

BULLETIN INTERNATIONAL
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE.

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

N° 1.

Janvier.

1909.

- Sommaire:** 1. W. ŁOZIŃSKI. Über die mechanische Verwitterung der Sandsteine im gemäßigten Klima.
2. L. NATANSON. Note Supplementary to a Paper „On the elliptic polarization of light transmitted through an absorbing naturally-active medium“.
3. ST. KOZŁOWSKI. Über die Verhältnisse von anorganischen Basen zu Säuren im normalen Menschenharn.
4. A. TYSOWSKI. Zur Kenntnis des Gehörorgans und seiner Beziehungen zur Schwimmblase bei den Clupeiden.
5. E. KIERNIK. *Chilodon hexastichus* nov. sp., ein auf Süßwasserfischen parasitierendes Infusorium, nebst Bemerkungen über Vakuolenhautbildung und Zellteilung.
6. ST. WELECKI. Studien über den Einfluß des Adrenalins auf die CO₂- u. Harnausscheidung.

Séance du lundi 4 Janvier 1909.

PRÉSIDENCE DE M. ED. JANCZEWSKI.

1. *O wietrzeniu mechanicznem piaskowców w klimacie umiarkowanym.* — Über die mechanische Verwitterung der Sandsteine im gemäßigten Klima. — Mémoire de M. W. ŁOZIŃSKI, présenté par M. M. P. Rudzki m. c.

Die Wüstengebiete sind die klassische Werkstätte der rein mechanischen Verwitterung. Die eigenartigen Felsformen und Skulpturen an der Gesteinsoberfläche, welche durch die mechanische Verwitterung hervorgebracht werden, kehren überall im trockenen Wüstenklima wieder, mag das Gestein homogen oder heterogen, in Wasser löslich oder unlöslich sein. Die mechanische Verwitterung ist nicht allein auf die Wüsten beschränkt und spielt in allen geographischen Breiten eine bedeutende Rolle. Im gemäßigten Klima aber wird die mechanische Verwitterung durch die Tätigkeit des atmosphärischen Wassers, welches Kalkkarbonat löst und Feldspate zersetzt, größtenteils verschleiert. Nur die Zerstörung der Sandsteine und in noch höherem Grade die der Quarzite, an denen die auflösende oder zersetzende Wirkung des Regenwassers in den Hintergrund tritt, wird hauptsächlich von der mechanischen Ver-

witterung beherrscht. Im feuchten Klima kommen nur an mächtigen Sandsteinkomplexen diejenigen Formen und Skulpturen vor, die für die Wüste bezeichnend sind, wie löcherige Auswitterung, Steingitter, Pilzfelsen u. dgl.

I. Die mechanische Verwitterung der Sandsteine.

Seit Jahren haben mich meine Studien in Sandsteingebiete geführt. Zunächst habe ich den Jamna-Sandstein (Oberkreide, z. T. Eozän) kennen gelernt, welcher in der Landschaft der ostgalizischen Karpaten eine hervorragende Rolle spielt. Die Untersuchung des nordischen Diluviums in den westgalizischen Randkarpaten bot mir vielfach Gelegenheit, den oligozänen Cieżkowicer Sandstein zu studieren. Letzterer hat dieselbe kulturhistorische Bedeutung, wie der Vogesensandstein, da seine steil geböschten Erhebungen von den meisten Burgruinen (Odrzykoń, Melsztyn, Czchów, Dobezyce u. a.) gekrönt sind. Während die stark gefalteten Karpatensandsteine nur erkennen lassen, wie die mechanische Verwitterung bei einem richtungslosen Gewirr von Klüften und Schichtfugen vor sich geht, konnte ich dank einer Unterstützung aus der Oslawski-Stiftung im Sommer 1908 die Verwitterung der flach gelagerten Sandsteine des Falkengebirges und der Heuscheuer, sowie am Südrande der böhmisch-sächsischen Sandsteinplatte studieren.

Die mechanische Verwitterung hat man im trockenen Wüstenklima, wo Temperaturwechsel die größten Amplituden erreichen, zuerst erkannt und studiert. Infolgedessen wird noch in manchen Lehrbüchern unter den Faktoren der mechanischen Verwitterung der Temperaturwechsel an erster Stelle genannt. In unserem Klima aber sind die Temperaturänderungen nicht so jäh, um eine tiefgreifende Zerstörung der Gesteine zustande zu bringen. Sie können die mechanische Verwitterung nur einleiten, indem sie die oberflächliche Abschuppung veranlassen oder die Klüfte allmählich lockern und dem Spaltenfroste zugänglich machen. Die Bedeutung der Temperaturänderungen tritt gegenüber dem Spaltenfroste so weit zurück, „daß die Frostwirkung in zahlreichen, ja vielleicht in den meisten Fällen, wenn auch nicht die alleinige, so doch die bedeutsamste Ursache der Verwitterung ist“¹⁾.

¹⁾ J. Hirschwald, Die Prüfung der natürlichen Bausteine. Berlin 1906. S. 35. — In bezug auf die Sandsteingebiete ist die Bedeutung des Spaltenfrostes

Die Beschaffenheit der Schuttmassen, welche durch die mechanische Verwitterung erzeugt werden, ist vornehmlich durch die Wetterbeständigkeit der Sandsteine bestimmt. Bei weniger widerstandsfähigen, insbesondere eisenschüssigen ¹⁾ Sandsteinen geht der Zerfall der Trümmer in lockeren Sand sehr rasch vor sich, sodaß die Gehänge größtenteils aus Sand bestehen, welcher von Sandsteinbruchstücken durchspickt ist. Die widerstandsfähigsten Sandsteine dagegen, wie diejenigen der Heuscheuer, liefern hauptsächlich große Blöcke, die äußerst langsam verwittern und zerfallen ²⁾, sodaß der Sand gegenüber den Blöcken zurücktritt. Die Gehänge (sog. „Lehnen“), oben von senkrechten Sandsteinwänden gekrönt, sind zumeist mit großen, abgestürzten Blöcken bedeckt, deren Zwischenräume oft frei bleiben.

Von den Karpatensandsteinen trägt nur der relativ widerstandsfähigste Jamna-Sandstein stellenweise eine mäßige Blockbestreuung der Gehänge ³⁾ zur Schau.

Die Sandsteinblöcke, welche die Gehänge bedecken, zerfallen sehr langsam und zeichnen sich durch eine große Beständigkeit aus, soweit der Fuß des Gehänges nicht unmittelbar vom fließenden Wasser angegriffen wird. Dafür bietet uns das Steinetal ein treffliches Beispiel. Die Steine durchfließt von Friedland an bis zu ihrer Mündung in die Glatzer Neiße ein flachwelliges Land, das aus Rotliegendem besteht. Westwärts reicht der rote Boden des Rotliegenden bis an den Fuß des jähren, zumeist dicht mit Sandsteinblöcken besäten Ostabfalls des Falken- und des Heuscheuergebirges heran. Von diesem Steilrande aber, der noch zum Gebiete der Steine ge-

besonders von Bischof (1844), später von Partsch (Schlesien, Bd. 1. S. 79) und Hettner (Geogr. Zeitschr. Bd. 9. S. 611) gewürdigt worden.

¹⁾ Die Bedeutung des Eisengehaltes hat Hettner (Geogr. Zeitschr. Bd. 9. S. 611) unterschätzt. Bei unvollkommener Kornbindung genügt schon ein geringer Gehalt an Eisenverbindungen, um durch Oxydation einen raschen Zerfall der Sandsteine in Sand zu bewirken. Dadurch aber tritt an Stelle der mechanischen die chemische Verwitterung ein, deren Betrachtung außerhalb des Rahmens dieser Abhandlung liegt.

²⁾ Die Blöcke der härtesten Sandsteinarten verwittern gewiß ebenso langsam, wie die erratischen, nur kantenbestoßenen Quarzitblöcke aus Skandinavien, denen man seit ihrer Zerstreung durch das diluviale Inlandeis außer Windschliff kaum Verwitterungsspuren anmerkt.

³⁾ Abgesehen von den seltsamen Blockbildungen des Gorgany-Zuges, auf die ich später zurückkommen werde.

hört, wird so gut wie kein Verwitterungsmaterial der Quadersandsteine durch die Abspülung und die kurzen Wasserrisse weitergeführt. Die Steine führt hauptsächlich nur Verwitterungsprodukte des Rotliegenden, z. T. auch der Porphyre aus dem Waldenburger Gebirge. Dieses war auch schon zur Diluvialzeit der Fall, da der obere Teil der Steinerterrasse in Mittelsteine, deren Entstehung mit der Stauung durch die nordische Eiszunge im Tale der Glatzer Neiße zusammenhängt¹⁾, ebenfalls nur aus rotem Detritus des Rotliegenden (z. T. auch der Porphyre) aufgeschüttet wurde. Erst darunter besteht der tiefste, präglaziale (altquartäre?) Teil der Steinerterrasse aus feinerem Detritus der Kreidesandsteine²⁾.

Der Zertrümmerungsvorgang der flach gelagerten Sandsteine kann in zwei Komponenten zerlegt werden. In horizontaler Richtung dringt die Auswitterung von Schichtfugen oder sogar von Schichten, die eine unvollkommene Kornbindung besitzen, in das Innere der Sandsteinkomplexe hinein. Andererseits ist der Spaltenfrost in den senkrechten Klüften wirksam und sprengt Sandsteinquader allmählich auseinander. Die relative Geschwindigkeit, mit welcher diese beiden Vorgänge fortschreiten, hängt von der Widerstandsfähigkeit der Sandsteine ab und bestimmt ihre Felsformen. Bei den widerstandsfähigsten Sandsteinen kann die horizontale Auswitterung nur an Stelle der Schichtfugen enge, horizontal verlaufende Furchen einkerben, im großen und ganzen aber werden die Umrisse durch die Quaderablösung an senkrechten Klüften beherrscht, sodaß die Sandsteinwände, welche die Schuttgehänge überragen, senkrecht (nie überhängend) sind. Dadurch erhalten Sandsteinberge ein klotziges oder den Tafelbergen ähnliches Aussehen, dessen reinster Typus in der Heuscheuer vorliegt. Bei geringerer Widerstandsfähigkeit dagegen ist das Gegenteil der Fall. Die Auswitterung in horizontaler Richtung geht schneller vor sich, als die Lockerung senkrechter Klüfte durch den Spaltenfrost. Infolgedessen sind überhängende Felswände möglich und unter Umständen wer-

¹⁾ Mit E. G. Friedrich (Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin, 1906. S. 19) habe ich diese Terrasse auf die Stauung des Steinetales durch das Inlandeis zurückgeführt, die Entstehungsweise aber ganz anders aufgefaßt. Den oberen „roten“ Teil der Terrasse betrachte ich als einen Schuttkegel, den die Steine im untersten, durch das Inlandeis gestauten Teile ihres Tales aufgeschüttet hat. Vgl. Łoziński, Glacyalne zjawiska. Spraw. Kom. Fizyograf. Bd. 43. III. S. 48.

²⁾ S. die Abbildung von E. G. Friedrich (a. a. O., S. 18).

den Pilzfelsen durch die allmähliche Auswitterung der Sandsteine herausgearbeitet.

Die Bildung von Pilzfelsen können wir am genauesten an den bekannten Sandsteinfelsen von Tyssa in Böhmen verfolgen. Auf



Fig. 1. Löcherige Auswitterung auf der Oberfläche des Quadersandsteins der „Tyssaer Wände“ (nach einer fotogr. Aufnahme des Verf.).

der Oberfläche des Sandsteines, der an Wetterbeständigkeit weit hinter dem Quader der Heuscheuer und auch dem von Adersbach-Weckelsdorf zurücksteht, kommen überall eigentümliche Skulpturen vor, wie Steingitter, Säulengänge u. dgl., die durch J. Walther aus der Wüste bekannt geworden sind ¹⁾. Die ausgewitterten Löcher und Höhlungen sind stellenweise so dicht, daß die Oberfläche des Sandsteines ein schwammartiges Aussehen zeigt (Fig. 1). Dennoch erweist sich der Sandstein unter dem Hammer sehr hart, als hätte sich — nach Art der Schutzrinde der Wüste — durch einen verwandten Vorgang an seiner Oberfläche eine härtere Kruste gebildet. Am auffallendsten aber sind große, ausgewitterte Löcher, die sich immer in demselben Niveau wiederholen ²⁾. Offenbar ist eine bestimmte Sandsteinbank von so unvollkommener Kornbindung, daß sie besonders zur löcherigen Auswitterung neigt. Ob die Bildung der Löcher etwa durch Herauswittern von kleinen, hie und da eingebackenen Geröllen eingeleitet wird, ist schwer zu entscheiden ³⁾. Bei fortschreitender Ausräumung der Löcher entstehen Säulengänge, deren Erweiterung schließlich den Sandstein in Pilzfelsen auflöst, welche oben von einer Vegetationskappe geschützt werden (Fig. 2). Die Entstehung von Pilzfelsen durch löcherige Auswitterung ist von J. Walther ⁴⁾ so eingehend dargestellt worden, daß wir diesen Vorgang nur durch ein Schema (Fig. 3) zu veranschaulichen brauchen.

Während im widerstandsfähigsten Quader der Heuscheuer und noch in demjenigen von Adersbach-Weckelsdorf wüstenähnliche

¹⁾ J. Walther, Das Gesetz der Wüstenbildung. S. 36 ff.

²⁾ Darauf hat schon Hettner aufmerksam gemacht. Vgl. Gebirgsbau der Sächs. Schweiz. Forsch. z. deutsch. Landeskunde. Bd. 2. S. 294. Geogr. Zeitschr. Bd. 9. S. 614.

³⁾ Immerhin spricht dafür die Tatsache, daß in den zentralasiatischen Wüsten die löcherige Auswitterung am großartigsten an Konglomeraten auftritt. Vgl. Futterer, Der Peschan. Geogr. Zeitschr. Bd. 8. S. 265. — Ebenso wird die löcherige Oberfläche des oberen Buntsandsteins im Elsaß auf das Herauswittern von Karneol- und Dolomitknauern zurückgeführt. Vgl. Bücking im Sammelwerke: Das Reichsland Elsaß-Lothringen. Bd. 1. S. 38.

⁴⁾ J. Walther, Die Denudation in der Wüste. Abh. d. math.-phys. Kl. d. Sächs. Ges. d. Wiss., Bd. 16. S. 461 ff. — Die Darstellung von J. Walther wurde später von Hettner (Geogr. Zeitschr. Bd. 9. S. 613) auch für das Elbsandsteingebirge angenommen. — Verschiedene Stadien der löcherigen Auswitterung sind von A. v. Gutbier (Geogn. Skizzen aus der Sächs. Schweiz, Leipzig 1858. S. 93 ff.) abgebildet worden.

Skulpturen äußerst selten und spärlich sind, lehrt das soeben besprochene Beispiel des Tyssaer Sandsteines, daß die Bildung von Pilzfelsen nur bei weniger widerstandsfähigen Sandsteinarten möglich ist.

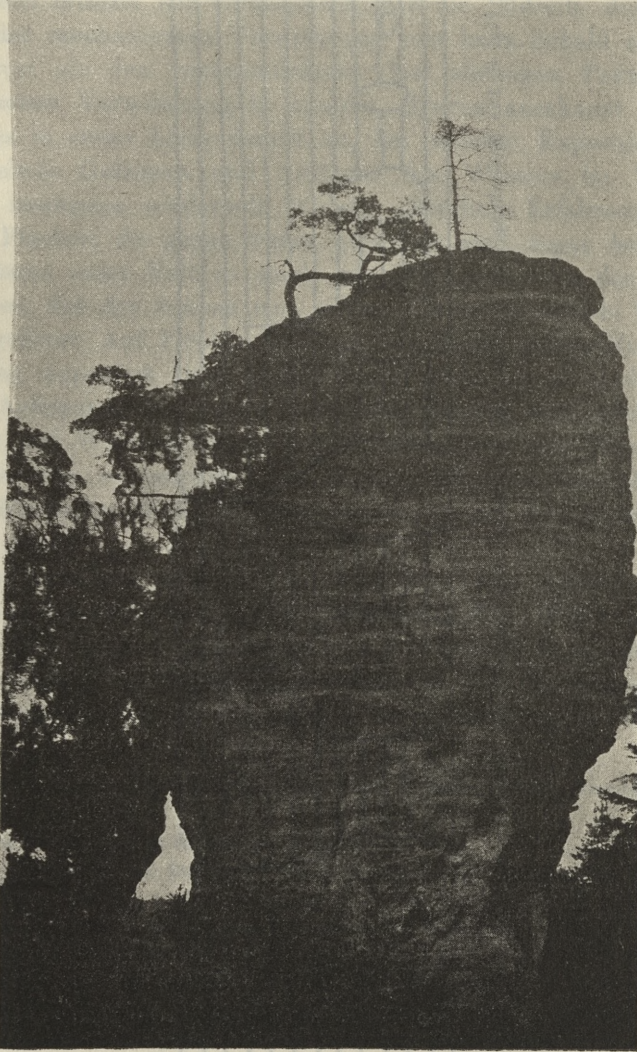


Fig. 2. Ein Pilzfelsen mit Vegetationskappe in Tyssa
(nach einer fotogr. Aufnahme des Verf.).

Es drängt sich die Frage auf, ob die mechanische Verwitterung der Sandsteine irgend eine Wetterseite erkennen läßt. An einsam stehenden Sandsteinfeilern, wie z. B. dem „Teufelsstein“ in Gör-

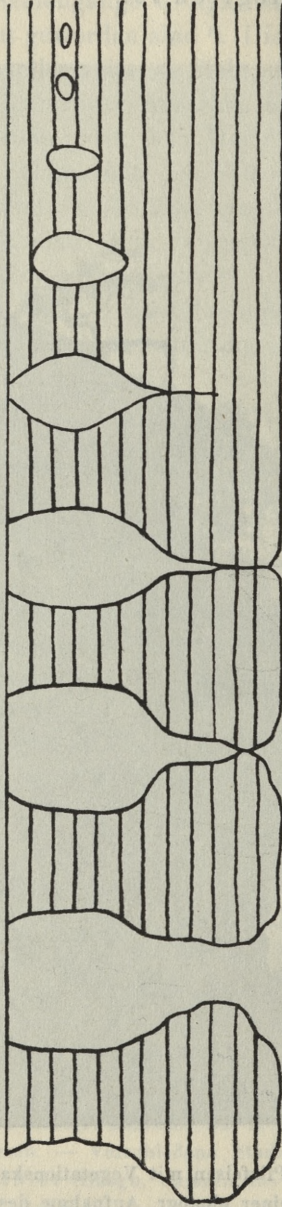


Fig. 3. Die Entstehung von Pilzfelsen durch heberartige Auswitterung der Sandsteine in Tysa (Böhmen).

telsdorf¹⁾, sieht man, daß die löcherig-schichtige Auswitterung²⁾ an der Ost- und Westseite keinen erheblichen Unterschied zeigt. Die Westseite, die feuchten Winden ausgesetzt ist, wird dadurch indirekt beeinflusst, indem sie viel stärker als die Ostseite von Moos und Flechten überzogen ist.

A priori müssen wir voraussetzen, daß die Südseite die Wetterseite der mechanischen Verwitterung sein kann. Sobald wir den Spaltenfrost als den vornehmlichsten, fast alleinigen Faktor der mechanischen Verwitterung in unseren Breiten anerkannt haben, kommt es in erster Linie darauf an, bei welcher Exposition das abwechselnde Gefrieren und Auftauen des Wassers im Winter sich am häufigsten wiederholt. Wie die alltägliche Erfahrung lehrt, werden Flächen, die gegen Süden exponiert sind, sogar bei Lufttemperaturen unter Null so stark zur Mittagszeit von der Sonne beschienen, daß der Schnee taut, worauf das herabrieselnde Wasser wieder gefriert. Auf Flächen dagegen, die gegen andere Himmelsrichtungen exponiert sind, findet dieses weder so oft noch in so rascher Aufeinanderfolge statt. Auf Nordgehängen aber erfolgt das Auftauen und Wiedergefrieren des Wassers (bzw. des Schnees) in verhältnismäßig so beschränkter Masse, daß man vielmehr von einem schützenden Einflusse der Schneedecke auf ihre Unterlage³⁾ sprechen dürfte.

Meine Annahme, daß in unseren Breiten unter sonst gleichen Umständen⁴⁾ die Südseite die Wetterseite der mechanischen Verwitterung ist, wird durch die Tatsachen bestätigt. In den Quadersandsteinen der Heuscheuer und von Weckelsdorf, die im allgemeinen keine Neigung zu Wüsten-

¹⁾ Abgebildet im Sammelwerke: Zur Geol. d. böhm.-schles. Grenzgebirges. S. 141 u. 142.

²⁾ Typus 9 von J. Hirschwald (a. a. O., S. 321).

³⁾ Über die schützende Bedeutung der Schneedecke vgl. insbesondere Ratzel, Die Schneedecke. Forsch. z. deutsch. Landes- u. Volkskunde. Bd. 4. S. 262.

⁴⁾ Von den Faktoren, welche die Exposition der Wetterseite modifizieren können, ist in erster Linie der Wind zu nennen. Rodler (Vertik. Vert. d. Temperaturschwankungen um den Frostpunkt i. d. Schweiz. Zeitschr. d. Österr. Ges. f. Meteorol. Bd. 20. 1887. S. 7.) hat gezeigt, wie die Häufigkeit der Temperaturschwankungen um den Nullpunkt durch die Winde beeinflusst wird. — Überdies ist in gefalteten Gebieten auch die Schichtenlagerung nicht ohne Bedeutung, je nachdem die Schichtflächen den Gehängen etwa parallel verlaufen, oder dieselben schräg durchschneiden.

skulpturen zeigen, konnte ich dennoch stellenweise Bienenwabenstruktur und Steingitter, immer aber nur bei südlicher (oder höchstens südöstlicher) Exposition feststellen. In unvergleichlicher Großartigkeit tritt uns die Südseite als die Wetterseite im ostkarpatischen Gorgany-Zuge entgegen, indem die südlichen Gehänge im Gegensatz zu den nördlichen mit Trümmermeeren bedeckt sind¹⁾, die durch die mechanische Verwitterung des Jamna-Sandsteines in situ entstanden sind.

Zur Begründung meiner Ansicht, daß die Südseite der Wetterseite der mechanischen Verwitterung entspricht, konnte ich im Vorstehenden nur Beispiele anführen, die den Gebieten widerstandsfähigster Sandsteine entnommen wurden. An weniger widerstandsfähigen Sandsteinen (z. B. in Tyssa) habe ich bisher eine von der mechanischen Verwitterung bevorzugte Wetterseite vermißt. Es scheint, als wenn die Wetterseite nur bei langsamer Verwitterung wetterfester Sandsteine zum Ausdruck käme.

Von den bekannten Felsenmeeren des Odenwaldes kommen diejenigen, die in situ entstanden sind, auf SO-Gehängen vor²⁾. Soweit in diesem Falle, wo es sich um Granit und Diorit handelt, die mechanische Verwitterung neben der chemischen in Betracht kommt, kann ich hier auch die Felsenmeere des Odenwaldes heranziehen, die ebenfalls meine Annahme stützen, daß die mechanische Verwitterung am stärksten auf Flächen wirkt, die gegen Süden exponiert sind. Im Lausitzer Gebirge trägt der Jeschken ebenfalls nur auf seiner Südseite ein „Trümmerfeld scharfkantiger Quarzfelsblöcke“³⁾.

II. Die »periglaziale« Fazies der mechanischen Verwitterung.

Auf der Oberfläche der Heuscheuer (919 m), wo der Quader in der Umrandung der böhmischen Masse die größte Höhe erreicht, tritt uns ein eigentümliches Bild tiefgehender Zertrümmerung entgegen, das dem übrigen Quadergebiete fremd ist. Die ebene Oberfläche der Großen Heuscheuer stellt ein kleines Blockfeld dar, daß

¹⁾ Wie es besonders in einem Exkursionsberichte von Romer (Kosmos, Bd. 29. Lemberg 1904) hervorgehoben und mit einigen Höhenangaben beleuchtet wurde.

²⁾ Chelius, Die Bildung der Felsenmeere im Odenwald, Zeitschr. der deutsch. geol. Ges. Bd. 48. 1896. S. 644 u. 646.

³⁾ Drude, Der Herzyn. Florenbezirk. Vegetation der Erde, Bd. VI. S. 487.

kaum etwa $\frac{1}{6}$ km² umfaßt. Dicht nebeneinander sehen wir riesige Sandsteinblöcke, durch tiefe Klüfte getrennt, welche stellenweise von der Vegetation schon überbrückt worden sind. Während sonst im Quadergebiete die Anhäufungen von Sandsteinblöcken nur durch Absturz entstehen und den Aufstieg vom jeweiligen Talboden zu den senkrechten Wänden vermitteln, ist die Zertrümmerung auf der ebenen Oberfläche der Großen Heuscheuer ein Resultat der mechanischen Verwitterung in situ. Besonders charakteristisch sind schmale, von senkrechten Wänden eingeschlossene Gänge, zwischen denen manchmal noch ein Sandsteinblock oder wackelndes Parallelepiped eingekleimt ist. Freilich kommen sonst überall im Quadergebiete, wie z. B. in Weckelsdorf, ebenso schmale und viel tiefere Gänge vor, die, oft trocken oder von einem kleinen Wasserfaden eingenommen, immer aber offen sind und ein gleichsinniges Gefälle besitzen. Dieses entspricht ihrer Entstehung durch das fließende Wasser, dessen Einschneiden in vielen Fällen durch senkrechte Klüfte vorbestimmt war. Betrachtet man dagegen die schmalen Gänge auf der Großen Heuscheuer, so springt ein scharfer Gegensatz in die Augen, indem letztere geschlossen sind und beiderseits blind enden (Fig. 4). Sie können daher nur durch tiefgehende Auswitterung, die an senkrechten Klüften einsetzte, ohne Mitwirkung des fließenden Wassers entstanden sein.

Die tiefgehende Zertrümmerung des flach gelagerten Sandsteines, welche die Oberfläche der Großen Heuscheuer auf ihrem kleinen Areal zeigt, ist wesentlich identisch mit dem allerdings in unvergleichlich größerem Umfange auftretenden Zerfall des Sandsteines auf dem Gorgany-Rücken in den Ostkarpaten. Ist auch der Anblick der Trümmerbildung auf dem Gorgany-Rücken äußerlich doch ziemlich verschieden, so beruht der Unterschied nur darauf, daß der stark gefaltete Jamna-Sandstein ein richtungsloses Gewirr von Schichtfugen und Klüften darstellt. Infolgedessen zerfällt er in ein chaotisches Haufwerk von Blöcken. Das Wesen der Erscheinung aber ist in beiden Fällen dasselbe und liegt in der rein mechanischen Zertrümmerung des Sandsteines in situ.

Um die Eigentümlichkeit des Gorgany-Zuges zu verstehen, müssen wir einige bekannte Tatsachen in Erinnerung bringen, deren Verkenntung die Ursache ist, daß bisher kein annehmbarer Erklärungsversuch der Blockmeere auf dem Gorgany-Rücken vorliegt. Die theoretische Gliederung der Gebirge in drei Höhengürtel

läßt über der Vegetationszone eine Schuttzone folgen und den Übergang zur Hochgebirgsregion (Firnregion) vermitteln¹⁾. Es wurde



Fig. 4. Blindende eines schmalen Ganges im Quader auf der Oberfläche der Großen Heuscheuer (nach einer fotogr. Aufnahme des Verf.).

¹⁾ E. Richter, Geomorphol. Unters. in den Hochalpen. Peterm. Mitteil. Erg.-Heft. Nr. 132. S. 73 u. 74. M. Friederichsen, Beitr. zur Morphol. des Tienschan. Verhandl. d. 14. deutsch. Geogr.-Tages. Köln 1903. S. 39 u. 40.

aber, wie E. Richter an dem Beispiele der Alpen dartut, diese Schuttzone in vielen Gebirgen durch die eiszeitlichen Gletscher verwischt und ist nur im trocknen Klima vertreten, wo die diluviale Vergletscherung von verhältnismäßig geringerem Umfange war, besonders in den Anden ¹⁾ und im Tiën-schan ²⁾. In Europa ist die Schuttregion in den Gebirgen der Iberischen Halbinsel, und zwar in der Sierra de Guadarrama ³⁾, in der Sierra Morena ⁴⁾ und in der Sierra Nevada ⁵⁾ vorhanden, wo es wohl kleine eiszeitliche Gletscher, aber keine ausgedehnte Vergletscherung gab. In meisterhafter Weise hat E. Richter die morphologische Charakteristik der Schuttregion skizziert, indem er sagt: „Die Berge dieser Zone besitzen nicht eigentliche Mittelgebirgsformen, sondern stellen einen besonderen Typus dar, das von Schutt eingehüllte Gebirge; die Grate und die Kämme sind scharf, einzelne mit Zacken gekrönte Rippen ziehen sich an den Gehängen....“ (a. a. O., S. 73). Diese Worte geben so treu die eigentümlichen Züge des Gorgany-Rückens wieder, als hätte E. Richter gerade dieses Gebirge im Auge gehabt. Der Gorgany-Rücken ist die einzige Stelle, wo die Waldkarpaten über die Vegetationsgrenze in die Schuttregion hinaufreichen. Besonders auffallend ist die Analogie der Rückengestaltung im Gorgany-Zuge und in der viel höher (2800—3600 m) gelegenen Schuttzone des Tiën-schan ⁶⁾, jedoch mit dem Unterschiede, daß im letzteren an Stelle der Sandsteinblöcke feinerer Tonschieferschutt tritt, der wie eine zähflüssige Masse hinabgleitet.

Betrachtet man die Oberfläche der Großen Heuscheuer, so hat

¹⁾ Den Schuttreichtum der Anden betont neuerdings Schiller, Geol. Unters. bei Puente del Inca. N. Jahrb. f. Mineral. Beil. Bd. 24. S. 728. Vgl. auch Stelzner, Beitr. z. Geol. der Argentin. Republik. Bd. I. S. 283.

²⁾ M. Friederichsen, Forschungsreise in den Zentr. Tiën-schan. Mitteil. Geogr. Ges. in Hamburg. Bd. 20. 1904. S. 157 ff.

³⁾ Penck, Morph. d. Erdoberfläche. Bd. 1. S. 240.

⁴⁾ Weite Trümmermeere altpaläozoischer Quarzite und Schiefer werden von Quelle (Zur Geol. d. span. Prov. Jaén. Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin. 1908. S. 627) erwähnt.

⁵⁾ Aus gelegentlichen Bemerkungen von J. Rein (Beitr. z. Kenntn. d. Sierra Nevada. Abhandl. d. geogr. Ges. in Wien. Bd. 1. S. 214, 227 ff., 266) ist zu ersehen, daß der höchste Rücken der Sierra Nevada, von ungefähr 3000 m aufwärts, von reichlichem, in situ entstandenem Verwitterungsschutt der kristallinischen Schiefer umhüllt wird.

⁶⁾ Vgl. das vom Paß Kara Kyr aufgenommene Bild in Friederichsen Forschungsreise etc. Taf. 34.

man den Eindruck, als wäre der Vorgang der mechanischen Zertrümmerung bereits im Abnehmen begriffen. Die Vegetation hat zwischen den riesigen Sandsteinblöcken Fuß gefaßt und schon manche Kluft oberflächlich mit einem Polster überbrückt. Ebenso scheint die Zertrümmerung des Jamna-Sandsteines auf dem Gorgany-Rücken einst mit viel größerer Intensität vor sich gegangen zu sein, als es gegenwärtig der Fall ist. Hier aber war die Vegetation noch nicht imstande, sich der Blockmeere zu bemächtigen ¹⁾. Unwillkürlich drängt sich der Gedanke auf, daß die tiefgehende Zertrümmerung des Sandsteins sich zum größten Teil in einem rauheren Klima, als das gegenwärtige, vollzogen hat und mit der allgemeinen Temperaturerniedrigung der Eiszeit zusammenhängt.

Gegenwärtig findet die intensivste Zertrümmerung der Gesteine durch den Spaltenfrost in der unmittelbaren Nähe der Firnregionen und der Inlandeismassen ²⁾ statt. Drygalski konnte in Grönland beobachten, daß die Zertrümmerung der Gesteine durch den Spaltenfrost mit der Annäherung an den Rand des Inlandeises stark zunimmt ³⁾. Als das diluviale Inlandeis sich vom hohen Norden her bis in unsere Breiten erstreckte, hat es ohne Zweifel auf seine Umgebung einen erkaltenden Einfluß ausgeübt, indem ungeheure Wärmemengen zum fortwährenden Abschmelzen reichlich zufließender Eismassen aufgebraucht wurden ⁴⁾. Es muß daher während der Eiszeit in dem südwärts an den Eisrand angrenzenden Streifen Europas ein rauhes Klima geherrscht haben, und zwar etwa ein solches, wie es J. Geikie ⁵⁾ oder C. A. Weber ⁶⁾ voraussetzten. In diesem periglazialen ⁷⁾ Klima war der Spalten-

¹⁾ Vgl. die Tafel „Na Siniak“ in „Pamiętnik Towarzystwa Tatrzańskiego“ 1906.

²⁾ Vgl. z. B. Expéd. Antarct. Belge. Arctowski, Les Glaciers. Taf. II—IV.

³⁾ Drygalski, Grönlands Gletscher und Inlandeis. Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin. Bd. 27. 1892. S. 8—11.

⁴⁾ Der Einfluß einer abschmelzenden Schnee-, bzw. Eisdecke auf das Klima benachbarter Gebiete ist von Woeikof ausführlich dargelegt und an einigen Beispielen ziffermässig behandelt worden. Vgl. Woeikof, Klimate der Erde. Bd. I. Kap. 4. Gletscher und Eiszeiten. Zeitschr. d. Ges. f. Erdkunde zu Berlin. Bd. 16. S. 227 ff.

⁵⁾ J. Geikie, The Great Ice Age. 3. ed. 1894. S. 386 ff.

⁶⁾ C. A. Weber, Gesch. d. Pflanzenwelt des norddeutschen Flachlandes. Résultats scientif. du Congr. Internat. de Botanique. Vienne 1905. S. 105.

⁷⁾ Nicht zu verwechseln mit dem „subglazialen Klima“ von J. G. Anderson, auf welches ich zurückkommen werde.

frost im höchsten Grade wirksam und konnte eine ebenso tiefgehende mechanische Zertrümmerung der Gesteine herbeiführen, wie gegenwärtig in den Polarländern, in der Nähe der Inlandeismassen. Parallel mit der eiszeitlichen Depression der Firngrenze haben auch die Höhengrenzen der Vegetation die gleiche Erniedrigung erfahren, sodaß wir uns die Mittelgebirgsrücken in der Umrandung des nordischen diluvialen Inlandeises größtenteils waldlos und mit nicht zusammenhängenden Pflanzenformationen — wie die gegenwärtigen zirkumpolaren Vegetationsbezirke — denken müssen¹⁾. Dadurch waren die günstigsten Bedingungen für die mechanische Tätigkeit des Spaltenfrostes gegeben.

Zur Diluvialzeit kam auch der ostkarpatische Gorgany-Rücken in den Wirkungskreis des periglazialen, den Spaltenfrost fördernden Klimas und überragte bei weitem die eiszeitliche Vegetationsgrenze. Die großartigen Blockbildungen des Gorgany-Rückens entstanden größtenteils durch die gesteigerte Wirksamkeit des Spaltenfrostes²⁾ im periglazialen Klima der Diluvialzeit und stellen die eiszeitliche Schuttregion dar, die heutzutage von der Vegetation nicht erobert wurde. Wenn gegenwärtig Firnflecke in den Alpen bis zur Höhe von 840 m³⁾ hinabreichen, so ist es auch höchst wahrscheinlich, daß der Gorgany-Rücken unter der Herrschaft des periglazialen Klimas reichlich mit perennierenden Schneemassen bedeckt war. Während aber auf der Nordseite die Schneedecke dauernd verharren und den Untergrund gewissermaßen schützen

¹⁾ Die pflanzengeographischen Verhältnisse in den an den Rand des diluvialen Inlandeises anstoßenden Gebieten können nur aus dem Vergleiche mit den polaren Eisgebieten der Gegenwart beurteilt werden. Letztere sind überall von einem breiten Gürtel äußerst vegetationsarmen Bodens, meistens ohne zusammenhängende Pflanzendecke umrandet (Felsenfluren Warming's, Tundra Schimper's, „barren grounds“ in Nordamerika). Die antarktische Tundra erreicht stellenweise sogar den 45. Breitengrad. Die in Waldgebiete hinein herabreichenden Gletscher Alaskas und Neu-Seelands sind dagegen Ausnahmefälle, die auf besonderen klimatischen Vorbedingungen beruhen und keine allgemeine Bedeutung haben können.

²⁾ Soweit die gegenwärtigen Verhältnisse in der Schweiz einen Rückschluß gestatten, wäre bei der Entstehung der großartigen Blockbildungen des Gorgany-Rückens auch die Tatsache nicht ohne Belang, daß die Temperaturschwankungen um den Nullpunkt gerade in der Höhenzone von etwa 1200—1500 m am häufigsten sind. Vgl. Rodler, a. a. O., S. 6.

³⁾ Eiskapelle bei Berchtesgaden.

konnte, fand auf den Südgehängen ein beständiger Wechsel von Auftauen des Schnees und Wiedergefrieren des Schmelzwassers statt, sodaß die Blockmeere vornehmlich auf die südlichen Gehänge beschränkt sind. Die sprengende Einwirkung des Spaltenfrostes auf den Jamnasandstein wurde durch dessen Wasserdurchlässigkeit erheblich gefördert, da das Schmelzwasser sofort — bevor noch das Wiedergefrieren erfolgte — in die Klüfte und Poren eindringen konnte ¹⁾.

Es ist nicht schwer einzusehen, warum die eiszeitliche Schuttre-
gion der Waldkarpaten sich inselartig nur im Gorgany-Zuge er-
halten hat. Gewiß wurden auch die übrigen Waldkarpaten in dem-
selben Maße vom periglazialen Klima der Diluvialzeit betroffen.
Indessen stehen alle anderen Flyschgesteine, den Magura-Sandstein
der Zentralrücken ²⁾ nicht ausgenommen, dem Jamna-Sandsteine an
Widerstandsfähigkeit bei weitem nach. Sie lieferten daher bei der
mechanischen Zertrümmerung große Mengen von feinen Verwite-
rungsprodukten, die nach der Eiszeit, sobald das periglaziale Klima
vorüber war, unschwer von der Vegetation besiedelt werden konn-
ten. Der äußerst widerstandsfähige Jamna-Sandstein dagegen zer-
fiel hauptsächlich in große Blöcke, wobei die Bildung feinen Schuttes
so geringfügig war, daß die Vegetation sich heutzutage der block-
bestreuten Gehänge nicht bemächtigen konnte. Es ist daher selbstver-
ständlich, daß die großartige Zertrümmerung, die unter dem Einflusse
des periglazialen Klimas der Diluvialzeit erfolgte, gegenwärtig nur
im Gorgany-Zuge noch in voller Frische erhalten ist, denn gerade
in diesem Teile der Karpaten zeigt der widerstandsfähigste Jamna-
Sandstein die mächtigste Entwicklung.

Der Gorgany-Rücken ist der reinste Typus einer großartigen
Blockbildung durch tiefgehende mechanische Verwitterung in situ,
die größtenteils unter der Herrschaft des periglazialen Klimas er-
folgte. Diese besondere Art der Gesteinszertrümmerung bezeichne
ich als periglaziale Fazies der mechanischen Verwitterung.

