pyloricae steht in aller erster Linie in Abhängigkeit von der Stammesverwandtschaft. Gewisse Familien wie die Clupeiden und Salmoniden, die große Masse der Acanthopterygier, die Gadiden u. s. w. zeigen bestimmte Strukturen, die dort bei verschiedener Lebensweise angetroffen werden. So sahen wir bei den Gadiden einen Bindegewebstypus, obwohl *Gadus omnivor*, die anderen rein karnivor sind. Freilich wäre es auch denkbar, daß die vom *Gadus* manchmal aufgenommenen Pflanzenstoffe gar nicht der Ernährung dienen, sondern nur die Rolle von Füllstoffen haben, deren Wert und Notwendigkeit von Tierzüchtern für manche Säugetiere bewiesen ist. Der herbivore *Box salpa* hat Bindegewebsstrukturen ähnlich wie die karnivoren Perciden, denen er auch im Schleimhautrelief ähnelt. Wir dürfen nicht erwarten, innerhalb der jetzt lebenden Fische die Darmstrukturen rein funktionell begründet zu sehen. Die jetzigen Fische sind ja nur an bestimmte Lebensweise angepaßte Epigonen ihrer Stammformen, die in gleichem Verhältnis wieder zu ihren Stamm-

eltern stehen. Ungleiche Bindegewebsstrukturen bei gleicher Lebensweise innerhalb verschiedener Familien zeigen, daß der Darm wie jedes Organ auch Ererbtes festhält und nicht bloß ein Spielball der wechselnden physiologischen Funktionen ist, ein so gleich umzuknetendes Wachs.

Für die Funktion der Appendices erfahren wir durch das Studium des bindegewebigen Stützgerüsts nichts Direktes, da wir nicht in der Lage sind, die funktionelle Rolle unserer vier Typen zu verstehen. Indirekt aber hat unsere Untersuchung doch Erfolg. Wir sehen nämlich im Darm jedesmal ganz dieselben Zustände herrschen wie in den Appendices. Der Typus des Schleimhautbindegewebes in den Appendices und im Mitteldarm ist derselbe, wie auch die Muskulatur die gleichen Verhältnisse zeigte wie im Darm. Damit wird erwiesen, daß von jeher ähnliche oder fast gleiche Einflüsse auf die Gestaltung des Darmes und der Appendices gewirkt haben müssen, damit wird es so gut wie sichergestellt, daß wir die Funktion des Appendices als der des Darmes gleich oder fast gleich ansehen dürfen. Endlich ist durch die ungleiche Struktur des Stützgerüsts in den Appendices verschiedener Tiere gezeigt, daß wir nicht die Leistung einer gleichen Schleimhautfläche aus zwei im Stützgerüst verschieden gebauten Pfortneranhängen als vollkommen gleich betrachten dürfen, daß wir ebensowenig zwei gleichgroße Stücke der Darmschleimhaut verschiedener Fische einfach funktionell gleichstellen können. Ungleichem Bau entsprechen a priori ungleiche, nicht gleiche Leistungen!

Was die Blutversorgung der Appendices-Schleimhaut betrifft, so verläuft sie im ganzen nach dem von MELNIKOW schon 1866 gegebenen Schema. Arterien und Venen durchbohren gemeinsam die Muskulatur und verzweigen sich nach Abgabe von Gefäßen zur Serosa und zur Muskulatur an der Basis der Schleimhaut. Von hier steigen zahlreiche Äste zentralwärts zu den Falten und den eventuell bestehenden Drüsen, indem sie in ein Kapillarnetz allmählich übergehen. Dies liegt in den Falten immer an der Peripherie und läßt die Achse frei. Wo das Bindegewebe spärlich ist, sieht man in den ganzen Falten nichts als Kapillaren, sonst findet man diese erst nahe der Peripherie. Gefäßsphinkteren, wie sie besonders durch P. MAYER bei Selachiern gefunden wurden, sah ich bei keinem Teleosteer.

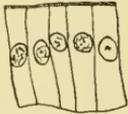
Wie bei den höheren Wirbeltieren liegen die Chylusgefäße in den Falten- und Zottenachsen und gehen an deren Basen in ein komplizierteres Geflecht über.

Das Epithel.

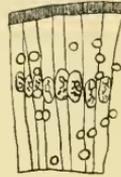
Das Epithel der Appendices ist einschichtiges Darmepithel, wie wir es schon lange kennen. Von dünner, bindegewebiger Membrana propria erheben sich verschieden hohe, meist lange, schlanke Zylinderzellen, die basal leicht verjüngt sind. Letzteres Verhalten tritt auf der Höhe der Falten bei manchen Arten (Thymallus) mehr hervor. Die Zellhöhe variiert stark und zwar erstens nach dem Fundort der Zelle. Zellen der Falten Täler sind meist kürzer als Zellen der Faltenkuppen. Am extremsten und einzig dastehend erhob ich solchen Befund bei einem mittelgroßen Exemplar von *Scorpaena porcus* (s. Textfig. 40 u. 41). In diesen Fällen sind die niedrigeren Zellen auch durchweg breiter. Die Zellhöhe variiert auch zweitens nach dem Alter der Tiere. Junge Fische haben wohl allgemein in den Appendices wie im Darm niedrigere und breitere Zellen als sehr alte. Ich sah das immer bei *Clupea*, *Meletta sprattus*, *Alosa finta*, *Gadus callarias* und *Merlangus merlangus*. Ich bin überzeugt, daß EDINGERS Notiz über das Bestehen mehr kubischer Zellen bei *Clupea harengus* von der Untersuchung eines jungen Tieres herrührt, alte Tiere haben sie niemals. Wegen solcher Vorkommnisse halte ich es für unangebracht, auf die Zellhöhe der Epithelien bei verschiedenen Arten besonderes Gewicht zu legen. Ich möchte geradezu ein Fragezeichen dazu setzen, ob wirklich die Zellhöhe nach den Arten prinzipiell verschieden sei. Manchmal schien es mir so, aber immer habe ich mich, wo ich genug Material hatte, davon überzeugen können, daß die Zellhöhe auch beim selben Tiere stark variiert und offenbar auch nach dem Funktionszustand, vielleicht auch nach dem Füllungszustand des Darmes wechselt. Auf dem Querschnitt sind die Epithelzellen oft rund (*Cottus*), oft rein polygonal, am häufigsten aber ein Mittelding von beiden. Die dem Lumen der Appendix anliegende Zelloberfläche trägt in weitaus den meisten Fällen einen deutlichen Cuticularsaum. Ich habe das beobachtet bei *Calamichthys calabaricus*, *Xenomystus nigri*, *Engraulis encrasicholus*, *Clupea harengus*, *Sardinella aurita*, *Alosa finta* und *sardina*, *Salmo fario* (wo OPPEL keinen Saum abbildet!), *Coregonus maraena*, *albula*, *lavaretus* und *oxyrhynchus*, *Thymallus thymallus*, *Osmerus eperlanus*, *Gymnotus electricus*, *Anabas*, *Ophiocephalus*, *Mugil chelo* und *auratus*, *Gadus aeglefinus*, *morrhua*, und *callarias*, *Merlangus carbonarius*, *merlangus* und *pollachius*, *Brosmius*, *Molva*, *Lota*, *Merlucius*, *Perca*, *Acerina*, *Serranus ca-*

brilla, Cepola, Oblata melanura, Dentex, Box salpa, Charax, Rhombus maximus und laevis, Cottus scorpius und Agonus cataphractus. Die Dicke dieses gestrichelten Saumes ist recht verschieden. Nur dünn ist er bei Perca, Acerina, Mugil chelo und anderen, sehr breit aber bei Alosa sardina, Sardinella und Box salpa und anderen. An sehr schmalen Säumen ist die Strichelung oft schwer sichtbar.

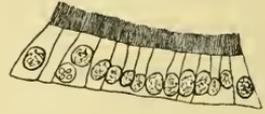
Eine besondere Erwähnung soll der Randsaum von Scorpaena porcus finden. Er ist sehr breit und deutlich gestrichelt. Basal



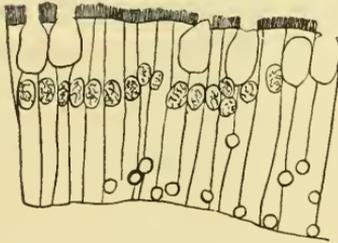
Textfig. 38. Mugil chelo.



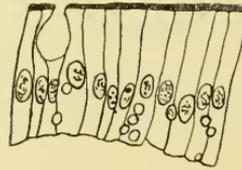
Textfig. 39. Mugil auratus.



Textfig. 40. Scorpaena porcus. Faltental.



Textfig. 41. Scorpaena porcus Faltenkuppe.



Textfig. 42. Acerina cernua.



Textfig. 43. Alosa sardina.

Umrißskizzen von Schleimhautepithelzellen aus Appendices pyloricae bei gleicher Vergrößerung entworfen; Textfig. 40 und 41 stammen vom gleichen Schnitt.

ist er stärker gefärbt und man könnte dort Blepharoplasten vor sich haben. Der freie Rand dieses Randsaumes endet nun nicht wie bei den zuvor erwähnten mit scharfer, präziser Kante, sondern erinnert mit mehr verwaschenen Grenzen an Flimmerepithel. Trotzdem möchte ich ihn nicht dafür halten, denn nirgends habe ich auch nur eine Spur von Unordnung in den Pseudoflimmerhaaren gesehen, wie man sie bei Flimmerepithel irgendwo immer findet. Überall war das gleiche Bild der Regelmäßigkeit. Wohl aber wurde ich sehr lebhaft an ein Präparat des anatomischen Instituts aus dem menschlichen Dickdarm eines Justifizierten erinnert, wo ich den Cuticularsaum in ganz ungewöhnlicher Höhe und Ausbildung sah. Ob hier ein Flimmerepithel oder ein Cuticularsaum

vorliegt, konnte ich nicht entscheiden. Schlecht fixierte Präparate von *Lepidosteus*, *Acipenser*, *Trigla gurnardus* und *Trigla hirundo* gestatteten keinen sicheren Schluß. Doch glaubte ich, hier Flimmerepithel vor mir zu haben. Bei meinen nicht sehr brauchbaren Präparaten von *Lophius*, *Cyclopterus* und *Trachinus* habe ich mich nicht sicher entscheiden können. Hier schien in den Falzentälern oft Flimmerepithel vorzukommen. Wenn EDINGER 1876 in seiner berühmten Dissertation gemeint hat, in den Appendices pyloricae der Fische beständen immer Flimmerhaare, so ist das in der Ausdehnung auf keinen Fall richtig. EDINGER hat acht Tiere untersucht: *Lepidosteus*, *Perca*, *Rhombus aculeatus*, *Uranoscopus scaber*, *Dactylopterus volitans*, *Naucrates ductor*, *Scorpaena* (sp. ?) und *Mullus barbatus* und überall Flimmerepithel gefunden. Nur bei *Perca* sah er keins und meinte, hier sei es möglich, daß tatsächlich kein Flimmerepithel vorkomme. Ich bin der Ansicht, daß auch EDINGER vielfach nicht sicher hat entscheiden können, ob er Flimmerepithel oder Cuticularsaum vor sich hatte, und daß er vielleicht hin und wieder einen hohen Cuticularsaum für Flimmersaum ansah. Das Vorkommen von Flimmerepithel, wenn es überhaupt besteht, gehört ganz sicher zu den Ausnahmen. Auch EDINGERS Angabe über die besondere Schmalheit und Kleinheit der Zellen in den Appendices gegenüber den Darmepithelien vermag ich nicht zu bestätigen, ebensowenig, wie ich mich davon überzeugen konnte, daß um die Mündungen der Appendices herum im Darm Flimmerepithel „sehr häufig“ vorkäme. Im Gegenteil, mit PILLIET und anderen muß ich die Gleichheit der Epithelverhältnisse im Darm und in den Appendices hervorheben!

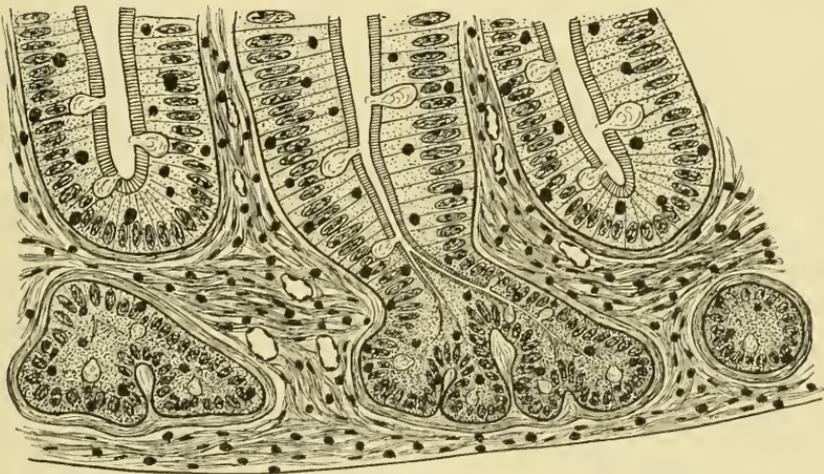
Das Plasma der Epithelzellen ist zart gekörnelt und hat den Kern fast ohne Ausnahme in der Mitte oder unmittelbar unter ihr liegen. Selten, wie bei *Mugil chelo* und *Scorpaena porcus* lag er mehr peripher, aber niemals, wie es EDINGER als allgemein angibt, im oberen Drittel. Wo ein Befund wie bei *Mugil chelo* und *Scorpaena* erhoben würde, war er dazu lokal beschränkt und nicht allgemein, so daß man an funktionell bedingte geringe Bewegungsfähigkeit des Kerns denken mag. Der Kern ist von deutlicher Membran umschlossen und zeigt einen Nucleolus in dem deutlichen Chromatingerüst. Seine Form ist kugelig, oval oder sehr langgestreckt oval, je nach der Zellform. Bei ein- und demselben Tier findet man im gleichen Schnitt schon verschiedene Kernformen.

Neben den Epithelzellen bestehen dann noch, wie überall im Darm, Schleimzellen in verschiedener Zahl. Ihre Häufigkeit ist bei den Individuen verschieden, scheinbar aber unerheblich bei den Arten. Untersucht man eine größere Zahl von Individuen, so kommt man davon ab, Einzelbefunde über die Häufigkeit besonders aufzuführen. Es bestehen da die gleichen Zustände wie im Darm, wo die Häufigkeit der Schleimzellen ja auch individuell und zeitweise weitgehend schwankt. Faltentäler und Faltenkuppen sind ziemlich gleichmäßig Sitz von Schleimzellen.

Was das Vorkommen von Kernteilungsfiguren anlangt, so finde ich sie in der Schleimhaut der Appendices wie in der des Darmes überall, am wenigsten aber direkt auf den Faltenkuppen. Eine besondere Bevorzugung der Faltentäler für die Zellvermehrung ist aber kaum zu behaupten.

Vom Epithel der Appendices pyloricae nehmen nun bei einer kleinen Gruppe von Fischen (bei den Gadiden) LIEBERKÜHNSche Drüsen ihren Ausgang. Diese Drüsen sind 1866 von MELNIKOW bei *Lota lota* entdeckt worden, denn es scheint mir mehr als fraglich, ob KUHLE, der nach MECKEL schon 1820 bei *Gadus carbonarius* Darmdrüsen sah, wirklich die von mir hier näher zu beschreibenden Drüsen beobachtete oder ob er nicht vielmehr, wie das damals üblich war, die Faltentäler des engen Netzreliefs für Drüsenmündungen ausgab. Auch STIRLING hat Darmdrüsen bei *Gadus morrhua* 1884 gesehen. Indessen ist PILLIET 1885 der erste, der solche Drüsen etwas näher beschrieben hat. Er beschreibt sie von *Motella tricirrata* so: „Elles sont losangiques, allongées dans le sens de l'intestin, toutes sont de même longueur, quelques unes sont bilobées à leur base. Elles se continuent avec une parfaite régularité jusqu' à l'ampoule anale. Là, leur diamètre est réduit an $\frac{1}{3}$, elles sont donc beaucoup plus petites. Dans les culs-de-sac pyloriques, elles sont semblables à celles de l'intestin. Les cellules sont serrées, assez variables de dimension, granuleuses et recouvertes même au fond des glandes d'une forte cuticule striée“. 1890 hat dann J. THESEN bei *Gadus morrhua* die Drüsen, die schon STIRLING sah, näher beschrieben. Leider war mir THESENS Arbeit nicht zugänglich, ich entnahm daher meine Kenntnis dieser Arbeit YUNG et FUHRMANN. Nach THESEN würden die Darmdrüsen des Kabeljaus denen des Magens an Form und Größe ähneln, verhalten sich aber histologisch anders. Der Hals jeder Drüse teilt sich in zwei

bis drei Endschläuche. Er ist mit Epithel und Becherzellen besetzt, die denen des Oberflächenepithels ähneln. Im Drüsenkörper aber findet man große Schleimzellen und daneben kleine kubische Zellen, die sich intensiv färben. In den Appendices sollen nach THESEN Drüsen fehlen, während sie aber schon STIRLING vor ihm hier gefunden hatte. 1900 haben dann YUNG und FUHRMANN *Lota lota* untersucht und die von MELNIKOW entdeckten Drüsen näher beschrieben. Ich selbst habe außer *Lota lota* und *Gadus morrhua* untersucht: *Gadus callarias*, *Gadus aeglefinus*, *Merlangus merlangus*, *Merlangus carbonarius* und *Merlangus pollachius*, ferner *Molva molva* und *Brosmius brosme*. Alle hatten die Drüsen. Dazu käme dann noch die von PILLIET untersuchte



Textfig. 44. Schleimhautkrypten von *Lota lota* mit LIEBERKÜHNschen Drüsen (Appendix pylorica).

Motella tricirrata. Keine Drüsen hat der bisher zu den Gadiden gleichfalls gestellte *Merlucius vulgaris*, der aber wohl nicht in diese Familie hineingehört.

Der Bau der Drüsen ist bereits durch YUNG und FUHRMANN ziemlich genau bekannt und ich habe ihre Untersuchung nur in einzelnen Punkten zu vervollständigen.

Es handelt sich um tubulöse, nicht sehr lange Darmdrüsen, die vom Boden der Faltentäler ihren Ausgang nehmen und sich terminal in zwei bis sieben Äste, meist zwei bis vier, aufgabeln. Der unpaare Anfangsteil ist der Hals der Drüse, die Endschläuche stellen den Drüsenkörper dar. Bei allen untersuchten Tieren sind die Befunde fast dieselben. Der Hals der Drüsen ist bei

erwachsenen Tieren immer durch eine leichte Einschnürung gegen die Crypte abgesetzt, bei jungen Tieren dagegen besteht ein fast ganz kontinuierlicher Übergang von der Crypte in den Halsteil. Der Halsteil ist $1-1\frac{1}{2}$ mal so lang wie der Drüsenteil und besitzt ein ziemlich enges Lumen. Seine Zellen sind hochkubisch oder kubisch und gehen allmählich an Höhe zunehmend nach dem Lumen zu, zentralwärts, in das Cryptenepithel über, peripherwärts aber allmählich in das Drüsenepithel. Die Zellen des Halssteiles tragen wie das Darmepithel einen deutlichen Cuticularsaum und haben zwischen sich mit Muzikarmin leicht färbbare Schleimzellen. Auch hinsichtlich des Kerns ähneln die Zellen des Halses sehr denen des Oberflächenepithels. Gegen diese Epithelzellen unterscheiden sich die des Drüsenhalses nur durch die stärkere Affinität ihres Plasmas für Hämatoxylin und andere Farbstoffe, die ihr Plasma begierig annimmt. Auch in diesem Verhalten besteht ein allmählicher Übergang zu den Epithelzellen der Oberfläche. Eine stärkere Granulation weist das Plasma der Halszellen nicht auf. Die Zellen des Drüsengrundes sind klein und polyedrisch. Ihr Plasma färbt sich tiefer noch als das der Halszellen. Der große Kern ist kugelig, blasig. Daneben bestehen, wie im Hals der Drüsen, mit Muzikarmin sich färbende Schleimzellen. Das Lumen der Drüsen ist schon am Ende des Drüsenhalses recht eng und fast verschwunden. In den Drüsen selbst ist es kaum mit der Immersion nachweisbar, besteht aber noch, so daß der Ausdruck „glandes pleins“ nicht ganz zutreffend ist. Der Cutikularsaum ist in den kurzen Endstücken sehr schwer oder kaum nachzuweisen, doch hatte ich durchaus den Eindruck, daß er überall in sehr feiner Form fortbesteht. Bisweilen sah ich deutlich einen solchen Saum. YUNG und FUHRMANN fanden keine Kernteilungen in den Drüsen, meinten aber, das möge ein Zufall gewesen sein. Ich war in der Tat glücklicher und fand auch bei Lota in den Drüsen vereinzelte Kernteilungen in den allermeisten Fällen.

