

## Inhaltsverzeichnis.

Teilnehmer . . . . .	5
Tagesordnung . . . . .	5

### Erste Sitzung.

Eröffnung und Ansprachen . . . . .	7
Geschäftsbericht des Schriftführers . . . . .	7
Th. Boveri: Über die Konstitution der chromatischen Kernsubstanz . . . . .	10
R. Hesse: Über den Bau der Stäbchen und Zapfen der Wirbeltiere. (Mit 3 Figuren im Text.) . . . . .	33
E. Teichmann: Die frühe Entwicklung der Cephalopoden. (Mit 11 Figuren im Text.) . . . . .	42

### Zweite Sitzung.

F. Richters: Die Eier und Eiablage der Tardigraden . . . . .	53
Gräfin M. v. Linden: Das rote Pigment der Vanessen, seine Entstehung und Bedeutung für den Stoffwechsel. (Mit Tafel I.) . . . . .	53

### Dritte Sitzung.

Bericht der Rechnungsrevisoren . . . . .	65
Wahl des nächsten Versammlungsortes . . . . .	65
Bericht des Generalredakteurs des »Tierreichs«. . . . .	66
C. Chun: Über Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden. (Mit 14 Figuren im Text.) . . . . .	67
O. zur Strassen: Über die Mechanik der Epithelbildung. (Mit 6 Figuren im Text.) . . . . .	91
H. Schauinsland: Übersicht über die Entwicklung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten . . . . .	112

### Vierte Sitzung.

E. Wasmann: Die Thorakalanhänge der <i>Termitoxeniidae</i> , ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung. (Mit 12 Figuren auf Tafel II u. III.) . . . . .	113
---	-----

### Fünfte Sitzung.

R. Kossmann: Über die Anheftung des Discoplacentariereies auf der Gebärmutterwand. (Mit 1 Figur im Text.) . . . . .	121
E. Bresslau: Die Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen des süßen Wassers und ihre biologische Bedeutung. (Mit 2 Figuren im Text.) . . . . .	126

L. Plate: Über die äußere Form eines Säugetier-Cyklops. (Mit 6 Figuren auf Tafel IV.) . . . . .	139
L. Plate: Beiträge zur Technik des Sammelns, der Konservierung und der Aufstellung biologischer Gruppen mariner Tiere . . . . .	143
Chr. Schröder: Über experimentell erzielte Instinktvariationen . . . . .	158
Beratung über die Gründung fachwissenschaftlicher Sektionen . . . . .	166
K. Thon: Die neuen Exkretionsorgane bei der Hydrachniden-Familie <i>Limn-charidae</i> Kr. . . . .	166

### Demonstrationen.

Hesse, Stäbchen und Zapfen der Wirbeltieraugen . . . . .	169
Doflein, Augen der Tiefseekrabben . . . . .	169
Neumayer, a) Fibrillenpräparate nach Apáthys Methode . . . . .	169
b) Plattenmodelle der Entwicklung des Kopfskeletts von <i>Bdellostoma</i> . . . . .	169
Chun, a) Augen und Leuchtorgane von Tiefsee-Cephalopoden . . . . .	169
b) Die sog. Leuchtpapillen der Prachtfinken. . . . .	169
Wasmann, a) Präparate aus der Entwicklung von <i>Termitoxenia</i> und anderer Formen . . . . .	169
b) Thorakalanhänge von <i>Termitoxenia</i> . . . . .	169
Spemann, Experimentelle Erzeugung von Triocephalie und Cyklopie . . . . .	169
Plate, Ein cyklopischer Säugetierembryo . . . . .	169
Gräfin v. Linden, Das rote Pigment der Vanessen in seiner Bedeutung für den Stoffwechsel . . . . .	169
Schröder, Experimentell erzeugte Instinktvariationen . . . . .	169
Schauinsland, Übersicht über die Entwicklung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten. . . . .	169
Richters, Über die Eier und Eiablage der Tardigraden . . . . .	169
Bresslau, Über Eier, Eiablage und Entwicklung der Rhabdocölen . . . . .	169
Zarnick, Exkretionsorgane von <i>Amphioxus</i> . . . . .	169

### Anhang.

Verzeichnis der Mitglieder . . . . .	170
--------------------------------------	-----

Gallenpigment durch die mitgeteilten Untersuchungsergebnisse für ziemlich erwiesen halte, so stehe ich mit dieser Ansicht durchaus nicht vereinzelt da. Schon GAUTIER<sup>1</sup> teilt uns mit, daß er Chlorophyll und Bilirubin auf Grund seiner Untersuchungen für zwei sehr nahe verwandte Körper halte, die auch gleich gefärbte Oxydationsstufen geben.

Ganz besonders sind es indessen die neuesten chemischen Untersuchungen von NENCHI und KÜSTER, welche die bestehende Kluft zwischen den beiden wichtigen respiratorischen Pigmenten, dem Chlorophyll und dem Hämoglobin, sicher überbrückt und gezeigt haben, daß beide Farbstoffe durch ihre gleichartigen Derivate eng verbunden sind.

Von diesem Gesichtspunkte ausgehend, können uns auch die Beziehungen des roten Vanessenpigments, welche vom Chlorophyll zum Hämoglobin oder doch zu den Farbstoffen der Hämatinreihe hinüberführen, nicht sonderlich überraschen, denn sie stempeln den Farbstoff ja mit zu einem zweiten Glied in der Kette, welche die pflanzlichen Pigmente bereits mit den tierischen Farbstoffen verbindet.

---

### Dritte Sitzung.

Mittwoch den 3. Juni 9 bis 1 Uhr.

**Bericht der Revisoren** über die von ihnen vorgenommene Prüfung der Rechnungen des Schriftführers, die für richtig befunden werden, worauf die Versammlung Entlastung erteilt.

#### Wahl des nächsten Versammlungsortes.

Herr Prof. BLOCHMANN erneuert die vorjährige Einladung nach Tübingen und Prof. HÄCKER schließt daran die Aufforderung zu einem eintägigen Verweilen in Stuttgart. Außerdem liegt eine Einladung von Prof. LENZ in Lübeck vor. Die Versammlung beschließt, im Jahre 1904 die Versammlung während der Pfingstwoche in Tübingen abzuhalten und nimmt mit Dank für die freundliche Einladung Lübeck für eine der nächsten Versammlungen in Aussicht.

---

<sup>1</sup> GAUTIER, ARM., Sur la Chlorophylle. Compt. rend. T. 89. 1879.

## Bericht des Generalredakteurs des Tierreichs

Herrn Prof. F. E. SCHULZE (Berlin)

über die Fortschritte des Unternehmens.

Meine geehrten Herren!

Seit unsrer letzten Jahresversammlung sind zwei Lieferungen des »Tierreich« im Buchhandel erschienen. Die 16., welche im Juli vorigen Jahres ausgegeben ist, bringt die 42 Bogen umfassende Bearbeitung der Pneumonopomen-Familie *Cyclophoridae* durch Herrn KOBELT und behandelt in 7 Unterfamilien 61 Gattungen mit mehr als 1800 Arten. Da sich die Bestimmungstabellen leider nur bis zu den Gattungen herab durchführen ließen, so tritt dafür hier eine nach geographischen Regionen geordnete Übersicht sämtlicher Arten nebst einer Verbreitungskarte ein.

Die 18. Lieferung, welche die 16 Bogen starke Bearbeitung dreier untereinander naheverwandter Vogelfamilien, der Pariden, Sittiden und Certhiiden, durch Herrn HELLMAYR enthält, bringt auf dem Titelblatte zum ersten Male die durch die Übernahme des ganzen Werkes von der Berliner Akademie bedingten Veränderungen zum Ausdruck, worauf auch in einem besonderen Vorworte hingewiesen ist. Durch die Bereitwilligkeit des Herrn Verlegers ließ sich die Zahl der Abbildungen so weit ausdehnen, daß zur Charakteristik jeder Gattung eine oder mehrere bildliche Darstellungen, in der Regel Kopf, Flügel und Fuß, in den Text eingefügt werden konnten. Zum ersten Male sind hier ferner die auf dem Berliner Internationalen Zoologen-Kongresse definitiv festgestellten Nomenklaturregeln, welche übrigens mit den Regeln der Deutschen Zoologischen Gesellschaft nahezu übereinstimmen, zu Grunde gelegt.

Die 19. Lieferung, welche die Bearbeitung der Tetractinelliden durch Herrn VON LENDENFELD enthalten wird, ist nahezu fertig gedruckt.

In Vorbereitung befinden sich: die Nemertinen von Herrn BÜRGER und der erste Teil der Amphipoden von Herrn STEBBING.

Wer Gelegenheit hat, die zuletzt erschienenen Hefte des »Tierreich« genauer zu studieren und etwa mit den ersten zu vergleichen, wird sich überzeugen können, daß jetzt die formale Revision des Textes, besonders die Kontrolle der Zitate und die Richtigstellung der Gattungs- und Artnamen nach den neueren Nomenklaturregeln, bedeutend sorgfältiger hat durchgeführt werden können als früher. Dazu hat außer der wachsenden Erfahrung und Routine der Redaktion hauptsächlich der Umstand beigetragen, daß Herr Professor

VON MAEHRENTHAL, welcher ja vorwiegend mit der formalen Textrevision betraut ist, nunmehr als fest angestellter wissenschaftlicher Beamter der Akademie seine ganze Arbeitskraft dem Unternehmen widmen kann.

Im Namen der Gesellschaft sprach der Herr Vorsitzende zu den bei der Bearbeitung des Tierreichs gemachten großen Fortschritten noch ganz besondere Anerkennung aus und stattete dem Generalredakteur Herrn Professor F. E. SCHULZE den Dank der D. Z. G. dafür ab, daß er auch unter den jetzigen veränderten Verhältnissen der Versammlung seinen Bericht vorlegte.

Hierauf gab Herr Professor BOVERI den zweiten Teil seines Referats über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns (vgl. S. 10) und es folgte sodann der

Vortrag des Herrn Prof. CARL CHUN (Leipzig):

### Über Leuchtorgane und Augen von Tiefsee-Cephalopoden.

Mit 14 Figuren im Text.

#### 1. Die Leuchtorgane.

Die Phosphoreszenz der Cephalopoden wurde von VERANY (Céhalop. Médit. 1851, p. 116) im September 1834 bei Nizza entdeckt. Er schildert mit enthusiastischen Worten die prächtige Färbung von *Histioteuthis Bonelliana* und hebt hierbei speziell hervor, daß die merkwürdigen blauen Flecke, welche die Ventralfläche des Mantels und der Arme bedecken, bei Nacht phosphoreszieren. Das Leuchten ähnlicher Flecke vermochte er auch bei der zweiten von ihm beschriebenen Art, nämlich bei *Histioteuthis Rüppelli* (p. 119) wahrzunehmen. Seit jener Zeit scheinen lebende Exemplare dieses mächtigen Cephalopoden, der bei der Tiefenfischerei der Nizzaner Fischer bisweilen in die Netze gerät, nicht mehr in die Hände eines Zoologen gelangt zu sein, da in keiner späteren Beschreibung die Phosphoreszenz Erwähnung findet. Erst auf der Fahrt der »Valdivia« hatten wir Gelegenheit, bei einem Vertreter der neuen Gattung *Thaumatolampas* die noch zu erwähnenden Organe in schwach phosphorischem Scheine erglügen zu sehen. Das sind freilich nur wenige tatsächliche Beobachtungen, aber es hieße die Skepsis zu weit treiben, wenn wir ähnlich gestalteten Organen bei verschiedenen Cephalopodenfamilien die Fähigkeit der Phosphoreszenz absprechen wollten.

Über den feineren Bau der in Rede stehenden Gebilde sind wir freilich eingehender orientiert als über ihren physiologischen Wert.

Insbesondere waren es zwei um die Kenntnisse der Cephalopoden verdiente Forscher, nämlich JOUBIN und HOYLE, welche von 1893 an eine Reihe wertvoller Mitteilungen über die Leuchtorgane der Cephalopoden veröffentlichten. Sie knüpften zunächst an die Organe von *Histioteuthis* an und zogen dann verwandte Formen, so z. B. die Gattung *Calliteuthis*, in Betracht. JOUBIN schilderte dann späterhin diejenigen von *Chiroteuthis*, *Chiroteuthopsis* und *Abralia*, während HOYLE neuerdings diejenigen von *Enoploteuthis* (*Pterygioteuthis*) *margaritifera* eingehender darstellte. Da ich Gelegenheit fand, nicht nur an den erwähnten Gattungen die Angaben meiner Vorgänger zu prüfen, sondern auch eine Reihe neuer Formen, die wir auf unsrer Tiefsee-Expedition sammelten, zu untersuchen, so gestatte ich mir einen kurzen Überblick über die Ergebnisse zu liefern. Eine genauere Darstellung der Befunde wird in dem Reisewerke der Tiefsee-Expedition bei Gelegenheit der Schilderung der Cephalopoden erfolgen.

Was zunächst die Verbreitung der Leuchtorgane bei Cephalopoden anbelangt, so verdient hervorgehoben zu werden, daß wir noch keinen Oktopoden kennen, der Leuchtorgane besitzt. Auch unter den Dekapoden scheinen sie den gesamten Myopsiden und einigen Familien der Oigopsiden zu fehlen. Nachgewiesen sind sie bisher von folgenden vier Familien der Oigopsiden

*Enoploteuthidae*,  
*Histioteuthidae*,  
*Chiroteuthidae*,  
*Cranchiadae*.

Dazu gesellen sich nach meinen Untersuchungen noch die  
*Bathyteuthidae*  
und die neue Familie der  
*Thaumatolampadidae*.

Was nun die Verteilung der Organe anbelangt, so hat sie bereits PFEFFER in seiner systematischen Übersicht der Oigopsiden angegeben und teilweise mit gutem Erfolg für die systematische Gliederung der Gruppen benutzt. Es sei daher nur hervorgehoben, daß selten die Organe über die gesamte Manteloberfläche und über die Arme gleichmäßig verbreitet sind. So finde ich es wenigstens bei einer neuen Art von *Mastigoteuthis*, deren ganzer Körper mit dicht gedrängten kegelförmig über die Haut hervorragenden Papillen besät ist. Es ist mir freilich in diesem Falle zweifelhaft, ob es sich um wirkliche Leuchtorgane handelt, da ihnen alle später noch zu erwähnenden charakteristischen Nebenapparate fehlen. Sonst läßt sich eine gewisse Bevorzugung der Ventralfläche nicht bestreiten, insofern die Organe bald auf die Baucharme beschränkt sind (*Chiroteuthis*), bald in geraden

oder in schrägen Reihen die Unterseite des Mantels, den Trichter, die ventrale Kopfregion und die unteren Armpaare besetzen. Wenn sie in geringer Zahl entwickelt sind, so zeigen sie meist eine symmetrische Anordnung, was freilich nicht ausschließt, daß gelegentlich sinnfällige Asymmetrien obwalten. So finde ich z. B., was freilich den früheren Beobachtern entging, daß bei *Calliteuthis* und *Histioteuthis* die Hautorgane im Umkreis des rechten Auges reich entwickelt sind, am linken aber fehlen, oder doch nur spärlich auftreten. Eine auffällige Abweichung von der Bevorzugung der Ventralfläche durch Leuchtorgane macht lediglich die Gattung *Bathyteuthis*, insofern die bisher unbekannt gebliebenen sechs Leuchtorgane derselben an der Basis der dorsalwärts gerichteten Armpaare liegen, den Ventralarmen aber fehlen.

Außer den bisher erwähnten Hautorganen sind bei vielen Gattungen besondere Augenorgane ausgebildet, welche wiederum fast ausnahmslos der Ventralfläche des Bulbus aufsitzen. Sie sind so auffällig, daß sie schon in alten Abbildungen dargestellt werden. Bei den Cranchiaden wurden sie von GRANT (1833) bemerkt und bei den Enopteuthiden wurde bereits RÜPPELL (1844) auf die Augenorgane von *Enopteuthis margaritifera* aufmerksam. Gewöhnlich sind sie jederseits in der Fünffzahl entwickelt; nur bei der eben erwähnten *Enopteuthis margaritifera* zählt HOYLE (1902) deren neun und bei einer neuen Art derselben Gattung finde ich zehn Organe von verschiedener Größe ausgebildet. Den Histioteuthiden, Bathyteuthiden und (nach den bisherigen Berichten) den Chiroteuthiden fehlen sie. Nach meinen Befunden kommen sie indessen auch der zuletzt erwähnten Familie zu. Bei der Untersuchung eines von uns im westlichen Indischen Ozean erbeuteten und prächtig erhaltenen Exemplars von *Chiroteuthis Picteti* fielen mir auf der Ventralfläche der großen Augenbulben zahlreiche in drei Reihen angeordnete Leuchtorgane auf. Da JOUBIN, der die genannte Art aufstellte, keine Augenorgane erwähnt, so erbat ich mir zum Vergleich die Typen aus dem Genfer Museum und konnte an denselben ebenso deutlich wie bei unserem Exemplar die Leuchtorgane nachweisen. Sie sind in der Zahl von 24 ausgebildet und gleichfalls in drei Reihen angeordnet. Bei dem großen von der Tiefsee-Expedition erbeuteten Exemplar verbreitern sich die Organe derart, daß sie teilweise zusammenfließen und eine genaue Zählung erschweren. Diese Wahrnehmung veranlaßte mich, den mittelländischen *Chiroteuthis Veranyi* auf das Vorkommen von Augenorganen hin zu untersuchen. Es ergab sich denn auch, daß ihm derartige Organe nicht fehlen. Sie fließen zu zwei ventral gelagerten Längsstreifen zusammen, zwischen denen noch einzelne isolierte Organe

auftreten. Am lebenden Tier müssen sie sofort auffallen, da sie schon bei dem konservierten Exemplar deutlich durch die gallertige Haut durchschimmern. Tatsächlich hat denn auch der treffliche VERANY diese bemerkenswerten Flecke und Streifen auf seiner Figur (1851, Taf. 39) dargestellt.

Während man früherhin nur die auf der Körperoberfläche liegenden Hautorgane und die eben erwähnten Augenorgane kannte, so sind wir durch die Wahrnehmungen auf der Tiefsee-Expedition mit zwei neuen Kategorien von Organen vertraut geworden. Zunächst mit Tentakel-Organen, welche in geringer Zahl (auf jedem Tentakel zu zweien) bei der Gattung *Thaumatomlampas* ausgebildet sind. Zu ihnen gesellt sich noch eine vierte Kategorie von Organen, die ich als Bauchorgane bezeichne. Wenn sie bisher übersehen wurden, so hat dies wesentlich darin seinen Grund, daß sie nur am lebenden Tier durch die durchsichtige Bauchdecke schimmern, bei konservierten Exemplaren aber von außen nicht wahrnehmbar sind. Wir haben sie gleichfalls bei *Thaumatomlampas* bemerkt und späterhin hat sie HOYLE bei *Enoploteuthis* (*Pterygioteuthis*) nachgewiesen. Der erstern Gattung kommen sie in der Achtzahl zu, der letztern nach den Angaben von HOYLE in der Neunzahl. Die Bauchorgane sind die größten Leuchtorgane, welche wir unter den Cephalopoden kennen und stellen bei ihrem ansehnlichen Umfang eine höchst bemerkenswerte und auffällige Zugabe dar. Sie verteilen sich stets derart, daß zwei Organe, die ich Analorgane nennen will, dicht hinter dem After liegen, während zwei andere in der Nähe der Kiemenbasis als Kiemenorgane gelegen sind. Die übrigen Ventralorgane liegen teils unpaar in der Medialebene, teils symmetrisch verteilt in dem Körperabschnitt zwischen den Kiemen und dem Analorgan. Wie ich beiläufig erwähnen will, so finde ich bei einer neuen Art von *Pterygioteuthis* ein kleines unpaares Organ, das dicht vor dem zugespitzten Körperende dem Gladius aufliegt.

