

## Der Tentakelapparat von *Dactyletra calcarata*.

Von

Ludwig Cohn

(Greifswald).

Mit Tafel XXIII und einer Figur im Text.

Die Gattung *Dactyletra* Cuv. (= *Xenopus* Wagl.), welche mit *Pipa* zusammen die kleine Unterordnung der *Aglossa* unter den ecaudaten Amphibien bildet, weist eine Reihe eigentümlicher Charaktere auf, von denen nicht der unbedeutendste jener Tentakel ist, der sich jederseits unter dem Auge etwa in der Mitte seiner Länge findet. Je nach seiner stärkeren oder geringeren Entwicklung ist er bereits zur Speciesunterscheidung verwertet worden; über seinen Bau, seinen Zusammenhang mit andern Organen, sowie über seine Funktion lagen bisher aber keine Mitteilungen vor. Dem freundlichen Entgegenkommen des Herrn Prof. MÜLLER verdanke ich zwei Exemplare von *Dactyletra calcarata* Buchholz und Peters, aus der hiesigen Sammlung, welche ich anatomisch und histologisch, Dank dem recht guten Erhaltungszustande, in bezug auf den Tentakelapparat untersuchen konnte. Es ergaben sich hierbei Resultate, die auch vergleichend-anatomisch nicht ohne Interesse sind; wenn auch die Funktion des Organs anderseits sich nicht mit Sicherheit aus dem Bau und seinen Beziehungen zu den andern Kopfororganen erschließen ließ, so wird doch eine der Wahrscheinlichkeit nicht entbehrende Vermutung nahegelegt.

Die Larve von *Dactyletra calcarata* ist unbekannt, wohl aber ist diejenige der naheverwandten *Dactyletra laevis* (= *Dactyletra capensis*) untersucht und abgebildet, die BEDDARD selbst gezogen hat (BEDDARD 1894). Während diese Larve ihrerseits als eigentümliche Bildung zwei lange, dicht über den Mundwinkeln inserierte Barteln oder Bartfäden trägt, die mit der Metamorphose verschwinden, fehlen ihr

noch die für das erwachsene Tier charakteristischen Tentakel<sup>1</sup>. Diese treten aber jedenfalls schon während oder bald nach der Metamorphose auf, denn ein mir vorliegendes ganz junges Exemplar von *Dactyletra calcarata*, das nur 20 mm lang ist gegenüber 54—58 beim erwachsenen Tiere, zeigt sie bereits ganz ausgebildet. Dicht unter dem Auge fand ich den Tentakel bald eingestülpt, bald vorgestreckt; in ersterem Zustand erscheint er als kleine Papille inmitten einer rundlichen Einsenkung. Bei dem Exemplare, das ihn am weitesten vorgestülpt hatte, war er etwa 0,9—1 mm lang. Am ausgestreckten Tentakel läßt sich schon mit bloßem Auge deutlich eine endständige Öffnung konstatieren. Schnittserien durch den kalkten Kopf ergaben nun das überraschende Resultat, daß das kanalförmige Lumen des Tentakels in kontinuierlichem Zusammenhang mit einem besonderen Divertikel der Nasenhöhle der entsprechenden Seite steht. Um den Tentakelapparat beschreiben zu können, muß ich daher von der Nasenhöhle ausgehen und eine kurze Darstellung der Konfiguration ihrer Haupt- und Nebenhöhlen vorausschicken.

Die äußeren Nasenöffnungen liegen näher der Schnauzenspitze als dem vorderen Augenrande, weit nach außen, doch bereits auf der oberen Seite des Kopfes und nach oben gewendet. Sie sind von einem niedrigen Wulste umgeben, der auf dem Schnitte Fig. 2 mit getroffen ist. Diese Fig. 2, ein schief verlaufener Sagittalschnitt durch den ganzen Kopf, zeigt, daß die Haupthöhle der Nase von einer Erweiterung an, die gleich hinter der äußeren Nasenöffnung zu sehen ist, in fast sich gleich bleibender Weite schief nach unten und hinten zum Gaumen verläuft, um hier mit weiter Choanenöffnung in die Mundhöhle zu münden. Verfolgen wir das Verhältnis der seitlich gelegenen Nebenhöhlen zu diesem dorsoventralen Gange, den ich weiterhin den Hauptraum nenne, nach den in Abständen derselben Querschnittserie entnommenen Schnittzeichnungen auf Fig. 3 bis 7. Auf vergleichend-anatomische Fragen, soweit sie nicht direkt auf den Tentakelapparat Bezug haben, vielmehr die Beziehungen einzelner Teile zum JACOBSONSchen Organ betreffen, gehe ich hier nicht ein, da ich mir bei späterer Gelegenheit darauf zurückzukommen vorbehalte.

Der äußeren Nasenöffnung schließt sich innen unmittelbar ein

<sup>1</sup> BEDDARD nennt jene Barteln »Tentacles«, doch wäre es nicht empfehlenswert, dieses mit dem gleichlautenden deutschen Wort zu übersetzen, da es Anlaß zu Verwechslungen mit dem so benannten und systematisch verwerteten Organ des erwachsenen Frosches geben würde.

kleiner Vorraum an, welcher in seiner unteren Hälfte durch einen vom Boden her vorspringenden Zapfen in zwei Teile getrennt wird. Die auf Fig. 3 rechts liegende Hälfte, die zur internasalen Knorpelscheidewand gewendet ist, geht in den Hauptraum über; links in der Figur, d. h. nach außen, dem Kopfrande zu, erweitert sich der Vorraum in eine Nebenhöhle, von welcher alsbald zwei Gänge sich abzweigen. Bezeichnen wir sie in ihren weiteren Geschicken, wie in den Abbildungen, mit *a* und *b*. Der Raum *b* steigt auf weiter hinten liegenden Schnitten (Fig. 4) erst tief, bis nahe an den Kieferknochen und außen an den Kopfrand, hinab; wenig weiter nach hinten sendet er dann ein Divertikel nach oben zu (Fig. 5), während der untere, am Kiefer gelegene Raum auf diesem Schnitte nicht mehr getroffen wird. Es ist also kein weiter Raum, sondern nur ein schmaler Kanal. Von der in Fig. 5 abgebildeten Stelle verläuft nun der Raum *b* als quergestellter niedriger Spalt rückwärts. Nach innen zu von ihm liegt der ovale Querschnitt des Raumes *a*, der sich, nach einigen unregelmäßigen Aussackungen unmittelbar hinter dem Vorraum, bald auf dieses ovale Lumen begrenzt zeigt<sup>1</sup>. Während aber *a* auch weiterhin diese Lumenweite und -Form beibehält, verengert sich alsbald der lichte Raum von *b* bedeutend, was mit weiter unten festgestellten Veränderungen der epithelialen Auskleidung Hand in Hand geht, und so endet endlich *b* als nach hinten zu geschlossener Blindsack. Auf Fig. 7 ist *b* daher nicht mehr zu sehen.

Gang *a* wendet sich hingegen gleich hinter dem blinden Ende von *b* nach außen (indem er erst an dieser Stelle einen später näher bezeichneten Wechsel im Epithel aufweist). Nachdem er nun eine Strecke quer gezogen (Fig. 7) und dem seitlichen Kopfrande bedeutend näher getreten ist, biegt er an einer wenig hinter Fig. 7 liegenden Stelle wieder nach hinten um und verläuft nun parallel der Haut und dicht unter deren Drüsenschicht bzw. der diese nach unten abschließenden Muskellage in der Längsachse des Kopfes direkt nach dem unteren Augenrande und somit dem Tentakel der betreffenden Seite, in welchen er eintritt. Sein Lumen öffnet sich also nach außen durch die an der Tentakelspitze erwähnte Öffnung.

Schon frühzeitig, bevor er noch den Zusammenhang mit *b* und dem Vorraume aufgegeben hat, tritt *a* mit einem weiter gaumenwärts gelegenen, in den Abbildungen mit quadratisch schraffiertem Epithel

<sup>1</sup> Weiter nach der Schnauzenspitze zu, vor dem Nasenloche, reichen beide Hälften des Vorraumes (die zu den Räumen *a* + *b* sowie die zur Haupthöhle führende) noch eine Strecke weit und etwa gleich weit vor.



versehenen Raume in Verbindung. Zwischen den Fig. 4 und 5 liegen Schnitte, welche an der mit  $x$  bezeichneten Stelle eine offene Kommunikation zwischen  $a$  und diesem Raume zeigen, so daß auf diese Weise der letztere auch mit dem Vorraume in Verbindung steht. Während sich dann der nach außen gelegene Teil des Raumes  $a + b$  abteilt und als Gang  $a$  rückwärts zieht, gelangt dadurch der quadratisch schraffierte Raum zu einer unmittelbaren Verbindung mit dem Hauptraume der Nase. Da diese Verbindung des quadrierten Raumes mit dem Hauptnasenraum zuerst mit dem Vorraume zusammenhängt, und dann durch einen großen Teil der Serie immer wieder getroffen wird, so haben wir es also mit einem langen seitlichen Spalt in der Wand des Vor- und Hauptraumes zu tun, mit welchem successive  $a$  und der quadrierte Raum in Verbindung treten.

Der quadrierte Raum besteht aus zwei Abteilungen. Am weitesten nach vorn, nach der Schnauzenspitze, reicht der auf Fig. 5 außen gelegene Teil, den wir auch schon in Fig. 4 kurz vor seinem blinden Ende angeschnitten sehen. Erst an der Stelle, wo dieser vordere Sack mit dem Raume  $a + b$  in Verbindung tritt (zwischen Fig. 4 und 5), schiebt er medianwärts (nach der Knorpelscheidewand zu) einen kleineren Divertikel, der aber bereits in Fig. 6 (rechts) zu Ende geht. In Fig. 7 endlich ist auch der äußere Teil des quadrierten Raumes verschwunden, und wir sehen, daß hinter ihm (also noch entfernter von der Schnauzenspitze und näher zur Choane) sich in den Hauptnasenraum noch ein weiterer Nebensack öffnet, der bereits in Fig. 6 nach außen zu vom quadrierten Raume angeschnitten war. Bald nach Einmündung dieses letzten Nebenraumes, der dicht über dem Gaumendache liegt, öffnet sich der Hauptnasenraum durch die Choane in die Mundhöhle.