Fragen wir uns nach der Bedeutung dieser LIEBERKÜHNschen Drüsen der Gadiden, so ist es schwer, zu einem sicheren Schluß zu kommen. Daß sie nicht im Sinne BIZZOZEROS der Oberflächenepithelregeneration allein dienen, halte ich für gewiß. Kernteilungen findet man überall im Epithel und in den Drüsen auch kaum mehr oder gar nicht mehr wie sonst. Die Erfahrung muß BIZZOZEROS Lehre hier widerlegen. Es mag ja sein, daß in den Faltenältern oder den Drüsen mehr Ersatzzellen gebildet

werden als anderswo, aber eine strenge Scheidung besteht keineswegs zwischen Drüse, Faltenantal und Faltenkuppe.

Andererseits wäre die Annahme, daß ein spezifisches Sekret in diesen Drüsen gebildet wird, das nicht auch das Epithel liefern könnte, wohl nicht ohne Weiteres gerechtfertigt. Nur eine langsam gegen den Drüsengrund zunehmende Verkleinerung der Zellen auf Kosten des Plasmas, nur eine langsam zunehmende Neigung der Drüsenhals- und Drüsenkörperzellen, sich mit einer Reihe von Farbstoffen intensiver zu färben, sind der anatomische Unterschied gegen das Epithel der Appendices, der bei jungen Tieren noch viel geringer ist als bei erwachsenen. Wir werden es wohl mit Drüsen zu tun haben, die ein Sekret liefern, das in ähnlicher Weise auch von den Darmepithelien gebildet werden kann.

Diese Drüsen bestehen in gleicher Weise im Mitteldarm und ganz ähnlich auch im Enddarm der genannten Gadiden. Damit zeigen also auch im Bau der Schleimhautdrüsen die Appendices der Gadiden dasselbe, was wir überall fanden, sie lehnen sich an aufs engste an den Bau des Mitteldarms.

Physiologische Beobachtungen und Reflexionen über die Appendices.

Wenden wir uns nunmehr kurz der Physiologie der Appendices pyloricae zu!

Alle exakten Angaben, die wir da in der Literatur finden, stammen aus der Zeit vor CLAUDE BERNARD, aus der Zeit, in der noch nicht von der experimentellen Methode nahezu jede andere unterdrückt wurde, oder sie stammen aus gelegentlichen Notizen anatomischer Untersucher.

STELLER sah die Appendices pyloricae als Chylusbehälter an und ebenso nach STIRLING MORDECAI (1860). Letzterer fand eine bräunlich-gefärbte schleimige Flüssigkeit in den Appendices von *Alosa sapidissima* (WILSON) und meinte, wie einst STELLER, es handele sich hier um ein Vorratsmaterial, das den Tieren zurzeit des Hungers (Wanderungen usw.) nützlich wäre. RUDOLPHI macht bei der Wiedergabe der STELLERSchen Hypothese mit Recht darauf aufmerksam, daß in den „mit dem zähen Saft gefüllten“ Blinddärmen bei manchen Fischen beständig Bandwürmer vorkommen. Das Vorkommen von Entozoen in den Appendices

ist seither von nahezu allen Untersuchern betont. In gewissen Familien (Salmoniden, Gadiden) findet man kaum ein Tier, das keine Bandwürmer oder Nematoden in den Pfortneranhängen hat. Bei Gadiden verdient das besondere Beachtung, da hier ja Drüsen in den Appendices vorkommen. Man kann es fast als Gesetz hinstellen, daß die Darmparasiten der Fische durchweg die Appendices weit häufiger bevölkern als den Darm selbst. Ohne Frage ist das eine wichtige Tatsache für die Beurteilung der Organe, es weist offenbar auf eine starke Resorption in den Appendices hin, mindestens auf das Eindringen chymöser Massen.

Der Inhalt der Appendices, der überaus häufig aus einer zähen, leicht trüben Flüssigkeit besteht, wie schon STELLER und RUDOLPHI fanden, und wie er nach MECKEL mit dem Darminhalt übereinstimmt, ist aber keineswegs regelmäßig derart, wengleich RATHKE (1824) und auch EDINGER (1876) das angaben. Nach RATHKE müssen die an ihrer Basis oft bedeutend weiten Appendices hier „im lebenden Zustand des Tieres“ verschlossen sein, um den Eintritt von Speisebrei zu verhindern. EDINGER übernimmt diese Ansicht. RATHKE fand damals nämlich nur bei *Zoarces* und den *Pleuronectiden* Speisebrei in den Appendices pyloricae, also nur bei Formen mit sehr wenigen, sehr kurzen und weiten Pfortneranhängen. Wohl darum meinte EDINGER, daß „die zum Resorbieren geeigneten flüssigen Produkte der Magenverdauung“ allein in den Appendices resorbiert würden, worin ihn RATHKES Angabe noch bestärken konnte, daß mit gefärbten *Palaeomonen* gefütterte Exemplare von *Motella tricirrata* hernach den Farbstoff auch in den Pfortneranhängen bis tief an das blinde Ende hin erkennen ließen. Seither sind wir aber weit besser belehrt. KNER, der schon die Vermutung aussprach, es müsse bei Fischen die Resorption sogleich hinter dem Pylorus beginnen, fand bei *Salar spectabilis*, daß „Schlund- und Pfortnerteil des Magens“ leer waren, „die Blinddärme aber strotzend voll“. Auch bei einem anderen Salmoniden fand er bei den größeren Exemplaren die Appendices pyloricae „mit breiiger Masse gefüllt und aus vielen (Appendices), besonders den Kranzbildnern rechts, schimmerte das Silberpigment von Schuppen durch (die aber nicht von dem noch im Cardienteile des Magens befindlichen Fische stammen konnten, sondern einem bereits völlig verdauten angehören mußten); es fand sich zumeist gerade in den blinden Enden zusammengedrängt vor, und ebenso glänzte es noch stärker durch die dünnwandigen Wände des gleichfalls von Nahrungsbrei strotzen-

den Dünndarms hindurch“. Ferner wies HYRTL auch in den beiden Pförtneranhängen von *Heterotis Ehrenbergii* Nahrungsreste nach. Flüssigkeiten, die HYRTL dem Tiere in den Magen injizierte, pfl egten beim Übertritt in den Darm immer die Appendices zuerst zu füllen. GULLAND fand bei einem der von ihm untersuchten Exemplare der Forelle auch Nahrungsreste in den Appendices. Bei *Salmo salar* sah er die Pförtneranhänge von einer halbflüssigen, breiartigen Masse, die in ihrer Konsistenz zwischen einer Gallert und Eiter die Mitte hielt, und mehr weniger gelb gefärbt war, erfüllt. Auch B. HALLER erwähnt das Eindringen von Nahrung in die Appendices. Ich selbst habe natürlich gleichfalls auf das Vorhandensein oder Fehlen von Speisebrei in den Appendices geachtet. Wenn ich in der Mehrzahl aller Fälle eine verschieden gefärbte Flüssigkeit — oft entschieden mit Galle vermischt — in den Pförtneranhängen fand, in der sogut wie keine gröber en Nahrungspartikelchen suspendiert waren — einer gleichen Flüssigkeit pflegt man auch im Darm zu begegnen — so war das doch bei einer Anzahl von Fischen anders! Feinbreiige Nahrungsmasse fand ich in den Appendices *pyloricae* von *Coregonus maraena* und *oxyrhynchus*, *Mugil auratus*, wo ihm feine Sandkörner bisweilen beigemischt waren, ferner bei *Merlangus carbonarius* und *pollachius*, *Molva molva*, *Lota lota* und *Brosmius*, bei *Perca Acerina*, *Lucioperca*, *Dentex vulgaris*, *Sphyaena sphyaena*, *Box salpa*, *Box boops* und *Charax puntazzo*, bei welch letzteren drei Arten es sich um noch bestimmbare Algenreste handelte, zumal sah ich das bei einem *Charax*, wo alle Appendices strotzend voll von noch wenig angedauten Algen saßen. Auch fand ich Nahrungsreste bei *Pleuronectes platessa*, *limanda*, *microcephala*, bei *Flesus* und *Rhombus laevis*, bei *Cottus bubalis* und *gobio*, *Agonus cataphractus* und *Trigla gurnardus*. Meist zeigten nur einige Exemplare Speisereste in den Appendices, der größere Teil von ihnen gar keine oder geringe. Es waren auch nicht alle Appendices genau gleich gefüllt. Prall gefüllt waren die Appendices ebensoselten wie der Darm. Schneckenhäuser, Muschelreste und Knochen sah ich nie in den Appendices, obwohl das vielleicht doch gelegentlich vorkommen dürfte. Bei großen Exemplaren von *Merlangus carbonarius* ging die Füllung der Appendices mit Speisebrei bis an die blinden Enden.

Wenn ich mit Inhalt angefüllte Appendices von *Salmo fario* und *Thymallus thymallus* mit Osmiumsäure behandelte, konnte ich meist im Epithel kleine schwarze Kügelchen auf Schnitten

erkennen. Bei der Mehrzahl sah ich sie nur im peripheren Zellteil, bei einigen im basalen, bei sehr wenigen in beiden gleichzeitig. Die Tropfen waren verschieden groß. Der exakte Nachweis dafür, daß es sich hier um Fett handelt, würde sich wohl erbringen lassen. Es ist so gut wie sicher, daß es sich hier in der Tat um resorbiertes Fett handelt.

Dies ist alles, was an sicheren Beobachtungen über die Funktion der Appendices pyloricae vorliegt.

Eine sezernierende Tätigkeit für Appendices nahm indessen CUVIER an. Er schloß auf sie aus der Menge von „Feuchtigkeiten“, welche die Wände der Pförtneranhänge gewöhnlich zeigen und die auch die „Wände des Anfangsstückes des Darmkanales“ aufweisen oder letztere allein, wenn Appendices fehlen. Er hielt diese „Feuchtigkeiten“ für Verdauungssaft, denn sie seien in solcher Menge vorhanden, daß sie nicht bloß zum „Schlüpfrigmachen der Darmwände“ dienen könnten. Die Pankreastheorie mußte diese Ansicht bestärken. Energischer trat denn auch MECKEL als Anhänger der Sekretionshypothese hervor. Wenn er es auch für „unstreitig“ richtig ansieht, daß Darminhalt in die Appendices tritt und hier Resorptionsvorgänge sich abspielen, so hält er doch Verdauungsprozesse hier für die beherrschenden. Allein in dieser Ansicht hätten ihn schon Angaben CUVIERS unsicher machen müssen. CUVIER, der überall, wo die „Feuchtigkeiten“ vorkamen, eine „Drüsenschicht“ fand — die in unserem Sinne ja fast stets fehlt —, vermißte sie und alles, was sonst auf eine sekretorische Einrichtung hinweisen konnte, bei mehreren Chaetodon-Arten und bei Holocentrus sogo, bei Uranoscopus scaber und bei Fischen ohne Appendices — bei denen also sonst der Darmanfang „Feuchtigkeiten“ sezernieren soll — auch bei Bagrus, Syngnathus, Ostracion und anderen.

Auch VALATOUR hat sich 1861 für die Sekretion erklärt und hielt es für wahrscheinlich, daß das Epithel, in dem Drüsen nicht zu finden seien, das Sekret der Appendices bilde. In neuerer Zeit sprach sich zumal GEGENBAUR für die Annahme einer Sekretion in den Appendices aus. Er sieht in den Appendices der Störe einen primitiven Zustand. Nun findet er hier ein einheitliches Organ, dessen „drüsenreiche Schleimhaut“ von der weiten Mündungsstelle her zahlreiche Hohlrinnen auskleidet. Also, schließt er, es liegt hier eine einheitliche Drüse vor. Indessen besitzt die Schleimhaut in Wirklichkeit nur Krypten aber

keine Drüsen. Mit dieser drüsigen „Urform“ fällt wohl die Hauptstütze der GEGENBAUERSchen Ansicht.

Später ist von physiologischer Seite eine Sekretion in den Appendices behauptet.

Aber obwohl ein CLAUDE BERNARD die Reihe der Physiologen eröffnete, dem dann KRUKENBERG, BLANCHARD, STIRLING, DEKKER und BOUDOY folgten, müssen wir sogleich erkennen, daß der Erfolg und Nutzen der Experimente auf der negativen Seite für unsere Frage wenigstens zu suchen ist. In jeder Beziehung haben diese Forscher unser Wissen bei dem gelassen, was es vordem war, keinen Schritt haben sie zur Lösung der Fragen getan.

Woran lag die Schuld? Nur an der Methode, die mindestens unkritisch zu benennen ist. Alle Forscher arbeiteten mit Schleimhautextrakten, ein Teil wenigstens, ganz besonders gilt das für BOUDOY, schickte der Extraktgewinnung eine mechanische Reinigung der Schleimhaut voraus, letzterer auch eine vorherige Isolierung vom Darm, bei anderen bleibt es fraglich, ob man selbst diese Vorsicht anwandte. Keiner hat wirklich gründlich die Magennähe und die unmittelbare Nachbarschaft der Mündungen vom Ductus choledochus und Ductus pancreaticus in Rechnung gezogen, keiner sich eingehend um die anatomischen Verhältnisse jener Region gekümmert, ja nicht einmal das Eindringen oder Nichteindringen von Nahrungsmassen hat einen der sechs Forscher nachweislich irgendwie besonders interessiert. Ja KRUKENBERG konnte sogar trotz der ihm bekannten Anatomie des Pankreas der Fische LEGOUIS' Entdeckung eines dem anderer Wirbeltiere gleichgebauten Pankreas bei Fischen völlig in den Wind schlagen.

Man sprach wohl von der Magennähe, allein was interessiert es, ob die mit Magensekret durchsetzten chymösen Mengen etwa in die Appendices eindringen! KRUKENBERG, obwohl er beim Barsch mit Zinnober und Ultramarin gefärbten Chymus in die Appendices dringen sah, beruhigte sich und andere mit dem Bemerken, daß „das Gelangen der Fermente eines Darmabschnittes in andere Bezirke“ zwar eine Fehlerquelle abgäbe, daß das aber nicht „in der zuweilen angenommenen Tragweite“ der Fall sei. Diese Beruhigung konnte nur wirken, wo man Beobachtung und Kritik dem Experiment unterordnete. Daß die Appendices unmittelbar hinter dem Magen beginnen, wissen wir allgemein seit CUVIER, auch daß Nahrung in die Appendices eindringt, ist früh beobachtet. Was heißt da KRUKENBERGS Be-

ruhigung? Genau so steht es mit der Mündung von Leber und Pankreas! Nur mangelnde Kritik kann jenen Arbeiten irgend einen anderen Wert beilegen, als daß sie vielleicht die experimentellen Fertigkeiten jener Forscher für andere Ziele vorbereitet haben, für die Frage der Appendices sind sie höchstens hinderlich gewesen, indem sie bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck erwirken konnten, als lägen hier wissenschaftlich diskutierbare Beobachtungen vor, die bei den widerspruchsvollen Resultaten schwerlich zu einer Bearbeitung der Appendicesfrage ermutigen konnten.

Wir wissen durch jene Forscher nicht einmal sicher, welche Reaktion in den Appendices vorkommt, ob, wie BLANCHARD allgemein fand und wohl wahrscheinlicher ist, alkalische, oder ob neutrale, wie sie auch beobachtet wurde, oder aber saure.

Die Enzymangaben widersprechen sich völlig. MACALLUM hat kritischer verfahren, nicht so sehr in der experimentellen Anordnung der Untersuchungen, als im Geist wissenschaftlicher Methode. Er reinigte Appendicesschleimhaut von Acipenser stark oder weniger stark und fand in Wasserextrakten niemals Enzyme; in 0,2% Salzsäurelösungsextrakten oder 0,5% Sodaextrakten **nur** dann Enzyme (Pepsin und Trypsin), wenn er die Schleimhaut nicht gründlich abgespült hatte, niemals nach gründlichem Spülen. Bei wenig gut gesäubertem Material stammt nach seiner Meinung das Pepsin aus dem Magen, das Trypsin aus dem Pankreas.

Durch die vorliegenden experimentell-physiologischen Arbeiten scheint mir eine Sekretion für die Appendices auch in keiner Weise wahrscheinlich gemacht zu sein. Ob nur vom Magen oder vom Darm her verschleppte Enzyme in den Appendices vorkommen, oder ob hier besondere Enzyme aktiv werden oder gar hier entstehen, wäre wohl noch ab ovo zu erweisen. Ein Sekret ist nicht deshalb in den Appendices gebildet, weil es dort vorkommt oder besonders vorkommt. Magensaft, Galle und Pankreassekret kommen sicher in die Appendices pyloricae, da Nahrung in sie eindringt. Möchte in Zukunft die Physiologie in diesen Dingen mit der Anatomie freundschaftlicher zusammengehen und wieder mehr Anschluß gewinnen an die kritische und vergleichende Beobachtung, zu der doch das Experiment nur eine wertvolle Ergänzung bildet, nicht den Ersatz. Dann würde die Darm-anatomie gewiß mit Zinsen zurückzahlen, was sie an Material und an Anregungen den verdauungsphysiologischen Arbeiten an vielen Orten schuldig ist.

Ernährung und Appendices pyloricae.

Wir haben gesehen, daß die Appendices pyloricae der Fische als Ausstülpungen der Wand des Rumpfdarmanfanges auch in ausgebildeter Form noch durchaus den Charakter des Darmes haben. Wohl lassen sie in Einzelheiten, wie in der Quantität der Muskulatur, der feineren Reliefgestaltung der Schleimhaut noch Differenzen gegen den Darm erkennen, aber diese sind offenbar verursacht durch die Anpassung an die Funktionen eines Blinddarmes, die naturgemäß von denen des Darmrohres abweichen. Wir wissen, daß der Speisebrei in die Appendices pyloricae bis ans blinde Ende hin eintritt und wieder in den Darm zurücktreten kann. Funktionell müssen wir der Schleimhaut der Pförtneranhänge auf Grund des anatomischen Baues die gleiche Bedeutung zusprechen wie der Rumpfdarmschleimhaut, d. h. vorwiegend dürften die Appendices pyloricae jedenfalls als Resorptionsorgane aufzufassen sein, wenngleich ihnen wenigstens bei den Gadiden daneben noch eine sezernierende Rolle zukommen dürfte, die aber auch hier der ganze übrige Rumpfdarm hat.

Dieser Apparat ist nur auf einen Teil der Fische beschränkt und fehlt überall sonst.

Was veranlaßt die Bildung der Appendices, warum hat nur ein Teil der Fische Pförtneranhänge?

Man könnte da in Versuchung kommen, die Verbreitung der Appendices mit der Ernährungsweise in engste Beziehung setzen zu wollen etwa derart, daß man sich umsieht, ob nicht eine bestimmte Ernährungsart immer mit Pförtneranhängen verbunden vorkommt. Das ist indessen ganz entschieden nicht der Fall, wie der aufmerksame Leser aus den unten mitgeteilten Tatsachen klar ersehen wird.

Bestehen zwischen Ernährung und Appendicesverbreitung keinerlei Beziehungen, so muß man andere Wege wählen, die Frage zu beantworten, warum nur ein Teil der Fische, warum nur Fische Appendices pyloricae haben. Da liegt es nahe, einmal außer Acht zu lassen, daß die Appendices pyloricae Blinddärme sind und nur das zu betonen, daß sie einen die Schleimhautoberfläche vergrößernden Apparat repräsentieren. Man wird sich dann nach vikariierenden Einrichtungen umsehen, die für die Appendices bestehen können. Wir werden also die Schleimhautoberfläche der Fischdärme miteinander vergleichen. Diese Ober-

fläche ergibt sich einmal aus der Länge und Weite und der Appendiceszahl eines Darmes, sodann aus der Art des Schleimhautreliefs. Wir betrachten diese Faktoren für sich und prüfen zunächst: Wie verhält sich bei einer bestimmten Ernährungsart die Länge und Weite des Rumpfdarms, wie verhalten sich hier die Appendices pyloricae?