Während die genannten Ventralorgane bisher nur von den zwei erwähnten Gattungen bekannt waren (ich habe sie von *Thaumatomlampas* in meiner Reisebeschreibung »Aus den Tiefen des Weltmeeres«, 2. Auflage 1902, p. 570 dargestellt), so bin ich bei der Untersuchung des großen *Chiroteuthis Picteti* auf linsengroße Organe aufmerksam geworden, welche wiederum hinter dem After dem Tintenbeutel aufliegen. Auch bei *Chiroteuthis Veranyi* vermochte ich sie nachzuweisen und durch mikroskopische Untersuchung mich zu überzeugen, daß es sich tatsächlich um Organe handelt, die in ihren wesentlichen Zügen mit den auf den Ventralarmen entwickelten übereinstimmen. Ich kann wiederum mit Genugtuung hervorheben,

= *dygosthumbis*

daß VERANY diese ansehnlichen Organe durch die Haut durchschimmern sah und sie auf seiner früher erwähnten Figur als Flecke abbildete. Auch einem spätern Beobachter, nämlich WEISS (1888), der zum ersten Male eine anatomische Darstellung von *Chiroteuthis* gab, sind sie nicht entgangen, freilich aber als accessorische Nidamentaldrüsen gedeutet worden.

Was nun den Bau der Cephalopoden-Leuchtorgane anbelangt, so erlaube ich mir ohne Eingehen in das Detail eine allgemeine Übersicht über die oft recht fremdartigen Strukturen zu geben.

Die Leuchtsubstanz, um gleich mit dem wichtigsten Bestandteil der Leuchtorgane zu beginnen, erweist sich durchaus nicht einheitlich gebildet. Bei *Thaumatolampas* besteht sie aus polyedrischen stark lichtbrechenden Zellen, welche kugelige Kerne mit deutlichen Kernkörperchen aufweisen. Sie werden von Blutkapillaren umspinnen und weisen einen homogenen Inhalt auf, in dem bisweilen hellere Vakuolen auftreten. Während sie sich hier scharf voneinander abheben, so verschmelzen bei *Chiroteuthopsis* die wenigen, aber verhältnismäßig großen Zellen des Leuchtkörpers teilweise miteinander. Bei *Pterygioteuthis* geht die Verschmelzung so weit, daß Zellgrenzen nicht mehr nachweisbar sind und eine feinkörnige plasmatische Substanz vorliegt, in der zahlreiche Kerne von verschiedener Größe verteilt sind.

In anderen Fällen fasern sich die Zellen auf und geben Anlaß zur Bildung eines aus Fasergewebe bestehenden Leuchtkörpers. Am schönsten läßt sich dieses Verhalten bei *Calliteuthis* (Fig. 1) beobachten. Die Zellen ordnen sich hier radiär im Zentrum des Leuchtorgans an und lassen an ihrem basalen Abschnitt noch eine Abgrenzung gegen benachbarte Zellen erkennen. In dieser verbreiterten Basis liegt der große kugelige Kern, während der nach dem Zentrum des Leuchtkörpers gerichtete Zellenabschnitt sich fein auffasert. Bei *Bathyteuthis* und in dem großen Analorgan von *Chiroteuthis* (Fig. 3) finde ich gleichfalls die Leuchtsubstanz aus Fasern mit anliegenden Kernen gebildet. Im letztern Falle ist der Leuchtkörper als kompakte Masse nur im trichterförmigen Innenabschnitt des Organs enthalten; von hier aus verzweigt er sich unter Bildung netzförmiger Anastomosen innerhalb der das Organ erfüllenden Gallerte.

Am verwickeltesten gestalten sich die Verhältnisse bei *Abralia* und *Abraliopsis* (Fig. 4). JOUBIN machte bereits darauf aufmerksam, daß im Zentrum des Leuchtorgans von *Abralia* ein kugelig stark lichtbrechender Körper gelegen ist, der konzentrische Streifen aufweist. Bei einer aus dem Indischen Ozean stammenden Art finde ich diesen Körper aus zwei ungleich großen halbmondförmig gestal-

teten Hälften aufgebaut, die ähnlich wie bei einem Sattelgelenk im rechten Winkel sich kreuzen. Auch der Gattung *Abrialopsis* kommen derartige Gebilde zu. Sie fallen wiederum durch ihren Glanz auf und besitzen meist eiförmige Gestalt. Umgeben werden sie von einer

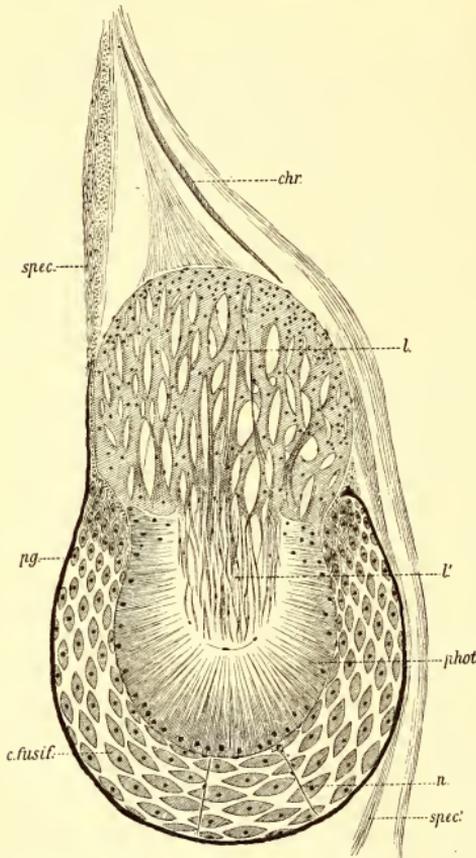


Fig. 1. Längsschnitt durch ein Leuchtorgan von *Calliteuthis reversa*. Rechts die Außenfläche des Organs. *phot.* Leuchtkörper. *c.fusif.* Spindelzellen (Reflektor). *pg.* Pigmenthülle. *l.* Linse. *l'* zentraler Teil der Linse. *n.* Nerven. *spec.* Spiegel. *spec'* Distalabschnitt des dem darunterliegenden Organ zugehörigen Spiegels. *chr.* Chromatophore vor der Außenfläche des Spiegels.

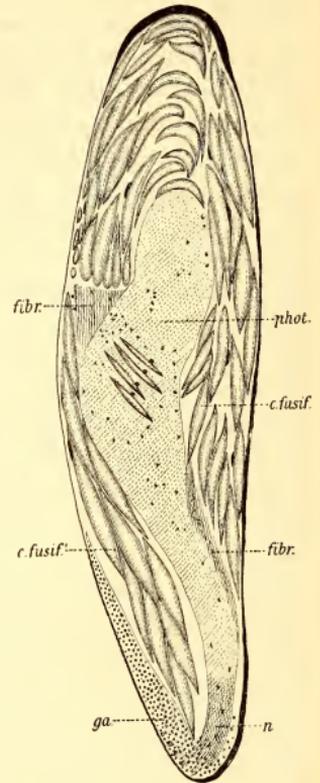


Fig. 2. Größeres Augenorgan von *Pterygioteuthis*. Links die Außenfläche, rechts die mit Pigment überzogene Innenfläche des stark abgeplatteten Organs. *phot.* Leuchtkörper. *c.fusif.* Spindelzellen. *c.fusif.'* Spindelzellen der Außenfläche. *ga.* Leuchtganglion. *n.* Nerv. *fibr.* Faserstränge.

plasmatischen Substanz mit zahlreichen Kernen, an der niemals, wie es JOUBIN von *Abrialia* zeichnet, scharfe Zellkonturen nachweisbar sind. Die Entwicklungsgeschichte dieser Körper, welche an die sogenannten Streifenkörper in den Leuchtorganen der Euphausiden

erinnern, vermochte ich bei *Abraliopsis* zu verfolgen. Es ergibt sich, daß sie aus Zellen entstehen, welche miteinander verschmelzen und schließlich ihrer Kerne verlustig gehen. Dies gilt speziell für die Augenorgane von *Abraliopsis*, während in den Hautorganen derselben Gattung die Kerne unregelmäßig gebuchtet zwischen dem vakuolisierten Inhalt der miteinander verschmelzenden Zellen erhalten bleiben.

In seltenen Fällen macht der Leuchtkörper den einzigen Inhalt des Leuchtorgans aus. So ist es z. B. an dem unteren Tentakelorgan von *Thaumatolampas* der Fall, wo nur noch eine etwas verdichtete Bindegewebehülle den mächtigen nahezu 2 mm langen und im Zentrum des Tentakels gelegenen Leuchtkörper umgibt. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle gesellen sich Nebenapparate hinzu, unter denen wir zunächst der Pigmenthülle gedenken wollen. Sie fehlt sehr selten oder wird durch das Pigment benachbarter Organe ersetzt. So vermisste ich z. B. eine besondere Pigmenthülle an dem dem Tintenbeutel aufliegenden Analorgan von *Chiroteuthis* und an den fünf Augenorganen von *Thaumatolampas* und *Abraliopsis*, wo das Retinapigment als Ersatz eintritt. Das Pigment wird entweder von Pigmentzellen mit deutlichen Kernen abgeschieden, oder, wie es JOUBIN bereits anschaulich von *Abralia* darstellte, durch Chromatophoren geliefert, die sich bisweilen in ganz bestimmter Zahl im Umkreis der Leuchtorgane anordnen (Fig. 4, *Abraliopsis*). Da die Organe nicht durch Muskeln gedreht werden können, so deutet die von Pigment freie Partie des Organs zugleich die Richtung an, in welcher der Lichtkegel austritt. Im allgemeinen ist die dem Körperinnern zugewendete Fläche der Organe mit Pigment belegt, doch können, wie wir späterhin von *Chiroteuthopsis* ausführen werden, interessante Abweichungen von der Regel sich finden. An den Analorganen von *Pterygioteuthis* und *Thaumatolampas*, welche die Form einer Granate aufweisen, ist das Pigment derart angeordnet, daß der Lichtkegel in der Richtung der Längsachse des Organs gegen Trichter und Kopf entsendet wird.

Der Pigmenthülle lagert häufig nach innen ein die Lichtstrahlen reflektierendes Tapetum auf. Seine Anwesenheit verrät sich schon bei der Betrachtung der Organe von außen durch den stark irisierenden bzw. perlmutterartigen Glanz der Organe. Es wird in den meisten Fällen von polyedrischen Zellen gebildet, die dicht mit stark lichtbrechenden Körnern gefüllt sind und nur schwer ihre Kerne erkennen lassen. In besonders dicker Lage finde ich es an den Analorganen (Fig. 3 *tap*), aber auch in einigen Augenorganen von *Thaumatolampas* entwickelt.

Neben diesen Körnerzellen können indessen entschieden auch faserige Gewebe als Reflektoren wirken. Dies trifft z. B. für *Abra-liopsis* (Fig. 4 *refl.*) zu, wo, ähnlich wie in den Leuchtorganen der Euphausiden, Reflektoren zwischen die Leuchtsubstanz und die Pigmenthülle eingeschaltet sind. Sie bestehen aus Lamellen, welche wie die

Schalen einer Zwiebel konzentrisch ineinander geschichtet sind, teilweise aber auch parallel nebeneinander verstreichen. Zwischen diesen Lamellen sind längliche Kerne nachweisbar.

Die Erwähnung dieser Fasersysteme mag Anlaß bieten, nunmehr einer Gruppe von Zellen zu gedenken, deren Funktion nicht in allen Fällen klarliegt. Diese merkwürdigen, von den ersten Beobachtern bereits erwähnten Zellen will ich Spindelzellen nennen. Es handelt sich bei ihnen um polyedrische Zellen, welche in ihrem Innern einen stark lichtbrechenden homogenen Körper bergen, dem der Kern sich dicht anschmiegt. Meist ist dieser Einschluß spindelförmig gestaltet und bisweilen gestreift, oft jedoch besitzt er auch unregelmäßige Gestalt. Bisweilen erscheint der Zellrest nur als eine schmale Hülle des Spindelkörpers, während in anderen Fällen ein ansehnlicher Teil der Zelle nicht in die Bildung des lichtbrechenden, mit Farbstoffen intensiv sich tingierenden Körpers aufgeht und dann besonders deutlich die polyedrischen Konturen mit den benachbarten Zellen erkennen läßt.

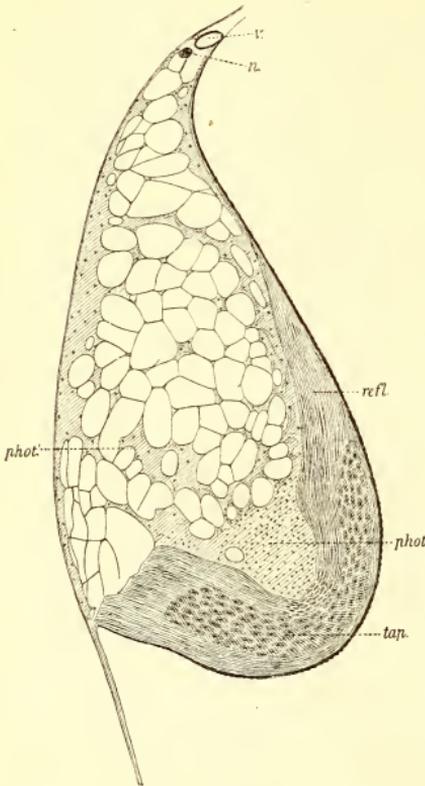


Fig. 3. Längsschnitt durch das Analorgan von *Chiroteuthis Veranyi*. *phot.* Zentraler Leuchtkörper. *phot.*<sup>1</sup> Peripherer, reichverästelter Teil des Leuchtkörpers. *refl.* Reflektor. *tap.* Tapetum. *n.* Querschnitt des großen Gefäßes. *v.* Querschnitt des großen Gefäßes.

In manchen Fällen mögen diese Zellen die Rolle von Reflektoren spielen. Dies dürfte z. B. für die Histioteuthiden zutreffen, wo, wie es schon JOURNIN darstellte, die Spindelzellen in regelmäßig sich durchschneidenden Kurven zwischen Leuchtkörper und Pigmenthülle eingelagert sind (Fig. 1 *c. fusif.*). In andern Fällen

wiederum liegen sie nach außen vor dem Leuchtkörper und können dann die Rolle einer Cornea oder einer Linse übernehmen (Fig. 6). Schließlich kommt es auch vor, daß das ganze Leuchtorgan von ihnen umgeben wird, oder daß sich einzelne losgelöste Spindelzellen mitten in die Leuchtsubstanz hineindrängen. In den Augenorganen von *Pterygioteuthis* wird der Leuchtkörper durch eine kompakte Lage von Spindelzellen in eine äußere und in eine zentrale Schicht zerlegt; beide Schichten werden an den Seitenwandungen des Leuchtorgans durch eine dünne schalenförmige Faserlage in Verbindung gesetzt. In allen diesen Fällen ist es tatsächlich nicht leicht, ohne Beobachtung

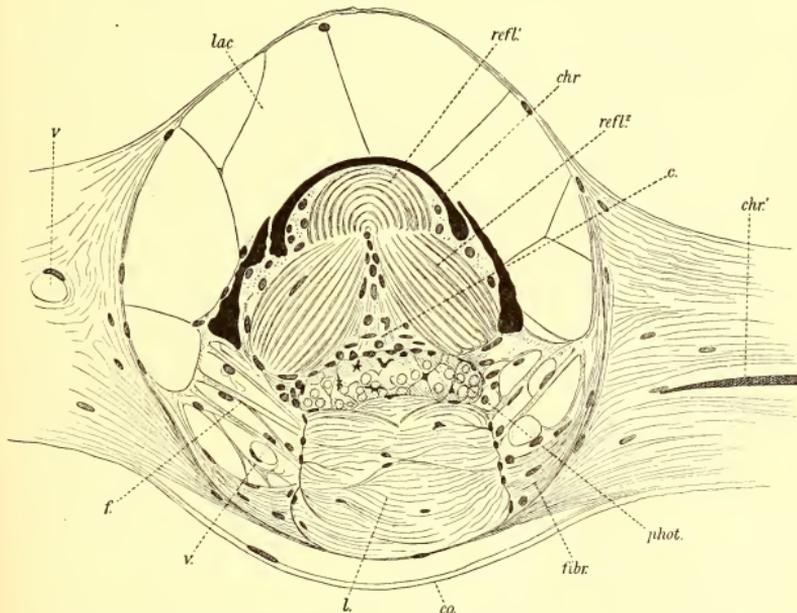


Fig. 4. Schnitt durch ein Hautorgan von *Abraliopsis*. *phot.* Leuchtkörper mit verästelten Kernen. *c.* Zentrales Plasma mit Kernen. *refl.¹* Zentrale Partie des Reflektors. *refl.²* Seitliche Partie des Reflektors. *chr.* Aus Chromatophoren gebildeter Pigmentmantel. *chr.¹* Chromatophore der Haut. *l.* Linse. *lac.* Lakunäre Räume, welche die Hinterfläche und Seitenwandungen des Organs umgeben. *f.* Stärkere Fasern der Seitenwand. *fibr.* Feinere an die Linse herantretende Fasern. *v.* Gefäße. *co.* Äußerste Schicht der Haut (Cornea).

am lebenden Organismus die Funktion der in Rede stehenden Zellen zu beurteilen. Auf eine recht ansprechende Wirkung derselben werden wir freilich im Laufe der Darstellung noch zurückkommen.

Bisweilen ziehen sich die Linsenzellen so lang aus, dass sie faserförmige Gestalt annehmen und zu jenen eigentümlichen Gebilden hingleiten, welche in den Augenorganen von *Abraliopsis* (Fig. 5) und in den Ventralorganen von *Thaumatolampas* (Fig. 8) auftreten. Es

handelt sich hier um mehr oder minder lange Fasern, die bisweilen bandförmig gestaltet sind und einen langen seitlich anliegenden Kern aufweisen. In den Ventralorganen von *Thaumtolampas*, wo diese Fasern mit Ausnahme der Analorgane als ein mächtiges Polster auf der Außenseite des Leuchtorgans gelegen sind, handelt es sich um seidenglänzende Fasern, denen mehrere Kerne anliegen. Sie strahlen dicht gedrängt radiär aus und besitzen eine derartige Resistenz, daß unfehlbar das Mikrotommesser bei dem Schneiden der Organe ausgleitet und das Objekt zerreißt.

In manchen Fällen hat der vom Leuchtkörper entsendete Lichtkegel eine vorgelagerte Linse zu passieren. Am deutlichsten ist eine solche bei *Abralia* ausgebildet und ihr entsprechen ähnliche Bildungen bei *Abraliopsis*, *Histioteuthis* und *Calliteuthis*. Bei *Calliteuthis* (Fig. 1) wird die Linse durch ein Maschenwerk kräftiger Balkenfasern hergestellt, welche netzförmig miteinander anastomosieren. Bei einer indischen *Abralia* finde ich die Linse aus langgestreckten radiär divergierenden Zellen hergestellt, die eine gewisse Ähnlichkeit mit den Linsenfasern der Wirbeltiere besitzen. Anders bei *Abraliopsis*, wo die Linse unregelmäßig gestaltete kleine Kerne aufweist und einen faserigen Bau erkennen läßt (Fig. 4 l). Da hier das ganze Leben hindurch neue Leuchtorgane angelegt werden, so läßt sich ihre Entwicklung gelegentlich beobachten, wobei es sich ergibt, daß ursprünglich der Leuchtkörper und die Linsenanlage einen zentralen Zellpfropf darstellen, der durch große ovale Kerne charakterisiert ist. Das zur Linse sich umgestaltende Zellmaterial, in dem keine deutlichen Zellkonturen nachweisbar sind, ist später durch blasse Kerne ausgezeichnet, zwischen denen dann allmählich die wirtelförmig sich verzweigenden Fasern auftreten.

