

2. Weitere Untersuchungen über den Tentakelapparat des Anurengenus Xenopus.

Von Dr. Ludwig Cohn, Bremen.

(Aus der zoologischen Abteilung des Städtischen Museums in Bremen.)

(Mit 7 Figuren.)

eingeg. 3. September 1906.

In meiner ersten Publikation über den Tentakelapparat von *Xenopus calcaratus*¹ wies ich darauf hin, daß vom morphologischen Standpunkt aus, seine Homologie mit dem Tentakel der *Ichthyophis glutinosa*, so wie uns dieser aus der Darstellung von P. und F. Sarasin² bekannt wurde, nicht zu verkennen ist. Während es mir möglich war, durch Vergleich der ausgebildeten Organe hier wie dort den gleichen Typus festzustellen, blieb ich aber in entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht auf eine bloße Hypothese beschränkt, da mir nur erwachsene Tiere zur Verfügung standen. Hier in Bremen fand ich nun unter dem Material des Museums diverse Larven verschiedenen Alters von *Xenopus laevis* vor, die einst auf Veranlassung des Herrn Prof. Schauinsland in Deutsch-Südwestafrika gezüchtet worden waren. Der Erhaltungszustand ist bei den älteren Larven ein ganz brauchbarer, bei den jüngeren Stadien weniger gut und teilweise zur Feststellung histologischer Details nicht genügend. Wie auch bei *Ichthyophis glutinosa*, muß hier das Auftreten des eigentlichen Tentakels erst mit den allerletzten Stadien der Metamorphose zusammenfallen, wenn auch die Anlage des zuleitenden Apparates auf viel früherer Stufe beginnt; jedenfalls wies auch meine älteste, bereits weit vorgeschrittene Larve äußerlich noch nichts davon auf. Da ich aber über die Grundlage, auf welcher sich der eigentliche Zuleitungsapparat aufbaut, einigen Aufschluß erhielt, zudem für absehbare Zeit eine Vervollständigung meiner Untersuchung an umfassenderem Material mir nicht in Aussicht steht, entschloß ich mich, die lückenhafte Darstellung immerhin zu veröffentlichen.

Ich rekapituliere aus meiner zitierten Arbeit die Stelle, welche von den hier in Betracht kommenden Stadien bei *Ichthyophis glutinosa* handelt und diese mit dem bei dem erwachsenen *Xenopus calcaratus* beobachteten in Vergleich setzt. Bei *Ichthyophis* legen sich die Tentakelgänge, welche von der Tentakelgrube zu dem Nasendivertikel führen, als solide Epithelleiste an, die später in die Tiefe sinkt und sich in zwei parallel verlaufende Stränge teilt. Nach Auftreten des Lumens in

¹ Cohn, L., Der Tentakelapparat der *Dactylethra calcarata*. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1905. Heft 4.

² Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. (Wiesbaden) 1890. Bd. II.

diesen verbindet sich dann das unpaar gebliebene vordere Endstück mit der Nase, während die paarigen Gänge in die Tentakelgrube münden. Anfangs parallel zur Kopfoberfläche verlaufend, biegen die Gänge später, entsprechend den Verlagerungen der Nasennebenhöhlungen, nach innen ab. Ich schrieb damals S. 639: »Dieser ontogenetische Vorgang des Abbiegens von der dem Integument parallelen Richtung spiegelt eben die Phylogenese des Tentakelapparates wieder . . . Und bei *Dactylethra* finden wir nun 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 *Dactylethra* 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

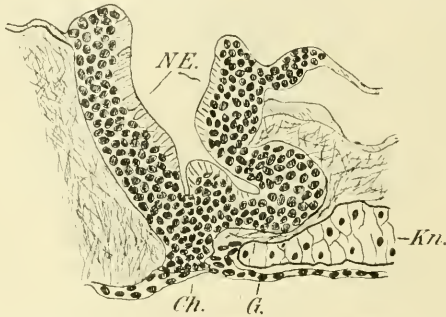


Fig. 1. Teil eines Querschnittes durch den Kopf einer *Xenopus*-Larve im Stadium I. *Kn*, Knorpel; *a*, Gaumenepithel; *Ch*, Stelle, wo später die Choane durchbricht; *NE*, Epithel der eigentlichen Nasenhöhle. Vergrößerung 45fach.