Die Tatsache, daß in der Nähe der Inlandeismassen die Ver-
witterung unter ganz besonderen Umständen vor sich geht, ist zu-

¹⁾ Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß die Umbildung von Schnee in
Firn und Eis auf wasserdurchlässiger Unterlage bedeutend erschwert ist. Vgl.
Ratzel, Die Schneedecke. S. 211 u. 212.

²⁾ Der Magura-Sandstein bildet nur auf dem Gipfel der Babia Góra eine
kleine Schuttkappe.

erst von J. G. Andersson mit großem Scharfsinn erkannt und betont worden. Die hervorragende Kenntnis der Verwitterungsvorgänge in hohen Breiten führte J. G. Andersson zur Annahme eines „subglazialen“ Klimas¹⁾, mit dem er eine „subglaziale Fazies der Eiszeit“²⁾ in Zusammenhang brachte. Meine Auffassung der „periglazialen“ Verwitterungsfazies ist aber wesentlich verschieden. J. G. Andersson hatte vornehmlich das seltsame Schuttgleiten auf Falkland und auf der Bären-Insel im Auge und diese gleitende Bewegung sollte nach ihm das Wesen der Erscheinung bilden. Zur Erklärung des Gleitens setzte er eine starke Durchfeuchtung des Bodens voraus, die er durch reichlichen Schneefall im Winter und ausgiebige Schneeschmelze im Sommer zu begründen suchte. Nach meiner Auffassung dagegen liegt das Wesen der periglazialen Verwitterungsfazies in der mechanischen Gesteinszertrümmerung in situ und es ist der Spaltenfrost als wichtigstes Agens³⁾ im periglazialen Klima zu bezeichnen. Ob die Blockbildungen ins Gleiten geraten oder in situ angehäuft werden, hängt nur von Nebenumständen ab. Daß das Schuttgleiten eine lokale Begleiterscheinung der periglazialen Verwitterungsfazies ist, wird durch diejenigen Fälle bewiesen, wo bewegliche und stabile Blockbildungen nebeneinander vorkommen, wie z. B. im Odenwald oder im südlichen Ural. Es ist begreiflich, daß die periglaziale Fazies der mechanischen Verwitterung in vielen Fällen von gleitenden Bewegungen ergriffen wurde. Die Blockbildungen der periglazialen Fazies sind nur auf die widerstandsfähigsten Gesteinsarten beschränkt, welche in der Regel ihre weichere Umgebung überragen. Dadurch ist aber auch die Wahrscheinlichkeit des Gleitens von großen und schweren Blöcken auf einer geneigten, schlüpfrigen Unterlage gegeben.

Nachdem wir die mechanische Zertrümmerung in situ als das Wesen der periglazialen Verwitterung anerkannt und das typische Beispiel des Gorgany-Zuges erörtert haben, müssen wir die

¹⁾ J. G. Andersson, Solifuction. Journal of Geol. Bd. 14. 1906. S. 101—102 und 112.

²⁾ Peterm. Mitteil. Bd. 49. 1903. S. 33. — „Subglaziale Fazies“ ist aus formellen Gründen nicht zulässig, da „subglazial“ in der Glazialgeologie in einem ganz anderen Sinne gebraucht wird.

³⁾ Besonders wenn wir mit C. A. Weber (a. a. O.) in der Umgebung des nordeuropäischen diluvialen Inlandeises das Dauern der Nachtfroste bis weit in den Sommer hinein voraussetzen.

Frage in Erwägung ziehen, inwieferne diese Art der mechanischen Verwitterung auch anderweitig vortreten ist. A limine sind solche Blockbildungen auszuschließen, deren Entstehung lediglich durch lokale Lagerungsverhältnisse oder Schichtenwechsel bedingt ist. Zu diesen gehören die bekannten Blockbildungen im Oligozän des Pariser Beckens, die durch Auswaschung von Sand entstehen, ferner die großartigen Blöcke cenomanen Sandsteines an den Gehängen des Dupa-Canyons in Podolien ¹⁾, wo eine Unterminierung durch die Abspülung unterlagernder Silurschiefer stattfindet, u. a. Ebenso liegt in dem „Pfahl“ des Bayrischen Waldes nur die *dyke*-ähnliche Auswitterung eines harten Quarzganges zwischen aufgerichteten kristallinischen Gesteinen vor. Soweit es die vorhandene Literatur gestattet, kann ich vorläufig die periglaziale Fazies der mechanischen Verwitterung in folgenden Fällen feststellen.

Polnisches Mittelgebirge.

(Pusch, Geogn. Besch. v. Polen. B. I. S. 67. — Siemiradzki, Studien im poln. Mittelgebirge. Jahrb. k. k. geol. Reichsanst. Bd. 36, 1886. S. 679).

Auf der Höhe des Św. Krzyż-Rückens, welcher die Oberfläche des diluvialen Inlandeises als Nunatak überragte, kommen Blockanhäufungen unterdevonischen Quarzites vor, die von Siemiradzki unrichtig als diluviale Moräne angesprochen wurden. In Wirklichkeit aber liegt hier, wie bereits Pusch angedeutet hat, eine tiefgehende mechanische Zertrümmerung des Quarzits in eckige Blöcke *in situ* vor. Die Schrammen auf der Oberfläche des Quarzits, die Siemiradzki beobachtet haben will, könnten davon herrühren, daß zur Diluvialzeit der eisumflossene Św. Krzyż-Rücken höchst wahrscheinlich mit perennierenden Firnflecken bedeckt war, welche — wie das Beispiel der Eiskapelle bei Berchtesgaden ²⁾ lehrt — eine gletscherähnliche Schrammung ihrer felsigen Unterlage bewirken können. Die Glättung der Quarzitoberfläche, die ebenfalls von Siemiradzki erwähnt wurde, dürfte durch Windschliff erklärt werden ³⁾. Der Św. Krzyż-Rücken, als er vom diluvialen Inlandeise

¹⁾ Vgl. Łoziński. Doliny rzek. Taf. II B und III.

²⁾ Penck, Das Land Berchtesgaden. Zeitschr. d. Deutsch. u. Österr. Alpenvereins. Bd. 16. 1885. S. 263.

³⁾ So z. B. sind die Quarzitblöcke skandinavischer Herkunft, die auf der Oberfläche des nordischen Diluviums herumliegen, in der Regel durch Windschliff geglättet.

umflossen war, kann am besten mit dem den Rand des antarktischen Inlandeises überragenden Gaussberge verglichen werden, der eine tiefgehende mechanische Verwitterung zeigt und z. T. mit eigenem „Bergeis“ bedeckt ist, welches stellenweise in das Inlandeis übergeht und an dessen Bewegung teilnimmt¹⁾. In der westlichen Fortsetzung des Św. Krzyż-Rückens, jenseits des Durchbruches der Schwarzen Nida, ist auch der bis 450 m hohe Masłow-Rücken mit scharfkantigen Blockbildungen desselben Quarzites bedeckt²⁾.

Jeschken im Lausitzergebirge.

(Drude, Der Herzynische Florenbezirk, Vegetation der Erde, Bd. VI, S. 487 und Taf. zu S. 486).

Die scharfkantigen, in situ entstandenen Blockbildungen des altpaläozoischen Quarzschiefers auf der Südseite des Jeschken, von denen Drude eine vortreffliche Abbildung gibt, sind ohne Zweifel der eiszeitlichen Schuttregion zuzurechnen.

Odenwald.

(Chelius, Die Bildung der Felsenmeere im Odenwald. Zeitschr. d. Deutsch. geol. Ges. Bd. 48. 1896. S. 644 ff. — Chelius, Geol. Führer durch den Odenwald, 2. Aufl. S. 38 ff.).

Die Felsenmeere des Odenwaldes sind der einzige mir bisher bekannte Fall, wo die periglaziale Verwitterungsfazies in eruptiven Gesteinen auftritt. Neben beweglichen Blockbildungen kommen auch solche vor, die nach Chelius ohne Transport sich angehäuft haben. Zu diesen gehören die Trümmermeere auf der SO-Seite des Felsberges, die aus Granitblöcken von 0,5—5 m³ Inhalt zusammengesetzt sind.

Hunsrück.

(Lossen, Geogn. Besch. der linksrhein. Fortsetzung des Taunus. Zeitschr. d. deutsch. geol. Ges., Bd. 19. 1867. S. 513 u. 618. — Grebe, Quarzit-Sattel-Rücken im südöstl. Teile des Hunsrück. Jahrb. der kgl. preuß. geol. Landesanst. f. 1880. S. 243 ff. — Leppla, Schuttbildungen des Taunusquarzites. Ebd. f. 1894. S. XXXVIII ff. — Erläuterungen zur geol. Spezialkarte von Preußen. Lief. 63 von A. Leppla, Blatt Morscheid, Oberstein u. Buhlenberg).

Die mechanische Zertrümmerung des Taunusquarzites tritt am stärksten im Hochwald hervor. Die Blöcke erreichen die Größe von

¹⁾ Deutsche Südpolar-Expedition 1901—03. Bd. II. S. 28—32, 45 und 59.

²⁾ W. Nałkowski in Głos, Jahrg. 15. Warschau 1900. S. 38.

1—2 m³ und sind auf flachen Gehängen in situ zu sog. „Rosseln“ angehäuft, gleiten dagegen auf steileren Gehängen talwärts hinab. Die hohen Quarzitücken zeigen nach Leppa oft eine gratartige Zuspitzung.

Im Idarwald, wo der Taunusquarzit weniger fest gebunden ist, erreichen seine Blöcke nicht diejenige Größe, wie im Hochwald, und sind in einer lehmig-sandigen Masse eingebettet. Danach kann der Verwitterungsschutt des Taunusquarzits im Idarwald nicht den echten Blockbildungen, vielmehr aber der periglazialen, sog. „Rubble-drift“ Südenglands gleichgestellt werden.

Letzteres scheint auch für die Schuttbildungen des kambrischen Quarzits (*Revinien*) im Hohen Venn, in der Umgebung von Spa zuzutreffen. Aus spärlichen Literaturnachrichten ¹⁾ ist nur soviel zu ersehen, daß Quarzitblöcke, ebenfalls in einer Lehmmasse eingebettet, auf der Hochfläche in situ angehäuft sind, an den Gehängen dagegen talwärts hinabgleiten.

Südlicher Ural.

(Karpinski-Tschernyschew, Carte géol. génér. Feuille 139. Mém. du Com. Géol. Bd. III. Nr. 2. Taf. II. — Tschernyschew in Guide du VII. Congrès Géol. Internat. III. Taf. H. — H. Credner, Reiseskizzen aus dem Ural. Geogr. Zeitschr. Bd. 4. 1898. S. 70. — M. Friederichsen, Der südl. u. mittl. Ural. Sep.-Abdr. aus Mitteil. d. Geogr. Ges. in Hamburg. Bd. 14. 1898. S. 6. — Philippson, Reise durch den Ural. Sitz.-Ber. d. Niederrhein. Ges. zu Bonn. 1898. S. 58 u. 63. — Tietze, Eine Reise nach dem Ural. Beil. zu Monatsblätter des Wissensch. Klubs in Wien. 1898. S. 9).

Am großartigsten tritt uns die eiszeitliche Schuttregion im südlichen Ural entgegen. Sowohl die niedrigeren Rücken ²⁾, wie auch die höchsten Gebirgszüge ³⁾, die im Iremel bis zur Höhe von 1600 m hinaufstreben, sind weit und breit mit Blockmeeren unterdevonischen Quarzites bedeckt (Fig. 5), die größtenteils in situ entstanden sind. Die nackten, blockbedeckten Rücken mit hervorspringenden Felsklippen zeigen die vollständigste Analogie mit dem ostkarpatischen Gorgany-Zuge ⁴⁾. Nach Philippson reicht die Block-

¹⁾ E. Delvaux, Note sur l'excursion de la Soc. géol. à Spa. Annales de la Soc. Roy. Malacolog. de Belgique. Bd. 20. 1885. S. 16. — Gossélet, L'Ardenne. S. 123.

²⁾ Z. B. Schujda, Alexandrowskaja Sopka u. a.

³⁾ Taganaj, Urenga, Sukka, Iremel, Nary u. s. w.

⁴⁾ Diese Analogie fällt besonders auf, wenn man das treffliche Bild von Philippson (Europa. 2. Aufl. 1906. S. 701) betrachtet.

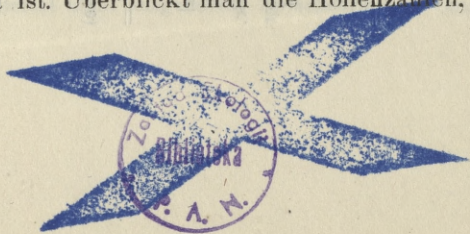
bestreuung der Gehänge bis in die flachen Hochmulden hinab, welche die Gebirgsrücken trennen. In diesen Hochmulden aber sind die Blockmeere schon vom Walde besiedelt worden. Unter Umständen gleiten riesige Quarzitblöcke an den Gehängen hinab und es



Fig. 5. Die Blockbildungen des unterdevonischen Quarzites auf der Hochfläche des Berges Jurma (zirka 1000 m) im südlichen Ural (nach einer Originalaufnahme des Herrn Prof. J. Morozewicz).

entstehen breite Blockströme, die denjenigen der Falkland-Inseln ganz ähnlich zu sein scheinen.

Die tabellarische Übersicht der soeben besprochenen Vorkommnisse zeigt den innigsten Zusammenhang der periglazialen Verwitterungsfazies mit der Südgrenze des nordischen Inlandeises. So gut es ging, habe ich auch die Höhengrenzen der periglazialen Blockbildungen anzugeben versucht. Die beiläufigen Zahlen sind gewiß recht ungenau, da die betreffenden Blockbildungen in der bisherigen Literatur größtenteils nur mit kurzen Bemerkungen erledigt wurden. Immerhin aber führen die Höhenzahlen zu einem sehr wichtigen Resultate, indem sie die allgemeine Regel bestätigen, daß die Schuttreion der Gebirge umso stärker ausgebildet ist, je trockener das Klima ist. Überblickt man die Höhenzahlen, so ersieht man,



Übersicht der periglazialen Blockbildungen in der Umrandung des nordeuropäischen diluvialen Inlandsees ¹⁾.

<p>Stüdgrenze der nordischen Vereisung</p> <p>52° N. Br.</p>	<p>Südgrenze der nordischen Vereisung im nördlichsten Böhmen</p> <p>50° 50' N. Br.</p>	<p>Vergletscherung des Riesengebirges (Firnngrenze 1150 m)</p> <p>Südgrenze der nordischen Vereisung im Hirscherger Tale und im Waldenburgeraschen</p> <p>50° 45'—50° 50' N. Br.</p>	<p>Südgrenze der nordischen Vereisung im Mitttelgebirge</p> <p>51° N. Br.</p>	<p>Südgrenze der nordischen Vereisung in den westgalizischen Karpaten</p> <p>49° 30'—50° N. Br.</p>	<p>Südgrenze der nordischen Vereisung</p> <p>58° N. Br. (im Kama-Gebiete)</p>	
<p>Hochwald im Hemsrück</p> <p>49° 40' N. Br.</p> <p>Unterdevonischer Quarzit (Tannusquarzit)</p> <p>400—800 m</p>	<p>Felsberg im Odenwald</p> <p>49° 40' N. Br.</p> <p>Hornblende-granit</p> <p>300—515 m</p>	<p>Jeschen im Lausitzer Geb.</p> <p>50° 45' N. Br.</p> <p>Altpaläozoischer Quarzschiefer</p> <p>zirka 900—1010 m</p>	<p>Große Heuschener</p> <p>50° 30' N. Br.</p> <p>Quadersandstein (Emscher)</p> <p>919 m</p>	<p>Šw. Krzyż-Rücken im polnischen Mitttelgebirge</p> <p>51° N. Br.</p> <p>Unterdevonischer Quarzit</p> <p>400—600 m</p>	<p>Gorgany-Zug in den ostgalizischen Karpaten</p> <p>48° 30' N. Br.</p> <p>Oberkretazischer (z. T. eozäner) Janna-Sandstein</p> <p>1300—1818 m</p>	<p>Südlicher Ural</p> <p>54°—55° 30' N. Br.</p> <p>Unterdevonischer Sandstein und Quarzit</p> <p>600—1600 m</p>
<p>Nordgrenze der Vergletscherung in den Alpen (Firnngrenze 1200—1300 m), im Schwarzwald (Firnngrenze 950 m) und in den Vogesen (Firnngrenze 800 m)</p> <p>48° N. Br.</p>	<p>Nordische Eiszunge in der Grafschaft Glatz</p> <p>50° 30' N. Br.</p> <p>Südgrenze des nordischen Inlandsees im Odertale</p> <p>49° 30' N. Br.</p>	<p>Lokale Vereisungen in den Ostkarpaten und Transsylvanischen Alpen (Firnngrenze 1450—1900 m)</p> <p>45°—48° N. Br.</p>				

¹⁾ Außerdem gehören zur periglazialen Verwitterungsfazies die Blockbildungen von Quarzit im Harz. Vgl. Rinne, Prakt. Gesteinskunde. 3. Aufl. 1908. Abb. auf S. 286.

wie der vertikale Umfang der periglazialen Blockbildungen von Westen nach Osten zunimmt. Im ostkarpatischen Gorgany-Zuge erstreckt sich die eiszeitliche Schuttregion schon über eine Höhenstufe von etwa 500 m; im fernen Osten dagegen, im südlichen Ural erreicht der vertikale Umfang der eiszeitlichen Schuttregion das Doppelte und beträgt ungefähr 1000 m.

An dem Beispiele des Gorgany-Zuges ist schon erörtert worden, daß die periglaziale Verwitterungsfazies nur an den härtesten Gesteinsarten hervortritt. Dasselbe ist überall in der Umrandung der nordischen Vereisung der Fall. In weniger widerstandsfähigen Gesteinen ist die periglaziale Verwitterungsfazies durch reichliche Bildung des feinsten Schuttes¹⁾ verschleiert und kann mit Ausnahme äußerst weniger Fälle²⁾ von späteren Verwitterungsprodukten nicht unterschieden werden. Infolgedessen tritt uns die periglaziale Verwitterungsfazies inselartig nur in den härtesten Sandsteinen und Quarziten (mit Ausnahme des Odenwaldes) auf, die hauptsächlich in große Blöcke zertrümmert worden sind, welche ihrerseits äußerst langsam zerfielen und durch feine Schuttbildung nicht verhüllt wurden. Dadurch war aber die Möglichkeit des Fortbestehens und der Fortbildung von periglazialen Blockanhäufungen gegeben. Denn der Mangel an größeren Mengen feiner Verwitterungsprodukte erschwerte die Besiedelung durch die Vegetation³⁾ und die blockbestreute Gesteinsoberfläche konnte noch in der Postglazialzeit und gegenwärtig, wenn auch mit geringerer Intensität, vom Spaltenfroste weiter angegriffen werden.

Die Gestalt, in welcher die eiszeitliche Schuttregion uns entgegentritt, ist von den jeweiligen tektonischen Verhältnissen abhängig. Die dachartige Zuspitzung der Kämme, welche E. Richter (a. a. O.) für die Schuttregion verlangt, tritt nur bei einem stark zusammengepreßten Schichtenbau, wie z. B. im Gorganyzuge auf. In der Schuttregion des südlichen Ural sind scharfe Kämme

¹⁾ Bei eruptiven und kristallinen Gesteinen kommt noch die Bildung von Lehm durch die chemische Zersetzung der Feldspate hinzu.

²⁾ Wie z. B. die sog. „Rubble-drift (Head)“ im südlichsten, vom Inlandeise nicht berührten England. Vgl. J. Geikie a. a. O. S. 389. Geinitz, Das Quartär (in *Lethaea geognostica*), S. 413 u. 414. Spethmann, Oberflächengestaltung Cornwalls, *Globus*, Bd. 94. 1908. S. 331.

³⁾ Zumal das atmosphärische Wasser außerordentlich schnell in den leeren, vom feineren Material nicht ausgefüllten Zwischenräumen versickert.

nicht überall vorhanden. Wo die Faltung weniger intensiv war, sind die blockbedeckten Rücken flach gerundet, wovon Jurma (Fig. 5) ein schönes Beispiel bietet ¹⁾. Desgleichen zeigt der Św. Krzyż-Rücken keine Zuspitzung ²⁾. In der Großen Heuscheuer, die aus flach gelagertem Quadersandsteine aufgebaut ist, wird die ebene Oberfläche eines Tafelberges von der tiefgehenden mechanischen Zertrümmerung in situ beherrscht.

Zum Schlusse möchte ich noch die Frage der präglazialen Verwitterung Skandinaviens streifen. Die ungeheuren Mengen von skandinavischem Verwitterungsschutt, die das diluviale Inlandeis über dem norddeutschen Flachlande verstreut hat, können nar zum Teil von der direkten Abnützung des unterlagernden Gesteins durch die absplitternde und abbröckelnde Wirkung des Eisschubes abgeleitet werden, die besonders scharf von W. Salomon ³⁾ präzisiert wurde. Hauptsächlich aber müssen wir an dem Standpunkte von Drygalski's festhalten, wonach der Schutthalt des diluvialen Inlandeises in erster Linie durch die präglaziale Verwitterung vorbereitet war. Die Beschaffenheit des nordischen Materials der Diluvialablagerungen, wie ich sie im gemengten Diluvium am westgalizischen Karpatenrande kennen gelernt habe, wirft einiges Licht auf den präglazialen Verwitterungsschutt Skandinaviens. Im gemengten Diluvium, wo seine ursprüngliche Moränenbeschaffenheit keine nachträgliche Umlagerung erfahren hat, kommen manchmal wohlgerundete, kristallinische Gesteinsbrocken und Blöcke skandinavischer Herkunft vor, woraus geschlossen werden kann, daß das diluviale Inlandeis auf der präglazialen Oberfläche Skandinaviens hie und da fluviatile Schotterabsätze vorfand. Größtenteils aber sind die kristallinischen Gesteinsbrocken und Blöcke nordischer Herkunft kaum kantenbestoßen, und dieser Umstand macht es wahrscheinlich, daß das diluviale Inlandeis auf der Oberfläche Skandinaviens sich vornehmlich eckiger Blockbildungen bemächtigte, die durch tiefgehende mechanische Verwitterung in situ während der Präglazialzeit entstanden waren. Der allmählichen Bildung und Ausbreitung der diluvialen Eisdecke über Skandinavien ging höchst-

¹⁾ Nach einer Mitteilung des Herrn Prof. J. Morozewicz.

²⁾ Nach einer Mitteilung des Herrn Dr. J. Smoleński. Vgl. auch W. Nałkowski, a. a. O., S. 100.

³⁾ W. Salomon, Können Gletscher im anstehenden Fels erodieren? N. Jahrb. f. Mineral. 1900. Bd. II. S. 126 ff.

wahrscheinlich ein rauhes Klima woraus, das den Übergang vom milden Klima der Tertiärzeit vermittelte und dem periglazialen ähnlich war, welches im Höhepunkte der Eiszeit in der Umrandung des nordischen Inlandeises herrschte. In diesem unmittelbar präglazialen Klima war der Spaltenfrost ebenfalls mit bedeutend gesteigerter Intensität wirksam und konnte auf der präglazialen Oberfläche Skandinaviens eine tiefgehende mechanische Gesteinszertrümmerung in situ zustande bringen, deren Produkte später, bei allmählich wachsender Ausbreitung des Inlandeises, von demselben ausgeräumt und in die Grundmoräne aufgenommen wurden.

2. *Dopelnienia do pracy »o eliptycznej polaryzacji światła, przepuszczonego przez ciało naturalnie skręcające i pochłaniające«*. — *Note Supplementary to a Paper »On the elliptic polarization of light transmitted through an absorbing naturally-active medium«*. Note de M. **LADISLAS NATANSON** m. t.

In a paper¹⁾ read before the Mathematical and Natural Science Class of the Academy on October 12, 1908, I discussed the theory of circular dichroism in naturally-active media, or the unequal extinction, in substances of this class, of the circular components into which a linearly polarized wave of light can be resolved. In the following note it is proposed to consider some further points of the Theory and to make some additional remarks, which perhaps may not be without interest, on its agreement with experimental evidence already to hand.

§ 1. For convenience of reference we state here some of the results previously²⁾ obtained. We consider two opposite circular

¹⁾ *Bulletin Int. de l'Académie des Sciences de Cracovie*, Classe des Sciences Math. et Nat., Octobre 1908, page 764.

²⁾ *Bulletin Int.* for March 1908, pp. 130—131 and for October 1908, p. 771. My attention has been kindly drawn by Mr Cotton to two contributions to the Theory of Circular Dichroism published since his experimental work on the subject was completed. The one is due to Mr E. Carvallo (*Comptes Rendus*, Vol. 122, page 985. 1896) who proceeds from the (modified) Helmholtz Dispersion equations. The other is a very short Note inserted in Vol. II of Mr J. Boussinesq's *Théorie Analytique de la Chaleur mise en harmonie avec la Thermody-*

vibrations travelling in the positive direction of the axis of z . Let a_0 be the amplitude of each of the original linear vibrations taking place in the plane $z=0$. By passage through the medium, the amplitudes of the components are reduced and become

$$(1) \quad a_1 = a_0 \exp(-2\pi\kappa_1 z/\lambda); \quad a_2 = a_0 \exp(-2\pi\kappa_2 z/\lambda)$$

where λ is the wave-length in vacuo and κ_1, κ_2 are the values which the coefficient of extinction of the medium assumes for the two circular vibrations. These values, κ_1 and κ_2 , being unequal, the emergent vibration will be an elliptical one.

In conformity with the notation previously used we shall adopt suffix 1 when dealing with the right-handed circularly polarized wave and suffix 2 when dealing with the left-handed circularly polarized wave. The angle ψ which the major axis of the resultant ellipse makes with the direction of the original linear vibrations is

$$(2) \quad \psi = \frac{1}{2}nz \left(\frac{1}{c_1} - \frac{1}{c_2} \right)$$

c_1 and c_2 being the velocities of propagation of the two components and n the frequency of vibrations in the wave. The angle ψ is to be taken positive when the rotation, about the positive direction of the axis of z , of the major axis of the ellipse (reckoned from the original direction of the major axis to its given direction) takes place in the positive sense.

It is important to bear in mind that in deducing equation (2) we have assumed no condition respecting the amplitudes a_1, a_2 or the coefficients κ_1, κ_2 that would limit the generality of our result. Hence equation (2) is valid whatever value the difference $\kappa_1 - \kappa_2$ has, or whatever values the coefficients κ_1, κ_2 , taken separately, have; *e. g.* it will hold true in the case when

$$(3) \quad \kappa_1 = 0, \quad \kappa_2 = 0$$

which is the particular case usually considered.

§ 2. At this point I am sorry to find myself in disagreement with § 24 of Professor W. Voigt's recently published, valuable

namique et la Théorie Mécanique de la Lumière Paris 1903 (p. 625, footnote). I regret that I overlooked these two Notes when writing my first Communication on the present subject.

treatise on Magneto- and Electro-Optics¹⁾. On page 35 of this book a formula $\varphi = \nu\delta_1$ occurs which (allowing for change of notation) will be seen to agree with our above equation (2) in Art. 1; but its deduction, on pp. 34 and 35, rests upon the explicite assumption that a quantity $\nu\delta_2$ (depending on the difference $\kappa_1 - \kappa_2$, in our notation) is very small in comparison to unity; and on page 35 the result $\varphi = \nu\delta_1$ is adduced with express reservation to the case when the absorption is feeble²⁾. Considerable uncertainty thus arises as to the accuracy and generality of the proposition in question; and as this matter touches so vitally one of the main foundations of the theory, I have thought that it might be worth while to show how, by merely analytical transformation, and without the help of any subsidiary assumption whatever, the result $\varphi = \nu\delta_1$ can be deduced from Professor Voigt's own system of general equations.

To avoid confusion I shall follow Professor Voigt's notation; its use will be restricted, however, to the present Article only.

We start from the perfectly general formula (35) on page 34 of «Magneto- und Elektrooptik»

$$\frac{V_1}{U_1} = \frac{e^{i\nu\delta} - e^{-i\nu\delta}}{i(e^{i\nu\delta} + e^{-i\nu\delta})}. \quad (1)$$

We have to take here

$$\delta = \delta_1 - i\delta_2. \quad (2)$$

Writing for brevity

$$\gamma = \frac{e^{\nu\delta_2} - e^{-\nu\delta_2}}{e^{\nu\delta_2} + e^{-\nu\delta_2}}, \quad (3)$$

we easily find

$$\frac{V_1}{U_1} = \frac{i \sin \nu\delta_1 + \gamma \cos \nu\delta_1}{i \cos \nu\delta_1 - \gamma \sin \nu\delta_1} \quad (4)$$

$$= \frac{(1 - \gamma^2) \sin \nu\delta_1 \cos \nu\delta_1 - i\gamma}{1 - (1 - \gamma^2) \sin^2 \nu\delta_1}. \quad (5)$$

Going back to Professor Voigt's equations (24), on page 31, we see that

¹⁾ *Magneto- und Elektrooptik*, von Dr. Woldemar Voigt, Leipzig 1908.
²⁾ «Bei, wie vorausgesetzt, kleiner Absorption».

$$(6) \quad \frac{G}{F} \cos(f-g) = \frac{(1-\gamma^2) \sin \nu \delta_1 \cos \nu \delta_1}{1 - (1-\gamma^2) \sin^2 \nu \delta_1}$$

$$(7) \quad \frac{G}{F} \sin(f-g) = \frac{-\gamma}{1 - (1-\gamma^2) \sin^2 \nu \delta_1}$$

whence we obtain

$$(8) \quad 1 - \left(\frac{G}{F}\right)^2 = \frac{(1-\gamma^2)(1-2\sin^2 \nu \delta_1)}{1 - (1-\gamma^2) \sin^2 \nu \delta_1};$$

we know γ is a real quantity satisfying the conditions

$$(9) \quad 1 - \gamma^2 > 0 \quad \text{and} \quad \gamma^2 \geq 0;$$

thus the expression

$$(10) \quad 1 - (1-\gamma^2) \sin^2 \nu \delta_1$$

cannot be $= 0$ except when

$$(11) \quad \gamma = 0 \quad \text{and} \quad \nu \delta_1 = \frac{1}{2}\pi, \frac{3}{2}\pi \quad \text{etc.}$$

Hence, having regard to the first equation (25) on page 31 of Professor Voigt's treatise, we conclude from (6) and (8) that

$$(12) \quad \operatorname{tg} 2\varphi = \operatorname{tg} 2\nu \delta_1$$

and this conclusion applies to all allowable values of γ and of δ_2 with the unessential exception of the case when

$$(13) \quad \delta_2 = 0; \quad \gamma = 0; \quad \nu \delta_1 = \frac{1}{2}\pi, \frac{3}{2}\pi \quad \text{etc.}$$

In the case when $\delta_2 = 0$, the theorem of course is well known to hold true and may be verified independently.

§ 3. Before proceeding further it may be well to recall a simple kinematical proposition. As in a previous paper¹⁾, let us consider an elliptic vibration

$$(1a) \quad \xi = a \cos n(t - \alpha)$$

$$(1b) \quad \eta = b \cos n(t - \beta)$$

due to the superposition of two opposite circular vibrations. To investigate the direction of the revolution in the ellipse observe that

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{\eta}{\xi} \right) = - \frac{nb \sin n(\alpha - \beta)}{a \cos^2 n(t - \alpha)}. \quad (2)$$

¹⁾ *Bulletin Int.* for March 1908, page 129.

Combining this with (4) Art. 1., p. 130, of the paper just quoted we obtain

$$\frac{d}{dt} \left(\frac{\eta}{\xi} \right) = - \frac{n(a_1^2 - a_2^2)}{a^2 \cos^2 n(t - \alpha)}. \quad (3)$$

From this we infer that, to an observer receiving the light, the revolution in the ellipse is

$$\left. \begin{array}{l} \text{right-handed} \\ \text{left-handed} \end{array} \right\} \text{ according as } \left\{ \begin{array}{l} a_1 > a_2 \\ a_1 < a_2 \end{array} \right\}. \quad (4)$$

Again, from (1) in Art. 1 above it follows

$$\frac{a_1}{a_2} = \exp \left(\frac{-2\pi(\kappa_1 - \kappa_2)z}{\lambda} \right); \quad (5)$$

we may therefore conclude that the revolution is

$$\left. \begin{array}{l} \text{right-handed} \\ \text{left-handed} \end{array} \right\} \text{ according as } \left\{ \begin{array}{l} \kappa_1 - \kappa_2 < 0 \\ \kappa_1 - \kappa_2 > 0 \end{array} \right\}. \quad (6)$$

§ 4. Whether the revolution in the ellipse is right-handed or left-handed will ultimately depend, as we have seen, upon the sign of the difference $\kappa_1 - \kappa_2$ of the two coefficients of extinction of the medium. On the other hand, from equation (2) in Art. 1 above it appears that the sense of the rotation of the major axis of the ellipse (*i. e.* the sign of our angle ψ) is determined by the sign of the difference of the velocities with which the two circular components of the wave are propagated. The question now arises, Can any connexion be traced between the sign of the rotation ψ and the direction of the revolution in the ellipse? In the case of crystalline media this question was long ago answered by Babinet who formulated the well-known rule: «le rayon le moins absorbé est celui qui se propage le plus vite». This rule however does not bear the test of examination. In the case with which we are here concerned, that is in the case of circular dichroism in naturally-active media, there can be no doubt, as we shall presently see, that Babinet's Rule as a general law is inaccurate.

To a courteous private communication from Mr A. Cotton we owe the important remark that one of the results we have arrived

at in a recently¹⁾ published paper lends itself readily to the investigation of the problem here considered. From equation (14) in Art. 4 of the paper quoted a theorem can easily be deduced which amounts to an extension of Babinet's Rule; this corrected or generalised form of the rule we shall find to be consonant with the result of all experiments. In the paper alluded to, the following formula was established on the assumption that the substance considered contains only *one* category of movable electrons:

$$(1) \quad \frac{\nu_1 - \nu_2}{\kappa_1 - \kappa_2} = \frac{n_0^2 - n^2}{2kn}$$

Here ν_1, ν_2 are the values (for the right-handed and the left-handed circularly polarized wave respectively) of the refractive index, κ_1 and κ_2 those of the coefficient of extinction of the medium; n_0 represents the frequency of the free or natural vibration of the electron, n the frequency of vibrations in the incident beam of light and k a constant coefficient connected with the intensity of the damping which is known to operate in electro-molecular vibrations.

Two cases have to be considered; we shall take them in order.

1st. Suppose $\lambda > \lambda_0$ or $n < n_0$.

From equation (1) of the present Article it follows that in this case —

$$(2) \quad \left. \begin{array}{l} \nu_1 > \nu_2 \quad \text{or} \quad \kappa_1 < \kappa_2 \\ \nu_1 < \nu_2 \quad \text{or} \quad \kappa_1 > \kappa_2 \end{array} \right\} \text{ according as } \left\{ \begin{array}{l} \kappa_1 > \kappa_2 \\ \kappa_1 < \kappa_2 \end{array} \right\}.$$

However, by formula (2) in Art. 1 above it is evident that

$$(3) \quad \left. \begin{array}{l} \nu_1 > \nu_2 \\ \nu_1 < \nu_2 \end{array} \right\} \text{ implies } \left\{ \begin{array}{l} \psi > 0 \\ \psi < 0 \end{array} \right\}$$

and in Art. 3 it was shown that the revolution in the ellipse is

$$(4) \quad \left. \begin{array}{l} \text{left-handed} \\ \text{right-handed} \end{array} \right\} \text{ according as } \left\{ \begin{array}{l} \kappa_1 > \kappa_2 \\ \kappa_1 < \kappa_2 \end{array} \right\}.$$

Hence, in this case, the revolution in the ellipse is

$$(5) \quad \left. \begin{array}{l} \text{left-handed} \\ \text{right-handed} \end{array} \right\} \text{ according as } \left\{ \begin{array}{l} \psi > 0 \\ \psi < 0 \end{array} \right\}.$$

¹⁾ *Bulletin Int.* for October 1908, page 764.

Formula (2) or the equivalent formula (5) expresses Babinet's Rule which is here shown to be applicable, in the case of a mono-electronic substance, only to one part of the spectrum, namely to wave-lengths $\lambda > \lambda_0$.

2nd. Suppose $\lambda < \lambda_0$ or $n > n_0$. The discussion of this case may be conducted on exactly the same lines as before. It will be seen that, in this case,

$$\left. \begin{array}{l} \nu_1 > \nu_2 \quad \text{or} \quad c_1 < c_2 \\ \nu_1 < \nu_2 \quad \text{or} \quad c_1 > c_2 \end{array} \right\} \text{according as } \left\{ \begin{array}{l} \alpha_1 < \alpha_2 \\ \alpha_1 > \alpha_2 \end{array} \right\}. \quad (6)$$

The revolution in the ellipse is

$$\left. \begin{array}{l} \text{right-handed} \\ \text{left-handed} \end{array} \right\} \text{according as } \left\{ \begin{array}{l} \psi > 0 \\ \psi < 0 \end{array} \right\}. \quad (7)$$

This is the reverse of Babinet's Rule. Our equation (1) asserts that it holds true, in the case of a mono-electronic substance, for all values of λ inferior to λ_0 .

§ 5. Circular dichroism in naturally-active media has been discovered by Mr A. Cotton; he has investigated the rotation of the major axis of the ellipse and the ratio of the semi-axes for a number of solutions; and to his admirable work¹⁾ we must turn when we desire to ascertain in how far theoretical results are corroborated by experimental evidence. Before doing so, however, some preliminary remarks may be necessary. It must be borne in mind that Mr Cotton attaches the positive sign to dextrogyric, the negative sign to laevogyric rotation; thus

$$(\text{Mr Cotton's}) \varrho = -(\text{our}) \psi.$$

The next remark called for is that Mr Cotton indicates the direction of the revolution in the ellipse by assigning to his angle φ the positive or the negative sign, the positive corresponding to right-handed, the negative to left-handed revolution. Borrowing from the numerical tables and from the graphical representations in Mr Cotton's *Thèse* we have to remember, however, that, as has been

¹⁾ Recherches sur l'absorption et la dispersion de la lumière par les milieux doués du pouvoir rotatoire. *Thèse*, Paris 1896; and *Annales de Chimie et de Physique* VII Série, tome VIII, p. 347, Paris 1896.

explained¹⁾ by Mr Cotton himself, all signs of φ must there be reversed.

In the following table a summary is given of the qualitative results of Mr Cotton's experiments. [In all cases below marked * the direction of revolution is stated for wave-lengths adjoining λ_0 . For wave-lengths much greater or much less than λ_0 the direction of revolution is sometimes the reverse of that here indicated. This is indeed what might have been expected. We must remember that in forming equation (1) of Art. 4 we have ignored all other except the λ_0 -vibration; and it is clear that we should not be justified in assuming that the λ_0 -vibration can control exclusively the behaviour of a given substance beyond a certain distance in the spectrum].

I. Solution of dextrogyric copper tartarate in caustic potash (*Thèse*, pp. 58—60); $\lambda < \lambda_0$.

Observed rotation: $\varphi > 0$, $\psi < 0$

Observed revolution: left-handed.

II. Solution of laevogyric copper tartarate in caustic potash (*Thèse*, p. 58); $\lambda < \lambda_0$.

Observed rotation: $\varphi < 0$, $\psi > 0$

Observed revolution: right-handed.

III. Solution of dextrogyric copper tartarate in caustic soda (*Thèse*, p. 63); $\lambda < \lambda_0$.

Observed rotation: $\varphi > 0$, $\psi < 0$

Observed revolution: left-handed.