Endlich sei noch einer bis jetzt nur bei *Histioteuthis* und *Calliteuthis* nachgewiesenen Nebeneinrichtung gedacht, die in Gestalt eines reflektierenden Spiegels vor dem Leuchtorgan, und zwar stets auf der dem Kopf zugewendeten Partie auftritt. Der Spiegel (Fig. 1 spec.), den schon VERANY wahrgenommen hatte, ist schwach parabolisch gekrümmt und setzt sich aus feinen Fasern zusammen, die an der Innenfläche des Leuchtorgans, wie es bereits JOUBIN richtig bei *Histioteuthis* darstellte, in die sich auffasernden obersten Linsenzellen übergehen. Bei *Calliteuthis* verstreichen die den Spiegel bildenden Faserstränge von einem Leuchtorgan zum andern und zwar derart, daß sie von der Innenfläche des unteren resp. hinteren Organs an die Außenfläche des oberen bzw. vorderen herantreten.

Am Schluß dieser allgemeinen Skizze dürfte wohl darauf hingewiesen werden, daß meist im Umkreis der Leuchtorgane das Binde-

gewebe sich etwas verdichtet und eine freilich nicht immer nachweisbare Hülle bildet. Vor allem aber sei bemerkt, daß die Organe durch ihren Reichtum an Blutgefäßen und an Nerven charakterisiert sind. Die Gefäßversorgung kann eine so ausgiebige sein, dass innerhalb des Leuchtkörpers ein wahres Wundernetz von Kapillaren zur Ausbildung gelangt. Ein solches tritt z. B. in den Organen von *Bathyteuthis*, *Thaumatolampas* und am ausgiebigsten entwickelt in dem großen Analorgan von *Chiroteuthis* auf. In letzterem Falle lassen sich starke zuführende und abführende Gefäßäste nachweisen, welche durch den netzförmig verästelten Teil des Leuchtkörpers vordringen und sich schließlich in ein Gewirr feinsten Kapillaren auflösen.

Mit nur wenigen Ausnahmen ist es mir stets gelungen, eine Innervierung des Leuchtkörpers nachzuweisen. JOUBIN und HOYLE haben eine solche bereits bei *Histioteuthis* erkannt, insofern hier Nervenäste in den Basalteil des Organs eindringen, den aus Spindelzellen gebildeten Reflektor geradeswegs durchsetzen, um dann an den Leuchtkörper heranzutreten. Denselben Weg schlagen feinere Fasern ein, die ich bei *Calliteuthis* und *Pterygioteuthis* stets deutlich wahrnehme. HOYLE hat bereits bei der letztgenannten Gattung auf diese Nervenfasern aufmerksam gemacht. Am schärfsten sind derartige nervöse Fasern in den Organen von *Thaumatolampas* nachweisbar. Hier vermochte ich sie, — vorab an den Analorganen — auf weite Strecken innerhalb des Leuchtkörpers zu verfolgen. Sie fallen durch ihren geraden Verlauf auf, teilen sich vielfach nach Eintritt in den Leuchtkörper und zerlegen sich schließlich in feinste Äste, deren Endigung sich freilich der Beobachtung entzieht.

Ich will diese Bemerkung über die Innervierung nicht abschließen, ohne noch einer Beobachtung zu gedenken, die ich freilich nur an den Augenorganen von *Pterygioteuthis* machte. Hier liegen nämlich unter der äußeren Schicht des Leuchtkörpers kleinere, zu einem dichten Haufen gedrängte Zellen, von denen ein kräftiges Fasersystem nach dem inneren Leuchtkörper ausstrahlt (Fig. 2 ga).

Die Kerne dieser Zellen stimmen so vollständig mit jenen von Ganglienzellen überein, daß ich fast geneigt bin, diese Zellgruppen als »Leuchtganglien« in Anspruch zu nehmen. Ich finde sie an allen Augenorganen von *Pterygioteuthis* in gleicher Lagerung ausgebildet, vermisse sie aber an den Augenorganen der übrigen leuchtenden Cephalopoden. Um deren Innervierung an einem speziellen Falle zu erörtern, so sei erwähnt, daß die einer Pigmenthülle entbehrenden Organe von *Abraliopsis* teils direkt der Nervenfaserschicht der Retina aufliegen, teils durch Knorpel von ihr getrennt sind. In letzterem Falle sieht man indessen deutlich, daß da, wo der Knorpel endet,

Faserstränge von der Retina sich abzweigen und zu dem Leuchtorgan verlaufen.

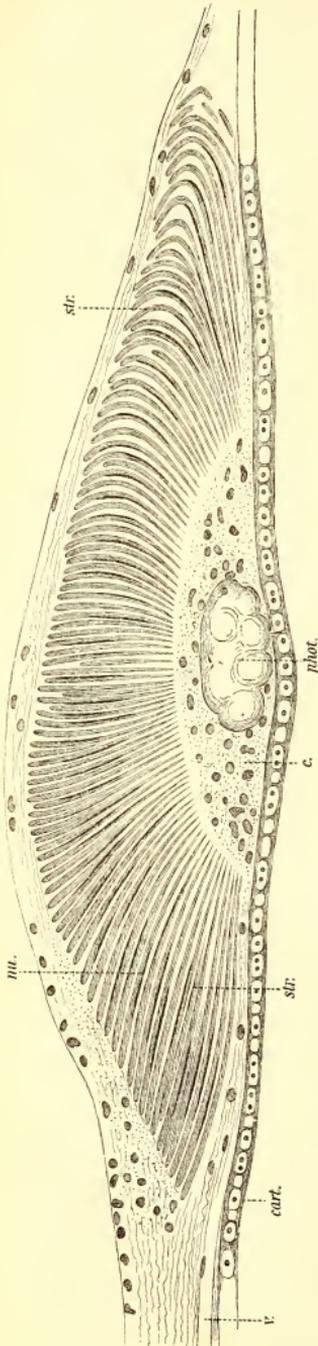


Fig. 5. Längsschnitt durch ein Augenorgan von *Abraliopsis*. *phot.* Homogener Leuchtkörper. *c.* Plasma mit eingestreuten Kernen. *str.* Radiärfasern. *nu.* Kerne der Radiärfasern. *v.* Gefäß. *cart.* Knorpel des Augenbulbus.

In unsern bisherigen Darlegungen hatten wir schon mehrfach Gelegenheit genommen, auf gewisse Unterschiede in dem Bau der Hautorgane und der Augenorgane bei einer und derselben Art hinzuweisen. Um diesen Dimorphismus der Leuchtorgane an einem speziellen Beispiel zu erläutern, so verweise ich auf die Abbildungen der Organe von *Abraliopsis* (Fig. 4 u. 5), welche auf den ersten Blick die auffälligsten Verschiedenheiten erkennen lassen. Die Augenorgane (Fig. 5) sind linsenförmig abgeplattet, entbehren der aus Chromatophoren gebildeten Pigmenthülle und lassen weiterhin eine Linse und die das Organ umgebenden lakunären Räume vermissen. Vor allen Dingen fällt bei ihnen eine äußere Lage von radiär ausstrahlenden Fasern (*str.*) auf, welche je einen langgezogenen Kern besitzen. An dem Leuchtkörper selbst ergeben sich insofern Verschiedenheiten, als in der leuchtenden Substanz keine Kerne nachweisbar sind. Aus alledem geht hervor, daß der Dimorphismus der Organe bei *Abraliopsis* weit sinnfälliger ausgeprägt ist, als bei *Pterygioteuthis*, wo HOYLE bereits auf gewisse Unterschiede aufmerksam machte.

Derselbe Forscher hat darauf hingewiesen, daß auch die Ventralorgane nicht ganz gleichartig gestaltet sind. In jenen Fällen, welche ich zu untersuchen Gelegenheit fand, gehen wiederum derartige Unterschiede viel weiter, als man bisher vermutete. Sie führen zur Ausbildung eines Polymorphismus der Leuchtorgane, wie er ähnlich

hochgradig entwickelt bis jetzt noch von keinem Organismus bekannt geworden ist. Ganz einzig steht in dieser Beziehung die wundervolle Gattung *Thaumatalampas* da. Sie besitzt im ganzen 22 Leuchtorgane, welche, wie ich finde, nach nicht weniger denn zehn verschiedenen Prinzipien gebaut sind. Was zunächst ihre Tentakelorgane anbelangt, so repräsentieren sie gewaltig entwickelte 2 mm lange ovale Gebilde, die im Zentrum der Tentakel liegend eine merkwürdige Umbildung an den betreffenden Stellen zu stande bringen. Der Tentakelnerv, sonst im Zentrum verlaufend und von rundem Querschnitt, wird peripher verlegt und bandförmig komprimiert. Die Muskulatur muß selbstverständlich diesem riesigen Organe Platz machen und erfährt eine aus der Figur ersichtliche Verlagerung. Während nun das untere Organ ausschließlich aus dem gewaltigen von polyedrischen Zellen gebildeten Leuchtkörper besteht, so zeigt das obere (Fig. 7) ein geradezu überraschendes Verhalten, insofern dem pigmentfreien zentralen Leuchtkörper etwas exzentrisch ein zweites Leuchtorgan aufliegt, welches durch eine dunkelbraune Pigmenthülle von ihm geschieden ist. Im Zentrum des letztgenannten Organs treten zwar auch die für *Thaumatalampas* charakteristischen Leuchtzellen auf, aber sie sind hinten von einem Tapetum umkleidet und nach außen von jenem fibrillären Radiensystem umgeben, dessen wir früherhin gedachten.

Zieht man nun die Augenorgane von *Thaumatalampas* in Betracht, so ergibt es sich, daß die fünf jederseits auftretenden Organe nach drei verschiedenen Prinzipien gebaut sind (Fig. 6). In der Mitte liegt ein wundervoll blau schimmerndes Organ, während die vier seitlichen Organe Perlmutterglanz aufweisen. Eine genauere Untersuchung ergibt, daß ihre Leuchtkörper symmetrisch zu dem mittleren Organ angeordnet sind. Die dem letzteren benachbarten zwei Organe besitzen einen lang

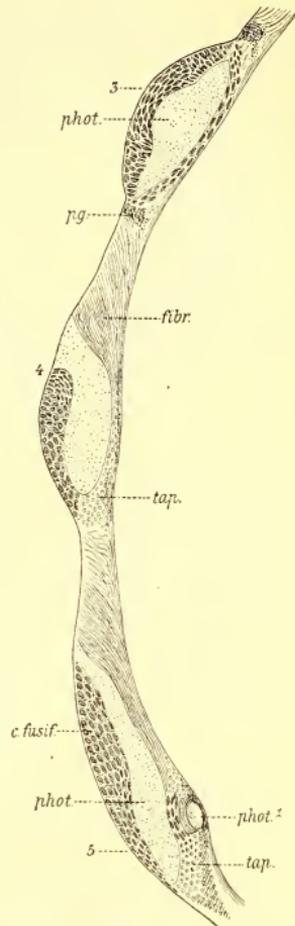


Fig. 6. Längsschnitt durch das mittlere (3) und die beiden untern (4 und 5) Augenorgane von *Thaumatalampas diadema*. Links die Außenflächen der Organe. *phot.* Leuchtkörper. *phot.*<sup>1</sup> kleines, unter dem Organ 5 gelegenes Leuchtorgan. *c. fusif.* Spindelzellen. *tap.* Tapetum. *pg.* Pigment im Umkreis des mittlern Organs 3. *fibr.* Feine Faserstränge.

gestreckten Leuchtkörper, der von einer Kappe linsenförmiger Zellen gedeckt wird.

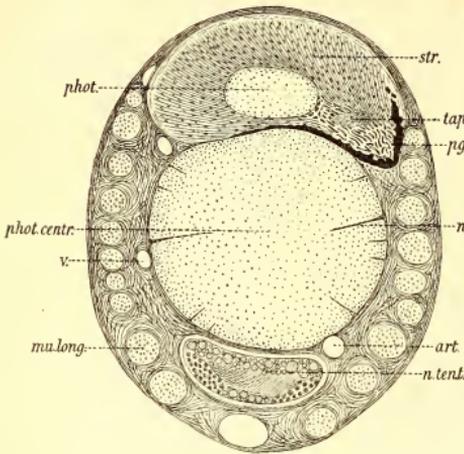


Fig. 7. Querschnitt durch den Tentakel von *Thaumatomalpas* in der Höhe des obern Leuchtorgans. *phot.cent.* Großes zentrales Leuchtorgan. *phot.* Leuchtkörper des peripheren Organs mit seinem fibrillären Radiensystem (*str.*), dem Tapetum (*tap.*) und der Pigmenthülle (*pg.*). *n.* Nerven des zentralen Organs. *n.tent.* Tentakelnerv. *mu.long.* Längsmuskeln. *art.* Arterie des Tentakels. *v.* Venen des Tentakels.

Der Leuchtkörper erreicht an der dem blauen Organ zugekehrten Seite die Oberfläche und wird hier von einer nur dünnen Ektoderm-lage überzogen. Ähnlich sind die beiden äußersten Organe gestaltet, aber sie unterscheiden sich von den benachbarten nicht nur dadurch, daß sie länger gestreckt sind, sondern vor allem auch durch die Ausstattung mit einem besonderen kleinen Leuchtorgan, welches unterhalb derselben am distalen Rande gelegen ist und von einem kleinen Kranze linsenförmiger Zellen umgeben wird. Von den erwähnten vier seitlichen Organen ist nun das mittlere Organ dadurch unterschieden, daß ein Tapetum fehlt und daß die Leuchtsubstanz allseitig — sowohl nach vorn wie nach hinten — von Linsenzellen in der aus der Figur ersichtlichen Anordnung umgeben wird.

Sind somit die Tentakelorgane und die Augenorgane nach fünf verschiedenen Prinzipien gebaut, so treten uns ähnliche Unterschiede

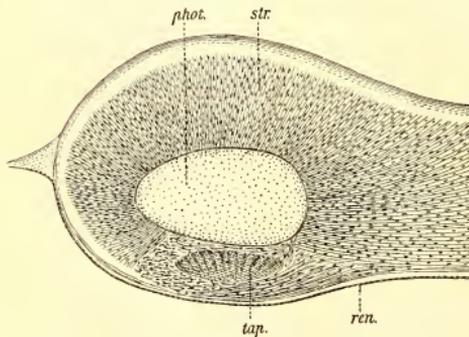


Fig. 8. Schnitt durch ein seitliches Ventralorgan von *Thaumatomalpas*. *phot.* Leuchtkörper. *str.* Fibrilläres Radiensystem. *tap.* Tapetum. *ren.* Epithel des Harnsacks.

auch bei den Bauchorganen entgegen. Im Speziellen sei nur erwähnt, daß die Analorgane nach außen von Linsenzellen bedeckt werden und durch einen umfangreichen Reflektor ausgezeichnet sind, der größtenteils aus Körnerzellen hergestellt wird. An den übrigen Ventralorganen (Fig. 8) fällt durchweg ein mächtiger, nach außen gewendeter Belag von seidenglänzenden Fasern auf. Im einzelnen zeigen sie freilich wiederum Unterschiede, die hier nicht im Detail

geschildert werden sollen; es sei nur erwähnt, daß lediglich die Kiemenorgane einen Pigmentmantel besitzen, während an den übrigen, schon äußerlich verschieden gestalteten Organen ein Tapetum bald fehlt, bald vorhanden ist.

Fragt man sich, welchen Sinn es denn habe, daß bei einem und demselben Tier eine relativ geringe Zahl von 22 Organen nicht weniger als zehn verschiedene Konstruktionsprinzipien erkennen läßt, unter denen wohl jene die merkwürdigsten sind, wo zwei Organe aufeinander geschachtelt sind (würde man diese vier Doppelorgane in Betracht ziehen, so erhielte man eine Gesamtzahl von 26 Leuchtorganen), so dürfte die Auffassung kaum zurückzuweisen sein, daß nicht nur die Intensität sondern auch die Qualität des Lichtes verschieden ist. Die Intensität des Lichtes läuft voraussichtlich dem Umfange des Leuchtkörpers und seiner Ausstattung mit Reflektoren und Linsen parallel. Zu allen in der früheren Darstellung erwähnten Nebenapparaten gesellen sich indessen noch verschiedene Einrichtungen, welche darauf hindeuten, daß auch die Farbe des Lichtes eine verschiedene ist. Am lebenden Tiere glänzen die mittleren Augenorgane prachtvoll ultramarinblau; das mittlere der fünf Ventralorgane strahlt himmelblau und die beiden Analorgane sind rubinrot gefärbt. Selbst an den konservierten Organen läßt sich dieser rubinrote Glanz nachweisen. Die Färbung knüpft hier an die Linsenzellen an, welche wie eine farbige Scheibe vor den Leuchtkörper eingeschaltet sind. Ich will nicht verfehlen, zu erwähnen, daß auch bei der indischen *Pterygioteuthis* die drei mittleren Augenorgane am lebenden Tier durch einen ultramarinblauen Ton ausgezeichnet sind. Die Annahme ist tatsächlich kaum von der Hand zu weisen, daß rotes und blaues Licht entsendet wird, wenn auch, wie ich hinzufügen muß, die schwache Phosphoreszenz einiger Organe von *Thaumtolampas* bei dem Konservieren in der Dunkelkammer keine verschiedenartige Färbung erkennen ließ. Es müßte einen geradezu feenhaften Anblick gewähren, wenn es einem Beobachter ermöglicht würde, eine lebenskräftige *Thaumtolampas* in voller Pracht erglühen zu sehen.

Aber auch bei sonstigen Cephalopoden sind Einrichtungen getroffen, welche nicht anders als mit der Entsendung farbigen Lichtes in Verbindung gebracht werden können. Bei *Calliteuthis* liegen nach außen vor dem Spiegel Chromatophoren, durch welche ein Teil der reflektierten Strahlen passieren muß. Ähnlich verhält es sich bei *Chiroteuthopsis*, wo die auf den Flossen und auf der Ventralfläche des Körpers in relativ geringer Zahl zerstreuten Organe nach außen von einer mit rosa Pigment erfüllten Chromatophore gedeckt werden. JOUBIN hat diese Organe als »œil thermoscopique« bezeichnet und

stellt sich vor, daß die Chromatophore die von außen kommenden Lichtstrahlen absorbiert, die Wärmestrahlen aber hindurchläßt, welche dann von den großen dahintergelegenen Zellen perzipiert werden. Was diese Auffassung anbelangt, so handelt es sich lediglich um eine Annahme, für welche der experimentelle Nachweis nicht erbracht ist. Wir könnten ebensogut die gesamte äußere Haut eines Cephalopoden als einen Filter betrachten, welcher die Lichtstrahlen zurückhält und die Wärmestrahlen durch irgend welche, für sie empfindlich gemachte Gewebe zur Wahrnehmung gelangen läßt. Meiner Auffassung nach handelt es sich bei dem »œil thermoscopique« von JOUBIN um ein Leuchtorgan, welches durch eine vorgelagerte bunte Scheibe, nämlich die rosa gefärbte Chromatophore, farbiges Licht entsendet. Da nach den Untersuchungen von STEINACH die Chromatophoren auf intensive Belichtung durch eine Expansion reagieren, so liegt die Annahme sehr nahe, daß sie während der Phosphoreszenz gleichfalls sich ausbreiten und nicht als absorbierende Pigmenthüllen, sondern als farbige Scheiben wirken.

Ich möchte am Schlusse dieser Darlegung nicht unterlassen, zu erwähnen, daß eine einseitige Beurteilung des biologischen Wertes der Leuchtorgane wohl kaum ihrer Bedeutung für den Organismus gerecht werden dürfte. In den meisten Fällen dürften sie als Lockmittel für Beutetiere Verwertung finden. Es läßt sich aber nicht in Abrede stellen, daß sie gleichzeitig durch ihre charakteristische Gruppierung dem Organismus eine bestimmte Zeichnung verleihen und das gegenseitige Auffinden der Geschlechter begünstigen. Eine derartige Bedeutung der Leuchtorgane hat BRAUER schon früher mir gegenüber geäußert und durch einige Abbildungen von Fischen illustriert, welche ich kürzlich veröffentlichte. Wenn es sich nunmehr auch im weiteren Umfange bestätigen sollte, daß sie farbiges Licht entsenden, so dürfte eine derartige Erscheinung wohl kaum in anderm Sinne gedeutet werden, als daß es sich wiederum um das erleichterte Erkennen der Geschlechter in den dunklen Tiefen handelt.