Wir haben also im ganzen als seitliche Ausbuchtungen des Vor- bzw. Hauptraumes der Nase drei verschiedene Hohlräume festgestellt: 1) die beiden gemeinsam vom Vorraum abgehenden (und auch in bezug aufs Epithel gleichen) gangartigen Räume  $a$  und  $b$ , von denen  $a$  bis zum Tentakel zieht, während  $b$  als rückwärts gewendeter Blindsack endet; 2) die quadriert umrandete Höhle, die ihrerseits mit  $a$  kommuniziert und ein kleineres, medial gerichtetes Divertikel bildet; 3) den basal gelegenen Schlauch, der zunächst der Choane ausmündet.

Medianwärts von dem quadriert umrandeten Raum liegt, wie die Abbildungen zeigen, eine mächtige Drüsenmasse. Sie besteht aus langen, verzweigten Schläuchen; da das Epithel derselben recht hoch ist, erscheint ihr Lumen nur relativ eng. Es ist die Nasendrüse. Sie

bildet ein Dreieck etwa, das mit einem Winkel nach vorn gerichtet ist. Weiter vorn auf die Umgebung des quadrierten Raumes beschränkt, greift die Drüsenmasse desto mehr nach der Nasenscheidewand medialwärts über, je weiter die Querschnitte sich nach hinten zu (von der Schnauze aus) entfernen. Auf Schnitten, die noch nach Fig. 7 folgen, erreicht die Drüsenmasse ganz die Nasenscheidewand, deren unterem Teil sie dicht angelagert erscheint. Von der Gaumen-drüse, auf die ich später noch zurückkomme, ist sie dann nur noch durch die Basis der Scheidewand, die hier durchtretenden Blutgefäße sowie den Ramus palatinus des Quintusnerven getrennt, der mit den Blutgefäßen zum Gaumen zieht. Wenn auch der äußere Teil der Nasendrüse hierauf auf Schnitten bald verschwindet, reicht der mediale an der Nasenscheidewand so weit nach hinten, daß er erst weit hinter den Choanen, dicht vor der Stelle, wo der Nervus olfactorius aus der Schädelhöhle austritt, und somit auf der durch die Mitten beider Augen gelegten Linie verschwindet.

Wenn auch die ganze Drüsenmasse ein kompaktes Ganzes zu bilden scheint, so dient sie doch einer doppelten Funktion und besteht aus zwei Teilen, die wohl auch ein verschiedenes Sekret liefern, obgleich ich keinen Unterschied im Epithel wahrnehmen konnte. Zu dieser Annahme führt der Befund, daß das Drüsenfeld jeder Nasenseite zwei verschiedene, weit voneinander ausmündende Ausführungsgänge hat, von denen, wie weiter folgt, der eine jedenfalls eine spezielle Anpassung an besondere Verhältnisse bedeutet. Der erste Ausführungsgang ist auf dem Schnitt Fig. 2 getroffen und zwar wenig vor seiner Ausmündungsstelle. Im nächsten Schnitt mündet er in den quadriert umrandeten Raum, und zwar dicht bei der Stelle, wo der letztere sich nach dem Hauptnasenraume öffnet. Der zweite Ausführungsgang des Drüsenfeldes hingegen liegt viel weiter nach vorn. Er steigt schief nach vorn und oben zur Stirnseite des Kopfes auf und mündet auf der in den Vorraum einspringenden Leiste, die in Fig. 3 im Schnitt als Zapfen im Vorraum zu sehen ist — also gerade vis-à-vis der äußeren Nasenöffnung. Daß beide Gänge aus dem Drüsenfeld kommen, ist zweifellos; ich konnte sie bis da hinein verfolgen; auch läßt sich ein Verhalten, wie ich es soeben schilderte, gut mit der später versuchten Deutung der Funktion des Tentakelapparats vereinigen.

Nur ein Teil der verschiedenen Hohlräume nun, welche jederseits zu jeder Nase gehören, dient der Geruchsfunktion. Ich versuche die Deutung der einzelnen Räume auf Grund ihrer Epithelverhältnisse,

der Pigmentverteilung sowie der Ausbreitung des Nervus olfactorius. In den Abbildungen selbst konnte ich, wenn ich den Maßstab nicht allzugroß wählen wollte, die einzelnen verschiedenen Epithelien nicht zeichnerisch differenzieren. Ich gebe daher in den Fig. 8, 9 und 10 drei Epithelzeichnungen, den in den andern Abbildungen in derselben Reihenfolge die schematischen Darstellungen — quadrierte Umrandung, horizontal schraffierte Umrandung und radiäre Strichelung entsprechen. Als weiße Doppelkontur stellte ich das Epithel der äußeren Körperbedeckung sowie die Teile der inneren Epithelauskleidung dar, welche den gleichen Charakter eines einfachen vielschichtigen Epithels tragen. Als dicke schwarze Linie (z. B. Fig. 5 und 6) ist ein mehrschichtiges Epithel angedeutet, das aus wenigen unteren Lagen flacherer Zellen und einer äußeren Grenzlage etwa kubischer oder sehr wenig zylindrischer Zellen besteht.

Es kann nun keinem Zweifel unterliegen, daß wir es in Fig. 8 (dem quadriert eingezeichneten Epithel) mit einem echten Sinnesepithel zu tun haben. Ebenso ist auch Epithel Fig. 10 ein Sinnesepithel. Der Zeichnung, welche dieses den Hauptraum auf dem größten Teil seiner Circumferenz auskleidende Epithel darstellt, ist zwar seine Natur als Sinnesepithel nicht sicher anzusehen. Wenn wir aber berücksichtigen, daß erstens die Hauptnasenhöhle durch den dorsalen Olfactoriusstrang (siehe unten) innerviert wird, daß zweitens gerade innerhalb dieses Epithels — und zwar nur innerhalb desselben — die typischen kolbenförmigen Drüsen ausmünden, welche man mit den auf das Riechfeld beschränkten BOWMANSchen Drüsen identifiziert, dann kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß wir es in Fig. 10 mit einem Sinnesepithel zu tun haben, das wohl nur infolge ungentügenden Erhaltungszustandes die Flimmerung seiner Zellen verloren hat.

Anders ist es bei Fig. 9 (horizontal schraffierte Umrandung). Hier haben wir ein einfaches Schleimepithel vor uns. Die betreffenden Räume, *a*, *b* und der ventralste Schlauch, stehen auch nicht mit dem Olfactorius in Verbindung; sie scheinen vielmehr von dem mächtig entwickelten Ramus maxillaris sup. des Trigemini innerviert zu werden. Ich glaube dessen sicher zu sein, obgleich ja die Verfolgung feiner Nervenästchen oder gar des Herantrittes der Endzweige an die einzelnen Sinneszellen an dem alten Spiritusmaterial natürlich unmöglich war.

Die Verteilung der einzelnen Epithelarten ist aus den Abbildungen ersichtlich. Durch die äußere Nasenöffnung schlägt sich das einfache Epithel der Körperoberfläche weit hinein (Fig. 3) und kleidet den ganzen Vorraum aus, der somit einen rein zuleitenden Abschnitt



der Nase bildet. Der Hauptnasenraum ist in dem Hauptteil seiner Länge mit dem Epithel Fig. 10 ausgekleidet, während die früher erwähnte laterale Spalte, in welche die Nebenhöhlen einmünden, das einfache, mehrschichtige Epithel trägt, das wir auch in den Zuführungsgängen der Nebenhöhlen finden. In den Räumen  $a + b$  sind in bezug auf das Epithel zwei Regionen zu unterscheiden. Der gemeinsame, vom Vorraum abgehende Raum  $a + b$ , sowie die Anfangsteile beider Röhren (darunter auch der nach dem Kieferrande herunterreichende Divertikel von  $b$ ) sind mit dem Epithel Fig. 9, also einem Schleimhautepithel, ausgekleidet. Während aber schon in Fig. 5 die verengten Zipfel der Spalte, zu der  $b$  hier geworden ist, ein einfaches Oberflächenepithel tragen, sehen wir in Fig. 6, daß es hier schon den ganzen oberen Rand und die Seitenteile bedeckt, so daß nur noch die Mitte des Unterrandes das Epithel Fig. 9 aufweist. Der blinde Endabschnitt des Sackes endlich ist ganz von dem einfachen Plattenepithel ausgekleidet. Es sind das Verhältnisse, die für die vergleichend-anatomische Deutung, wie wir später sehen werden, nicht ohne Belang sind, da sie auf die Entwicklungsgeschichte des Tentakelapparates etwas Licht zu werfen geeignet sind.

Und dasselbe Plattenepithel sehen wir auftreten und dasjenige (Fig. 9) ablösen, sowie die ovale weite Anfangshöhle von  $a$  zu Ende geht und  $a$  sich nunmehr als enger, runder Gang (Fig. 7) nach außen und somit dem Tentakel zuwendet. In diesem Gange bleibt es bis zur Ausmündung auf der Tentakelspitze, wo es dann in das Epithel der äußeren Körperbedeckung sich kontinuierlich fortsetzt. Die Wandung des Kanals  $a$  hat dabei einen recht komplizierten Bau. Nach außen vom Epithel folgt eine dünne Muskellage, welche vorwiegend aus Ringfasern zu bestehen scheint; doch scheinen auch schief verlaufende Fasern darin vorzukommen. Dann folgt eine breite bindegewebige Schicht mit elastischen Fasern und hohen, schmalen, einzeln eingelagerten Zellen; diese Schicht ist es, die dem Kanal auf Schnitten sein charakteristisches Aussehen gibt. Außerhalb liegt dann noch eine kräftige Ringmuskulatur. Mit dieser Schichtung seiner Wandung zieht der Kanal bis in den Tentakel hinein, und erst an dessen Spitze verschwindet die Bindegewebsschicht. Neben dem Kanal treten die (unter der Drüsenlage der Haut verlaufenden) Hautmuskeln in den Tentakel ein und würden wohl die Rückziehung desselben zu besorgen haben, während die Ausstülpung durch die Aktion der Ringmuskulatur bewirkt werden könnte. Dieselbe Ringmuskulatur wäre es auch, welche die weiter unten erwähnte Fortbewegung

des Sekretes im Kanal und durch den Tentakel hindurch besorgen würde.