IV. Solution of double chromium and potassium tartarate (*Thèse*, pp. 65—67).

a) $\lambda > \lambda_0$ b) $\lambda < \lambda_0$

Observed rotation: $\varphi > 0$, $\psi < 0$ $\varphi < 0$, $\psi > 0$

Observed revolution: right-handed * right-handed *

V. Mixture of potassium tartarate and chromium alum solution (*Thèse*, p. 71).

a) $\lambda > \lambda_0$ b) $\lambda < \lambda_0$

Observed rotation: $\varphi > 0$, $\psi < 0$ $\varphi < 0$, $\psi > 0$

Observed revolution: right-handed * right-handed *

¹⁾ *Journal de Physique théorique et appliquée*, III Série, tome VII, p. 84. Paris 1898.

VI. Mixture of ammonium tartarate and chromium alum solution (*Thèse*, p. 72); $\lambda < \lambda_0$.

Observed rotation: $\varphi > 0, \psi < 0$

Observed revolution: left-handed

VII. Mixture of sodium tartarate and chromium alum solution (*Thèse*, p. 74).

a) $\lambda > \lambda_0$ b) $\lambda < \lambda_0$

Observed rotation: $\varphi < 0, \psi > 0$ $\varphi > 0, \psi < 0$

Observed revolution: left-handed * left-handed *

With these facts before us, there can be no doubt that the rule as now corrected rests upon a foundation of truth. In the above enumeration not a single instance can be adduced that would not fit with the rule given in Art. 4. The evidence then, so far as it goes, is in favour of the formula which affords a means of expressing that hitherto wanting relationship.

§ 6. On p. 65 of Mr Cotton's *Thèse* (p. 407 of the *Annales* reprint) measurements, for different wave-lengths, of the rotation and of the ellipticity imparted to light by a 10% solution of double chromium and potassium tartarate are recorded. In a previous paper¹⁾ this very instructive series of experiments was chosen as a convenient example of the application of the general theory. In the course of the calculations two particular figures in the table, one value of ψ and one of φ , were observed to be at variance with the graphical representation of the results (p. 66 of the *Thèse*; *Annales*, p. 408); the discrepancy was attributed to misprints in the table (*l. c.*, p. 776, p. 780) and the diagram adhered to repeatedly. On receiving a copy of my paper, Mr Cotton found, however, that in one of the two cases the diagram, and not the table, was in error. On this point Mr Cotton has been good enough to send me the following information which is here printed with his kind permission: «J'ai consulté mes cahiers d'expérience «pour voir ce qu'il en est des fautes que vous signalez pour les «mesures rapportées pour la longueur d'onde 562. Vous avez par-«faitement raison pour l'une d'elles: il faut lire, dans la table «donnant les valeurs de l'angle φ , $4^{\circ} 46'$ au lieu de $4^{\circ} 16'$. Mais

¹⁾ *Bulletin Int.* for October 1908, p. 775.

«j'ai constaté avec surprise que la rotation pour cette même longueur d'onde était bien, comme l'indique le tableau, $-1^{\circ} 21'$ et qu'il n'y a pas là une faute d'impression, mais une faute dans le tracé de la courbe dont l'origine est évidente: le dessinateur a placé le point exactement un degré trop haut. Vous verrez vous-même que cela change un peu, non pas la forme de la courbe ψ , mais la place du second maximum».

The observed values of ψ as now corrected are plotted against those of λ in the accompanying diagram; they are shown thus, \odot . The wave-length corresponding to $\psi = 0$ appears to be 5,72; the wave-length λ_{m1} (in previous notation) is situated at 5,31 or nearly so. Assuming

$$(1) \quad \lambda_0 = 5,72 \cdot 10^{-5} \text{ cm}; \quad \lambda_{m1} = 5,31 \cdot 10^{-5} \text{ cm}$$

and applying the equation

$$(2) \quad \Gamma \lambda_0 = \lambda_0^2 - \lambda_{m1}^2$$

(see § 9 of the paper quoted) we obtain

$$(3) \quad \Gamma = 0,782 \cdot 10^{-5} \text{ cm.}$$

Again, from $\lambda_{m2}^2 = \lambda_0^2 + \Gamma \lambda_0$ we deduce

$$(4) \quad \lambda_{m2} = 6,10 \cdot 10^{-5} \text{ cm}$$

and this agrees fairly well with the general march of the observed values of ψ .

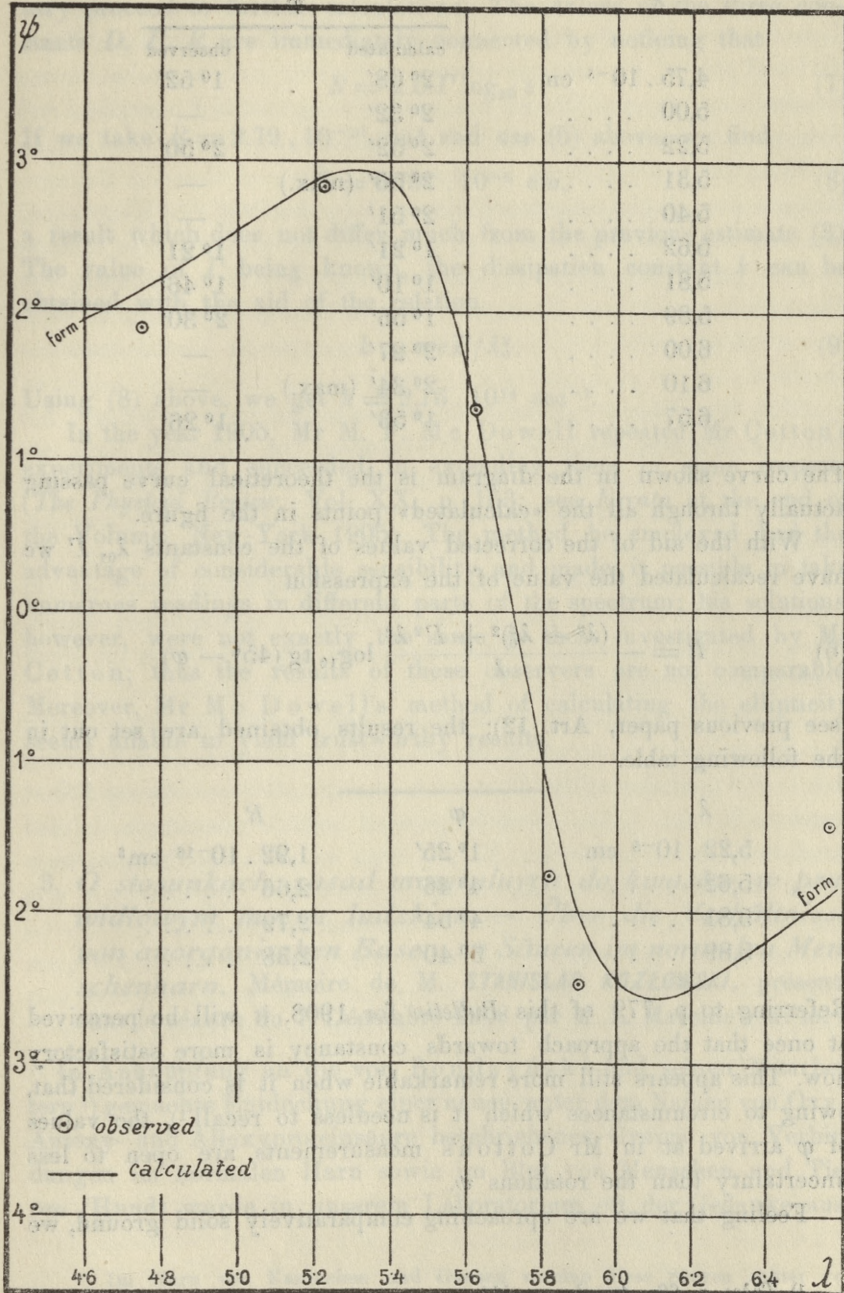
From the observed rotations, the following values of the constant D have been calculated by equation (2) Art. 8 of the paper quoted, Γ and λ_0 having the values assigned to them in (3) and (1) above.

λ	$ \psi $	D
$5,22 \cdot 10^{-5} \text{ cm}$	$2^{\circ} 50'$	$4,21 \cdot 10^{-11} \text{ cm}^2$
5,62	$1^{\circ} 21'$	4,28
5,81	$1^{\circ} 46'$	6,45
5,89	$2^{\circ} 30'$	5,55

Assuming

$$(5) \quad D = 4,28 \cdot 10^{-11} \text{ cm}^2$$

equation (2) Art. 8 of the paper quoted leads to the following results:



λ	ψ	
	calculated	observed
4,75 . 10 ⁻⁵ cm	2° 08'	1° 52'
5,00	2° 32'	—
5,22	2° 52'	2° 50'
5,31	2° 56' (max.)	—
5,40	2° 51'	—
5,62	1° 21'	1° 21'
5,81	1° 10'	1° 46'
5,89	1° 56'	2° 30'
6,00	2° 27'	—
6,10	2° 34' (max.)	—
6,57	1° 53'	1° 26'

The curve shown in the diagram is the theoretical curve passing actually through all the «calculated» points in the figure.

With the aid of the corrected values of the constants λ_0 , I we have recalculated the value of the expression

$$(6) \quad R = - \frac{(\lambda^2 - \lambda_0^2)^2 + I^2 \lambda^2}{\lambda} \log_{10} \operatorname{tg} (45^\circ - \varphi)$$

(see previous paper, Art. 12); the results obtained are set out in the following table.

λ	φ	R
5,22 . 10 ⁻⁵ cm	1° 25'	1,92 . 10 ⁻¹⁶ cm ³
5,62	4° 46'	2,66
5,81	4° 54'	2,79
5,89	3° 40'	2,38

Referring to p. 779 of this *Bulletin* for 1908, it will be perceived at once that the approach towards constancy is more satisfactory now. This appears still more remarkable when it is considered that, owing to circumstances which it is needless to recall¹⁾, the values of φ arrived at in Mr Cotton's measurements are open to less uncertainty than the rotations ψ .

Feeling that we are approaching comparatively solid ground, we

¹⁾ *Thèse*, p. 69; *Annales*, p. 411.

may proceed to further calculations. The values of the three constants D , Γ , R are immediately connected by noticing that

$$R = 2 D \Gamma \log_{10} \varepsilon. \quad (7)$$

If we take $R = 2.79 \cdot 10^{-16} \text{ cm}^3$ and use (5) above, we find

$$\Gamma = 0.751 \cdot 10^{-5} \text{ cm}, \quad (8)$$

a result which does not differ much from the previous estimate (3). The value of Γ being known, the dissipation constant k can be obtained with the aid of the relation

$$k = \pi c \Gamma / \lambda_0^2. \quad (9)$$

Using (8) above, we get $k = 2.16 \cdot 10^{14} \text{ sec}^{-1}$.

In the year 1905, Mr M. F. Mc Dowell repeated Mr Cotton's experiments and succeeded in extending them in some respects (*The Physical Review*, Vol. XX, p. 163; see *Errata* at the end of the Volume, New-York 1905). The method he employed had the advantage of considerable sensibility and made it possible to take numerous readings in different parts of the spectrum; his solutions, however, were not exactly the same as those investigated by Mr Cotton; thus the results of these observers are not comparable. Moreover, Mr Mc Dowell's method of calculating the ellipticity seems unable to yield trustworthy results.

3. *O stosunkach zasad mineralnych do kwasów w prawnidłowym moczu ludzkim. — Über die Verhältnisse von anorganischen Basen zu Säuren im normalen Menschenharn.* Mémoire de M. **STANISLAS KOZŁOWSKI**, présenté dans la séance du 7. Décembre 1908 par M. L. Marchlewski m. t.

In Anknüpfung an die von Bondzyński und seinen Mitarbeitern¹⁾ gemachte Entdeckung einer neuen, unter dem Namen von Oxy-, Antoxy- und Alloxyproteinsäure beschriebenen Gruppe von Verbindungen im normalen Harn sowie im Blut von Menschen und Tieren (Hund) wurde in unserem Laboratorium oft der Gedanke aus-

¹⁾ Im Harn von Kaninchen und Gänsen wurden diese Säuren später von Wilhelm Ginsberg gefunden.

gesprochen, daß an der Hand der gemachten Beobachtung, auf Grund deren sich alle diese Verbindungen, zu denen auch der Harnfarbstoff gehört, als ausgesprochene, und zwar mehrbasische Säuren erwiesen haben, eine Reihe von wichtigsten, auf den normalen und den pathologischen Stoffwechsel bezüglichen Fragen einer neuen Prüfung bedürfte. Es sind dies besonders Fragen über die Schwankungen der Alkaleszenz des Blutes und der Azidität des Harns, über die Säuerung des Organismus in gewissen Krankheiten wie *Diabetes mellitus* und vielleicht auch *Osteomalacie*, über die Auflösung von Harnsäure sowohl im Harn wie in den Flüssigkeiten der Gewebe wie auch die über die Ausscheidung derselben in der Harnsäurediathese.

Um den Weg zur Erforschung dieser Fragen anzubahnen, fiel mir die Aufgabe zu teil zu untersuchen, in welchem Maße die Proteinsäuren, welche im Harn als Salze enthalten sind, an der Bindung von anorganischen Basen in dieser Flüssigkeit sich beteiligen.

Die Verfolgung dieser Frage wurde uns nämlich durch die in unserem Laboratorium von W. Gawiński¹⁾ gewonnenen Ergebnisse der quantitativen Bestimmungen von Proteinsäuren im Harn noch näher gerückt.

Die Schwankungen in der Ausscheidung von Proteinsäuren unter dem Einfluß von Änderungen in der Zusammensetzung der Nahrung sowie von pathologischen Momenten, welche sich aus dieser Arbeit ergeben hatten, ließen nämlich parallel auch Änderungen in der Ausfuhr von anorganischen Basen, resp. in den Beziehungen zwischen den Äquivalenten dieser Basen und den Äquivalenten von den bekannten im Harn auftretenden Säuren erwarten.

Nun lagen Untersuchungen über das Verhältnis von Basen zu Säuren im normalen Harn von Menschen von Bunge²⁾ und von Stadelmann³⁾, über das im Harn von Hunden von Gaetgens⁴⁾ vor.

Aus den Untersuchungen von Bunge, welche an einer Person gemacht wurden, welche als Nahrung bald vorwiegend Brot bald vorwiegend Fleisch erhielt, ergab sich, daß in beiden Fällen trotz

¹⁾ *Rozprawy Akademii Umiejętności* und dieses *Bulletin*, November 1908.

²⁾ *Lehrb. d. physiol. und pathol. Ch.* 2. Aufl. S. 314.

³⁾ *Archiv f. exp. Pathol.* 17. 433 (1885).

⁴⁾ *Zeitschr. f. physiol. Ch.* 4, 36 (1880).

des extremen Unterschiedes in der Art der Nahrung das Chlor und die Schwefelsäure allein hinreichten, alle fixen anorganischen Basen zu sättigen.

Ähnliche Verhältnisse fand auch Stadelmann. Das Gesamtäquivalent aller Mineralsäuren, die Phosphorsäure mitgerechnet, ergab sich nämlich aus seinen Analysen im Mittel zu 8.694 gr *Na*, dasjenige von allen fixen anorganischen Basen und von Ammoniak zu 8.024 gr *Na*. In den von Bunge untersuchten Harnen blieb kaum etwas von den Basenäquivalenten übrig zur Sättigung von Harnsäure allein, welche in einem von den untersuchten Harnen in beträchtlicher Menge gefunden wurde, von anderen Säuren nicht zu reden; in jenen von Stadelmann fehlte es sogar an Basen zur Sättigung der Mineralsäuren. Allerdings wurde von Bunge die Bestimmung von Ammoniak und von beiden genannten Autoren die Bestimmung der Azidität unterlassen und dieselbe bloß in Rechnung gebracht, unter der nicht genau zutreffenden Voraussetzung, daß die Azidität des Harns durch Gegenwart von doppelt-saurem Phosphat bewirkt wird, wodurch die obige Schlußfolgerung etwas an Bestimmtheit verliert. Nichtsdestoweniger liegt auch bei einer für die Größe des Basenäquivalentes günstigsten Deutung der durch die genannten Forscher unternommenen Harnanalyse der Schluß nahe, daß es in den von ihnen untersuchten Fällen an Basenäquivalenten zur Sättigung von Proteinsäuren fehlte.

Wenn die von den genannten Autoren gewonnenen Resultate nicht versprochen, daß in der Differenz zwischen dem Äquivalent von anorganischen Basen und dem Äquivalent von Mineralsäuren die Ausscheidung von Proteinsäuren ihren Ausdruck finden wird, so tauchten andererseits auch Zweifel auf, ob das von ihnen gefundene Verhältnis von Basen zu Säuren im Harn für alle Fälle gültig, also eine Regel wäre.

Solche Zweifel entstanden nämlich bei der Betrachtung der Resultate, welche Gätgens bei der Bestimmung von anorganischen Säuren und Basen im Hundeharn erhielt. Das Äquivalent der im normalen Hundeharn enthaltenen Basen ($= 1.64$ gr *Na*) überragte um das Doppelte das Äquivalent der Säuren ($= 0.83$ gr *Na*) und war sogar nach einer 7 Tage hindurch verabreichten „sauren“ Kost (ausgekochtes Fleisch) nicht geringer, im Gegenteil sogar größer ($= 2.75$ gr *Na*) als das letztere ($= 2.569$ gr *Na*). Ferner wurde durch die von Bunge sowie von Stadelmann

erhaltenen sehr beachtenswerten Resultate die Frage nahegelegt, von welchen basischen Bestandteilen dann die restierenden Säurenäquivalente gesättigt wären, falls sich deutlich bestätigen sollte, daß die Summe von anorganischen fixen Basen und von Ammoniak nicht ausreichen würde, um die Gesamtmenge von anorganischen und organischen Säuren zu sättigen.

In dieser Erwägung wurde beschlossen, das Verhältnis von Säuren zu Basen im Harn einer neuen Untersuchung zu unterwerfen.

Zu diesem Zweck wurde der folgende Weg eingeschlagen. Im Harn von 3 gesunden Personen, welche bald eine vorwiegend aus Fleisch mit wenig Gemüse bestehende Nahrung, bald eine gemischte Kost im strikten Sinne des Wortes mit einmal im Tag genossenen mäßigen Fleischgaben erhielten, bald auf Milchdiät sich befanden, wurden die Bestimmungen einerseits von allen fixen anorganischen Basen und von Ammoniak, andererseits von allen bekannten Säuren, also nicht allein von Schwefelsäure, Salzsäure und Phosphorsäure, sondern auch von Harnsäure und von in Äther löslichen Säuren ausgeführt und sowohl das Sättigungsvermögen der Basen, wie dasjenige der Säuren bis zur Bildung von gegen Phenolphthalein als Indikator neutralen Salzen in Äquivalenten von Natrium ausgedrückt. Zur Berechnung des Äquivalentes der Phosphorsäure diente daher als Faktor das Verhältnis $\text{Na}_4 : \text{P}_2\text{O}_5$, zur Berechnung des Äquivalentes der Harnsäure das Verhältnis $\text{Na} : \text{C}_5\text{H}_4\text{N}_4\text{O}_3$.

Da in den meisten Fällen auch die Azidität des Harns direkt durch Titration ermittelt wurde, so konnte nach Abzug des Äquivalentes derselben auch das der oben genannten, im Harn enthaltenen Säuren tatsächlich, d. h. ihrem wirklich bestehenden Sättigungszustand entsprechende Äquivalent berechnet werden. Aus der Differenz zwischen dem Basenäquivalente und diesem letzteren Säurenäquivalente würde eine Zahl resultieren, welche, — unter der Annahme, daß an der Sättigung von Säuren im Harn nur die oben aufgezählten fixen Basen und das Ammoniak sich beteiligen, — das Äquivalent von allen organischen in Äther unlöslichen Säuren, also zum größeren Teil von Proteinsäuren darstellen würde.

Die in 4 Versuchen erhaltenen Resultate der Analysen sind an anderer Stelle (Rozprawy Akademii Umiejętności) veröffentlicht worden. In der Tabelle I wurden sowohl die von Säuren wie von Basen gefundenen Mengen in Äquivalenten von Natrium ausgedrückt.

TABELLE I.

Nummer der Versuche	Versuchsperson	Nähere Bezeichnung	1.	Äquivalente v. anorgan. Basen. 24-stündige Menge in Gramm v. Na						Äquivalente von Säuren. 24-stündige Menge in Gramm von Na, berechnet auf gegen Phenolphthalein neutrale Salze						Differenzen zwischen d. Zahlen d. Ko- lonne 7 und 16.			
				2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.	12.	13.		14.	15.	16.
			Stickstoffgeh. pro 24 St.	Natrium	Kalium	Kalzium	Magnium	Ammoniak	Gesamtäquiv. von allen anorganischen Basen	Schwefel- säure	anorgan.	org. geb.	Salzsäure	Phosphorsäure	Harnsäure	Atherlös. org. Säuren	Summe der Äquiv. aller vorhergen. Säuren	Azidität des Harns	Dieselbe Summe minus Äquiv. der Azidität
I	A.	Fleisch- reiche Kost	—	7-9357	2-0148	0-2060	0-1618	1-9960	12-3138	1-4773	0-0694	6-3351	1-6160	0-1203	0-7053	10-3234	1-4302	8-8932	+3-4206
II	A.	"	17-8332	7-5645	2-7601	0-0772	Spuren	0-8352	11-2370	1-3673	0-0603	5-1963	1-3913	0-1251	0-4972	8-6374	0-7420	7-8954	+3-3416
III	B.	Ge- mischte Kost	10-5000	3-8988	1-8738	0-1615	0-0688	—	6-0029	0-7540	—	4-4546	1-3052	0-0498	0-5504	7-1140	—	—	—
IV	C.	Milchdiät	14-7590	2-8872	3-0031	0-3157	0-0120	0-6176	6-8356	1-3659	—	3-8951	2-6781	0-0477	1-1194	9-1062	0-5619	8-5348	-1-6987

Bei der Betrachtung der Tafel I fällt zunächst in die Augen die beträchtliche Ausfuhr von Basen, welche bei der Versuchsperson A nach einer vorwiegend aus Fleisch bestehenden Nahrung stattfand. Das Gesamtäquivalent aller anorganischen Basen wurde in beiden mit dieser Person angestellten Versuchen beträchtlich größer gefunden als das Äquivalent von allen im Harn gefundenen Säuren. Die Differenz zwischen diesen Äquivalenten betrug nämlich im Versuch I 3.4206, im Versuch II 3.3416 gr Na.

Da unter den ätherlöslichen Säuren, deren Sättigungsvermögen durch Titration ermittelt worden war, neben den flüchtigen Fettsäuren, der Oxalsäure, der Benzoësäure und anderen im Harn in geringer Menge enthaltenen stickstofffreien aromatischen Säuren — und zwar in Anbetracht der 4-wöchentlichen Dauer der Extraktion — auch wohl die ganze Menge der im Harn enthaltenen Hippursäure sich befand, so kann angenommen werden, daß die Menge von anorganischen Basen, welche dem Äquivalent von 3.42, resp. 3.34 gr Na entsprach, entweder gänzlich oder zum größeren Teil auf die Sättigung von Proteinsäuren zu rechnen ist.

Ganz andere Resultate wurden dagegen im Versuch IV erhalten. Die von Bunge sowie von Stadelmann beobachteten Verhältnisse traten hier mit unzweifelhafter Evidenz zum Vorschein. In dem nach der Milchdiät abgegebenen Harn wurden die anorganischen Basen in einer Menge ausgeschieden, welche, wie aus einer besonderen Zusammenstellung in der Tabelle II ersichtlich ist, nicht

TABELLE II.

Gesamtäquivalent von allen anorg. Basen in Gramm v. Na	Äquivalent von anorg. Säuren in Gramm v. Na			Gesamtäquiv. v. allen anorg. Säuren, berechnet auf gegen Phenolphthalein neutrale Salze	Gesamtäquiv. v. all. anorg. Säuren minus Äquivalent der Azidität des Harns	Differenz zwischen d. Zahl d. Kolonne 6 und derjenigen d. Kol. 1
	Schwefelsäure	Salzsäure	Phosphorsäure			
6.8356	1.3659	3.8951	2.6781	7.9391	7.3772	0.5416

reichte, um die anorganischen Säuren, also die Schwefelsäure, Salzsäure und Phosphorsäure bis zu dem Punkt zu sättigen, daß die Lösung der entstandenen Salze eine saure Flüssigkeit von

dem Aziditätsgrad des untersuchten Harns liefern könnte. Die Mineralsäuren überwogen nämlich die anorganischen Basen um das Äquivalent von 0.5416 gr *Na* und es fand außerdem keine Deckung in anorganischen Basen nicht nur das Sättigungsvermögen von Harnsäure und von ätherlöslichen Säuren, welches, beiläufig bemerkt, nicht gering war (es entsprach 1.194 gr *Na*), sondern auch dasjenige von Proteinsäuren.

Die im Versuche III gewonnenen Ergebnisse sind in die Mitte zwischen die in den ersten zwei Versuchen erhaltenen und die des Versuches IV zu stellen. In diesem Versuche konnte leider die Bestimmung des Ammoniaks und der Azidität zur rechten Zeit nicht gemacht werden; nähme man jedoch an, daß der Ammoniakgehalt und die Azidität des Harns in der Mitte zwischen den in den Versuchen II und IV für diese Bestandteile erhaltenen Werten lagen und also das Äquivalent von Ammoniak rund 0.7 gr dasjenige der Azidität rund 0.6 gr *Na* betrug, so würde ein geringer Überschuß von anorganischen Basen den anorganischen Säuren gegenüber sich ergeben, welcher in Äquivalenten von Natrium zu 0.7891 gr *Na* sich berechnen und etwa zur Sättigung von Harnsäure sowie von ätherlöslichen Säuren ausreichen würde. Für die Sättigung von Proteinsäuren würde auch hier von anorganischen Basen entweder nichts oder nur eine sehr geringe Menge übrig bleiben.

Und doch sowohl die ätherlöslichen organischen Säuren wie die Proteinsäuren sind wenigstens zum Teil im gesättigten Zustand, d. h. als Salze im Harn enthalten. Das Sättigungsäquivalent von ersteren Säuren ist, — was ich bereits bemerkt habe — nicht gering; es ist manchmal um das 10-fache und sogar um das 20-fache größer als dasjenige von Harnsäure. Die Proteinsäuren sind vielbasische Säuren von ziemlich großem Sättigungsvermögen gegenüber Basen. Ihre Baryumsalze enthalten bekanntlich 24.5—35.4% Baryum. Das ihrer im Harn enthaltenen Menge entsprechende Sättigungsäquivalent konnte direkt noch nicht bestimmt werden, es läßt sich jedoch vermuten, daß es viel geringer sein wird als jenes von ätherlöslichen Säuren. In der Milchdiät werden zwar die Proteinsäuren, wie dies aus den Untersuchungen von Gawiński hervorgeht, in geringerer Menge ausgeschieden als nach reichlichem Genuß von Fleisch, jedoch hört ihre Ausscheidung unter diesen Umständen dennoch nicht auf. Gerade die Harn III und IV befanden sich unter den Harnproben, welche von Gawiński auf die Ausscheidung von

Proteinsäuren untersucht wurden; in dem Harn III entfielen auf Proteinsäuren 5·32, in dem Harn IV 2·9% des Gesamtstickstoffs. Für das Mancó von anorganischen Basen, welche im Versuch III zur Bindung von Proteinsäuren, im Versuch IV außerdem noch zur Sättigung von ätherlöslichen organischen Säuren, von Harnsäure und sogar noch von einem Teil der Mineralsäuren nicht reichten, sind offenbar organische Basen eingetreten.

Auf die Frage, welche organische Basen diese Rolle übernehmen, will ich hier nicht näher eingehen und mich auf die Bemerkung beschränken, daß Kreatinin, welches sich wegen seines geringen Sättigungsvermögens — da ja 1 gr Kreatinin nur 0·2 gr Na äquivalent ist — sich daran nur in geringem Maße beteiligt, und hervorheben, daß die organischen Basen unzweifelhaft eine gewisse Rolle in der Neutralisation von Säuren, welche in reichlicher Menge beim Eiweißstoffwechsel entstehen, spielen.

Allerdings fanden sich in den Harnen I und II die anorganischen Basen zwar im Überschuß gegenüber allen Säuren, deren Äquivalente bestimmt wurden, weil der Stoffwechsel hier unter reichlicher Säurebildung und zwar unter gesteigerter Bildung von Proteinsäuren verlief, wodurch die anorganischen Basen dem Organismus in reichlicher Menge entzogen und ausgeführt wurden, jedoch auch in diesen Fällen nahmen wahrscheinlich die organischen Basen an der Neutralisation von Säuren teil.

Wenn die besprochenen Verhältnisse mit der Azidität des Harns, welche direkt durch Titration ermittelt wird und welche beinahe als Maßstab einer gesteigerten Säurebildung gilt, verglichen werden, so ergibt sich im weiteren, daß die Erhöhung der Azidität eines Harns nur ein entfernter Ausdruck einer gesteigerten Säurebildung im Organismus ist; ferner daß sie, falls sie bei gesunden Menschen nach einem reichlichen Fleischgenuß auftritt, keinesfalls — was meistens angenommen wird — etwa auf eine vermehrte Ausscheidung von Schwefelsäure, Phosphorsäure und Harnsäure allein zurückgeführt, und weiter daß dieselbe auch nicht gänzlich oder wenigstens nicht immer den sauren Phosphaten zugeschrieben werden kann.

Wäre nämlich die Reaktion des Harnes von der Ausscheidung von Schwefelsäure, Phosphorsäure, Harnsäure, Hippursäure und

sonstigen Säuren von einfacher Zusammensetzung abhängig; so mußten die Harnen I und II stark alkalische Flüssigkeiten geben.

Daß nun das doppeltsaure Phosphat nicht allein die Ursache der sauren Reaktion des Harns sein kann, ergibt sich in den Versuchen I und II aus einer einfachen Rechnung: wäre nämlich sogar die ganze Menge Phosphorsäure in diesen Harnen in der Form des doppeltsauren Salzes enthalten, so würde die Azidität einer solchen Lösung in Äquivalenten von Natrium im Versuch I zu 0.800 gr Na, im Versuch II zu 0.695 gr Na sich berechnen, während sie wirklich im Harn I 1.4302 gr, im Harn II 0.742 gr Na glich.

Lwów (Lemberg). Medizinisch-chemisches Institut der Universität.

4. *Stosunek narządu słuchu do pęcherza pławnego u ryb śledziowatych. — Zur Kenntnis des Gehörorgans und seiner Beziehungen zur Schwimmblase bei den Clupeiden.* Mémoire de M. A. TYSOWSKI, présenté par M. J. Nusbaum m. c.

(Planche I).

Die interessante Beziehung der Schwimmblase zu dem membranösen Ohrlabyrinth, welche bei manchen Teleostiergruppen zuerst von Weber entdeckt und ziemlich ausführlich beschrieben worden ist, hat schon mehrmals verschiedene Forscher beschäftigt. Zu den Cypriniden, Siluroiden, Cobitiden, Spariden und Clupeiden, die in dem berühmten Werke Weber's behandelt wurden, kamen noch später einige Gruppen, wie die der Characiniden, Percoiden auch Ophidiiden hinzu, bei denen gleiche, mehr oder weniger modifizierte bis rückgebildete Verhältnisse festgestellt wurden. Jede von diesen Gruppen fand mehrere Bearbeiter, die zur Aufklärung dieser komplizierten morphologischen und physiologischen Verhältnisse, besonders in anatomischer Hinsicht, zwar viel beigetragen, aber dennoch manches unerklärt und nicht ganz sicher begründet der kommenden Forschung zur Nachprüfung und Fortsetzung der begonnenen Arbeit gelassen haben. Manches davon, wie der bekannte Weber'sche Apparat der Ostariophysen, ist sowohl in anatomischer als auch in embryologischer Hinsicht fast monographisch mit aller Genauigkeit erforscht worden und demgemäß auch der morphologische Wert

seiner einzelnen Teile und deren Homologie in den verschiedenen Gruppen der Fische aller Wahrscheinlichkeit nach richtig erkannt. Die Gruppe der Clupeiden dagegen, bei denen das Verhältnis der Schwimmblase zum Ohrlabyrinth viel komplizierter als bei den anderen gestaltet ist, harret einer genaueren Erforschung, da die Meinungen über diesen Gegenstand sehr auseinandergehen. Auf Verlangen meines Lehrers, des Herrn Professors Dr. Josef Nusbaum, dem ich an dieser Stelle für sein liebenswürdiges Entgegenkommen bei meiner Arbeit und viele wertvolle Winke meinen innigsten Dank ausspreche, habe ich somit diese Arbeit unternommen.

Im folgenden teile ich kurz meine durch längere und eingehende Forschung gewonnenen Ansichten über diesen Gegenstand mit, das Nähere darüber werde ich an einer anderen Stelle später erörtern.

Ich erlaube mir zuerst in möglicher Kürze hier die Befunde meiner Vorgänger zusammenzustellen. In seinem Werke: „De aure et auditu hominis et animalium“ (erschienen im Jahre 1820) (1) beschreibt E. H. Weber unter anderem die Verbindung der Schwimmblase mit dem häutigen Ohrlabyrinth bei den Clupeiden, die er als „piscis, quorum vesica natatoria appendicibus cavis cum aure interna coniungitur“ bezeichnet und zusammen mit den Spariden der anderen Gruppe „piscis, quorum vesica natatoria tribus ossiculis auditoriis cum labyrintho membranaceo coniuncta est“ entgegensetzt. Wie schon aus dieser Klassifikation ersichtlich, unterscheidet der berühmte Verfasser zwei durchaus verschiedene Verbindungsweisen der Schwimmblase mit dem inneren Ohre: 1) die Verbindung vermittelt einer Kette von Gehörknöchelchen, 2) die unmittelbare Verbindung durch Kontakt. Die erstgenannte mittelbare Verbindung kommt den Cypriniden, Siluroiden und Cobitiden, die letztgenannte den Spariden, jedoch eigentlich den Clupeiden zu. Bei den letztgenannten, namentlich bei *Cl. Harengus*, stellt sich das Verhältnis nach Weber folgendermaßen dar: die Schwimmblase der *Clupea* teilt sich an ihrem vorderen Ende in zwei enge Röhren, die unter der Schädelbasis in zwei von derselben geformten knöchernen Kanälen verlaufen, sich nach einer geringen Erweiterung wiederum in je zwei kleinere membranöse Kanälchen spalten, deren jedes mit einer bulla endet. Die beiden „bullae membranaceae“, die schon eigentlich im cavum cranii liegen, sind da von knöchernen Gehäusen umschlossen, die die sg. „bullae osseae anteriores et posteriores“ bilden. Die „bullae membranaceae anteriores“ füllen

das knöcherne Gehäuse nicht vollständig aus, sondern lassen einen kleineren Teil frei, der jedoch von dem diverticulum des membranösen Labirynthes eingenommen wird. Dieses diverticulum dringt in das Innere der knöchernen Kapsel durch eine Querspalte, die in der dem cavum cranii zugekehrten Wand der Kapsel ausgeschnitten ist. Die Schwimmblase kommt somit im Innern der bulla ossea anterior mit dem Gehörlabyrinth in unmittelbaren Kontakt. Die hier zusammenstoßenden membranösen Wände der Schwimmblase einerseits, des Labirynthes andererseits bilden durch Zusammenwachsen eine Membran, die nach der Art einer membrana tympani sich an einem knorpeligen Ring an der Innenwand der bulla ossea anheftet. Zwischen der bulla posterior und dem membranösen Labirynthe gibt es keine nähere Beziehung; es wird nur ihre knöcherne Kapsel von dem canalis semic. externus ringförmig umfaßt. Das membranöse Labirynth der *Clupea Harengus* weist nach Weber auch ein von anderen Teleostiern in gewisser Hinsicht abweichendes Verhalten auf: durch Quecksilberinjektionen hat er sich nämlich überzeugt, daß die beiderseitigen Labirynthe durch einen unter dem Gehirn verlaufenden Kanal, der beide recessus vestibuli verbindet, miteinander kommunizieren. Von anderen Befunden Weber's, auf die ich noch später zurückkommen werde, möchte ich noch hervorheben, daß er einige Aufmerksamkeit der ungewöhnlichen Dicke der Labirynthwände schenkte, das sie bildende Gewebe jedoch als dem Labirynthe zugehörig betrachtete.

Mit dem gegenseitigen Verhalten der Schwimmblase und des inneren Ohres bei den Clupeiden befaßte sich der nächste Nachfolger Weber's in der Erforschung des Fischohres Gilbert Brechet. In seiner 1838 erschienenen Arbeit: „Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'ouïe des poissons“ finden wir eine ausführliche Beschreibung dieser interessanten Einrichtungen bei *Cl. alosa*. Die beiden vorderen Fortsetzungen der Schwimmblase sind da als: „trompes cystiques“, die beiden Knochenkapseln als „globes osseux“ bezeichnet. Diesen Gebilden wird größere Aufmerksamkeit gewidmet, da sie für rudimentäre „tubae Eustachii“ und „cava tympani“ samt „fenestra vestibuli“ gehalten werden. Das dünne Häutchen, welches die knöchernen Kanäle und Kapseln von innen auskleidet, soll eine Fortsetzung der Rachenschleimhaut vorstellen und als Beweis dafür dienen, daß die Kanäle der „tubae Eustachii“ homolog sind. Und da die „tubae Eustachii“ bei den

höheren Vertebraten ins „cavum tympani“ führen, so müssen wir auch die Knochenkapseln als solche betrachten, wobei das Vorhandensein einer fenestra der Querspalte auch dafür sprechen dürfte. Es gibt da mehr solche Vermutungen, uns interessiert jedoch nur das, was Breschet wirklich zu sehen glaubte. Das Weber'sche Divertikel des Ohrlabyrinthes ins Innere der Knochenkapsel scheint er nicht gesehen zu haben; das Verhältnis beschreibt er so, als läge nur ein Teil des Labyrinthes der oberen Wand dieser Kapsel also auch der Querspalte unmittelbar an, ohne ins Innere einzudringen. An dem Labyrinth selbst beschreibt er eine noch größere Komplikation, indem er außer der unteren Verbindung der beiderseitigen Labyrinthe, die schon Weber entdeckt hat, noch eine obere Kommunikation der Vorhöfe annimmt und auf diese Weise eine ringförmige Umfassung des Gehirns durch das Ohrlabyrinth darstellt. Außerdem sollen noch seitliche Ausstülpungen des häutigen Labyrinthes existieren, die Breschet als der *cochlea* homolog anzuerkennen geneigt ist. Ferner ist es interessant zu wissen, daß er hauptsächlich deswegen alle diese Teile für Ausbuchtungen und Verbindungskanäle des Labyrinthes erklärt, weil sie aus demselben Gewebe aufgebaut sind, welches die membranösen Wände des Labyrinthes bildet.