## 2. Die Augen.

Von dem normalen Cephalopodenaug, welches durch einen annähernd kugeligen resp. halbkugeligen Bulbus, durch eine gleichmäßig dicke Netzhaut, welche fast den ganzen Augenhintergrund ausfüllt, durch ein horizontal gestelltes Corpus epitheliale, das die zweigeteilte Linse erzeugt, und durch eine mit der Hauptachse annähernd zusammenfallende Sehachse charakterisiert ist, weichen die Augen einiger Tiefsee-Cephalopoden auffällig ab. Allerdings kommen

die im Nachstehenden zu schildernden Augenformen nicht allen Tiefsee-Cephalopoden zu, insofern die Augen der Grundbewohner — wenn auch enorm vergrößert — und diejenigen vieler pelagischer Tiefenformen im allgemeinen die kugelige Gestalt des Bulbus wahren. Merkwürdig umgewandelt bilden sie eine Auszeichnung für einige zum Teil längst bekannte Gattungen von pelagischen Tiefenformen, deren Augen indessen wegen des ungenügenden Erhaltungszustandes bisher kaum Beachtung fanden.

Zunächst äußert sich die Umbildung des Auges darin, daß sowohl bei pelagischen Oktopoden wie auch bei einigen Dekapoden aus den Familien der Chiroteuthiden und Cranchiaden das Auge Spindelform annimmt. Derartige, meist schräg stehende Augen kommen zum Beispiel der gallertigen Oktopodengattung *Bolitaena* (*Eledonella*) zu; sie finden sich ferner bei einigen Jugendformen von *Chiroteuthis* (*Doratopsis*) und bei verschiedenen Cranchiadengattungen, die mir freilich nur in jugendlichen Exemplaren vorliegen.

Zu ihnen gehört auch eine neue, der Gattung *Owenia* verwandte Form, welche durch auffällig lange Stielaugen charakterisiert ist. In den beistehenden Fig. 9 und 10 gebe ich einerseits eine Abbildung des ganzen Stielauges, andererseits einen durch die Längsachse des spindelförmigen Augenbulbus geführten Schnitt. Der breite Augenstiel ist unbeweglich und leicht gekrümmt; in sein Inneres setzt sich die Kopfleibeshöhle fort, durch welche zentral der ungewöhnlich langgestreckte Nervus

opticus verläuft, um unterhalb des Auges zu einem gewaltigen Augenganglion anzuschwellen. Es ist annähernd nierenförmig gestaltet, insofern eine von der Eintrittsstelle des Sehnerven ausgehende Furche eine unvollkommene Scheidung in zwei ungleiche Hälften bedingt.

In der gallertigen Wandung des Augenstieles verlaufen dorsal und ventral zwei schwächere Nerven. Der eine derselben entspringt in gleicher Höhe mit dem Opticus von der hinteren Seitenpartie des Hirns, der andre dagegen von der vorderen Ventralfläche. Es

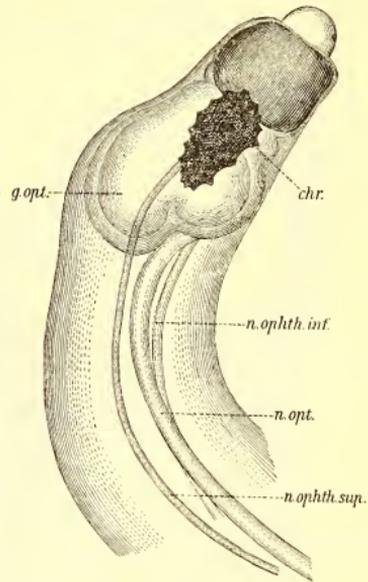


Fig. 9. Stielaug einer neuen Cranchiadengattung in dorsaler Ansicht. Der Augenbulbus zeigt sich von der Schmalseite.

*g. opt.* Ganglion opticum. *chr.* Große dorsale Chromatophore.  
*n. opt.* Sehnerv. *n. ophth. sup.* Nervus ophthalmicus superior.  
*n. ophth. inf.* Nervus ophthalmicus inferior.

entsprechen diese beiden Nerven den von CHÉRON als Nervus ophthalmicus superior und inferior bezeichneten Strängen. Beide sind ebenso wie der Sehnerv in ihrer ganzen Länge seitlich von einem ganglionären Zellstreifen belegt und werden, wie der Sehnerv, von je einem Blutgefäß begleitet. Sie senken sich in ein Ganglion ein, welches hufeisenförmig gestaltet, den Raum zwischen Augenganglion und Augenbulbus ausfüllt. Es entspricht in seiner Lagerung genau dem sogenannten »Weißer Körper« des Cephalopoden-Auges, den ich auf Grund meiner Befunde, wie dies auch schon in früheren Beschreibungen

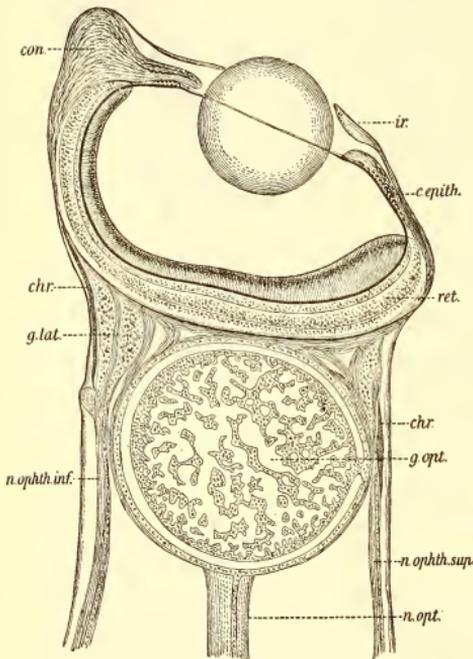


Fig. 10. Medianer Längsschnitt durch das Stielauge. *ret.* Retina. *c.epith.* Epithelkörper der Linse. *ir.* Iris. *con* Ventraler Kegel des Bulbus. *g.opt.* Ganglion opticum. *n. opt.* Nervus opticus. *g.lat.* Seitliches Ganglion (»Weißer Körper«). Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 9.

angedeutet wurde, für ein Ganglion halten möchte, das die Nebenapparate des Augenbulbus innerviert. Man sieht wenigstens an der uns vorliegenden Form, daß die Rami ophthalmici aus dem genannten Ganglion wieder austreten und sich an den Seitenwänden des Bulbus in Zweige auflösen. Was nun den Bulbus selbst anbelangt, so ist er seitlich komprimiert und erhält dadurch die schon erwähnte spindelförmige Gestalt. Er erscheint länger, als er tatsächlich ist, durch ein einseitig dem ventralwärts gerichteten Pole aufsitzendes Polster von Bindegewebsfasern mit einzelnen eingestreuten Muskeln. Derartige Polster treten auch bei einigen Jugendformen von *Chiroteuthis* (*Doratopsis*) bald einseitig, bald an beiden Polen des spindelförmigen Auges auf. Als eine weitere Auszeichnung des Bulbus mögen Chromatophoren erwähnt werden, von denen eine ungewöhnlich

große die Dorsalfäche des Auges deckt, zwei kleinere hingegen auf der Ventralfläche liegen. Wie der Medianschnitt lehrt, so liegt die Linse nicht mehr genau in der Hauptachse, sondern ein wenig ventralwärts verschoben. Vor allem aber fällt auf, daß die Netzhaut eine kontinuierliche Verlängerung ihrer Stäbchenlage nach der dorsalwärts gerichteten Fläche erkennen läßt. Hier endet sie in ziemlicher

Entfernung von dem Corpus epitheliale. Jene Zellenlage, welche GRENACHER als Pigmentepithel bezeichnete, ist also zwischen den Rändern der Retina und des Corpus epitheliale ansehnlich entwickelt.

Prüft man das eben geschilderte Stielauge genauer, so ergibt sich, daß es nicht radiär gebaut ist, sondern eine bilateral-symmetrische Form angenommen hat. Sie findet auch in der einseitigen Lagerung des Polsters und in der Gestalt der Iris insofern ihren Ausdruck, als die letztere dorsalwärts von der Kuppe des Polsters entspringt, ventralwärts jedoch sich verdickend auf die Mitte des Epithelkörpers übergreift.

Weit sinnfälliger als bei dem hier erwähnten Auge tritt die bilaterale Form an einem der bemerkenswertesten Tiefsee-Cephalopoden, nämlich

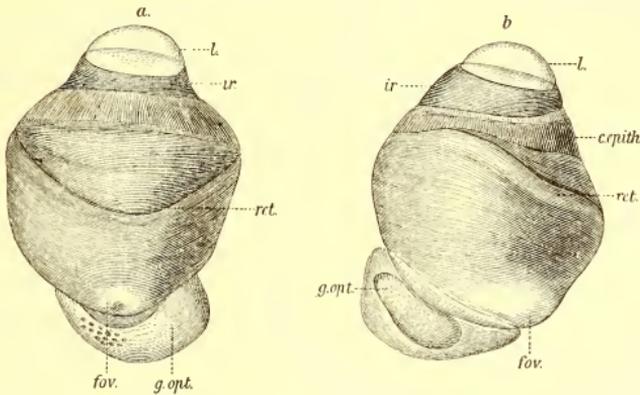


Fig. 11. Auge von *Bathyteuthis* in ventraler (a) und seitlicher (b) Ansicht.  
*l.* Linse. *ir.* Iris. *c.epith.* Epithelkörper der Linse. *ret.* Rand der Retina.  
*fov.* Fovea. *g.opt.* Augenganglion.

der von HOYLE und VERRILL als *Bathyteuthis* (*Benthoteuthis* Verr.) beschriebenen Gattung hervor. Präpariert man das relativ große Auge sorgfältig aus den es umgebenden Weichteilen heraus, so fällt schon bei der äußeren Betrachtung die bilaterale Grundform des Bulbus auf (Fig. 11a und b). Er ist seitlich komprimiert und auf der schräg nach oben gewendeten Dorsalfäche weniger ausgebuchtet, als auf der Ventralfläche. Die letztere springt, wie schon am unversehrten Tiere zu erkennen ist, dicht hinter dem Augenganglion leicht zapfenförmig vor (Fig. 11 *fov*). Die Iris ist auf der Dorsalfäche breiter als auf der Ventralfläche und eine über den Bulbus verstreichende Kontur, welche ventralwärts sich tief ausbuchtet (die Untersuchung ergibt, daß es sich um den Retinarand handelt), trägt gleichfalls dazu bei, dem Bulbus einen bilateralen Habitus aufzuprägen.

Führt man nun Schnitte durch das Auge, welche es genau in der Medianebene halbieren, so ergibt sich ein höchst eigenartiges Bild.

Die große kugelige Linse hat sich etwas nach der Dorsalseite verschoben und wird von einem stark verdickten Corpus epithiale umsäumt, welches namentlich an der Ventralfläche des Bulbus sich steil aufrichtet. Die Iris entspringt dorsalwärts vom Hinterrand des Corpus epithiale, tritt aber ventralwärts allmählich bis auf dessen Vorder- rand über. Die Wanderung der Linse hat wohl in erster Linie zur Folge gehabt, daß auf der Ventralfläche das Pigmentepithel sich enorm verlängerte und den breiten Raum zwischen der Retina und dem Corpus epithiale einnimmt. Die Netzhaut selbst reicht dorsalwärts bis an den Hinterrand des Epithelkörpers, endet dagegen ventralwärts, wie oben angedeutet wurde, in weitem Abstand von demselben. Würde man ihren Dorsal- und Ventralrand durch eine Linie verbinden, so erhielte man einen annähernd halbkugeligen Retinabecher, dessen ideale Hauptachse durch die Mitte des Augenganglions hindurchginge. Zieht man anderseits von der Mitte des Augenganglion eine Linie durch das Zentrum der Kugellinse, so bildet diese mit der Hauptachse einen spitzen Winkel, der ein ungefähres Maß für die Verlagerung der Linse abgibt.

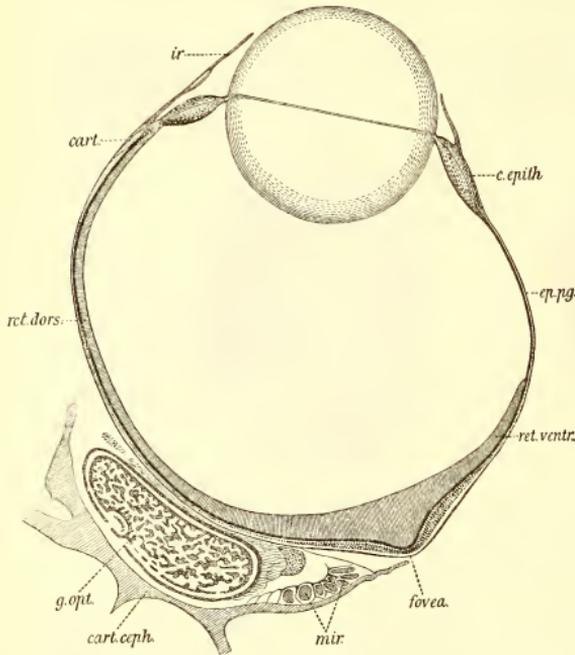


Fig. 12. Auge von *Bathyteuthis* im Medianschnitt. *ret.dors.* Dorsalteil der Retina. *ret.ventr.* Ventralteil der Retina. *ir.* Iris. *c.epith.* Epithelkörper. *cart.* Knorpel. *ep.pg.* Pigmentepithel. *g.opt.* Augenganglion. *cart.ceph.* Kopfknochen. *mir.* Wundernetze. *fovea.*

Die wichtigste Eigentümlichkeit des in Rede stehenden Auges betrifft nun freilich die Ventralfläche der Retina. Wie aus der Abbildung hervorgeht, so verlängern sich die Stäbchen allmählich in dem Maße, als sie ventralwärts von dem Augenganglion sich entfernen, um schließlich in einer ungewöhnlich scharf ausgeprägten Grube (es ist dies jene Stelle, die man schon äußerlich am unversehrten Auge wahrnehmen kann) eine geradezu monströse Ausdehnung zu erreichen. Jenseits der Grube verkürzt sich wieder die

Stäbchenschicht, um dann unvermittelt in weiter Entfernung vom Epithelkörper zu enden. Die ungewöhnliche Entwicklung einer Stelle des schärfsten Sehens, welche als eine relativ breite und tief trichterförmig sich einsenkende Fovea auf der Ventralfläche des Bulbus hervortritt, gibt entschieden den wichtigsten Charakterzug für das Auge von *Bathyteuthis* ab. Da wir eine derartige Einrichtung bis jetzt noch von keinem Cephalopoden-Auge kennen, so mag speciell der Fovea noch mit einigen Worten gedacht sein.

Die Untersuchung lehrt, daß die centralen Stäbchen der Fovea eine Länge von 0,4—0,5 mm erreichen. Dies sind die längsten Sehstäbchen, welche wir bis jetzt aus der ganzen Tierreihe kennen. Zudem sind sie im Bereiche der Fovea schmaler und folglich dichter gedrängt als an irgend einer andern Stelle der Netzhaut. Eine einfache Überlegung ergibt, daß der Schaffung einer Stelle des schärfsten Sehens, welche durch eine ungewöhnliche Vermehrung der Perceptionseinheiten charakterisiert ist, am zweckmäßigsten durch eine Oberflächenvergrößerung der Retina in Gestalt einer grubenförmigen Einsenkung entsprochen werden kann. Selbstverständlich bedingt das enge Zusammendrängen der Stäbchen eine Verdickung der Retina im Umkreise der Grube. Die Kerne der Sehzellen liegen hier dicht gehäuft und in mehrfachen Lagen übereinander geschichtet. Es ist dies offenbar kein Zeichen dafür, daß die Retina an diesen Stellen mehrschichtig ist, sondern lediglich ein Ausdruck für die Tatsache, daß die Kerne der in einschichtiger Lage (wie GRENACHER zuerst gezeigt hat) nebeneinander gedrängten Sehzellen in verschiedener Höhe angeordnet sind, um sich gegenseitig Platz zu schaffen. Da die Sehzellen radiär zur Grube gestellt sind, die Stäbchen aber parallel nebeneinander verlaufen, so ergibt es sich weiterhin, daß letztere mit der Längsachse der Sehzellen einen Winkel bilden.

Das Auge von *Bathyteuthis* bietet auch in andrer Hinsicht mannigfache Eigentümlichkeiten dar, von denen einige kurz hervorgehoben werden sollen.

Die Wand des Bulbus ist, zumal auf der Ventralfläche, ungewöhnlich dünn, weil eingelagerter Knorpel nur auf der Dorsalfläche dicht hinter dem Epithelkörper als ein schmaler Halbring auftritt. Damit steht es denn auch weiter im Zusammenhang, daß der bei dem normalen Cephalopodenaugen an einen kräftigen Knorpel sich ansetzende LANGERSche Muskel auf schwache Fasern reduziert ist.

Eine weitere eigentümliche Auszeichnung, welche ich bis jetzt bei keinem Cephalopoden-Auge erwähnt finde, geben eine Anzahl von Wundernetzbildungen ab, die, wirtelförmig gestaltet, den Raum zwischen der Fovea und dem Augenganglion ausfüllen.

Ähnlich gestaltete Augen, wie das soeben von *Bathyteuthis* geschilderte, habe ich bis jetzt nur bei einer bizarr gestalteten Jugendform von Dekapoden nachweisen können.

In seiner äußeren Form ähnelt dem Auge von *Bathyteuthis* dasjenige von *Calliteuthis*; es fehlt ihm indessen die Fovea und die Retina bleibt auch dorsalwärts in weitem Abstand von dem Epithelkörper. Sie liegt wie eine flache Schale im Augenhintergrund und läßt, ähnlich wie bei den vorhin geschilderten Stielaugen, eine allmähliche Verlängerung ihrer Stäbchenlage gegen die Ventralfläche erkennen.

Die zuletzt erwähnten Augenformen mögen den Schlüssel zum Verständnis jener merkwürdigen Sehorgane abgeben, welche ich wegen ihrer zylindrischen oder kegelförmigen Gestalt als »Teleskopaugen« bezeichnete. Ich habe sie bis jetzt nur bei zwei Gattungen von Oktopoden, nämlich bei *Amphitretus* und *Vampyroteuthis*, nachgewiesen. Da das einzige Exemplar von *Amphitretus*, welches wir im Agulhasstrome erbeuteten, etwas verletzt war, aber die Augen tadellos erhalten aufwies, so entschloß ich mich, ein Auge in Längsschnitte zu zerlegen; an dieses knüpft die nachstehende Schilderung an.

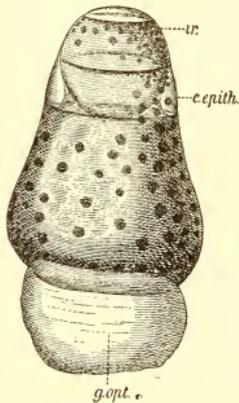


Fig. 13. Teleskopauge von *Amphitretus* von der Außenseite. *ir.* Iris. *c.epith.* Epithelkörper. *g.opt.* Augenganglion.

Betrachtet man das unversehrte Auge von der Außenseite, so fällt zunächst seine kegelförmige Gestalt auf. Der Bulbus ist bei dem mir vorliegenden, mittelgroßen Exemplar 7 mm lang und mißt an seiner breitesten Stelle 4 mm. Am lebenden Tiere erglänzen die unteren beiden Drittel in silbergrauem Metallton. Die Färbung reicht bis zum Unterrand des Epithelkörpers und läßt die weit vorgeschobene Linse frei, über die sich eine feine Iris hinwegzieht. Eine besondere Auszeichnung erhalten der Bulbus und die Iris dadurch, daß auf ihnen zahlreiche orange Chromatophoren zerstreut sind; außerdem häuft sich ein orange Pigment am freien Rand der Iris und

da, wo die beiden Linsenhälften aufeinanderstoßen, an. Unter beiden Augenkegeln, deren Längsachsen nach außen divergieren, treten deutlich die großen Augenganglien hervor.