Es kann ja einem Zweifel gar nicht unterliegen, daß der Rumpfdarm in seinem Bau weitgehend durch die physiologische Leistung bestimmt wird, daß jede Muskelfaser seiner Wandungen, jedes Schleimhautfältchen in inniger Beziehung zur Leistung des betreffenden Darmstückes steht. Das Wechselverhältnis zwischen dem Bau eines Organes und seiner Funktion kann am Darm natürlich nicht aufgehoben sein. Wenn nun aber solche Beziehungen sicher bestehen werden, ist damit noch nicht gesagt, daß wir sie bereits klar erkennen können. Denn es ist erforderlich, daß die Leistung des Darmes genau beurteilt werden kann, daß wir den Darmbau vollkommen kennen, ehe wir die Beziehungen von Organ und Funktion klar erfassen können.

Seit alter Zeit ist es üblich, die Leistung gleicher Rumpfdarmflächen als gleichwertig anzusehen. Wie selbstverständlich hat man diese Anschauung hingenommen und sich berechtigt gefühlt, beliebige Darmflächen miteinander einfach zu vergleichen, indem man kaum einmal darauf acht gab, nur solche Schleimhäute miteinander zu vergleichen, die entweder sämtlich Drüsen haben oder sämtlich ohne Drüsen sind. Das anatomische Studium des Rumpfdarmes der Fische hat uns aber gezeigt, daß in Wirklichkeit große Unterschiede im Darmbau bestehen.

Wir fanden Darmdrüsen im gesamten Rumpfdarm der Gadiden (*Merlucius* ausgenommen), die allen anderen Fischen fehlten, wir fanden sehr wechselnde Stärke der Darmmuskulatur, die als Ausdruck ungleich starker motorischer Leistungen angesprochen werden muß, ja wir konnten sogar die Feststellung machen, daß das Stärkeverhältnis von Ring- und Längsmuskulatur bei verschiedenen Tieren keineswegs das gleiche ist, auch sahen wir nach vier verschiedenen Richtungen hin das Schleimhautbindegewebe sich differenzieren. Ungleicher anatomischer Bau kann uns kein Ausdruck gleicher physiologischer Leistung sein.

Aus diesem Grunde müßten wir eigentlich den Einfluß der Nahrung auf Länge und Weite des Darmes und das Verhalten von Appendices pyloricae nur an solchen Tieren studieren,

die gleiche Darmtypen haben. Leider aber ist das zurzeit unmöglich, denn noch fehlt uns eine Methode, die es uns gestattet, die Darmmuskulatur einer exakten Vergleichung zu unterziehen. Diese Methode ist aber eine *conditio sine qua non*!

Wir bescheiden uns unter diesen Umständen damit, nach altem Brauch einmal wieder gleiche Darmflächen als funktionell gleichwertig zu betrachten. Auch so werden wir einige Resultate bekommen und beständen sie auch vorwiegend darin, daß sie uns zeigten, daß die Mehrzahl angeblicher Resultate dieser Methoden einer Kritik keinen Stand halten, daß wir fernerhin keine törichten Fragen mehr stellen, die vorläufig nicht zu beantworten sind. Es dürfte einen Gewinn bedeuten, wenn wir in dem im ganzen noch recht wüst daliegenden Gebiete der Darmmorphologie und der Darmphysiologie erst einmal lernen, kritischer vorzugehen und uns nach Methoden umzusehen, die der modernen Naturforschung würdiger sind.

Über die Ernährung der Fische ist immer noch ziemlich wenig bekannt¹⁾. Meist erstrecken sich unsere Erfahrungen nur über einige Nutzfische der europäischen Binnengewässer und über Aquarienfische. Verhältnismäßig wenig wissen wir über die Nahrung der Seefische. Soviel aber dürfen wir als vollkommen gesichert betrachten, daß ein sehr großer Teil der Fische omnivor ist. Pflanzen und Tiere der verschiedensten Art werden in nach Alter, Jahreszeit, Standort und Gelegenheit verschiedenem Verhältnis in den Darm aufgenommen. Ein ebenfalls sehr großer Prozentsatz von Fischen lebt nur von lebenden und toten Tieren der verschiedensten zoologischen Gruppen. Fast immer ist die Beuteauswahl karnivorer Fische sehr reichhaltig. Immer kleiner wird indessen eine dritte Gruppe von Fischen, das sind die ausschließlichen Pflanzenfresser. Die Aquarienliebhaberei hat zur Verringerung der Zahl der Pflanzenfresser viel beigetragen. Es ist hier mancher Herbivore als ein Omnivore erkannt; man hat auch gefunden, daß sich viele Fische

1) Gegen die neuesten Lehren PÜTTERS zu diesem Thema sind unlängst von BIEDERMANN schwere physiologische Bedenken geäußert. Die hohe Entwicklung des Darmsystems der Fische und seine fabelhafte Variationsbreite bei diesen Tieren kann Morphologen nicht bewegen, die Resorption von Nährlösungen im Bereiche der Kiemenregion als morphogenetischen Reiz hierfür anzunehmen. Karpfenzüchter und Anatomen werden den Fischen künftig eine altmodischere Ernährung ruhig belassen.

leicht an andere Nahrung gewöhnen und kann darum kaum zweifeln, daß solche Nahrungswechsel auch in der Natur oft vorkommen, wo der Ort und die Gelegenheit dazu verführen. Die von mir unten als Pflanzenfresser aufgeführten Fische sind nun teilweise nicht sehr genau bekannt und ich bin deshalb überzeugt, daß in einiger Zeit noch manche von ihnen als omnivor entlarvt werden, wie es mit so vielen vor ihnen der Fall gewesen ist (*Mollinnesia*, *Girardinus* usw.). Es sind wahrscheinlich nicht alle von mir zitierten Pflanzenfresser rein herbivor. Die gleiche Reserve müssen wir bei allen anderen von mir unten aufgestellten Ernährungsarten walten lassen. Auch hier sind unsere Kenntnisse vielfach nur partielle und werden mit der Zeit vielleicht anderen Erfahrungen Platz machen müssen. Ich werde unten die Ernährungsarten möglichst spezialisiert angeben, wobei mir nichts so fern liegt, als mit dieser Spezialisierung physiologische Nahrungstypen aufstellen zu wollen. Lediglich im Interesse einer klaren Einsicht in die Ernährungsverhältnisse habe ich innerhalb der Karnivoren eine feinere Rubrizierung vorgenommen.

Ehe wir zur Untersuchung über die Beziehungen zwischen der Nahrung und der Darmlänge, Darmweite und dem Vorhandensein und der Entfaltung der *Appendices pyloricae* schreiten, müssen wir noch eins tun, nämlich uns nach einem gemeinsamen Maßstab umsehen, auf den wir die Darmlängen beziehen.

Zwei Methoden sind bisher hierfür gebräuchlich. Die erste bezieht die Darmlänge auf das Gewicht des Tieres. Warum man diesen Maßstab wählte, ist leicht einzusehen. Keine andere Methode scheint so sehr den Gesamtbestand an organischer Materie zu berücksichtigen, die im Abspiel der Lebensvorgänge ständig ernährt und ersetzt werden muß. Aber diese Methode läßt eins ganz unberücksichtigt, das ist die Intensität der Lebensprozesse, die natürlich die physiologische Leistung des Darmes allermindestens ebenso beeinflußt wie die Gesamtmasse des Körpers. Der Karpfen, der mit unendlicher Trägheit in unseren Fischteichen dahinlebt, hat fraglos weit weniger Stoffumsatz als etwa der bewegliche Hering und die räuberischen Gadiden. Dazu bringt diese Methode schwere Bedenken anderer Art mit sich. Wenn man das Körpergewicht als Maß nimmt, muß man fordern, daß alle berücksichtigten Tiere einen leeren Darm haben, da sonst, zumal bei kleinen Tieren, ungeheure Fehler im Gewicht unterlaufen müssen. Aber man muß noch mehr fordern: daß alle Tiere im gleichen Ernährungs- und Kräftezustand sind, was vom Fangort,

der Fangzeit, vielleicht auch dem Alter der Tiere, der Körpergröße und sicher vom Geschlecht mit abhängt. Diesen absolut notwendigen Anforderungen kann man nicht entsprechen.

Besser scheint mir die zweite, ältere Methode, die Darm-längen auf Körperlängen bezieht. Auch diese Methode ist ja mit sehr vielen Fehlern verbunden, aber doch wohl anwendbarer als die erste. Denn wenn auch die Körperlänge sehr oft die Gesamt-masse an organischer Materie des Tieres nicht zum Ausdruck bringt, so kompensiert sie doch großenteils den Hauptfehler der ersten Methode, indem die Körperlänge bis zu einem gewissen Grade die Agilität des Tieres kennzeichnet. Die schlanke See-nadel, der langgestreckte Hecht haben zwar weniger Masse als etwa gleichgroße Karpfen, aber dafür bringt die Gestalt der ersteren gut die größere Intensität der Lebensprozesse zum Ausdruck. Daß die Schwanzflossenausbildung nicht allein Ausdruck der be-zeichneten Agilität ist, sondern oft von anderen Einflüssen regu-liert wird, ist ein sicherer Fehler der Methode, aber trotzdem beziehen wir besser nicht auf die Rumpflänge, weil auch sie weitgehend durch die Ausbildung des Schwanzes beeinflußt wird, auch nicht auf die Entfernung vom Mund zum After, da die Lage des Afters zum Beckengürtel enormen Schwankungen unterliegt. Trotz der angedeuteten und anderer Mängel, wollen wir die Darm-längen auf die Gesamtlänge des Tieres von der Schnauzenspitze bis zur Spitze der Schwanzflosse rechnen. Wir sind uns dabei bewußt, daß die Methode nicht allen Anforderungen der Kritik standhalten kann, aber eine einwandfreie Methode gibt es bisher nicht und wir bekommen immerhin so gewisse Anhaltspunkte, mit denen wir uns begnügen müssen.

Indem wir uns jetzt an die Untersuchung unserer Frage heranbegeben, wählen wir als erste Gruppe uns Pflanzenfresser aus und zwar nur solche, die sich von Faulschlamm nähren, d. h. von allen möglichen vegetabilen Trümmern vermischt mit Diatomeen, Protozoen und Ähnlichem.

1. Faulschlammfresser sind die Characiniden: *Xenocharax*, *Distichodus*, *Citharinus*, *Prochilodus* und *Lebiasina*, höchst wahrscheinlich auch *Curimatus*, ferner die Panzerwelse: *Loricaria* und *Hypostomus* und die Peresociden-Familie *Mugil*. Allen diesen Faulschlammfressern ist gemeinsam ein langer Darmkanal. Am kürzesten ist er noch bei *Lebiasina*, wo er aber doch schon von Körperlänge ist und damit oberhalb der durchschnittlichen Darmlänge der Fische sich befindet (s. Tabelle auf S. 72—74). Aber dieses Maß geht schon bei

Tabellarische Übersicht

über die Länge des Rumpfdarms einiger Teleostomi bezogen auf deren Gesamtlänge von der Schnauzenspitze bis zum Ende der Schwanzflosse.

Cursiv Carnivore, **halbfett** Omnivore, **fett** Herbivore.

Die Nahrung der Tiere deren Namen durch gewöhnlichen Druck wiedergegeben sind, ist nicht näher bekannt (z. B. 6, 9, 20, 26).

1. <i>Panthodon Buchholzi</i>		0,20
2. <i>Xenomystus nigri</i>		0,20
3. <i>Syngnathus acus</i>		0,29
4. <i>Regalecus gladius</i>	(Cuvier et Valenciennes)	0,30
5. <i>Conger conger</i>		0,33
6. <i>Lepidosteus osseus</i>		0,37
7. <i>Anguilla anguilla</i>		0,37
8. <i>Lampris guttatus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	0,41
9. <i>Ophiocephalus spec.</i>		0,41
10. <i>Belone vulgaris</i>		0,43
11. <i>Polypterus bichir</i>		0,43
12. <i>Clupea harengus</i>		0,46
13. <i>Nerophis ophidion</i>		0,46
14. <i>Trachinus draco</i>		0,46
15. <i>Calamichthys calabaricus</i>		0,49
16. <i>Osmerus eperlanus</i>		0,50
17. <i>Gymnotus electricus</i>		0,50
18. <i>Fundulus gularis</i>		0,50
19. <i>Echeneis spec.</i>		0,50
20. <i>Monocirrhus polyacanthus</i>		0,51
21. <i>Gasterosteus aculeatus</i>		0,52
22. <i>Amia calva</i>		0,55
23. <i>Anabas scandens</i>		0,56
24. <i>Perca fluviatilis</i>		0,58
25. <i>Coregonus lavaretus</i>		0,59
26. <i>Acipenser rubicundus</i>	(Macallum)	0,60
27. <i>Gadus callarias</i>		0,61
28. <i>Esox lucius</i>		0,62
29. <i>Amiurus nebulosus</i>		0,63
30. <i>Sargus vulgaris</i>		0,64
31. <i>Trigla gurnardus</i>		0,65

32. <i>Macropodus viridi-auratus</i>		0,66
33. Lucioperca zandra		0,67
34. <i>Mormyrops elongatus</i>	(Marcusen)	0,67
35. <i>Macrodon tahiria</i>	(Rowntree)	0,66—0,80
36. <i>Alestes Kotschyi</i>	(Rowntree)	0,66—0,80
37. <i>Alestes nurse</i>	(Rowntree)	0,66—0,80
38. <i>Tetraganopterus abramis</i>	(Rowntree)	0,66—0,80
39. <i>Tetraganopterus fasciatus</i>	(Rowntree)	0,66—0,80
40. Mormyrus Caschive	(Marcusen)	0,69
41. Tinca tinca		0,72
42. <i>Silurus glanis</i>	(Haempel)	0,72
43. Phoxinus laevis		0,73
44. <i>Cottus scorpius</i>		0,73
45. <i>Zoarces viviparus</i>		0,73
46. Charax puntazzo		0,80
47. <i>Sarcodaces odoë</i>	(Rowntree)	0,80
48. <i>Hydrocyon Forskalü</i>	(Rowntree)	0,80
49. <i>Ichthyoborus niloticus</i>	(Rowntree)	bis 0,80
50. Pelecus cultratus	(Haempel)	0,83
51. <i>Pleuronectes platessa</i>		1,00
52. <i>Pimelodus Stegilichii</i>		1,00
53. Lebiasina bimaculata	(Rowntree)	1,00
54. <i>Alestes macrolepidotus</i>	(Rowntree)	1,00
55. <i>Anostomus</i>	(Rowntree)	1,00
56. Leporinus Frederici	(Rowntree)	1,00
57. Squalius cephalus	(Haempel)	1,00
58. Leuciscus rutilus	(Haempel)	1,00
59. Abramis brama	(Haempel)	1,00
60. Mollienesia latipinna		1,27
61. Barbus barbus		1,30
62. Cyclopterus lumpus		1,33
63. <i>Anarrhichas lupus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	1,36
64. <i>Alestes longipinnis</i>	(Rowntree)	1,40
65. <i>Alestes dentex</i>	(Rowntree)	1,40
66. Osphromenus trichopterus		1,46
67. Malopterurus electricus		1,50
68. Carassius carassius	(Haempel)	1,50
69. Scatophagus argus		1,87
70. Box boops		fast 2,00
71. Salarias meleagris	(Cuvier et Valenciennes)	2,00

72. <i>Perilampus ostreographus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	2,00
73. <i>Solea solea</i>	(Meckel)	2,00
74. <i>Blennius gattorugine</i>	(Cuvier)	2,00
75. <i>Idus orphus</i>		2,02 reichlich
76. Xenocharax spilurius	(Rowntree)	2,00
77. <i>Lophius piscatorius</i>		2,40
78. <i>Blennius palmicornis</i>		2,41
79. <i>Catostomus macrolepidotus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	2,56
80. <i>Meletta thryssa</i>	(Hyrtl)	2,60
81. Loricaria	(Meckel)	bis 3,00
82. Acanthurus coeruleus	(Cuvier et Valenciennes)	3,00
83. Prochilodus lineatus	(Rowntree)	3,00
84. Distichodus niloticus	(Rowntree)	3,00
85. <i>Catostomus bostoniensis</i>	(Cuvier et Valenciennes)	3,20
86. <i>Catostomus aureolus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	über 3,20
87. Poecilia Surinamensis	(Cuvier et Valenciennes)	4,00 reichlich
88. <i>Sicydium Plumieri</i>	(Cuvier et Valenciennes)	4,00 mindestens
89. Mugil cephalus		4,00 mindestens
90. Mugil chelo		4,00 mindestens
91. Mugil auratus		fast 5,00
92. <i>Orthogoriscus mola</i>	(Cuvier)	fast 5,00
93. Citharinus latus	(Rowntree)	5,0
94. <i>Sclerognathus cyprinus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	5,5
95. Oreinus	(Cuvier et Valenciennes)	5—6
96. <i>Gobio limnophilus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	8,0
97. <i>Cirrhina mrigala</i>	(Cuvier et Valenciennes)	8,0
98. <i>Gonorhynchus gobioides</i>	(Cuvier et Valenciennes)	8,0
99. <i>Gonorhynchus petrophilus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	8,0
100. <i>Gonorhynchus rupicolus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	8,0
101. <i>Chanos arabicus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	8,0
102. <i>Gobio isurus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	11,0
103. <i>Gobio bicolor</i>	(Cuvier et Valenciennes)	11,0 mindestens
104. <i>Gobio anisurus</i>	(Cuvier et Valenciennes)	11,0
105. Hypostomus	(Cuvier)	12—15

Xenocharax auf das Doppelte. Der Darm von Prochilodus und Distichodus und, im Maximum, auch bei Loricaria erreicht dreifache Körperlänge, die fünffache bei Citharinus und wohl mehr noch bei dem in flacher Spirale von 23 Touren aufgewundenen Darm von Curimatus. Hypostomus erreicht mit 12 — 15 facher Körperlänge in seinem Rumpfdarm das größte bisher von Fischen bekannte Maß. Wechselnde Zustände findet man bei Mugil. Mugil chelo, cephalus und auratus haben einen Darm von vier bis fünffacher Körperlänge. *M. liza* erreicht wohl gleiches Maß, etwas weniger nur *M. lineatus* und Dubahra. Kürzer ist aber der Darm von *M. capito*, *grandisquamis* und *labeo*, und vielleicht ist nach CUVIER ET VALENCIENNES der Darm von *M. saliens* nur ein Viertel so lang wie bei *M. cephalus*. Trotz der durchweg beträchtlichen Darmlänge aller Faulschlammfresser haben die meisten noch Appendices pyloricae, nur die Panzerwelse lassen sie ganz vermissen. Unter den Characiniden hat *Lebiasina*, die Form also mit dem kürzesten Darm, nur 5—6 Pförtneranhänge, der längere Darm von *Xenocharax* auch nur wenige, der noch längere von *Prochilodus* und *Distichodus* aber sehr viele. Dagegen haben *Citharinus* und *Curimatus* bei noch größerer Darmlänge nur 10 Appendices. Auch bei den Mugil-Arten besteht zwischen der Darmlänge und Appendices-Entfaltung kein deutliches Gesetz. Der kürzeste Darm von *Mugil saliens* trägt acht Pförtneranhänge, der von *M. capito* 6, der von *M. labeo*, *grandisquamis* und der längere Darm von *M. Dubahra* 7, der lange Rumpfdarm von *M. lineatus* hat aber nur zwei Appendices und bei den Formen mit längstem Darm (*M. auratus*, *liza*, *chelo*, *cephalus*) schwankt die Appendiceszahl zwischen zwei und acht!

2. Als zweite Gruppe wollen wir Fische auswählen, deren Nahrung sich, soweit man weiß, gänzlich aus Fucus und anderen Algen zusammensetzt. Hierher gehört nach allgemeinem Urteil bestimmt *Box*, und — nach meinen Untersuchungen an einer größeren Reihe von Exemplaren, denen keine Literaturangabe zu widersprechen scheint — ebenso bestimmt *Charax*. Mit hoher Wahrscheinlichkeit stimmen die Angaben von CUVIER et VALENCIENNES über solche Lebensweise für *Acanthurus*, *Prionurus*, *Amphacanthus* und *Naseus*. Dieselben Autoren rechnen auch *Pomacanthus niger* und *Haplodactylus* hierher. Fast alle Formen haben einen langen Darm und alle auch Appendices pyloricae. Der Darm von *Acanthurus coeruleus* erreicht dreifache Körperlänge. Ähnlich ist offenbar die Darmlänge bei den anderen *Acanthurus*-Arten und bei *Naseus*,

dagegen etwas kürzer bei *Prionurus*. Lang ist auch der Darm von *Amphacanthus*. Über die Zustände bei dem Chaetodontiden *Pomacanthus* und über *Haplodactylus* fehlen nähere Notizen. Der Darm von *Box boops* hat auch noch doppelte Körperlänge. Dagegen widerstrebt dem Dogma vom langen Darm der herbivoren Tiere: *Charax*. In seinem Darm fand ich stets sehr reichliche, oft enorme Mengen von Algen und nur solche. Dabei ist der Darm nur vier Fünftel so lang als der gedrungene Körper. Die maximale bekannte Appendices-Zahl dieser zweiten Gruppe ist 15, *Charax* hat aber nur acht und kompensiert also seine geringe Darmlänge nicht durch Pförtneranhänge.