Nun folgen die vortrefflichen „Anatomischen Studien“ von C. Hasse (3, 4, 5, 6). Von den zahlreichen von diesem ausgezeichneten Forscher größtenteils richtig erklärten Beobachtungen kann ich da der Kürze wegen nur die wichtigeren hervorheben und behalte mir die Besprechung der Einzelheiten für die spätere Schilderung vor. Hasse hat die Nachprüfung der Weber'schen Untersuchungen unternommen; nachdem er bei den Cyprinoiden und Cobitiden andere Verhältnisse, als sie von Weber geschildert worden sind, festgestellt hatte, wählte er auch die Clupeiden zum Gegenstand einer neuen Untersuchung, um die von Weber beobachteten Tatsachen auf ihre Richtigkeit hin zu prüfen. Es handelte sich nämlich um den fast paradoxen unmittelbaren Kontakt der Schwimmblase mit dem inneren Ohre, wobei auch die unentschiedene Frage nach der Kommunikation der beiderseitigen Labyrinthe manches Interesse bot. Die Resultate, zu denen er gelangte, zwingen ihn sowohl die von Weber als auch die von Breschet dargestellten Tatsachen für unrichtig zu erklären. Was zuerst das Verhältnis der Schwimmblase zum Ohrlabyrinth anbetrifft, so bestritt

er die Existenz eines Diverticulums der Labirynthwand und demnach auch den unmittelbaren Kontakt beider Wände, wie ihn Weber zu sehen glaubte, er trat auch Breschet's Meinung entgegen, daß die Labirynthwand der Querspalte unmittelbar anliegen soll. Nach seiner eigenen Untersuchung bei *Cl. harengus* und *Cl. alosa* kommt diese Verbindung dadurch zustande, daß das Innere der Knochenkapsel, also derjenige Teil, wo das Weber'sche diverticulum seinen Platz fand, mit einem perilymphatischen Raume, der den „recessus utriculi“ umgibt und durch einen subcerebralen Kanal mit dem der anderen Seite kommuniziert, durch die Querspalte in der knöchernen Kapsel in offener Verbindung steht. Der erwähnte subcerebrale Kanal, der nach Weber und Breschet die beiderseitigen Labirynthe verbindet, nach Hasse jedoch nur einen perilymphatischen Verbindungskanal vorstellt, mündet mit einer kleinen ovalen Öffnung in den Schädelknochen zu beiden Seiten des Kopfes in die subkutanen Lymphräume. Sowohl dieser Kanal als auch die beiden Lymphräume, die die recessus utriculorum umgeben und in die bulla ossea anterior eindringen, sind von einem spongiösen Gewebe erfüllt, welches zu der irrthümlichen Annahme Weber's über das diverticulum und zu derjenigen Breschet's über „bulbe accessoire“ Anlaß gab. Die subcerebrale Verbindung beider Labirynthe existiert also nach Hasse nicht, folglich fällt damit auch die Annahme Breschet's über ein ringförmiges Labirynth ganz weg. Es bleibt jedoch eine supracerebrale Verbindung beider Labirynthe auch nach Hasse bestehen, nur ist sie von ihm als die Verbindung der gegenseitigen recessus labirynthorum s. ductus endolymphatici erkannt worden. Außerdem glaubt Hasse ein Homologon der fenestra ovalis am Boden des Schädels entdeckt zu haben; er ist demnach geneigt, das Ohr der Clupeiden für eine Übergangsform zu den höheren Vertebraten zu betrachten. Das die perilymphatischen Räume bildende Gewebe hält er für eine Verdickung der dura mater cerebri, ähnlich wie das auch bei anderen Fischen vorkommt.

In dem im J. 1881 erschienenen Werke von Retzius: „Das Gehörorgan der Fische und Amphibien“ (7) finden wir auch eine kurze Schilderung dieser Verhältnisse bei *Cl. harengus*. Die Resultate dieses bekannten Kenners des Wirbeltierohres stimmen im großen und ganzen mit denen Hasse's überein, was nämlich die subcerebrale Verbindung und die morphologische Bedeutung des dieselbe aufbauenden Gewebes anbelangt. Nur über die obere Ver-

bindung der ductus endolymphatici ist er sich nicht ganz im klaren, denn einen wirklichen Kanal konnte er da niemals entdecken. Er spricht deshalb bloß die Vermutung aus, diese obere Verbindung sei nur eine Verdickung der dura mater ohne jeden Kanal, umso mehr, da nach seiner Ansicht die ductus endolymphatici der Clupeiden wie bei anderen Teleostiern blind enden.

Die letzte Arbeit über diesen Gegenstand war die im J. 1891 von Ridewood verfaßte: „The air-bladder and ear of British Clupeoid Fishes“ (8). Wir finden da eine vergleichend anatomische Untersuchung der Schwimmblase und des Ohres bei den britischen Clupeiden-Arten: *Cl. harengus*, *Cl. pilchardus*, *Cl. sprattus*, *Cl. alosa*, *Cl. finta* und *Engraulis encrasicolus*. Der Verfasser befaßt sich da zuerst mit einer genauen Schilderung der Gestalt und der Dimensionen der vorderen Luftgänge der Schwimmblase und verfolgt deren Verlauf an der unteren Fläche der Schädelbasis bei jeder Gattung einzeln. Mit derselben Genauigkeit beschreibt er die Gestalt und Größe der vorderen und der hinteren Knochenkapseln. In der Schilderung des näheren Verhältnisses der Schwimmblase zu dem Ohrlabirynthe bei allen diesen Arten schließt er sich wiederum Weber's Ansichten an, indem er behauptet, ein blindes diverticulum der Recessuswand gesehen zu haben, das ins Innere der Knochenkapsel eintritt und dort mit der Schwimmblasenwand unmittelbar zusammenstößt. Aus seinen Angaben über den Bau des Ohrlabirynthes bei den von ihm untersuchten Clupeidenarten scheint hervorzugehen, daß er den Weg der „aurea mediocritas“ wählt, indem er die Ansichten Weber's über den subcerebralen Verbindungskanal, diejenigen Breschet's über die obere Sinusverbindung und seitliche Labirynthusstülpungen und die von Hasse über die Verbindung der „recessus labirynthi“ vereinigt. An dieser Stelle möchte ich noch erwähnen, daß von demselben Autor im J. 1904 eine osteologische Arbeit (9) über einige andere Clupeidenarten erschien, die jedoch nichts Neues über diese komplizierten Verhältnisse bringt, so daß man wohl annehmen darf, daß der Verfasser auch bis zu dieser Zeit an der Richtigkeit seiner früheren Angaben festhielt. Ich erlaube mir diese Bemerkung, da mir eben die osteologischen Verhältnisse des Clupeidenschädels in mancher Hinsicht ungemein interessant erschienen, und ich glaubte über einige Fragen, auf die ich noch später kommen werde, eben in der letztgenannten Arbeit Aufschluß finden zu können. Ich bedauere, daß der

Verfasser gewisse Knochenbildungen unbeachtet gelassen hat und seine Ansicht darüber nicht angibt.

Aus diesem kurzen geschichtlichen Abriss ersieht man, um was es sich in dieser Verschiedenheit der Meinungen handelt: einerseits soll die Frage entschieden werden, auf welche Weise die Schwimmblase mit dem Gehörorgan in Verbindung steht, andererseits soll das eventuelle Vorkommen einer endolymphatischen Verbindung der beiden Ohrlabyrinth festgestellt werden. Ich will versuchen, daraus eine einzige Frage zu bilden, die, wie ich glaube, einer einheitlichen Antwort bedarf, und zwar: Ob und inwiefern die Art der Anpassung an das Verhältnis der Schwimmblase zum Ohrlabyrinth bei den Clupeiden von den übrigen Ostariophysen abweicht? Zur Entscheidung dieser Frage wird sich die vergleichend anatomische Untersuchung nicht nur auf die Gruppe der Clupeiden beschränken können, sondern es wird vielmehr nötig sein, auch die Verhältnisse in allen Gruppen der Ostariophysen ins Auge zu fassen. Ich gehe nun an die Darstellung meiner Befunde und der durch die vergleichende Methode erworbenen Ansichten.

Als Untersuchungsmaterial dienten mir die im Adriatischen Meere vorkommenden Clupeidenformen, und zwar: *Clupea alosa*, *Cl. finta*, *Clupea (Meletta) sprattus*, *Cl. pilchardus*, *Engraulis encrasicolus* und *Sardinella aurita*, die mir von der zoologischen Station in Triest geliefert wurden, außerdem Schädel skelette von *Cl. harengus*, und ganze Skelette verschiedener Ostariophysen. Zur mikroskopischen Untersuchung habe ich auspräparierte Kopffregionen nach vorheriger Aufweichung in 3% Alkoholsalpetersäure in Paraffin eingebettet und auf zirka 7 μ dicke Mikrotomschnitte zerlegt. Zum Färben gebrauchte ich entweder Parakarmin oder Van Gieson'sche Mischung (Vorfärbung mit Delafield's Hämatoxylin), teilweise auch die Weigert'sche Methode für die elastischen Fasern. Da mir nur Formol- oder Spiritusmaterial zu Gebote stand, konnte ich auf den feineren Bau des Clupeidenohres nicht näher eingehen, deshalb werde ich im weiteren diese feineren Verhältnisse nur insofern berühren, als mir die erwähnten Färbungsmethoden einige Aufschlüsse darüber gestatten.

Es mag da zuerst der Unterschied zwischen dem Ohre der Clupeiden und dem anderer Fische klargestellt werden. Hasse will bei den Teleostiern drei Typen des Gehörorgans unterscheiden: 1) den gewöhnlichen Typus der Mehrzahl der Fische, 2) den der

Cyprinoiden, 3) den der Clupeiden. Der letzte Typus stellt zwei durch die über dem Gehirn verbundenen ductus endolymphatici miteinander kommunizierende Labirynthe vor, welche außerdem einen subcerebralen perilymphatischen Kanal und zwei die „recessus utriculi“ umgebende Lymphräume besitzen. Demgemäß betrachtet Hasse das Ohrlabyrinth der Clupeiden als ein hochentwickeltes Organ, das, seiner Verbindung der ductus endolymphatici nach zu urteilen, sich dem Ohre der Amphibien nähert. In der Tat kommen in dem Ohre der Clupeiden viele Gebilde vor, die ihm ein von dem gewöhnlichen Typus abweichendes Aussehen verleihen. Es sind dies nämlich: die obere Überbrückung des Gehirnes von einem Kanal, der in einem Gewebe, welches dem der Labirynthwand ähnelt, verläuft; ferner der untere subcerebrale von demselben Gewebe aufgebaute perilymphatische, nach Hasse, Weber und Breschet endolymphatische Verbindungskanal; endlich die lymphatischen Räume, die nach Hasse den jederseitigen recessus utriculi umgeben und in offener Kommunikation mit den subkutanen Lymphräumen stehen.

Wie verhält sich also das Ohr bei den von mir untersuchten Arten? Bei sämtlichen von mir untersuchten Clupeiden lassen sich alle typischen Teile des Ohrlabyrinthes unterscheiden: also der Utriculus mit dem Recessus utriculi, die 3 Ampullen, 3 Bogengänge mit dem sinus superior und der Sacculus mit der Lagena. Drei Otolithen sind, wie aus anderen Schilderungen bekannt, auch vorhanden, maculae und cristae verhalten sich im allgemeinen überall gleicherweise. Eines Gebildes muß ich indessen hier speziell gedenken: nämlich des ductus endolymphaticus. Nach Retzius ist das Vorkommen dieses Anhanges, nur von wenigen Ausnahmen abgesehen, bei sämtlichen Fischen festgestellt worden. Es gibt jedoch manche Autoren (15), die diese Annahme bestreiten. Der ductus endolymphaticus ist nämlich dort, wo er vorkommt, ein deutlicher, mit eigener Wand versehener Kanal, der seinen Ursprung aus dem primitiven Ohrbläschen ohne weiteres erkennen läßt. Weder die Entwicklung (16) noch die Ausbildung des erwähnten Gebildes bei den Fischen läßt meiner Ansicht nach ein Homologisieren mit dem ductus endolymphaticus anderer Wirbeltiere zu. Nach Retzius (7) und Hasse (5, 6) stellt es einen rudimentären Kanal dar, der der medianen Wand des sinus superior knapp anliegt und samt der pigmentierten dura mater leicht abgerissen werden kann (die dadurch entstandene Lücke hat Hasse zuerst für ein Kunstprodukt gehalten).

Die Untersuchungen mikroskopischer Schnitte durch diese Labirynthgegend haben mich überzeugt, daß zwar ein ähnliches Gebilde (*Pilchardus*, *Alosa*) existiert, jedoch jeder Selbständigkeit entbehrt und nur etwa wie eine Spaltung der Innenwand des sinus superior aussieht. Der Querschnitt dieses Kanals ist spindelförmig und die eine dem sinus superior zugekehrte Wand hat er mit demselben gemein. Ich kann nicht umhin meinem Zweifel Ausdruck zu geben, ob da nicht ein Irrtum vorliegt und ob nicht dieses Gebilde besser von Krause (15) erkannt worden ist, der es für kein Homologon des ductus endolymphaticus ansieht und dessen Entstehung durch das Einwachsen der Utriculuswand, die zur Verjüngung des foramen utriculosaccularis beiträgt, erklärt. Auf ein Mißverständnis scheint auch die Tatsache hinzuweisen, daß Retzius in dem Ohrlabirynthe von *Cyprinus Idus* auch einen ductus endolymphaticus entdeckt und abgebildet hat, während, wie man mit Nusbaum und Gegenbaur jetzt allgemein annimmt, bei den Cyprinoiden der quere Verbindungskanal einen solchen vorstellen soll: nur eines davon kann richtig sein¹⁾. Wie schon daraus zu vermuten ist, kann auch Hasse's Angabe über die obere Verbindung der ductus endolymphatici (5) bei den Clupeiden kein großes Zutrauen erwecken. Ich habe mich vielfach bemüht, diese obere Verbindung selbständiger endolymphatischer Kanäle zu finden, konnte jedoch weder auf den Quer- noch auf den Längsschnitten irgend einen Gang entdecken, der im Sinne Hasse's zu deuten wäre. Statt dessen habe ich einen anderen Kanal gefunden, auf den ich noch später zu sprechen kommen werde, der jedoch mit dem Hasse'schen ductus endolymphaticus nichts gemein hat. Ich will also schon an dieser Stelle andeuten, daß ich mich Retzius' Ansicht, daß keine endolymphatische Verbindung zwischen den beiden Ohrlabirynthen vorhanden ist, vollkommen anschließe.

Die anderen Teile des Labirynthes verhalten sich im großen

¹⁾ Nusbaum und Gegenbaur haben seinerzeit den Verbindungskanal als dem ductus endolymphaticus homolog erklärt, ehe noch die Entwicklungsmethode dieses Kanals bekannt war. Die Untersuchungen S. Sidoriaks im Laboratorium des Prof. Nusbaum haben aber später gezeigt, daß der Kanal sehr spät zur Entwicklung gelangt (bei *Rhodeus amarus*), was gegen diese Homologie zu sprechen scheint, da der ductus endolymphaticus, wie bekannt, bei anderen Fischen als Produkt des Verbindungskanals des primitiven Ohrbläschens mit dem Ektoderm entsteht.

und ganzen bei sämtlichen untersuchten Arten ungefähr gleich; minder wichtige Unterschiede weist nur das gegenseitige Lageverhältnis des sacculus und des utriculus auf: der sacculus ist nämlich manchmal (*Engraulis, Sardinella*) weit nach vorn bis unter die Knochenkapseln geschoben, während er bei anderen mehr nach hinten liegt (*Sprattus, Alosa*). Damit hängt, wie ich bei der osteologischen Betrachtung darauf hinweisen werde, die Gestaltung der Schädelbasis zusammen. Sinus superior ist überhaupt sehr hoch, so daß er bei manchen Arten (*Sprattus*) fast den der anderen Seite berührt; bei makroskopischer Betrachtung kann es wirklich den Eindruck machen, als existiere dort eine freie Kommunikation. Dabei ist auch das Lumen des Sinus verhältnismäßig sehr geräumig. Der canalis semicircularis anterior et posterior liegen entweder frei im cavum cranii, und das trifft bei den meisten zu, oder aber sie sind von demselben durch eine straffe Membran abgegrenzt, so daß nur sinus superior freibleibt (*Cl. Harengus*).

Alle endolymphatischen Räume sind mit einem polygonalen Pflasterepithel ausgekleidet, der im Bereich der maculae acusticae wie gewöhnlich höher wird und hier die Nervenendigungen aufnimmt. Es ließ sich an vielen Stellen unter diesem Epithel ein differenzierter Teil einer Labirynthwand beobachten, der sich dunkler färbte und den Eindruck eines dicht fibrösen Gebildes machte. An der Grenze der perilymphatischen Räume bildete er allein die dünne Labirynthwand. In keinem Falle konnte jedoch seine Selbständigkeit nachgewiesen werden, so daß wir zweifellos diese Unterlage des Labirynthepithels nur für ein mehr verdichtetes Labirynthwandgewebe halten müssen.

Jedoch am meisten charakteristisch für das Ohr der Clupeiden ist die ungewöhnliche Dicke der medialen Labirynthwände und das dieselben aufbauende Gewebe. Es ist das Gewebe, welches die vermeintlichen endolymphatischen Kanäle Weber's, Breschet's und Ride wood's, und die endo- und die perilymphatischen Gänge Hasse's bildet und von dem letztgenannten Forscher als eine Verdickung der dura mater cerebri bezeichnet wurde. Die Verdickung findet sich an der Ober- und Innenwand des utriculus, von wo sie auf die vordere Wand des sacculus übergeht, diese, dann auch die fossa pituitaria und den Raum zwischen den beiden vorderen Knochenkapseln überbrückt und sich auf das gegenseitige Labirynth auf dieselbe Weise fortsetzt. Sie dringt noch in Gestalt einer drei-

seitigen Piramide zwischen die vordere und die hintere Knochenkapsel (die vermeintliche „bulbe accessoire“ Breschet's). Die mikroskopische Untersuchung dieses Gewebes samt dem Labirynthe belehrt uns, daß man es keineswegs für eine bloße Bedeckung des Labirynthes halten kann, wie es aus Hasse's Schilderungen hervorzugehen scheint, da man an diesen Stellen, wo das Gewebe an die Labirynthwand grenzt, diese Wand nicht nur von ihm nicht zu unterscheiden vermag, sondern da es sogar histologisch dasselbe Gewebe ist, wie das der Labirynthwand: eine fast homogene Grundmasse mit dunkleren fibrösen Streifen und den für das Labirynthgewebe so charakteristischen Spindelzellen. Doch an manchen Stellen, und zwar am deutlichsten dort, wo der recessus utriculi sich über die bulla ossea anterior erhebt, tritt eine gewisse Selbständigkeit der beiden Gebilde zutage: das Verdickungsgewebe geht unmittelbar auf die Wand der Knochenkapsel über, während die dünne Labirynthwand über der Querspalte sich ausspannt (wie es aus der Fig. 1 ersichtlich ist). Dasselbe Gewebe, welches doch den sinus superior aufbaut, überbrückt auch das Kleinhirn und setzt sich auf den gegenseitigen sinus superior ohne Unterbrechung fort. Von vornherein wäre es unmöglich anzunehmen, daß es die Wand des Labirynthes, die doch bei allen Wirbeltieren ein mehr oder weniger einheitliches, in sich geschlossenes und von der Umgebung gut unterscheidbares Gebilde ist, solche Auswüchse nach allen Seiten, nach außen, über und unter das Gehirn schieke. Ich schließe mich deshalb Hasse's Ansicht an, insofern er dieses Gewebe für ein Produkt der vermeintlichen dura mater hält. Es gibt jedoch noch andere Gründe, die eine solche Annahme rechtfertigen. In den mikroskopischen Präparaten sieht man an manchen Stellen mit großer Deutlichkeit den Übergang des fibrösen Gewebes der von Hasse sg. „dura mater“ in das fast homogene Gewebe, welches alle Merkmale des „Spindelknorpels“ an sich trägt. In Fig. 2, die den Querschnitt durch eine solche Gegend darstellt, sieht man, wie in diesem Fasergewebe hier und da Verdichtungen auftreten, die an weiteren Schnitten zusammenfließen und eine einheitliche „Spindelknorpelmasse“ bilden. Man muß aus einem solchen Verhalten eine weitergehende Konsequenz ziehen, als es Hasse getan hat. Das Gewebe der Labirynthwand ist dem Gesagten nach bei den Clupeiden kein unabhängiges Gebilde, denn es ist von dem umgebenden Gewebe noch nicht vollkommen differenziert; der Zustand muß als ein primitiver betrachtet

werden. Ich glaube darin einen Beweis für den primitiven Charakter dieses Gewebes, welches diese *dura mater*, wie sie Hasse nennt, zusammensetzt, zu sehen. Nach Sterzi's (13) Untersuchungen kann man bei den Fischen von einer *dura mater* eigentlich nicht reden, denn diese kommt erst bei den Amphibien zur Ausbildung, während die Gehirnhülle der Fische nur als eine noch undifferenzierte *meninx primitiva* anzusehen ist. Diese *meninx primitiva* stellt sich nur als eine Verdichtung des embryonalen faserigen Gewebes vor, welches nach außen von dem primitiv gebliebenen *sg. Perimeningealgewebe* umgeben ist. Dieses letztere Gewebe, das sich einerseits zur *meninx primitiva cerebri* ausdifferenziert, trägt andererseits zu einer analogen Umhüllung des primitiven Ohrbläschens bei: bei den Clupeiden finden wir diesen Zustand fast „*in statu nascendi*“. Wir kommen weiter zu der Überzeugung, daß man mit Unrecht bei allen Fischen von einem *perilymphatischen Raum* spricht, weil die Umhüllung der *meninx primitiva* doch nur allgemein als *Perimeningealraum* bezeichnet werden muß, während wir unter dem „*perilymphatischen Raum*“ nur ein dem Ohrlabirynthe allein zugehöriges Gebilde verstehen. Der letztere kommt nach meiner Ansicht den Clupeiden zu, Ich unterscheide nämlich zwei solche *perilymphatische Räume*: der eine gehört dem *utriculus*, der andere dem *sacculus* an; jeder ist mit dem der gegenüberliegenden Seite durch einen Kanal verbunden. Beide Kommunikationskanäle verlaufen in dem *subcerebralen Spindelknorpelgewebe*. Im Querschnitt (Fig. 3) ist der erstere breit oval, der andere enger dreieckig. Jederseits kommuniziert der *Utriculusraum* durch die Querspalte mit der vorderen Knochenkapsel (Fig. 1 P. s.) und bildet da die vermeintliche Labirynthusstülpung *Weber's* und *Ridewood's*. Diese Räume entstehen also drinnen in dem verdichteten Gewebe, sind von einer dünnen Membran ausgekleidet, von der nach innen elastische, mit *Weigert'scher* Methode sich färbende Bälkchen entspringen, die das von *Breschet* und *Hasse* beschriebene Schwammgewebe bilden, — ein Verhalten, das für die *perilymphatischen Räume* höherer Wirbeltiere so charakteristisch ist. Ich glaube zweifellos annehmen zu dürfen, daß dieses Gewebe durch Umbildung des Bindegewebes inmitten des *Spindelknorpels* entstanden ist, somit der Schilderung *Hasse's* in der Abhandlung über das Gehörorgan der Schildkröten (3) vollkommen entspricht. Wir brauchen nur diese Räume um das ganze Labirynth

wuchern zu lassen und wir bekommen einen dem perilymphatischen Raume höherer Wirbeltiere wirklich homologen Raum.

Der Utriculusraum der Clupeiden kommuniziert, wie Weber und Hasse gezeigt haben, mit der Außenbedeckung des Kopfes durch eine Öffnung in den Schädelknochen. Nach Hasse soll es eine Verbindung mit den subkutanen Lymphräumen sein¹⁾.

Es ist interessant, daß außer diesen beiden subcerebralen noch eine dritte perilymphatische Verbindung im Ohr der Clupeiden existiert. Es ist nämlich der von Breschet und Hasse als endolymphatische supracerebrale Verbindung der vermeintlichen ductus endolymphatici anerkannte Gang, der in der oberen Verdichtung des Perimeningealgewebes verläuft. Nicht bei allen Clupeiden tritt derselbe in gleicher Weise deutlich auf; so z. B. stellt er bei *Sardinella aurita* einen schon ohne Mikroskop deutlich durchscheinenden Kanal, während bei *Alosa* und *Finta* bloß unregelmäßige Kanälchen auftreten, die nur unter dem Mikroskop sich beobachten lassen. Wenn wir bei *Sardinella* auf Schnittserien den Verlauf dieses Kanals verfolgen, so sehen wir, daß er an der medianen Wand des sinus superior verläuft und sich in den perilymphatischen Raum des sacculus einsenkt. Sein Querschnitt ist unregelmäßig oval, seine große Achse ist schräg nach unten und vorne geneigt. Er entspricht also, was seinen Verlauf betrifft, den Schilderungen Breschet's und Hasse's, d. h. er entspringt an der medialen Wand des Labyrinthes, überbrückt das Gehirn, um in den Labyrinth der anderen Seite zu übergehen, ist jedoch weder eine spezifische endolymphatische Kommunikation des Ohres der Clupeiden (Breschet) noch der ductus endolymphaticus (Hasse), sondern stellt eine perilymphatische Verbindung beider Labyrinthe dar. Breschet's Angabe über einen das Gehirn umfassenden Labyrinthring wäre also durch eine ringförmige Verbindung der perilymphatischen Räume beider Labyrinthe zu ersetzen. Sowohl Breschet's als auch Webers und Ridewood's irrthümliche Deutung dieser perilymphatischen Räume wird man vielleicht der Injektionsmethode zuschreiben müssen. Die Labyrinthwände sind nämlich dort, wo sie an die perilymphatischen Räume grenzen, ungemein dünn, können somit bei einem stärkeren

¹⁾ Die Untersuchung der Schnittserien hat mich überzeugt, daß die nämliche Öffnung in eine Art antrum führt, von welchem jedoch der Utriculusraum durch eine dünne Membran abgegrenzt ist.

Druck, was bei der Injektion fast unvermeidlich ist, sehr leicht zerrissen werden, und dann füllt die Injektionsmasse auch alle perilymphatischen Räume aus. Ich habe mit derselben Methode auch ähnliche Resultate wie die erwähnten Forscher bekommen, nur haben mich die mikroskopischen Schnittserien auf die Ungenauigkeit jener Methode aufmerksam gemacht, so daß ich deshalb zu den auf Grund derselben gemachten Beobachtungen kein Vertrauen hatte. Ich will da noch bemerken, daß ich, was die unteren perilymphatischen Räume und Kanäle anbetrifft, zwar mit Hasse im großen und ganzen übereinstimmend doch von ihm unabhängig und auf einem anderen Wege zu den hier dargestellten Resultaten gelangt bin; das beweist einerseits, wenn man die Schwierigkeit der Erforschung solcher komplizierter Verhältnisse berücksichtigt, die Exaktheit Hassé'scher makroskopischer Beobachtungen, andererseits kann es als eine vortreffliche Kontrolle dieser Deutungen dienen.

Ich gebe in Fig. 1 im Text eine schematische Darstellung der hier geschilderten Verhältnisse.

Ich gehe jetzt zu der mich in dieser Arbeit speziell interessierenden Beziehung des inneren Ohres zu den Ausläufern der Schwimmblase bei den Clupeiden. Weil ich fast dieselben Formen und hier in Betracht kommenden Gebilde untersucht habe, mit denen sich Ridewood befaßt und deren Größenverhältnisse angegeben hatte, so beschränke ich mich hinsichtlich des letzteren Punktes auf Ergänzungen seiner Angaben. Wie bekannt, entsendet die Schwimmblase der Clupeiden zwei Ausläufer nach vorne, von denen jeder nach einer Spaltung in zwei enge Kanälchen mit je einem membranösen Bläschen, der *bulla membranacea anterior et posterior* endet, die wiederum von je einer vorderen und einer hinteren *bulla ossea* umschlossen ist. Die *bulla ossea anterior* ist an ihrer oberen, dem *cavum cranii* zugekehrten Wand mit einer Querspalte versehen, durch welche, wie wir aus der vorigen Schilderung bereits wissen, keine Ausstülpung der Labirynthwand (Weber, Ridewood), sondern nur ein perilymphatischer Sack eindringt, der also mit der *bulla membranacea anterior* zusammenstößt. Bei der Schilderung des Verlaufes der Schwimmblasengänge, die wir „*ductus vesicae natatoriae*“ nennen wollen, sagt Ridewood (8), daß dieselben das *Exoccipitale* „durchbohren“ und, nachdem sie sich in zwei kleinere kurze Kanäle geteilt haben, in je ein Bläschen führen, von denen das vordere von der *bulla ossea anterior* umschlossen ist und mit

dem Labrynthdiverticulum zusammenstößt. Nach Ridewood's und Hasse's Angaben sollen die vorderen Knochenkapseln von dem Prooticum gebildet werden. Aus diesen beiden Angaben geht deutlich hervor, daß die vorderen Bläschen eigentlich in einem Raume liegen, der zu dem cavum cranii gehört, nur infolge der sonderbaren Ausbildung des Prooticum von diesem gemeinsamen Raume

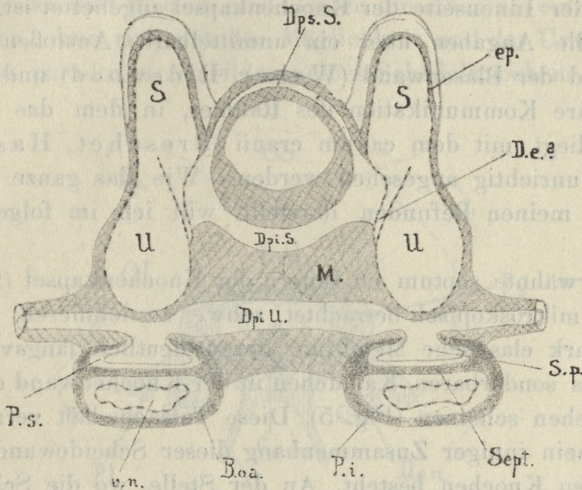


Fig. 1. Schematische Darstellung der perilymphatischen Räume des Clupeidenohres. Zeichenerklärung: S — sacculus, De (?) — der vermeintliche ductus endolymphaticus; U — utriculus mit ru — recessus utriculi, Dpi U — ductus perilymphaticus inferior utriculi: Sp — spatium perilymphaticum, Ps — pars superior, Pi — pars inferior, B. o. a. — bullae osseae anterioris. v. n. — bulla membranacea vesicae natatoriae, Sept — septum elasticum bullae o. a.; Dpi S — ductus perilymphaticus superior sacculi, zwischen Dpi U und Dpi S besteht manchmal eine enge Kommunikation (*Sardinella*) infolge einer Ausstülpung des Dpi U und somit der Annäherung beider Kanäle; M — „spindelknorpelig“ modifiziertes Perimeningealgewebe; ep. — Labyrinthepithel.

abgeschnürt und nur durch die Querspalte mit demselben in offener Kommunikation geblieben ist. Weder Breschet noch Hasse noch Ridewood haben das interessante Gebilde im Innern der vorderen Knochenkapsel, von dem wir gleich sprechen wollen, bemerkt; nur Weber scheint es gesehen zu haben, doch hat er die Selbständigkeit und damit auch die theoretische Wichtigkeit dieses Gebildes nicht erkannt. An mikroskopischen Querschnitten durch die vordere Knochenkapsel sieht man nämlich eine straffe Membran;

die diese Kapsel in zwei vollkommen abgetrennte Räume teilt: der eine von diesen, auf der Ventralseite liegend, birgt das Bläschen der Schwimmblase, der andere kleinere obere Raum schließt in sich einen Teil des perilymphatischen Ohrraumes ein. Es ist die von Weber beschriebene, vermeintlich durch Zusammenwachsen der Labyrinth- und der Blasenwand entstehende, nach der Art einer „membrana tympani“ gebildete Wand, die an einem knorpeligen Ring an der Innenseite der Knochenkapsel angeheftet ist. Demnach müssen alle Angaben über ein unmittelbares Anstoßen der Labyrinth- und der Blasenwand (Weber, Ridewood) und über eine unmittelbare Kommunikation des Raumes, in dem das Schwimmbläschen liegt, mit dem cavum cranii (Breschet, Hasse) unbedingt als unrichtig angesehen werden. Wie das ganze Verhältnis sich nach meinen Befunden darstellt, will ich im folgenden ausführen.

Das erwähnte septum im Innern der Knochenkapsel (Fig. 1 sept. F. 4) ist, mikroskopisch betrachtet, schwer zu definieren. Es ist eine fibröse, stark elastische Membran, deren deutlich längsverlaufende Fasern aus sonderbaren Kanälchen in der Knochenwand der Kapsel hervorzugehen scheinen (Fig. 5). Diese Tatsache läßt vermuten, daß ein ungemein inniger Zusammenhang dieser Scheidewand mit dem umgebenden Knochen besteht. An der Stelle, wo die Scheidewand an die Knochenwand sich anheftet, ist sie fächerartig ausgebreitet. Von beiden Seiten, d. h. von der dem Bläschenraum zugekehrten und von der an den perilymphatischen Raum angrenzenden, setzt sich auf dieses septum das die Binnenseiten der Knochenkapseln auskleidende Periosteum fort, so daß auf einem Querschnitt die Scheidewand eigentlich aus drei Lamellen zusammengesetzt erscheint: aus dem Periost des Bläschenraumes, aus den zum größeren Teil elastischen Fasern, die aus den Knochenkanälchen hervorkommen, und aus dem Periost des Lymphraumes. Die ganze Knochenkapselwand erscheint auf den Querschnitten so deutlich in der Strahlrichtung kanalisiert, daß dieser Knochen sich von den übrigen Schädelknochen vollkommen unterscheidet. Auf welche Weise das Vorkommen einer Membran im Innern einer Kapsel, die vom Prooticum gebildet sein soll, zu deuten ist, will ich bald ausführen.

Wie ich früher die Unterschiede des Ohres der Clupeiden von dem der übrigen Fische zu definieren versuchte und daraus einige Aufschlüsse über das Wesen derselben erhalten zu haben glaube,

so will ich nun die speziellen Anpassungen des Schädels an das gegenseitige Verhältnis des Ohres und der Schwimmblase bei den Clupeiden besprechen. Beim ersten Anblick fällt uns das Vorhandensein der vorderen Knochenkapseln auf. Es wundert mich, daß außer Breschet keinem von den Autoren daran gelegen war, die Entstehung solcher Gebilde, wie sie doch in dem gewöhnlichen Fischschädeltypus sich nicht finden, auf irgendwelche Weise zu erklären. Hasse und Ridewood deuten dieselben als ein Erzeugnis der Prootica, ohne sich mit der Möglichkeit und der Ursache einer solchen fast paradoxen Ausbildung eines Schädelknochens, der, nach

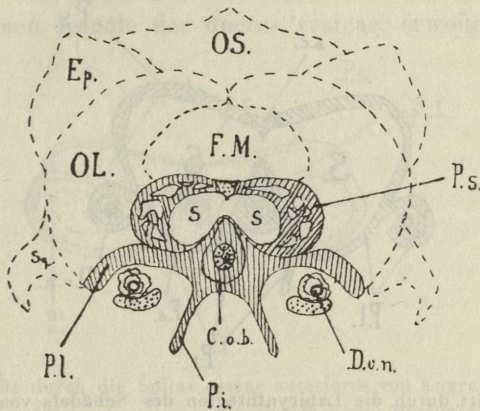


Fig. 2. Querschnitt durch die Occipitalregion des Schädels von *Engraulis* (schematisch).

C. o. b. — corpus ossis basioccipitalis, Pl — processus lateralis, Ps — processus superior, Pi — proc. inferior, Dv. n. — ductus vesicae natatoriae, S — Sacculushöhle; Sq — Squamosum, OL — occipitale laterale, Ep — epioticum, OS — occipitale superius, FM — (foramen magnum) hinterer Teil der Schädelhöhle.

seiner Knorpelpräformation zu urteilen, etwas mehr beständiges darstellt, zu befassen. Wir wissen doch, daß das Prooticum ein dem Schädelboden angehörender Knochen ist, der zu dem Ohrlabyrinth, zu dem foramen nervi trigemini in eine durch die ganze Fischreihe mehr oder weniger gleiche Beziehung tritt: ist er also gänzlich in den Dienst der Schwimmblase getreten, oder hat er nur den Boden der Knochenkapsel gebildet, während er zur Bildung ihrer oberen Wand einen besonderen Vorsprung ausgebildet hat, oder ist dazu noch ein anderer Knochen hinzugetreten? Es sind Fragen, die meiner Meinung nach nicht unbeantwortet bleiben dürfen.

Wenn wir die in Rede stehenden Verhältnisse auf den Schnittserien verfolgen, so bemerken wir folgende interessante Tatsachen: An einem durch die Hinterregion des Schädels von *Engraulis* geführten Querschnitte (Fig. 2 im Text) sehen wir das Occipitale basilare, das im Innern eine deutliche Chorda einschließt und an seiner Oberfläche einige Auswüchse unterscheiden läßt. Wir können die letzteren folgendermaßen bezeichnen: ein Paar obere (Ps), die den später zu erwähnenden Flügeln des occ. basilare angehören, ein Paar seitliche (Pl), die stark entwickelt den occipitalia lateralia entsprechen, und ein Paar untere (Pi), die Ridewood für hintere

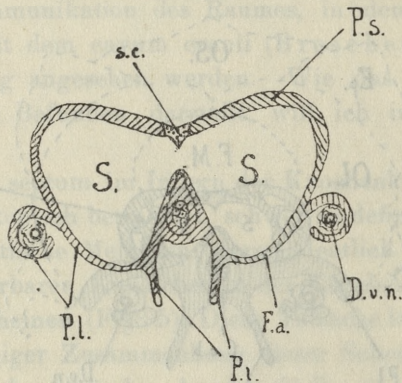


Fig. 3. Querschnitt durch die Labirynthregion des Schädels von *Engraulis* (schematisch).