nur im ganzen Kanal *a* bis an den gemeinsamen Raum *a + b*, sondern auch am blinden Ende des Schenkels *b*, — sie sind eben beide Derivate jener, bei *Ichthyophis* beobachteten, nach innen vom Integument abgeschürzten Epithelleiste.«

Es handelte sich also für mich darum, nachzuweisen, daß der Tentakelgang bei *Xenopus*, wie ich es hypothetisch vorausgesetzt hatte, sich wirklich als Epithelleiste zwischen Nase und Auge anlegte, und wie sich die Ausbildung des Raumes *a + b*, des zum Tentakelapparat in Beziehung tretenden Teiles der Nase, gestaltete. Im nachstehenden gebe ich vorerst die Beschreibung der einschlägigen Verhältnisse bei den einzelnen Larven verschiedener Altersstufen, um zum Schluß meine Folgerungen daraus zu ziehen. Es handelt sich hierbei um fünf in ihrer Entwicklung zum Teil sehr weit voneinander entfernte Larven, deren Erhaltungszustand stellenweise auch im Stiche ließ, so daß meine Darstellung der Entwicklung nur eine sehr sprunghafte sein kann.

Stadium I.

Larve von 6,5 mm Totallänge. Der Form nach unterscheidet sie sich noch nicht von der Larve einer gewöhnlichen *Rana esculenta*, was mit der Angabe von Beddard³ übereinstimmt. Die von ihm gezogenen Larven waren 12 bis 15 Stunden nach dem Ausschlüpfen 5 mm lang, 26 Stunden später 7 mm, so daß mein Stadium I etwa 36 Stunden alt sein mag; Beddard aber bemerkt l. c. p. 102: »At first the tadpoles

Fig. 2.

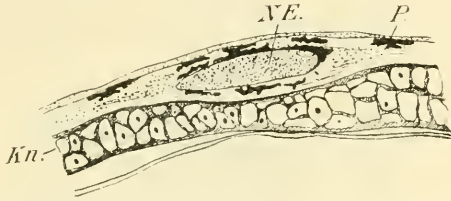
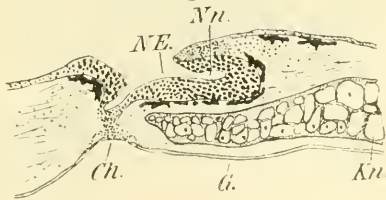


Fig. 2—7. Querschnitte durch die Nasenanlage einer Larve in dem Stadium III. Die Schnitte folgen einander von vorn (der Schnauze) nach hinten in Abständen. Gemeinsame Bezeichnungen: *Ch*, Choane (bzw. deren Wand in Fig. 3 u. 5); *G*, Gaumen; *Kn*, Knorpel des Gaumens; *N*, Nasenhöhle; *NE*, Nasenepithel; *Nn*, medialer Nasennebenraum; *Ndr*, Nasendrüse; *oh*, Oberfläche des Kopfes; *R*, Rinne hinter der Nasenöffnung; *RE*, Rinnenepithel. Vergrößerung 45fach.

are in shape like those of the Common Frog; but on the third day, as Mr. Leslie correctly observes, the characteristic form of the more mature tadpole is acquired.« Die Nasenhöhlung ist schon recht weit in der Entwicklung fortgeschritten. Die Haupthöhle stellt (Fig. 1) eine sich nach unten trichterförmig verengende Grube dar, welche, ebenso

Fig. 3.



wie der bereits mit einem Lumen versehene mediane Blindsack (das sog. Jacobsonsche Organ) mit hohem Sinnesepithel bekleidet ist. Die Choanenöffnung ist hingegen noch nicht durchgebrochen. Die nach dem Munddache zu in einen engen Schlitz verengte Nasenhöhle geht endlich in einen soliden Epithelstrang über, der mit dem Gaumenepithel in Verbindung steht. Zu bemerken wäre also, daß hier der mediale Blind-

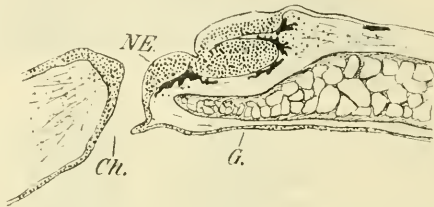
³ Beddard, F. E., Notes upon the Tadpole of *Xenopus laevis* (*Dactyletra capensis*). Proc. Zool. Soc. London 1894, p. 101—107. pl. XIII.

sack sehr früh angelegt wird und schon vor Durchbruch der Choane ein Lumen hat. Das Nasenlumen öffnet sich einstweilen noch mit weiter Mündung nach außen; von einem differenzierten Vorraum ($a + b$) und dem Einführungsgang ist noch nichts zu sehen, ebensowenig wie von der Anlage des Tentakelapparates.