Legt man nun einen Längsschnitt senkrecht zu der in der Fig. 13 dargestellten Außenfläche des Auges (also ungefähr in der Richtung eines Querschnittes durch das ganze Tier), so erhält man das in Fig. 14 dargestellte Bild. Es ergibt sich zunächst, daß die kegelförmige Verlängerung des Bulbus auf Rechnung einer ungewöhnlichen

Verlängerung des nicht von der Retina bedeckten Pigmentepithels zu setzen ist. Ferner trägt hierzu bei, daß der fast monströs entwickelte Epithelkörper sich steil aufgerichtet hat und enge Anlehnung an die untere, etwas kleinere Linsenhälfte findet. Mit der auffälligen Größe der Gesamtlinse, speciell auch der oberen Linsenhälfte, geht überhaupt die Entwicklung des Epithelkörpers Hand in Hand. Da er der Erzeuger der Linse ist, so kann es nicht überraschen, wenn

in unserm Falle seine Außenhälfte ebenso mächtig ist wie die Innenhälfte. Die gleichmäßig dünne Iris entspringt vom Hinterrande des Epithelkörpers und überdacht sowohl ihn wie auch den größten Teil der vorderen Linsenhälfte. Die Seitenwandungen des kegelförmigen Bulbus sind im Bereiche des Pigmentepithels auffällig dünn, im Basalabschnitt jedoch stark verdickt. Hier liegt nämlich die flach ausgebreitete Retina, welche an der, der Medianebene zugekehrten Fläche des Bulbus etwas höher hinaufsteigt, als auf der Außenfläche. An der mir vorliegenden Schnittserie fällt nicht nur die ungewöhnliche Dicke der Retina auf, sondern auch der wellenförmige Verlauf des Retina-Pigments. Es scheint mir, daß dieses Verhalten nicht lediglich auf Rechnung der Konservierung zu setzen ist, sondern daß es durch die Einlagerung von zwei Stellen schärfsten Sehens bedingt wird. Die eine Fovea liegt nahe der Außenfläche des Bulbus, die andre nahe der Innenfläche. Allerdings vermochte ich eine ungewöhnliche Verlängerung der Stäbchen im Bereiche beider Gruben nicht wahrzunehmen. Da einige sonstige Eigentümlichkeiten des Teleskopauges von *Amphitretus* später noch kurz erwähnt werden sollen, so sei an dieser Stelle nur noch auf die relativ mächtige Entwicklung des Ganglion opticum hingewiesen.

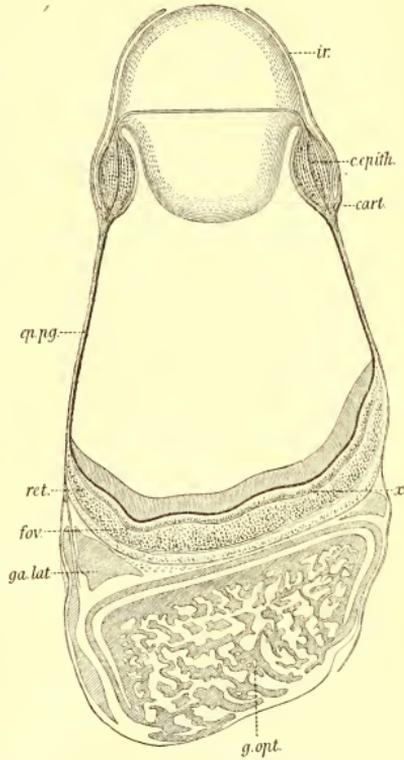


Fig. 14. Längsschnitt durch das Auge von *Amphitretus*. *ir.* Iris. *c.epith.* Epithelkörper der Linse. *cart.* Knorpel. *ep.pg.* Pigmentepithel. *fov.* Fovea an der Außenfläche des Bulbus. *x.* Stelle, in deren Nähe die zweite Fovea auftritt. *ga.lat.* Seitenganglion (Weißer Körper). *g.opt.* Augenganglion.

Über die physiologische Leistung der hier geschilderten abnormen Augenformen vermögen wir uns nur mit großer Reserve zu äußern. Da die Cephalopoden, wie BEER nachgewiesen hat, durch Änderung des Linsenabstandes von der Retina auf nahe und weite Entfernungen accommodieren, so ergibt es sich ohne weiteres, daß es sich bei den mit verlängerten Augen ausgestatteten Formen, deren Linse in weitem Abstand von der Retina gelegen ist, um hochgradig kurzsichtige Tiere handelt. Daß hiermit eine sinnfällige Anpassung an den Aufenthalt in unbelichteten Tiefen gegeben ist, liegt auf der Hand. Sie dürften schwerlich Gegenstände sehen, welche außerhalb des Bereiches der durch Leuchtorgane erhellten Zone liegen. Innerhalb derselben werden sie freilich dicht vor den Augen befindliche Objekte mit einer Schärfe wahrnehmen, für die uns einstweilen noch der Maßstab fehlt.

Ob nun das Teleskopauge zu accommodieren vermag, ist im hohen Grade fraglich. Der Bulbus weist zwar stets eine zarte Schicht von Ringfasern auf, doch dürften diese für eine Accommodation kaum in Betracht kommen. Noch wichtiger ist der Umstand, daß der accommodierende Muskel, nämlich der LANGERSche Muskel, bei *Bathyteuthis* auf schwache Fasern reduziert ist und bei *Amphitretus* nicht mehr nachgewiesen werden kann. Hier liegt nur ein dünner Knorpelring in die Basis der Iris eingebettet und somit wird auch dem LANGERSchen Muskel eine Ansatzfläche entzogen.

Die Anpassung an den Aufenthalt im Dunkeln findet andererseits in fast überraschender Sinnfälligkeit durch die Verteilung des Pigments ihren Ausdruck. Wie zuerst RAWITZ gezeigt hat, so finden je nach Belichtung und Verdunklung der Retina ausgiebige Pigmentwanderungen statt. Bei der Belichtung wandern Pigmentkörnchen in die Stäbchen ein, umhüllen den zuerst von GRENACHER gesehenen Achsenfaden und häufen sich im Umkreise seiner knopfförmigen Endanschwellung so dicht an, daß diese Zone auf Schnitten wie ein einheitlicher Pigmentstreifen sich darbietet. Bei der Verdunklung zieht sich dagegen das Pigment aus der Stäbchenlage zurück. Sämtliche Netzhäute der pelagischen Tiefen-Cephalopoden lassen eine so ausgezeichnete Dunkelstellung des Pigments erkennen, daß sie geradezu einen Charakter von hohem biologischen Interesse abgibt. Im Auge spiegelt sich getreu die Lebensweise der Organismen wieder und so dürfen wir denn auch in unserm speciellen Fall keinen Zweifel daran hegen, daß es sich um echte Tiefenbewohner handelt, wenn die Stäbchenlage völlig frei von Pigment ist. Dies trifft, wie ich noch hinzufügen möchte, nicht nur für die Arten mit abnorm gestalteten Augen zu, sondern auch für jene Tiefenbewohner unter den

Cephalopoden, deren Bulbus die normale kugelige Gestalt wahrt. Wenn das im Eingang unsrer Darlegung geschilderte Stielauge eine Pigmenteinlagerung in die Stäbchenschicht erkennen läßt, obwohl es gewissermaßen die erste Etappe in der Umbildung zu einem Dunkelauge erreicht hat, so können wir daraus erschließen, daß manche Jugendformen der Oberfläche näher leben als die geschlechtsreifen Stadien.

Vortrag des Herrn Prof. O. ZUR STRASSEN (Leipzig):

### Über die Mechanik der Epithelbildung.

Mit sechs Figuren im Text.

Die Frage, wie es physiologisch zugeht, daß ein Epithel sich bildet und als solches erhält, ist keine von denen, die sich aufdrängen. Man hat die Erscheinung hundertfach vor Augen; weil es aber in den gewöhnlichen Fällen einfache und naheliegende Geschehensmöglichkeiten gibt, die derartiges leisten könnten, so wundert man sich nicht, und das Sichwundern ist bekanntlich der Anfang alles Nachforschens. Ich will nun darzulegen versuchen, daß der Vorgang der Epithelbildung doch eine Erscheinung ist, über die man sich wundern kann.

Aus Gründen der Kürze, und weil es sich offenbar methodisch empfiehlt, diejenigen Epithelformen zum Ausgangspunkt zu wählen, die in ontogenetischem wie in phylogenetischem Sinne am primitivsten sind, soll nur von einschichtigen, kubischen Epithelien die Rede sein. Auch nehmen wir an, daß jede einzelne Zelle an sich kugelig ist, d. h. nur durch das Kontaktverhältnis mit andern zu polyedrischer Abplattung gezwungen wird. Wir teilen diese Epithelien für unsre Zwecke in »gestützte« und »freie« ein. »Gestützt« sind solche, die mit ihrer basalen Fläche irgend einer formbeständigen Unterlage aufliegen, z. B. dem Bindegewebe oder einer Gallerte oder zähen Dottermasse, so daß die Form der Unterlage wie ein flächenhaftes Lineal die Lage und Form des Epithels bedingt. Freie Epithelien grenzen mit beiden Flächen an Flüssigkeit.

#### 1.

Zur Bildung und Erhaltung eines **gestützten Epithels**, — um hiermit zu beginnen, — bedarf es keiner hohen Komplikation. Freilich erscheint der Vorgang auf den ersten Blick noch einfacher, als er wirklich ist, so einfach und selbstverständlich, daß man sich kaum

versucht fühlt, über seine Kausalität nachzudenken. Wenn nämlich ein solches Epithel seinen Zellbestand durch Teilung vermehrt, so werden die Spindeln allemal der Epithelfläche parallel, »paratangential« eingestellt. Hierdurch wird die Anordnung der jungen Elemente von Anfang an wiederum eine flächenhafte, und so scheint die Entstehung des Epithels schon durch seine Teilungsweise genügend erklärt zu sein.

Bei genauerem Zusehen bemerkt man jedoch, daß hierzu noch andres nötig ist. Die Zellen drängen sich in der Fläche des Epithels, und es ist zu vermuten, daß sie sich öfters gegenseitig hinausdrängen würden, selbst dann, wenn sie in einer ziemlich ebenen Platte gelegen und prismatisch gestaltet sind. Wo aber das Epithel über scharf gekrümmte Falten hinwegzieht und jede einzelne Zelle die Form eines Keiles annimmt, da würde eine derartige, die epitheliale Ordnung zerstörende Wirkung des Seitendruckes fast unvermeidlich sein. Überdies müßte, wenn gar kein anderer Faktor beteiligt wäre, beansprucht werden, daß die Zellen schon durch den paratangentialen Teilungsprozeß in der gleichen exakten Einschichtigkeit geliefert werden, in der man sie später findet; das ist aber durchaus nicht immer der Fall. Vielmehr pflegt an gekrümmten Stellen und wo die Zellen etwas höher sind, die in Teilung begriffene Zelle von der Bindegewebsunterlage hinweg an die freie Oberfläche emporzurücken: dann liegen die jungen Sprößlinge zunächst gar nicht in der Reihe der übrigen, sondern dringen erst nachträglich zwischen sie ein. — Wir sehen also, mit der paratangentialen Teilungsrichtung allein ist nichts getan; es muß noch einen andern Faktor geben, der die im Teilungsprozesse nur angebahnte Einschichtigkeit erst wirklich vollendet und dauernd aufrecht erhält.

Einen solchen Faktor für das gestützte Epithel zu ersinnen, ist nicht schwer: eben die stützende Unterlage bietet sich wie von selbst als Hilfsmittel dar. Die Einschichtigkeit des Epithels ist hergestellt und bleibt gewahrt, sobald alle seine Zellen gleichmäßig mit der Unterlage, z. B. dem Bindegewebe, in Berührung sind. Diesen Zustand also gilt es herbeizuführen; wozu nichts weiter nötig ist, als eine attraktive, positiv chemotaktische Reizwirkung zwischen der Unterlage und den Zellen des Epithels. Denn wenn alle Epithelzellen mit gleicher Energie sich nach dem Bindegewebe hinbewegen, so werden sie es — dafern der vorhandene Raum genügt — auch alle erreichen, und ihre Gesamtheit bildet dann, auf der Unterlage ausgebreitet, ein einschichtiges Epithel. Gerade wie Schrotkugeln auf einer Tischplatte sich unter dem Druck der Schwerkraft zu einer einzigen Schicht gruppieren müssen.

KROMAYER<sup>1</sup>, der den naheliegenden Gedanken einer derartigen Kausalität für die — allerdings nicht einschichtige — Epidermis des Menschen zuerst ausgesprochen hat, bezeichnet das positiv chemotaktische Reizverhältnis der Epithelzellen zum Bindegewebe als »Desmophilie«.

Nun genügt diese Vorstellung aber nicht für alle Fälle. Wenn die als »Lineal« fungierende Unterlage eines gestützten Epithels nicht von resistentem Bindegewebe, sondern von einer zwar ziemlich formbeständigen, aber doch immerhin weichen Dottermasse gebildet wird, wie bei der Blastodermbildung meroblastischer Eier, so führt eine Attraktion zwischen Epithel und Unterlage nach Art der Desmophilie nicht zum Ziel: es wäre kaum einzusehen, warum Zellen, die vom Dotter chemotaktisch angezogen werden, an seiner Außenfläche verbleiben sollten, statt in ihn einzudringen. Und vollends kann bei der superfiziellen Furchung der Arthropodeneier, bei der die Zellen ursprünglich innerhalb des Dotters gelegen sind und dann zentrifugal nach außen wandern, um an der Außenfläche des Dotters das Blastoderm zu bilden, von einer Erklärung des Vorgangs durch Anziehung zwischen Dotter und Epithelzellen natürlich keine Rede sein. — In diesen Fällen leistet die Annahme eines gerade entgegengesetzt wirkenden chemotaktischen Reizverhältnisses dieselben Dienste. Stellt man sich z. B. vor, daß die im Dotter zerstreuten Furchungszellen eines Arthropodenkeimes vom Sauerstoff des äußeren Mediums angezogen werden, so wird jede von ihnen sich so lange in zentrifugaler Richtung fortbewegen, bis sie an die Oberfläche des Dotters gelangt, wo sie natürlich zunächst, da sie nicht davonfliegen kann, verbleibt. Die Zahl der hier versammelten Blastomere wächst durch Teilung oder durch Ankunft neuer Wanderer aus dem Inneren. Da aber keine Zelle, die etwa durch vorgelagerte Geschwister von der Sauerstoffquelle abgeschnitten wäre, zur Ruhe kommt, ehe nicht auch sie sich in vorderster Reihe befindet, so liegen natürlich alle zum Schluß in einer Reihe, als einschichtiges Epithel. — Auf solche Weise hat schon 1878 HIS<sup>2</sup> die Blastodermbildung der Knochenfische zu erklären gesucht. HERBST<sup>3</sup> begründete die gleiche Auffassung eingehender für das Arthropodenei.

\*

<sup>1</sup> KROMAYER, Die Parenchymhaut und ihre Erkrankungen. Arch. f. Entwicklungsmechanik, VIII. Bd. 1899.

<sup>2</sup> W. HIS, Untersuchungen über die Bildung des Knochenfischembryo. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt. 1878.

<sup>3</sup> HERBST, Über die Bedeutung der Reizphysiologie für die kausale Auffassung von Vorgängen in der tierischen Ontogenese. Biol. Centralbl. XIV. p. 756. 1894.

Während also die Bildung gestützter Epithelien ohne Schwierigkeit auf einfache Faktoren zurückgeführt werden kann, liegen die Dinge bei **freien Epithelien** wesentlich komplizierter. Wählen wir zum Gegenstande unsrer Betrachtung die einschichtige, aus kubischen Zellen aufgebaute Coeloblastula.

Der allernächste Gedanke ist wiederum der, daß die Ursache der von Stadium zu Stadium andauernden Einschichtigkeit in der Teilungsrichtung zu suchen sei: denn auch die Zellen einer solchen Blastula teilen sich paratangential. Aber mit diesem Faktor, der schon den gestützten Epithelien gegenüber versagte, kommt man hier, wo die stützende Unterlage fehlt, erst recht nicht aus. Denn die Zellen der Blastula hätten durchaus keinen Grund, in der hohlkugeligen Anordnung liegen zu bleiben, in der sie entstanden sind. Sie würden vielmehr, dem Prinzipie der kleinsten Flächen folgend, zu einem kompakten Klumpen zusammengleiten.

Wenigstens geschähe dies, wenn eine Voraussetzung, die a priori berechtigt ist und für die Bildung gestützter Epithelien ohne weiteres zulässig war, auch für die Blastula gilt: daß nämlich ihre Zellen sich mit ihren flüssigen Oberflächen gegeneinander verschieben können. Aber vielleicht ist dies gar nicht der Fall? — Wir müssen also prüfen, ob bei fehlender Gleitfähigkeit der Zellen die Teilungsrichtung für sich allein zur Erklärung der Blastulation genügen würde.

RHUMBLER<sup>4</sup> hat in seiner wichtigen Schrift über die Mechanik des Gastrulationsvorganges gelegentlich auch die Frage nach der Entstehungsweise einschichtiger Blastulae berührt und als »mechanische Vorbedingungen« derselben außer der paratangentialen Teilungsrichtung gefordert, daß die benachbarten Blastomere nach der Teilung mit ihren Berührungsflächen aneinander haften sollen. Ich verstehe nicht ganz, was RHUMBLER unter »Berührungsflächen« meint. Denkt er dabei an die definitiven Kontaktfacetten der Zellen, so ist klar, daß sein Faktor in der Tat geeignet wäre, das nachträgliche mechanische Zusammengleiten der Zellen zu verhindern, die Blastula so wie sie ist zu erhalten. Aber mehr auch nicht. Für die Herstellung der Blastula käme diese Ursache gar nicht in Frage. Denn wenn die Zellen mit ihren Kontaktflächen aneinander haften sollen, so müssen diese Flächen doch in typischer Form und Lage bereits vorhanden sein, die Existenz der fertigen Blastula wird also vorausgesetzt. Demnach wären wir für das eigentlich und vor allen Dingen zu Erklärende, die erste Entstehung der Blastula bis

<sup>4</sup> RHUMBLER, Zur Mechanik des Gastrulationsvorganges, insbesondere der Invagination. Arch. f. Entwicklungsmech. XIV. Bd. p. 408. 1902.

zur Ausbildung der definitiven Kontaktenfacetten auf RHUMBLERS andern Faktor, die paratangientiale Teilungsrichtung angewiesen; hierzu aber reicht dieselbe bestimmt nicht aus. Die Klüftung liefert ja nicht sogleich polyedrisch abgeplattete, sondern runde Zellen, die sich nur punktuell berühren. Also liegt zwischen der Teilungsperiode und der Herstellung der definitiven Berührungsflächen eine Spanne Zeit, in der die Zellen fertig gebildet sind, aber noch nicht haften. Und es ist kein Grund vorhanden, warum sie in dieser Zwischenzeit nicht auf unregelmäßige Weise durcheinander gleiten sollten.