F. a. — das vermeintliche foramen auditivum (Hasse), sc — sutura cartilaginea, sonst wie in Fig. 2.

Ausläufer des Parasphenoideum hält, die ich aber anders deuten möchte. Betrachten wir das Verhalten dieser Auswüchse an den mehr vorderen Schnitten, so bemerken wir, daß vorwiegend die seitlichen sich stärker entwickeln, so daß die oberen ihnen angewachsen erscheinen, daß sich gleichzeitig ihre distalen Enden nach unten umbiegen, wodurch sie einen nach unten geöffneten Halbkanal bilden. In diesem Halbkanal verläuft jederseits ein ductus vesicae natatoria. Der Halbkanal ist nach unten von einer Knorpelrinne abgeschlossen. Im weiteren Verlauf (Fig. 3 im Text) werden die proximalen Teile der seitlichen Auswüchse dünner, und zwar im Bereiche des von Hasse sg. foramen auditivum (mit for. ovale homologisiert), während die distalen Enden dieser Auswüchse sich vollkom-

men schließen und dadurch knöcherne Kanäle für die ductus vesicae nat. bilden. Es ist die Stelle, wo nach Ridewood die ductus ves. nat. „das exoccipitale durchbohren“. Die distalen Enden der oberen Auswüchse, deren proximale Teile mit den seitlichen Auswüchsen verschmelzen und mit ihnen sich zum „foramen auditivum“ verdünnen, stehen durch eine Knorpelnaht miteinander über dem occipitale basilare in Verbindung und bilden nun das Gewölbe der beiden Sacculus-Höhlen. Sie scheinen da wegen der starken Entwicklung der seitlichen Auswüchse, aus diesen hervorzugehen. Die Verhältnisse in der mehr vorderen Partie (Fig. 4 im Text) sind leicht zu verstehen: Die von den seitlichen Auswüchsen gebildeten knöchernen Kanäle der ductus vesicae, erweitern sich zu ge-

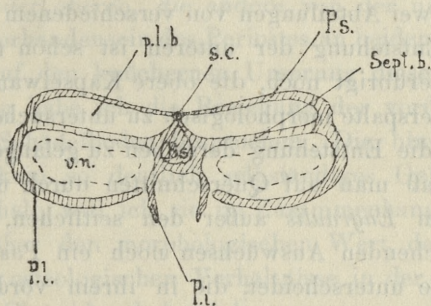


Fig. 4. Querschnitt durch die bullae osseae anteriores von *Engraulis* (schematisch); Bs — os basisphenoideum. v. n. — blaschenförmige Erweiterung der D. v. n. (siehe Fig. 2 u. 3), Sept. b. — septum bullae, p. l. b. — pars lymphatica bullae, sonst wie in Fig. 2 u. 3.

räumigen Höhlen, die die blaschenförmigen Erweiterungen der ductus vesicae einschließen; es entstehen nämlich aus ihnen die unteren Abteilungen der Knochenblasen. Wenn wir nun erwägen, daß in der Knochenblase das Gewölbe dieser Abteilung die bereits erwähnte elastisch-fibröse Scheidewand bildet, so kommen wir zu der Überzeugung, daß sie nur eine histologisch modifizierte Fortsetzung dieser seitlichen Auswüchse darstellt, die überhaupt die seitlichen Teile des Schädelbodens ausmachen; der innige Zusammenhang dieses Septums mit der Kapselwand erscheint infolgedessen ganz verständlich. Aus dieser Schilderung ersehen wir, daß das vermeintliche foramen auditivum (Fig. 3 Fa im Text) Hasse's und Ridewood's keine Öffnung ist, sondern nur eine Knochenverdünnung in der Sacculusgegend, was durch Aushöhlung des sowieso dünnen Kno-

chens zur Unterbringung des *sacculus* mit den *lagenae* ohne weiteres erklärlich ist. Und in der Tat, wenn wir vorsichtig beim Präparieren vorgehen, so bemerken wir, daß die Öffnung mit einem dünnen Knochenplättchen überzogen ist (Fig. 6), das jedoch wegen der stärkeren Umrahmung median durch das *occipitale basilare*, lateral von dem knöchernen Kanale des *ductus vesicae n.*, leicht reißt, wodurch man dann den Eindruck bekommt, als gehöre das Plättchen der Rachenschleimhaut an. Damit ist, wie ich glaube, die Entstehung der unteren, der Schwimmblase zugehörigen Abteilung der vorderen Knochenkapsel und das Vorkommen einer elastischen Scheidewand im Inneren dieses Raumes klar gemacht.

Aus dem bereits gesagten ergibt sich, daß wir in der vorderen Knochenkapsel zwei Abteilungen von verschiedenem Ursprung unterscheiden. Die Entstehung der unteren ist schon teilweise erklärt worden, und es erübrigt noch, die obere Kapselwand mit der in ihr vorhandenen Querspalte morphologisch zu untersuchen, um zu einem Aufschluß über die Entstehung derselben zu gelangen. Ich habe bereits erwähnt, daß man auf Querschnitten durch die Hinterregion des Schädels von *Engraulis* außer den seitlichen, den *occipitalia lateralia* entsprechenden Auswüchsen noch ein Paar obere, flügelartige Auswüchse unterscheidet, die in ihrem vorderen Teile mit den seitlichen verwachsen, jedoch nur mit deren proximalen Teilen; denn während diese nach unten umbiegen und die Kanäle und Knochenkapseln bilden, sehen wir die distalen Teile jener nach oben umbiegen und mit ihren freien Rändern über und mit *occipitale basilare* an der medianen Linie seiner dorsalen Fläche ganz oder teilweise zusammenwachsen, wodurch sie jederseits eine *Sacculus*-Höhle bilden. Demnach besteht die Wandung jeder Höhle an der Ventralseite aus dem verdünnten Knochenplättchen des seitlichen Auswuchses und aus dem mit ihm verwachsenen proximalen Teil der flügelartigen Auswüchse, an der Dorsalseite ist das Gewölbe von dem distalen Teil derselben gebildet. Diese beiden Knochenplättchen existieren an den Seitenteilen des Schädelbodens, sind folglich auch in der vorderen Knochenkapsel in Gestalt der bereits bekannten elastischen Membran vorhanden (im Text Fig. 4, Sept. b). Die oberen Wandungen der Knochenkapseln scheinen somit einen analogen Ursprung zu haben wie die flügelartigen Auswüchse in der Hinterregion des Schädels. Die Querspalte dürfte, ihrer Lage und hervortretenden Rändern nach zu urteilen, für den Eingang in die lym-

phatische Höhle, dem Eingange in die Sacculus-Höhlen analog, angesehen werden. Es sprechen dafür auch theoretische Erwägungen: der obere Teil der vorderen Knochenkapsel ist nämlich ein lymphatischer Raum, der mit einer primitiven Gehirnhülle ausgekleidet, einen Teil des *cavum cranii* darstellt (ähnlich wie die Sacculus-Höhlen), welcher infolge des Umwachsens von lateralen Auswüchsen von diesem abgeschnürt worden ist und nur durch einen spaltförmigen Eingang mit demselben kommuniziert, ähnlich wie im hinteren Teile die Sacculus-Höhlen mit dem *Cavum cranii* in offener Verbindung stehen. Eine fächerartige Ausbildung der Ausgangsstelle der elastischen Scheidewand im Innern der Knochenkapsel spricht dafür, daß sich da zwei Schichten übereinanderlagern, von denen die eine von der oberen, die andere von der unteren Kapselwand kommt. Das Vorhandensein des Periostes an beiden Seiten der Scheidewand weist auf den knöchernen Ursprung dieses Gebildes hin.

Im vorigen habe ich die Beziehung der vorderen Knochenkapseln zu dem Schädelboden besprochen. Die hinteren Knochenkapseln stellen kein so deutlich selbständiges Gebilde dar, wie die vorderen, deshalb will ich sie im Zusammenhange mit einigen Betrachtungen über den morphologischen Wert der schon zum Teil beschriebenen osteologischen Verhältnisse in der Occipitalregion des Schädels der Clupeiden behandeln.

Wenn wir das Cranium der Clupeiden nach dem allgemeinen Fischschädeltypus beurteilen, so finden wir Bestandteile ausgebildet, welche folgenden Knochen entsprechen: *occipitale basilare*, *occipitalia lateralia*, *occipitale superius*, *epiotica* — die den Occipitalteil des Schädels ausmachen, nach vorne ist die Schädelbasis von dem *Basisphenoid* gebildet, dem sich an den beiden Seiten die *prootica* anschließen sollten, die jedoch hier durch die vorderen Knochenkapseln ersetzt sind. Die letzteren sind, wie ich gezeigt habe, kein einheitliches Gebilde. An das *prooticum* grenzen nach hinten *opisthoticum*, nach außen *temporale s. squamosum*, nach vorne von den vorderen Knochenkapseln liegen die *alisphenoidea*.

Das *occipitale basilare* weist auf den ersten Blick eine interessante Abweichung von dem gewöhnlichen Typus auf, und es wundert mich, daß *Ridewood* in seiner *Osteologie* (9) es keines Wortes gewürdigt hat. Es treten auf seiner dorsalen Fläche bei sämtlichen von mir untersuchten Arten, — und ich vermute es auch bei allen Clupeiden, — zwei breite flügelartige Vorsprünge in der Ge-

stalt dreieckiger Knochenplatten, die mit ihrer Basis aus dem basioccipitale hervorzugehen und mit ihren Gipfeln und mit der hinteren Seite sich an die occipitalia lateralia anzuhängen scheinen. Ihre vordere Seite bleibt frei und begrenzt den Eingang in die Sacculus-Höhle, deren Wölbung jederseits je eine von diesen Platten bildet. Bei *Harengus*, *Alosa*, *Finta*, *Sardinella* findet sich in jeder Platte ihrem freien Rande näher eine demselben parallele Spaltöffnung, bei *Harengus* ist außerdem der hintere Teil dieser Platten deutlich gerippt. Diese beiden Plättchen bilden den Boden einer Längsgrube, in welcher die medulla oblongata verläuft, die Stelle, wo die Grube endet, ist die bekannte fossa hypophyseos. Die Grube ist mehr oder weniger tief, je nachdem die beiden Platten einen mehr oder weniger stumpfen Winkel bilden (so z. B. bilden die beiden Platten bei *Cl. sprattus* fast einen gestreckten Winkel). Die Basen der Platten sind vermittels einer Knorpelnaht miteinander und oft mit occip. basilare verbunden. Ich habe hier das Verhältnis dieser Vorsprünge zu dem Basioccipitale geschildert, wie es sich, von außen gesehen, darstellt. Auf Querschnitten sieht die Sache etwas anders aus: ich habe den Sachverhalt bei *Engraulis* untersucht und da finden wir, daß es ein Irrtum ist zu glauben, daß die Platten aus der dorsalen Fläche des occipitale basilare austreten und gegen die occipitalia lateralia divergieren, denn, wie ich es bereits geschildert habe, entspringen die Auswüchse mehr seitlich gemeinsam mit occipitalia lateralia, biegen sich nach oben um und verwachsen mit ihren Rändern über dem basioccipitale vermittels einer Knorpelnaht miteinander; dabei können diese Ränder (wie es bei *Engraulis* der Fall ist) mit occ. basilare nur vorne und hinten verwachsen, während in der Mitte unter ihnen eine offene Kommunikation zwischen den beiden Sacculus-Höhlen bestehen bleibt. Wenn wir also dieses Verhältnis makroskopisch beurteilen sollen, so müssen wir diese Vorsprünge eher den occipitalia lateralia zurechnen, obwohl die Betrachtung der Querschnitte uns belehrt, daß wir, streng genommen, nur von einem gemeinsamen Ursprung der occipitalia lateralia und dieser Auswüchse sprechen können. Das corpus ossis basioccipitalis ist wie gewöhnlich an seiner hinteren Fläche wirbelartig ausgehöhlt und enthält die chorda dorsalis in starker Ausbildung. Im Querschnitt ist er mehr oder weniger oval und trägt auf der dorsalen Fläche (wenigstens bei *Engraulis*) eine niedrige Leiste, die der Knorpelnaht der Knochen-

plättchen zum Anheften dient. Nach vorne verschmälert er sich bis zur fossa hypophyseos, wo sich ihm das Basisphenoideum anschließt. Bei *Pilchardus* erscheint er im Längsschnitt ein wenig bogenförmig nach unten in seiner Mitte gewölbt, was bei *Engraulis* die Entstehung der Kommunikationsöffnung beider Sacculus-Höhlen an dieser Stelle zur Folge hat.

Beiderseits schließen sich an das corpus ossis basioccipitalis in der Sacculus-Gegend die bereits erwähnten dünnen Knochenplättchen, von mir seitliche Auswüchse genannt, durch die der Schädelsboden der Clupeiden breiter gestaltet wird, und dem Gebilde, das von Hasse als foramen auditivum bezeichnet wurde, den Anfang geben. Hasse und Ridewood erklären die Entstehung des „Foramen a.“ dadurch, daß die Knochen basioccipitale pro- und opisthoticum nicht, wie das gewöhnlich der Fall ist, durch eine Naht miteinander in Verbindung stehen, sondern zwischen sich eine freie Öffnung lassen. Indessen wirkt eine solche Annahme wenig überzeugend, da wir wissen, daß im Schädel überall dort, wo die Nähte dreier Knochen nicht zusammenlaufen, wenigstens eine knorpelige oder fibröse Membran die Öffnung abschließt; an der Bildung der Öffnungen hingegen von so großer funktioneller Wichtigkeit, wie sie Hasse dieser Öffnung zuschreibt, beteiligen sich fast immer die Knochen selbst. Das ist hier nicht der Fall; übrigens, wie ich bereits gezeigt habe, ist an dieser Stelle überhaupt keine Öffnung vorhanden und, wenn wir dieses Gebilde bezeichnen wollen, so müssen wir es für einen seitlichen Auswuchs des basioccipitale betrachten. Diese Auswüchse stehen mit dem corpus basioccipitale im innigsten Zusammenhang und sie sind es, die zusammen mit den schon erwähnten flügelartigen Auswüchsen den Boden der Sacculus-Höhlen ausmachen und allein die knöchernen Kanäle und Halbkanäle für die ductus vesicae natatoriae bilden.

Wenn ich nun zu dem Basisphenoid übergehe, so finde ich dieselben Vorsprünge in starker Ausbildung als untere Abteilungen der bullae osseae anteriores, über welchen die den flügelartigen Auswüchsen analoge Knochenspangen den lymphatischen Raum bilden. Auf grund meiner Befunde würde es mir schwer fallen, die bullae osseae anteriores als ein Erzeugnis der prootica anzusehen, da ich prootica, ähnlich wie opisthotica infolge der breiteren Gestaltung des basioccipitale und basisphenoideum mehr nach außen liegend, wie gewöhnlich mit der vorderen und äußeren Ampulle und

dem äußeren Bogengang in Beziehung treten sehe. Übrigens läßt auch die starke Ausbildung des corpus basisphenoidei vermuten, daß er von den Knochenlamellen der Prootica nicht überbrückt sein kann und die kapselartigen Gebilde eher ihm als den prootica angehören. Abgesehen von den Modifikationen, zeigt also meiner Meinung nach das Basisphenoid eine ganz ähnliche Ausbildung wie das basioccipitale. Es tritt nun nach meiner Ansicht noch ein Gebilde hinzu, das auf diese Ähnlichkeit hinweist.

Es sind dies zwei starke Leisten, die von unten diesen beiden Knochen angewachsen sind und bei manchen, wie *Alosa*, *Finta* u. a., den von Ride wood als „the posterior wings of the parasphenoid“ bezeichneten Gebilden zum Anheften dienen. Ich kann hier darauf nicht näher eingehen, denn ich werde es an anderer Stelle ausführlicher behandeln, doch will ich hier andeuten, daß ich gegen den parasphenoidalen Ursprung dieser Leisten aus vielen Gründen manchen Zweifel hege. Ihre starke Ausbildung im Vergleich zu dem eigentlichen parasphenoideum, ihre Beziehung zu der Aorta, ihr in niger Zusammenhang mit den erwähnten Schädelknochen, die bei *Harengus* deutlich auftretende senkrechte Naht, die den zum Basisphenoid von dem zum basioccipitale gehörenden Teil dieser Gebilde zu trennen scheint, führen mich auf Grund der noch später hier zu erörternden Tatsachen und Ausführungen zu dem Schluß, daß wir es da mit einem Gebilde zu tun haben, das bei vielen Ostariophysen als der sg. processus pharyngealis auftritt.

Zuletzt will ich noch kurz ein Gebilde erwähnen, das den Schädel der Clupeiden von dem der anderen Fische nebst anderen Merkmalen unterscheidet, und zwar die hinteren Knochenkapseln. Schon Hasse hat in seinen „Bemerkungen über die Schwimmblase der Fische“ die Vermutung ausgesprochen, daß diese Knochenkapseln den an dieser Stelle auftretenden Aushöhlungen im Schädel der Cypriniden entsprechen. Ich schließe mich dieser Ansicht vollkommen an, da ich sie durch vieles bestätigt finde. Beachtenswert erscheint mir die Topographie dieser Aushöhlungen: sie liegen nach außen in dem Bereiche des squamosum, nach innen in dem des pro- und opisthoticum, ähnlich wie die von Sagemehl (17) beschriebene Subtemporalhöhle der Cypriniden. Das bei *Sardinella* deutlich auftretende membranöse Fenster inmitten ihrer medialen Wände entspricht dem analogen Gebilde in der Subtemporalhöhle des *Cyprinus Carpio*, welches an der Kreuzungsstelle der drei Nähte

entsteht. Auch ist das Verhältnis zu dem äußeren Bogengange in beiden Fällen gleich. Die größere Selbständigkeit dieses Gebildes bei den Clupeiden läßt sich durch die bereits geschilderte Verlagerung der dasselbe zusammensetzenden Knochen nach außen leicht erklären. Das verschiedene Verhalten und die Ausbildung der Subtemporalhöhle bei den Cypriniden weist auf den rudimentären Charakter des Gebildes hin. Es spricht dafür auch das Fehlen der hinteren Knochenkapseln bei manchen Clupeiden wie *Cl. Sprattus* und *Chanos Salmoeneus* (Ridewood) (9).

Wenn ich nun die hier in aller Kürze dargestellten Befunde zusammenfasse, so gelange ich zu folgenden Schlüssen:

1) Das Ohr der untersuchten Clupeiden zeigt von dem gewöhnlichen Typus insoweit abweichenden Charakter, daß seine Wände noch im innigen Zusammenhang mit dem undifferenzierten, auf embryonaler Stufe bleibenden Gewebe stehen. Aus demselben Gewebe bildet sich einerseits die Wand des primitiven Ohrbläschens, andererseits die meninx primitiva cerebri.

2) In dem noch stark entwickelten Gewebe der Labirynthwand, das nun eine Art von Spindelknorpel bildet, kommt es zur Bildung eigentlicher perilymphatischer Räume, und zwar geschieht dies um die recessus utriculorum und um die beiden sacculus in der Weise, daß das Innere des Gewebes einer Umbildung in ein perilymphatisches Schwammgewebe unterliegt. Der perilymphatische Utriculus-Raum kommuniziert durch die Querspalte mit der oberen Abteilung der vorderen Knochenkapsel.

3) Die perilymphatischen Räume beider Labirynthe sind miteinander durch drei perilymphatische Kanäle verbunden: I. einen subcerebralen, der die Recessus-Räume verbindet, II. einen subcerebralen, der die Sacculus-Räume verbindet, III. einen supracerebralen, der die Sacculus-Räume verbindet.

4) Hasse's Deutung, als wäre der letztgenannte Kanal eine Verbindung der Ductus endolymphatici, ist unhaltbar einerseits deswegen, weil es kein endolymphatischer, sondern nur ein perilymphatischer Gang ist, andererseits weil das Vorhandensein des ductus endolymphaticus bei diesen Fischen nicht überzeugend nachgewiesen ist. Es existiert somit keine endolymphatische Verbindung der beiden Ohrlabirynthe.

5) Das Verhältnis der Schwimmblase zum Ohrlabirynthe stimmt mit Weber's, Breschet's, Hasse's und Ridewood's Schilderun-

gen nicht überein, da die Luftbläschen der Schwimmblase in keinem Falle mit den Labirynthwänden unmittelbar zusammenstoßen, oder sich in einem gemeinsamen lymphatischen Raume mit dem Ohrlabyrinth befinden, da im Innern der vorderen Knochenkapsel eine fibröse, elastische Scheidewand existiert, die die beiden Räume vollkommen voneinander trennt.

6) Diese Scheidewand ist eine histologisch veränderte Fortsetzung der seitlichen Teile des Schädelbodens, von denen durch Umwachsung der untere zur Schwimmblase gehörende Teil der vorderen Knochenkapseln und in der mittleren und der hinteren Schädelbodenregion die Kanäle und die Halbkanäle für die vorderen Ausläufer der Schwimmblase entstehen. Es kann somit von einer Durchbohrung des Schädelbodens durch die ductus vesicae und einem Eindringen in das cavum cranii keine Rede sein. Der letztgenannte Raum ist so gut wie bei anderen Fischen von der Rachenhöhle abgeschlossen.

7) Das vermeintliche „foramen auditivum“ (ovale — Hasse) ist bloß als eine Stelle im Schädelboden zu verstehen, an welcher die Knochenplatte wegen starker Ausbildung der fovea sacculi sehr verdünnt ist und infolge einer starken Umrahmung beim Präparieren leicht zerreißt.

8) Sowohl die Scheidewand im Innern der Knochenkapsel, welche durch einen Knochen gebildet wird, als auch derjenige Teil des Schädelbodens, welcher bei den Clupeiden die Fovea sacculi bildet, sind ein dem gewöhnlichen Fischschädeltypus fehlendes Gebilde, durch welches eine Verbreiterung des Schädels der Clupeiden verursacht, da es das pro- und opisthoticum nach außen verdrängt, die dort zusammen mit dem squamosum die hintere Knochenkapsel bilden. Auf Querschnitten erscheinen diese seitlichen Teile des Schädelbodens als seitliche Vorsprünge des occipito- und sphenobasilare.

9) Der obere Teil der vorderen Knochenkapseln scheint auf diese Weise zu entstehen, daß die den basioccipitalen flügelartigen analogen Auswüchse durch Umwachsung von außen her einen Raum vom cavum cranii abschnüren, der von dem perilymphatischen Gewebe des Utriculus-Raumes ausgefüllt ist und nur durch eine zurückgebliebene Querspalte mit dem cavum cranii kommuniziert.

10) Die leistenartigen unteren Auswüchse des Schädelbodens, nämlich die des occipito- und sphenobasilare scheinen ihrem Ver-

halten nach dem „processus pharyngealis“ der Ostariophysen zu entsprechen.

11) Die hintere Knochenkapsel entspricht zweifellos der Subtemporalhöhle anderer Fische; ihre Gestalt und Ausbildungsdifferenzen bei den Fischgattungen deuten auf ihren rudimentären Charakter hin.

Auf Grund dieser Befunde werde ich nun die meinen Untersuchungen verangestellte Frage zu beantworten versuchen. Nach der bis jetzt herrschenden Meinung bestand der Unterschied zwischen den beiden Verbindungsarten der Schwimmblase mit dem Ohrlabyrinth darin, daß bei den Ostariophysen spezielle lymphatische Räume vermittels des Weber'schen Apparates mit beiden Organen in Verbindung stehen, dagegen bei den Clupeiden die Schwimmblase entweder mit der Labirynthwand oder mit den lymphatischen Räumen des Ohres in unmittelbaren Kontakt trete. Darin besteht der Grundunterschied: bei den Cypriniden, Siluroideen, Cobitiden, Ophidiiden, Characiniden, Perciden und Spariden liegt die Schwimmblase unter der Wirbelsäule, bzw. unter der Schädelbasis ohne jede offene Kommunikation mit dem Rückgratkanale, resp. mit der Schädelhöhle, dagegen soll nach den bisherigen Angaben die Schwimmblase der Clupeiden in die Schädelhöhle eindringen und in unmittelbaren Kontakt mit deren Lymphräumen treten. Schon Hasse hat darauf hingewiesen, daß es sozusagen der Art und Weise dieser Verbindungsverhältnisse entspricht, auch bei den Clupeiden die Vermittelung der lymphatischen Räume anzunehmen und nicht, wie es Weber und Breschet (nach Hasse auch Ridewood) wollten, an einen unmittelbaren Kontakt der Ohr- und Schwimmblasenwand zu glauben. Dasselbe Mißtrauen gegen die bisherigen Schilderungen jener Verhältnisse muß das Eindringen der Schwimmblase in das cavum cranii erwecken.

Meine Untersuchungen haben mich überzeugt, daß, abgesehen von der größeren Kompliziertheit der Einrichtung, kein Grundunterschied in der Art der Verbindung beider Organe bei den Clupeiden und bei anderen Ostariophysen besteht. Auf Grund meiner Ausführungen kann ich behaupten, daß bei allen Fischgruppen, bei denen die Verbindung der Schwimmblase mit dem Ohrlabyrinth auftritt, die Verbindung eine mittelbare ist, d. h. daß die Schwimmblase von dem Rückgratkanale, resp. von der Schädelhöhle vollkommen abgetrennt ist; wir haben hier lediglich mit einer Anpas-

sung der angrenzenden Skeletteile zu tun, und zwar meistens (wenn nicht in allen Fällen) mit der der Rippen, der Wirbel und der oberen Bogen, seltener der Schädelknochen an die Verbindung der Schwimmblase mit den Lymphräumen des Ohrlabyrinthes. Als allgemein geltend will ich noch hervorheben, daß stets die sich der Schwimmblase anschließenden, umgestalteten Teile den Rippen homolog sind, dagegen die den Lymphräumen angepaßten den oberen Bogen entsprechen. Es bliebe da nur eine einzige Ausnahme und die ist nach meiner Meinung wichtig und vielsagend. Wir haben nämlich im Schädel der Clupeiden Anpassungsformen der Schädelknochen an die Verbindung der Schwimmblase mit den Lymphräumen des Ohres gesehen: die einen von diesen dienen zur Umfassung der Schwimmblase (die knöchernen Halbkanäle, Kanäle und der untere Teil der vorderen Knochenkapseln), die anderen zur Bildung der Lymphräume, die mit den Lymphräumen des Ohres kommunizieren (der obere Teil der vorderen Knochenkapseln). Die Analogie dieses Verhaltens mit dem allgemeinen Typus ist, wenn ich nicht irre, vollkommen, doch will ich weitere Schlüsse über die Homologie der hier in Betracht kommenden Teile nicht ziehen.

Ich möchte noch zuletzt einen allgemeinen Vergleich zwischen den eigentümlichen Knochengebilden im Schädel der Clupeiden und denen der übrigen Ostariophysen, vor allem der Cypriniden ziehen. Ich glaube nämlich allen Grund zu haben, die stark entwickelten, flügelartigen Auswüchse an dem basioccipitale der Clupeiden den horizontalen Knochenplättchen, die bei den Cypriniden die beiden Sacculus-Höhlen und das cavum sinus imparis von oben bedecken, für homolog zu halten. Es entspricht den letzteren vor allem die Topographie jener Gebilde. Die horizontalen Knochenplatten der Cyprinoiden bezeichnet man gewöhnlich als die seitlichen Vorsprünge der Occipitalia lateralia, wer weiß, ob nicht mit demselben Recht, wie wir die gleichen Gebilde bei den Clupeiden als solche betrachten könnten. Es wäre interessant, das wirkliche Verhältnis dieser Gebilde zu den occipitalia lateralia und basioccipitale bei den erwachsenen Cypriniden näher kennen zu lernen, da Nusbaum in seinen neuesten embryologischen Untersuchungen einige Selbständigkeit dieser Knochenplättchen der Cypriniden nachgewiesen hat: diese sollen nämlich bei den Cyprinus-Embryonen unabhängig von der knorpeligen Anlage der occ. lateralia als primär verknöchernde unpaare Bildung entstehen. Wenn wir also vorläufig nur auf grund

morphologischer Ähnlichkeit die Homologie dieser Vorsprünge bei den Clupeiden und Cypriniden annehmen, so können wir weiter fragen, wie sich die Sache mit dem cavum sinus imparis bei den Clupeiden verhält. Ich will hier nur andeuten, daß es nicht schwer fällt, sich die Entstehung des cavum sinus imparis bei den Cypriniden im Zusammenhang mit der stärkeren Ausbildung des basioccipitale zu erklären. Die übrigen Verhältnisse sind denen bei den Clupeiden ganz gleich, nur erscheint der Winkel, den die beiden flügelartigen Vorsprünge einschließen, gestreckt (etwa wie es bei *Cl. Sprattus* der Fall ist), und durch den vergrößerten Abstand der distalen Ränder dieser Auswüchse von dem basioccipitale hat eine Vergrößerung des cavum sinus imparis zur Folge gehabt.

Ich schließe damit diese Schilderung meiner Befunde, die ich an dieser Stelle nur ganz kurz darstellen konnte. Ich hoffe, eine ausführlichere Abhandlung über diesen Gegenstand in nächster Zukunft vorlegen zu können.

Aus dem zoologischen Institut der Universität Lemberg.

Verzeichnis der zitierten Arbeiten.

- 1) E. H. Weber. De aure et auditu hominis et animalium. Pars I: de aure animalium aquatiliium. Lipsiae 1820.
- 2) G. Breschet. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organe de l'ouïe des poissons. [Mémoires présentés par divers Savants à l'Académie Royale des Sciences. Tome V, 1838. Paris].
- 3) C. Hasse. Das Gehörorgan der Schildkröten. [Anat. Stud. herausg. von Hasse. Leipzig 1873].
- 4) — Das Gehörorgan der Fische [ibid.].
- 5) — Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische [ibid.].
- 6) — Die Lymphbahnen des inneren Ohres der Wirbeltiere [ibid.].
- 7) G. Retzius. Das Gehörorgan der Wirbeltiere. I. Das Gehörorgan der Fische und Amphibien. Stockholm 1881.
- 8) Ridewood. The air-bladder and ear of British Clupeoid Fishes. [Journ. Anat. Phys. London. Vol. 26. 1891].
- 9) — On the Cranial Osteology of the Clupeoid Fishes. [Proceedings of the Zoological Society of London. Vol. II. 1904].
- 10) J. Nusbaum. O stosunku ucha do pęcherza pławnego u ryb karpioiwatych. Lemberg. Kosmos, 1882.
- 11) — Entwicklungsgeschichte und morphologische Beurteilung der Occipitalregion des Schädels und der Weber'schen Knöchelchen bei den Knochenfischen (*Cyprinus Carpio*). Anat. Anz. Bd. XXXII. 1908.

- 12) S. Sidoriak. Przyczynę do znajomości wzajemnego stosunku ucha i pęcherza pławnego u ryb karpowatych i piskorzowatych. Kosmos, 1900.
- 13) Sterzi. Ricerche intorno alla anat. com. ed all'ontogenesi delle meningi. P. I. Meningi midollari. Atti del R. Istit. Veneto di Scienza, 1901.
- 14) K. Gegenbaur. Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1898—1901.
- 15) R. Krause. Entwicklungsgeschichte d. Gehörorganes [in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre, S. 91].
- 16) C. v. Noorden. Die Entwicklung des Labirynthes bei Knochenfischen. [Arch. f. Anat. u. Entwicklgesch. v. His u. Braune], 1883.
- 17) Sagemehl. Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische. IV. Das Cranium der Cyprinoiden. [Morphol. Jahrb. Bd. 17, 1891].

Erklärung der Abbildungen (Tafel I).

Fig. 1. Querschnitt (parallel zur Sagittalebene des Körpers) durch die linke bulla anterior mit dem anliegenden Ohrlabyrinth von *Alosa vulgaris*. Ru — recessus utriculi; S. p. U. — Spatium perilymphaticum utriculi mit Ps. — pars superior bullae durch die Querspalte kommunizierend, P. i. b. — pars inferior bullae von dem Ps durch die elastische Scheidewand — Sept. vollkommen getrennt. M — das „spindelknorpelige“ Gewebe der Labirynthwand und der perilymphatischen Räume und Kanäle. N — nervus. (Reichert Ok. 4, Syst. 3, Zeichenapp. Abbe).

Fig. 2. Querschnitt durch die Gewebemasse, die die Wände der Lymphräume des Ohres bildet. Der Übergang des Perimeningealgewebes in den „Spindelknorpel“. v. — Blutgefäße (Reichert Ok. 4, S. 6, Zeichenapp. Abbe). *Alosa vulgaris*.

Fig. 3. Querschnitt durch die beiden subcerebralen Kanäle. Dpi U. — ductus perilymphaticus inferior utriculi, Dpi S — ductus perilymphaticus inferior sacculi. *Alosa vulgaris* (Reichert Ok. 1, Syst. 3, Zeichenapp. Abbe).

Fig. 4. Längsschnitt durch die bulla ossea anterior von *Alosa vulgaris*.

Ps — pars superior s. lymphatica, Pi — pars inferior, vn — vesica natatoria (bulla membranacea), Sept — elastische Scheidewand.

Fig. 5. Ein Teil des Querschnittes durch den Kapselwandknochen, Die Kanälchen und das aus ihnen heraustretende Faser-Gewebe der Scheidewand. *Alosa finta* (Reichert Ok. 1, Syst. 8, Zeichenapp.).

Fig. 6. Der hintere Abschnitt des Schädelbodens von *Sardinella aurita*.

Ps — flügelartige Vorsprünge an dem basioccipitale. F. au. — foramen(?) auditivum, b. a. — bulla anterior, b. p. — bulla posterior [c. 6-fach vergrößert].

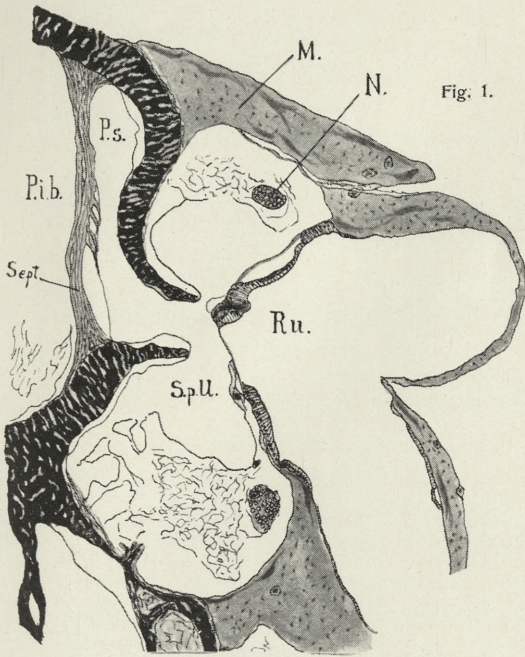


Fig. 1.

Fig. 2.

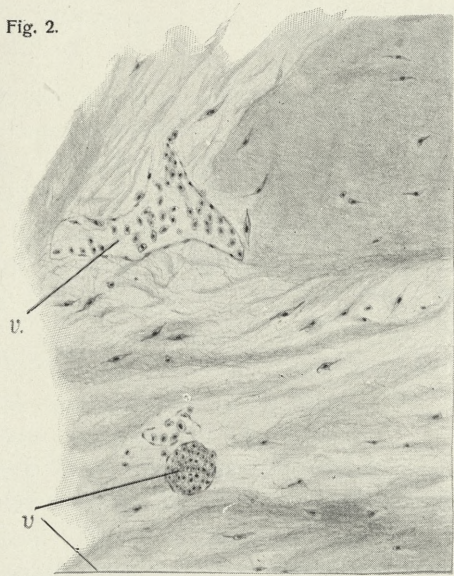


Fig. 3.

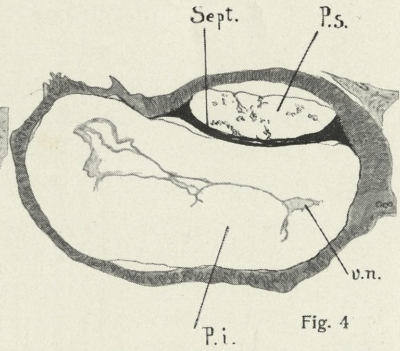
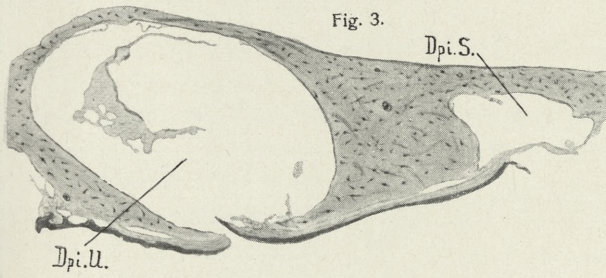


Fig. 4

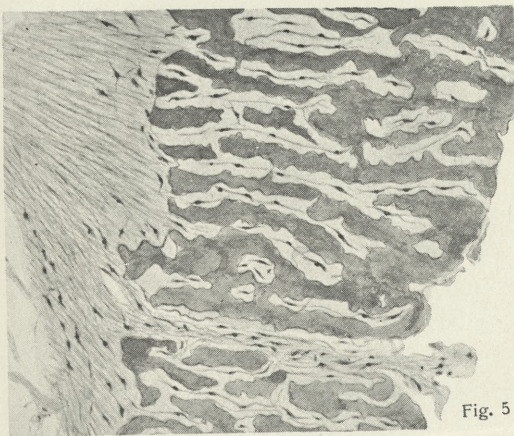


Fig. 5

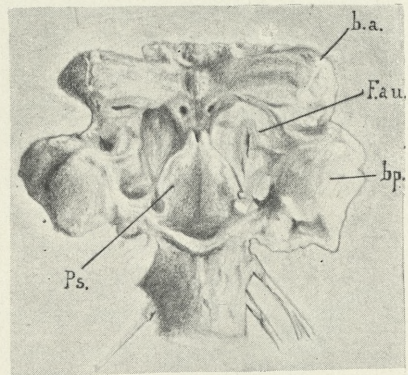


Fig. 6

A. Tysowski.

DRUKARNIA UNIwersYTETU JAGIELLONskiego W KRAKOWIE.



5. *O wymoczkę pasorzytniczym Chilodon hexastichus nov. spec., wraz z uwagami nad powstawaniem bańki odżywczej i podziałem komórki. — Chilodon hexastichus nov. sp., ein auf Süßwasserfischen parasitierendes Infusorium, nebst Bemerkungen über Vakuolenhautbildung und Zellteilung.* Mémoire de M. E. KIERNIK, présenté par M. H. Hoyer m. c.

Einleitung.

In den letzten zwei Jahren war ich mit Inanitionsuntersuchungen an Fischen beschäftigt, die ich zu einem ganz speziellen Zwecke unternommen hatte. Die Resultate dieser Untersuchungen sollen in einer anderen Abhandlung veröffentlicht werden. Da aber die vorliegende Arbeit ihren Ursprung indirekt diesen Untersuchungen verdankt, so muß ich hier einiges, was mit dem uns beschäftigenden Thema im Zusammenhange steht, erwähnen.

Die Fische, mit denen ich diese Untersuchungen angestellt hatte, lebten überhaupt und verhältnismäßig sehr lange, sobald das Wasser oft gewechselt wurde. Durchschnittlich kann man sechs Monate als die Grenze ihrer Widerstandsfähigkeit gegen Nahrungsmangel annehmen. In einigen Fällen bemerkte ich, daß die Fische zu früh abstarben. Sie gingen gleich am Anfang der angestellten Untersuchung zugrunde, also zur Zeit, als von Hungerstod und Erschöpfung noch gar keine Rede sein konnte. Eben diese Fische, und zwar die Schleien (*Tinca vulgaris*), mit welchen ich meistens experimentierte, zeigten vor dem Tode folgende Krankheitssymptome: Vor allem bedeckte sich die Haut mit einem bläulichen Belag; das Atmen war erschwert, was sich in krampfhaften Bewegungen der Kiemendeckel äußerte, bis endlich die Fische mit weit geöffneten Kiemendeckeln starben, was auf Erstickungstod hinzuweisen schien.

Anfangs vermutete ich, daß die Beschaffenheit des Krakauer Leitungswassers (vielleicht die ziemlich starke Alkaleszenz desselben), in welchem ich die Fische hielt, die Ursache des frühzeitigen Todes der Fische war. Einige Arten der von mir zu den Untersuchungen verwendeten Fische konnten in der Tat das Leitungswasser nicht vertragen und gingen in sehr kurzer Zeit zugrunde, und zwar schon nach einigen Stunden oder am nächsten Tage. Auch in diesen

Fällen konnte man Erstickungstod konstatieren. Am empfindlichsten erwiesen sich *Leuciscus rutilus* und *Cyprinus carpio*; Fische dagegen wie *Carassius vulgaris* und *Tinca vulgaris* vertrugen dieses Wasser am besten, da sie, wie ich oben schon erwähnt habe, ungefähr sechs Monate im diesem Wasser aushielten.

Diese Tatsache schließt also die Möglichkeit aus, die Beschaffenheit des Wassers als Ursache dieses frühzeitigen Hinsterbens der Fische anzunehmen. Wenn wir jedoch auch diese Eventualität annehmen, so bleibt noch das Auftreten des bläulichen Belags auf der Körperoberfläche der Fische unaufgeklärt. Darum suchte ich nach einer anderen Ursache, die diese beiden krankhaften Erscheinungen erklären könnte.

Die Sektion der Fische ergab keine Resultate. Die inneren Organe zeigten keine makroskopisch sichtbaren Veränderungen; es ließen sich weder Flecken, noch Hyperämien des Darmes, der Leber, noch der Milz feststellen. Die Untersuchung des Blutes, sowohl im fixierten, wie im frischen Zustande gab ebenfalls keine bestimmten Resultate.