Das quadrierte Epithel (Fig. 8) ist auf den mittleren Nebenraum und dessen mediale kleine Aussackung beschränkt. Es muß hier eine spezifische, von der Geruchsperception durch das Epithel der Hauptnasenhöhle abweichende Funktion vorliegen.

Von Interesse ist das Verhalten des Pigments in der Umgebung der einzelnen Höhlen; es kann auch, meines Erachtens, mit zur Charakterisierung einzelner Teile der Nasenhöhlenwandung als percipierender, sensorielle Teile herangezogen werden, und die nach diesem Prinzip versuchte Lokalisierung sensorielle Funktion deckt sich mit jener, die ich nach der Verbreitung des Olfactorius, dem Aussehen der Epithelien, dem Vorkommen der BOWMAN'schen Drüsen oben skizzierte. Daß die Pigmentierung im allgemeinen in irgend einem Zusammenhange mit der Funktion der vom Olfactorius abhängigen Sinnesepithelien steht, ist anzunehmen. Ich verweise hier nur auf die Angabe von OGLE (Med. Chir. Transact. 1870, vol. LIII), nach welcher die Pigmentierung der Riechschleimhaut bei osmatischen Säugetieren am dunkelsten bei denen ist, deren Riechvermögen am stärksten ausgebildet erscheint. Hierher würde auch die mehrfach gemachte Beobachtung gehören, daß beim Menschen z. B. Albinismus mit Anosmie vergesellschaftet auftritt. Verschiedenes Verhalten der Pigmentierung in der Umgebung der einzelnen Nasenhöhlen der *Dactyletra calcarata* wäre mithin als Kriterium für deren Funktion nicht ganz bedeutungslos.

Sehr starke Pigmentierung tritt nun um die quadrierten Höhlen der *Dactyletra calcarata* auf. Ihrem Epithel sind unten große, stark verzweigte und ein fast kontinuierliches Lager bildende Pigmentzellen angelagert. Schöne sternförmige Pigmentzellen umgeben auch den Hauptraum, an dessen Epithel sie auch nahe herantreten. Um die andern, nur mit Schleimepithel bzw. mit flachem Epithel ausgekleideten Räume hingegen finden sich nur unregelmäßige Pigmentschollen im umgebenden Bindegewebe, die sich in nichts von jenen unterscheiden, welche überall das Bindegewebe im Kopfe mehr oder weniger stark durchsetzen.

Über die Innervation der Nase konnte ich, wie bereits gesagt und aus dem Charakter des mir zur Verfügung stehenden Materials folgt, nur die hauptsächlichsten Beziehungen feststellen, nicht den Zusammenhang der Nerven mit interepithelialen Sinneszellen.

Jeder der beiden Nervi olfactorii geht, wie überall, mit zwei

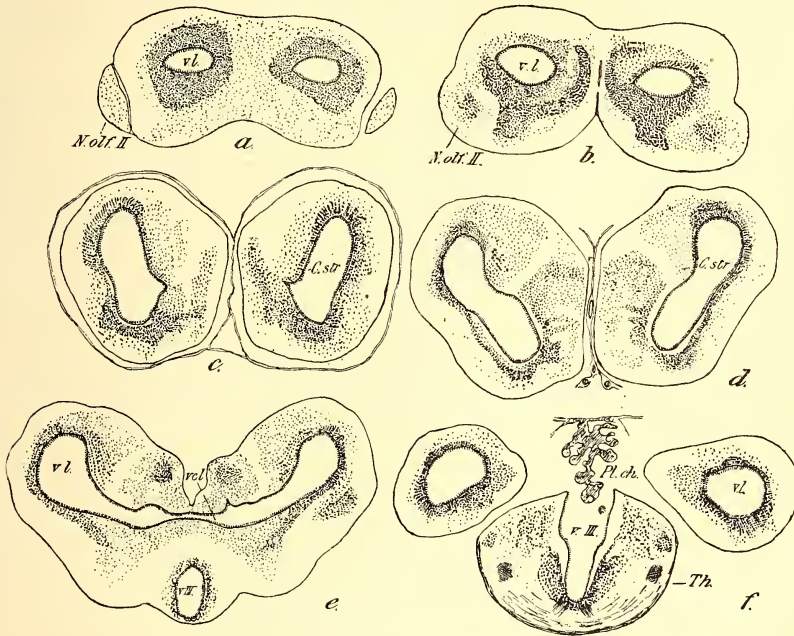


Wurzeln, deren Ansatzstellen hier recht weit voneinander entfernt sind, vom zentralen Organe ab. Die hintere Wurzel senkt sich in den Lobus olfactorius erst weit hinter dem vorderen Ende der Seitenventrikel ein, wie die beigegefügtten Abbildungen der Textfigur zeigen. Die vorderen Wurzeln hingegen inserieren sich auf der vordersten Kuppe. Auch bei *Rana esculenta* bilden ja die Fasern der beiderseitigen Olfactorii ein unregelmäßiges Geflecht, da zahlreiche Fasern aus dem Olfactorius der einen Seite nach dem der andern hinüberkreuzen; immerhin aber behalten dort auf Querschnitten durch die betreffende Stelle beide Olfactoriusfelder (die also den Abgängen der beiden vorderen Wurzeln entsprechen) eine gewisse Selbständigkeit im Bilde. Vergleiche von Querschnitten zeigten mir, daß die Verflechtung der Fasern bei *Dactyletra calcarata* viel weiter geht. Als bald nach dem Auftreffen der Fasern der beiden vorderen Olfactoriuswurzeln auf die schmale Spitze des Lobus olfactorius gehen die Fasern zum größeren Teile die engste Durchflechtung ein, so daß die Entstehung der ganzen Fasermasse aus zwei Teilen hauptsächlich nur aus den seicht einschneidenden Sulci longitudinales zu erkennen ist. Der Ventrikel reicht bei *Dactyletra calcarata* sehr weit nach vorn und zeigt (im Gegensatz zu *Rana esculenta*) ein quergestelltes ovales Lumen. Es wäre für die Funktion immerhin beachtenswert, daß die vorderen Wurzeln eine starke beiderseitige Kreuzung durchmachen, während die hinteren gesondert ins Gehirn treten, wenn sie auch später im Innern eine teilweise Kreuzung erfahren mögen. Dabei scheinen, so weit das an dem alten Material zu konstatieren war, beiden Wurzeln auch verschiedene Teile der Nase zur Innervation zugewiesen zu sein.

Die nebenstehend abgebildeten Schnitte durch das Vorderhirn zeigen in *a* und *b* die Insertion der hinteren Olfactoriuswurzel. In Fig. *b*, wo die letztere endlich mit dem Zentralorgan verschmilzt, tritt seitlich jederseits eine Anhäufung von Ganglienzellen auf, die zu diesen Wurzeln gehört, während auch die um den Ventrikel angehäuften Ganglienzellen an dieser Stelle sich hauptsächlich an der unteren Circumferenz ansammeln. In Fig. *c* und *d* sehen wir das Auftreten und die Größenzunahme des Corpus striatum, indes die Sulci longitudinales endlich auch so weit einschneiden, daß die beiden Hemisphären voneinander getrennt erscheinen. Auffallend ist die deutlich radiäre Schichtung der Ganglienzellen am oberen Ventrikelrand. In Fig. *e* treten beide Seitenventrikel im Ventriculus communis zusammen, der nächste Schnitt zeigt das Foramen monroi.

Unten auf Fig. *e* ist bereits der dritte Ventrikel angeschnitten; zwei Schnitte vorher war die Lamina terminalis getroffen. Die hinteren Enden der Hemisphären reichen weit über den dritten Ventrikel rückwärts, weiter als bei *Rana temporaria*.

Der Olfactorius verläßt die Schädelhöhle also in zwei Ästen, dem stärkeren vorderen und ventralen und dem dünneren hinteren und dorsalen. Beide verlaufen anfangs eine Strecke nebeneinander nach vorn zu. Dicht neben ihnen und wenig dorsomedial zieht der Ramus



Textfig. a—f.

Schnitte durch das Vorderhirn von *Dactyletra calcarata*, von vorn nach hinten einer Querschnittserie entnommen. *C.str.*, Corpus striatum; *Nolf.II.*, hintere Wurzel des Olfactorius; *Pl.ch.*, Plexus chorioideus; *v.l.*, Ventriculus lateralis des Vorderhirns; *v.c.I.*, Ventriculus communis; *v.III.*, Ventrikel III des Zwischenhirns; *Th.*, Thalamus.

palatinus des Quintusnerven. Der dorsale Olfactoriusast zerfällt zuerst in eine größere Anzahl dünnerer Nerven, die, im Halbkreise um den medialen Rand des Hauptnasenraumes angeordnet, an diesem entlang ziehen, sein Epithel innervierend. Der ventrale Stamm verläuft, nachdem er einen kräftigen Ast in das Nasendrüsensfeld abgegeben hat, parallel dem Gaumendache nach vorn und spaltet sich bald in zwei Äste, die gemeinsam die Choane außen umbiegen und direkt auf den quadrierten Raum zu verlaufen, dessen Wandung sie zuletzt stark umflechten. Nach den horizontal schraffierten Räumen

scheinen keine Zweige des Olfactorius zu gelangen, so daß sie, wie ich schon früher ausführte, keine olfactorische Funktion besitzen.

Über das Verhältnis des Tentakels zum unteren Augenrande gibt Fig. 1 Aufschluß, die einen Teil eines Längsschnittes durch den Kopf wiedergibt. Der Tentakel liegt dicht unter der Falte des unteren Augenlides. In der Tiefe der Augenlidfalte liegt die Mündung der HARDERSchen Drüse, etwa in der Mitte ihrer Länge. Der Ausführungsgang ist sehr lang, da der Drüsenkörper selbst, ein etwa dreieckiger Komplex schmaler Schläuche mit kubischem Epithel, in der vorderen inneren Ecke der Orbitalhöhle hinter dem Augapfel zu liegen kommt<sup>1</sup>.