Allein die Eigenschaft der Zellen, an ihren Nachbarn zu haften, kann auch in anderm Sinne verstanden werden, — vielleicht hat RHUMBLER sie so gemeint. Es wäre denkbar, daß jede Zelle schon vom Moment ihrer Entstehung an überall da, wo sie mit einer Nachbarin in Berührung tritt, sei es zunächst auch nur punktuell, zu haften beginnt. Wenn dann aus irgend welchen, hier nicht zu untersuchenden Gründen die gegenseitige Abplattung der Blastomere in Scene geht, so würden doch ihre ursprünglichen Fixationspunkte nicht aufgegeben; d. h. die definitiven Kontaktfacetten entstünden konzentrisch zu jenen, und das Arrangement der Zellen bliebe so, wie es durch den Klüftungsprozeß geliefert wurde. Hier hätten wir also in der Tat ein Mittel, die Einschichtigkeit des Blastoderms unmittelbar auf den paratangentialen Teilungsvorgang zurückzuführen. — Die Frage ist nur, ob denn auf diese Art eine solche Regelmäßigkeit des Kontaktverhältnisses, wie sie an fast allen Blastulis zu beobachten ist, entstehen könnte. Das ist, wie ich glaube, nicht der Fall. Denn dann müßte bereits die erste, unmittelbar aus den Mitosen hervorgehende Berührungsweise in genau dem gleichen Grade regelmäßig sein, wie die spätere Anordnung. Wir finden aber im Gegenteil sehr allgemein, daß infolge der Ungleichzeitigkeit der Mitosen, und weil die in Teilung tretenden Zellen distalwärts aus der Reihe der übrigen herauszurücken pflegen, zur Zeit der Klüftungen durchaus keine Regelmäßigkeit der Anordnung besteht. Dann ist nicht einzusehen, warum die anfangs vorhandene Ungenauigkeit, statt dauernd fixiert zu werden, sich später in so vollkommener Weise korrigieren sollte.

Ich meine also, daß in weitaus den meisten Fällen mit den beiden von RHUMBLER geforderten »mechanischen Vorbedingungen« doch nicht auszukommen ist. Wie sehr wir uns auch die Gleitfähigkeit der Zellen durch eine ad hoc angenommene Eigenschaft des Haftens vermindert oder gar aufgehoben denken, — ein unerklärter Rest bleibt übrig, und hierfür wird unter allen Umständen ein besonderer

Faktor nötig sein. Damit verliert zugleich die Hypothese, daß die Zellen überhaupt aneinander haften, an Wahrscheinlichkeit. Immerhin aber ist möglich, daß ein Zusammenhaften der Blastomere neben jenem noch unbekanntem Faktor eine unterstützende und erhaltende Rolle spielt, und es ist vorauszusehen, daß der fortwährende Zweifel, ob und in welchem Grade dies geschieht, unsre weitere Untersuchung nicht eben erleichtern werde.

Glücklicherweise giebt es ein Objekt, das uns in dieser Hinsicht günstigere Bedingungen stellt, von dem es sicher ist, daß seine Zellen auch in der Ruhezeit nicht aneinander haften. Das ist die Blastula von *Ascaris*. Die Keimblase von *Ascaris* stellt freilich kein kugelrundes, regelmäßiges Gebilde dar, wie die eines Echinoderms, und es sind auch nicht alle ihre Zellen einschichtig angeordnet. Aber die eine Hälfte des Embryo, das sog. primäre Ektoderm, das bis in höhere Stadien hinauf den größten Teil des Rückens, das Vorderende und die Flanken bildet, besitzt alle Merkmale eines freien, einschichtigen Epithels und darf für unsre Analyse ebensogut verwendet werden, als irgend eine typische Coeloblastula. Dieses primäre Ektoderm von *Ascaris* zeigt nun die eigentümliche Erscheinung, daß seine Elemente während der Ruheperiode durch Gleiten ihre Lage verändern: Zellen, die sich kurz nach der Klüftung berührten, werden dabei getrennt, ursprünglich weit voneinander entfernte begegnen sich; aber alle diese mannigfachen und ausgiebigen Verschiebungen vollziehen sich unter genauester Wahrung der Einsichtigkeit, gerade als wenn die gleitenden Epithelzellen durch unsichtbare Leitflächen an jeder Abweichung verhindert würden.

Somit steht für das primäre Ektoderm von *Ascaris* vollkommen fest, daß ein Haften der Zellen an der Kausalität der Epithelbildung überhaupt nicht beteiligt ist: dem unbekanntem Faktor fällt nicht nur die erste Herstellung der genauen Einsichtigkeit, sondern auch ihre Erhaltung zu. Und wir werden aus diesem Grunde das *Ascaris*-Epithel als bestes Objekt vorwiegend ins Auge fassen. Doch denke ich, daß das Verhalten von *Ascaris* nun auch für die übrigen, minder durchsichtigen Fälle ein größeres Zurücktreten oder völliges Fehlen des Haftens wahrscheinlich macht.

\*

Es ist nunmehr unsre Aufgabe, einen Faktor aufzufinden, der bewirken kann, daß gleitfähige Zellen ohne stützende Unterlage zu einem einschichtigen Epithel aneinandergereiht und in dieser Lagerungsweise erhalten werden.

Bei den gestützten Epithelien hat die Annahme eines attraktiven

Reizverhältnisses zwischen Zellen und Unterlage, also einer proximalwärts gerichteten Anziehung, guten Dienst geleistet. Allein es ist klar, daß mit einer analogen Wirkungsweise bei freien Epithelien nichts anzufangen ist. Denn wenn die Zellen einer Blastula nach einwärts gezogen würden, sei es nun, daß der Inhalt des Blastocöls positiv chemotaktisch auf sie wirkte, oder daß zwischen allen Zellen eine gegenseitige Attraktion bestände, so würde hierdurch, wie LOEB<sup>5</sup> sehr richtig hervorgehoben hat, nur in erhöhtem Maße dasjenige erreicht, was ganz von selbst durch Oberflächenspannung auch schon geschehen müßte: die Zellen würden im Zentrum zu einem soliden Klumpen versammelt werden.

Überhaupt ist leicht einzusehen, daß alle solche Faktoren, die den Zellen eine proximalwärts gerichtete Bewegungstendenz verleihen, prinzipiell ausgeschlossen sind. Es gibt zwei Mittel, um einen bewegten Körper an bestimmter Stelle festzuhalten: indem man seiner Bewegungsrichtung von vorn einen Widerstand entgegensetzt oder ihn von hinten her an eine Fessel legt. Ein Stein bleibt in seiner räumlichen Beziehung zur Erde ebensogut fixiert, wenn wir ihn auf der Tischplatte ruhen lassen, als wenn er an einem Faden hängt. So könnten auch Blastulazellen, die aus irgend einem Grunde sich auf das Zentrum zu bewegen, sowohl durch einen Widerstand von innen, als durch eine Fessel von außen in peripherischer Lage angehalten sein. Aber ein innerer Widerstand, eine stützende Unterlage fehlt ja eben bei der Coeloblastula, und ein Mittel, das die Zellen von außen her zurückhalten könnte, desgleichen.

Denken wir uns nun aber die Bewegungstendenz der Zellen nicht nach innen, sondern distalwärts gerichtet, wobei natürlich auch das Verhältnis der beiderlei Fixationsmittel ein umgekehrtes wird, so liegt die Sache durchaus nicht so hoffnungslos. Zunächst könnte ein Widerstand von außen her in einer umhüllenden Schale gegeben sein, die die zentrifugal auseinanderstrebenden Zellen wie eine hohle Form zusammenhält. Allein mit dieser Möglichkeit ist für unsre Zwecke doch nicht viel getan. Wo sie etwa verwirklicht ist, da muß ja das Blastoderm unmittelbar an die Schale stoßen; dies trifft sehr selten zu und gilt bestimmt nicht für die Fälle, die wir vor allem im Auge haben, die typischen Blastulae des *Amphioxus*, der Seeigel und die Keimblase von *Ascaris*. — Dagegen aber steht der Annahme, daß oft oder immer eine die Zellen zentripetal zurückhaltende »Fesselwirkung« vorhanden sei, nicht viel im

<sup>5</sup> J. LOEB, Über die angebliche gegenseitige Beeinflussung der Furchungszellen und die Entstehung der Blastula. Arch. f. Entwicklungsmech. VIII. Bd. p. 370. 1899.

Wege. Denken wir uns die Zellen vollkommen gleitfähig, also auch bereit, sich ohne Schwierigkeit in eine einzige Schicht drängen oder ziehen zu lassen, so wäre damit noch lange nicht gesagt, daß eine Trennung, ein wirkliches Losreißen der Blastomere voneinander mit gleicher Leichtigkeit vor sich gehen müßte. Im Gegenteil: sehr wahrscheinlich würde schon die Adhäsion mit einiger Zähigkeit einer völligen Zerreißung entgegenwirken. Wenn nun jede distalwärts strebende Zelle von ihren Nachbarinnen in solcher Weise zurückgehalten wird — woraus offenbar eine zentripetal gerichtete Fesselwirkung resultiert, — so gelangen alle gleichmäßig an die Peripherie, aber keine darüber hinaus, d. h. es entsteht eine einschichtige Coeloblastula.

Da also ein Mittel, distalwärts wandernde Zellen an eine bestimmte Grenze zu fesseln, wirklich zu Gebote steht, so würde nur noch die Ursache der zentrifugalen Bewegung aufzusuchen sein. Dies ist offenbar nicht schwer. LOEB hat in der oben citierten Schrift den originellen Gedanken ausgesprochen, daß eine gegenseitige Abstoßung aller Zellen (negativer Cytotropismus Roux<sup>6</sup>) zur Blastulabildung führen könne. Das Gleiche wird erreicht, wenn die Blastomere dem äußeren Medium zustreben, vielleicht weil es sauerstoffreicher ist, oder wenn sie vor der Blastocöflüssigkeit zurückweichen.

Endlich gibt es noch eine ganz anders geartete, nicht eigentlich physiologische, sondern mechanische Ursache, die den Zellen eine distalwärts gerichtete Bewegung verleihen könnte; und diese Ursache ist sogar die allernächstliegende und ist schon oft, z. B. von HERBST<sup>7</sup> und DRIESCH<sup>8</sup>, zuletzt wieder von SCHAPER<sup>9</sup> verwendet worden. Es könnte nämlich im Inneren des Blastocöls ein höherer Flüssigkeitsdruck herrschen, als außerhalb, sei es nun, daß die Zellen osmotisch wirksame Stoffe produzieren, die aus der Umgebung Wasser hereinsaugen, sei es, daß die innere Flüssigkeit direkt von den Zellen ausgeschieden wird. Durch den Druck dieser Innenflüssigkeit würden dann die Blastomere distalwärts auseinandergedrängt.

<sup>6</sup> W. ROUX, Über den »Cytotropismus« der Furchungszellen des Grasfrosches. Arch. f. Entwicklungsmech. I. 1894.

<sup>7</sup> HERBST, Experimentelle Untersuchungen II. Weiteres über die morphologische Wirkung der Lithiumsalze und ihre theoretische Bedeutung. Mitteilungen Zoolog. St. Neapel. 11. p. 191. 1893.

<sup>8</sup> DRIESCH, Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entwicklungsmechanik. II. p. 175. 1895.

<sup>9</sup> SCHAPER, Beiträge zur Analyse des tierischen Wachstums. Ebenda XIV. p. 344. 1902.

Somit haben wir eine Kausalität, wie sie uns nötig schien, jetzt aufgefunden. Eine distalwärts gerichtete Bewegungstendenz der Zellen, gleichviel, wie dieselbe zustande kommt, verbunden mit einer zentripetalen Fesselung, kann in der Tat bewirken, daß aus einer Gesellschaft gleitfähiger Zellen eine dauernd einschichtige Blastula hervorgeht, besonders wenn der Vorgang durch paratangentiale Teilungsweise unterstützt und erleichtert wird. Und solange nicht gute Gründe dagegen sprechen, bleibt uns kaum etwas andres übrig, als diese relativ einfache Erklärungsmöglichkeit anzunehmen.

\*

Allein wir sind, wie die weitere Analyse lehrt, in Wirklichkeit noch lange nicht am Ende. Es gibt nämlich ganz zweifellos Fälle, in denen die Epithelbildung auf der zuletzt erörterten Ursachenkombination schlechterdings nicht beruhen kann, aus dem einfachen Grunde, weil der eine hierzu benötigte Faktor — die zentrifugale Bewegungstendenz der Zellen — nachweisbar fehlt.

Wir haben eine Anzahl von Möglichkeiten aufgeführt, die den Blastulazellen eine distalwärts gerichtete Bewegungstendenz verleihen könnten; und vielleicht wäre diese Liste noch einer Erweiterung fähig. Wie viele derartig wirkende Faktoren nebeneinander bestehen mögen, — in einem stimmen sie notwendig alle überein: nämlich in der Voraussetzung, daß der Zustand des Mediums innerhalb und außerhalb der Blastula in irgend einer Weise, chemisch oder physikalisch, verschieden ist. Hieran aber knüpft sich sofort eine weitere Notwendigkeit: die Wandung der Blastula muß ringsum geschlossen sein. Denn stünde die Blastula offen, so daß das Medium von außen nach innen frei kommuniziert, so könnte natürlich eine hydraulische Druckdifferenz nicht einmal vorübergehend zu stande kommen; und eine chemische Verschiedenheit, etwa eine Differenz des Sauerstoffgehalts, könnte zwar entstehen, würde aber durch Diffusionsvorgänge, wenn die Öffnung der Blastula nur einigermaßen ansehnlich ist, viel zu rasch ausgeglichen werden, als daß sie im Sinne unsrer Annahme Verwendung finden könnte.

Nun ist ja in der Tat die Bedingung, daß eine sich bildende Blastula geschlossen sein soll, in den Verhältnissen der normalen Entwicklung so gut wie immer erfüllt. Allein wir kennen eine ganze Reihe von Fällen, in denen durch experimentelle Eingriffe oder infolge krankhafter Störung des Entwicklungsganges die Blastula geöffnet war und dennoch sich fortentwickelte, ohne die Einschichtigkeit preiszugeben. So beobachteten MORGAN und HAZEN<sup>10</sup>

<sup>10</sup> MORGAN and HAZEN, The Gastrulation of *Amphioxus*. Journal of Morphol. Vol. 10. p. 573. 1900.

abnorme *Amphioxus*-Blastulae, bei denen die Furchungshöhle durch einen ansehnlichen Porus offen stand: sie besaßen gleichwohl ein einschichtiges Blastoderm und entwickelten sich typisch weiter zur Gastrula. DRIESCH<sup>11</sup> hat sogar gezeigt, daß aus isolierten Halbeiern von *Echinus* zunächst eine weitgeöffnete einschichtige Halbblastula entsteht, bei der natürlich von irgend einer Differenz des Zustandes innen und außen gar keine Rede sein kann, und noch ganz kürzlich sind die gleichen Verhältnisse, nur viel schöner ausgeprägt, von E. B. WILSON<sup>12</sup> für *Cerebratulus* geschildert worden.

Aus diesen Tatsachen geht hervor, daß bei gewissen Formen: *Echinus*, *Cerebratulus*, etwas weniger klar bei *Amphioxus*, die Bildung der einschichtigen Blastula — denn selbstverständlich muß für den ganzen Keim das Gleiche wie für die Bruchstücke gelten —, sich ohne Mithilfe einer differenten Beschaffenheit des inneren und äußeren Mediums vollzieht. Dann aber kann die im letzten Abschnitte als möglich hingestellte Ursachenkombination auf alle diese Formen nicht anwendbar sein. Denn es ist nichts vorhanden, was den Zellen eine distalwärts gerichtete Bewegungstendenz verleihen könnte.

Nun erinnern wir uns, daß die Analyse der Blastulabildung für gewöhnlich unter einer störenden Ungewißheit leidet. Man weiß nicht recht, ob die Zellen wirklich vollkommen gleitfähig sind, oder ob und in welchem Maße sie aneinander »haften«. So könnte auch im Falle der offenen Blastulae ein größerer oder geringerer Teil der ganzen Erscheinung durch ein Haften der Zellen, verbunden mit der paratangentialen Teilungsweise verursacht sein; wodurch natürlich die Ausdeutbarkeit dieser Gebilde für die Zwecke unsrer Analyse etwas beeinträchtigt wird. Hätten wir eine Blastula, von der mit Bestimmtheit bekannt wäre, daß ihre Zellen auch in den Ruheperioden gleitfähig sind, und die dennoch, wenn sie geöffnet ist, ihre Einschichtigkeit bewahrte, so würde die Situation erheblich klarer sein.

Es ist ein rechtes Glück für unsre Untersuchung, daß *Ascaris* uns diesen Gefallen tut. Ich habe Embryonen von *Ascaris* gefunden<sup>13</sup>, bei denen gewisse Zellfamilien, die in der normalen Ontogenese von hinten her an das »primäre Ektoderm« angrenzen und so die Furchungshöhle zum Verschuß bringen, auf einer frühern Stufe ihrer Entwicklung stehen geblieben waren. Das primäre Ektoderm hatte

<sup>11</sup> DRIESCH, Entwicklungsmechanische Studien I. Z. f. wiss. Zool. 53. Bd. 1891.

<sup>12</sup> E. B. WILSON, Experiments on Cleavage and Localisation in the Nemertine-egg. Arch. f. Entwicklungsmechanik. XVI. Bd. p. 427. 1903.

<sup>13</sup> ZUR STRASSEN, Geschichte der T-Riesen von *Ascaris megalocephala*. Zoologica, Nr. 40. Taf. V. Fig. 65—67. 1903.

sich voll entfaltet; es war genau einschichtig und hatte auf Grund der typischen Gleitvorgänge dieselbe mützenartige Gesamtform mit geradem Hinterrande angenommen wie sonst. Nur lag dieser Hinterrand, weil die normalerweise anstoßenden Zellen fehlten, vollkommen frei, und das Blastocöl kommunizierte offen mit dem umgebenden Schalenraume.

Hier haben wir jetzt einen Fall, der die Beurteilung der in Betracht kommenden Fragen mit größter Schärfe möglich macht, und den wir darum, als ein entscheidendes Objekt, noch einmal im Zusammenhang überblicken wollen. Das Resultat ist ein seltsam entmutigendes. Wir wissen zunächst bestimmt, daß bei unsern *Ascaris*-Keimen die flächenhafte Anordnung der Zellen des primären Ektoderms nicht auf die paratangential Klüftung allein zurückgeführt werden darf. Denn in allen Ruheperioden haben die Elemente ihre gegenseitige Lage durch Gleiten modifiziert, von einem Zusammenhaften der Zellen in der durch die Klüftung geschaffenen Lage kann keine Rede sein. Also ist hier die Epithelbildung auf jeden Fall eine besondere, durch Bewegung herbeigeführte Leistung der Furchungszellen. Nun sind alle zentripetalen Bewegungen, da ein innerer Widerstand fehlte, ohne weiteres ausgeschlossen. Jede distalwärts gerichtete Bewegungstendenz setzt voraus, daß der Zustand des Mediums innerhalb und außerhalb verschieden sei. Dies aber ist bei den abnormen *Ascaris*-Keimen, deren Furchungshöhle offen steht, gewiß nicht der Fall: ein Überdruck der Blastocöflüssigkeit kommt überhaupt nicht in Frage, und wenn es sich um chemotaktische Wirkungen handeln soll, so würde bei der außerordentlichen Langsamkeit der *Ascaris*-Entwicklung mehr als reichlich Zeit vorhanden sein, um jede Verschiedenheit durch Diffusion auszugleichen.

Somit ist die Epithelbildung des primären Ektoderms von *Ascaris* mit den bisher verwendeten Mitteln noch völlig unerklärt; ja, für einen Augenblick könnte es scheinen, als wenn das Suchen nach einer Erklärung überhaupt hoffnungslos wäre. Man fragt sich, was denn in aller Welt eine Gesellschaft runder, gleitfähiger Zellen veranlassen könnte, ohne jedwede Stütze und innerhalb eines homogenen Mediums sich einschichtig aneinander zu schließen. Es sieht aus wie Zauberei, — oder wie Vitalismus.

## 2.

Die anscheinende Rätselhaftigkeit des uns beschäftigenden Problems verschwindet jedoch, sobald wir erkennen, daß unsre ganze bisherige Betrachtung noch eine Lücke enthält. Wir sind nämlich von der zwar sehr natürlichen, aber doch vorgefaßten Meinung

ausgegangen, die Blastulazelle sei isotrop. Wir stellen uns vor, eine solche Zelle, an deren Protoplasma man im Leben keine besondere Differenzierung erkennt, und die im isolierten Zustande sicher kugelförmig wäre, wie eine ruhende Amöbe, müsse auch in Bezug auf ihre chemotaktische Reiztätigkeit ringsum gleich beschaffen sein, wie eben auch eine Amöbe in dieser Hinsicht nach allen Seiten hin gleichwertig ist. In der Tat haben alle Autoren, die das Entstehen eines Epithels auf irgend eine Weise zu erklären versuchten, dabei die Isotropie der Zellen als etwas ganz Selbstverständliches stillschweigend vorausgesetzt.