Stadium II.

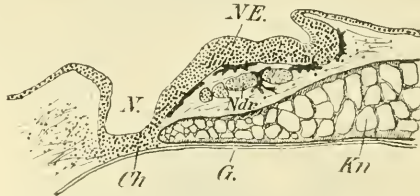
Die Larve ist 12—13 mm lang, also nach Vergleich mit Beddards Zuchtexemplaren etwa von 4 Tagen. Der Kopf ist bereits bedeutend breiter geworden, so daß die Form sich der charakteristischen der älteren Larve nähert. Leider ist dies Exemplar schlecht erhalten, so daß

Fig. 4.



das ganze Epithel der Nase verloren gegangen ist. Nach der Höhlung zu urteilen, ist die Nasenanlage aber noch wenig gegen Stadium I verändert. Die Choanen sind noch immer nicht durchgebrochen, doch hat

Fig. 5.



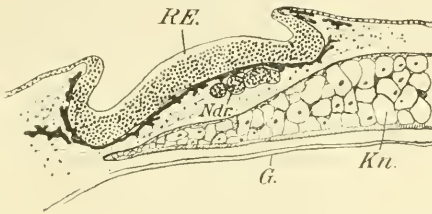
sich vom Gaumen her eine trichterförmige Einbuchtung gebildet, die dem Nasenlumen entgegenstrebt. Die Choanenöffnung ist also hier entodermal. Vom Tentakelapparat ist noch keine Spur vorhanden.

Stadium III.

Die Kopfbreite der Larve beträgt bereits 3,5 mm, die Barteln sind gut entwickelt; Gesamtlänge etwa 18 mm, also etwas älter als Beddards Fig. 1. Der Erhaltungszustand ist etwas besser, aber in bezug auf das Epithel auch mangelhaft. Die bedeutend weiter entwickelte Nase zeigt eine völlige Neubildung, welche den ersten Schritt zur Anlage des Tentakelapparates bedeutet. Die Abbildungen, Fig. 2—7, zeigen von vorn (der Schnauzenspitze) nach hinten in Zwischenräumen

aufeinander folgende Schnitte einer quer durch den Kopf gelegten Schnittserie. Während in Stadium I und II wie bei *Rana esculenta* in einer solchen Serie gleich die Nasenhöhle angeschnitten wird, stoßen wir hier zuerst auf einen Kanal, der von der Nasenöffnung in der Richtung zur Schnauzenspitze zieht. An seinem vordersten Ende ist er geschlossen, so daß sein Querschnitt durch die ersten 6 Schnitte ($\approx 15 \mu$) eine geschlossene Ringöffnung darstellt; Fig. 3 und 4 zeigen, daß er darauf zu einer offenen Rinne wird, welche nach hinten zu alsbald in

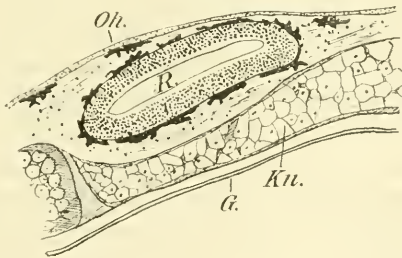
Fig. 6.



die Nasenhöhle einmündet. Die Choane ist bereits durchgebrochen, die Nasendrüse — wie sie sich aus späteren Schnitten erweist — schon angelegt.

Gehen wir in der Serie noch weiter nach hinten, so verschwindet in Fig. 5 der mediane Blindsack, und wir sehen die Nasenhöhle und darüber ein Stück der erwähnten Rinne, die hinter der Nasenöffnung wieder weiterzieht. In Fig. 6 sind wir über die Nase hinausgelangt und

Fig. 7.



haben nun die Rinne, wie vor der Nase, allein vor uns, die sich dann in Fig. 7 (12 Schnitte, also 180μ hinter Fig. 5) wieder zum geschlossenen Kanal verwandelt hat, auf diese Weise eine kurze Strecke (9 Schnitte) weiter zieht und endlich, ebenso wie der vor der Nase gelegene Teil der Rinne, blind endet. Der ganze Kanal bzw. die Rinne ist von einem hohen, vielschichtigen Epithel ausgekleidet. Auf seine Bedeutung komme ich weiter unten zurück, und lasse erst sein Schicksal bei den zwei weiteren, älteren Larven folgen.