Zum Schluß wären bei dem Nasenapparat noch Sinnesknospen zu erwähnen, die sich in der Hauptnasenhöhle, doch nur an der Grenze von Sinnesepithel und einfachem Schleimhautepithel, vorfinden. Es sind typische Sinnesknospen von bauchiger Form mit meridional gekrümmten langen, schmalen Zellen, deren Kern basalständig ist, wie wir sie in der Nase der Fische, im Integument der Amphibien (bei *Dactyletra calcarata* in den schön entwickelten Seitenlinien der Hautsinnesorgane) finden. Sie liegen in der Hauptnasenhöhle dort, wo ich sie in Fig. 5 und 6 angedeutet habe. Ein Ring solcher Sinnesknospen liegt um die Hauptnasenhöhle nur bei deren Eingang an der Grenze des Vorraumes. Weiterhin bilden sie eine Linie, die meist nur eine Knospe stark ist, in kurzen Abständen aufeinander folgend bis zur Mündung des untersten Sackes nahe der Choane. Verstärkt treten sie in dieser Linie nur auf der Höhe auf, wo sich der Zugang zu der quadrierten Höhle öffnet; hier findet man auf demselben Querschnitt zwei und auch drei solcher Knospen nebeneinander. Es sind jedenfalls taktile Elemente, die am Eingang aus dem Vorraum zur Haupthöhle und dann wieder am Eingang in die quadrierte Höhle Wache stehen. Ein Unterschied zwischen ihnen und den Sinnesknospen in den Sinneslinien der äußeren Haut findet sich nur darin, daß sie in der Nase auf einer Höhe mit dem übrigen Epithel

<sup>1</sup> Bemerkenswert ist am Auge der *Dactyletra calcarata* bei der geringen absoluten Größe desselben die relativ bedeutende Größe der Linse. Ein Medianschnitt durch das Auge ergibt folgende Maße:

Durchmesser des Auges von vorn nach hinten (von der Cornea bis zum hinteren Retinarand) . . . . .	1,12 mm
Linse Querdurchmesser . . . . .	0,96 mm
Tiefendurchmesser . . . . .	0,81 mm.

Die Linse stellt also ein so großes abgeflachtes Oval dar, daß sie fast die ganze Augenhöhle ausfüllt. Der Glaskörper ist auf ein sehr geringes Maß beschränkt.



liegen, während die auf der äußeren Haut, wohl der exponierten Lage wegen, etwas eingesenkt erscheinen.

Eine Zwischenkieferdrüse kommt bei *Dactyletra calcarata* nicht vor. Bis an die äußerste Schnauzenspitze fand ich immer nur die gleichen Drüsen, welche auch sonst der Haut eigen sind. Die Drüsen sind hier auch weder größer, noch dichter gehäuft.

Mächtig entwickelt ist hingegen eine Gaumendrüse. Sie beginnt etwas vor den vorderen Choanenrändern und zieht am Gaumendach als breite Platte, die fast die ganze Breite des interchoanaln Raumes einnimmt, nach hinten, um erst hinter der Linie, welche die Mitte beider Augen verbindet, aufzuhören. Sie besteht aus einer rechten und einer linken Hälfte, die dicht nebeneinander liegen. Sie ist unter der Nasenscheidewand in das Bindegewebe des Gaumens eingebettet und stößt beiderseits, wie bereits erwähnt, fast mit den Nasendrüsen zusammen, von denen sie sich aber histologisch durch das hohe, schmale Zylinderepithel ihrer Drüsenschläuche deutlich unterscheidet. Der Funktion nach ist es wohl eine einfache Schleimdrüse. Da der *Dactyletra calcarata* mit dem Fehlen der Zunge auch jede Drüsenbildung am Mundhöhlenboden abgeht, so wird das Sekret dieser Schleimdrüse wohl die Funktion der Zungendrüsen zu ersetzen haben — vielleicht gemeinsam mit jenem untersten, ventralen Nebensacke der Nase, der dicht an der Choane ausmündet und dessen Sekret wohl der Mundhöhle, nicht aber mehr der Nase zugute kommen kann. Jede Hälfte der Gaumendrüse bildet für sich einen einzigen, starken Ausführungsgang, der weit hinten am Gaumen, am Ende des Gaumendrüsensfeldes, ausmündet. Nur wenige Schläuche ziehen nach hinten noch über diese Mündung hinaus.

Das Gaumendach weist zahlreiche Sinnesknospen auf, welche wohl von dem hier sich auflösenden Ramus palatinus versorgt werden. Im Gegensatz zu den stark pigmentierten Nasendrüsensfeldern entbehrt die Gaumendrüse ganz der Pigmentzellen.

Die Blutkörperchen von *Dactyletra calcarata* sind 0,015 mm lang und 0,009 mm breit. Die gelegentlich angestellte Messung veranlaßte mich zur Durchsicht der Zahlenangaben und Schlußfolgerungen, welche HOFFMANN S. 503 seiner Bearbeitung der Amphibien in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs mitteilt. Er folgert aus seiner Liste, daß 1) die Proteiden die breitesten Blutkörperchen haben und darunter *Amphiuma* die breitesten; 2) daß die Frösche und Kröten

die schmalsten haben und einige Bufonen die allerschmalsten; 3) daß die Blutkörperchen der Urodelen viel breiter sind, als die der Anuren.

Diese Schlußfolgerungen stimmen aber doch nicht überall mit den angegebenen Messungen überein; während wir unter den Anuren bei Fröschen mit  $17 \mu$  schon die höchste, bei Bufonen mit  $5 \mu$  die kleinste Blutkörperbreite sehen, steht anderseits, im Gegensatz zu den andern Urodelen, *Triton cristatus* mit nur  $8 \mu$  in der Mitte zwischen ihnen. Ich glaube, daß, wenn auch die Fragestellung, nämlich die Annahme einer Beziehung zwischen Blutkörperchenform und systematischer Stellung, berechtigt ist, diese Frage im speziellen nicht recht zweckmäßig gestellt ist. Wir müssen nicht die absolute Breite der Blutkörperchen berücksichtigen, sondern die relative, d. h. das Verhältnis derselben zur Länge des Blutkörperchens oder seine mehr oder weniger ausgebildete Schlankheit. Ein sehr großes, absolut sehr breites Blutkörperchen kann dabei dennoch ovaler, schlanker sein, als eines mit kleinerem Querdurchmesser.

Ich berechne daher in den nachfolgenden Zahlenreihen aus den Messungen, die HOFFMANN anführt (unter Zusatz von *Dactyletra calcarata* und *Discoglossus pictus*), dieses Breitenverhältnis, indem ich die Breite im Verhältnis zur Länge mit 1 setze.

<i>Proteus anguineus</i> . . . . .	1,3 : 1	<i>Rana esculenta</i> . . . . .	1,5 : 1
<i>Triton Bibronii</i> . . . . .	1,3 : 1	» <i>temporaria</i> . . . . .	1,63 : 1
<i>Cryptobranchus japonicus</i>	1,35 : 1	» » <i>larva</i> . . . . .	1,6 : 1
<i>Triton cristatus</i> . . . . .	1,69 : 1	<i>Discoglossus pictus</i> . . . . .	1,7 : 1
<i>Siredon Humboldtii</i> . . . . .	1,73 : 1	<i>Dactyletra calcarata</i> . . . . .	1,66 : 1
<i>Amphiuma tridaactylum</i> . . . . .	1,75 : 1	<i>Bufo vulgaris</i> . . . . .	1,77 : 1
<i>Menopoma alleghaniense</i> . . . . .	1,76 : 1	» <i>calamita</i> . . . . .	3,7 : 1
<i>Siren lacertina</i> . . . . .	1,8 : 1	» <i>viridis</i> . . . . .	3,7 : 1
<i>Lissotriton punctatus</i> . . . . .	2,1 : 1	<i>Bombinator igneus</i> . . . . .	3,7 : 1

Da fällt gleich die übergroße Schlankheit der Bufonenblutkörperchen, die mit  $5 \mu$  auch die geringste Breite haben, auf. Seltsam berühren muß daneben das plumpe Blutkörperchen von *Bufo vulgaris*, das sich kaum über *Discoglossus pictus* erhebt. Wenn hier kein Messungsfehler vorliegt, so könnte man darin doch einen systematisch vielleicht beachtenswerten Fingerzeig sehen.

Anderseits wird die Incongruenz, welche ich weiter oben in bezug auf *Triton cristatus* anführte, durch diese Berechnung der Verhältniszahlen beseitigt. Trotz ihres sehr geringen Querdurchmessers besitzen die Blutkörperchen desselben doch auch nicht

annähernd die Schlankheit derer der Bufonen. Obgleich sie schmaler sind als die von *Bufo vulgaris* (8 : 13,5  $\mu$ ), so bleiben sie doch im ganzen runder.

Wenn einige der Urodelen relativ sehr schlanke Blutkörperchen besitzen, so wäre hierbei zu berücksichtigen, daß wir es doch zum Teil wenigstens sicher mit eigentlich höher stehenden Formen zu tun haben, die nur sekundär auf einem larvalen Stadium wieder stehen geblieben sind. Dementsprechend müßte die Verhältniszahl für den Axolotl, die mir nicht zur Verfügung steht, relativ hoch sein. Finden wir doch, als leider einzige Angabe, welche eine Larve betrifft, bei *Rana temporaria* die Blutkörperchen des metamorphosierten Frosches schlanker, als die der Larve.

Die einstweilen vorliegende Zahlenreihe ist noch zu klein, als daß sich weitere Gesichtspunkte ihr mit Sicherheit entnehmen ließen. Es müßten verschiedene Gruppen untereinander naheverwandter Formen daraufhin untersucht werden, woraus sich, meines Erachtens, eine systematische Bedeutung der Blutkörperform ergeben könnte.

Die Bildungen, welche zum Vergleiche mit dem Tentakelapparate der *Dactyletra calcarata* herangezogen werden können, sind der Zahl nach sehr beschränkt; über die Tentakelbildungen der übrigen Dactyletren, welche wohl nur im Detail abweichen mögen, ist nichts bekannt. In der Hauptsache handelt es sich nur um die Tentakel der Cöcilien (Blindwühlen). Ich kann mich bei diesem Vergleiche auf die Untersuchungen der Gebrüder SARASIN (1890) über *Ichthyophis glutinosa*, sowie auf die Arbeit von GREEF (1884) über *Siphonops thomensis* beschränken, die sich in der Hauptsache mit WIEDERSHEIMS Ergebnissen (1879) deckt; die älteren Autoren gaben teils nur äußere Beschreibungen, teils, wie z. B. LEYDIG (1868), haben sie den Zusammenhang der einzelnen Teile des Naso-Tentakelapparates nur unvollkommen erkannt, da die rein präparierende Methode hier unzulänglich war, und erst mit Hilfe von Schnittserien ein Einblick in die vorliegenden Verhältnisse möglich wurde.