3. Die dritte Gruppe von Fischen bilden einige Pflanzenfresser, die gern noch Sämereien und Körner zu anderer Pflanzennahrung in den Darm aufnehmen, z. B. Samen von Leguminosen. Die Siluriden *Doras*, *Auchenipterus* und *Synodontis* tun das. Diesen Formen fehlen Appendices pyloricae. Ihr Darm ist lang (*Auchenipterus*) oder sogar sehr lang.

4. Von anderen Vegetariern ist die Nahrung nicht näher definiert. *Rhodeus* unter den Cypriniden gilt als rein herbivorer Fisch, der vorwiegend kleine Algen frißt. Nach BOULENGER würde auch *Hemiramphus*, ein Scombresocid, ähnlich leben. Indessen halte ich diese Angabe in der Verallgemeinerung jedenfalls für irrtümlich, denn der im Aquarium gehaltene *Hemiramphus fluviatilis* lebt nur von tierischer Nahrung. *Osteoglossum* ist nach SCHOMBURGS Angabe Vegetarier. Nach der Histoire naturelle sind auch *Cestraeus*, *Amphiprion* und *Oreinus* Pflanzenfresser. Die als herbivor geltenden *Mollienesia latipinna* und *Girardinus* sind es wenigstens im Aquarium nicht. Sie nehmen hier auch Tiere auf und sogar, wie mir von Aquariumliebhabern mitgeteilt wird, mit Vorliebe. *Mollienesia latipinna* soll regelmäßig, trotz anderer dargebotener Kost, rote Mückenlarven begierig fressen und man schätzt die Zahl der täglich von jedem dieser kleinen Cyprinodonten gefressenen Larven auf 20 — 30 Stück. Im Aquarium ist das Tier also omnivor. Ich führe das hier besonders an, weil ich *Mollienesia* aus dem Aquarium erhielt. CUVIER et VALENCIENNES fanden den Darm von *Mollienesia latipinna* von vierfacher Körperlänge, die von mir untersuchten Tiere hatten im Durchschnitt einen Darm von 1,27 der Körperlänge. Sollte *Mollienesia* nur im Aquarium omnivor sein? Da weder VALENCIENNES noch mir ein Irrtum bei der Untersuchung so leicht untergelaufen sein könnte, wäre zu untersuchen, ob der Darm frisch importierter

Mollienesia latipinna sich anders verhält als der von Arten, die lange im Aquarium lebten. Was nun den Darm der genannten Vegetarier anlangt, so ist er lang und eng bei *Rhodeus*, sehr lang bei dem Peresociden *Cestraeus plicatilis* und besonders bei dem Cypriniden *Oreinus*, wo der Darm fünf bis sechsfache Körperlänge erreicht. Dagegen ist der Darm von *Amphiprion* kurz bis höchstens mittellang, der von *Osteoglossum* aber ganz kurz, denn er läuft gerade vom Pylorus zum After. Ebenso kurz wäre der Darm der bekannten *Hemiramphus*-Arten (CUVIER et VALENCIENNES). *Rhodeus*, *Oreinus* und *Hemiramphus* haben keine *Appendices pyloricae*, dagegen *Cestraeus*, *Amphiprion* und *Osteoglossum* zwei.

Wir wenden uns nun den rein karnivoren Fischen zu. Auch hier wollen wir die Nahrung möglichst speziell angeben. Daß unsere Nahrungsgruppen vielfach ungenau sind, ist zu betonen. Es handelt sich oft um Tiere, deren Nahrung man wohl nur unvollständig kennt.

5. Die Planktonfresser bilden die erste Gruppe der karnivoren Fische. *Engraulis*, *Clupea*, *Meletta sprattus*, *Alosa*, *Coregonus palea* und *oxyrhynchus*, *Osmerus eperlanus*, *Alburnus lucidus*, *Scomber scombrus*, *Gobius minutus* und *Centronotus* sind Fische, die vom Plankton leben. Auch *Nerophis* kann man für unsere Zwecke gewiß hierher rechnen. Alle haben einen kurzen Darm, der bei *Clupea* und *Nerophis* nicht die Hälfte der Körperlänge erreicht, dies Maß bei *Osmerus* gerade besitzt, bei den *Coregonen* nur wenig überschreitet und wohl auch bei *Scomber*, wo er am längsten ist, noch hinter der Körperlänge erheblich zurückbleibt. *Alburnus*, *Gobius minutus* und *Centronotus* sind ohne *Appendices pyloricae*. Bei den *Clupeiden*- und *Salmoniden*-Arten bestehen oft nur wenige (*Osmerus*, *Meletta sprattus*), oft aber viele, ja sehr viele *Appendices* (*Coregonus*). Letzterer Befund wird auch von *Scomber* erhoben.

6. Größere Krustaceen bilden die Nahrung von *Arius papillosus*, *Galeichthys feliceps*, *Eremophilus*, *Polynemus americanus*, *Cyphosus marciae*, *Serranus hepatus*, *Dules rupestris*, *Ambassis Commersonii*, *Sillago punctata*, *Upeneus taeniopterus*, *Eleotris guavina*, *Pterois*, *Pelor*, *Agonus*, *Trigla pini*, *kumu* und *lineata*, von *Trichonotus* und *Crenilabrus*. Von ihnen haben *Eleotris* und *Trichonotus* einen sehr kurzen Darm. Kurz ist auch der Rumpfdarm von *Serranus*, *Sillago*, *Upeneus*, *Pterois*, *Crenilabrus*, mittellang der von *Galeichthys* und wahrscheinlich auch *Polynemus*, desgleichen der Darm von *Dules*, *Ambassis*, *Pelor*, *Agonus* und

Trigla kumu. Etwas länger wird er bei Arius und Trigla lineata und ist ansehnlich bei Eremophilus und Trigla pini, äußerst lang bei Cyphosus marciac. Zahlenmäßige Angaben fehlen überall. Appendices pyloricae kommen nicht vor bei den Siluriden: Arius, Galeichthys und Eremophilus, bei Ambassis, Eleotris, Trichonotus und Crenilabrus. Sillago und Upeneus haben nur 2 Pförtneranhänge, 3 hat Pterois, 4 Pelor, 5 haben Serranus, Cyphosus und Agonus, 6 Trigla kumu, 7 Dules, 10 Trigla pini und lineata. Sehr zahlreich sind die Appendices von Polynemus.

7. Insektenfresser sind Panthodon Buchholzi, Petrocephalus, Pimelodus Sebae, Nemachilus und Gasteropelecus sternicla, ferner Grystes salmoides, Datnia cancellata, Platyptera aspro, Perilampus ostreographus und Toxotus. Sehr kurz ist der fast gerade Darm von Gasteropelecus und Panthodon, bei letzterem Physostomen nur 0,20 der Körperlänge erreichend. Auch bei Pimelodus, Platyptera, Nemachilus, Grystes, Datnia und Petrocephalus bleibt er wohl noch ein ansehnliches Stück hinter der Körperlänge zurück, vielleicht auch noch bei Toxotus. Indessen ist nach CUVIER et VALENCIENNES der Darm von Perilampus, einem Fisch von mir unbekannter systematischer Stellung, von doppelter Körperlänge, also 10 mal so lang wie bei Panthodon! Pimelodus, Nemachilus und Platyptera aspro haben keine Pförtneranhänge. Scheinbar fehlen sie auch bei Perilampus. Eine Appendix hat Panthodon, 2 Petrocephalus, 7 Gasteropelecus, 7—9 Toxotus, 14 Grystes. Über Datnia fehlen Angaben.

8. Fischfresser bilden unsere achte Gruppe. Fische bilden die scheinbar ausschließliche Nahrung von Stomias boa, Elops saurus, Meletta matowacca und Chirocentrus dorab, desgleichen von Sphyraena, Rypiticus saponaceus, Thynnus alalonga, Pteraclis carolinus, Lophius und Malthe. Von ihnen haben Stomias, Elops, Chirocentrus und Sphyraena einen sehr kurzen Darm, der gerade zum After läuft. Nicht sehr lang ist auch der Darm bei Meletta, Rypiticus, Thynnus und Pteraclis, offenbar auch Malthe. Indessen erreicht der Rumpfdarm von Lophius piscatorius 2,4 der Körperlänge. Stomias und Chirocentrus haben keine Appendices, Malthe hat Andeutung von zweien in Form kleiner Darmbuchten, Lophius besitzt zwei ansehnliche Blinddärme, Rypiticus und Pteraclis haben 6, Sphyraena 48, Meletta und Elops sehr viele. Ihre Zahl wurde bei Elops auf über 100 geschätzt.

9. Die neunte Gruppe sollen Molluskenfresser bilden. Nur Corvina oscula, Lampris guttatus, Arius pavimentosus, Plotosus

limbatus und *Catostomus* zählen hierher. Von ihnen haben *Corvina* und *Arius* einen kurzen und weiten Darm, auch der von *Lampris* mißt nur 0,41 der Körperlänge. Länger ist der Darm von *Plotosus*, der aber noch hinter dem von *Catostomus* zurückbleibt. Hier wird mindestens 2,56 der Körperlänge erreicht (*C. macrolepidotus*), bei *C. bostoniensis* und *aureolus* aber das 3,2-fache und mehr noch bei anderen Arten. *Arius*, *Plotosus* und *Catostomus* haben keine *Appendices pyloricae*. 7 Pförtneranhänge hat *Corvina*, 16 *Appendices*-Büschel aber *Lampris*.

10. Salpen fressen *Centropistes truttaceus* und *aurorubens*. Sie haben einen kurzen Darm und *Appendices pyloricae*, *aurorubens* hat 6, *truttaceus* aber sehr viele.

11. Cnidarienfresser bilden die letzte Gruppe. Nur für *Blennius gattorugine*, *Pomacentrus fuscus* und *Tetragonurus Cuvieri* finde ich solche Nahrung angegeben. Ziemlich kurz ist der mit sehr vielen *Appendices pyloricae* versehene Darm von *Tetragonurus*, von mittlerer Länge der von *Pomacentrus*, der drei *Appendices* aufweist. Die doppelte Körperlänge erreicht der Darm von *Blennius*. Hier fehlen *Appendices pyloricae*.

Was haben uns nun unsere 11 Gruppen über die Wechselbeziehungen von Nahrung und Rumpfdarmlänge und die *Appendices*-Entfaltung gelehrt?

Sehr wechselnde Befunde boten die Pflanzenfresser. Eine Form (*Osteoglossum*), die vegetarisch leben soll, hat einen geraden, sehr kurzen Darm. Ein Algenfresser, *Charax*, bleibt bei zwar vielfach gewundenem Darm doch noch um ein Fünftel hinter der Körperlänge zurück. Ob der Darm von *Amphiprion* und *Cestraeus* über dies Maß hinausgeht, ist zweifelhaft. Alle genannten Formen sind mit nur wenigen *Appendices pyloricae* versehen, die eine sehr wesentliche Kompensation der geringen Darmlänge nicht bringen können. Lang ist der Darm der übrigen Herbivoren, der gewöhnlich zwischen einfacher bis sechsfacher Körperlänge variiert, nur in einem Fall die Höchstzahl von 15 facher Körperlänge erreicht. Der letzten Art fehlen zwar *Appendices*, aber auch schon anderen mit viel kürzerem Darm (*Loricaria*), fehlen sie, während Tiere mit längerem Darm als ihn *Loricaria* besitzt, wieder mit *Appendices* ausgerüstet sein können (*Citharinus*, *Curimatus*). Man kann sagen, daß sich bei der Mehrzahl der Pflanzenfresser lange Därme finden, daß aber häufig auch kurze Därme vorkommen. Ferner ist festzustellen, daß die Zahl und das Vor-

kommen von Pförtneranhängen nachweisbar in keiner Weise mit der Darmlänge in Zusammenhang steht.

Auch die Fleischfresser verhalten sich verschieden. Die meisten von ihnen haben einen kurzen Darm. Aber der Crustaceenfresser *Cyphosus*, der Insektenfresser *Perilampus*, der Fischfresser *Lophius*, die Molluskenfresser *Catostomus* und der Cnidarienfresser *Blennius* haben Därme von doppelter Körperlänge, ja bis über 3,2 der Körperlänge noch hinaus. Der Darm dieser Tiere kommt also dem sehr zahlreicher Pflanzenfresser an Länge gleich oder sehr nahe. Also auch hier sind reichliche Ausnahmen vorhanden. Auch bei Carnivoren finden sich keine nachweisbaren Beziehungen zwischen dem Vorkommen und der Ausbildung der *Appendices pyloricae* und der Darmlänge.

Werfen wir nun noch einen kurzen Blick auf die Fische, deren Nahrungsbedarf weniger enge Grenzen gezogen sind. Da haben wir zunächst die Omnivoren, die allerlei Fleisch- und Pflanzennahrung nebeneinander zu sich nehmen. Omnivor sind von den Fischen unserer Tabelle (S. 72—74), zu der noch eine sehr große Zahl anderer gestellt werden könnte, *Gadus*, *Amiurus*, *Sargus*, *Lucioperca*, *Mormyrus*, *Tinca*, *Phoxinus*, *Pelecus*, *Leporinus*, *Squalius*, *Leuciscus*, *Abramis*, *Barbus*, *Cyclopterus*, *Osphromenus*, *Malopterurus*, *Carassius*, *Scatophagus argus*, *Poecilia Surinamensis* und *Cirrhina*. Im ganzen tritt bei diesen Tieren gegenüber den Karnivoren eine geringe Neigung zu größerer Darmlänge hervor, wie ein Blick auf die Tabelle lehrt. Jedoch ist die Darmlänge von *Gadus*, *Amiurus* usw. bis *Pelecus* noch unter Körperlänge und liegt damit im Durchschnittsbereich der Darmlänge der Karnivoren. Erst ein Teil der Cypriniden, *Cyclopterus*, *Osphromenus*, *Malopterurus*, *Poecilia Surinamensis* und *Cirrhina* haben mehr den Typus der Herbivoren.

Die zweite große Gruppe bilden die Karnivoren, die aus den wechselndsten Gebieten des Tierreichs bei wenig beschränkter Auswahl ihre Nahrung beziehen. Aus unserer Tabelle gehören hierher: *Xenomystus* und *Syngnathus*, *Regalecus*, *Conger*, *Anguilla*, *Belone*, *Trachinus*, *Gymnotus*, *Fundulus gularis*, *Echeneis*, *Gasterosteus*, *Anabas*, *Perca*, *Coregonus lavaretus*, *Esox*, *Trigla gurnardus*, *Mormyrops*, *Macrodon*, *Tetragonopterus*, *Silurus*, *Cottus* und *Zoarces*. Die Genannten sind Vertreter des bei den spezialisierteren Karnivoren gefundenen Darmtypus. In *Pleuronectes*, *Anarrhichas*, *Solea* und *Blennius palmicornis*, Fischen, die ebenfalls karnivor sind, haben wir Typen vor uns, die sich

den herbivoren und omnivoren sehr weit nähern. Sie stellen wichtige Ausnahmen dar, wie es deren wohl noch viele geben wird.

Das Endresultat unserer Untersuchungen wäre also das: Reine Pflanzenfresser haben größtenteils lange Därme. Auch ein großer Teil der Omnivoren neigt nach der Richtung. Der überwiegende Teil der Karnivoren hat einen kurzen Darm von weniger als Körperlänge.

Als Ausnahme besteht: 1. eine größere Zahl von Herbivoren, deren Darm kurz ist, 2. eine größere, ja sehr große Zahl von Omnivoren, deren Darmlänge nicht die der Karnivoren übertrifft, 3. eine größere Zahl von Karnivoren, deren Darm länger ist als bei vielen typischen Herbivoren und Omnivoren.

Zwischen den Appendices pyloricae und der Darmlänge ist keine Beziehung nachweisbar.

Das zweite Maß der Darmschleimhautoberfläche bietet neben der Darmlänge und Appendices-Zahl das Darmrelief. Wir wollen darum nun auch dieses Maß zu Rate ziehen, müssen aber von vornherein hervorheben, daß unser Material in dieser Richtung nicht allzugroß ist, da über einige, gerade wichtige Fischgruppen, nähere Reliefangaben fehlen. Sahen wir gewisse Beziehungen zwischen der Ernährung und der Darmlänge immerhin zutage treten, so erwarten wir vielleicht, bei einer Vergleichung der Darmreliefs ein Gleiches zu finden. Dem ist aber nicht so, wie schon v. EGGELING nachweisen konnte und wie ich an meinem sehr viel größeren Material vollauf bestätigen kann.

Zunächst ist festzuhalten, daß ein bestimmtes Relief für bestimmte Ernährungsweisen nicht besteht. Nach KNER würden bei den Faulschlammfressern Loricaria sehr reguläre, parallele, fein wellenförmig gebogene Längsfalten das Darmrelief bilden, nach meiner bereits 1911 geäußerten Ansicht dürfte dies Relief in Wahrheit dem von Malopterurus sehr nahe stehen —. Die Mugiliden, ebenfalls Faulschlammfresser, haben isoliert stehende Zotten im Darm und in den Appendices. Die Algenfresser *Box* und *Charax* haben Netzreliefs, die von denen der karnivoren Perciden und anderer Acanthopterygier nicht irgendwie erheblich oder typisch abweichen, sondern mit sehr vielen vollkommen übereinstimmen.

„Leicht gezottet“ soll die Darmschleimhaut des herbivoren *Acanthurus hepatus* sein und die des *Naseus fronticornis*. Bei dem auch Körner aufnehmenden Siluriden *Synodontis* sollen neben

Längsfalten auch Zotten im Darmanfang bestehen. Die Planktonfresser *Clupea*, *Alosa*, *Meletta* und *Coregonus*, wahrscheinlich auch *Engraulis* weisen im Rumpfdarmanfang Netzstrukturen auf, später Ringfalten besonderer Art. Querfalten herrschen im Netzrelief von *Osmerus* vor. *Alburnus*, *Scomber*, *Gobius* und *Centronotus* haben Netzwerke, deren Maschen bei *Centronotus* ziemlich weit sind, sehr unregelmäßig bei *Alburnus*.

Der Crustaceenfresser *Eremophilus* besitzt zottenartige Fortsätze der Darmschleimhaut, *Serranus* ein Netz mit polygonalen Maschen, ebenso *Agonus*, nur verlaufen bei ihm die Falten wellig. Ein niedriges Netz hat auch *Trigla lineata*. Kompliziert durch Schlingelung der Falten oder zungenförmige, vom freien Faltenrand ausgehende Fortsätze ist das Netzrelief der *Crenilabrus*-Arten. Im Enddarm scheint hier ein Doppelnetz Regel zu sein.

Unter den Insektenfressern hat *Nemachilus* ein verschiedenartig beschriebenes Netz. Ein Netz mit weiten Maschen hat der Fischfresser *Elops*. *Chirocentrus* besitzt Ringfalten ähnlich wie die *Clupeiden* und *Salmoniden*. Bei *Sphyræna* treten Längsfalten im Netz in den Vordergrund. Ein schönes Netzrelief von ansehnlicher Höhe zeigt *Lophius*. Feine Papillen im Mitteldarm und ein unregelmäßiges Netz mit hexagonalen Maschen im Enddarm werden für den Molluskenfresser *Lampris* angegeben. Komplizierte Längsfalten sollen *Catostomus* zukommen.

Wir sehen also bei Pflanzenfressern bald ein einfaches Netzrelief wie bei vielen Karnivoren auftreten, bald aber Zottenreliefs oder Modifikationen beider. Die spezialisierten Karnivoren variieren das Netzrelief sehr mannigfaltig und zeigen es oft durch Fortsatzbildungen kompliziert. Bei Omnivoren überwiegt das Vorkommen von Netzreliefs mit nicht einmal erheblicher Variationsbreite, während den wenig wählerischen Karnivoren reine Zottenreliefs (*Ammodytes*) oder reine Netze und alle Modifikationen beider zukommen können. Eine absolute Abhängigkeit des Relieftypus von der Ernährung läßt sich somit nicht im entferntesten nachweisen.