Offenbar aber kann, was nicht sichtbar ist, doch vorhanden sein. Und da wir erkannt haben, daß es schlechterdings nicht angeht, aus isotropen Zellen eine geöffnete Blastula, am wenigsten die von *Ascaris*, entstanden zu denken, so bleibt uns nichts anderes übrig, als jetzt den Erklärungsversuch unter der Annahme einer **Anisotropie** der Zellen abermals aufzunehmen.

\*

Überzeugen wir uns vor allen Dingen, daß unser Problem von dieser neuen Basis aus in der Tat lösbar ist. Dazu gehört nicht einmal viel.

Es handle sich zunächst um ein völlig ebenes Epithel (Fig. 1). Jede Zelle ist oben und unten von einer freigewölbten Endfläche und

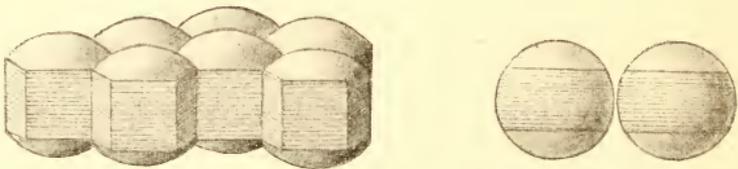


Fig. 1. Schema eines ebenen, freien Epithels. Fig. 2. Isolierte Zellen eines solchen.  
In beiden Figuren sind die Attraktionszonen schraffiert.

zwischen beiden von einer ringsumlaufenden Zone ebener Kontaktfacetten begrenzt. Nehmen wir nun an, daß alle Zellen des Epithels positiv chemotaktisch aufeinander wirken, aber nicht — wie es bei isotropen Amöben der Fall wäre — mit ihrer ganzen Oberfläche, sondern eben nur im Bereich der äquatorialen Berührungszone, während die oberen und unteren freien Kalotten chemotaktisch indifferent oder gar negativ gestimmt sind; ferner, daß auf Grund dieser Beschaffenheit jede Zelle die Tendenz besitzt, den ganzen attraktiv tätigen Teil ihrer Oberfläche mit den entsprechenden Bezirken ihrer Nachbarinnen in Berührung zu bringen; — so würde die ebene, einschichtige Anordnung dieser

Zellen eine dauernde sein, auch wenn sie gleitfähig sind und unter dem Drucke fremder Kräfte wirklich durcheinander gleiten. Und denken wir uns solche Zellen isoliert, wobei eine jede sich kugelig abrunden (Fig. 2) und nun im Äquator statt eines Facettenringes eine präformierte wirkliche Kugelzone chemotaktischer Attraktionsfähigkeit tragen würde, so entstände aus einem Aggregate dieser Gebilde immer wieder das einschichtige, ebene Epithel. Hierbei bestimmte die Breite der Attraktionszonen den Grad der gegenseitigen Abplattung. Die Regelmäßigkeit des Gefüges aber hinge von der Gleichheit aller Zonen und ihrer scharfen Begrenzung ab; denn es ist klar, daß eine Zelle, deren Attraktionsbereich breiter wäre, als der ihrer Nachbarinnen, keinen Grund und kein Mittel hätte, sich ganz genau in die Ebene der übrigen einzustellen. Wenn endlich ein von so beschaffenen Zellen gebildetes Epithel seinen Bestand durch paratangential Teilungen vermehrt, so wäre, um die dauernd epitheliale Anordnung zu garantieren, nur nötig, daß die Attraktionszone jeder Mutterzelle auf ihre Töchter übergeht; jedoch müßte die Breite der Zonen von Stadium zu Stadium — der Verkleinerung der Elemente entsprechend — etwas geringer werden; andernfalls erhielten wir mit der Zeit ein hochzelliges Cylinderepithel.

Nun aber ist das freie einschichtige Epithel der Blastula, dessen Entstehung wir erklären sollen, nicht eben, sondern sphärisch gekrümmt. Seine Zellen sind nicht prismatisch, sondern keilförmig,

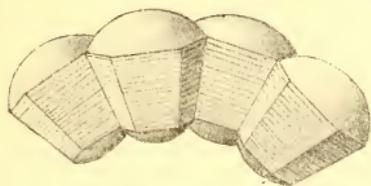


Fig. 3. Schema eines gekrümmten Epithels.

Fig. 4. Isolierte Zellen eines solchen.

In beiden Figuren sind die Attraktionszonen schraffiert.

und ihre beiden freigewölbten Endflächen sind nicht gleich groß, sondern die äußere ist größer (Fig. 3). Da nun nach unsrer Annahme die Ausdehnung und Lage der Kontaktfacetten einer Zelle immer durch die anisotrope Verteilung ihrer chemotaktischen Tätigkeit bedingt sein soll, so muß an den Zellen des gekrümmten Epithels die Lage des präformierten Attraktionsbereichs eine andre sein, als im ebenen.

Denken wir uns die Blastulazelle isoliert (Fig. 4), so läuft die zu fordernde Attraktionszone nicht genau äquatorial um die Mitte des Zelleibes, sondern sie ist nach der einen Seite zu — der »inneren« —

hinabgeschoben, so daß oben eine größere, unten eine kleinere Kalotte übrig bleibt. Diese Verschiebung muß um so stärker sein, je mehr das Epithelstück im Verhältnis zur Zellenzahl gekrümmt ist, d. h. je weniger Zellen die Blastula zusammensetzen. Wenn es sich um sehr wenige Zellen handelt, so verschwindet eventuell die untere Kalotte ganz; dann stoßen die Zellen auch innen aneinander und bilden gleichsam um diese innere Kontaktfläche herum das einschichtige Epithel.

Also: je nach dem Krümmungsgrade des Epithels, der Entwicklungsstufe der Blastula, wird eine andre Lage des präformirten Attraktionsbereichs an den Zellen vorausgesetzt. Dieser Wechsel vollzieht sich während des Klüftungsprozesses in gesetzmäßiger Reihenfolge. Auf allen Stufen aber müßte die Stellung und Breite der Attraktionszonen sehr genau bemessen sein, denn andernfalls wären, wie wir oben gesehen haben, die Zellen nicht geeignet, ein Epithel von regelmäßigem Gefüge zusammenzusetzen. Darum ist auch jede Art von Zellen auf die Bildung eines Epithels von bestimmter Krümmungsweise beschränkt. Diejenigen Zellen, die vermöge einer äquatorial gestellten Attraktionszone das fast prismatische Epithel eines vorgeschrittenen Stadiums bilden, würden durchaus nicht befähigt sein, die konische Form der jüngsten Furchungsstadien anzunehmen. Und diese wiederum, deren basale Kalotte zum größten Teil oder ganz attraktionsfähig ist, brächten kein regelmäßig ebenes Epithel zu Stande. Etwa, wie man aus keilförmigen Façonsteinen immer nur ein Gewölbe von ganz bestimmter Krümmung erbauen kann.

\*

Hierdurch nun gelangen wir zu einer wichtigen, der experimentellen Prüfung zugänglichen Folgerung. Wenn irgend eine Blastula nach der hier angegebenen Weise gebildet ist, so müßte es möglich sein, dieselbe zu zerschneiden, ohne daß die Bruchstücke ihren Krümmungsgrad verändern würden. Und wenn man einzelne Zellen von irgend einem Stadium der Blastulabildung isoliert, so müßte bei ihrer Fortentwicklung, da doch die stufenweise Verschiebung der Attraktionszonen in ungestörter Reihenfolge weitergeht, ein offenes, gekrümmtes Epithelstück entstehen, genau so geformt, wie es im normalen Zusammenhang entstanden wäre. — Stimmt diese mit Notwendigkeit aus unsrer Hypothese hervorgehende Folgerung mit den Tatsachen überein?

Erinnern wir uns, daß unser gegenwärtiger Versuch, mit Hilfe einer anisotropen Zellstruktur zum Verständnis zu gelangen, überhaupt nur durch das Vorkommen offener Blastulae veranlaßt wurde. Wenn,

wie bei *Sphaerechinus* (DRIESCH<sup>14</sup>), bei Medusen (ZOJA<sup>15</sup>) und andern Objekten aus isolierten Furchungszellen von Anfang an eine geschlossene Hohlkugel entsteht, so haben wir in solchen Fällen vorläufig weder Grund noch Berechtigung, von der früher erörterten einfacheren Erklärungsmöglichkeit mit isotropem Zellbau abzugehen. Aber *Echinus* und *Cerebratulus* bilden, wie wir sahen, in der Tat aus isolierten Blastomeren offene Bruchstücke einer Blastula, *Amphioxus* wenigstens zuweilen (WILSON<sup>16</sup>), auch die abnormen Embryonen von *Ascaris* mit offenem Blastocöl genügen der Forderung; und wir sind sehr geneigt zu glauben, daß hier unsre neue Hypothese ohne weiteres anwendbar sei, daß nun endlich auch diese schwierigen Fälle ihre Erklärung gefunden haben.

Ganz so schnell geht dies jedoch noch nicht. Wenn unsre Annahme, daß die bisher noch rätselhafte Epithelbildung jener Formen durch präformierte, für jedes Stadium besonders gestellte Attraktionszonen ihrer Zellen bedingt werde, richtig ist, so dürfte bei ihnen ein isoliertes Epithelstück niemals seine Krümmung ändern, und die Bruchstückentwicklung isolierter Blastomere müßte eine vollkommene sein. Aber dies trifft in Wirklichkeit nicht zu. Wohl ist die Öffnung der Halbblastula von *Echinus* und *Cerebratulus* anfangs weit, aber doch nicht so weit, als sie bei wirklicher Halbierung ausfallen müßte; dann aber verengt sie sich durch Einziehen ihrer Ränder mehr und mehr, und schließlich sehen wir eine geschlossene Hohlkugel, eine richtige Blastula von halber Größe zu stande kommen. Und ferner: *Echinus* liefert zwar für gewöhnlich aus halben Eiern halbe Blastulae, die sich erst später schließen; DRIESCH<sup>17</sup> hat aber gezeigt, daß in manchen Fällen — nämlich zu Beginn der Reifezeit — auch sogleich geschlossene Hohlkugeln gebildet werden können, ein Verhalten, das für den nahe verwandten *Sphaerechinus* überhaupt typisch ist. Und wenn man normale Blastulae von *Echinus* mit einer Schere durchschneidet (DRIESCH<sup>17</sup>), so entsteht zunächst, weil die Schnittländer zusammenkleben, ein unregelmäßig linsenförmiges Gebilde, das sich durch Verschiebung und Formveränderung seiner Zellen ziemlich bald zu einer vollkommenen Kugel umgestaltet. Bei

<sup>14</sup> DRIESCH, Die isolierten Blastomeren des Echinidenkeimes. Arch. f. Entwicklungsmechanik. X. Bd. p. 364. 1900.

<sup>15</sup> RAFAELLO ZOJA, Sullo sviluppo dei blastomeri isolati dalle uova di alcune meduse. Ebenda I. Bd. p. 578. 1895.

<sup>16</sup> E. B. WILSON, Amphioxus and the Mosaic Theory of development. Journal of Morphology. VIII. 1893.

<sup>17</sup> DRIESCH, Zur Analysis der Potenzen embryonaler Organzellen. Arch. f. Entwicklungsmechanik. II. Bd. 1895.

*Amphioxus* aber liefern isolierte Zellen der zwei ersten Stadien immer eine geschlossene kleine Blastula.

So stehen wir denn vor der unbestreitbaren Tatsache, daß auch bei *Echinus*, *Cerebratulus* und *Amphioxus* eine und dieselbe Zelle an der Bildung von Epithelien sehr ungleichen Krümmungsgrades teilnehmen kann; was doch eben nicht geschehen dürfte, wenn unsre Hypothese richtig ist.

\*

Diese Schwierigkeit läßt sich jedoch mit einigem guten Willen beseitigen. Die Tierformen, um die es sich handelt, besitzen sämtlich die Fähigkeit der Regulation. So ist wohl auch denkbar, daß die Vielseitigkeit ihrer Blastulazellen auf regulatorischen Prozessen beruht. Zellen einer vorgeschrittenen Blastula, die normalerweise fast äquatoriale Attraktionszonen besitzen, könnten, wenn man die Blastula zerschneidet, auf diesen Reiz hin neue, basalwärts verschobene Zonen zur Ausbildung bringen, wodurch sie zum Aufbau eines krümmern Epithels, d. h. zum allmählichen Verschuß der Blastula befähigt und gezwungen werden. Und was diejenigen *Echinus* »vom Beginn der Reifezeit« betrifft, aus deren isolierten Blastomeren statt einer Bruchstückbildung von Anfang an eine geschlossene kleine Blastula entsteht, so wird hier vielleicht durch die Isolation und die damit verbundene Abrundung der Zelle ein Regulationsvorgang ausgelöst, der den *Echinus*-Eiern späterhin fehlt: die isolierte, regulationsfähige Zelle brächte bei ihrer Teilung nicht die für das eigentlich nächstfolgende Stadium vorgeschriebenen Attraktionszonen hervor, sondern finge gleichsam wieder von vorn an und überlieferte ihren Nachkommen, wie ein normales Ei, die Beschaffenheit der frühesten Entwicklungsstufen. Bei *Amphioxus* träte dieser Regulationsprozeß immer ein, wenn man Blastomere des zweizelligen und vierzelligen Stadiums isoliert. — Alles dies ist nicht sehr elegant, aber doch wohl zulässig. Jedenfalls rettet es uns die Möglichkeit, die Blastulabildung von *Echinus*, *Cerebratulus* und *Amphioxus* im Sinne unsrer Hypothese für erklärt zu halten.

Nun aber fehlt in der Liste der Formen, die bei geöffnetem Blastocöl ein einschichtiges Epithel zu bilden vermögen, noch *Ascaris*. Und *Ascaris* macht uns durch die ganze Rechnung einen Strich.

Auch für das *Ascaris*-Ei gilt, daß dieselben Zellen, aus denen das primäre Ektoderm eines bestimmten Stadiums besteht, zugleich imstande sind, unter experimentell veränderten Verhältnissen ganz anders gekrümmte Platten herzustellen. Bei gewissen Mißbildungen nämlich,

die ich als T-Riesen beschrieben habe<sup>18</sup>, wird das gegenseitige Lageverhältnis des primären Ektoderms und der ventralen Keimeshälfte ein stark abnormes. Statt wie eine flache Schale die ventrale Masse zu bedecken und mit weiter Öffnung rings zu umfassen, steht das Ektoderm nur an einer beschränkten Stelle mit jener in Kontakt. Alle seine Zellen liegen infolgedessen natürlich abnorm; aber die Eigenschaft, Epithel zu bilden, haben sie nicht eingebüßt: das primäre Ektoderm der T-Riesen stellt eine rundliche, einschichtige Blase mit enger Öffnung dar. Nun ist klar, daß das so gebildete Epithel stärker gekrümmt ist, als das normale, daß die Zellen stärker konisch deformiert sind, als sonst, und die Stellung ihrer Kontaktfacetten am Zelleib eine andre geworden ist. In noch höherem Maße ist dies der Fall, wenn das primäre Ektoderm, wie ich ein einziges Mal beobachten konnte, sich ohne jeden Zusammenhang mit der ventralen Zellfamilie als eine völlig geschlossene, kugelrunde »Pseudoblastula« entwickelt. Ja, in den ersten Entwicklungsstadien des betreffenden Gebildes sah ich vier und dann acht Ektodermzellen, die doch normalerweise als freies Epithel die Wandung einer Furchungshöhle begrenzen helfen, mit ihren Basalflächen zusammenstoßen, also Kontaktverhältnisse mit Teilen ihres Zelleibes eingehen, die in der normalen Entwicklung frei sind, und die nach unsrer Hypothese kontaktwidrig gestimmt sein müssen, wenn die genaue Einschichtigkeit erreicht werden soll.

Also auch hier bei *Ascaris* dieselbe Leichtigkeit des Überganges von einer Art der Kontakt- und Krümmungsweise zur andern, wie bei den früher genannten. Aber die Deutbarkeit der Erscheinungen ist eine äußerst verschiedene. Bei *Echinus*, *Cerebratulus*, *Amphioxus* halfen wir uns, wenn auch etwas mühselig, mit dem Auskunftsmittel der Regulation. *Ascaris* aber gehört zu den Formen, bei denen die Regulationsfähigkeit gänzlich fehlt. Das vom übrigen Keime fast ganz oder völlig abgetrennte Ektoderm ist nicht etwa im stande, durch einen regulatorischen Prozeß die ihm zur Totalität mangelnden Teile hervorzubringen, sondern liefert ausschließlich das, was es im normalen Zusammenhange hervorgebracht haben würde: Ektoderm. Und ebenso erfüllen alle übrigen Zellen und Zellfamilien des *Ascaris*-Keimes, auch wenn sie isoliert oder total verlagert sind, sehr genau ihren Anteil am typischen Programm der Entwicklung, aber nicht das geringste darüber. Dann aber darf auch der Umstand, daß die abgetrennte ektodermale Keimeshälfte durch

<sup>18</sup> ZUR STRASSEN, Geschichte der T-Riesen von *Ascaris megalcephala*. Zoologica, 40. 1903.

allerhand atypische Verschiebungen ihrer Zellen eine geschlossene Blase zuwege bringt, nicht als eine regulatorische Leistung betrachtet werden; und dies um so weniger, als die entstehende »Pseudoblastula« — außer ihrem Geschlossenein — einem typischen Gebilde ja nicht einmal ähnlich ist.

Offenbar verhält sich vielmehr die Sache so: die primären Ektodermzellen sind in irgend einer Weise derartig konstruiert, daß sie unter allen Umständen, eventuell auch mit fremden Zellen, zu einer geschlossenen einschichtigen Blase zusammentreten. So bilden sie, wenn sie normalerweise mit der Ventralmasse ausgedehnt verbunden sind, mit dieser gemeinsam die Wandung einer umfangreichen Furchungshöhle. Wird ihnen jedoch diese Mithilfe, wie bei den T-Riesen, zum größten Teil entzogen, oder ganz geraubt, so liefern sie auf Grund der gleichen Funktionen trotzdem ein einschichtiges, geschlossenes, nur stärker gekrümmtes Epithel, oder eine kugelige »Pseudoblastula«, oder sie legen sich gar, wenn es sehr wenige sind, mit ihren Basalteilen aneinander und ordnen sich »einschichtig« um die entstehende innere Berührungsfläche.

Hier bei *Ascaris* besitzt also zweifellos die einzelne Ektodermzelle die Fähigkeit, so wie sie ist, je nach der Zahl der vorhandenen Geschwister und der daraus sich ergebenden Massenkorelation ein flaches oder ein stark gekrümmtes Epithel oder selbst eine solide Kugel erbauen zu helfen. Dann aber ist unsre Hypothese auf das primäre Ektoderm von *Ascaris* sicher nicht anwendbar. Denn eine Zelle, die mit ihrer ganzen Basalfläche oder doch dem größten Teile derselben cytotaktisch tätig ist, würde eben völlig außer stande sein, an der Herstellung eines flachen, einschichtigen Epithels, wobei die basale Kalotte frei bleiben muß, teilzunehmen.

*Ascaris* zwingt uns also zur Aufstellung eines neuen Erklärungsversuches.