Auf die genauere Homologisierung der einzelnen Höhlungen der Nase will ich hier, wie bereits gesagt, nicht eingehen, da ich es seinerzeit gelegentlich einer Mitteilung über das JACOBSONSche Organ der Amnioten tun werde. Ich weise hier nur auf die Beziehungen der Nasenhöhlen bei *Dactyletra calcarata* und *Ichthyophis* kurz hin.



Die Ähnlichkeit des Sagittalschnittes auf Fig. 27, Taf. XVII der SARASINSchen Arbeit mit meiner entsprechenden Abbildung ist deutlich; die Nebenhöhlen auch, welche SARASIN angeben, finden sich alle bei *Dactyletra* wieder. Ich stelle die Bezeichnungen SARASINS für dieselben mit den meinen zusammen:

<i>Ichthyophis glutinosa.</i>	<i>Dactyletra calcarata.</i>
Geruchssack.	Hauptraum der Nase.
Laterale Bucht des Geruchssackes.	Der Nebenraum $a + b$ .
JACOBSONSches Organ.	Der mittlere quadrierte Nebenraum.
Choanenschleimbeutel.	Der ventrale Nebenraum.

Schwerer ist es, die einzelnen Teile der Tentakelapparate aufeinander zu beziehen, obgleich beide homologe Bildungen sind. Gegen diese Homologie spricht durchaus nicht ihre grundverschiedene Lage: bei *Ichthyophis glutinosa* am Schnauzenrande, bei *Dactyletra* am Augenslitze. Erstens sehen wir, daß das dem Tentakel von *Ichthyophis* gleichwertige Organ bei *Siphonops thomensis* bereits näher dem Auge gelegen ist, wie denn unter den Cöcilien der Tentakel sehr verschieden auf der Auge und Schnauzenspitze verbindenden Linie gelegen ist. Zweitens stellen ja die Gebrüder SARASIN auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien fest, daß auch bei *Ichthyophis glutinosa*, bei welcher ein extremer Fall der Schnauzenständigkeit des Tentakels vorliegt, der letzte ontogenetisch zuerst am Auge auftritt und sich erst während der weiteren Entwicklung allmählich nach der Kopfspitze zu verschiebt. *Dactyletra* zeigt also in dieser Hinsicht ein älteres Verhalten. Von einem gemeinsamen Ausgangspunkt haben sich aber dann, wie ich des weiteren nachzuweisen suche, die Tentakelapparate der Cöcilien und der *Dactyletra* in der Phylogenese divergierend entwickelt, so daß uns heute zwei verschiedene Typen gegenüberstehen, die sich wie morphologisch, so auch in bezug auf die Funktion recht weit voneinander entfernt haben.

Ein fundamentaler Unterschied ist schon darin gegeben, daß der Tentakel bei Cöcilien ein solider Zapfen, bei *Dactyletra* ein durchbohrtes Rohr ist, daß sich dementsprechend bei Cöcilien ein Tentakelsack und ein besonderer Retractor ausbilden, während der Tentakel der *Dactyletra* sich etwa ebenso, wie der Cirrus eines Plathelminthen, ein- und ausstülpt; die Ringmuskulatur des Tentakelschlauches würde hierbei die meridionalen Fasern des Cirrusbeutels ersetzen und durch fortschreitende Kontraktion von hinten nach vorn

den Tentakel vorstülpen, während die Hautmuskulatur die Rückziehung besorgt. Durch diese verschiedene Form der Tentakel ist zugleich auch ein zweiter Unterschied gegeben: die Divergenz in der Funktion. Wenn ein solides Organ als Fühltentakel, als Taster dient, wie von SARASIN durch Beobachtung am lebenden Tier festgestellt wurde, so muß ein durchbohrtes Organ, ein Schlauch, eine ableitende Tätigkeit haben, irgend einem Sekret Abfluß gewähren. Bei *Ichthyophis glutinosa* nehmen die Autoren daher mit Recht an, daß das in den Tentakelsack abgeschiedene Drüsensekret nur zur Feuchthaltung des empfindlichen, unmittelbar mit der Erde in Berührung kommenden Tentakels dient, daß es auf einen Abfluß längs desselben zu anderm Zwecke nicht ankommt, — während bei *Dactyletra* das in das Lumen des Tentakels gelangende Drüsensekret nicht im Eigendienste des Tierkörpers an dieser Stelle verbraucht, sondern einer außen liegenden Verwendungsstelle zugeführt werden muß. So hätte in diesen beiden extremen Fällen, welche durch diese Arten repräsentiert werden, jede Ähnlichkeit in der Funktion der Organe sich verloren; das beiden Gemeinsame ist nur die Verbindung des Tentakels mit einem hier ausfließenden Drüsensekret, — und da ist es interessant zu konstatieren, wie wir in *Siphonops thomensis* ein Mittelglied finden, das als Übergang zwischen beiden gelten kann.

Hier ist der Tentakel seiner Länge und seiner Lage nach zu einer Tastfunktion ungeeignet, während er anderseits einen soliden Zapfen bildet, nicht durchbohrt ist. Dabei wird aber in den Tentakelsack bereits das reichliche Sekret jener großen Intraorbitaldrüse (HARDERSche Drüse) ergossen, die auch bei *Ichthyophis* dahin gelangt. GREEF nimmt an, daß das Sekret nach einem etwas komplizierten Vorgang aus der Öffnung herausgeschleudert wird, während der Tentakel hierbei als Verschuß dient, bis der Druck die nötige Höhe erreicht hat; ob nun das ausfließende Sekret zur Vergiftung einer vorher zugefügten Bißwunde des Beutetieres oder zur Abwehr gegenüber einem Angreifer als fortgeschleudertes Strahl dient, — jedenfalls fließt es hier nach außen ab, um erst draußen Verwendung zu finden, so daß also *Siphonops* in der Mitte zwischen beiden genannten extremen Fällen steht. An *Ichthyophis* erinnert er durch den soliden Zapfen des Tentakels sowie durch dessen Verbindung mit der HARDERSchen Drüse, besitzt aber keine Tastfunktion des Tentakels; die Beförderung des Sekretes nach außen hingegen deutet nach *Dactyletra* hinüber. Der gemeinsame Ausgangspunkt wäre also in einem drüsigen Organ

zu suchen, das aber an dieser Stelle weder mit einem Ausflußtentakel, noch mit einem Fühlentakel verbunden wäre<sup>1</sup>.

Entsprechend dem zur Verfügung des Tentakels stehenden Drüsenmaterial ist die Drüse, welche in beiden Fällen den Tentakelapparat versorgt, bei Cöcilien und *Dactyletra* eine ganz andre. *Ichthyophis* und *Siphonops* sind blind. Ihre rudimentären, versteckten Augen brauchen das Sekret der HARDERSCHEN Drüse nicht mehr, und diese kann nunmehr, unter Änderung ihrer Funktion, ihr Sekret in den Tentakelsack entleeren. Sie hat sich dieser neuen Funktion entsprechend sogar, trotz der Rudimentierung des Auges, überaus stark entwickelt, da der Tentakel große Flüssigkeitsmengen braucht, entweder zur Beseitigung, oder aber, wenn er bei *Siphonops* ein Spritzorgan sein sollte, zur spontanen Lieferung einer größeren Giftmenge. Auch ein untätig gewordener Augenmuskel ist ja als Retractor in den Dienst des Tentakelapparates (siehe GREEF) getreten. *Dactyletra* dagegen hat ihre Augendrüse noch heute zum ursprünglichen Gebrauch nötig, obgleich die Drüse hier, entsprechend dem sehr kleinen Auge, auf geringen Umfang reduziert ist; hier ist daher der Tentakelapparat mit einer andern Drüse — der Nasendrüse — in Verbindung getreten.

Am deutlichsten ist die Divergenz, welche in der Entwicklung beider Tentakelapparate eingetreten ist, zu sehen, wenn man die Gänge, welche von der Tentakelgrube bzw. dem Tentakel zur Nasenhöhle verlaufen, verfolgt. Bei den Cöcilien gehen von der Grube zwei Kanäle ab, die sich gemeinsam nach innen wenden. Während die älteren Autoren sie nur bis zu der Stelle verfolgen konnten, wo sie sich schlingenförmig vereinigen, und auch GREEF erst anzugeben weiß, daß das »blinde« Ende dicht an einen Divertikel der Nasenhöhle herantritt, haben die Gebrüder SARASIN festgestellt, daß sich an die Verbindungsstelle beider Gänge ein unpaares Stück ansetzt, welches in jenen, von GREEF erwähnten, Nasendivertikel einmündet (sie bezeichnen diese Ausstülpung der Nasenhöhle als JACOBSONSches Organ, — sie entspricht also meinem quadrierten Nebenraume). Auf diese Weise entsteht also mit Hilfe eines stimmgabelartigen Kanals eine offene Verbindung zwischen Tentakelgrube und Nasenhöhle.