Stadium IV.

Eine große Larve von etwa 40 mm Totallänge und 7 mm Kopfbreite in der Höhe der Augen. Die Entwicklung ist nur relativ wenig fortgeschritten. Die Querschnittserie durch den Kopf ergibt, daß der Kanal bzw. die Rinne in derselben relativen Ausdehnung, wenn auch absolut länger und breiter, fortbesteht. In bezug auf den vorderen (schmauzenwärts von der Nase gelegenen) Teil ist zu bemerken, daß der in Stadium III noch rinnenförmig offene Abschnitt sich hier bereits völlig geschlossen hat und die so entstandene Röhre etwas in die Tiefe gesunken ist, sich also vom übrigen Kopfepithel losgelöst hat. Die Röhre steht nunmehr direkt nur mit der Nasenhöhle und dem medianen Divertikel in Verbindung, repräsentiert also einen in die Länge gezogenen gemeinsamen Nebenraum $a + b$. Der hinter der Nasenöffnung gelegene Teil ist unverändert und zieht als breite offene Rinne, ganz wie in Fig. 2e des vorigen Stadiums, dahin. Dieser hintere Teil ist etwa 0,3 mm lang und endet wie früher blind, nachdem sein Endstück in einen kurzen geschlossenen Sack übergegangen ist (vgl. auch Fig. 2f).

Stadium V.

Eine sehr große Larve von 56 mm Länge mit ausgebildeten Hinterbeinen, aber noch vor Durchbruch der vorderen. Beddard (l. c.) gibt für eine ganz entwickelte Larve 52 mm an, — mein Exemplar hätte also eine etwas erheblichere Größe erreicht. Der Unterschied ist aber nicht von Bedeutung, da ja, wie bekannt, Ernährung usw. die Größenentwicklung der Larven und jungen Frösche bedeutend beeinflussen kann.

Die Nase zeigt hier schon im ganzen den Typus derjenigen des erwachsenen Tieres, wenn auch noch nicht voll ausgebildet. Außer dem Hauptraum und dem medianen Divertikel, der ja zu allererst auftritt, sehen wir auch schon den Vorraum, und zwar bereits in seine zwei Teile geteilt, nur daß der beim erwachsenen Tiere weit nach unten zum Gaumendach herumgreifende Teil des Raumes b noch nicht ausgebildet ist. Der Raum $a + b$ hat im übrigen schon die normalen Dimensionen und steht mit dem medialen Nebenraum in offener Kommunikation. Der Raum b endet blind — so ist es ja auch beim erwachsenen Tier; doch auch der Raum a , welcher beim metamorphosierten Frosch in das Lumen des zum Auge ziehenden Tentakelganges übergeht, endet hier blind. Die Nasendrüse ist quantitativ noch nicht auf der Höhe, wenn auch bereits außer dem Ausführungsgange nach dem medialen Divertikel auch der zweite in den Vorraum mündende ausgebildet ist. Sowohl vor wie auch hinter der Nasenöffnung ist von der offenen Rinne (oder dem daraus später resultierenden Kanal) nichts mehr zu sehen; sie ist in der

zwischen Stadium IV und V liegenden Zeit, welche den Hauptsprung in meiner Larvenserie bildet, vollständig verschwunden.

Auf diesem Stadium nun, welches also den Raum $a + b$ bereits in typischer Ausbildung zeigt, findet sich auch die erste Anlage des Tentakelganges. Ich sagte bereits oben, daß der Raum a , der späterhin mit dem Tentakelgang in Verbindung steht, hier noch blind endet. Es war das auch nicht anders zu erwarten, da ja der Raum a ein hohes vielschichtiges Epithel hat, welches ihm als integrierenden Teil der Nase charakterisiert, während der Tentakelgang mit dem einfachen, flachen Epithel der Kopfoberfläche ausgekleidet ist, also eine ganz andre Herkunft voraussetzen läßt. Hier finde ich nun den Tentakelgang als einen einfachen, noch nicht differenzierten und auch noch kein Lumen aufweisenden epithelialen Strang von der Außenseite der Wand des Raumes a , mit der er direkt in Verbindung steht, nach hinten (dem Auge zu) und parallel der Kopfoberfläche ziehend. Allmählich gelangt er immer weiter nach der Seite, zum Kopfrande, worauf er dann scharf nach der Kopfoberfläche abbiegt und in das Oberflächenepithel der Kopfhaut übergeht. Diese Stelle liegt hier bei meiner Larve V noch ein kleines Stück vor dem Auge.