Aber ebensowenig darf man von nachweisbaren Beziehungen zwischen der Darmlänge und dem Relief sprechen und behaupten, geringere Darmlängen würden generell durch höhere Ausbildung des Reliefs kompensiert. Zottenreliefs z. B. bedecken den langen Darm der herbivoren *Mugiliden* und *Acanthuriden* wie den kurzen Darm des wenig wählerischen Karnivoren *Ammodytes*. Auch Netz-

reliefs mit intensiver Fortsatzbildung am freien Rand finden sich bei allen Darmlängen. Daß das eigentümliche Clupeidenrelief auch bei langen Därmen besteht, lehrt *Meletta thyrssa*. Netze finden sich im langen Darm von *Lophius* wie in dem sehr kurzen von *Syngnathus* und den Anguilliden. Selbst da, wo einige Arten karnivor sind, andere nahe verwandte Arten aber herbivor, tritt nicht immer ein Unterschied des Reliefs hervor. Keine Spur von Komplikation zeigt das Relief der Vegetarier *Box* und *Charax* gegenüber dem der anderen rein karnivor lebenden Spariden: *Smaris*, *Oblata*, *Chrysophrys*. Im Gegenteil, das Relief von *Chrysophrys* ist komplizierter und mehr noch das des Omnivoren *Pagellus*. Auch Reliefbildung und Appendices-Entfaltung zeigen keine nachweisbare Abhängigkeit voneinander.

Es unterliegt keinem Zweifel, daß das Relief der Darm-schleimhaut den funktionellen Leistungen genau angepaßt ist, aber ebensowenig kann es zweifelhaft sein, daß wir bisher absolut nicht in der Lage sind, irgendwelche Beziehungen zwischen Relief und Ernährung anzugeben. Alle Behauptungen unserer Lehr- und Handbücher über solche erkannten Beziehungen sind der Ausfluß mangelhafter empirischer Kenntnisse und können meist schon durch das empirische Material eines CUVIER, MECKEL und MILNE EDWARDS völlig widerlegt werden.

Und das ist nun keineswegs eine Behauptung, die ich nur für die Fische machen kann. Nein sie wird auch für die Säug-tiere in Kürze volle Geltung erlangen trotz der Arbeiten BUJARDS. Dieser Autor lehrt nichts kennen als Einflüsse der Ernährung auf historisch festgelegte Relieftypen. Die historisch bestehenden Typen des Darmreliefs selbst aber lassen keine so einfachen Beziehungen zwischen Darmrelief und Ernährung erkennen. Doch davon wird später an anderer Stelle noch zu sprechen sein.

Unsere Hoffnung, vikariierende Einrichtungen für die Appen-dices zu finden durch einen Vergleich der Darmflächen, hat uns also betrogen. Eine Kompensation geringer Darmlängen durch Appendices, einfacher Reliefs durch Appendices usw. ist nicht nachweisbar. Die Appendices scheinen bei unserer Methode der Untersuchung in Vorkommen und Ausbildung unbeeinflußt durch die Ernährung, unbeeinflußt durch die Ausbildung des Rumpf-darmes. Es ist also unser Ergebnis ein rein negatives.

Dominierender Einfluß ererbter Typen am Darmsystem.

Führt uns dieser Weg nicht zum Ziele, so sind wir damit vielleicht doch nicht ganz ratlos in bezug der Bedeutung der Appendices pyloricae. Schon oben sprach ich von historisch festgelegten Relieftypen bei Säugetieren. Ich wollte damit einen Faktor in der Betrachtung aller künftigen Darmuntersuchungen betonen, der von unendlich größerer Bedeutung ist, als man bisher geglaubt hat. Im Verlauf meiner nunmehr seit 6 Jahren betriebenen Untersuchungen über das Darmsystem der Fische hat sich mir ein Resultat klar ergeben, das mir eine Entschädigung zu sein scheint für die zahllosen Enttäuschungen, die ich auf diesem Gebiet sonst erlebt habe. Und dieses Resultat ist die Erkenntnis, daß nichts so töricht ist, als das ständige Suchen nach generellen Beziehungen zwischen Ernährung und Darmbau. Der Darmkanal ist kein besonderes Organsystem, das sich beliebig anpaßt, wie die Mehrzahl der Naturforscher zu meinen geneigt ist, sondern er zeigt überall die deutlichen Spuren seiner Geschichte, seiner Vergangenheit. Nicht die Beziehungen von Organ und Funktion können uns für sich den Darmbau erklären, es gibt keinen herbivoren, keinen karnivoren, keinen omnivoren Darmbau, sondern in jedem einzelnen Teil zeigt die Darmanatomie uns die eherne Spur der Vererbung, ein Festhalten an gewissen Grundtypen. Das konservative Prinzip ist auch im Darmbau unendlich viel wichtiger wie das Prinzip der Anpassung. Der Tag wird nicht mehr fern sein, wo in gerechter Würdigung dieser Erkenntnis die Systematik und die Phylogenie im Darmbau eine sehr wesentliche Stütze finden wird für ihre Ableitungen. Angesichts der sonderbaren Ansichten, die auch ein Teil der Morphologen über den Wert von Darmuntersuchungen hegt, muß mit allem Nachdruck betont werden, daß, wie in allen anderen Organsystemen, auch im Darmsystem der weitaus wichtigste Faktor nicht die Anpassung ist, sondern die Vererbung. Niemals können wir hoffen, mit experimentellen Untersuchungen, wie sie von BABAK, FUHRMANN und vielen anderen über die Darmlänge der Batrachierlarven gemacht sind, oder mit solchen im Geiste von BUJARD, ein auch nur einigermaßen zureichendes Verständnis des Darmbaues zu erlangen. Sobald wir indessen in der Lage sein

werden, für das Darmstudium vollkommenerer anatomische Vergleichsmethoden zu besitzen (Muskulaturuntersuchungen usw.), werden sich ungeahnte Resultate der vergleichenden Anatomie auf diesem Gebiet ergeben. Sodann werden wir mit Deutlichkeit einzelne Grundtypen des Darmkanals der Fische erkennen und werden bei den einzelnen Arten die Anpassungen dieser Typen an bestimmte Lebensweise studieren können. Erst nach der Erkenntnis der noch dunklen Wege der Phylogenie des Teleostomendarmes werden wir Nutzen ziehen aus den Arbeiten eines BUJARD und eines BABAK. Die historische Forschung ist die wichtigste und erst durch sie kann das experimentelle Arbeiten in angelegener Richtung auf eine exakte Basis gestellt werden. Wir dürfen nicht etwa fragen, welches ist der herbivore Schleimhautrelieftypus, sondern so: Wie gestaltet sich das Relief der und der historischen Fischgruppe bei rein herbivorer Lebensweise? Gegeben ist nicht ein Wachs, das beliebig geknetet werden kann, sondern eine Reihe von Darmtypen, die sich sehr zähe vererben, und die im Kampfe ums Dasein oft genötigt sind, veränderten Ansprüchen zu genügen. Und diese neue Anpassung geschieht nicht leicht, sondern in hartem Ringen mit dem strengen Gesetz der Vererbung. Bald ist der Rumpfdarm, der sich anpaßt, aber oft ist auch der ganze Kopfdarm oder ein Stück von ihm, und der Rumpfdarm bleibt unverändert.

Und nun gestatte man mir eine Erläuterung meiner eben getanen Behauptungen! (Vgl. auch Teil II der Untersuchungen.)

Wir betrachten die großen Fischgruppen!

1. Da begegnen wir unter den Malacopterygiern zunächst einem häufig wiederkehrenden Typus des Darmkanals, der folgende Eigentümlichkeiten zeigt. Auf einen weiten, ziemlich kurzen Ösophagus folgt ein sehr geräumiger, V-förmig gebogener Magen. Gewöhnlich schließt sich an seine mächtige, meist etwas aufgeblasene Pars cardiaca ein meist kurzer, sehr weiter und stumpf endender Blindsack. Die Pars pylorica hat muskulösere Wandungen. Bisweilen ist der Anfang der Pars pylorica durch einen besonderen muskulösen Zerkleinerungsapparat wie bei *Mormyrus oxyrhynchus*, *Phagrus dorsalis*, *Petrocephalus* und *Heterotis* ausgezeichnet. Der kurze Darm verläuft leicht geschlängelt und hat gar keine oder nur wenige Appendices pyloricae. Hierher rechne ich den von HYRTL beschriebenen *Megalops atlanticus*, *Panthodon Buchholzi*, die Familie der Mormyriden, Osteoglossiden, Hyodontiden, ferner *Notopterus* und *Xenomystus*.

Ob noch weitere gemeinsame Züge diesen Tieren zukommen, wird die Zukunft lehren.

Dieser¹ lediglich auf Malacopterygier beschränkte Typus bietet nun Anklänge und Übergänge zu den Befunden von Clupeiden und Salmoniden. So hat *Coilia* im wesentlichen nur mehr Appendices, so ist der Magenblindsack von *Chirocentrus* konisch, während der Darm noch dem der ersten Gruppe sehr ähnlich bleibt. An solche Zustände schließen sich nun leicht andere, bei denen eine größere Zahl von Pfortneranhängen hervortritt. Durch letzteres Merkmal ist *Elops* von einer Form wie *Chirocentrus* beträchtlich unterschieden. Alle diese Malacopterygier besitzen scheinbar noch ein gemeinsames Merkmal in der eigentümlichen Gestaltung des Rumpfdarmreliefs, das den KERKRINGSchen Falten ähnliche Bildungen aufweist. Ein solches Relief sah ich bei *Mormyrus*, *Heterotis*, *Engraulis*, *Clupea*, *Meletta*, *Sardinella*, *Alosa*, *Salmo*, *Coregonus* und *Thymallus*; CUVIER und VALENCIENNES sowie STANNIUS beschrieben es bei *Chirocentrus*. Sicher schließt sich hier *Alepocephalus* an, wahrscheinlich aber noch weit mehr¹). Wieweit im Schleimhautbindegewebe das unter Malacopterygiern weitverbreitete *Stratum compactum* als charakteristisch gelten darf, will ich noch offen lassen. *Nansenia*, *Bathylagus*, *Microstoma*, *Salanx* und *Retropinna* passen wenig zu den anderen Malacopterygiern und die Systematiker werden gut tun, ihre Anreihung an die Salmoniden einmal neu auf ihre Berechtigung zu prüfen. Auch die Stomiatiden und Gonorrhynchiden weichen wohl nicht unerheblich von unserem Typus ab. Dafür zeigen die Characiniden gewisse Ähnlichkeit mit den Salmoniden. Auch *Gymnotus* und die Scopeliden erinnern an viele Malacopterygier.

2. Ein vollkommen abweichender Typus begegnet uns bei den Cypriniden. Eine Stellung dieser Familie gleich neben die Characiniden dürfte ganz verfehlt sein. Dagegen zeigen die Cyprinodonten mit ihnen weitgehende Ähnlichkeit im Darmbau. Ähnlich sind noch gewisse Acanthopterygier-Familien (Labriden, Scariden, Blenniiden usw.). Ein sehr kurzer, undifferenzierter Kopfdarm und ein oft einheitlicher Rumpfdarm sind Charakteristika.

1) Die neuerdings wieder vertretene Ansicht, hier lägen Spiraldarmreste vor (s. NEUMAYER, Verh. d. Anat. Ges. zu Innsbruck 1914) glaubte ich durch die Arbeiten von v. EGGELING und mir widerlegt. NEUMAYER sei die Untersuchung an lebenden Salmoniden sehr ans Herz gelegt, sie fördert hier mehr als Studien an Fossilien.

3. Einen dritten Kreis bilden die Siluriden. Sie haben einen großen, rundlichen Magen mit meist unbedeutender Pars pylorica und niemals Pförtneranhänge am Darm. Die Loricarien scheinen ihnen im Ganzen recht ähnlich zu sein. Noch ein Cobitide, *Nemachilus*, zeigt diesen Darmtypus, während die anderen Cobitiden-Genera (*Misgurnus* und *Cobitis*) sich eng an die Cypriniden anlehnen.

4. Durch die Ausbildung eines enormen Magenblindsackes sind die Apodes ausgezeichnet, die, wie die Welse, ohne Appendices pyloricae sind. (Vergl. Textfig. 50.)

5. Die ehemaligen Ganoiden: die Crossopterygier, Holosteer und Chondrosteer zeigen viele gemeinsame Züge von großer Bedeutung. Ihr Vorderdarm zeichnet sich aus durch große Länge. Die Pars pylorica endet stets mit einem noch einmal kaudal gerichteten Stück, das sonst bei Fischen fehlt. Eine Drüsenzzone an der Cardia und das Vorkommen von Pylorusdrüsen bekunden histologisch bedeutende gemeinsame Momente. Der Rumpfdarm enthält stets eine Spiralfalte, die bei den Holosteern freilich schon erhebliche Rückbildungen erfahren hat. In all diesen Punkten zeigen die Crossopterygier, Holosteer und Chondrosteer Übereinstimmung. Im übrigen aber weichen sie voneinander ab und zwar in interessanter Weise. Die Crossopterygier: *Polypterus* und *Calamichthys* stimmen im Darmbau fast überein, ebenso die Chondrosteer: *Acipenser*, *Scaphirhynchus* und *Polyodon*. Unter den Holosteern finden sich zwei recht verschiedene Typen: *Lepidosteus* mit blindsacklosem Magen, sehr kurzem Rumpfdarm und zahlreichen, büschelförmigen Appendices und *Amia* mit Magenblindsack, einer längeren Spiralfalte, aber mangelnden Appendices pyloricae. Wir können also getrost von einem Ganoidentypus im Darmbau sprechen und sehen sogar noch weitere Familientypen.

6. *Perca* zeigt einen Darmkanal, wie er unter den Acanthopterygiern große Verbreitung hat. (Vergl. Textfig. 57.)

7. Einen weiteren Typus fanden wir bei den Gadiden, die neben anderen Dingen (eigenartige Entwicklung der Pars pylorica ventriculi) besonders durch das Vorkommen von Darmdrüsen ausgezeichnet sind. Nur *Merlucius* gehört diesem Typus nicht an, wie oben im einzelnen angegeben ist.

Die Pleuronectiden, Esociden, *Cyclopterus*, die Mugiliden und viele andere bezeichnen kleinere, ebenfalls sehr charakteristische Darmtypen.

Da es nicht in meiner Absicht ist, hier den noch unmöglichen Versuch einer phylogenetischen Ableitung dieser Typen zu

machen, noch Vollständigkeit in die erwähnten Dinge zu bringen, mag es mit diesem Hinweis genug sein.

Von den sieben größeren vorhin genannten Typen kommen beim 1., 2., 3. und 6. alle Ernährungsarten nebeneinander vor. Der Grundtypus wird nirgends überwuchert, ja bei den herbivoren *Box* und *Charax*, die dem Percatypus angehören, sieht man überhaupt keine Abweichung im Darmbau (soweit das untersucht ist) gegenüber den nächsten Verwandten, die karnivor oder omnivor sind. Wohl sahen wir meist Pflanzenfresser einen längeren Darm haben inmitten der Typen, aber auch das ist kein Gesetz, wie das ja auch eine Überlegung leicht klar macht. Wenn wir uns vorstellen, ein Tier vom *Mormyridentypus* etwa ginge von rein tierischer zu omnivorer Lebensweise über, so kann die Mehrleistung der Verdauungsorgane, die bei sonst gleichen Lebensverhältnissen, gleichen Energieumsätzen, im Körper nötig wird, auf sehr mannigfache Art geleistet werden, wie wir das ja auch tatsächlich manchmal beobachten können. Es ändert sich etwa das Gebiß, oder die *Pars pylorica* bildet einen mächtigen Muskelmagen heran (*Heterotis* usw.), oder die Speisen bleiben länger im Magen, kommen besser aufgeschlossen in den Darm, sind bereits chemisch weitgehend zerlegt und resorptionsfähig. Genau so gut kann aber dem Rumpfdarm mehr Arbeit zugemutet werden. Der Darm kann länger werden, die Speisen passieren den Darm langsamer, das Pankreas leistet mehr Arbeit, das Darmrelief kann sich komplizieren, Darmdrüsen können auftreten, oder es kann sogar ein neuer Modus der Peristaltik sich heranbilden. Bei solcher Überlegung sehen wir klar, wie töricht es ist, in der Darmlänge, im Darmrelief und der Appendices-Entfaltung einen klaren Ausdruck der Lebensweise finden zu wollen. Die verschiedene Entwicklung des Gebisses der Fische, des Ösophagus und seiner Schleimhaut, der einzelnen Teile des Magens, der Darmlänge, Appendicesbefunde, der Darmmuskulatur, des Verhaltens der beiden Muskelschichten zueinander, des Darmreliefs, des histologischen Aufbaues des Stützgerüsts der Schleimhaut und des Epithel- und Drüsenbaues sind ja zuletzt der beste Grund dafür, daß wir in Zukunft nicht mehr von der Natur auf törichte Fragen eine vernünftige Antwort erwarten wollen.

Innerhalb der Fische bestehen manche Typen des Darmkanals, die sich zäh vererben. Sie können sich allen Ernährungsarten anpassen und es ist den theoretisierenden Naturforschern nicht zur vorherigen Festsetzung überlassen worden, daß nur der Rumpf-

darm sich so und so der neuen Lebensweise anzupassen habe. Der Darmkanal gehorcht in der Anpassung Gesetzen, die jedenfalls sehr verwickelt sind. Zu ihnen aber gelangt man nur durch historische Untersuchungsmethoden, denen man dann das Experiment hinzufügen wird, das für sich hier nichts bedeutet.

Nach diesem Exkurs wenden wir uns erneut der Frage der Bedeutung der Appendices pyloricae zu. Wir haben gelernt, im Darm nicht nur ein Anpassungsprodukt an physiologische Prozesse zu sehen, wir sahen über der Anpassung die weit wichtigere Vererbung stehen. Aus diesem Grunde werden wir nicht ganz denselben Maßstab mehr anlegen wollen in der Appendices-Frage. Wir werden nicht in jeder Appendix nur die in der jetzigen Lebensweise des Tieres begründete Notwendigkeit ihres Bestehens wittern, sondern uns sagen, daß ein Teil von ihnen Erbgut ist, das sowenig verschwindet, wie unser menschlicher omnivorer Darmtypus beim Eskimo oder dem vieljährigen Vegetarier. Solches Erbgut braucht natürlich nicht darum dann funktionslos zu sein, aber seine Rolle ist doch vielfach zu einer Nebenrolle herabgesunken.

Die räumlichen Verhältnisse der Bauchhöhle als formbestimmende Faktoren.

Wir hatten in den Appendices pyloricae der Fische Vergrößerungen der Darmoberfläche gesehen, wie unterscheidet sich diese Art von der üblichen? Bietet sie den Fischen besondere Vorteile oder nicht?

Nur Vermutungen lassen sich da wohl äußern, aber ich glaube doch, daß man getrost die Frage bejahen darf, die Appendices dürften wohl einen Vorteil besitzen, nämlich den, daß sie geringen Raum bei bedeutender Oberflächenvermehrung beanspruchen. Eine solche Raumersparnis muß bei den Fischen aber sehr ins Gewicht fallen. Die Bauchhöhle der meisten Fische ist im Interesse der Schwimmbewegung überaus eng und klein und durchweg von der Bauchhöhle der meisten höheren Tiere dadurch recht verschieden.

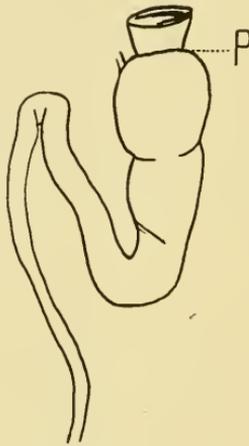
Alle Bauchorgane der Fische zeigen nun eine sehr deutliche Anpassung an die räumlichen Verhältnisse der Bauchhöhle. Die Leber bildet einen (oder mehrere) meist sehr langgestreckten Lappen, das Pankreas ist, im Gegensatz zur Mehrzahl der Vertebraten,

hier äußerlich in zahllose isolierte Schläuche aufgelöst, die den Blutgefäßen angeschlossen sind und so alle Spalträume genau ausnutzen.