Bei Untersuchungen des Blutes der Schleien fand ich in einigen frischen Präparaten ein Infusorium aus der Familie der Chilodontinen, dessen Anwesenheit im Blute mir jedoch stark verdächtig erschien. Da aber dieses Infusorium die ganz typische Organisation seiner Familie besaß und keine Merkmale aufwies, die auf ein entoparasitäres Leben dieser Form schließen lassen konnten, so mußte ich mit voller Sicherheit annehmen, daß es sich in diesem Falle nur um eine unvorsichtige Anfertigung der Präparate handle, und zwar daß das Infusorium durch Außerachtlassung der nötigen Vorichtsmaßnahmen von außen ins Präparat eingeführt wurde. Die weiteren, mit aller Vorsicht angestellten Untersuchungen bestätigten diese Annahme vollständig, belehrten mich aber zugleich, auf welche Weise und von wo die Infusorien ins Blut gelangt waren. Den Aufenthaltsort dieser Ciliaten entdeckte ich in den Kiemen, und zwar in den Räumen zwischen den Kiemenblättern, wo die Infusorien in ganzen Massen zu finden waren. Jedoch diese Organismen beschränkten sich durchaus nicht auf die Kiemen, sondern es war manchmal die ganze Haut mit denselben bedeckt.

Der Aufenthalt der Infusorien auf der Haut scheint die Schleimdrüsen zu stärkerer Sekretion zu reizen und, indem der Schleim auf der Oberfläche des Fischkörpers erstarrt, überzieht er die ganze

Haut, und es bildet sich eine Hülle einer matten Substanz von sehr zäher Konsistenz, welche eben jenen charakteristischen bläulichen Belag bildet¹⁾.

Auf diese Weise entdeckte ich nun die eigentliche Ursache dieser Krankheit der Fische und begann auch das Verhältnis des Infusoriums zu dem von ihm befallenen Tiere näher zu studieren. Denn wenn man sich auch den bläulichen Belag auf der Haut der Fische sehr einfach als Folgeerscheinung der durch die herumkriechenden Infusorien hervorgerufenen Reizung denken kann, so sind dennoch die Erstickungserscheinungen der Fische durch die bloße Feststellung der Infusorien in den Kiemen gewiß noch nicht genügend erklärt. Diese Erscheinungen können ja auch auf verschiedene andere Ursachen zurückgeführt werden. Durch massenhafte Anhäufung der Infusorien in den Zwischenblätterräumen der Kiemen kann der Sauerstoffzutritt gehemmt und auf diese Weise der Gasaustausch verhindert werden. In diesem Falle würde den Infusorien nur eine passive Rolle zufallen. Andererseits könnte man auch an eine aktive Rolle derselben denken, nämlich, wenn sie das Kiemen Gewebe vernichteten.

Bevor ich aber auf diese Frage näher eingehe, will ich mich vorerst mit dem Körperbau des Infusoriums selbst befassen und dabei die bezügliche Literatur berücksichtigen.

Morphologischer Teil.

a) Systematische Stellung des *Chilodon hexastichus*.

Im Jahre 1902 beschrieb Moroff (8) eine neue Infusoriumart aus der Familie der Chilodontinen, die er *Chilodon Cyprini* nannte, weil dieses Infusorium sich als eine parasitäre Form der „Karpfen und der karpfenartigen Fische“ erwies. Die durch diese Form hervorgerufenen Krankheitserscheinungen sind den von mir oben beschriebenen ganz ähnlich, so daß man deren Identität mit der Moroffschen vermuten könnte. Der Vergleich der Organisations-

¹⁾ Es mag hier noch bemerkt werden, daß die Reizung der Haut durch die Anwesenheit einer anderen parasitären Infusoriumart noch gesteigert wird, nämlich durch die von Wallengreen beschriebene *Cyclochaeta Domergui*, welche einen ganz eigentümlichen Körperbau besitzt und mit einer Vorrichtung zur Anheftung an der Haut der Fische versehen ist, die einer Dornenkrone ganz ähnlich ist.

verhältnisse der beiden Formen belehrte mich jedoch, daß wir es zwar mit zwei Formen derselben Familie, aber mit verschiedenen Arten zu tun haben.

Ich war daher gezwungen, der von mir untersuchten Form einen neuen Speziesnamen zu geben, und zwar wählte ich den Namen „*Chilodon hexastichus*“, weil sie auf der ventralen Seite des Körpers jederseits sechs bogenförmig verlaufende Cilienstreifen besitzt. Bei *Chilodon Cyprini* Moroff ist die ganze ventrale Körperseite mit Cilien versehen, welche in längsverlaufenden Reihen angeordnet, beiden Rändern des dorsoventral abgeflachten Körpers fast parallel verlaufen. Da aber in der Familie der Chilodontinen die Anordnung der Cilienstreifen ein systematisches Merkmal bildet, so glaube ich mit Recht die von mir untersuchte Spezies als von der Moroffschen verschieden ansehen zu dürfen. Aber auch die äußere Körperform des *Chilodon hexastichus* gleicht nicht derjenigen des *Chilodon Cyprini*. Während nämlich Moroff eine herzförmige oder blattähnliche Form für *Chilodon Cyprini* angibt, nähert sich *Chilodon hexastichus*, was seine Gestalt betrifft, den anderen Repräsentanten dieser Gruppe, wie *Chilodon uncinatus*, oder der von Maier beschriebenen aber nicht näher bezeichneten Chilodonspezies. Maier betrachtet übrigens die von ihm untersuchte Spezies entweder als eine neue Art oder nur als eine Varietät des *Chilodon uncinatus*. Es ist auch möglich, daß der von mir beschriebene *Chilodon hexastichus* keine distinkte und konstante Art bildet. Man könnte die von Moroff und mir untersuchten Arten, insbesondere, wenn man das Verhältnis dieser Infusorien zu den von ihnen befallenen Fischen im Auge behält, als zwei Varietäten einer und derselben Art ansehen. Das ist aber nur dann möglich, wenn wir von der Annahme ausgehen, daß die Körpergestalt und die Zahl der Cilienstreifen ein veränderliches Merkmal bilden und daß die Zahl der Cilienstreifen des *Chilodon hexastichus* noch in den Grenzen der individuellen Variation ihrer Art liegt.

Eine solche Anschauung ist wohl möglich und verliert ihren Verwahrungskarakter, besonders wenn man die Resultate der planktonischen Untersuchungen von Zacharias über *Hyalodaphnia* und *Bosmina* und die Lauterborn's über *Annurea cochlearis* berücksichtigt. In allen diesen Fällen handelt es sich um sehr große morphologische Veränderungen der genannten Organismen, die wir als Saisondimorphismus oder Cyclomorphose bezeichnen. Es ist also

möglich, daß diese morphologischen Abweichungen, die wir beim Studium der letztgenannten Chilodonarten kennen gelernt haben, durch verschiedene äußere Einflüsse hervorgerufen sind und wir es in dem uns interessierenden Falle mit einem Polymorphismus derselben Form oder wenigstens mit verschiedenen Varietäten derselben Art zu tun haben.

Da aber unsere Kenntnis der Oscillationsbreite der morphologischen Merkmale bei dieser Form noch zu gering ist, um diese Frage endgültig zu entscheiden, glaubte ich mit gutem Grund, die von mir beschriebene Form — sollte dies nur einstweilen gültig sein — von den übrigen bekannten Formen abtrennen zu dürfen und als eine neue Art unter dem Namen *Chilodon hexastichus* zu beschreiben, und zwar umso mehr, da ich gegen die Richtigkeit der Moroff'schen Beobachtung und Beschreibung keinen Zweifel erheben kann.

Die Unterschiede zwischen diesen beiden Formen können aber auch durch ökologische Verhältnisse hervorgerufen sein, indem die eine Art auf *Cyprinus carpio*, die andere auf *Tinca*- und *Carassius*-arten lebt, zumal da die Lebensweise dieser Fische auch verschieden ist. Daß verschiedene Nahrungsverhältnisse wirklich eine morphologische Abweichung vom normalen Typus bewirken können, belehren uns zwei Fälle, von denen wir den einen Maupas, den anderen Fauré-Frémiet verdanken. Maupas (5) gibt an, daß er bei dem hypotrichen Infusorium *Onychodromus grandis* eine große Varietät erzielte, wenn er demselben große Ciliaten als Nahrung verabreichte, daß hingegen bei Ernährung mit kleinen Infusorien eine kleine Varietät resultierte. Diese letztere unterschied sich aber nicht nur in bezug auf die Größe des Körpers, sondern auch in bezug auf die Zahl und Anordnung der Cirren und Cilien. Fauré-Frémiet (2) erhielt wiederum eine Umwandlung der *Vorticella microstoma* in *Vorticella hians* und umgekehrt, indem er die Ernährungsbedingungen veränderte. Auf animalischem Nährboden erschienen immer Vorticellinen der Art *hians*, dagegen war *Vorticella microstoma* nur auf vegetabilischer Kost zu finden. Waren einmal in der Kultur Individuen der ersten Art anwesend, so konnte man sie durch Verabreichung vegetabilischer Nahrung in *Vorticella microstoma* direkt umwandeln.

Trotzdem verharre ich aber auf meinem Standpunkt gegenüber der von mir beschriebenen Form, da in nachfolgender Beschreibung noch andere Unterschiede hervorgehoben werden, die diese Tren-

nung des *Chilodon hexastichus* von anderen Chilodonarten begründen können.

Chilodon hexastichus bildet also eine besondere Art der Gattung *Chilodon*, welche als Unterfamilie der *Chilodontinen* und als Familie der *Chlamyodonten* zu der Ordnung der *Gymnostomata* gehört.

b) Methodisches.

Der größte Teil meiner Beobachtungen wurde auf frischem und lebendem Materiale gesammelt. Auf fixierten und gefärbten Präparaten kontrollierte ich nur die Ergebnisse der letzteren. Die Präparate dienten mir aber auch zum Studium der feineren Bauverhältnisse, speziell des Baues und der Veränderungen des Makronucleus. Zu diesem Zwecke fixierte ich die Infusorien auf Deckgläschen, wohin ich sie mit einer Pipette aus der Kiemenhöhle übertrug. Um das Verhältnis der Infusorien zu den Kiemen zu studieren, habe ich kleine Stücke der Kiemenblätter fixiert, in Paraffin eingebettet, in Schnittserien zerlegt und gefärbt. Handelte es sich um Fixieren der Infusorien auf Deckgläschen, so benützte ich Osmiumsäuredämpfe, Flemming'sche Flüssigkeit, eine in physiologischer Kochsalzlösung konzentrierte Sublimatlösung und zum Fixieren der ganzen Kiemenstücke ein Gemisch von Sublimat und 3% Salpetersäure im Verhältnis von 2:1. Auf diese Weise wurde nicht nur gleichzeitig fixiert, sondern auch das Skelett der Kiemen entkalkt, wodurch das Material nicht zu lange in so starken Flüssigkeiten wie Fixierungs- und Entkalkungsmitteln zu liegen brauchte. Zum Färben gebrauchte ich Safranin mit Wasserblau, Hämatoxylin nach Delafield, Eisenhämatoxylin nach Heidenhain, aber auch die Färbungsmethode nach Giemza, Romanowski u. a.

c) Körperbau des *Chilodon hexastichus*.

Auf Grund der Beobachtungen, die ich mit oben genannten Methoden gesammelt hatte, läßt sich folgendes Bild des Baues von *Chilodon hexastichus* entwerfen.

Chilodon hexastichus hat einen dorsoventral abgeflachten Körper, infolgedessen erinnert er, von der Seite betrachtet, an einen Laib Brot. Die ventrale Seite ist flach und bewimpert, die dorsale gewölbt, cilienfrei. Im lebenden Zustande hat er, von oben gesehen, eine ovale Gestalt, die nur an einer Stelle, dort wo sich die beiden Cilienstreifen nahe der Öffnung des Reuseapparates treffen, in einen

kurzen Schnabel ausgezogen ist. Diesen Teil des Körpers des *Chilodon* wollen wir auch als den vorderen bezeichnen (Fig. 1). Die Gestalt des *Chilodon hexastichus* ist aber keineswegs konstant, da sein Körper zu metabolischen Bewegungen befähigt ist. Das Infusorium nimmt nämlich einmal an Länge zu, einmal wiederum ab und bildet bald ein stark längsgezogenes Oval, bald eine kreisförmige Scheibe. Man kann unter den zahlreichen Gestaltformen, die dieses Infusorium annehmen kann, auch herzförmige finden, die

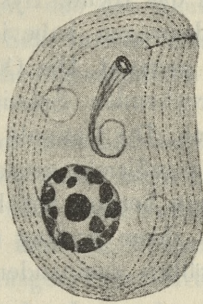


Fig. 1.

sehr an die von Moroff als *Chilodon cyprini* beschriebene Gestalt erinnern.

Auf fixierten Präparaten kann man zwar fast alle die Formen finden, doch überwiegt darunter die Gestalt einer ovalen Scheibe. Wir können also als Prototypus der Chilodongestalt eine ovale Scheibe annehmen, deren lange Achse 42—54 μ und die kurze 34—42 μ beträgt.

Die Struktur des Plasmas von *Chilodon hexastichus* erscheint nicht so kompliziert, wie wir sie bei manchen anderen Ciliaten, z. B. *Paramoecium* u. a. finden. Man kann hier zwar auch das Ekto- und Entoplasma unterscheiden, doch fehlt in dem ersteren die Schichtung in Pellicula, Alveolar- und Kortikalplasma. Den Körper des *Chilodon hex.* umhüllt nur die Cuticula, unter welcher ein schmaler Streifen hyaliner, homogener Substanz liegt. Das bis zu diesem hyalinen Saum reichende Entoplasma besitzt sowohl im Leben, wie in fixierten Präparaten einen feinkörnigen Bau. Im Entoplasma liegen beide Kerne (Macro- und Micronucleus), zwei Sekretionsvakuolen und der Reuseapparat.

Bevor wir uns mit diesen einzelnen Bestandteilen beschäftigen, wollen wir zunächst noch bei der Cuticula verweilen.

Diese den ganzen Körper bedeckende Hülle ist unter dem Mikroskope sehr gut zu sehen und läßt bis auf den mit Cilien besetzten ventralen Teil keine feinere Struktur erkennen. Wie erwähnt, laufen die Cilien bogenförmig in Streifen angeordnet zu beiden Seiten des Kernes und schließen ein cilienfreies mittleres Feld ein. In dem vorderen in einen Schnabel ausgezogenen Teile des Körpers vereinigen sie sich unter Abknickung, im hinteren Teile dagegen gehen sie fast unmittelbar ineinander über.

Sowohl das linke wie das rechte System setzt sich aus sechs Cilienreihen zusammen; deswegen habe ich auch die untersuchte Form *Chilodon hexastichus* genannt. Die Cilien liegen in tiefen Furchen, die man auf entsprechenden Schnitten durch den Ciliatenkörper sehr gut sehen kann. Die Cuticula ist auf Querschnitten im Gebiete der Cilienreihen sägeförmig gezackt. Aus dem Boden der Zackentäler ragen die Cilien hervor, welche in den im Entoplasma liegenden Basalkörperchen ihren Anfang nehmen. Die Anordnung der Cilienzonen, ihr Verhältnis zueinander ist aus der Figur 1 zu ersehen.

Die Cuticula, die, wie wir gesehen haben, außer diesen zackenförmigen Ausbuchtungen keine deutlich sichtbare Struktur besitzt, ist, wie weiter näher ausgeführt werden soll, als die äußere, oberflächliche und verdichtete Schicht des eigentlichen Protoplasmas aufzufassen.

Da das Kortikalplasma fehlt, so sind auch keine Trichocysten vorhanden. Statt dessen kommt bei den Chilodontinen ein Gebilde vor, das nach den Anschauungen der Autoren, die sich mit diesen Fragen beschäftigt haben, den Trichocysten homolog sein soll. Das ist der Reuseapparat, der als fixe Basis dem Cytopharynx dieser Infusorien dient. Der Reuseapparat besteht aus mehreren, in unserem Falle aus achtzehn Stäbchen, die kreisförmig angeordnet, ein trichterförmig sich verschmälerndes Gebilde darstellen. Der Eingang des Reuseapparates hat, von oben gesehen, die Gestalt eines doppeltkonturierten Ringes, auf welchem in regelmäßigen Abständen radiär angeordnete, mit der Heidenhain'schen Methode sich stark tingierende Streifen liegen, welche den oberen Querschnitt der einzelnen Stäbchen repräsentieren. Die Anwesenheit der Widerhacken, welche Stein im Reuseapparate der Chilodontinen beschreibt, konnte ich in keinem einzigen Falle konstatieren. Deswegen halte ich die Ansicht Bütschli's in dieser Beziehung für

wahrscheinlicher. In seinem großen Werke über die Protozoen äußert sich Bütschli über die Meinung Stein's folgendermaßen: „Das, was er (Stein) als Häckchen deutet, edürfte sicher nur die Flächenansicht (Querschnitt) der Oralenden der Stäbchen sein“.

Die Stäbchen des Reuseapparates nähern sich im weiteren Verlaufe immermehr der langen Achse des ganzen Apparates, so daß sie einen Trichter bilden, dessen Ende spiral nach oben aufsteigend, dem ganzen Apparate die Gestalt eines am Ende gewundenen Hornes gibt. Mir scheint aber, daß der Reuseapparat nur im Ruhezustande diese Gestalt hat. Sein innerer Abschnitt kann sich nämlich im Augenblicke der Nahrungsaufnahme auch ziemlich stark erweitern und ausstrecken.

Der Reuseapparat, der normalerweise bis in die Gegend des Macronucleus reicht, kann auch seine Lage verändern, indem er mehr in die Tiefe dringt oder nach außen gedrängt wird. In einem Falle aber habe ich auf fixierten Präparaten beobachtet, daß der Reuseapparat soweit hinausgedrängt wurde, daß er nur mit seinem spiralen Ende im Körper des Infusoriums steckte.

Die zwei Exkretionsvakuolen liegen in der Längsachse des Körpers einander gegenüber, die linke in dem oberen oder vorderen, die rechte in dem unteren oder hinteren Körperabschnitt, wenn wir das Infusorium von der Bauchseite, d. h. von der mit Cilien bedeckten Körperseite betrachten. Diese Vakuolen sind ganz konstante Gebilde, und nehmen immer dieselbe Lage im Körper dieses Infusoriums ein, so daß man sie auch als ein systematisches Merkmal des *Chilodon hexastichus* und der ihm verwandten Arten betrachten kann. Die Vakuolen sind stets von einer deutlich sichtbaren Membran umschlossen. Kontraktile Elemente waren an denselben nicht zu finden.

Im Gegensatz zu den Exkretionsvakuolen, die wie gesagt, ganz konstant auftreten, sind die Nahrungsvakuolen für diese Form sehr selten und schwer auffindbar. Wenn man aber eine größere Menge von Individuen, sei es im Leben oder im fixierten Zustande betrachtet, so findet man stets solche, die eine Nahrungsvakuole besitzen. Die Ernährungsvakuole ist viel größer, als die Exkretionsvakuolen und ist vom Entoplasma des Infusoriumskörpers durch eine sehr deutliche Membran abgegrenzt.

Das inkonstante Auftreten der Nahrungsvakuole steht im Zusammenhange mit der Ernährungsweise dieser Infusorien; wir müssen

uns also hier mit dieser Frage ein wenig eingehender befassen, wenn wir uns Klarheit über die Erscheinung des temporären Auftretens der Vakuolen verschaffen wollen. Die ganze Ernährungsfrage des *Chilodon hexastichus* verdient aber um so größeres Interesse, da wir dieses Infusorium als einen direkten oder indirekten Krankheitserreger der Fische ansehen müssen und uns nur die Art des Verhältnisses zwischen diesem Infusorium und dem von ihm befallenen Organismus auf diese Frage Antwort geben kann.

Auf Grund der Qualität der Nahrung und der Art und Weise der Nahrungsaufnahme trennt Bütschli (1) die Ciliaten in zwei Kategorien. „Die erste Kategorie umfaßt alle Ciliaten mit einfacher Mundstelle, Mundspalt oder unbewimpertem Schlund. Es gehören demnach hieher sämtliche Euehelinen, Trachelinen und Chlamydodonten. Alle diese Formen verschlingen relativ ansehnliche, z. T. sogar sehr große Nahrungskörper, welche sie durch eine Art Schlingprozeß aufnehmen, wobei sie Mund und Schlund gewöhnlich sehr erweitern.

Zu der zweiten Kategorie gehören im allgemeinen sämtliche übrigen Ciliaten, deren Mund und Schlund Wimperorgane verschiedener Art zur Einstrudlung der Nahrungskörper besitzen, bei welchen der Mund und Schlund auch fast dauernd offen steht, so daß der ununterbrochene Nahrungsstrom, welchen die Wimperorgane erzeugen, d. h. Wasser samt kleineren oder auch größeren Nahrungskörpern fortgesetzt durch den Schlund in das Endoplasma getrieben wird..... Das Hauptmerkmal dieses Modus der Nahrungsaufnahme ist jedoch, daß stets erhebliche Wassermengen mit der Nahrung aufgenommen werden, letztere also wohl immer gleich in Nahrungsvakuolen liegt, welche aus dem gleichzeitig eingetretenen Wasser entstehen.“

Wenn wir also diese Einteilung der Ciliaten annehmen, so müssen wir vom morphologischen Standpunkte aus den *Chilodon hexastichus* der ersten Kategorie zurechnen. Das Vorhandensein des Reuseapparates als eines stets auftretenden, den Cytopharynx unterstützenden Gebildes ist ja neben anderen peristomalen Apparaten, die bei den übrigen Ciliaten vorkommen, das morphologische Merkmal dieser Gruppe. Deswegen finden wir auch bei Bütschli unter anderen Familien die zu dieser Kategorie gehören, auch die Familie *Chlamydodonta* erwähnt, in welcher die Chilodontinen eine Unterfamilie bilden.

Vom dem ernährungs-physiologischen Standpunkte aus charakterisiert sich wiederum diese Gruppe durch Aufnahme von größeren Nahrungskörpern. Als solche Nahrungskörper hat man Algen, Flagellaten und Ciliaten zu verstehen, die dieser Gruppe wirklich als Nahrung dienen. Als Beispiel eines Infusoriums dieser Gruppe wäre *Prorodon ovum* zu erwähnen. Die Bakterien dagegen sind kleine Nahrungskörper, die mit dem Wasserstromen aufgenommen werden und die Nahrung der zweiten Kategorie der Ciliaten liefern. Auf diese Weise ernährt sich z. B. *Paramoecium* u. a.

Die Ernährungsweise wird auch bei *Chilodon hexastichus* entscheiden, in welche von den beiden Kategorien wir ihn einreihen werden.

Nun muß ich betonen, daß ich trotz sehr langen und genauen Untersuchungen niemals gesehen habe, daß dieses Infusorium Algen, die doch in großen Mengen in der Kiemenhöhle vorkommen, Flagellaten oder andere Ciliaten verspeist hätte, während ich feststellen konnte, daß sich die Infusorien immer in größerer Anzahl an den Stellen der Kiemen ansammeln, wo man größere Anhäufungen von Bakterien begegnet. Diese Stellen lieferten mir eben das reichste Beobachtungsmaterial. Die Bakterien bilden also unstreitig die wichtigste Nahrung dieses Infusoriums, obwohl es nicht ausgeschlossen ist, daß es sich auch von den Sekreten der Haut und der Kiemen-drüsen ernähren kann. Hauptsächlich ist dabei, daß das Tier nur kleine Nahrungskörper verspeist und nach der Bütschli'schen Einteilung der zweiten Kategorie zugerechnet werden muß. Diese intermediäre Stellung, welche *Chilodon hexastichus* im Verhältnis zu den Bütschli'schen Kategorien einnimmt, kann man sich auf diese Weise erklären, daß das Infusorium, welches zur Familie freilebender, d. h. nicht parasitisch oder symbiontisch lebender Formen gehört, in den Zustand der Abhängigkeit von einem anderen Wesen übertritt¹⁾. *Chilodon hexastichus* besitzt also noch dieselben morphologischen Merkmale, wie andere Arten dieser Familie, seine Lebensweise ist aber den Bedingungen gemäß, in welchen er lebt, etwas abgeändert. Die Änderung der neuen Lebensweise wird dadurch veranlaßt, daß sich derselbe auf eine ganz bestimmte Nahrung

¹⁾ Die Art dieser Abhängigkeit wollen wir hier nicht berühren, da wir an einem anderen Orte noch Gelegenheit dazu haben werden.

beschränkt, was den ersten Schritt zur obligatorischen Symbiose oder zum Parasitismus bildet.

Die zweite Kategorie der Ciliaten charakterisiert sich ferner nach Bütschli durch Anwesenheit der Ernährungs- vakuole. Da auch die Nahrungsweise des *Chilodon hexastichus* derjenigen der zweiten Kategorie entspricht, so wird auch das Auftreten der Vakuole bei diesem Infusorium verständlich.

Daraus ergibt sich also, daß *Chilodon hexastichus* eine vermittelnde Stellung einnimmt, da er morphologisch der ersten, physiologisch der zweiten Kategorie der Bütschli'schen Einteilung entspricht.

In dem oben angeführten Bütschli'schen Zitate lesen wir, daß infolge des mit der Nahrung aufgenommenen Wassers, die Nahrung „wohl immer in Nahrungsvakuolen liegt, welche aus dem gleichzeitig eingetretenen Wasser entstehen“. Aus diesen Worten, die für die ganze Frage der Vakuolenentstehung nicht ohne Bedeutung sind, kann man eine doppelte Folgerung ziehen, erstens, daß die Nahrungsvakuole ein inkonstantes Gebilde sein muß, und zweitens, daß sie durch das aufgenommene Wasser gebildet wird. Während aber die erste Konsequenz mit den Verhältnissen, die wir an *Chilodon hexastichus* gefunden haben, vollkommen übereinstimmt, ist die andere etwas zu allgemein gehalten. Zur Charakteristik der Ernährungs- vakuole des *Chilodon hexastichus* gehört nämlich die Vakuolenmembran. Diese Vakuolenmembran muß sich jetzt im Augenblicke der Nahrungsaufnahme bilden, und zwar dann, wenn die Nahrung mit dem Wasserströme durch den vom Reuseapparat gestützten Cytopharynx hindurchgetrieben wird, sie muß aber andererseits in dem Augenblicke, wenn die verdauten Nahrungskörper durch die Cytopyge nach außen ausgeschieden werden, verschwinden.

Das Verhalten der aufgenommenen Nahrung stellt sich, unter dem Mikroskope gesehen, folgendermaßen dar. Die Nahrung, die mit dem Wasserströme aufgenommen wird, passiert den Cytopharynx und dringt in das Entoplasma ein. Im Augenblicke des direkten Kontaktes mit dem letzteren wird sie von einer Membran eingehüllt und dadurch von dem Körper des Infusoriums abgeschlossen. Während des ganzen Verdauungs- und Resorptionsprozesses ändert die Vakuole fortwährend ihre Lage, bis sie zur Cytopyge gelangt und hier ihren Inhalt entleert. Die im Körper des Infusoriums nach

der Entleerung verbleibende Membran verschwindet dann nach einiger Zeit vollständig.

Wenn wir nun die Frage entscheiden wollen, wie alle die Vorgänge zustande kommen, die in der Vakuole und bei deren Bildung sich abspielen, so sehen wir sofort ein, daß wir mit der bloß beobachtenden und beschreibenden Methode nicht weit kommen können, sondern daß wir vielmehr zur Aufklärung dieser Erscheinungen die Resultate der experimentellen Untersuchungen und speziell der Untersuchungen über die Bildung und die Eigenschaften der s. g. organischen Membranen in Betracht ziehen müssen.

d) Entstehung der Vakuolenmembran.

Mit der Frage nach der Entstehungsart der Vakuolen haben sich bereits verschiedene Forscher wie de Vries, Pfeffer, Rhumbler u. a. beschäftigt. Nach Pfeffer (9) ist die Plasmahaut als verdichtetes Cytoplasma aufzufassen, gebildet durch Molekularänderungen in der Berührungsfläche des Protoplasmas mit einer anderen Flüssigkeit, welche durch die Wirkung der Oberflächenspannung hervorgerufen werden. Daß er aber diese Erscheinung nicht als einen rein physikalischen Vorgang auffaßt, ergibt sich aus seinen Äußerungen in der Arbeit „Zur Kenntnis der Plasmahaut u. s. w.“ S. 251.: „Daß aber die Plasmahaut kein einfaches physikalisches Oberflächenhäutchen sein kann, wie solches an der Grenzfläche homogener Flüssigkeiten entsteht, ist schon aus den Isolierungsversuchen zu entnehmen, welche mit dem Erstarren die Plasmahaut als eine feste Membran von meßbarer Dicke liefern“, und Seite 244: „.... daß die Plasmahaut nicht etwa einfach ein physikalisches Spannungshäutchen ist und daß die diosmotischen Verhältnisse nicht durch eine Ölschicht bedingt werden, wie es neuerdings von Quincke angenommen wird.“

Seit der Pfeffer'schen Arbeit ist aber eine Reihe von experimentellen Arbeiten erschienen, die uns ein helles Licht auf diese Vorgänge in der lebenden Zelle werfen können. Wir wollen daher im kurzen noch alles zusammenstellen, was wir über die Beschaffenheit und Entstehungsart der Vakuolenhaut wissen, und es in Einklang mit den experimentell erhaltenen Resultaten zu bringen versuchen.

Es ist eine längst bekannte Tatsache, daß nackte Protoplasma-massen sich von einem flüssigen Milieu durch einen Saum von hyalinem Plasma abschließen. Dieser hyaline Saum, auch Plasma-

haut genannt, muß aber hier von ganz besonderer Beschaffenheit sein, da er sich, wie das aus seinem Verhalten bei verschiedenen Beobachtungen hervorgeht, einmal wie eine feste Membran verhält, ein andermal aber Eigenschaften einer zähflüssigen Substanz erkennen läßt. Schon aus dem Grunde kann die Membranbildung nicht als einfacher physikalischer Vorgang aufgefaßt werden.

Diese Bemerkung bezieht sich aber auf die Cytoplasmahaut und nicht auf die Vakuolenmembran, die uns speziell in diesem Falle interessiert. Da aber die Bedingungen der Bildung der Vakuolenmembran, aus ihrem Verhalten zu urteilen, ähnlich sein können, so wurde die Bemerkung über die Entstehung der Cytoplasmahaut vorausgeschickt. Daß diese Anschauung auch von anderen Forschern geteilt wird, ergibt sich aus den Worten Pfeffers („Osmotische Untersuchungen“ S. 147.): „Nach den empirischen Erfahrungen wird eine Plasmamembran überall vorhanden sein, wo Protoplasma an eine andere wässrige Flüssigkeit stößt“. Diese Bemerkung kann sich implicite auch auf die Vakuolenhautbildung beziehen; übrigens wird diese Ansicht in einer anderen Arbeit desselben Verfassers „Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen etc.“ vielfach hervorgehoben.

Besonders wichtig sind Pfeffer's Experimente über die Bildung der künstlichen Vakuolenhaut mittels der Asparagin-, Vitellin- und anderer Kriställchen, die dem Myxomyceten *Chondrioderma difforme* einverleibt wurden. Im Augenblicke des Auflösungsprozesses der betreffenden Kriställchen bildete sich eine diese Kristalle mit Flüssigkeit einschließende Membran, also eine Art von Vakuole, die sich ganz wie eine natürliche verhielt. Pfeffer hat auch ein Zusammenfließen von künstlichen und natürlichen Vakuolen gesehen, ja sogar ein Zusammenfließen mit einer pulsierenden Vakuole.

Ähnliche Erscheinungen sehen wir bei Nahrungsaufnahme durch Infusorien und Amöben; auch in diesen Fällen wird die aufgenommene Nahrung von einer Membran umschlossen, die den Inhalt der so gebildeten Vakuole von dem Entoplasma trennt. Wir können also beide Erscheinungen so lange unter demselben Gesichtspunkte betrachten, als nicht bewiesen wird, daß die Membranbildung in protoplasmatischen Körpern auf verschiedenen Wegen zustande kommen kann.

Die Resultate der bisherigen Forschungen stimmen insofern

untereinander überein, daß die Membran sich nur dann bilden kann, wenn die zusammenstoßenden Flüssigkeiten heterogen sind. Diese Empfindlichkeit der Heterogenität der zusammenstoßenden plasmatischen Substanzen geht sogar so weit, daß zwei von verschiedenen Individuen herstammende Protoplasmamassen sich voneinander durch eine Membran trennen, dagegen zwei einem und demselben Individuum angehörende Massen, wie dies durch Jensen's Untersuchungen bestätigt wird, zusammenfließen.³ Hieher gehört auch die Beobachtung, die ich der weiter unten zitierten Arbeit von Metcalf entnehme und die von Höber gemacht worden sein soll: „Wenn ein Tropfen Protoplasmas von einer Protozoenspezies in ein anderes Individuum derselben Spezies eingebracht wird, so verliert er seine Persönlichkeit. Wenn er jedoch in ein Individuum einer anderen Spezies gebracht wird, so umschließt er sich mit einer Membran und bleibt unterschiedlich. Höber schreibt dies der Oberflächenspannung zu. Im ersten Falle sind die zwei Protoplasmamengen identisch, und es kann zwischen ihnen keine Trennungsfläche bestehen, diese beiden müssen sich folglich vermischen. Im zweiten Falle dagegen sind die beiden Protoplasmen chemisch verschieden und deshalb besteht an ihrer Trennungsfläche eine Oberfläche mit wohldefinierter Oberflächenspannung“.

Wir haben aber schon früher gesagt, daß man die Membranbildung nicht nur als eine physikalische Erscheinung auffassen darf, da die Membran als ein gut definierbares Gebilde auftritt, das man durch entsprechende Mittel isolieren kann (Rhumbler gelang dies mit KOH), während an der Berührungsfläche von zwei homogenen aber nicht mischbaren Flüssigkeiten keine morphologisch bestimmte Membran sich zu bilden pflegt. Die Festigkeit und Elastizität dieser Trennungsschicht soll nur ein Ausdruck der in dieser Schicht wirkenden Kräfte sein. Die Plasmahaut und Vakuolenmembran sind aber echte Membranen, deren wirkliche Existenz sehr leicht zu konstatieren ist, sowohl auf fixierten Präparaten oder noch besser, wie es Rhumbler durch seine Untersuchungen festgestellt hat, durch Einwirkung von verdünnter Kalilauge auf den Körper der *Amoeba verrucosa* (Fig. 15, 40, 48 in Rhumbler's Arbeit) (10).

Bei dieser Behandlung des Amöbenkörpers geht alles Entoplasma zugrunde und verschwindet gänzlich, es bleiben nur ektoplasmatische Bestandteile, und zwar sowohl das Hyaloplasma, das den ganzen Körper umhüllt, wie auch die Vakuolenmembran, die, wie wir

später sehen werden, dem Hyaloplasma homolog ist. Wir können daher das Verhalten der Vakuolenoberfläche nicht als den Ausdruck der dort wirksamen Kräfte rein physikalisch auffassen, denn die in oben geschilderter Weise nachgewiesene tatsächliche Existenz dieser Membran ist über jeden Zweifel erhaben. Da aber alles Entoplasma durch Behandlung mit Kalilauge verschwunden und nur das Ektoplasma und ihm verwandte Gebilde geblieben sind, so erscheint auch die für uns wichtige Schlußfolgerung Rhumbler's (a. a. O. S. 143): „daß eine chemische Differenz zwischen Ekto- und Entoplasma vorliegen muß“ ganz berechtigt. Und etwas weiter lesen wir: „Da nun das Ektoplasma aus der Substanz des Entoplasmas seinen Ursprung genommen hat, da sich aber das Ektoplasma von dem Entoplasma unterscheidet, so muß offenbar auch seine chemische substantielle Umwandlung mit den in das Ektoplasma eingetretenen Entoplasmasubstanzen vor sich gegangen sein. Diese chemische Umwandlung hat sich an der Oberfläche vollzogen, also da, wo der Amöbenkörper mit einem fremden Medium in direkte Berührung tritt. Nichts liegt näher als der Einwirkung des äußeren Mediums direkt diese Verdichtung zuzuschreiben“.

In welcher Weise das äußere Medium den verdichtenden Einfluß auf das Entoplasma ausübt, darüber äußert sich Rhumbler nicht. Die Antwort finden wir dagegen bei Metcalf „Über feste Peptonhäutchen auf einer Wasseroberfläche und die Ursache ihrer Entstehung“. Aus fünf Hypothesen, die zur Erklärung der Entstehung fester Membranen auf der Wasseroberfläche aufgestellt worden sind, kann die 4. und 5. Hypothese, wie es Metcalf getan hat, zu Hilfe genommen werden. Die Hypothese beruht auf zwei von Gibbs in seiner Abhandlung „Über das Gleichgewicht heterogener Substanzen“ (1876) aufgestellten Prinzipien. Von diesen besagt das eine, „daß ein gelöster Stoff, der die Oberflächenspannung seines Lösungsmittels vermindert, das Bestreben hat, sich in der Oberfläche anzusammeln“; das andere dagegen lautet: „Wenn die Stoffe einer Lösung fähig sind, eine chemische Umsetzung zu bewirken, die die Oberflächenspannung erniedrigen würde, so liegt eine Neigung zum Statthaben dieser Umsetzung vor“.

Dieses Prinzip wurde dann von einigen Forschern, wie Zawadzki, Benson, Ramsden und Metcalf experimentell bestätigt und zur Erklärung der Entstehung fester Oberflächenhäutchen herangezogen. Es stellte sich dabei heraus, daß Proteinlösungen die

sem Gesetz vollständig gehorchen, d. h., daß sie eben solche Substanzen sind, welche die Eigenschaft der Verminderung der Oberflächenspannung besitzen. Da aber das Protoplasma auch als eine Proteinlösung aufgefaßt werden muß, so müssen die entsprechenden Vorgänge in ihr demselben Prinzip unterworfen sein, und wir können daher annehmen, daß im Augenblicke des Zusammenstoßens des Plasmas mit einem nicht mischbaren, chemisch verschiedenen Körper aus dem ersteren gewisse Substanzen, die man allgemein als membranogene bezeichnen kann, in die Grenzfläche diffundieren und sich dort verdichten.

Ob jede beliebige Protoplasmapartie als Material zur Membranbildung dienen kann, oder ob speziell „membranogene“ Substanzen von dem Plasma abgeschieden werden, ist schwer direkt zu entscheiden. Ich möchte aber die erstere Behauptung schon aus dem Grunde als die wahrscheinlichere annehmen, da wir die Erscheinung der Membranbildung nicht als eine spezifische vitale Eigenschaft des lebenden Plasmas auffassen, sondern auf rein mechanische Umstände zurückführen. Daß eine solche Membran auch für die vitalen Vorgänge in der Zelle von besonderer Bedeutung ist, kann noch nicht als ein triftiger Einwand gegen die mechanische Auffassung der Entstehungsart der Membran gelten, denn meiner Meinung nach äußert sich das Leben oder, wenn man will, die „Vitalität“ nicht in speziellen Einrichtungen, die als materielles Substrat der Lebenserscheinungen dienen und durch physikalisch-chemische Faktoren hervorgebracht werden können, sondern in der harmonischen Beherrschung der ihr zu Gebote stehenden Mittel. Hier ist aber auch nicht der Ort, sich weiter darüber zu verbreiten.