Dies ist der Befund an meinem leider nur lückenhaften Material. Es ist mir natürlich nicht möglich, auf Grund desselben die einzelnen Entwicklungsvorgänge in kontinuierlicher Reihe zu verfolgen; es sind aber Andeutungen genug vorhanden, die den Zusammenhang jener Bilder weisen und in der Hauptsache meine in der ersten Publikation aufgestellte Hypothese bestätigen.

Ob und inwiefern sich die allerersten Entwicklungsvorgänge im Bereich der Nase mit denen bei andern Anuren decken, ist unbekannt; doch führen sie jedenfalls (siehe mein Stadium I) zu einer Bildung, welche sich von der entsprechenden Entwicklungsstufe bei *Rana fusca* nicht wesentlich unterscheidet. Dann aber beginnen Sondererscheinungen hervorzutreten, welche mit der Ausbildung des Tentakelapparates bzw. der Anlage der zu diesem gehörigen Nasenhöhlen in Verbindung stehen. Das Nasenepithel wächst nämlich (so nur kann ich mir das Auftreten der Rinne erklären) nach vorn und nach hinten von der Nasenöffnung oberflächlich vor, weniger weit nach vorn als nach hinten. Von den distalen Enden beginnend sinkt nun der so gebildete vielschichtige Epithelstrang bzw. die Rinne nach unten unter das Kopfoberflächenepithel ein; die Rinne schließt sich dabei zur geschlossenen Röhre und schnürt sich vom Hautepithel ab. Auf diese Weise entstehen die beiden blind endenden Säcke an den Enden der Rinne, welche wir oben in Querschnitt getroffen sahen. Soweit geht die Entwicklung auch in

beiden Hälften der Rinne gleichmäßig vor sich, während sich weiterhin die vor der Nase befindliche Hälfte anders verhält als die hintere.

Die vor der Nase befindliche Hälfte liefert das Material zur Bildung der Räume *a* und *b*. Ursprünglich (im Stadium I) mündet die Haupthöhle der Nase unmittelbar nach außen. Späterhin zieht über ihr die genannte Rinne dahin. Indem diese sich nun schließt und in die Tiefe sinkt, bildet sich aus ihrem vorderen Teil der Raum *a* und *b*. Die definitive äußere Nasenöffnung entsteht durch eine sekundäre Aufwulstung des Hautrandes.

Die hinter der Nase befindliche Hälfte der Rinne hingegen verschwindet vollständig. Da dies in der Zeit geschieht, welche zwischen Stadium IV und V liegt, kann ich nicht angeben, ob es hier überhaupt zu einem vorherigen Verschuß der Rinne kommt. Jedenfalls steht dieser Teil zu dem Nasen-Tentakelapparat in keinerlei direkter Beziehung, wie es bei der vorderen Hälfte der Fall ist. Wir müssen also die Rinne als ein rein larvales Organ von noch völlig unbekannter Bedeutung ansehen, das hinterher nur zum Teil in ein dauerndes übergeht.

Im Stadium V sehen wir von dem distalen Ende des Raumes *a* eine Epithelleiste abgehen, welche, rückwärts verlaufend, noch vor dem Auge in das Oberflächenepithel der Kopfhaut übergeht. Es ist dies die noch lumenlose Anlage des Tentakelganges. Ihre Entstehungsweise ist aus der vorstehenden Deutung der Herkunft des Raumes *a* unschwer zu erklären. Der Raum *a* entstand aus der Rinne, welche ursprünglich ganz oberflächlich, in einem Niveau mit dem Oberhautepithel lag. Beim Einsinken (nach erfolgtem Verschuß) zog dann der Kanal, der aus der Rinne entstand, das Kopfepithel an seinem Ende mit in die Tiefe, so daß er durch einen Epithelstrang dauernd mit der Kopfoberfläche in Verbindung blieb. Von der Verbindungsstelle wuchs dann die Epithelverdickung strangförmig weiter nach hinten, sich allmählich aus dem Verbande der Haut lösend und in die Tiefe sinkend, so daß das Bild des Stadiums V. entstand. Der Vorgang ist hier noch nicht abgeschlossen, da hier die Verbindungsstelle des versunkenen Stranges mit der Haut noch vor dem Auge liegt. Durch weiteres Auswachsen nach hinten würde also der Epithelstrang bis an die definitive Ausmündungsstelle des Tentakelganges — unter das Auge gelangen und dann das Lumen ausbilden. Zugleich mit der Bildung seines Lumens müßte auch der Durchbruch desselben nach dem Raume *a* geschehen, so daß diese Öffnung eine sekundäre wäre, wie es auch hier bei der Zusammensetzung des Nasen-Tentakelapparates aus zwei ganz heterogenen Teilen anzunehmen war.