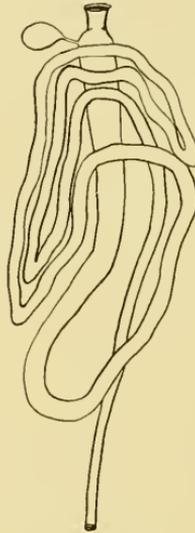
Textfig. 45—49 stellt Lagerungsformen des Rumpfdarmes dar bei Fischen und Dipnoern, deren Vorderdarm undifferenziert ist, denen ein Magen also fehlt.



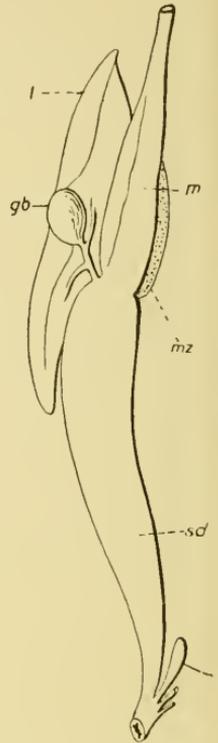
Textfig. 45. *Syngnathus acus*. *P* Pylorus, *B* Enddarmanfang.



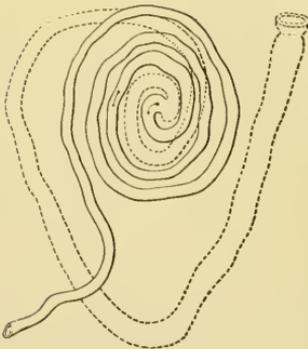
Textfig. 46. *Fundulus gularis* var. *coerulea*. *P* Pylorus.



Textfig. 47. *Idus orphus*.



Textfig. 49. *Protopterus* nach PARKER und B. HALLER. *m* undifferenzierter Vorderdarm, *mz* Milz, *l* Leber, *sd* Spiraldarm, *gb* Gallenblase.



Textfig. 48. *Mollienesia latipinna*.

Eine gleiche Anpassung verrät nun auch der Darm. Auch er sucht jede Lücke in der Bauchhöhle sich zu Nutze zu machen, geht Raum ersparende Lagerungsverhältnisse ein und nach meiner Ansicht entstammen die Appendices pyloricae wie manche andere Dinge solchen Tendenzen des Fischdarmes.

Überblickt man die Entfaltung und Lagerung des Darmkanals der Fische, so gewahrt man

da einige sich oft wiederholende Bilder, denen wir unser Augenmerk einmal zuwenden wollen.

Es lassen sich da in der Hauptsache drei große Kategorien unterscheiden, die wir A, B und C nennen wollen.

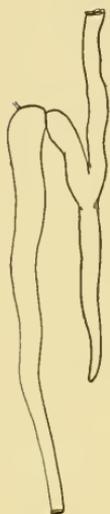
Die Gruppe A umfaßt nur solche Tiere, deren Vorderdarm undifferenziert ist, denen ein Drüsenmagen vollkommen fehlt. Bei solchem Verhalten des Vorderdarms lassen sich nun eine Reihe von Rumpfdarmlagerungen erkennen. Bei manchen stellt der Rumpfdarm, wie bei *Syngnathus* (Textfig. 45) ein völlig gerades Rohr dar. An diesen seltenen Befund schließt sich ein Zustand, wie er in Textfig. 46 dargestellt ist von dem Cyprinodonten *Fundulus*. Der Rumpfdarm beginnt sich in Windungen zu legen, da er sonst nicht genügend Raum zur Entfaltung hat. Bei dem Cypriniden *Idus* ist die Windungszahl sehr gesteigert, die Lagerung der Schlingen des Darmes ziemlich regellos (Textfig. 47). Das Gegenstück ist bei *Mollienesia* zu beobachten: Eine spiralförmige Aufrollung des Darmes mit anschließender Gegenspirale, ein sehr gesetzmäßig erscheinender Typus, der sehr viel Raum ausnutzen kann (Textfig. 48). Ich reihe hier an als weitere Anpassungsform den echten Spiraldarm, wie er dem undifferenzierten Vorderdarm der Holocephalen und Dipnoer folgt. Eine Spiralfalte vergrößert die Innenfläche des meist sehr kurzen, geraden Darmes (Fig. 49).

Ihm läßt sich ein Typus B an die Seite stellen, dessen Vorderdarm stets einen Drüsenmagen entwickelt hat, dessen Rumpfdarm niemals Appendices pyloricae aufweist.

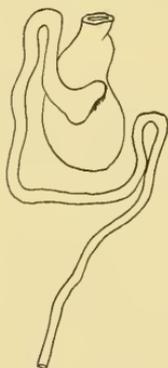
In Textfig. 50 sehen wir den einfachsten Zustand des Darmkanals. Bei manchen Exemplaren des Aales ist der Rumpfdarm ganz gerade. Bei *Pterophyllum* (Textfig. 52) schließt sich an den sonderbaren Magen, der eine Pars pylorica äußerlich vermissen läßt, ein gewundener Darm; ähnlich bei *Callichthys maculatus*, (Textfig. 51), wo ich aber bei zwei untersuchten Exemplaren noch eine eigenartige Auftreibung am Rumpfdarmanfang feststellen konnte, die stark an die allen Siluriden sonst fehlenden Appendices pyloricae erinnert. Auch das Parallelstadium zu *Idus* und *Mollienesia* der vorigen Gruppe besteht. Leider habe ich es aus Mangel an Objekten nicht darstellen können. Bei *Plotosus*, *Saccobranchus*, *Galeichthys* und anderen dürften die Parallelbefunde zu *Idus*, bei *Hypostomus* und anderen Loricariiden die entsprechenden zu *Mollienesia* vorliegen. Die Rochen und Haie

(Textfig. 53), sowie *Amia* besitzen den Spiraldarm und entsprechen den Holocephalen und Dipnoern des Typus A.

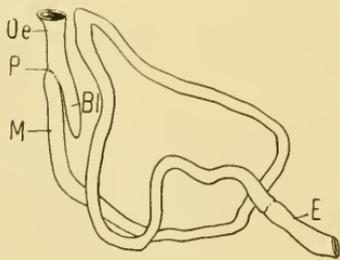
Unser dritter Typus C hat auch einen wohl entwickelten Magen und der Rumpfdarm hat immer Appendices pyloricae. Denselben Rumpfdarmbefunden begegnen wir bei diesem Typus. *Osmerus* (Textfig. 54), ein großer Teil der Clupeiden, Salmoniden und andere haben einen ganz geraden oder fast ganz geraden Rumpfdarm. Bei längerem Darm oder kürzerer Bauchhöhle finden wir gewöhnlich eine Darmordnung wie bei *Perca* (Textfig. 57). Nur auf einige Malacopterygier beschränken sich Befunde wie bei *Xenomystus* (Textfig. 55), und noch seltener ist ein Zustand zu treffen, wie bei dem Nandiden *Monocirrhus polyacanthus* (Textfig. 56). Stark, aber regellos gewunden ist der Darm von *Mugil cephalus* (Textfig. 58), den Spiraltypus besitzt neben anderen Acanthopterygiern (s. Teil II) *Osphromenus trichopterus*. Ich fand ihn kürzlich auch bei dem Chaetodontiden *Scatophagus argus*. Spirale und



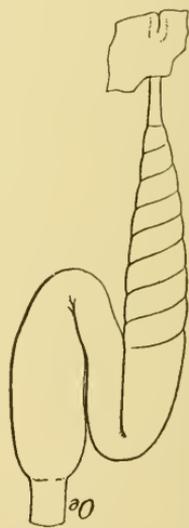
Textfig. 50. *Anguilla anguilla*.



Textfig. 51. *Callichthys maculatus*.



Textfig. 52. *Pterophyllum scalare*.
Oe Ösophagus, *P* Pylorus, *Bl* Magenblindsack, *M* Mitteldarm, *E* Enddarm.



Textfig. 53. *Mustelus laevis* nach OPPEL.

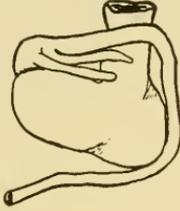
Textfig. 50—53 stellt einige Lagerungsformen des Rumpfdarms von Fischen dar, denen Appendices pyloricae zwar fehlen, ein Drüsenmagen aber zukommt.

Gegenspirale. Der Darm liegt bei *Osphromenus* von links nach rechts in drei Schichten (Textfig. 59). In der linken Seite der Magen mit dem Rumpfdarmanfang, in der Mitte, im Sinne entgegen verlaufend dem Uhrzeiger, die erste Darmhälfte, ganz rechts

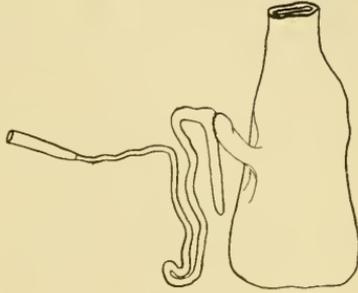
in dritter Schicht der Rest des Darmes, der sich im Sinne des Uhrzeigers wieder abrollt. Auch dem Spiraldarm begegnen wir



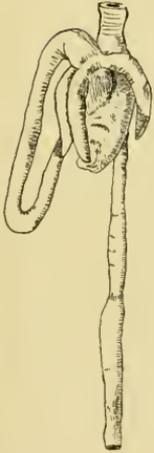
Textfig. 54. *Osmerus eperlanus*.



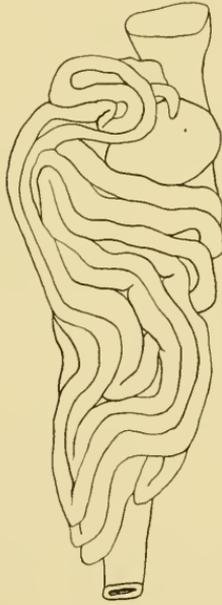
Textfig. 55. *Xenomystus nigri*.



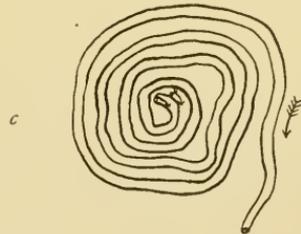
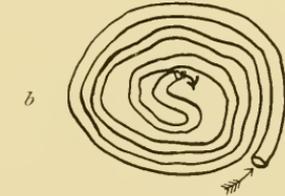
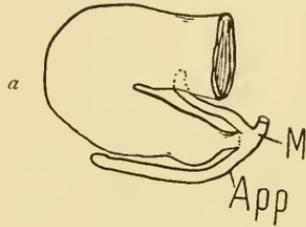
Textfig. 56. *Monocirrhus polyacanthus*.



Textfig. 57. *Perca fluviatilis*.



Textfig. 58. *Mugil cephalus* nach H. RATHKE.



Textfig. 59 a—c. *Osphromenus trichopterus*. a in der linken Seite liegender Teil, b Mittelscheibe, c rechtsseitige Darmscheibe.

Textfig. 54—59 stellen Lagerungsformen des Rumpfdarms bei Fischen dar, deren Vorderdarm einen Drüsenmagen, deren Rumpfdarm Appendices pyloricae besitzt.

wieder. Ich stelle ihn dar bei dem Crossopterygier *Calamichthys calabaricus* (Textfig. 60), dazu begegnet man ihm unter den

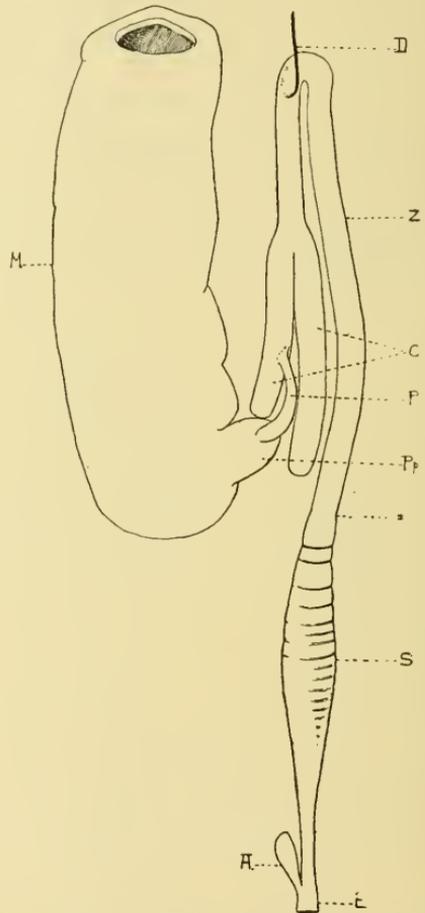
Squalaceen bei den Laemargus-Arten (Textfig. 61) und den Ganoiden bis auf Amia.

Es kommen also bei allen Vorderdarmzuständen so ziemlich dieselben Rumpfdarmbefunde vor, einerlei ob Appendices pyloricae bestehen oder nicht. Diese ähnliche Lagerungsweise des Rumpfdarmes dürfte nun sich leicht aus den physikalischen Zuständen

Textfig. 60 u. 61 stellen Lagerungsformen des Rumpfdarms bei Fischen dar, deren Vorderdarm einen Drüsenmagen, deren Rumpfdarm Appendices pyloricae besitzt.



Textfig. 60. *Calamichthys calabaricus* mit Appendix vor dem Spiraldarm.



Textfig. 61. *Laemargus borealis* nach REDEKE. *M* Magen, *Pp* Pars pylorica, *P* Pylorus, *c* Appendices pyloricae, *Z* Zwischendarm, *S* Spiraldarm.

der Bauchhöhle ergeben. Die Darmlänge einmal als gegeben angenommen, liegt der Darm immer so, wie er nach der Form der Bauchhöhle am besten liegen kann, wobei allerdings wieder der ererbte Windungstypus regulierend hinzutritt. Nicht die Nahrung etwa bedingt die Lagerungsweise des Darmes. Sie tut

es höchstens soweit, als sie von Einfluß auf Darmlänge und Weite ist. So haben beispielsweise den spiraligen Windungstyp, wie ihn *Mollienesia*, *Hypostomus* und *Osphromenus* auf unserer Tabelle zeigen, einen Typus, den man sonst nur von den phytophagen Anurenlarven her gewöhnt ist, unter den Fischen Tiere fast sämtlicher Ernährungsarten. Die herbivoren Characiniden: *Distichodus*, *Citharinus*, *Prochilodus* und *Xenocharax*, sowie *Curimatus* haben ihn, die herbivoren Panzerwelse *Loricaria* und *Hypostomus*, die omnivoren Cyprinodonten: *Mollienesia* und *Poecilia sphenops*, der omnivore *Scatophagus argus*, die omnivoren Osphromeniden: *Polyacanthus*, *Trichogaster* und *Colisa*, sowie die karnivoren Blenniiden: *Salarias* und *Myxodes*, sowie der allbekannte *Trachinus draco*, endlich auch *Zoarces*. Diese Beispiele belegen zugleich, daß der spiralige Windungstypus absolut keiner ist, der bei langen Därmen allein zu finden ist. Nur 0,46 der Körperlänge mißt der Darm von *Trachinus* und hat damit das gleiche Maß wie der schnurgerade des Stintes (*Osmerus*) und der leicht gewundene von *Fundulus*. Lediglich der sehr geringe Raum in der seitlich abgeplatteten, sehr kurzen Bauchhöhle des Petermännchens ist für den Windungstyp ursächlich heranzuziehen. Auch bei einer Darmlänge, wie sie *Osphromenus trichopterus* hat (1,46 der Körperlänge), sehen wir bei anderen, wie *Malopterurus* und *Carassius*, andere Windungstypen bestehen.

Bei *Osphromenus* nun sehen wir eine sehr viel kleinere Bauchhöhle als bei *Malopterurus* und *Carassius*. Bei den welsartigen Fischen findet man den Spiraltyp nur bei sehr langen Därmen, was leicht verständlich ist, da hier in der sehr geräumigen Bauchhöhle naturgemäß nicht so leicht Platzmangel eintreten kann. Gerade der Spiraltypus zeigt sehr schön die Abhängigkeit dieser Bildung vom Raume.

Ähnlich liegen die Dinge beim Spiraldarm der Selachier, Dipnoer und Ganoiden. Diese Tiere sind ausgezeichnete Schwimmer und haben eine lange, schmale Bauchhöhle, in der wenig Platz ist. Die Haie und Crossopterygier haben ziemlich langgezogene Spiraldärme, bei den Rochen ist die Bauchhöhle kürzer und der Spiraldarm auch, dafür sind die Windungen des Spiraldarms im ganzen dichter und zahlreicher als bei den Haien. Bei Holocephalen und Dipnoer zeichnet sich der gerade Darmkanal durch ziemlich beträchtliche Weite aus. Wo bei Ganoiden die Bauchhöhlenverhältnisse sich geändert haben (*Amia*), sehen wir sowohl den Spiraldarm weitgehend vereinfacht, als auch eine kompli-

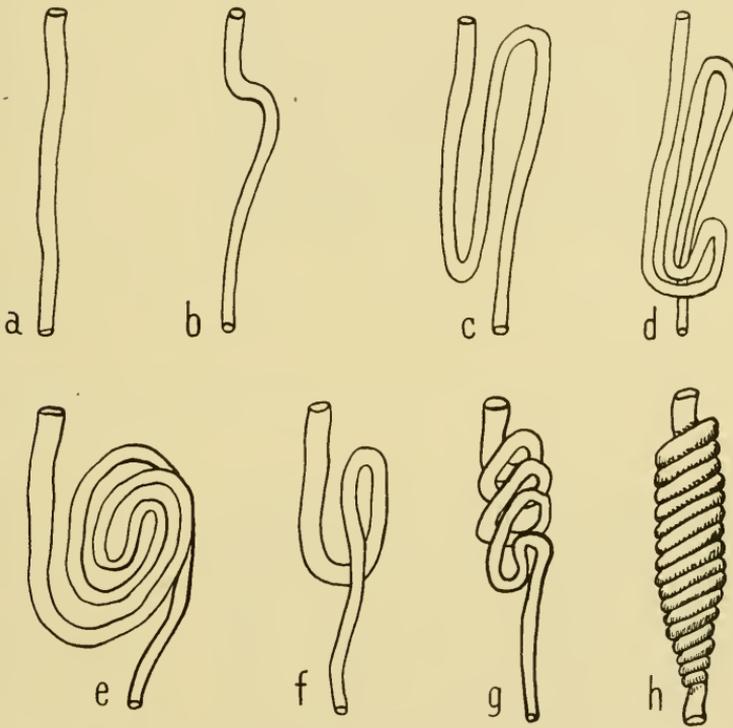
ziertere Windung des Darmes Platz greifen. Der Rumpfdarm der großen Mehrzahl der Plagiostomen ist gerade, bei den Chondrosteern und Holosteern ist der Darm dreischenklig und imponiert bei *Amia* zumal durch große Weite und lange Darmschenkel. Es ist dies wohl ein Zeichen, daß der Windungstypus gegenüber dem Spiraldarm doch eine höhere Leistung zuläßt.

Auch im vollkommen geraden Darm, der weit verbreitet ist, tritt oft die Anpassung an die Bauchhöhlenform deutlich hervor. Die sehr schlanke Seenadel, die noch schlankere, langgestreckte Schlangennadel (*Nerophis*), die Aale, der Hornhecht usw., sie haben langgestreckte, röhrenartige Bauchhöhlen. Auch beim Hecht und vielen Salmoniden, Clupeiden und Cyprinodonten (*Xiphophorus*, *Belonesox*) liegen die Dinge ähnlich. Die Bauchhöhle der Salmoniden ist zwar nahe dem Schultergürtel noch leidlich weit, wird dann aber rasch eng. Die Entfaltung der Schwimmblase beeinträchtigt den freien Bauchhöhlenraum bei vielen Tieren weiterhin erheblich, ein andermal sind die Geschlechtsorgane, die mehr Raum in Anspruch nehmen und dem Darm keinen Platz lassen. Überall erscheint der Darm weitgehend im Windungstyp bestimmt durch die Bedingungen der Bauchhöhle. Auch im Auftreten mehr regelloser Windungsarten, wie sie am langen Darm zumal von Welsen aber auch vielen anderen (*Mugil cephalus*) gefunden werden, zusammen mit ziemlich geräumigen Bauchhöhlen scheint ein Gesetz der genannten Art vorzuliegen. Solchen Tieren fehlen sehr häufig Pfortneranhänge.

Große Bauchhöhlen sind bei Fischen nicht häufig und finden sich eigentlich nur bei ruhiglebenden Tieren wie den Welsen und Verwandten, vielen Cypriniden, Cyprinodonten und Gobien und einigen anderen. Die Schwimmbewegung hat bei den übrigen eine Verkleinerung der Bauchhöhle zur Folge gehabt. Eine solche Anpassung ist auch wohl in der oft beobachteten Verkürzung der Bauchhöhle in kaudokranieler Richtung zu erblicken. (*Trachinus*, *Ospromenus*, *Gymnotus* usw.). Der für die Schwimmbewegung so wichtigen Schwanzmuskulatur wird dann ein neues Gebiet übertragen. Der Darm aber paßt sich den neuen Zuständen an, indem er sich in stärkere Windungen legt, die sich womöglich in spiralförmige Scheiben ordnen (*Trichogaster*).