Auf ganz andre Weise geht diese Verbindung, wie oben beschrieben, bei *Dactyletra* vor sich. Ich rekapituliere kurz: von der

<sup>1</sup> Gerade dieses könnte man heranziehen, um die Homologie zwischen den Tentakelapparaten der Amphibien mit den Kopfgruben der Giftschlangen zu konstruieren.



eigentlichen Nasenhöhle geht der Verbindungsapparat mit einem unpaaren Stück ab, — dem von mir als  $a + b$  bezeichneten Raume. Die beiden durch die Gabelung entstandenen Röhren der Cöcilien würden dann den beiden Kanälen  $a$  und  $b$  bei *Dactyletra* entsprechen. Während aber bei den Cöcilien beide Röhren die Tentakelgrube erreichen, endet hier der eine Gang, d. i. der Raum  $b$ , unterwegs blind, und nur  $a$  setzt sich bis in den Tentakel hinein fort. Daß sich bei Cöcilien die Tentakelröhren mit ihrem unpaaren Ende in den genannten Divertikel der Nase öffnen, während sie bei *Dactyletra* weiter vorn und direkt mit der Nasenhöhle in Verbindung stehen (oder eigentlich mit dem Vorraum derselben), ist meines Erachtens kein prinzipiell wichtiger Unterschied, da ja, wie ich oben ausführte, auch bei *Dactyletra* der dem gemeinsamen Endstück homologe Raum  $a + b$  mit dem quadrierten Raume kommunizieren. Was die epitheliale Auskleidung anbelangt, so sind die Röhren bei *Dactyletra* wie bei den Cöcilien mit einfachem, flachem Epithel ausgekleidet; beide Röhrensysteme dienen nur der Leitung, wenn auch auf verschiedene Weise.

Wir haben also im Tentakelapparat der *Dactyletra* ein Organ, das nach dem gleichen Typus, wie dasjenige der Cöcilien aufgebaut ist. Sonst würden wir unter den jetzt lebenden Amphibien nach einem entsprechenden, funktionsfähig ausgebildeten Organe vergebens suchen. Die einzige Andeutung findet sich noch, soweit bekannt, bei *Amphiuma means*. Hier stellte DAWISON (1895) fest, daß sich bei einem jungen, etwa 78 mm langen Exemplare unterhalb des Auges auf Schnitten ein mit Epithel ausgekleidetes Kanälchen vorfand, das er als Rudiment der Tentakelkanäle (oder vielmehr der Tentakelgrube) der Cöcilien betrachtet. Daß gerade *Amphiuma* ein solches Rudiment aufweist, spricht meines Erachtens sehr für die Richtigkeit dieser Homologisierung; wollen doch P. und F. SARASIN *Amphiuma* direkt mit den Cöcilien systematisch vereinigt sehen. Nach COPES, meines Wissens noch nicht wieder bestätigter Angabe soll ja *Amphiuma* sogar kleine Schüppchen im äußeren Integument besitzen, was noch mehr für seine Verwandtschaft mit den Cöcilien sprechen würde. Betrachtet man aber *Amphiuma* in diesem Sinne als persistierende Larvenform, also entsprechend *Amblystoma*, so würde es sich leicht erklären, daß es ein Rudiment des Organs besitzt, das ausgebildet auch bei Cöcilien und *Dactyletra* erst dem erwachsenen Tiere zukommt, sich aber bereits bei der Larve anlegt und ein Ende weit entwickelt. Interessant wäre es, Näheres über das Verhalten des

Tentakelapparates bei den permanent im Wasser lebenden Cöcilien zu wissen, da er sich bei den landbewohnenden in einer Form entwickelt hat, die speziell an das Landleben angepaßt ist. Es wäre nicht ausgeschlossen, daß wir dort noch mehr Berührungspunkte mit dem Tentakelapparat der *Dactyletren* finden, welche ja den größten Teil ihres Lebens in und unter dem Wasser zubringen sollen.

P. und F. SARASIN weisen entwicklungsgeschichtlich nach, daß die Tentakelröhren der Cöcilien nichts anderes sind, als der umgewandelte Tränennasengang oder vielmehr die Tränenröhrchen mit dem kurzen unpaaren Tränennasengang. Mangels jeden Materials ist mir eine solche Feststellung für *Dactyletra* leider nicht möglich; sie wäre aber durchaus notwendig zur absoluten Feststellung, daß wir es hier wirklich mit der divergenten Entwicklung desselben Organs zu tun haben. Wenn wir das jedenfalls hohe Alter der Gattung *Dactyletra* in Betracht ziehen, das in der Bildung der Hautsinnesorgane, dem Schwunde der Zunge (bei erhaltenem Zungenbein), der seltsamen gemeinsamen Mündung der Tubae eustachii usw. zum Ausdruck kommt (auch das Gehirn — Nervi olfactorii — und das Rückenmark weicht von den andern Anuren ab), dann kann es kaum Wunder nehmen, wenn eine früh vom gemeinsamen Amphibienstamm abgezweigte Gruppe gemeinsame Merkmale mit den ebenfalls früh abgezweigten Cöcilien aufweist. Wenn mir aber auch der entwicklungsgeschichtliche Beweis nicht möglich ist, so finde ich doch wenigstens einen Anhaltspunkt, der auch außer dem anatomischen Befunde dafür spricht, daß die Tentakelapparate der Cöcilien und der *Dactyletren* sich auf gleicher Grundlage aufbauten.

Bei BEDDARD (1894) findet sich keine Angabe über das Verhalten des Epithels zwischen Auge und Nase der Larve von *Dactyletra laevis*. Auf seiner Fig. 4 sehe ich zwar einen dunklen Strich an der betreffenden Stelle; ob er aber eine Epithelleiste oder nur eine Pigmentierung oder sonst etwas bedeuten soll, ist seiner Beschreibung nicht zu entnehmen. Für *Ichthyophis glutinosa* schildern aber P. und F. SARASIN die Anlage des Tentakelapparates wie folgt (S. 189 ff.), und geben dadurch auch den Anhaltspunkt für die Deutung der gleichen Bildung bei *Dactyletra*.

Nachdem bei *Ichthyophis glutinosa* zwischen Auge und Nase eine Längsfurche aufgetreten ist, die später wieder verstreicht, wird vor dem Auge ein weißer Fleck sichtbar, — eine nach innen vorspringende Epithelwucherung. Gegen die Nase hin einfach bleibend,

gabelt sie sich bald nach dem Auge zu. Von den beiden auf diese Weise entstandenen Gabelästen ist der untere der stärkere und zieht auch weiter gegen das Auge hin, als der obere und dünnere. Aus dem vorderen unpaar gebliebenen Teil geht, wie ich hier vorwegnehme, später der Tränenasengang hervor, während die paarigen Stränge zu den Tränenröhren, also den Tentakelröhren werden.

Auf einer späteren Stufe ist von der weißen Linie nichts mehr zu sehen, und Schnitte zeigen, daß sie sich nach innen von dem Integument abgeschnürt hat. Das vordere unpaare Ende wendet sich dann, noch ziemlich weit von der Nasenöffnung entfernt, wieder etwas gegen die Epidermis hin. Allmählich bildet sich dann (ich übergehe die hier unwichtigen Beziehungen zum Auge), aber erst während der Metamorphose der Larven, ein Lumen in den Röhren aus. »Während bei den Embryonen und jüngeren Larven die beiden Tränenzapfen (d. h. der gegabelte Teil der Epithelleiste, L. C.) und ihr gemeinschaftliches Endstück, wie beschrieben, von hinten nach vorn zogen, laufen sie bei der Larve in der Metamorphose und beim jungen landbewohnenden Tiere von ihrer Öffnung an der äußeren Haut zu ihrer Einmündung in das JACOBSONSche Organ fast direkt nach innen,« usw.

Dieser ontogenetische Vorgang des Abbiegens von der dem Integument parallelen Richtung spiegelt eben die Phylogenese des Tentakelapparats wieder. Die Beugung nach innen, welche die Herstellung einer Kommunikation mit dem »JACOBSONSchen« Organ bezweckt, ist eine spätere, sekundäre Erwerbung, — ursprünglich verliefen die Gänge von hinten (dem Auge) zur Nasenöffnung. Daß die Gänge ihre Verbindungsstelle mit dem Nasenlumen im allgemeinen überhaupt verändert haben, geht schon daraus hervor, daß sich das »JACOBSONSche« Organ bei *Ichthyophis* gar nicht dort anlegt, wo wir es beim erwachsenen Tiere finden, sondern mehr medial.

Und bei *Dactyletra* nun finden wir noch heute den Tentakelgang von vorn nach hinten ziehend, so wie er bei *Ichthyophis* sich vor seiner späteren Verschiebung zeigt; nur das letzte Endstück biegt medial zum Vorraum ab. Es würde sich eben bei *Dactyletra* nur der eine (der stärkere?) Ast der gegabelten Epithelleiste voll entwickelt haben, so daß er Auge und Nase erreicht, während der andre in der Entwicklung stehen geblieben ist und nach dem Auge zu keinen Anschluß erreicht hat. So erklärt sich das Vorkommen des gewöhnlichen flachen Epithels nicht nur im ganzen Kanal  $a$  bis an den gemeinsamen Raum  $a + b$ , sondern auch am blinden Ende des



Sackes *b*, — sie sind eben beide Derivate jener, bei *Ichthyophis* beobachteten, nach innen vom Integument abgeschnürten Epithelleiste. Es würde also folgen, wenn wir den ontogenetisch früheren Verlauf der Anlage bei *Ichthyophis* berücksichtigen, daß *Dactyletra* ein ursprünglicheres Bild der Tentakelanlage gibt. Beide Apparate haben sich auf der gleichen Basis entwickelt, und sind also nicht nur zufällige Konvergenzerscheinung, sondern das Resultat divergenter Entwicklung aus gleicher Grundlage.

Eine sichere Angabe über die Funktion des Tentakelapparates der *Dactyletra* ist leider nicht möglich, da uns keinerlei Beobachtungen am lebenden Tier hierüber vorliegen. Einen gewissen Anhalt bietet uns aber der oben gegebene anatomische Befund.

Daß keine Sinnesfunktion vorliegt, ist klar; wir sehen bei *Ichthyophis*, wie ein als Tastorgan fungierender Tentakel gebaut sein muß. Zudem liegt für *Dactyletra* auch gar kein Bedürfnis für einen solchen Orientierungsapparat vor, welcher der blinden Cöcilie auf der Erde und insbesondere in dunklen Erdgängen sehr dienlich sein muß. Die wenn auch kleinen und sehr kurzsichtigen Augen werden sie, insbesondere unter Wasser, wo sich die *Dactyletra* meist aufhält, besser über nahe Gegenstände orientieren. Zudem verbietet dem Tentakel auch schon seine Lage oben, unter dem Auge, die Tastfunktion.