Da jedoch das Protoplasma aus verschiedenen eiweißartigen Körpern besteht, welche auch verschiedenen Wert der Oberflächenspannungsverminderung haben, so werden sich auch in der Grenzfläche nur diese Stoffe ansammeln, die den größten Wert dieser Fähigkeit haben, wenn wir von ihrer Diffusionsgeschwindigkeit, sowie von den Verhältnissen absehen, die mit innerer Reibung im Zusammenhange stehen. Wir können also bis zum gewissen Grade von membranogenen Substanzen im Protoplasma sprechen, indem wir an denjenigen Bestandteil der lebenden Substanz denken, der bei der Einwirkung der Oberflächenspannungskräfte sich in eine feste aber umkehrbare Phase verwandeln läßt. In diesem Sinne könnte man diesen Theorien, welche die Existenz von gewissen

präformierten Membranbildnern im Protoplasma annehmen, auch gewissermaßen Recht geben.

Das heißt aber allerdings noch nicht die Anwesenheit solcher Membranbildner im Protoplasma, wie es die de Vries'schen Tonoplasten sind, anerkennen, und zwar deshalb nicht, weil die Unzulänglichkeit dieser Hypothese Pfeffer in seiner Arbeit nachgewiesen hat, ferner weil wir mit einer solchen Hypothese, die mit präformierten strukturellen Einheiten operiert, nicht viel weiter kommen können und dabei noch weitere Annahmen machen müssen, um die Erscheinung der Membranbildung verständlich zu machen ¹⁾. Bei solchen Untersuchungen handelt es sich gar nicht um die Erkenntnis der molekulären oder metastrukturellen Bauelemente der betreffenden Gebilde, es genügt vollkommen, wenn man die Bedingungen feststellen kann, unter welchen sie zustande kommen.

Da die von Metcalf gegebene Erklärung der Membranbildung von allen die beste ist und da sie auch andere Vorgänge, die wir weiter berühren werden, erklärt, so wollen wir uns an diese halten, von anderen möglichen Erklärungen absehen und jetzt zur Besprechung der gebildeten Vakuole übergehen ²⁾.

¹⁾ Bei diesem Suchen nach solchen speziellen strukturellen Teilchen, welche irgend eine Erscheinung uns erklären sollen, ist aber indessen immer ein logischer Fehler unvermeidlich, da wir ihnen solche Eigenschaften zuzuschreiben pflegen, welche die vorausgesetzte Annahme verlangt, ohne zu prüfen (was auch fast niemals, sogar indirekterweise, möglich ist), ob diese ihnen wirklich zukommen.

Wir begehen hier also einen Fehler, der in der Logik den Namen „Petitio principii“ trägt und welcher als charakteristisches Merkmal allen Präformations-hypothesen zu grunde liegt. Alle Bioblasten, Archiplasten, Plasome, Pangene, Biophoren u. s. w. besitzen solche Eigenschaften, die ihnen lediglich auf Grund dieses logischen Fehlers, den einzelnen Anschauungen der betreffenden Forscher gemäß, zugeschrieben werden. Es leuchtet aber ein, daß man sich in der Weise alles mit größter Genauigkeit erklären kann, denn man braucht nur solche metastrukturelle nichtempirische Einheiten anzunehmen und sie mit Eigenschaften auszustatten, welche der gebildeten Voraussetzung entsprechen. Übrigens glaube ich nicht, hier auf den Unterschied der in der Physik und Chemie eingeführten Begriffe der Atome und Moleküle und der biologischen Einheiten näher eingehen zu müssen.

²⁾ Ich will noch folgende Beobachtungen über die Bildung des hyalinen ektoplasmatischen Saumes erwähnen. Schaudinn hat bei *Trichosphaerium* und Doflein bei *Myxosporidien* beobachtet, daß das Ektoplasma durch Auspressung des Wassers aus der oberflächlichen Schicht zustande kommt. Ich glaube, daß diese Art der Bildung des Ektoplasmas in gar keinem Widerspruche mit der

Wie wir gesagt haben, bleibt die Vakuolenmembran bei *Chilodon hexastichus* so lange bestehen, als die Vakuole ihre Cyclose ausführt. Wenn aber die Vakuole nach Vollendung des Verdauungsprozesses bis an die Afteröffnung gekommen ist, birst sie und ihr Inhalt wird nach außen ausgeschieden. Die Membran bleibt aber im Körper des Infusoriums und wird mit fortschreitender Abscheidung durch das nachrückende Entoplasma immer mehr zu einem gefalteten Gebilde zusammengedrückt und verschwindet nach einiger Zeit. Eine ähnliche Beobachtung über eine kontraktile Vakuole bei *Amoeba verrucosa* beschreibt Rumbler (S. 259) folgendermaßen: „Es läßt sich am vordringenden Rande des Protoplasmas eine die Vakuole als Blasenwand umfassende hautartige Verdichtung wahrnehmen, die sich mit dem Verschwinden der Vakuolenflüssigkeit zusammenzieht und schließlich, wenn alle Flüssigkeit entleert ist, noch als ein kleines rundliches Körperchen sichtbar bleibt, das erst nach einer Minute etwa verschwindet“.

Die beiden beschriebenen Fälle beweisen, daß die Membran nach außen mit dem Vakuoleninhalt durchaus nicht ausgeschieden wird, sondern daß sie vielmehr im Körper des *Chilodon*, bzw. der *Amoeba verrucosa* zurückbleibt, um später im Körper der betreffenden Formen sich zu verflüssigen. Sie besteht also nur so lange, als die Bedingungen bestehen, die sie hervorgerufen haben.

Analoge Erscheinungen können wir bei der Verwandlung des Ektoplasmas in Entoplasma und vice versa beobachten, wie sie uns Rumbler in seiner schon zitierten Arbeit S. 150, Kap. 4, „Verwandlung des Ektoplasmas während der Amöbenbewegung theore-

obigen Hypothese steht und daß diese Auspressung überhaupt und immer bei Pektisation des Plasmas vorhanden sein muß. Mit dem Wasser werden auch Mikrosomen und andere apoplasmatische Einschlüsse aus dem koagulierenden Teile ausgespreßt, und damit kann man sich auch die allgemein bekannte Erscheinung, welche beim Absterben der einzelligen Wesen auftritt, nämlich die Brown'sche Molekularbewegung, erklären. Die Mikrosomen und andere kleinere Partikeln, welche im lebendem Plasma wegen der großen Viskosität desselben die molekuläre Bewegung nicht ausführen können, beginnen im Anfange des Absterbens und der gleichzeitigen Koagulation des Plasmas, indem sie mit Wasser ins Innere der Zelle ausgepreßt werden, die charakteristische zitternde Bewegung. Die Menge des abgegebenen Imbibitionswassers wächst beim Absterben immer mehr, der Zusammenhang der einzelnen koagulierten Plasmapartikeln wird immer lockerer, und es kommt endlich zur totalen Desintegration der einst lebenden Zelle und zum körnigen Zerfall derselben.

tisch erschlossen und empirisch nachgewiesen“ liefert, besonders wenn wir die Bildung der Plasmahaut und Vakuolenmembran auf gemeinsame Ursachen zurückführen, was mit den Pfeffer'schen und Rumbler'schen Anschauungen und auch mit denen vieler anderen Autoren, die sich mit dem Gegenstande beschäftigt hatten, zusammenfällt.

Rumbler sieht in der Verwandlung des Ektoplasmas in Entoplasma den Ausdruck der „ektoplasmalösenden Kraft des Entoplasmas“, ich glaube aber, daß diese „geheimnisvolle Kraft“ des Entoplasmas sich auch anders begreifen läßt. Der Membranbildungsprozeß beruht auf einer chemischen Umwandlung der in der Grenzfläche der beiden Flüssigkeiten sich ansammelnden Protoplasmabestandteile, einer Umwandlung von reversibler Natur, welche so lange verläuft, als auch die Oberflächenkräfte wirken, oder bis die sich bildende Membran so dick wird, daß die gegenseitige Beeinflussung der in Kontakt stehenden Flüssigkeiten gleich Null wird. Dann tritt in der Grenzfläche ein Gleichgewicht ein, das durch zwei Prozesse, den Auflösungs- und den Neubildungsprozeß, reguliert wird. Jede Auflösung der Membran stört das Gleichgewicht und verursacht infolgedessen eine neue Konzentrierung der membranogenen Substanz in der Grenzfläche; zu starke Konzentrierung wird durch Auflösung ausgeglichen. Solange die Bedingungen der Membranbildung bestehen, oszillieren die beiden Prozesse um ihren Gleichgewichtspunkt, sobald sie aber weichen, gewinnt der Auflösungsprozeß die Oberhand, und die gebildete Membran wird gänzlich in der Mutterlauge, das heißt im Entoplasma gelöst. Solange also die Vakuole eine Flüssigkeit umschließt und solange das Ektoplasma in direkter Berührung mit dem Wasser steht, bleibt sowohl die Vakuolenmembran und der hyaloplasmatische Saum bestehen, hat aber die Vakuole ihren Inhalt entleert und wird das Ektoplasma von Entoplasma umflossen, wie dies Rumbler bei der Bewegung v. *Amoeba blattae* und *limicola* und Penard bei *Amoeba proteus* und *undosa* beobachtet hat, so lösen sich beide, d. i. sowohl Vakuolenmembran wie Ektoplasma, auf.

Wir wollen daher keinen prinzipiellen Unterschied zwischen den zwei morphologisch differenten Plasmaarten, d. h. dem Ento- und dem Ektoplasma annehmen, das letztere wäre ja nur ein von Mikrosomen befreites, durch die Wirkung der Oberflächenspannung verändertes Entoplasma, welches auf der Oberfläche des ganzen

Körpers oder der Vakuole eine mehr oder weniger resistente Hülle bildet, die aber wieder morphologisch gesagt, in granulöses Entoplasma zurückverwandelt werden kann. Aus dem Grunde kann man auch die Cuticula der Flagellaten und Infusorien als eine solche an der Oberfläche verdichtete Entoplasmaschicht auffassen, die eine äußere Körperhülle bildet und ihrem Körper eine mehr beständige Gestalt verleiht, die aber den metabolischen Körperbewegungen der Flagellaten oder Infusorien keinen Widerstand entgegengesetzt.

Ich hatte zweimal Gelegenheit, mich von der Richtigkeit dieser Anschauung durch direkte Beobachtung zu überzeugen: einmal beim Studium der Umwandlung einer mir unbekanntes Flagellatenspezies aus der Gruppe der Protomonadinen, die ich durch mehrere Tage auf dem Objektträger kultivierte, wobei ich ihre ganze Verwandlung vom Amöbenstadium durch ein astasiopsisähnliches Stadium bis zur Erreichung der erwachsenen birnförmigen Form beobachten konnte, ein andermal aber noch prägnanter bei einer Beobachtung an einem Exemplar von *Stentor viridis*, welches ich mit einigen anderen Individuen derselben Art zu Versuchszwecken auf den Objektträger isoliert hatte. Das zuletzt erwähnte Exemplar, das meine Aufmerksamkeit auf sich lenkte, war das größte von allen und unterschied sich von den übrigen, von der Größe abgesehen, durch seine Trägheit, ja geradezu Bewegungslosigkeit. Nach einiger Zeit, während welcher ich das Tier ununterbrochen beobachtete, begann es plötzlich durch das Peristom Partikeln seines eigenen Leibes in periodisch abgegebenen Stößen herauszuwerfen. Dann trat ein gänzlicher Zerfall seines hinteren Endes in der Weise ein, wie man das beim Tode der Infusorien immer sehen kann. Der Zerfall kam aber nicht zum Abschluß, sondern es wurden auf die Weise nur zwei Drittel des Körpers zerstört, so daß vom Infusorium nur die Peristomal-Gegend mit ihren während der ganzen Zeit sehr stark schlagenden Cilien, das vordere Drittel des Körpers mit vier Gliedern seines rosenkranzförmigen Kernes intakt blieben. In diesem Augenblicke bedeckte sich der hintere, der Zerfallslinie angrenzende Teil mit einer Cuticula, und das Infusorium schwamm mit großer Eile vom Zerfallsorte fort. Die Bildung der Cuticula nahm ihren Anfang nicht von der alten übriggebliebenen, auch hat sich der Körper nicht durch Zusammenrücken der frei stehenden Enden der alten Cuticula von dem

Medium abgeschlossen, sondern es bildete sich eine neue Plasmahülle, durch direkte Verwandlung der entblößten Protoplasmaschicht.

Das weitere Verhalten des Stentoren interessiert uns hier nicht mehr; es war mir daran gelegen, aus dieser Beobachtung nur das mitzuteilen, was als Beweis für die Richtigkeit der oben angeführten Anschauung herangezogen werden kann. In diesem Sinne äußert sich auch Pfeffer in seiner Arbeit: „Zur Kenntnis der Vakuolenhaut etc“. S. 235. „So ist der äußere Grenzwall des Protoplasten in der Membran, der sog. Cuticula von Euglenen und Infusorien zu einer festeren und schärfer begrenzten, aber immerhin noch mit dem Protoplasma zusammenhängenden Haut geworden, welche auch besonders sichtbare Strukturen auszubilden vermag und wenigstens normalerweise sich nicht mehr in Cytoplasma zurückzuverwandeln schien“.

e) Mechanismus der Vakuolenentleerung.

Die gebildetete Vakuolenmembran erreicht eine Dicke, die das Gleichgewicht zwischen der beiderseitigen Einwirkung der in der Vakuole eingeschlossenen Flüssigkeit und des angrenzenden Protoplasmas erhält, die also die Wirkung der Oberflächenspannung ganz aufhebt.

Nach Vollendung der Cyclose gelangt die Vakuole dann zur Afteröffnung, der Cytopyge, welche nach Maier beständig bei den Chilodontinen existieren soll.

In diesem Augenblicke verändern sich die Bedingungen, welche auf die Vakuole einwirken. Solange die Vakuole in dem Protoplasma des Infusoriumkörpers verbleibt, befindet sich ihre Membran unter gleichmäßigem Drucke, der sowohl von außen, das heißt von dem Entoplasma, wie von innen, nämlich von der Vakuolenflüssigkeit, einwirkt. Darum hat auch die Vakuole eine regelmäßig kugelige Gestalt. Gelangt sie jedoch bis zur Afteröffnung, dann ist der kleine, der Cytopyge anliegende Teil der Membran nur dem inneren Drucke ausgesetzt, der jetzt überwiegt und das Gleichgewicht stört. An der von dem Drucke des Entoplasmas befreiten Stelle muß es zur Deformation der Kugelgestalt der Vakuole kommen, die Membran bildet hier eine Ausbuchtung, die infolge des sich immer mehr steigenden Druckes des Entoplasmas endlich birst und dabei den Inhalt der Vakuole ausströmen läßt. Wir dürfen jedoch nicht außer acht lassen, daß sich an dieser Stelle

keine neue Membran bilden kann, da dort weder das Material noch die Bedingungen zu einer Membranbildung vorhanden sind. Auch könnte man an die Anwesenheit der osmotisch wirkenden Körper im Vakuoleninhalt denken, die das Wasser aus dem Medium aufsaugen und dadurch noch mehr den Druck auf die Vakuolenmembran von innen steigern und den ganzen Prozeß beschleunigen.

Die den Entleerungsprozeß der Vakuole einleitende Ausbuchtung ist bei Infusorien sehr schwer zu sehen, wir besitzen aber eine von Rhumbler an *Amoeba verrucosa* gemachte Beobachtung, die auf S. 259 seiner schon mehrmals zitierten Arbeit folgendermaßen geschildert wird. „Hat die Vakuole eine große aber nicht genau bestimmte Größe erreicht, so erfolgt ihre Entleerung nach außen, zunächst gewahrt man fast immer — nur dann nicht, wenn sie ungünstig liegt — eine kleine kuppelartige Aussackung gegen das Ektoplasma hin“. Rhumbler schreibt die Ausbuchtung der Veränderung der Oberflächenspannung an der betreffenden Stelle der Vakuole zu; es wäre aber zu bemerken, daß bei der *Amoeba verrucosa*, die keine präformierte Afteröffnung besitzt, die Bedingungen der Vakuolenentleerung ein wenig modifiziert sein müssen, da hier der Entoplasmadruck überwunden werden muß. Diese Modifizierung braucht aber nur quantitativ gedacht zu werden.

Nach Beendigung der Defäkation zieht sich die Membran zusammen und erliegt der „ektoplasmalösenden Kraft des Entoplasmas“ oder anders gesagt, sie verschwindet, wenn die Tendenz zur Auflösung die Tendenz zur Verdichtung überwiegt, d. h. wenn die auflösenden Prozesse das Übergewicht über die verdichtenden gewinnen, oder endlich wenn das Gleichgewicht dieser zwei parallel verlaufenden Prozesse zugunsten des auflösenden Prozesses gestört wird.

Auf diese Weise kann man sich die Erscheinungen der Entstehung und des Verschwindens der Vakuolenmembran erklären und, um auf das eigentliche Thema dieser Arbeit zurückzukommen, das temporäre Auftreten der Ernährungsvakuole bei *Chilodon hastichus* verständlich machen. Die Ernährungsvakuole bildet sich nur im Augenblicke der Nahrungsaufnahme und persistiert im Infusorium nur so lange, als die Bedingungen seiner Entstehung vorhanden sind. Verschwinden diese, so verschwindet sie auch; deshalb begegnen wir bei der Untersuchung Individuen mit oder ohne Vakuole.

Der Kernapparat.

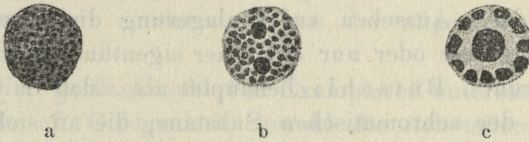
In der Beschreibung der einzelnen Organe des *Chilodon hexastichus* kommen wir in weiterer Folge zum Kernapparat dieses Infusoriums. Der Micronucleus hat meistens eine homogene Struktur, die jedoch bisweilen eine gewisse Differenzierung aufweist, und zwar in dem Sinne, daß das Chromatin in Form eines einheitlichen Ringes an der Oberfläche der Micronucleus zu liegen kommt und sich stark färbt, während das Innere ungefärbt bleibt. Außer diesem Ringe kann man in der farblosen Mitte noch die Anwesenheit von einem, zwei oder drei chromatophilen Körnchen konstatieren. Der Micronucleus liegt gewöhnlich in einer Einsenkung des Macronucleus, der Micronucleus ist oft gar nicht zu sehen.

Der Bau des Macronucleus von *Chilodon hexastichus* ist sehr veränderlich und verschieden. Wenn man auf einer ganzen Reihe von Präparaten die Bauverhältnisse des Macronucleus von *Chilodon hexastichus* untersucht, findet man so mannigfaltige Bilder, daß man, wenn es sich um Genauigkeit handelte, fast jedes gesehene Bild beschreiben müßte; ich will mich daher nur auf die wichtigsten Formen derselben beschränken. Der typische Kern, oder richtiger gesagt, das am häufigsten vorkommende Bild der Bauverhältnisse des Macronucleus, das für die ganze Gruppe der Chlamyodonten gemeinsam zu sein scheint, sieht folgendermaßen aus. Der Macronucleus hat eine kugelförmige Gestalt und ist von einer Kernmembran deutlich umgeben. Das Chromatin liegt an der Oberfläche des Kernes, dicht unter der Membran in Form von groben Körnern oder Brocken. Weiter nach innen finden wir ein helles, nicht tingierbares Feld, dessen Zentrum ein großes chromatinreiches, rundliches oder unregelmäßig gebautes Gebilde einnimmt. Das letztere wird von verschiedenen Autoren verschieden genannt. Rumbler nennt es Binnenkörper, wir finden aber in der Literatur dafür auch Namen wie Nebenkörper, Nucleolus oder sogar Karyosom. Da wir aber mit dem letzteren Namen ein gewisses Gebilde im Kern der Sporozoen zu bezeichnen pflegen, welchem man auf Grund der Sporozoenforschungen aus letzter Zeit eine ganz bestimmte Bedeutung bei den Lebensprozessen dieser Formen zuschreibt, erscheint es angezeigt, diesen ganz spezifizierten Namen „Karyosom“ zu vermeiden und sich für den von Rumbler eingeführten, gar nichts voraussetzenden Namen „Binnenkörper“ zu entscheiden. Aber auch

aus anderen Gründen erscheint es geraten zu sein, eine Verwechslung dieses Gebildes, nämlich des Karyosoms der Sporozoen mit dem „Binnenkörper“ der Chilodontinen zu vermeiden, erstens weil der Binnenkörper des *Chilodon hexastichus* aus einer kompakten Chromatinmasse aufgebaut ist, in welcher man die für das Karyosom der Sporozoen beschriebenen zwei Schichten, nämlich eine kortikale, chromatinreiche und eine plastische Rindenschicht nicht unterscheiden kann, und zweitens da das Karyosom der Sporozoen dem ganzen Macronucleus der Infusorien entsprechen soll. Moroff sagt in seiner Arbeit: „Über die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregatarten“ auf S. 169. folgendes: „Funktionell entsprechen sie (die Karyosome) dem Macronucleus der Ciliateninfusorien, welcher letzterer wohl als ein in viele kleine Körnchen zerfallener Nucleolus angesehen werden kann“.

Wir wollen also für derartige Gebilde, wie wir sie bei *Chilodon hexastichus* beschrieben haben, den Namen Binnenkörper beibehalten.

Alle Veränderungen in der Struktur des Macronucleus sind von zwei Momenten abhängig, und zwar von der Art und Lage der



Figur 2.

Chromatinkörner und von der Anwesenheit des Binnenkörpers. Die nebenstehenden Figuren, auf welchen die Macronuclei dargestellt sind, geben uns die Vorstellung von den Veränderungen der chromatophilen Substanz im Macronucleus des *Chilodon hexastichus*. Wir haben vor uns dicht mit Chromatinkörnern gefüllte, kompakte Kerne (a), in welchen noch keine Differenzierung in oberflächliche Chromatinkörner und einen zentralen Binnenkörper stattgefunden hat, ferner sehen wir solche, in welchen das Chromatin in Form von groben Körnern über den ganzen Macronucleus zerstreut ist und welche außer diesen Chromatinkörnern noch zwei größere chromatische Kügelchen als Anlagen des Binnenkörpers besitzen (b). Der Binnenkörper soll nämlich nach R h u m b l e r aus der Vereinigung kleinerer Chromatinpartikeln in ganz mechanischer Weise entstehen.

Endlich sehen wir einen Kern mit Binnenkörper und Chromatosphäriten (c).

Wir wollen uns aber nicht länger bei dem Bau des Macronucleus aufhalten und betonen nur, daß der Bau des Macronucleus durchaus nicht in allen Lebensstadien des *Chilodon herastichus* unverändert bleibt, sondern verschiedene Gestalten annimmt.

Es wäre noch das Verhältnis des Chromatins zu der achromatischen Substanz im Macronucleus zu besprechen. Über dieses Verhältnis bei anderen Repräsentanten dieser Gruppe sagt Bütschli auf S. 1509 seines Werkes folgendes: „In einigen neueren Untersuchungen, so in denen Gruber's über den sog. *Chilodon curvidentis* (*Ch. dentatus* Frommer), sowie denen Stein's und Schneider's über *Anoplophrya branchiarum* St. und *Nyctitherus cordiformis* wird eine Zusammensetzung der Nucleosubstanz aus dicht zusammengedrängten, kleinen und stark färbbaren Kügelchen, den sog. Chromatosphäriten Schneider's beschrieben. Schneider behauptet bestimmt, daß die Kügelchen voneinander ganz isoliert seien. Ich glaube sicher annehmen zu dürfen, daß die Struktur dieser Kerne keineswegs von der der übrigen so abweicht, wie angegeben wird. Es bedarf jedoch noch weiterer Untersuchungen, um zu entscheiden, ob ihr besonderes Aussehen auf Einlagerung distinkter Elemente in das Wabengerüst oder nur auf einer eigentümlichen Ausbildung desselben beruht“. Bütschli behauptet also, daß in jedem Falle die Alveolen der achromatischen Substanz, die an sich mit ihren Wänden zusammenstoßen, ein wabiges Gerüst für Chromatinkörner oder Chromatinbrocken bildet. Aus meinen Untersuchungen geht aber hervor, daß die achromatische Substanz gar keine Waben oder Netze bildet, sondern im Macronucleus gleichmäßig verteilt ist und daß darin die Chromatinpartikeln eingebettet liegen. Ich konnte die Wabenstruktur der Lininsubstanz nie konstatieren, auch in den Fällen nicht, wo der Macronucleus einen mehr lockeren Bau besaß und wo zwischen den an der Oberfläche des Kernes liegenden Chromatinkörnern und dem Binnenkörper eine helle chromatinfreie Zone bestand. In anderen Fällen sind die Chromatinkörner so dicht aufgelagert, daß sie das Liningerüst des Kernes total verschleiern und deswegen ist es ganz verständlich, daß Schneider die Chromatosphäriten als isoliert im Kerne liegende Körner beschreibt. Man kann wenigstens auf gut erhaltenen Macronucleen, wo die Chromatinsubstanz durch die technische Behandlung der Objekte

gar nicht angegriffen war, ein Liningestück kaum zu sehen bekommen. An beschädigten Präparaten dagegen, wo die oberflächlich liegenden Chromatingranula oder, wie Schneider sie nennt, Chromatosphäriten, zufällig beseitigt worden sind, erhalten wir ein Bild, auf welchem die achromatischen Fäden radiär von der Oberfläche des Kernes zum Binnenkörper verlaufen. Man kann aber auf Grund solcher Bilder keine Vermutungen über die eigentliche Struktur der achromatischen Substanz im Macronucleus aufstellen.

So viel über die Morphologie von *Chilodon hexastichus*. Ich muß am Ende dieses Abschnittes noch einmal wiederholen, daß ich meistens mit lebendem Material gearbeitet habe und daß ich mich bemühte, die Bauverhältnisse nach Möglichkeit an intakten frischen Tieren zu studieren.

Die Konjugationserscheinungen und Zellteilung.

Es sollen in diesem Abschnitte die Erscheinungen behandelt werden, die mit der Fortpflanzung dieses Infusoriums im Zusammenhange stehen. Wir werden uns aber mit diesen Erscheinungen nicht in bezug auf die Veränderungen, welchen der Kernapparat unterliegt, befassen, sondern sie von der allgemein biologischen Seite behandeln.

Da ich eine große Anzahl von Exemplaren untersuchte, so hatte ich auch sehr oft Gelegenheit, sowohl die sich teilenden, wie die konjugierenden Infusorien zu beobachten. Die Erscheinung der Konjugation ist äußerst selten, besonders wenn wir das Material zur Untersuchung der Kiemenhöhle der Fische direkt entnehmen. In solchen Proben sind daher die sich teilenden Infusorien keine Seltenheit. Und dieses Verhalten der Infusorien wird auch sehr leicht erklärlich, wenn wir alles das, was die Untersuchungen über die Ursachen der Konjugation ans Licht gebracht hatten, in Betracht ziehen. Allgemein gesagt, tritt die Konjugation der Infusorien nur dann ein, wenn der erschöpfte Organismus seine durch die fort-dauernde Teilung und die vegetativen Prozesse abgeschwächte Lebensfähigkeit wiedergewinnen soll, was durch die Erneuerung sowohl des in generativen Prozessen seine Rolle spielenden Idiochromatins, wie des vegetativen Trophochromatins erreicht wird. Den Beweis dafür liefert einerseits der aktive Anteil, welchen der Micronucleus an der Konjugation nimmt, andererseits die Veränderungen, welche

während dieses Prozesses den Macronucleus betreffen. Der Konjugationsprozeß spielt ähnlich wie der Befruchtungsvorgang eine doppelte Rolle, indem er in inniger Beziehung zu den Fortpflanzungserscheinungen steht, die zur Erhaltung der Art dienen, indem er aber gleichfalls seine Bedeutung für die Erhaltung des Individuums hat, da er dessen verlorene oder mindestens abgeschwächte Lebensfähigkeit wiederherstellt. Es beweisen dies einerseits die Beobachtungen, welche uns belehren, daß die Teilungsfähigkeit der Infusorien durchaus nicht unerschöpflich ist und daß sie nach einer gewissen Zeit durch Konjugation abgelöst werden muß, andererseits sehen wir, daß entsprechende Veränderung der Nahrung, wie es Calkins gemacht hat, die erschöpfte Teilungskraft der Infusorien wiederherstellt und sie zur weiteren Teilung in ganz analoger Weise wie der Konjugationsprozeß befähigt. Wir wissen aber auch, daß man eine ganz junge, also noch nicht erschöpfte Kultur von Infusorien künstlich zur Konjugation, und zwar durch Temperaturerhöhung, durch Hunger etc. anregen kann.

Im Leben des *Chilodon hexastichus* müssen wir zwei Perioden unterscheiden, die eine des üppigen vegetativen Lebens in den Kiemen der Fische und die zweite Periode eines lethargischen Lebens im Zustande der Encystierung. Die besonders günstigen Lebensbedingungen, in welchen die Infusorien in der Kiemenhöhle leben, sind der ungeschlechtlichen Fortpflanzung günstig und machen daher die Konjugation wenigstens auf einige Zeit überflüssig, umso mehr da diese Periode des vegetativen Lebens bei einem Organismus, der auf einen anderen angewiesen ist, gar nicht lang sein kann. Während dieser Periode begegnen wir auch sehr oft sich teilenden Individuen, während konjugierende, besonders im Anfange der Infektion, vollständig fehlen. Geht aber der Wirtsorganismus zugrunde, so verlassen die Infusorien nach einiger Zeit nach dem Tode der Fische die Kiemenhöhle und schwimmen frei im Wasser, um einen neuen Wirt aufzusuchen. Finden sie einen solchen nicht, so endet auch die vegetative Periode, und die Infusorien treten in die zweite, in die der Encystierung ein. Bevor aber der Encystierungsprozeß beginnt, konjugieren sie und dies ist der Zeitpunkt, in welchem man die meisten konjugierenden Paare für die Untersuchung gewinnen kann. Im encystierten Zustande müssen also die Infusorien so lange leben, bis die Cysten mit dem Wasserströme in die Kiemenhöhle eines neuen Wirtes gelangen. Von diesem Augen-

blicke an setzt wieder die Periode des vegetativen Lebens mit ungeschlechtlicher Vermehrung ein.

Zum Schluß sei mir über die Konjugation noch eine Bemerkung gestattet, nämlich daß ich bei Beobachtung der konjugierenden Infusorien immer den Eindruck empfing, als ob die Konjuganten von ungleicher Größe wären. Es würde das auf die Verschiedenheit der an der Konjugation teilnehmenden Individuen hinweisen, die aber noch nicht als Geschlechtsunterschied aufgefaßt zu werden braucht.

Waren die konjugierenden Individuen in der Kiemenhöhle selten zu treffen, so konnte man dort sich teilende Infusorien um so häufiger finden. Besonders interessant ist die Beobachtung des Verlaufes des ganzen Teilungsprozesses an lebenden Individuen, denn sie gibt uns gute Gelegenheit, in das Wesen des Mechanismus der Teilung einzudringen. Der Fall, den ich hier beschreiben will, erscheint um so interessanter und wichtiger, da ich beim Durchsuchen der reichhaltigen Literatur über die Theorien der Zellteilung nirgends etwas ähnliches erwähnt finden konnte. In der schon oftmals zitierten Arbeit R h u m b l e r finde ich zwar die Beschreibung eines ähnlichen Falles, doch seine Angaben beziehen sich nicht auf den Teilungsvorgang, sondern auf den Modus des Ausschlüpfens aus der Cyste des Infusorium *Colpidium colpoda*. Wir werden ihn auch später erwähnen, vorerst wollen wir aber alle die Erscheinungen des Teilungsprozesses der Reihe nach beschreiben, wie wir sie unter dem Mikroskope verfolgen konnten.

Das Infusorium, welches in die Teilungsperiode eintritt, verliert vor allem seine Beweglichkeit, schwimmt immer langsamer und endlich bleibt es an einer Stelle stehen. Diese Bewegungslosigkeit und Schwerfälligkeit des Infusoriums kann man teilweise dadurch erklären, daß die am hinteren Teile seines Körpers sich befindenden Cilien immer langsamer schlagen und endlich ihre Bewegungsfähigkeit verlieren. Die am vorderen Ende gelegenen Cilien bleiben jedoch beständig in Bewegung, und das ist auch für den ganzen Teilungsprozeß sehr wichtig, da sie, wie wir später sehen werden, eine nicht geringe Rolle dabei spielen. Wenn wir ein in diesem Stadium der Teilung befindliches Infusorium betrachten, können wir uns des Eindruckes nicht erwehren, als wenn dieser hintere Teil einen unnützen und schweren Balast für den vorderen bildete. Der vordere Teil macht nämlich während der ganzen Teilungszeit fortwährend kurze gewaltige, stoßartige Bewegungen, als wollte er sich

von dem hinteren trennen und befreien. Der hintere dagegen bleibt unbeweglich wie eine träge Masse mit dem vorderen beweglichen Teile verbunden, wie ein fremder Körper, der dem vorderen Teile anhaftet und dessen Beweglichkeit hemmt. Der ganze Teilungsvorgang macht in der Tat den Eindruck eines aktiven Prozesses, der durch die Bewegungen des vorderen Teiles, aber auch durch Kontraktionen des Plasmas selbst oder der Myoneme realisiert wird.

Den Bewegungen entsprechend, beginnt sich der Körper des Infusoriums auf der Grenze des beweglichen und des unbeweglichen Teiles abzuschnüren, und zwar durch sprunghafte Einsenkung der Pellicula gegen die Mitte des Infusoriumskörpers, so daß endlich nur ein sehr schmaler Plasmastrang bestehen bleibt, der beide Tochterindividuen verbindet.

Die Durchreißung dieses Plasmastranges kommt dadurch zustande, daß der vordere Teil mit einer schnellen Bewegung von der Stelle hinwegrückt und den Strang in einen langen zähen Faden auszieht, welcher dann an irgend einer Stelle durchreißt. Die abgerissenen freihängenden Enden ziehen sich dann schnell, sowohl in den vorderen wegschwimmenden, wie den zurückbleibenden hinteren Teil ein und werden in der Weise dem Körper beider Tochterindividuen einverleibt. Dieses Durchreißen und Einziehen des Fadens geschieht sehr schnell, und darin liegt auch der Unterschied zwischen dem Schlußeffekt des von mir beschriebenen Falles und der Rumbler'schen Beobachtung, von der noch weiter die Rede sein wird.

Nach der Lostrennung ergänzen die beiden Tochterorganismen den fehlenden Teil der Pellicula und beginnen ein selbständiges Leben zu führen. Während aber das aus dem vorderen Teile entstandene Tochterindividuum aus dem Teilungsprozeß gleich als vollkommen in seiner Organisation hervorgeht, da es den Cytopharynx und Reuseapparat von dem Mutterorganismus vererbt, muß das aus dem hinteren Teile hervorgegangene Individuum diese Organellen vom neuen ausbilden. Darum verbleibt es noch einige Zeit an der Teilungsstelle bewegungslos bis zur Neubildung der fehlenden Teile, während das vordere Tochterindividuum gleich nach Beendigung des Teilungsprozesses sich von der Stelle entfernt.

Der ganze Teilungsprozeß des Plasmaleibes dieses Infusoriums scheint also ganz aktiv zustandezukommen, der gar nicht von einem speziellen Apparate oder Mechanismus nach der Art und

Weise der ziehenden oder stemmenden achromatischen Fäden regiert wird. Das einzige, was dem Teilungsprozeß zu Hilfe kommt und ihn mechanisch unterstützt, das sind die Bewegungen des sich teilenden Individuums, die durch Kontraktion der Myoneme und durch Schlagen der Cilien hervorgerufen werden.

Der Teilungsprozeß des *Chilodon hexastichus* ist ein aktiver Vorgang, der unter dem Einflusse gewisser Impulse steht, die ihrerseits wieder in den inneren Zuständen des Infusoriums ihren Anfang nehmen und nach außen in Form von motorischer Reaktion sich äußern. Das Ziel der motorischen Reaktion ist aber die Halbierung des Körpers, oder anders gesagt die Lostrennung und Befreiung der zwei miteinander gekuppelten Individuen. Denn schon in den ersten Augenblicken der Teilung verhalten sich die beiden Teile einander gegenüber wie zwei verschiedene Individuen, die zufälligerweise aneinander gekuppelt sind und die voneinander loskommen wollen. Im Augenblicke, in welchem der Kernapparat schon geteilt ist, was immer beim *Chilodon hexastichus* der Plasmateilung vorangeht, erscheint auch das mütterliche Individuum in zwei Individuen differenziert, in zwei abge sondert individualisierte und empfindende, aber noch verbundene Totalitäten zu sein, welche aufeinander durch Kontakt wirken. Dieses Kontaktgefühl, diese, man kann sagen, mechanische Reizung, welche die zwei schon differenzierten, aber noch in Berührung stehenden Plasmapartien aufeinander ausüben, kann als die Quelle der beschriebenen motorischen Reaktionen, welche wir während des Teilungsvorganges beobachten können, aufgefaßt werden. Dieses Kontaktgefühl, diese gegenseitige Einwirkung ruft eine ganze Reihe von Bewegungen hervor, welche zur Vernichtung dieses durch innere Teilung, durch Differentiation im Plasmagebiete gebildeten Zusammenhanges, d. h. zur Teilung des Infusoriums und zur Lostrennung der durch die Teilung entstandenen Tochterindividuen, führen.

Daß bei der Teilung der vordere Organismus eine aktive Rolle spielt, während der hintere sich passiv verhält, darf uns nicht wundern, wenn wir beachten, daß der motorische Apparat des vorderen Teiles während der Teilung nicht nur intakt bleibt, sondern sogar fortwährend in Bewegung begriffen ist, der des hinteren dagegen seine Beweglichkeit einbüßt. Wenn ich aber von der Bewegungslosigkeit des hinteren Teiles spreche, so will ich damit auch die Bewegungen der Myoneme oder allgemeiner gesagt, die Kontraktio-

nen des Plasmas noch nicht bestreiten. Diese sind aber im Verhältnis zu der lebhaften Beweglichkeit des vorderen Teiles weit weniger auffallend.

Es drängt sich aber jetzt die Frage auf, auf welche Weise diese Durchschnürung oder Lostrennung der beiden Tochterorganismen zustande kommt? Es ist ja doch klar, daß bei bloßer Berücksichtigung der Bewegungen, die wir als Reflexe der Kontaktwirkung beider neu gebildeten Plasmagebiete betrachtet haben, die Behandlung des ganzen Teilungsvorganges nur einseitig ist. Man muß noch auch die andere Seite in Betracht ziehen, d. h. den Zelldurchschnürungsprozeß. Bevor wir aber die Frage beantworten, müssen wir uns alles das vergegenwärtigen, was wir über die Pellicula der Infusorien bei Gelegenheit der Besprechung des Wesens und der Entstehungsart der Vakuolenhaut gesagt haben.

Auf Grund eigener und fremder Beobachtungen, die sich auf das Verhalten und Entstehen der Pellicula beziehen, sind wir zu der Überzeugung gekommen, daß die Pellicula und Vakuolenhaut homologe Gebilde sind, die aus demselben Material und unter denselben Bedingungen gebildet werden. Wir müssen aber noch weiter berücksichtigen, daß die Pellicula im Gegensatz zur Vakuolenhaut eine Hülle ist, die wie Pfeffer (a. a. O.) sagt, „zu einer festeren und schärfer begrenzten Haut geworden“, deren Starrheit also etwas zugenommen hat, die aber „wenigstens normalerweise sich nicht mehr in Cytoplasma zurückverwandeln kann“.