Bis auf den Spiraldarm läßt sich das Zustandekommen aller Darmwindungstypen sehr einfach mechanisch ableiten. Man stelle sich einen gerade die Bauchhöhle durchsetzenden Rumpfdarm (Textfig. 62a) vor und nehme an, der Darm wüchse in die Länge oder aber, was

auf dasselbe hinauskommt, die Bauchhöhle verkürze sich. Zunächst wird sich dann der Darm krümmen und zwar an der Stelle, wo am meisten Raum für ihn ist (Schema *b*). Weiteres Wachstum läßt drei Schenkel an ihm erkennen (Schema *c*). Dieses Schema kann uns als Ausgangspunkt für das Verständnis des Zustandekommens des spiral aufgewundenen Darmes etwa von *Trachinus* dienen. Im Schema *e* schaut die Konvexität der ersten Darmbiegung nach hinten, die zweite nach vorn. Stellen wir uns



Textfig. 62. Schemata zur Erklärung der Darmwindungstypen bei Fischen und Dipnoern.

vor, bei weiterem Darmwachstum werde entweder die Konvexität der ersten Darmbiegung oder der zweiten nach vorn resp. nach hinten gedrängt (Schema *d*) (vgl. Teil II, Textfig. 57, auch 61, 85, 109, 110, 125, 133, 142) und dieser Prozeß setze sich weiter fort, so kommen wir (Schema *e*) zum spiral gewundenen Darm, wie wir ihn bei *Scatophagus*, *Trachinus* und vielen anderen finden. Spirale und Gegenspirale. Eine weitere Steigerung der Darmlänge vermehrt die Zahl der Spiralwindungen, die Lagerung

wird regelmäßiger. Es kann dann eventuell die Spirale in eine andere, parallele Ebene zur Gegenspirale gedrängt werden oder, wenn der Magen mit dem Darmanfang eine Ebene bereits einnimmt, es kann der Darmkanal, wie bei *Oosphromenus*, in drei parallel zueinander liegenden Ebenen angeordnet sein (Textfig. 59). Aber auch regellosere Windungsarten des Darmes lassen sich vom Stadium *c* ableiten. Zum Beispiel kann die Konvexität der 2. Darmkrümmung erst nach hinten und dann wieder nach vorn gedrängt werden. Dann haben wir den Befund von *Barbus* (Teil II, Textfig. 55), erfolgt darauf nochmals eine Konvexitätsverschiebung nach hinten, so haben wir einen Befund wie bei *Idus orphus* (Textfig. 47). Die Hindernisse für das Vordringen der Windungen bieten neben der Bauchhöhlenwand Leber und Magen besonders. Es gelingt in allen Fällen leicht, die Geschichte eines Darmes so zu erraten.

Schwierigkeiten bietet aber die Entstehung des Spiraldarmes. Darüber herrscht wohl kein Zweifel, daß es sich auch hier um eine Anpassung des Darmes an die enge Form der Bauchhöhle handelt, aber damit ist ein Verständnis dieses Spiraldarmes noch nicht gegeben.

Den bei Selachiern, Dipnoern und Ganoiden zu findenden Spiraldarm hat man auf zwei Typen zurückgeführt, die man den gerollten und den gedrehten genannt hat.

Der gerollte Typus besteht darin, daß von einer schwach spiral, angeblich auch gerade, durch die Länge des Darmes ziehenden Ansatzlinie eine hohe Falte Ausgang nimmt, die um die ideale Darmachse spiral aufgerollt ist. Diese Form des Spiraldarmes ist die seltenere und findet sich bei *Zygaena*, *Carcharias*, *Thalassorhinus*, *Prionodon*, *Hypoprion*, *Aprion*, *Scoliodon*, *Physodon* und *Galeocерdo*. Bei der Mehrzahl der Haie z. B. *Heptanchus*, *Hexanchus*, *Chlamydoselachus*, *Heterodontus*, *Scyllium*, *Pristiurus*, *Galeus*, *Mustelus*, *Lamna*, *Alopias*, *Acanthias*, *Spinax*, *Scymnus*, *Laemargus* usw., bei den Rochen, Dipnoern und Ganoiden besteht der zweite, gedrehte Typus. Die Ansatzfläche der Falte verläuft nicht schwach spiral, fast gerade, sondern in stärkeren Spiralswindungen. Und zwar scheint die Ansatzlinie der Falte bei *Lepidosteus* immer nur 2—3½ Spiraltouren zu beschreiben, 3—4 bei *Protopterus*, 3—5 bei *Amia*, 5—8 bei *Polypterus* 5—9 bei *Ceratodus* und *Lepidosiren*, 6—6½ bei *Scaphirhynchus*, 6½ bei *Rhina squatina*, 6—7 bei *Polyodon*, 7 bei *Scyllium canicula*, wenig mehr bei *Mustelus vulgaris*, 8—8½ bei *Acipenser*, 8½ bei Hete-

rodontus, fast 9 bei *Raja clavata*, $9\frac{3}{4}$ bei *Rhinobatis*, 10 bei *Spinax niger* und *Torpedo ocellata*, 11 bei *Trygon valga*, 20 bei *Heptanchus*, 23 bei *Laeomargus borealis*, 40 bei *Lamna cornubica*, $41\frac{1}{4}$ bei *Chlamydoselachus*. Abweichend verhält sich auch die Faltenhöhe, die viel geringer ist, da die freien Faltenränder sich in der Darmmitte berühren und nicht eingerollt sind.



Textfig. 63. Relief vom Anfang des Rumpfdarmes von *Myxine glutinosa*.

Übergänge von einem zum anderen Typus bieten die Holocephalen: *Chimaera* und *Callorhynchus*. Bei ihnen besteht anfangs der gerollte Typus, dem nahe dem Darmende dann noch 2—3 gedrehte Falten folgen. Diese

Übergangsformen bei Holocephalen gestatten es uns, den Spiraldarm doch als einheitliches Gebilde zu beurteilen, dessen phylogenetische Entstehung sicher einheitlich war.

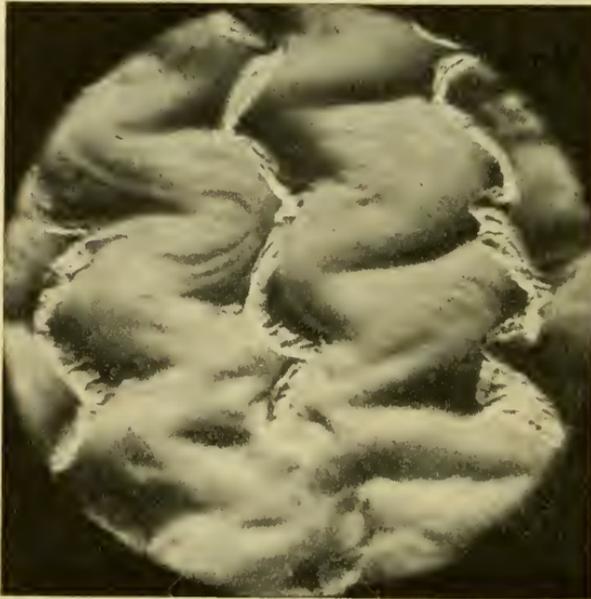
Bei Selachiern und Dipnoern, ebenso auch den Ganoiden treffen wir den Spiraldarm fertig ausgebildet und sind



Textfig. 64. Relief vom Ende des Rumpfdarms von *Myxine glutinosa*.

nicht mehr in der Lage, klare Schlüsse für die Phylogenie zu gewinnen. Von den Vorfahren dieser Fische aber wissen wir hinsichtlich ihres Darmes nichts. Wie aber steht es mit den Cyclostomen?

Bei Eröffnung des Darmes zeigen *Myxine* und *Bdellostoma* nahezu dasselbe Bild. Die Schleimhaut erhebt sich in eine große Zahl fast paralleler Längsfalten, die sich nur hin und wieder unter spitzem Winkel verbinden. Bei *Bdellostoma* sah ich diese Falten immer in leichten Zickzackwindungen verlaufen, bei *Myxine* aber an einzelnen Orten gerade. Von diesen Falten gehen, meist



Textfig. 65. Rumpfdarmrelief von *Bdellostoma Stouti*.

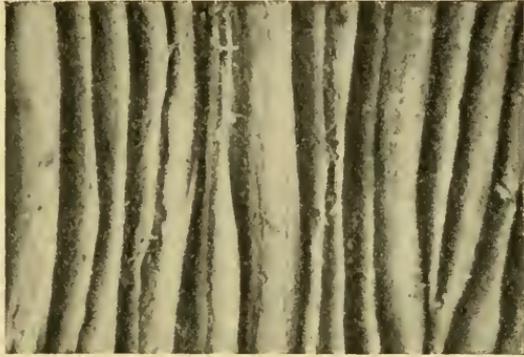
alternierend, kurze Querfältchen ab, die an der Basis der nächsten Längsfalte zu enden pflegen. Die Querfalten sind in der zweiten Rumpfdarmhälfte von *Myxine* am häufigsten und lassen hier ein Netz entstehen, das an Teleosteerzustände anklängt (Textfig. 64). In der ersten Darmhälfte sind alle Falten niedriger,

die Querfalten

treten mehr zurück. Bei *Bdellostoma* sind im ganzen die zickzackverlaufenden Längsfalten höher, die Querfalten sind ebenfalls hoch und ganz ähnlich wie bei *Myxine*¹⁾. Dies ist das ganze Relief der Myxinoiden. Wie man sieht, von einem Spiraldarm keine Spur!

1) Ich will erwähnen, daß ich im Darm einer *Myxine* die Reste eines Fisches an einem großen Angelhaken ansitzend fand. Besonders gut war der Darmkanal des Beutetieres erhalten. Aus ihm sah ich, daß es sich um einen *Gadus* oder *Merlangus* nur handeln konnte. Damit ist erwiesen, daß *Myxine* nicht nur parasitär lebt, sondern auch freischwimmende Fische erhaschen kann.

Anders liegen die Dinge bei den Petromyzonten! Ich finde bei *Petromyzon marinus* den langen Darm von einer niedrigen, ziemlich dicken Spiralfalte durchlaufen, die fünf Viertel-Umgänge macht. Sie beginnt sehr bald hinter dem Rumpfdarmanfang und endet ein geringes Stück vor dem After. Fast zwei Drittel des von der Klappe eingenommenen Darmteiles kommen auf die erste Spiraltour, mehr als ein Drittel auf die



Textfig. 66. Rumpfdarmrelief neben der Spiralfalte von *Petromyzon fluviatilis*.

letzte, langgezogene Vierteltour. Das übrige Darmrelief wird von schmalen, ziemlich dichtstehenden, fast parallelen Längsfalten

mäßiger Höhe gebildet, die niedriger als die Spiralfalte sind, die sie unverändert überziehen. Auch diese feinen Längsfalten zeigen einen Verlauf in einer fünf Viertel Spirale. Bei *Petromyzon fluviatilis* liegen nach RATHKE die Dinge ganz ähnlich. Jedoch würde hier nur eine halbe Spiralfaltung sich finden, wie auch von *Ammocoetes* angegeben ist. Die



Textfig. 67. Rumpfdarmrelief und Relief der Spiralfalte von *Petromyzon marinus*.

Spiralfalte umschließt nahe der Kuppe wie die der Selachier größere, längsverlaufende Gefäße.

EDINGER hat seinerzeit die Spiralfalte der Petromyzonten den übrigen Relieffalten als gleichwertig bezeichnet und nur im Einschluß der Blutgefäße etwas besonderes erblickt. Diese Homologisierung ist aber ganz entschieden abzuweisen, denn zahlreiche Relieflängsfalten ziehen bei großen Tieren über die Spiralfalte hinweg (s. Textfig. 67), ebenso, wie das Relief bei Selachiern, Dipnoern und Ganoiden unverändert über die Klappe zieht. Es kann also die Spiralfalte nicht den Längsfalten des Reliefs entsprechen! Bei Petromyzonten und den oben genannten Spiraldarmbesitzern ist vielmehr die Spiralfalte als eine mit ihrem Relief vorgewölbte Schleimhautpartie zu bezeichnen. Eine homologe Falte für sie besteht weder bei Petromyzonten noch bei Selachiern, Dipnoern und Ganoiden, sie ist ein Gebilde sui generis. Die Spiralfalte aller Formen stimmt weiterhin durch ihren spiralen Ursprung und den Gefäßverlauf am freien Faltenrand überein und ist auch darum unbedingt ein homologes Gebilde bei allen, wie schon GEGENBAUR annahm.

Speziell die Falte von Petromyzon und *Carcharias glaucus* zeigen noch Ähnlichkeit durch genau gleichen Verlauf ihrer Ursprungslinie, so daß *Carcharias* nur eine viel höhere Falte besitzt, die sich natürlich spiral einrollen muß, um Platz zu finden. Die Holocephalen gestatten aber auch einen Anschluß des Befundes bei Petromyzon an den gedrehten Typus des Spiraldarmes. Rolltypus und gedrehter Typus hängen nur ab von dem Grad der spiraligen Krümmung der Ansatzfläche der Falte, wie *Chimaera* deutlich zeigt. Solange die Ursprungslinie der Falte schwach gebogen ist, besteht eine Rollfalte, hernach folgt in allmählichem Übergang (*Chimaera*) die gedrehte Falte unter gleichzeitiger Erniedrigung der Falte, die nur so dem durchdringenden Speisebrei keine unüberwindliche Schranke entgegenstellt. Fragen wir uns nach der Herkunft des Spiraldarms, so geben uns auch die Befunde der Petromyzonten keine klare Antwort.

Darum sehen wir uns in der Ontogenese des Spiraldarmes nach Anhaltspunkten für die Phylogenie um.

Ontogenetisch geht der Spiraldarm aus einem einfachen, geraden Darm hervor.

Über den Weg aber, den die Entwicklung von hier bis zu ihrem Endziel verfolgt, liegen zwei recht verschiedene Auffassungen vor. Die eine hat OPPEL 1898 zuerst geäußert. Er glaubte, auf Grund der Arbeiten RÜCKERTS annehmen zu dürfen, daß die Spiralfalte eine echte Falte sei, die durch ungleiches Epithel-

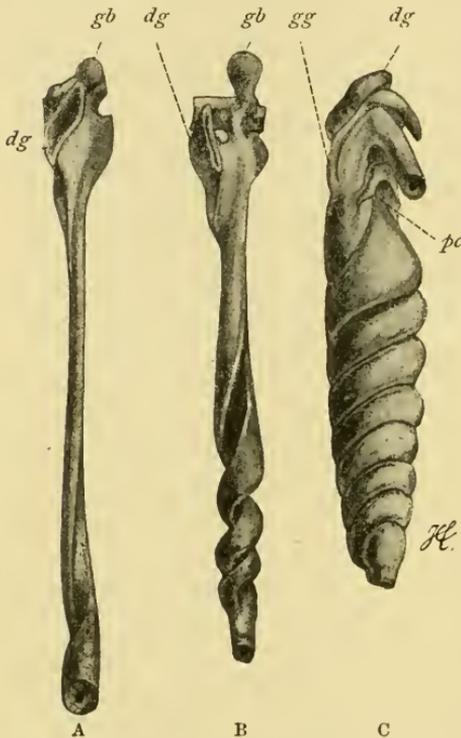
wachstum und Längenwachstum des Rumpfdarmes entstehe. Da KANTOROWICZ etwa gleichzeitig Mitosen immer an der Basis der Spiralfalte embryonal gefunden haben wollte, sah OPPEL seine Ansicht später bestätigt. Stimmt die OPPELSche Auffassung der Spiraldarmentwicklung, so würde uns die Ontogenie für die Phylogenie natürlich gar keinen Aufschluß mehr geben, da das Auftreten solcher Mitosen in spiraler Anordnung ursächlich unverstänlich bliebe. Erstaunlicherweise beschäftigt sich OPPEL nirgends mit einer Erklärung dieses Befundes. KANTOROWICZS mechanische Erklärungen aber halten einer Kritik keinen Stand, würden allerdings auch sonst phylogenetisch undiskutierbar sein¹⁾.

Die zweite ontogenetische Lehre stammt von RÜCKERT und ist meines Erachtens weit sorgfältiger begründet. RÜCKERT unterscheidet zwei Prozesse bei der Spiraldarmentwicklung: einmal eine Längseinbuchtung des geraden Epithelrohres, durch die angeblich die erste, meist langgezogene Spiraltour (Polypterus!) entstehen soll, wahrscheinlich auch die Rollfalte der Selachier und möglicherweise die Spiralfalte der Petromyzonten; sodann aber eine echte Achsendrehung des Darmes, die den gedrehten Spiraldarmtypus erzeugt.

Unter den beiden Prinzipien RÜCKERTS ist das wichtigste zweifellos die Achsendrehung. Ist diese Achsendrehung als erwiesen zu betrachten? Ich meine ja. RÜCKERT führt zum Beweise ihres Bestehens an: 1. In einem mittelalten Entwicklungsstadium ist die erste, am meisten oral gelegene Spiraltour relativ nicht nur, sondern auch absolut kürzer als in früheren Stadien, was durch eine von hinten nach vorn vorschreitende Spiraldrehung sofort zu verstehen wäre, 2. am kaudalen Darmende verschiebt sich später noch die Richtung der Windungen (man vgl. RÜCKERTS Modelle B und C darauf, Textfig. 68). Diese rücken näher zusammen und verlaufen mehr horizontal, was wieder bei einer Achsendrehung ganz natürlich ist, 3. Der Ductus choledochus zeigt später seine Mündungsstelle in den Darm um 180° verschoben und KANTOROWICZ hat exakt nachgewiesen, daß es sich hier um eine Drehung des Darmes innerhalb des Peritonealschlauches handeln müsse, und nicht etwa eine Wanderung vom Ductus choledochus ausgegangen.

1) KANTOROWICZ kann die Tatsache, daß die bestehende kleine Längsfalte seiner Zeichnungen 9 und 10 auf der Seite a¹ stärker sich einbuchtet als bei a² aus mechanischen Prinzipien nicht ableiten und darum schweben alle weiteren Schlüsse völlig in der Luft (s. S. 349 der KANTOROWICZschen Arbeit).

sein könne. Diese Drehung verläuft im Sinne der angenommenen Achsendrehung. GOETTE hat auch bei *Petromyzon* eine solche Darmdrehung nachgewiesen, die MAAS bei *Myxine*, wo der Spiraldarm fehlt, vermißt hat. Nach RÜCKERTS Lehre würde also der Spiraldarm durch spirale Aufrollung des epithelialen Darmrohres zustande kommen. Auch die Rollfalte und die Spiralfalte von *Petromyzon* könnten ursächlich vielleicht auf eine Spiraldrehung des Darmes zurückgeführt werden. In dem Falle wäre bei der „Rollfalte“ sekundäres Wachstum erfolgt.



Textfig. 68. Drei aufeinander folgende Entwicklungsstadien des Spiraldarms von *Pristiurus* nach RÜCKERT (aus HALLER). *dg* Dottergang, *gb* Gallenblase, *pc* Pankreas, *gg* Ductus choledochus.

Bekanntlich hat RÜCKERT seinen Beobachtungen eine mechanische Erklärung folgen lassen. Da der Rumpfdarm zwischen dem unnachgiebigen Pylorus und der soliden Kloake embryonal gleichsam fixiert ist und andererseits der den Darm umspannende Peritonealschlauch ein gewisses Ausdehnungshindernis für ihn bedeutet, meinte RÜCKERT, daß man nur ein Längswachstum des Darmrohres innerhalb des oben am Pylorus unten an der Kloake befestigten Peritonealschlauches anzunehmen brauche, um sich die Entstehung des Spiraldarmes zu erklären, „wie ein Gummischlauch, den man in ein zylindrisches Glasgefäß einschiebt, sich windet, sobald sein vorangeschobenes Ende den Boden berührt und vom anderen Ende aus neue Teile nachgeschoben werden“;

so soll auch das Darmrohr sich spiral rollen.