### 3.

In unsrer bisherigen Hypothese wurde angenommen, daß die Attraktionstätigkeit am Zellkörper zwar anisotrop verteilt, aber innerhalb des ihr zugemessenen Bereiches homogen sei, — ein Verfahren, das offenbar das einfachste und darum bis zum Beweise des Gegenteils das einzig zulässige war. Wirklich kamen wir ja auch mit dieser Annahme für gewisse Fälle — wenn auch mit Schwierigkeit — zum Ziel. Für *Ascaris* aber ist jene Hypothese, wie sich erwiesen hat, zu einfach gewesen. Versuchen wir darum, ob hier

mit der Annahme anomogener Attraktionszonen ein Verständnis zu erreichen ist.

Was wir brauchen, sind Zellen von folgender Beschaffenheit. Außer den »Seiten« muß der größte Teil oder die ganze Basalkalotte attraktiv tätig sein, damit die Zelle befähigt wird, sowohl flache Epithelstücke als auch stark gekrümmte, resp. solide Blastulae aufzubauen. Zweitens aber muß dafür gesorgt sein, daß die Zellen trotz ihrer ausgedehnten Kontaktfähigkeit nicht regellos gleiten, sondern bei jeder beliebigen Art der Zusammenfügung in gleicher Höhe festgehalten werden. Dieser Forderung nachzukommen ist gar nicht so schwer.

Denken wir uns, der die ganze basale Kalotte mit umfassende Attraktionsbereich sei nicht homogen, sondern in parallele Zonen ungleicher Tätigkeit geteilt (Fig. 5), sei es nun, daß wirklich Streifen von qualitativ verschiedener Reizbarkeit übereinander liegen, sei es, daß nur die Intensität derselben vom basalen Pol aus sich kontinuierlich ändert; und ferner, daß immer die gleichnamigen oder gleich starken Zonen nach gegenseitiger Berührung streben; so würden derartig beschaffene Zellen, wie mir scheint, dasjenige leisten, was oben gefordert wurde. Sie würden sich je nachdem mit ihren basalen Bezirken zu einem soliden Tetraeder oder zu einer regelmäßigen Achtzellengruppe aneinander schließen, oder, wenn ihrer viele sind, durch Berührung ihrer äquatorialen Zonen und unter Freigabe der Basalkalotten ein gekrümmtes oder gar ebenes freies Epithel zusammensetzen, ohne daß jemals eine Zelle aus dem Niveau der übrigen herauszugleiten imstande wäre.

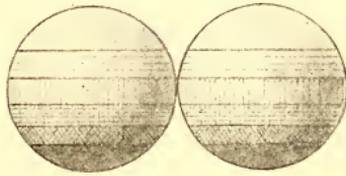


Fig. 5. Schema isolierter Epithelzellen mit parallelen Attraktionszonen.

Diese Vorstellung, daß die Zellen aller Stadien eine und dieselbe präformierte Bauart besitzen, und daß je nach der Form des Epithels bald mehr basale, bald mehr äquatoriale Bezirke zur Aktion gelangen, führt uns zu einer notwendigen Folgerung: die Zellen müssen sich drehen. In welchem Grade und in welcher Richtung die Zelle im einzelnen Falle sich zu drehen hat, hängt einerseits von der Krümmung des Epithels, andererseits von derjenigen Lagebeziehung ab, die bei der Geburt der Zelle zwischen ihren Zonen und der Spindelrichtung besteht. Es läßt sich z. B. denken, daß die Zonen einer frisch entstandenen Zelle der vorausgegangenen Spindelstellung oder, was dasselbe ist, derjenigen Achse, in der Kern und Sphäre noch hintereinander liegen, parallel gerichtet sind. Dann würden die

Zellen eines genau ebenen Epithelstückes unverändert liegen bleiben, die eines gekrümmten aber müßten sich nach der Teilung mit ihrem distalen Pole einwärts drehen, um so mehr, je stärker die Krümmung ist. Nehmen wir aber im Gegenteil an, daß die präformierten Zonen quer zur Spindelrichtung, d. h. symmetrisch zur

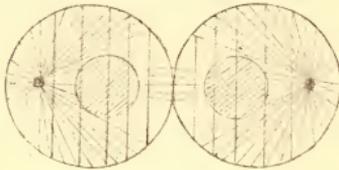


Fig. 6. Schema, um die Lage der Attraktionszonen zur inneren Zellachse zu zeigen.

inneren Achse der jungen Zelle verlaufen (Fig. 6), so benötigen wir einer gerade umgekehrten Drehungsweise: im ebenen Epithel müßte jede Zelle sich um einen rechten Winkel, und zwar nach auswärts drehen, und je kleiner die Anzahl der vereinigten Zellen, je stärker also die Krümmung ist, desto geringer wird die Drehung

sein; bis schließlich die beiden Töchter einer isolierten Zelle so, wie sie aus der Mitose hervorgegangen sind, mit ihren basalsten Zonen aneinander haften bleiben.

Diese letztere Annahme besitzt nun, wie ich glaube, weitaus die größte Wahrscheinlichkeit. Zunächst gestattet sie, den von der Theorie geforderten symmetrisch zonenweisen Bau der Zelloberfläche mit der bekannten inneren Symmetrie der Zelle in Beziehung zu setzen. Bietet sich doch sogar, wie von selbst, der verlockende Gedanke, daß die in der Achsenrichtung sich ändernde Beschaffenheit der Oberfläche vielleicht eine unmittelbare Wirkung der exzentrisch gelagerten Sphäre und ihres Strahlensystems sei.

Vor allem aber fällt der Umstand ins Gewicht, daß an den Zellen von *Ascaris* etwas wie eine Drehung der ursprünglichen Zellachse — genau in dem Sinne und Ausmaß, wie es unsre Annahme verlangt, tatsächlich zu erkennen ist<sup>19</sup>. Wenigstens führen Kern und Sphäre eine solche Bewegung aus. Und es ist ziemlich gleichgültig, ob wir darin den sichtbaren Ausdruck einer totalen Drehung der ganzen Zelle erblicken wollen, oder nicht; denn auch im letzteren Falle genügt uns ja die Möglichkeit, daß Kern und Sphäre durch ihre jeweilige Lage innerhalb der Zelle das zonenweise verschiedene Verhalten der Oberfläche direkt bestimmen könnten. Wenn eine einzelne, freie Zelle von *Ascaris* — sei es nun das Ei, oder ein isoliertes Blastomer des primären Ektoderms — sich teilt, so bleiben Kern und Sphäre in derselben diametralen Stellung liegen, in der sie aus der Mitose hervorgegangen sind. Anders, wenn es

<sup>19</sup> ZUR STRASSEN, Über die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. Arch. f. Entwicklungsmechanik. XII. Bd. 1901.

sich um vier Ektodermzellen handelt. Sind diese vom übrigen Keime abgetrennt, so drehen sich nach der Teilung ihre Zellachsen so lange, bis alle Sphären wie die Ecken eines Tetraeders radiär um den gemeinsamen Schwerpunkt liegen; wenn aber die vier Zellen in der normalen Weise mit den ventralen Blastomeren verbunden sind, — wobei die basalen Kalotten frei werden, so daß eine Furchungshöhle entsteht — sogar noch weiter. Und jedes folgende Stadium zeigt eine stärkere Drehung der Zellachsen, bis dieselbe endlich in dem flachen Epithel vorgeschrittener Embryonen nahezu  $90^\circ$  beträgt.

So sehen wir denn, daß die Annahme ungleicher, symmetrisch zur Zellachse verlaufender Attraktionszonen die Epithelbildung des primären Ektoderms von *Ascaris* mit allen ihren besonderen Merkmalen begreiflich macht. Ich will nicht verschweigen, daß eine weitergehende Analyse der Entwicklungserscheinungen uns zwingt, den *Ascaris*-Zellen, auch denen des primären Ektoderms, eine noch größere Komplikation ihres cytotaktischen Verhaltens zuzuschreiben. Aber für die Zwecke der vorliegenden Untersuchung ist jetzt ein genügender Abschluß erreicht. Wir wissen jedenfalls nunmehr, mit welchem Mindestmaß von Komplikation wir bei der Epithelbildung von *Ascaris* zu rechnen haben. Es ist immerhin, wie man zugeben wird, kein geringes.

#### 4.

Ich möchte noch in aller gebotenen Kürze die Frage berühren, ob etwa durch unser Ergebnis bezüglich der Epithelbildung von *Ascaris* nachträglich ein besonderes Licht auf die analogen Verhältnisse anderer Geschöpfe geworfen werde.

Wir haben in unsrer ganzen Erörterung streng das Prinzip befolgt, immer die einfachste zulässige Erklärungsweise aufzusuchen. Zur Annahme komplizierterer Einrichtungen schritten wir nur dann und nur für diejenigen bestimmten Fälle, bei denen es auf Grund vorhandener tatsächlicher Kenntnisse eben unvermeidlich war. Dabei hat sich gezeigt, daß wir bei den in physiologischer Hinsicht besser bekannten Formen zu immer komplizierteren Annahmen getrieben wurden; bei *Ascaris*, die durch eine glückliche Kombination von Eigenschaften die Analyse zu einer besonders leichten und sicheren werden läßt, zur kompliziertesten.

Hierin liegt ein Hinweis auf die Möglichkeit, daß eine künftige Bereicherung unsrer tatsächlichen Kenntnisse uns zwingen werde, auch bei andern Objekten, deren Epithelbildung vorderhand noch als etwas physiologisch Einfaches betrachtet werden darf, kompliziertere Vorgänge nach Art der bei *Ascaris* erschlossenen, wenigstens aber

eine cytotaktische Anisotropie der Epithelzellen anzunehmen. Es ist schon jetzt ein Umstand bekannt, der [solchen Annahmen den Weg zu ebnen scheint. Das ist die Tatsache, daß eine Drehung der Zellachsen, ganz in derselben Weise, wie wir sie von *Ascaris* kennen gelernt haben, in der Blastula- und Epithelbildung zahlreicher anderer Geschöpfe, vielleicht bei allen eine Rolle spielt<sup>20</sup>.

Eine verallgemeinernde Folgerung aber scheint mir aus dem an *Ascaris* gewonnenen Resultate notwendig gezogen werden zu müssen. Es hat sich herausgestellt, daß es Einrichtungen geben kann und wirklich gibt, durch deren Hilfe Zellen befähigt und gezwungen werden, sich nicht nur unter normalen Verhältnissen, sondern auch bei beliebig veränderter Zellenzahl und Massenkorelation zu einer einschichtigen, geschlossenen »Blastula« zusammenzufügen. Hierin liegt durchaus nichts Regulatorisches.

Ich meine nun, daß man in all den Fällen, in denen aus isolierten Blastomeren sogleich oder später geschlossene Hohlkugeln gebildet werden, oder in denen zerschnittene, plattgedrückte oder sonstwie gestörte Keime durch Umordnung des vorhandenen Materials die Form der Blastula restituieren, sich künftig wird fragen müssen: Ist das wirklich, wie meist behauptet wird, schon Regulation, — oder leisten die Zellen ganz einfach dasjenige, wozu sie für die Zwecke der normalen Entwicklung eingerichtet sind?

Es folgt die Demonstration von Herrn Prof. H. SCHAUINSLAND (Bremen):

#### Übersicht über die Entwicklung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten.

Herr SCHAUINSLAND demonstrierte eine große Anzahl Abbildungen aus allen Vertebraten-Ordnungen und sechs Wachsplattenmodelle von *Petromyxon*, *Amia* und *Siredon*, um eine Übersicht über die Entwicklung der Wirbelsäule in der Reihe der Vertebraten zu geben.

Die Abbildungen und Modelle dienten unter anderm namentlich zur Darstellung der Wirbelsäulenentwicklung von *Callorhynchus* und zur Erläuterung der ursprünglich doppelten Wirbelanlagen (*Petromyxon*, *Triaenodon*, *Carcharias*, *Torpedo*, *Acipenser*, *Spatularia*, *Amia*, *Siredon*, *Sphenodon*). Auch zeigten sie das Verhältnis der Skelettstücke zu den ursprünglichen Ursegmenten sowie zu den

<sup>20</sup> ZUR STRASSEN, Über die Lage der Centrosomen in ruhenden Zellen. I. c.

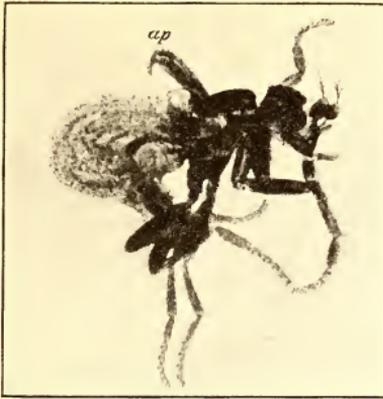


Fig. 1.

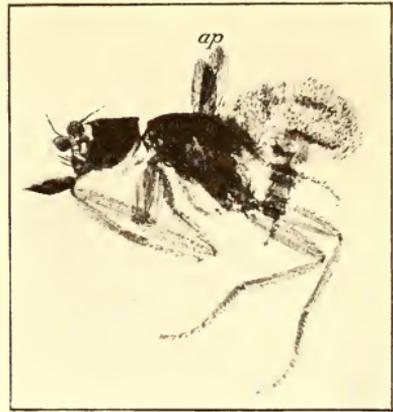


Fig. 2.

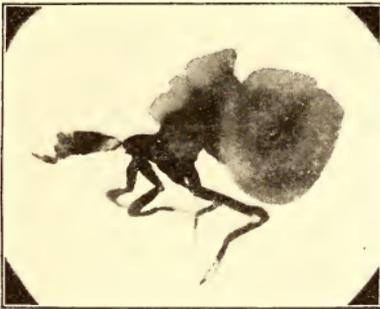


Fig. 3.

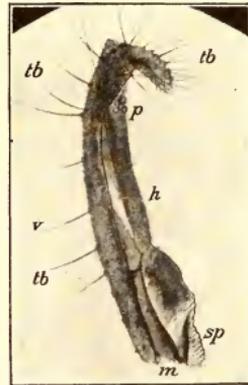


Fig. 4.

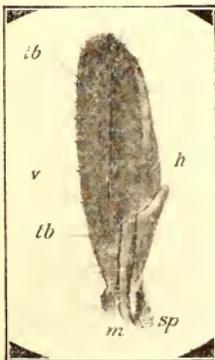


Fig. 5.

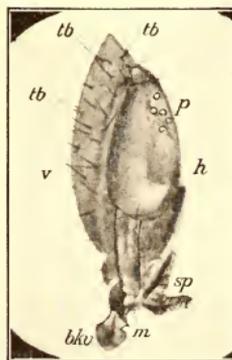


Fig. 6.

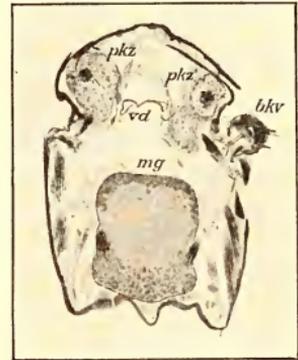


Fig. 7.



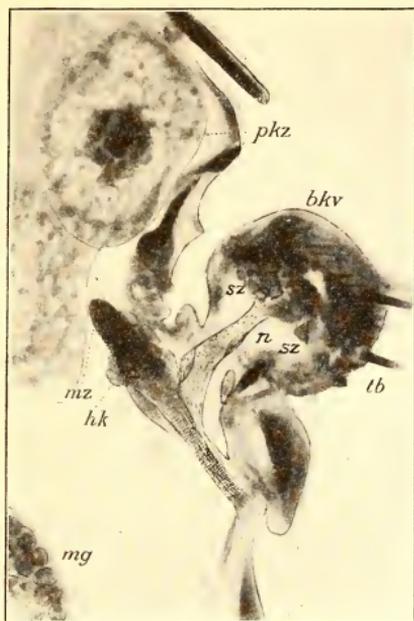


Fig. 8.

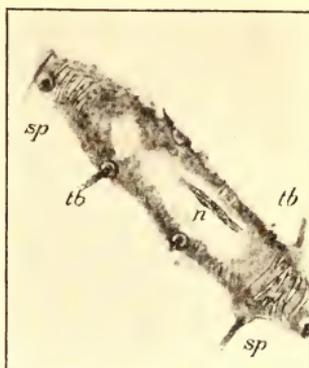


Fig. 10.

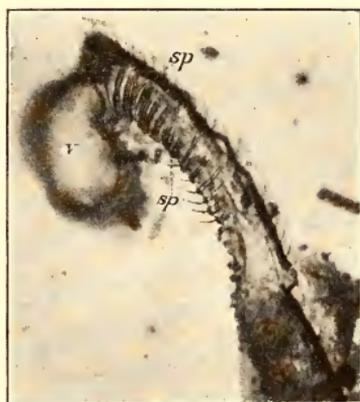


Fig. 11.

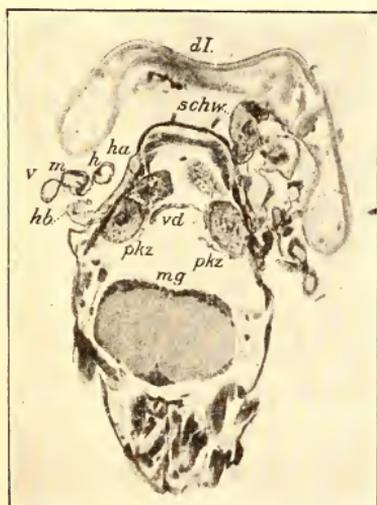


Fig. 9.

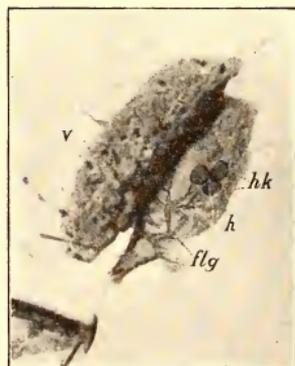


Fig. 12.



Gefäßen und Nerven, wodurch es z. B. auch ermöglicht wurde, ganz bestimmte Schlüsse über die weitere Ausbildung der zwiefachen Wirbelanlagen zu ziehen. Dieses kann nämlich in der fast gleichmäßigen Weiterentwicklung der beiden Stücke oder in der mehr oder weniger starken Reduktion einzelner Teile oder namentlich auch in einer Verschmelzung der doppelten Wirbelbogen bestehen, was im letzteren Falle teils so vor sich geht, daß die zwei zu demselben Segment gehörenden Bogenanteile sich miteinander vereinigen, teils aber auch — und zwar überwiegend — nach dem Modus erfolgt, daß immer ein Stück des einen Segments mit dem darauffolgenden des andern Segments verlötet.

Auf dieselbe Weise konnte auch die Diplo- und Polyspondylie (wenigstens bei *Callorhynchus*) als eine Folge von Verschmelzungen benachbarter Myotome und Ausfall der zu ihnen gehörigen Intersegmentalgefäße und Nerven nachgewiesen werden.

Der Inhalt des Vortrags selbst wird in der Einleitung zu der Abhandlung: »Über die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein« im Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, herausgegeben von O. HERTWIG, wiedergegeben werden.

---

### Vierte Sitzung.

Mittwoch Nachmittag 3 bis 5 Uhr im Physikalischen Institut.

**Vortrag** des Herrn E. WAsMANN (Luxemburg) über:

#### Die Thorakalanhänge der Termitoxeniidae, ihr Bau, ihre imaginale Entwicklung und phylogenetische Bedeutung.

Mit 12 Figuren auf Tafel II und III.

[Der von Photogramm-Projektionen begleitete Vortrag wird hier nur in abgekürzter Form gegeben, da der Gegenstand in der Zeitschr. f. wiss. Zool. später ausführlich behandelt werden soll.]

#### I. Der morphologische Bau der Appendices thoracales.

1) Als Appendices thoracales<sup>1</sup> der kleinen (1—2 mm großen) termitophilen Zweiflügler, die ich als *Termitoxeniidae* beschrieb, bezeichnete ich die dorsalen Anhänge des Mesothorax, welche den

<sup>1</sup> Studiert wurden dieselben an Übersichtspräparaten ganzer Tiere, an abpräparierten Appendices und an den (circa 10000 Schnitte umfassenden) Schnittserien von 60 Individuen aus fünf Arten.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s):

Artikel/Article: [Dritte Sitzung 65-113](#)