Daß er etwa der Zuleitung von Luft nach der Nasenhöhle zur Unterstützung einer Riechfunktion dienen sollte, wie es von SARASIN für die Tentakelgänge von *Ichthyophis* als möglich hingestellt wird, ist angesichts der Einmündung dicht neben der Nasenöffnung ausgeschlossen; ich kann auch in bezug auf *Ichthyophis* diesen Erklärungsversuch nur als eine Verlegenheitstheorie anerkennen. Bei *Ichthyophis* konnte man noch an einen Abfluß des Sekrets der HARDERSchen Drüse nach der Nase zu denken, — SARASIN lehnen diese Deutung wegen der entgegenstehenden mechanischen Schwierigkeiten sowie wegen des anderweitigen Verbrauchs des Sekrets am Tentakel ab; bei *Dactyletra* wäre es von selbst ausgeschlossen, da am Tentakelende des Ganges ja gar keine Drüse einmündet.

Da nun aber der Gang bei *Dactyletra* durchaus den Charakter eines einfachen Leitungskanals trägt, so muß das betreffende Sekret am nasalen Ende ausgeschieden werden, und zwar kommt da der große Ausführungsgang der Nasendrüse in Betracht, der im Vorraum,

dem Eingang in den Tentakelgang gegenüber, ausmündet. Die gesamte Nasendrüse besteht aus zwei Teilen: dem einen, der in den quadrierten Divertikel mündet, und den Drüsen des »JACOBSONSchen« Organs bei *Ichthyophis* entspricht, und dem zweiten, der im Vorraum, also an der Grenze von rein pneumatischem und sensorischem Teil der Nase, mündet und somit der Nasendrüse der Saurier entspricht. Das Sekret dieses zweiten Teiles wäre dann dem Tentakelapparat dienstbar gemacht. Dann aber kann es sich, meines Erachtens, nur um eine Abwehrvorrichtung handeln. Es sind die Vorbedingungen dazu vorhanden, damit das Sekret der Nasendrüse mit Druck aus dem Tentakel herausgeschleudert werden kann. Die Mündung der Drüse auf dem Zapfen im Vorraum ist nicht geradeaus nach oben gerichtet, sondern seitwärts, so daß das Sekret in den Raum  $a + b$  abfließen wird. Da der Tentakelgang nun, wie gesagt, mit starker Ringmuskulatur ausgestattet ist, so wäre die Möglichkeit gegeben, durch vorwärtsschreitende Kontraktion derselben das eingeströmte Sekret durch die ganze Länge des Ganges zu treiben. Die größere Weite des Ganges  $a$  gegenüber dem Kanal im eigentlichen Tentakel würde hierbei ein gewaltsames Herausschleudern des Strahles veranlassen.

Wenn auch die Annahme eines solchen Spritzapparats als Schutzmittel sonderbar erscheinen mag, so würde eine solche Vorrichtung wohl nicht einmal vereinzelt dastehen. Von *Phrynosoma cornutum* wird berichtet, daß es ein merkwürdiges Abwehrmittel habe. BREHM zitiert (1892) nach dem jüngeren WALLACE: »Unter gewissen Umständen und anscheinend als ein Abwehrmittel spritzt dieses Tier aus einem seiner Augen den Strahl einer glänzend roten, dem Blute täuschend ähnlichen Flüssigkeit. Dieses habe ich dreimal an drei verschiedenen Stücken beobachtet, obgleich ich auch viele fing, die nicht so verfahren. Ja, es ist sogar ungewöhnlich, daß man das Spritzen beobachten kann, und ich habe mich oft vergebens angestrengt, um es hervorzubringen. In der Regel wenden sie ihre absonderliche Verteidigung nicht an, wenn sie vom Boden aufgenommen werden, obgleich auch dies stattfinden kann. So fing ich eine, welche die Flüssigkeit 15 cm weit auf meine Hand schleuderte, während die andre spritzte, als ich ein glänzendes Messer vor ihren Augen schwang. Ich meine, daß die Flüssigkeit aus den Augen kommen muß, weil ich mir keine andre Stelle zu denken vermag, von welcher sie ausgehen könnte.« Daneben erwähnt BREHM noch die Angabe von HERNANDEZ, daß beim Ergreifen der Eidechse ihrer

Nase oder den Augen Blutstropfen entquellen und oft viele Zentimeter weit geschleudert werden.

Neben der dreimaligen Beobachtung von WALLACE an freilebenden oder soeben gefangenen Tieren, besagt der negative Befund anderer Autoren an Exemplaren, die sie in der Gefangenschaft hielten, nicht viel; viele Tiere ändern ihr Wesen und ihre Gewohnheiten in der Gefangenschaft, und insbesondere Reptilien — darunter gerade auch *Phrynosoma* — werden vielfach träge, so daß sich der Mangel dieser Reaktion leicht erklären ließe. Die Tatsache des Spritzens kann man wohl als genügend verbürgt ansehen, — unbestimmt ist nur die Herkunft der Flüssigkeit. WALLACE nimmt sehr leichthin das Auge als Herkunftsort an, da er augenscheinlich an die Nase gar nicht gedacht hat; HERNANDEZ spricht vorsichtiger von Nase oder Auge. Sollte die Flüssigkeit wirklich Blut sein, so könnte sie allerdings nur aus dem großen subbulbären venösen Sinus herkommen, aus dem sie durch irgend einen Mechanismus herausgeschleudert würde. Jedenfalls erscheint das aber wenig wahrscheinlich, und die blutähnliche Farbe involviert noch lange nicht, daß es auch Blut ist. Es könnte auch das Sekret einer stark entwickelten HARDERSCHEN Drüse sein, über deren Bau bei *Phrynosoma* mir nichts bekannt ist. Drittens wäre aber noch die Möglichkeit in Betracht zu ziehen, daß der Strahl überhaupt nicht aus dem Auge oder seiner Nachbarschaft herkommt, sondern aus der Nase geschleudert wird, — dann müßte man an einen Sekretstrahl aus der Nasendrüse denken. Eine nähere Untersuchung der betreffenden anatomischen Verhältnisse, die ich mir noch vorbehalte, wird vielleicht die Frage klären können.

Wie dem aber auch sei: besitzt *Phrynosoma* die Fähigkeit, zu seiner Verteidigung einen Flüssigkeitsstrahl aus Auge oder Nase zu spritzen, dann ist die Heranziehung einer solchen Annahme zur Deutung des Tentakelapparats von *Dactyletra* zulässig. *Dactyletra* spritzte dann den Strahl unter dem Auge hervor, — er stammte aber aus der Nase.

Selbst unter den Amphibien wäre die Annahme einer solchen Möglichkeit nicht mehr neu. Für die Cöcilien nahm ja WIEDERSHEIM (1879) seinerzeit schon an, der ganze Tentakelapparat sei ein »Spritzorgan«, ein Giftorgan vielleicht, »ein in die Ferne wirkendes Angriffs- und Verteidigungsmittel«, und in gleichem Sinn sprach sich auch GREEF aus; zum Teil wenigstens ist diese Annahme inzwischen allerdings durch die Beobachtungen von P. und F. SARASIN erledigt, jedenfalls in dieser Allgemeinheit nicht zutreffend.



Wir sehen vielfach in ganz verschiedenen Klassen ähnliche Resultate auf verschiedenen Wegen durch Konvergenz erreichen, wenn sie hier wie dort von Nutzen sind. An giftigen Drüsensekreten fehlt es den Amphibien ja nicht (und um ein solches müßte es sich ja bei *Dactyletra* handeln), und die Verwendung eines solchen als Abwehrmittel wäre eine einfache funktionelle Konvergenzerscheinung gegenüber *Phrynosoma*, die sich auf ganz anderer anatomischer Grundlage herausgebildet hat.

Greifswald, 24. Mai 1904.

### Literatur.

1868. FR. LEYDIG, Über die Schleichenlurche. Diese Zeitschr. Bd. XVIII.  
 1873—78. C. K. HOFFMANN, Amphibien. In BRONNS Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. VI. Abthlg. II.  
 1879. R. WIEDERSHEIM, Die Anatomie der Gymnophionen.  
 1884. R. GREEF, Über *Siphonops thomensis* Barboza du Bocage. Berichte der Gesellsch. Naturw. Marburg.  
 1890. P. u. F. SARASIN, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. (Wiesbaden.) Bd. II, Heft IV.  
 1892. A. E. BREHM, Thierleben. Bd. VII. Kriechthiere u. Lurche. 3. Aufl.  
 1894. FR. E. BEDDARD, Notes upon the Tadpole of *Xenopus laevis* (*Dactyletra capensis*). Proceed. Zool. Society London. P. I.  
 1895. DAWISON, A Contribution to the Anatomy and Phylogeny of *Amphiuma means*. Journ. Morph. Boston. Vol. XI.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Allgemeine Bezeichnungen:

<i>Btg</i> , Blutgefäß;	<i>Nsch</i> , knorpelige Nasenscheidewand;
<i>Htdr</i> , Hautdrüsen;	<i>Pig</i> , Pigment;
<i>Ndr</i> , Nasendrüsensfeld;	<i>Vp</i> , Ramus palatinus des Quintusnerven.

Knochen ist schwarz schraffiert, Knorpel wie *Nsch* schematisiert.

#### Tafel XXIII.

Fig. 1. Randpartie eines Querschnittes durch den Kopf von *Dactyletra calcarata*. Der unter dem Auge ausgestülpte Tentakel. *A*, Auge; *T*, Tentakel; *Scl*, Scleraknorpel.

Fig. 2. Schiefer Längsschnitt durch den Kopf, seitlicher Längsschnitt durch die Hauptnasenhöhle von der äußeren Nasenöffnung bis zur Choane. *ANÖ*, äußere Nasenöffnung; *Ch*, Choane; *Ok*, Oberkiefer; *M*, Muskeln; *Vm*, Ramus maxillaris des Trigeminus; *Ndr<sub>g</sub>II*, Nasendrüsenausführungsgang.

644 Ludwig Cohn, Der Tentakelapparat von *Dactyletra calcarata*.

Fig. 3—7. In Abständen aufeinander folgende Querschnitte durch die eine Hälfte des Kopfes.

Fig. 3. *NdrgI*, Ausführungsgang der Nasendrüse; *ANö*, äußere Nasenöffnung.

Fig. 4. *NdrgI*, wie oben; *Gz*, Gaumenzähne.