Schon OPPEL hat sich gegen diese Erklärung mit Recht gewandt. Denn bei dieser Erklärung müssen ja in der zweiten Darmhälfte Gegenspiralen zu denen der oralen Hälfte erwartet werden, die indessen fehlen. RÜCKERT hat sich mit der Annahme

helfen wollen, daß das lange Zeit hindurch solide Stück hinter dem Spiraldarm diese Gegendrehung wohl aufnahm, und die „eine Zeitlang in hohem Grade“ gestörte, sonst regelmäßig radiäre Stellung der Epithelzellen dieser Gegend als Zeichen dafür ausgelegt; aber so einfach ist es nicht begründet, warum bei *Chlamydoselachus* gerade $4\frac{1}{4}$ Spiralwindungen fortblieben, warum zwei bei *Lepidosteus* usw. Dazu frage ich mich, warum haben dann nicht alle Wirbeltiere einen Spiraldarm, denn dieselben mechanischen Zustände, die RÜCKERT annimmt, bestehen da auch? Auch hier haben wir den festen Pylorus und den After, auch hier das hemmende Peritonealrohr und das Längenwachstum des Darmes!

Der Fehler RÜCKERTS dürfte in einer bedeutenden Überschätzung mechanischer Prozesse liegen und einer Unterschätzung der Tatsache der Vererbung.

Wir brauchen nach meiner Ansicht nicht den Mechanismus RÜCKERTS. Das Bestehen der Spiralen ohne Gegenspiralen läßt sich leicht begreiflich machen, geht man einmal von ganz anderen Befunden aus. In c unserer Windungsschemata (S. 541) wählen wir ein Ausgangsstadium. Stellen wir uns ein weiteres Wachstum der zweiten Darmbiegung in der Richtung auf den ersten Darmschenkel vor, so gelangen wir leicht, falls dabei der zweite Schenkel etwas dorsalwärts rückt, zu einem Zustand f, wie ihn RATHKE von *Atherina Boyeri* (Teil II, Textfig. 74) abgebildet hat. Windet sich der dritte Schenkel bei weiterem Wachstum etwa auch, so entsteht ein Befund, wie ich ihn bei *Crenilabrus mediterraneus* fand (Teil II, Textfig. 108). Bei mehrmaliger Wiederholung des Vorganges entsteht das Bild des Schemas g. Wie man sieht, besteht hier ein spiralgewundener Darm, der nicht durch RÜCKERTS Mechanismus zustande kam. Streckt sich noch obendrein die Bauchhöhle und wird sehr eng, so drücken sich die Spiraltouren eng zusammen, wie im Schema h. Durch Druck der Windungen gegeneinander konnte im Lauf der Zeit das Peritoneum an den sich bedeckenden Teilen zum Schwund geraten. Ein kompliziert entstandener Peritonealschlauch überzieht einfach nun das Konvolut der Spiralwindungen, deren Muskulatur miteinander in Verbindung tritt und schließlich eine ziemlich einheitliche Muskelmasse als Wand des Ganzen entstehen ließ. Solches Ineinanderwachsen der Muskulatur ist ja nichts so Besonderes, wir haben es bei den Chondrosteern in den Appendices pyloricae ja deutlich noch vor uns! Am fertigen Spiraldarm ist die Muskulatur recht kompliziert und es fragt sich,

ob diese Befunde sich nicht eher aus einer Verschmelzung von Darmwindungen ableiten lassen als von der gewöhnlichen Muskulatur etwa der Teleosteerdärme. Eine Histogenese der Darmwand fehlt uns noch. Sie wird vielleicht viel Licht in die Phylogenie des Spiraldarmes werfen können.

Ich bin weit entfernt davon, mit meiner Ableitung des Spiraldarmes ein Dogma vortragen zu wollen. Sicherlich wird mancher Kritik Anlaß geboten, zumal von entwicklungsgeschichtlicher Seite wird man gern zu abfälliger Beurteilung bereit sein. Sollte dieser Kritik mindestens der Versuch einer besseren phyletischen Ableitung des Spiraldarmes angeschlossen werden, so wird es mich freuen. Im übrigen aber ist den Vertretern der Entwicklungsgeschichte zu sagen, daß ein Anhänger des von OPPEL, KEIBEL und anderen so gern abgetanen biogenetischen Grundgesetzes nicht erwartet, im ontogenetischen Geschehen eine Parallele der Stammesgeschichte ohne weiteres zu sehen. Von einer phylogenetischen Ableitung des Spiraldarmes aus einem einfachen Darm wird man immer verlangen müssen, daß sie von fertigen erwachsenen Därmen ausgeht und zeigt, wie sie umgebildet werden konnten bis zum heutigen Spiraldarm!

Zweifellos ist das Alter des Spiraldarmes ein ungemein hohes und Abweichungen der Ontogenie vom Wege der Stammesgeschichte sind zu erwarten. Aus diesem Grunde darf die Ontogenie auch nur mit Vorsicht benutzt werden, was bei der Lückenhaftigkeit vergleichend anatomischen Materials um so mehr zu beklagen bleibt.

Die Appendices als Anpassungserscheinungen des Darmes an die räumlichen Bedingungen der Bauchhöhle.

Als eine Anpassung des Darmkanales an die Form und Größe und die physikalischen Zustände der Bauchhöhle darf man aber außer den typischen Darmwindungen und dem durch Vererbung auf gewisse Gruppen überkommenen Spiraldarm auch sicherlich die Appendices pyloricae betrachten. Vom Rumpfdarmanfang her dringen sie in jeden freien Spalt der Bauchhöhle ein und vermögen da weit mehr zu leisten als etwa eine Darmschlinge, die größeren Raum beanspruchen muß. Bald sind diese Appendices weit, bald eng, bald kurz, bald lang, bald gerade, bald leicht gewunden, bald

winkelig geknickt wie bei den Trigliden und anderen. Sie dringen in das Pankreas ein, das weit älter ist als sie, und zersprengen es in zahlreiche feine Züge und machen so aus dem nur bei Fischen ohne Appendices bisher gefundenen „kompakten“ Pankreas das diffuse, das fast allen Fischen zukommt. Sie lagern sich in die Spalträume der Leberlappen und zwischen die Darmwindungen, sie keilen sich zwischen Magen und Darm ein, ständig die Darmoberfläche vergrößernd und immer unter genauester Ausnutzung der räumlichen Verhältnisse. So meine ich, hat man das Vorkommen der Appendices bei den Fischen zu beurteilen. Es stellen die Pfortneranhänge eine Anpassung des Rumpfdarmes an die Bauchhöhlengröße und Form dar, und sind bedingt durch die Schwimmbewegung der Fische. Gerade unter den agilsten Formen treten meist die kompliziertesten Darmverhältnisse zutage. Somit würden die Appendices pyloricae nach meiner Meinung neben den Darmwindungen und neben den Spiraldärmen rangieren. Keine dieser drei Anpassungsformen schließt die andere aus. WIEDERSHEIM hat wie andere vor ihm, die Spiraldärme als analoge Gebilde der Appendices bezeichnet. Diese Annahme läßt sich in der Form nicht halten, was ja oft genug von anderer Seite betont ist. Einmal hat *Amia* mit seinen meist $4\frac{1}{2}$ Spiraltouren im Spiraldarm keine Appendices pyloricae, während *Acipenser* mit neun Touren einen Gipfel in der Appendices-Entfaltung bedeutet. Dann aber kennen wir ja in *Polypterus*, *Calamichthys*, *Laemargus borealis* und *Laemargus rostratus* Arten, die trotz sehr hoch entwickelter Spiraldärme — besonders gilt das von *Laemargus*! — Appendices aufweisen. Es schließen sich Appendices und Spiraldarm absolut nicht aus, ebensowenig, wie Windungszahl und Windungstypus Appendices ausschließen. Der lange Darm von *Chanos arabicus*, der achtfache Körperlänge erreicht, zeigt noch etwa 20 Pfortneranhänge, die oft zwei, manchmal aber gar drei gespaltene sind! Der noch längere Darm von *Chanos lubina* hat noch längere Appendices als die anderen *Chanos*-Arten, auch noch zahlreichere. Und die Befunde an anderen Fischen, ich nenne nur *Mugil chelo*, *auratus*, *cephalus*, *Prochilodus*, *Distichodus* und *Citharinus*, beweisen klar, daß es sich dabei keineswegs um ein vereinzelt Vorkommen handelt.

Fragen wir uns nun aber, warum ist gerade der Rumpfdarm-anfang der Sitz solcher Blinddärme geworden, die die Oberfläche vergrößern?

Auch das läßt sich wohl erklären. Die Leistungen des Rumpfdarmanfanges sind die größten.

Die ersten Divertikel aber entstanden wohl, weil der Darm in der Bauchhöhle in seinem Bestreben, an Länge oder Weite zuzunehmen, keinen anderen Ausweg hatte, als sich von hinten her um den muskulösen Pförtner herum in kranialer Richtung wulstartig vorzustülpen, wobei nur jene Teile des Wulstes sich besser entwickeln konnten, die nicht gegen die Leber, das Pankreas oder die Bauchwand stießen und dadurch am Wachstum verhindert wurden. Bei Pleuronectiden bekommt man noch leicht den Eindruck, als seien die Appendices hier nichts als bevorzugte Teile eines solchen Wulstes um das Vorderdarmende. Das resistente Vorderdarmende wäre ein Hemmschuh für den wachsenden Darm. Bei dieser Ansicht ist es verständlich, warum wir ausnahmslos sofort hinter dem Pylorus die Pförtneranhänge beginnen sehen, warum zwischen ihnen und dem Pylorus nie ein Zwischenstück besteht. So ist auch einleuchtend, warum die Lage vom Ductus choledochus nicht in bestimmter Weise zu den Appendices sich befindet, warum der Ductus bald vor, bald zwischen, bald hinter den Appendices mündet, bald in eine Appendix hinein sich öffnet. Die „Krauzbildner“ dürfen unter den Appendices phylogenetisch die ältesten sein. Oft haben aber auch spätere Darmteile die Fähigkeit erhalten, Appendices zu entwickeln. Dann fanden wir diese Fähigkeit nicht an eine bestimmte Darmstelle (dorsal, ventral, rechts, links) gebunden, sondern an die Stelle, die durch anliegende Organe am wenigsten gedrückt wird (*Coregonus oxyrhynchus*!). Auch der Büschelbau ist raumsparend. Nur die segmentale Stellung der Appendices pyloricae mancher Clupeiden, die ich auf motorische Funktionen unbekannter Art schieben möchte, finden wohl keinerlei Erklärung auf diese Art.

Nun ist aber, bei allem Betonen von physikalischen Einflüssen auf das Vorhandensein und die Ausbildung der Appendices pyloricae der Fische, es keineswegs meine Ansicht, daß solche Einflüsse allein die Ursache der im zweiten Teil dieser Untersuchungen über das Darmsystem der Fische und Dipnoer beschriebenen Rumpfdarmbefunde sind. Wie bereits früher betont, spielt auch am Darmsystem ein anderer Faktor die übergeordnete Rolle und das ist die Vererbung. Niemals geht über der Anpassung der phyletische Typus verloren. Wie der Darm eines exquisiten menschlichen Vegetariers niemals den Typus seiner weniger spezialisierten Mitmenschen verwischen kann, so hat auch

ein Nahrungswechsel, wie er im Verlauf der historischen Entwicklung der einzelnen Fischtypen fraglos sehr oft erfolgt ist, nicht den Typus selbst zerstört. Die Darmlänge hat geschwankt, manchmal wohl auch die Form der Bauchhöhle. Oft mögen beide in gleichem Sinne sich verändert haben, oft aber auch in verschiedenem, es wurde etwa der Darm länger, die Bauchhöhle kürzer, es traten dann notwendige Änderungen im Darmverlauf und seiner Ausbildung zutage. Oder andere Bauchorgane nahmen eine stärkere Entwicklung unter dem Einfluß neuer Lebensbedingungen an, so etwa der Magen, die Schwimmblase oder die Geschlechtsorgane. Ihr starkes Wachstum nahm dem Darm Raum fort. Nicht kompliziert genug darf man sich das Jetzt im Darmsystem in seinem Zustandekommen vorstellen. Die Geschichte mit all ihren Rätseln wirkt übermächtig neben der Gegenwart der Leistung. Niemals wird die Leistung eines Organs dem experimentierenden Physiologen restlos sagen können, warum das betreffende Organ so und nicht anders arbeitet, niemals kann der Morphologe seine Aufgabe darin erschöpft sehen, die Beziehungen zwischen Organ und Funktion zu erfassen. Es bedarf nur einiger Vergleichsobjekte, derart arbeitende Naturforscher von der Lächerlichkeit einer unhistorischen Betrachtungsweise zu überzeugen. Man kann nicht den Darm eines herbivoren Tieres aus der jetzigen Funktion verstehen wollen, denn er stellt ja nichts dar als eine Anpassung der Zustände seiner Vorfahren, seines Phylon, an eine pflanzliche Ernährung und doch entfernt nicht „den“ herbivoren Darmbau!

Die alten Richtlinien der stammesgeschichtlichen Entwicklung aufzuspüren, muß darum für die Zukunft das energische Ziel des Morphologen sein und damit HUMBOLDTS Wort, daß das Sein in seinem Umfang und innerem Sein vollständig erst als ein Gewordenes erkannt werde, in der Praxis der Forschung Anwendung finden.

Vergangenheit und Gegenwart enthüllt aber in Einem die vergleichende Methode. Sie lehrt uns, daß Typen der Organisation auch im Darmsystem klar hervortreten, wo man vielfach meinte, auf sie verzichten zu müssen. Diese Typen sind schon nach heutiger Kenntnis vielfach auf einen Kreis von Fischen verteilt, die als mehrminder nahe verwandt betrachtet werden auf Grund von Kriterien, die man anderen Organsystemen entnommen hat. Die Vergleichung aber läßt auch das Spezielle nur als Variation eines ererbten Grundplans erscheinen, deren Ursache teils aus

phylogenetisch junger Zeit, teils wohl sogar aus der Gegenwart der formbestimmenden Funktion abzuleiten sind. Diese Methode muß uns auch in der Betrachtung des Darmsystems in Zukunft davor bewahren, nur in der Funktion die Erklärung der Form zu finden oder die Form durch die Funktion allein verstehen zu wollen. Weit wichtiger als der Einfluß der Funktion bleibt auch hier stets das konservative Prinzip der Vererbung.

Literatur.

Außer der im Teil II angegebenen Literatur wurde benutzt:

- 1) BRANDT und RATZEBURG, Medizinische Zoologie, Bd. I und II. Berlin 1829—33.
- 2) ALESSANDRINI, Observations sur le pancréas des poissons. Ann. science natur., T. 29. Paris 1839.
- 3) BROCKMANN, De pancreate piscium, Inaug.-Diss. Rostock, 1846.
- 4) BERNARD, Mémoire sur le pancréas et sur la rôle du suc pancréatique etc. Suppl. aux Compt. rend de l'Acad., des sc., Tome I. Paris 1856.
- 5) LEGOUIS, Recherches sur les tubes de Weber et sur le pancréas des poissons osseux. Annales des sciences nat. Zool., T. 17 u. 18. 1873.
- 6) KRUKENBERG, Versuche zur vergleichenden Physiologie der Verdauung mit besonderer Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Fischen.
Ders., Vergleichend physiologische Beiträge zur Kenntnis der Verdauungsvorgänge.
Beides: Untersuchungen aus dem physiologischen Institut d. Univ. Heidelberg, Vol. I u. II. 1878—1882.
- 8) BLANCHARD, Sur les fonctions der appendices pyloriques, Bulletin de la Soc. Zool. de France, T. VIII. 1883.
- 9) DEKKER, Zur Physiologie des Fischdarmes, Festschrift für KÖLLIKER Leipzig 1887.
- 10) LAGUESSE, Développement du pancréas chez les poissons osseux. Compt. rend. de la Soc. de biol. Année 41, Sér. 9, T. 1. Paris 1889.
- 11) GOETTE, Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges. Hamburg u. Leipzig 1890.
- 12) LAGUESSE, Pancréas intrahépatique chez les poissons. Compt. rend. hebdomad. Soc. de biol. Année 43, Sér. 9. T. 3. Paris 1891.
- 13) Ders., Structure du pancréas et pancréas intrahépatique chez les poissons. Compt. rend. de l'Acad. des sciences, T. 112. Paris 1891.
- 14) EBERTH und MÜLLER, Untersuchungen über das Pankreas. Zeitschrift f. wiss. Zool., Suppl.- Bd. LIII. 1892.

- 15) LAGUESSE, Sur les bourgeons-pancréatiques accessoires et l'origine du canal pancréatique chez les poissons. *Compt. rend. de la Soc. biol. Année 45, Sér. 9, Tome V. Paris 1893.*
- 16) STÖHR, Die Entwicklung von Leber und Pankreas der Forelle. *Anat. Anzeiger 1893.*
- 17) GÖPPERT, Die Entwicklung des Pankreas der Teleosteer. *Morph. Jahrbuch XX. 1893.*
- 18) LAGUESSE, Développement du pancréas chez les poissons osseux. *Journal de l'anatomie et de physiologie, Bd. XXX. 1894.*
- 19) FISCHINGER, Beiträge zur Kenntnis des Pankreas. *Inaug.-Diss. München 1895.*
- 20) DIAMARE, I corpusculi surrenali di Stannius ed i corpi del cave abdominale dei Teleostei. *Boll. d. Soc. dei natur. di Napoli, Vol. IX, Anno 9. 1895.*
- 21) KANTOROWICZ, Über Bau und Entwicklung des Spiraldarmes der Selachier. *Zeitschrift für Naturwissenschaft, Bd. LXX. 1897.*
- 22) KULTSCHITZKY, Zur Frage über den Bau des Darmkanals. *Archiv f. mikr. Anat., Bd. XLIX. 1897.*
- 23) OPPEL, Verdauungsapparat in: *Ergebniss der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1898.*
- 24) MASSARI, Sul pancreas di pesci. *Rend. R. Acad. dei Lincei, Vol. VII, Fasc. 5. Rom 1898.*
- 25) DIAMARE, Studiî comparativi sulle isole di LANGERHANS del pancreas. *Internationale Monatsschrift f. Anat. u. Phys., Bd. XVI. 1899.*
- 26) Ders., Sul valore anatomico e morfologico delle isole di LANGERHANS, *Anat. Anzeiger, Bd. XVI. 1899.*
- 27) BOUDOY, Recherches sur la valeur physiologique des tubes pyloriques de quelques Téléostéens. *Compt. rend. de l'acad. des sciences, T. CXXXVIII, 1899.*
- 28) Ders., Action du suc des tubes pyloriques de la truite sur la fibrine. *Compt. rend. de la soc. de biol. 1899.*
- 29) Ders., Du rôle des tubes pyloriques dans la digestion chez les Téléostéens. *Archives de Zool. expérim. et général, 3. Série, T. VII. 1899.*
- 30) OPPEL, Verdauungsapparat in *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte. 1900.*
- 31) REDEKE, Aanteekeningen over den bouw van het maagdarms lijmolies der Selachiers. *Tijdschrift d. Ned. Dierk Vereen. (2), Dl. VI, Afe. 4). 1900.*
- 32) NEUVILLE, L'intestin valvulaire de la Chimère monstrueuse. *Bulletin de la Soc. philom. de Paris. 1900/1901, Nr. 3/4. Paris 1901.*
- 33) WEBER, Où passe chez les vertébrés adultes la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen? *Compt. rend. soc. biol., Tome LV. 1903.*
- 34) RENNIE, The epithelial islets of the pancréas in Teleostes *Quart. Journal of microsc. N. S. 191. 1904,*

- 35) BIZZOZERO, Sur le régénération de l'épithélium intestinal chez les poissons. Archiv. Ital. de Biol., Vol. XLI. 1904.
- 36) NEUMAYER, Die Entwicklung des Darmkanales, von Lunge, Leber, Milz und Pankreas bei *Ceratodus Forsteri*. Denkschriften d. med.-nat. Gesellschaft Jena, Bd. IV. 1904.
- 37) KRÜGER, Untersuchungen über das Pankreas der Knochenfische. Wiss. Meeresuntersuchungen, N. F., Bd. VIII, Abteilung Kiel. 1905.
- 38) SUNDBIK, Über das Bindegewebe des Fischdarmes unter besonderer Berücksichtigung von Oppels *Stratum compactum*. Anat. Anzeiger, Bd. XXX. 1907.
- 39) BIEDERMANN, Die Aufnahme, Verarbeitung und Assimilation der Nahrung. WINTERSTEINs Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. II. Jena 1911.
- 40) HILZHEIMER, Handbuch der Biologie der Wirbeltiere. Stuttgart 1913.