Es bestätigt sich somit meine Annahme, daß der Tentakelgang bei *Xenopus* ebenso wie die beiden Tentakelgänge der *Ichthyophis glutinosa*

aus einer von der Oberhaut abgeschnürten und in die Tiefe gesunkenen Epithelleiste entsteht — die Homologie beider Tentakelapparate wäre mithin auch entwicklungsgeschichtlich nachgewiesen. Als irrtümlich erweist sich hingegen der oben schon zitierte Satz meiner ersten Untersuchung: »es würde sich eben bei *Dactyletra* nur der eine (der stärkere?) Ast der gegabelten Epithelleiste voll entwickelt haben usw.« Die Epithelleiste theilt sich hier eben überhaupt nicht, sondern tritt in toto mit dem Raume *a* in Verbindung. Hierin wäre ein prinzipieller Unterschied gegenüber der *Ichthyophis glutinosa* gegeben. Hier wie dort aber entsteht der Tentakelgang (bzw. das betreffende Gangpaar) unabhängig von der Nasenanlage und erhält erst secundär seine Verbindung mit dieser.

3. Über die Mopskopfbildung bei *Abramis vimba* L.

Von E. Leonhardt, Dresden.

(Mit 2 Figuren.)

eingeg. 3. September 1906.

Die eigentümliche und auffällige Mißbildung des Cranium verschiedener Fische, die wir Mopskopf nennen, ist schon frühzeitig beobachtet worden. Anfangs begnügte man sich damit, sie als Folge erlittener Verletzungen des Schädels anzusehen, bis Steindachner 1863 auf Grund anatomischer Untersuchungen die Haltlosigkeit dieser Annahme einsah und den Mopskopf als eine pathologische Veränderung einzelner Schädelknochen ansprach. Ich kann vorwegnehmen, daß sich in den von mir untersuchten Fällen die Sache wesentlich anders verhält, ohne daß ich annehmen dürfte, meine Deutung sei für alle Mopskopfbildungen die einzig richtige. Leider fehlte mir bisher das Material, weitergehende Untersuchungen anzustellen.

Die Zahl der durch Wort und Bild veröffentlichten Mopsköpfe ist keine allzu große, was einmal darin seinen Grund hat, daß diese Mißbildungen im allgemeinen selten sind, zum andern aber sicher nicht alle Mopsköpfe in die Hand des Forschers gelangen, also der Wissenschaft verloren gehen. Aus der mir zugänglichen neueren Literatur habe ich folgende Schilderungen von Mopsköpfen feststellen können.

- 1) *Cyprinus carpio* L. I. Geoffroy St. Hilaire, Histoire générale et particulière des anomalies de l'organisation chez l'homme et les animaux. Paris 1832.
- 2) *Salmo salar* L. Otto, Museum anatomico-pathologicum Vratislavicum. Vratislaviae 1841.
- 3) *Esox lucius* L. W. Vrolik, Tabulae ad illustrandum embryogenesisin hominis et mammalium tam naturalem quam abnormum. Amstelodami 1849.
- 4) *Cyprinus carpio* L. K. J. Neydeck, Beitrag zur Naturgeschichte der Fische. (15. Jahresb. Mannheimer Ver. f. Naturkunde) 1849.
- 5) *Cyprinus carpio* L. F. Steindachner, Über das Vorkommen monströser Kopfbildungen bei den Karpfen. (Verh. K. K. zool. bot. Ges. Wien 1863.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zoologischer Anzeiger](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [31](#)

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

Artikel/Article: [Weitere Untersuchungen über den Tentakelapparat des Anurengenus Xenopus. 45-53](#)