Fig. 5. *Snk*, Sinnesknospe.

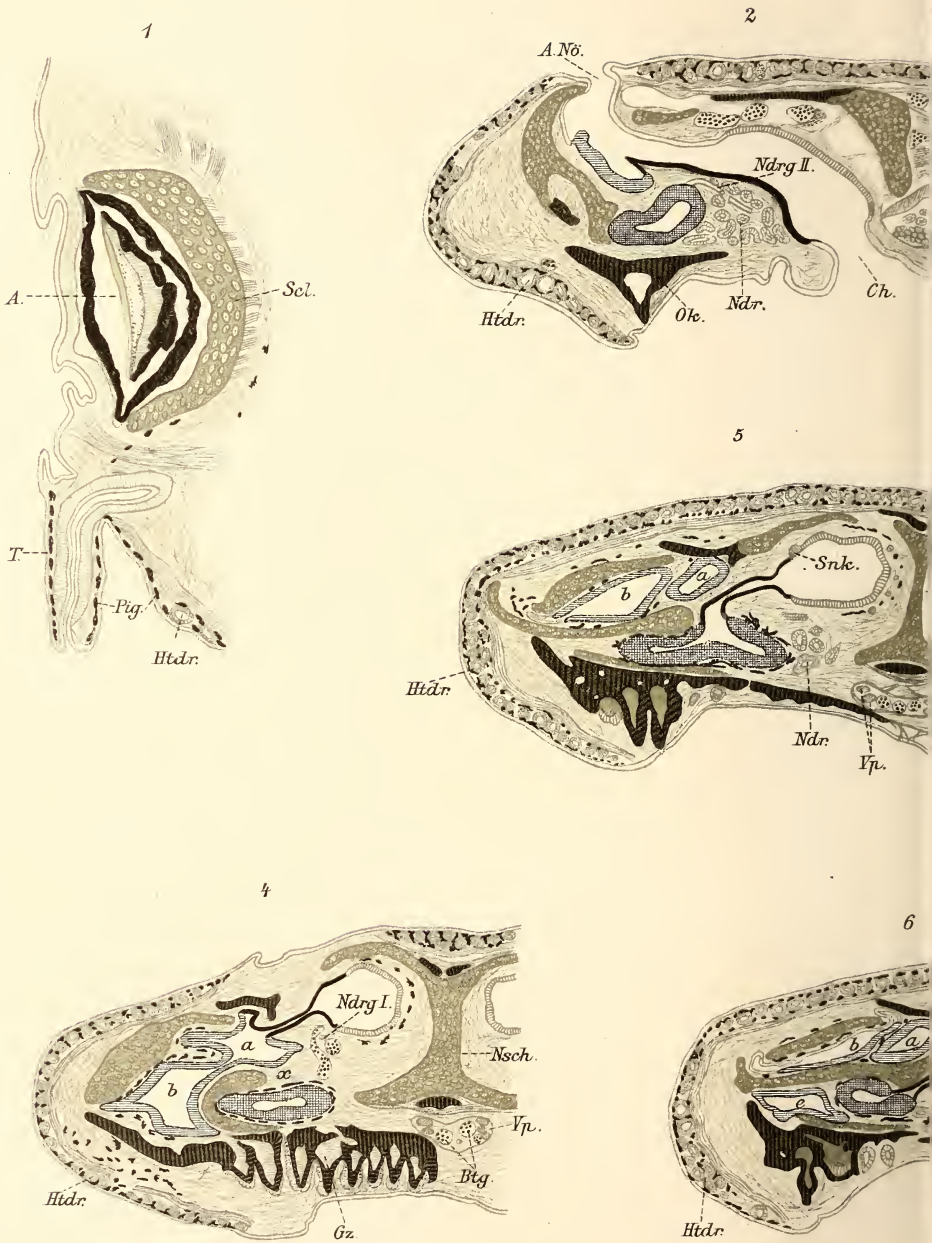
Fig. 6. *Olf*, Zweige des Olfactorius; *Snk*, Sinnesknospe.

Fig. 7. *Tg*, Tentakelgang, längs angeschnitten; *Olf*, Äste des N. olfactorius.

Fig. 8. Sinnesepithel, das in den Schnitten quadriert schraffiert ist.

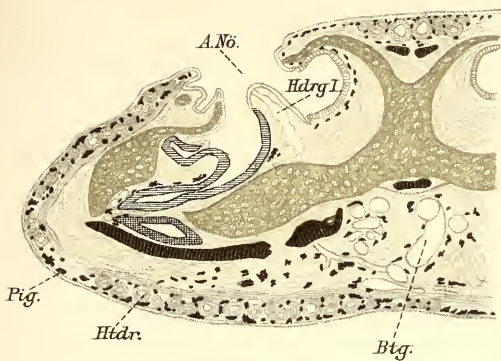
Fig. 9. Horizontal schraffiert eingezeichnetes Epithel.

Fig. 10. In der Hauptnasenhöhle durch radiäre Strichelung eingezeichnetes Epithel.





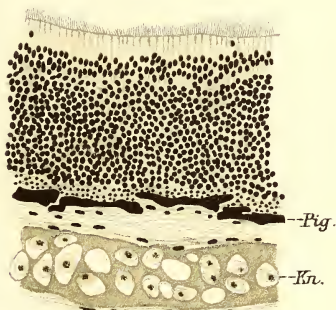
3



9



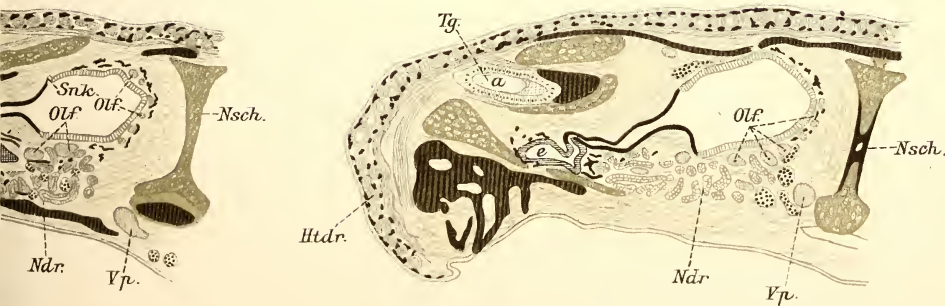
8

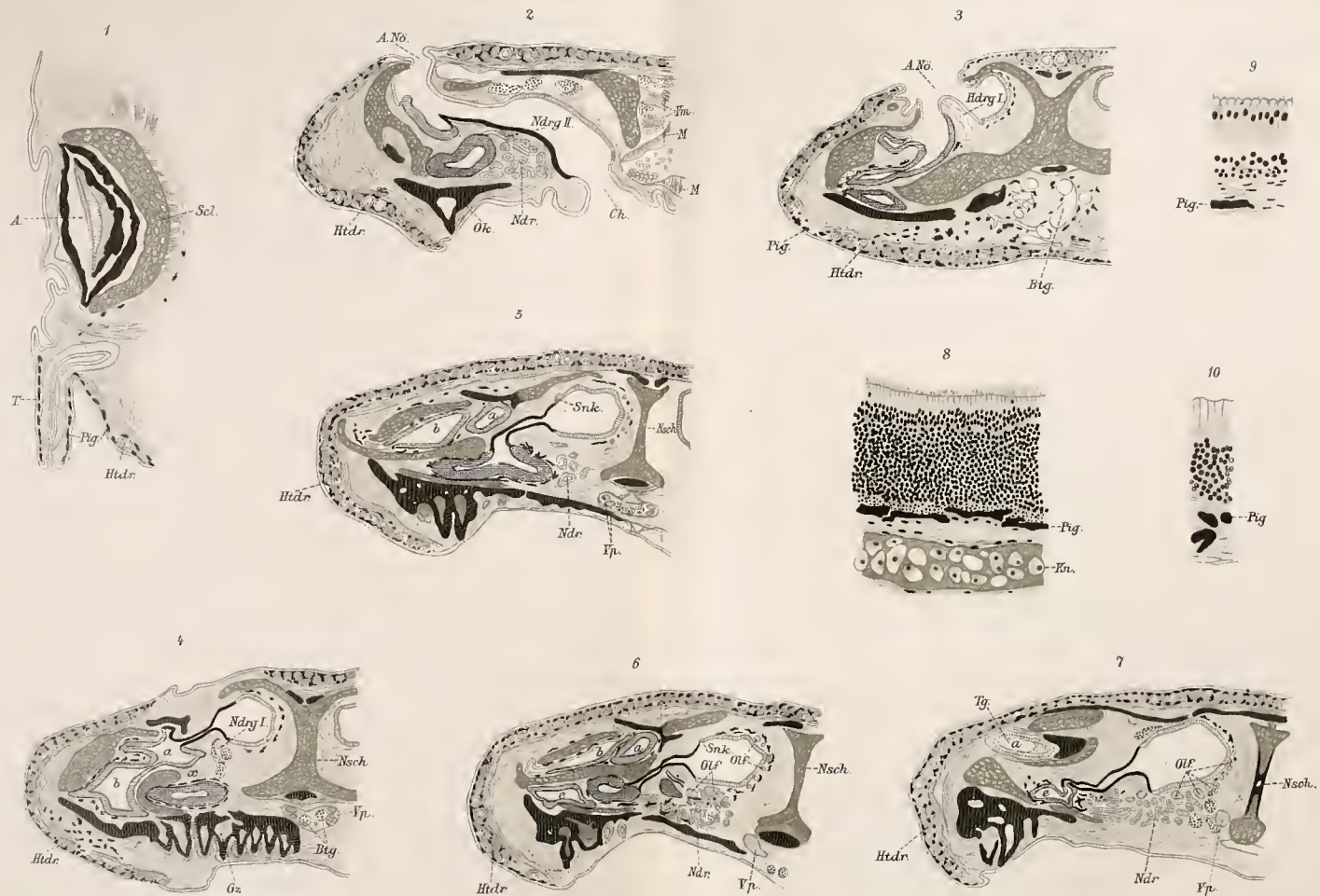


10



7





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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [78](#)

Autor(en)/Author(s): Cohn Ludwig

Artikel/Article: [Der Tentakelapparat von Dactyletra calcarata 620-644](#)