Wenn wir dies alles in Betracht ziehen und denselben Standpunkt wie vorher einnehmen, daß der Durchschnürungsprozeß als ein aktiver, durch die Bewegungen des sich teilenden Infusorium hervorgerufener Vorgang aufgefaßt werden soll, dann stellt sich der Durchschnürungsprozeß, diese sprungweise verlaufende Einsenkung der Pellicula zwischen die entstehenden Individuen, etwas schematisch aufgefaßt, folgenderweise dar.

Wir denken uns ein Infusorium von ovaler Gestalt, das eben in die Teilungsperiode eintritt, und nehmen an, daß jeder Bewegung eine entsprechend tiefe Einsenkung der Pellicula in den sich teilenden Organismus folgt. Die spätere Durchschnürungsebene ist gleichzeitig die ideale Grenzebene zwischen den zwei schon in bezug auf den Kernapparat und Plasmaleib differenzierten Tochterorganismen, die erst in den ersten Augenblicken des Durchschnü-

rungsprozesses durch die an der Peripherie des Mutterorganismus entstehende Furche sich kennzeichnet.

Die Ebene, die im beistehenden Schema die Punkte *a* und *b* miteinander vereinigt, stellt uns eben die spätere Teilungsebene dar. In dem Augenblicke, wenn in dem Protoplasma des mütterlichen Organismus alles zur Teilung vorbereitet ist, also in dem Augenblicke, wenn die beiden protoplasmatischen Tochterteile aufeinander zu wirken beginnen, werden beide Tochterplasmen kontraktorisch erregt,

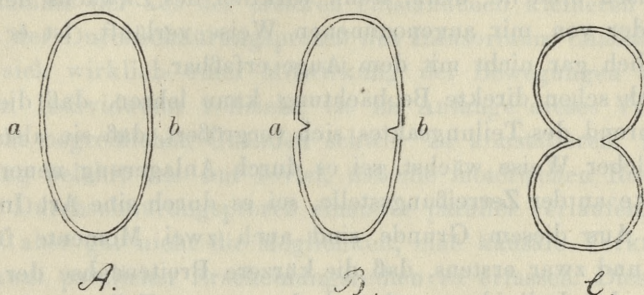


Fig. 3.

sie bestreben sich voneinander zu befreien, und daher erfolgt eine Zerreiung der Pellicula in den Punkten *a* und *b*, beziehungsweise am ganzen Umfange der Teilungsebene. Dieser Zerreiung der Pellicula und der gleichzeitigen das Auseinanderweichen beider Teile bezweckenden Bewegung entsprechend, senkt sich die entblte Protoplasmazone nach innen ein, wie man das auf dem Schema *B* sehen kann. Dadurch aber kommt das Endoplasma in Berhrung mit Wasser und infolgedessen mu sich im Sinne dessen, was wir frher ber die Entstehung der organischen Membranen gesagt haben, das Entoplasma mit gleichzeitiger Auspressung der Mikrosomen und anderer Einschlsse zu der homogenen, s. g. ektoplasmatischen Oberflchenschichte verdichten, die die fehlende Pellicula in dieser Zone ergnzt. Dieser Zerreiungsproze mit nachfolgender Neubildung der Pellicula wiederholt sich weiter mit jeder neuen Bewegung des sich teilenden Organismus und da er aus leicht verstndlichen Grnden immer in der Äquatorialebene verlaufen wird, so mu auch die neu gebildete Pellicula immer tiefer zwischen die zwei Tochterindividuen eindringen und sie voneinander abschnren.

Um die mglichen Miverstndnisse, welche aus dieser ganz

schematisch gehaltenen Darstellung der Neubildung der Pellicula auf den sich einsenkenden Partien des sich teilenden Protoplasmaleibes hervorgehen könnten, zu vermeiden, muß ich ausdrücklich betonen, daß ich diesen Modus der Pelliculaeinsenkung und deren Entwicklung deswegen angenommen habe, da er sich zur schematischen Darstellung am besten eignet, obwohl er auch anders gedacht werden kann. Wenn ich von einem Zerreißungsstadium der Pellicula spreche, so ist dies eine Annahme, die ich aber an Präparaten nicht zu beweisen brauche; denn, wenn wirklich des Zuwachs der Pellicula in der von mir angenommenen Weise verläuft, ist er selbstverständlich gar nicht mit dem Auge erfassbar.

Jedoch schon direkte Beobachtung kann lehren, daß die Pellicula während des Teilungsaktes sich vergrößert, daß sie also in irgend welcher Weise wächst, sei es durch Anlagerung neuer Membranstücke an der Zerreißungsstelle, sei es durch eine Art Intussuszeption. Aus diesem Grunde sind auch zwei Momente für uns wichtig, und zwar erstens, daß die kürzere Breitenachse der beiden sich teilenden Individuen während der ganzen Teilungszeit unverändert bleibt, und zweitens, daß die Lostrennung der beiden Tochterindividuen sich nicht durch ein einfaches, sondern durch ein doppeltes Septum vollzieht, von denen das eine die hintere Wand des vorderen Individuums, das zweite die vordere Begrenzung des hinteren bildet (Schema C). Aus diesen beiden Beobachtungen, d. i. aus dem Verhalten der kürzeren horizontalen Achse und dem Auftreten des doppelten Septums geht die wichtige Tatsache hervor, daß der Umfang der Pellicula stets bei der Teilung zunehmen muß. Wenn wir mit U den primären Umfang der Pellicula des Mutterindividuum, mit $u + u'$ die beiden Umfänge der Tochterindividuen bezeichnen, so ist U keineswegs gleich der Summe der beiden kleineren Umfänge $u + u'$, sondern es ist kleiner als diese Summe ($U < u + u'$). Daraus ergibt sich also, daß die Pellicula während des Teilungsprozesses sich vergrößert haben muß. Blicke nämlich die Oberfläche der Pellicula vor und nach der Teilung gleich groß und würde sich die Mutterpellicula zu gleichen Teilen auf die Tochterorganismen verteilen, so müßten die sich teilenden Individuen der Progression des Teilungsprozesses entsprechend stets kleiner werden, um sich mit der vom Mutterorganismus ererbten Pellicula zu umhüllen. Die Beobachtung beweist aber, daß die durch die erste Einsenkung der beginnenden Furche bestimmten Dimensionen der bei-

den Tochterindividuen sich im weiteren Verlaufe des Durchschnürungsprozesses gar nicht verändern, sondern, daß die ursprünglichen Dimensionen von Anfang an gleich bleiben.

Die Notwendigkeit einer Annahme des Zuwachses der Pellicula während des Teilungsprozesses ergibt sich aber von selbst aus dem Prinzip der Inkompressibilität der Flüssigkeiten, welches seinen Ausdruck darin findet, daß die Oberfläche einer Kugel, welche in zwei kleinere Kugeln geteilt wird, stets kleiner ist, als die Oberflächensumme der aus der ersteren entstandenen kleineren Kugeln.

Daß der Durchschnürungsprozeß des Infusoriums *Chilodon hexastichus* sich wirklich unter Mitwirkung der Bewegungen des sich teilenden Individuums vollzieht, ist im Anfange dieses Vorganges aus leicht begreiflichen Gründen schwer zu konstatieren. Die Beobachtung belehrt uns nur soviel, daß die motorischen Reaktionen und der Durchschnürungsprozeß einander parallel verlaufen, sie geben uns aber gar nicht die Möglichkeit, eine kausale Verknüpfung dieser zwei parallelen Erscheinungsreihen zu erfassen. Dieser kausale Zusammenhang, diese innige Abhängigkeit, äußert sich erst am Ende des Furchungsprozesses, wenn sich die letzte und totale Lostrennung der beiden Tochterindividuen vollziehen soll.

Der letzte Akt des Durchschnürungsprozesses wird, wie gesagt, dadurch hervorgerufen, daß der die beiden Tochterindividuen verbindende Plasmastrang durch eine energische Bewegung des vorderen Individuums in einen langen dünnen Faden ausgezogen wird, der endlich zerreißt. Hier unterliegt die tätige Rolle des Infusoriums bei Lostrennung der Individuen keinem Zweifel mehr; sind die Bewegungen aber am Ende wirksam und behilflich, so können sie auch im Anfange und den mittleren Stadien des Durchschnürungsprozesses mitwirken.

Ich benütze den Ausdruck „mitwirken“, da es mir fern liegt, die Bewegungen als die einzige und ausschließliche Ursache des Durchschnürungsprozesses anzunehmen, vielmehr betrachte ich, was ich nochmals betonen will, als die eigentliche Ursache die inneren Zustände des Protoplasmaleibes des sich teilenden Individuums, diese innere Differenzierung des Mutterorganismus in zwei Tochterindividuen, diese Verschiedenheit der noch verbundenen aber schon individualisierten und deswegen selbstempfindenden Plasmapartien.

Eine Bestätigung meiner Beobachtung und der daran geknüpften theoretischen Erörterungen finde ich in einem analogen von

Rhumbler in seiner Arbeit (a. a. O.) beschriebenen Fall. Dieser Forscher beobachtete das Ausschlüpfen des Infusoriums *Colpidium colpoda* aus der Cyste. Aus der zum frühzeitigen Aufplatzen gebrachten Cyste quoll ein Tropfen undifferenzierten Protoplasmas hervor, welcher das übrige Protoplasma aus der Cyste „mehr und mehr herauszog, so daß schließlich nur noch ein kleiner Rest des Weichkörpers in der Cyste eingeschlossen war“.

Dieser Rest war mit dem ausgeschlüpften Teil mittels eines plasmatischen Stranges verbunden. Der Strang „wurde durch die Arbeit der Cilien zu einem langen Faden dadurch ausgezogen, daß das Tier sich von der Cyste abzureißen suchte. In wildem Taumel schurte es, wie an einem Seil festgebunden, um die Cyste herum, dabei den Strang in Kreisschlingen legend, bis schließlich der Strang durchriß. Bei dem schließlich befreiten Tier war der Faden zu einem langen Dorn erstarrt, den das Tier noch zehn Minuten lang mit sich herumtrug, bis er beim Durchzwängen durch einen Bakterienhaufen abgestoßen wurde. Auch der in der Cyste verbliebene Rest behielt ein Ende des Stranges, das sich zu einem dickeren Faden zusammenzog und noch nach Stunden aus der Cyste hervorsah“.

Wir sehen also, daß die letzten Effekte dieser beiden Beobachtungen einander sehr nahe stehen. Es besteht zwischen ihnen nur der Unterschied, daß der Plasmafaden, der in dem letzten Teilungsaugeblicke die beiden Tochterorganismen vereinigt hatte, sich bei dem Teilungsvorgang von *Chilodon hexastichus* sogleich nach dem Durchreißen in die beiden Tochterplasmen zurückgezogen hat, dagegen beim *Colpidium* erstarrte und einige Zeit in Form eines Dornes, der vom Tier und seinem Reste noch weiter getragen war, bestehen blieb. Dieses verschiedene Verhalten können wir auf Grund der Beobachtung nur insoweit erklären, daß der erste Vorgang eine sehr kurze Zeit dauerte, der zweite dagegen eben so lange, daß sich schon eine neue und starre Pellicula an der Oberfläche des Fadens gebildet, oder sogar der ganze Faden in pelliculaartige Substanz umgebildet hatte. Rhumbler scheint auch derselben Meinung zu sein, indem er sagt: „...er (d. h. der Dorn) verhielt sich also in dieser Beziehung ganz wie die formbeständige Pellicula“ und weiter, in dem letzten Abschnitte dieses Kapitels: „Die Einwirkung des äußeren Mediums, des Wassers, scheint, kurz gesagt, auch hier die Verfestigung der äußeren mit dem Wasser in Berührung ste-

henden Plasmaschicht auf dem Dorn bewirkt zu haben, so daß die Pellicula selbst als eine unter mittelbarer oder unmittelbarer Beihilfe des Wassers zustande gekommene Protoplasmaverdichtung aufgefaßt zu werden verdient“.

Warum aber das eine Mal der Vorgang so kurz, das andere Mal aber so lange gedauert hat, daß überhaupt die Pelliculabildung zustande kommen konnte, das sind Fragen, die nicht näher erörtert zu werden brauchen. Es sind verschiedene Ursachen möglich, die entweder in den inneren Zuständen des Infusoriums, in der physikalischen Beschaffenheit beider Plasmaarten, in der Stärke der Bewegungen beider Organismen u. dergl., zu suchen sind. Ich will noch hinzufügen, daß das Verhalten des Dornes im Rumbler'schen Falle einen neuen Beweis für die von Pfeffer angenommene Umbildungsunfähigkeit der Pellicula im Cytoplasma liefert. Dieser starre, wenig elastische Dorn bildet also ein ganz zufälligerweise „neu erworbenes Merkmal“ und muß von dem Tiere herumgeschleppt werden, bis er endlich an irgend einem mechanischen Hindernis abgebrochen wird.

Indem ich im obigen eine Erklärung des Teilungsmodus beim *Chilodon hex.* auf Grund der Beobachtung und der theoretischen Erwägungen zu geben versuche, habe ich durchaus nicht die Absicht und wenigstens nicht in dieser Arbeit, diese Erklärung zu generalisieren, weder in bezug auf die Zellteilung nach Ablauf der amitotischen oder mitotischen Kernteilung, noch in bezug auf andere Infusorien. Ich will dies aus folgenden zwei Gründen nicht tun, erstens da mir persönlich die dazu nötigen Beobachtungen in dieser Beziehung fehlen, und zweitens da ich über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen würde. Ich möchte nur noch hinzufügen, daß die Theorien der Zellteilung, die den Mechanismus der Zellteilung in speziellen achromatischen Einrichtungen sehen wollen, uns ebenso wenig alle möglichen Arten der Zellteilung erklären können. Man müßte doch, um nur einiges zu erwähnen, von dieser Interpretation alle die Fälle ausschließen, wo die Zellteilung ohne radiäre Strukturen zustande kommt, und solche, wo trotz der mitotischen Kernteilung, trotz der exquisiten Ausbildung der Spindeln, Astrosphären, Polstrahlen u. dergl. die Plasmateilung ausbleibt. Und wenn wir beim letzten Beispiel bleiben, dann fragen wir, was die achromatische Figur bei der Plasmateilung einmal aktiviert, oder besser gesagt, brauchbar und tätig und ein andermal untätig macht? Kann

sich aber das Protoplasma in Riesenzellen, Syncytien, bei allen amitotischen Zellteilungen und bei Teilung vieler Protozoen ohne Hilfe der achromatischen Figur, ohne alle die organischen ziehenden oder stemmenden Radien selbständig teilen, so kann es auch seine Selbständigkeit bei Anwesenheit der achromatischen Figur behalten. Die Zellteilung und Kernteilung mit allen karyokinetischen Bildern können doch zwei verschiedene Prozesse, die nebeneinander, oder richtiger gesagt, nacheinander gewöhnlich verlaufen, die aber gar nicht im notwendigen kausalen Zusammenhange miteinander zu stehen brauchen. Ätherisiert man Echinodermeneier, wie es Wilson getan hat, so teilen sich die Kerne, das Plasma bleibt aber ungeteilt; Lillie beschreibt eine interessante Beobachtung der Entwicklung eines Chactopteraseies bis zum Trochophorastadium, bei der den Kernteilungen die Plasmateilung gar nicht nachfolgte, und endlich vor kurzer Zeit beobachtete K o s t a n e c k i in parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern von *Mac-tra* die mitotische Kernteilung ohne Zellteilung.

Wir sehen daraus, daß nicht jeder Kernteilung eine Zellteilung nachfolgen muß, d. h. daß die beiden Vorgänge trotz der gewöhnlichen Aufeinanderfolge noch gar nicht in einem streng kausalen Verhältnis zueinander stehen, und zwar so wenig, wie z. B. die Kürze des Tages und die niedrigere Jahrestemperatur in unserer Zone, die doch immer und beständig zusammenfallen, trotzdem aber einander nicht bedingen. Beide sind nur zeitlich zusammenfallende Erscheinungen, welche eine und dieselbe Ursache haben, aber voneinander unabhängig sind.

Braucht also Kernteilung an sich noch nicht die notwendige Ursache der Plasmateilung zu sein, so ist es noch weniger die achromatische Figur, die man künstlich in ganz indifferenten (sc. biologisch) kolloidalen Körpern durch entsprechende Mittel hervorrufen kann.

Nehmen wir aber ganz allgemein an, daß die Ursache der Plasmateilung in der Kernteilung zu suchen ist, so müssen wir wiederum fragen, wo die Ursache der Kernteilung liegt. Erst jetzt sind wir an die richtige Stelle gelangt, nämlich zu der Frage nach der gemeinsamen Ursache, die die Teilung des ganzen Zellkörpers bewirkt¹⁾.

¹⁾ Ob wir wirklich die Antwort auf diese Frage in der Hertwig'schen Kern-

Das Verhältnis des *Chilodon hexastichus* zu den von ihm befallenen Fischen.

In dem ersten Teile dieser Arbeit wurde unter den Krankheits-symptomen der Fische, die an *Chilodon*-Krankheit leiden, erwähnt, daß die Fische ihre Beweglichkeit einbüßen, daß sich ihre Haut mit einem bläulichen Belag überzieht und daß sie endlich unter Erstickungserscheinungen mit weit geöffneten Kiemendeckeln zu grunde gehen. Es drängen sich nun drei verschiedene Fragen auf, nämlich: Ist der *Chilodon hexastichus* ein primärer Krankheitserreger der Fische, ferner auf welche Weise wird der Tod der Fische durch ihn verursacht und drittens, im Falle, wenn auf die erste Frage eine bejahende Antwort erfolgt, welche Art von Parasitismus zwischen diesen zwei Organismen besteht. Es leuchtet nämlich ein, daß das Infusorium irgend einen Nutzen von den Fischen zieht, d. h. es muß daraus geschlossen werden, daß das Infusorium in einem solchen Verhältnis irgend welche günstigere Lebensbedingungen für sich findet.

Wir wollen zunächst erwägen, welchen Vorteil das Infusorium aus dem Verhältnis mit den Fischen zieht. Es kann sich in diesem Falle wohl keineswegs um Ausnützung der besseren Bedingungen der Atmung handeln, da das Wasser innerhalb der Kiemenhöhle an Sauerstoffgehalt ärmer, oder zum mindesten dem umgebenden Wasser gleich ist. Es ist aber an Kohlensäuregehalt reicher; doch das könnte für die Infusorien eher schädlich als nützlich sein, da sie der Chloroplasten entbehren und gar nicht autotroph sind.

Die Erscheinung des sogenannten Raumparasitismus kann auch nicht in Betracht gezogen werden, da diese Infusorien selbständig sich bewegende Organismen sind, bei welchen der Bewegungsapparat vollkommen ausgebildet und tätig ist; andererseits ist es Tatsache, daß sie ohne die Fische nicht leben können, was auf eine innige Abhängigkeit von Fischen hinweist.

Es bleibt also nur die einzige Möglichkeit übrig, nämlich daß *Chilodon hexastichus* in seinen Ernährungsbedingungen auf die Fische angewiesen ist. Was die Art der Nahrung anbelangt, so kommen

plasmarelation finden können, mag jetzt dahingestellt sein, da ich gegen die Hertwig'sche Formulierung des genannten Prinzips einige Bedenken trage, mit welchen ich mich aber hier nicht beschäftigen will. Dies soll in der nächstfolgenden Arbeit geäußert werden.

hier zwei Möglichkeiten in Betracht. Entweder entnehmen die Infusorien ihre Nahrung auf irgend welche Weise dem Fischkörper, oder sie finden reichliche Nahrung in der Kiemenhöhle der Fische ohne ihren Wirten irgend welchen Schaden zuzufügen. Wir sehen, daß diese Frage mit der ersten der drei oben gestellten fast identisch ist, denn von ihrer Beantwortung ist die Entscheidung abhängig, ob der *Chilodon hexastichus* ein Parasit ist oder nicht.

Versuchen wir also der Frage näher zu treten. Das Infusorium kann entweder das Gewebe vernichten und sich von der Zellsubstanz ernähren, oder es kann ihm der von Drüsenzellen der Kiemenhöhle und Haut sezernierte Schleim als Nahrung dienen. Um die erste Möglichkeit zu entscheiden, habe ich ganze Kiemenstücke fixiert und auf Schnittserien untersucht, ob wirklich das Kiemengewebe von diesen Infusorien vernichtet war. Die Untersuchung ergab einen negativen Befund. Trotz der großen Menge der durchgesehenen Präparate, die während der stärksten Infektion der Fische angefertigt worden waren, habe ich nie irgend eine Läsion des Kiemengewebes beobachten können. Die Infusorien waren in großer Menge in den Zwischenblätterräumen angehäuft, waren aber weder in der Wand, noch innerhalb des Gewebes zu finden. An der Wand krochen nur Cyclochaeten herum, und in dem Kiemengewebe waren seltsame mir unbekannte, kugelige Gebilde von homogonem Aussehen, die aber wahrscheinlich mit unserem Infusorium gar nichts zu tun haben.

Bei dieser Untersuchung habe ich gleich dabei mein Augenmerk auf die zweite oben berührte Möglichkeit gerichtet, jedoch auch mit negativem Erfolg. Man könnte annehmen, daß die Infusorien durch die Reizung der Kiemendrüsen eine erhöhte Produktion des Schleimes verursachen und daß der erstarrte Schleim die Kiemenwände mit einer dichten Hülle bedeckt, wodurch die Diffusion der Gase unmöglich gemacht wird, so daß die Tiere ersticken müssen. In der Tat ruft die Anwesenheit der Chilodontinen aber auch der Cyclochaeten eine stärkere Sekretion des Schleimes hervor, und man kann von Ort zu Ort erstarrten Schleimmassen begegnen, niemals aber bedecken sich die Kiemenblätter mit einer kontinuierlichen Decke. Übrigens ist die Produktion des Schleimes immer die Folge einer Hautreizung und kann nicht als ein spezifisches Symptom dieser Krankheit angesehen werden.

Alles das, was ich bei längerer, aufmerksamer Betrachtung der

zahlreichen Präparate in lebendem und fixiertem Zustande gesehen hatte, leitet mich auf den Gedanken, daß das Verhältnis dieser Infusorien zu den Fischen einen anderen Grund haben muß.

Ich habe schon in dem ersten Teile dieser Arbeit hervorgehoben, daß in der Kiemenhöhle der kranken Fische neben den zwei oben genannten Infusorienarten, d. i. den Chilodontinen und Cyclochaeten, auch andere Organismen, wie grüne Algen und Bakterien vorkommen. Es wurde auch gesagt, daß unsere Infusorien immer dort am zahlreichsten angetroffen werden, wo sich auch Bakterien in größeren Massen ansammeln. Man kann auch in ganz neu gebildeten Vakuolen, in welchen noch die Art der Nahrung zu erkennen ist, die Bakterien mit einer feingranulierten, schleimigen Masse vermischt sehen. Daher betrachte ich auch die Bakterien als die eigentliche Nahrung dieser Infusorien. Diese Bakterien gehören der Gruppe der Bazillen an; etwas näheres kann ich aber nicht angeben, da ich keine bakteriologischen Untersuchungen unternommen habe. Deswegen kann ich auch nicht alle die Erscheinungen, die mit der bakteriellen Infektion dieser Fische im Zusammenhange stehen, näher begründen und aufklären und muß mich in dieser Beziehung nur auf Vermutungen beschränken, die erst in entsprechender Weise nachgeprüft werden müssen.

Ich gehe also von der Annahme aus, daß die Infusorien sich von Bakterien ernähren und daß sie eben darum nur solche Fische aufsuchen oder auf solchen Fischen zur Entwicklung gelangen, wo sie die notwendige Nahrung finden. Die Infusorien wären also keine direkten Krankheitserreger und es ist wirklich schwer, sich für die Annahme zu entscheiden, wenn man einerseits den schnellen Tod der Fische, andererseits die Intaktheit der äußeren sowie der inneren Organe in Betracht zieht. Die Fische sterben bei einer kolossalen Entwicklung dieser Infusorien, ohne indessen ein Zeichen der Vernichtung ihrer Gewebe aufzuweisen; meiner Meinung nach müßte nur dies die einzig mögliche durch Infusorien hervorgerufene Ursache des Todes der Fische sein.

Aus diesen Gründen kann ich dieses Infusorium nicht als den direkten Krankheitserreger der Fische betrachten und, um gleich auch auf die zweite der drei oben gestellten Fragen eine Antwort zu geben, muß ich den Tod der Fische als die Folge einer bakteriellen Krankheit auffassen. Die Infusorien ernähren sich von diesen und sind ausschließlich auf diese Nahrungsqualität beschränkt,

darum fallen auch die Krankheitssymptome und das Auftreten der Infusorien zeitlich zusammen.

Was den *Chilodon cyprini* Moroff in der Beziehung betrifft, so scheint es mir, daß das Verhältnis dieser Form zu den kranken Fischen auch nicht ganz klar und endgültig entschieden wurde. Moroff äußert sich in seiner Notiz über den *Chilodon cyprini* folgendermaßen: „Es handelt sich jedoch um einen Parasiten, der nicht als Krankheitserreger angesehen werden kann, sondern um einen solchen, dem die nötigen Lebensbedingungen durch die Erkrankung eines Fisches aus anderen Gründen verschafft werden. Also bildet er die Folge der Erkrankung des Fisches. Versuche mit gesunden Fischen ergaben, daß er an gesunder Haut nicht leben kann. Daher auch die Erscheinung, daß er in den Aquarien unserer Station meistens bei den Karpfen so enorm verbreitet ist. Die erwähnten Aquarien werden mit Leitungswasser gespeist, das diesen Fischen zu kalt und hart ist. Infolgedessen gehen alle Karpfen früher oder später zugrunde. Stark erkrankte Fische sind die reinsten Kulturen dieses Parasiten, gewöhnlich kommt derselbe in so großer Menge vor, daß die Haut des Fisches geradezu von ihm wimmelt“.

Im Jahre 1903 bespricht Hofer in der Allg. Fisch. Zeit. einen Fall von massenhaftem Auftreten des *Chilodon cyprini* auf Goldfischen, welche in einer Zahl von 35.000 infolge dieser Krankheit abstarben. Bei dieser Gelegenheit konstatierte Hofer, daß die Fische durch Abspülung in 0.5% NaCl-Lösung von diesen Infusorien befreit werden können. Daraus zieht er den Schluß, „daß lediglich der *Chilodon cyprini* das große Fischsterben veranlaßt hatte“, und sagt weiter: „Dieses parasitische Infusor ist daher als ein primärer Krankheitserreger anzusprechen“. Trotzdem gibt er auch dem Zweifel in seinen weiteren Worten Raum, „ob dasselbe freilich an Fischen, die sonst völlig gesund sind und unter ihnen sehr günstigen Bedingungen leben, sich auch so massenhaft vermehren kann, daß er die Kiemen der Fische mit einer dicken Lage bedeckt und die Atmung derselben aufhebt, das bleibt noch fraglich, da in dem vorliegenden Falle die Goldfische einmal eine längere Reise durchgemacht hatten und möglicherweise bereits vor derselben unter ungünstigen Bedingungen gehalten waren“.

Hofer nimmt also an, daß durch massenhaftes Auftreten der Infusorien in der Kiemenhöhle der Tod der Fische herbeigeführt wird, gibt

aber keine weiteren Gründe für dieses massenhafte Auftreten an. Er spricht auch die Vermutung aus, daß diese enorme Fortpflanzungsfähigkeit dieser Infusorien zur gewissen Zeit, vielleicht besonders dann auftritt, „wenn die Fische aus anderen Gründen, wie z. B. durch verbrauchtes, sauerstoffarmes Wasser geschwächt sind, dann gewinnt die Krankheit unter gleichzeitiger Verbreitung auf die Kiemen einen deletären Charakter und tritt sogar epidemisch auf“. Ich glaube aber, daß damit jedoch noch wenig erklärt ist. Könnte wirklich die Fortpflanzungsfähigkeit der Infusorien in einem abgeschwächten Fischkörper gesteigert werden, so müßten wir auch annehmen, daß die gesunden Fische die Eigenschaft besitzen, in irgend einer Weise die Fortpflanzungsfähigkeit der Infusorien zu hemmen. Sonst wäre uns die Erscheinung, daß die Infusorien auch auf gesunden Fischen, aber immer in sehr spärlicher Zahl leben, ohne sich enorm zu vermehren, unverständlich. Und über solche Eigenschaften können wir keine oder nur lose Vermutungen aufstellen. Wenn aber die Infusorien auch auf gesunden Fischen leben können, ohne ihnen einen Schaden zuzufügen, ohne sich aber auch epidemisch fortzupflanzen, so muß man auf eine andere Weise sich von diesen Verhältnissen Rechenschaft geben. Ich glaube, daß meine Bemerkungen über *Chilodon hexastichus* in bezug auf die Abhängigkeit von der Art der Nahrung ihre Gültigkeit auch für den *Chilodon cyprini* haben können.

Chilodon hexastichus ernährt sich von Bakterien, welche in der Kiemenhöhle stets leben, aber in normalen Zuständen in ganz spärlicher Zahl vorhanden sind; da aber dieses Infusorium auf diese Nahrung beschränkt zu sein scheint, so ist es verständlich, daß bei normaler Infektion der Fische mit diesen Bakterien, wenn sie also nur in kleiner Zahl den Infusorien zur Verfügung stehen, auch die Infusorien sich nicht unbegrenzt vermehren können, da ihre Zahl durch die Nahrungsmenge beschränkt wird. Steigert sich aber die Infektion mit Bakterien aus irgend welchem Grunde, dann gestalten sich auch für die Infusorien die Nahrungsverhältnisse günstiger und bedingen die proportionelle Vermehrung der Bakterien. Dann fallen diese zwei Erscheinungen, d. i. die Schwäche des Fischkörpers und die enorme Fortpflanzung der Infusorien zusammen; daher empfängt man den Eindruck, als wären diese Infusorien die primären Krankheitserreger.

Wir müssen also, so wie es auch Moroff getan hat, die Chi-

Chilodonkrankheit als „eine Folge der Erkrankung der Fische“ ansehen. Ich muß aber noch einmal ausdrücklich hervorheben, daß dieses Verhältnis der Infusorien zu den Bakterien auf Grund bakteriologischer Methoden noch erforscht werden muß.

Beispiele einer solchen Abhängigkeit der Organismen und ihrer Entwicklung von Bakterien sind bereits bekannt. Pinoy (C. R. d. Ac. d. Ic. 1903. S. 580) berichtet, daß die Myxomyceten *Didymium effusum*, *Chondrioderma difforme* und *Dictyostellium mucroides* in reinen Kulturen ohne jegliche Anwesenheit von Bakterien weder keimen noch sich entwickeln können, vielmehr auf die Bakterien angewiesen sind. Dabei ist es durchaus nicht gleichgültig, welche Bakterien sich in der Kultur befinden, da die einen günstiger wirken als die andern. Es entwickeln sich die Sporen in Schwärmen und Myxoamöben und es bilden sich die Plasmodien und Sporangien dann am besten, wenn man die Kulturen von *Chondrioderma* und *Didymium* mit Sporen des *Bacillus luteus* Flügge impft, dagegen scheint für *Dictyostellium* die Varietät des *Bacillus fluorescens liquefaciens* Flügge am geeignetsten zu sein. Der Verfasser schließt daraus auf eine Symbiose zwischen diesen Organismen und auf die notwendige Anwesenheit dieser Bakterien in der Kultur für die Entwicklung der genannten Myxomycetengattungen.

Obwohl die Behauptung Pinoy's in einer im Vorjahre erschienenen Arbeit von Bruck (Zeits. f. allg. Physiol. 1908) etwas eingeschränkt wird, so bleibt doch die Tatsache bestehen, daß „die Bedeutung der Bakterien für die weiteren Stadien der Myxomyceten damit noch nicht angefochten werden soll, umsomehr als es bis jetzt noch nie geglückt ist, in Reinkulturen Amöben oder gar Plasmodien zu züchten“.

Man könnte also in unserem Falle auch an die Stoffwechselfsubstanzen der Bakterien denken und diese bis zu gewissem Grade als Reiz für die raschere und vermehrte Fortpflanzung der Infusorien auffassen. Das ist jedoch eine ganz andere Fragestellung, die wir jetzt nicht beantworten wollen, da dies uns zu weiterer Diskussion führen müßte.

Indem wir also auch bezüglich dieser Frage unseren Standpunkt beibehalten, rekapitulieren wir ganz allgemein die Resultate unserer Untersuchung folgendermaßen: *Chilodon hexastichus* ist, strenggenommen, gar kein Parasit der Fische und steht mit diesen eher in einem symbiontischen Verhältnisse; er verweilt an den Fi-

sehen nur deswegen, weil er dort eine ihm entsprechende und vielleicht spezifische Nahrung findet. In normalen Lebensbedingungen, wo er in spärlicher Zahl auftritt, kann er den Fischen durch Verzehren und Vernichten der an den Fischen lebenden Bakterien nützlich sein, es ist aber auch nicht ausgeschlossen, daß seine enorme Vermehrung bei starker bakterieller Infektion den raschen Tod der Fische durch Erstickung herbeiführen kann.

Aus dem Vergl.-Anat. Institut. der Jagell. Universität, Krakau.

Literaturverzeichnis.

- 1) Bütschli. Bronnes Klassen und Ordnungen des Tierreichs: Protozoa.
- 2) Fauré-Frémiet Compt. Rendus de la Soc. de Biol. Année 1906.
- 3) Hofer. Ein neuer Krankheitserreger der Fische. Allg. Fisch. Zeit. Bd. XVIII, N. F. 1903.
- 4) Hofer. Handbuch der Fischkrankheiten. München 1904.
- 5) Mäupas. Arch. Zool. Expér. 6. 1888.
- 6) Metcalf. Über feste Peptonhäutchen auf einer Wasserfläche und die Ursache ihrer Entstehung. Zeit. f. phys. Chem. Bd. 52. 1905.
- 7) Maier. Über den feineren Bau der Wimperapparate der Infusorien. Arch. f. Protist.-Kunde 1903. Bd. II.
- 8) Moroff. Chilodon Cyprini nov. spec. Zool. Anz. 27. Okt. 1902.
- 9) Pfeffer. Zur Kenntnis der Plasmahaut und der Vakuolen u. s. w. Abh. d. math. phys. Kl. d. königl. sächs. Ges. d. Wiss., Bd. XVI.
- 10) Rhumbler. Physikalische Analyse von Lebenserscheinungen der Zelle. Arch. f. Ent.-Mech. Bd. 7. 1898.

6. *Badania nad wpływem adrenaliny na wydzielanie CO₂ i moczu. — Studien über den Einfluß des Adrenalins auf die CO₂- u. Harnausscheidung. — Note de M. ST. WELECKI, présentée par M. N. Cybulski m. t.*

Die bisherigen Versuche mit Nebennieren oder Extrakten mit reinem Adrenalin zeigen, daß diese Drüse von sehr großer Bedeutung für den Organismus ist. Obwohl viele Untersuchungen darüber veröffentlicht wurden, muß dennoch bemerkt werden, daß mit nur wenigen Ausnahmen fast alle Verfasser sich mit der Wirkung des in verhältnismäßig großer Menge direkt in die Adern eingeführten Adrenalins auf die Blutzirkulation, den Atmungsprozeß und das Nervensystem beschäftigten.

Die Bedeutung dieser Drüse im Stoffwechsel wurde bisher gar nicht untersucht. Die Änderungen in der Funktion der genannten Organe, sowie die pathologischen Symptome der Addison'schen Krankheit zeigen, daß die Nebennieren in dieser Beziehung eine wichtige Rolle spielen.

Um den Einfluß des Adrenalins auf die CO_2 -Ausscheidung und auf die Nierentätigkeit festzustellen, war es notwendig, bei diesen Untersuchungen von solchen Adrenalinmengen auszugehen, die verhältnismäßig nicht viel von dem normalen Gehalt desselben im Blut abweichen, welche somit niemals die stürmische Wirkung zeigen, wie sie bei allen bisherigen Untersuchungen beobachtet wurde.

Da ich bei meinen Untersuchungen vor allem den Atmungsprozeß und die Nierenfunktion der Beobachtung unterziehen wollte, suchte ich festzustellen: welche Veränderungen in der Blutzirkulation in der Lungenarterie unter dem Einfluß des Adrenalins auftreten, ob durch subkutane, intraperitoneale und intrarektale Adrenalineinführung auch ein Erfolg erzielt werden kann und ob auf diese Weise das Tier länger unter dem Einfluß des Adrenalins verbleiben kann, da eben die länger andauernde Wirkung des Adrenalins vor allem für die Nierenfunktion von großer Wichtigkeit zu sein schien.

Die Verfasser, welche bisher das Adrenalin unter die Haut einführten, bemerkten gar keine, oder nur eine sehr schwache Wirkung. Jedenfalls waren diese Beobachtungen meiner Meinung nach von geringer Bedeutung, da im Vergleich mit den großen Veränderungen, welche in der Blutzirkulation unter dem Einfluß von großen Adrenalinmengen stattfinden, die kleinen aber andauernden Veränderungen von den Verfassern sozusagen geringgeschätzt und übersehen wurden, trotzdem sie für das vorliegende Problem nicht ohne Bedeutung sind.

Was die erste Frage anbelangt, so konnte man sich bei Experimenten an Hunden durch gleichzeitige Blutdruckmessung mit zwei Manometern in der arteria carotis und arteria pulmonalis überzeugen, daß nach der Adrenalineinspritzung (0,00002 mg der wirksamen Substanz pro 1 kg) in die vena jugularis allmählich steigt und bereits den Höhepunkt erreicht, während der Druck in der arteria pulmonalis nach und nach sinkt.

Nach dem Zurücktreten der durch die erste Infektion hervorgerufenen Symptome erzeugt eine bei demselben Tiere angewandte

peritoneale oder rektale Einspritzung (von 0,005 mg. d. wirks. Subs. des Takamin'schen Adrenalins) eine zwar geringere, aber doch andauernde Blutdrucksteigerung in der arteria carotis und in der arteria pulmonalis.

Die Erklärung der ersten Frage ist meiner Meinung nach ganz einfach. Die Drucksteigerung in der großen Blutzirkulation, welche die Verengung der kleinen Arterien verursacht, wirkt hindernd trotz des hohen Druckes auf den Durchgang des Blutes in die Venen, so daß die in die rechte Herzkammer einfließende Blutmenge abnimmt und infolgedessen der Druck in den Lungenarterien sinkt. Diese Erscheinungen werden ohne Zweifel durch Verlangsamung der Herztätigkeit befördert.

Eine Erklärung der zweiten Tatsache, und zwar der Drucksteigerung in der art. pulmonalis und carotis nach intraperitonealer Einspritzung des Adrenalins ist schwieriger zu geben. Als Ausgangspunkt können die Ergebnisse meiner vorher veröffentlichten Versuche ¹⁾ über die Wirkung des Adrenalins auf den Blutdruck und die Herztätigkeit bei den Tieren nach Zerstörung des verlängerten Marks und des Rückenmarks dienen. In diesen Versuchen habe ich ebenso wie andere Verfasser in der Tat eine Drucksteigerung konstatiert, obwohl die vasomotorischen Zentren fehlten. Aber diese Erscheinung konnte nur durch große Adrenalingaben hervorgerufen werden, und dann war der Charakter der Druckkurve ein ganz anderer.

Sie stieg verhältnismäßig sehr langsam an und zeigte eine deutliche Kräftigung der Herzaktion. Eine gewisse Ähnlichkeit der Druckkurve in unserem jetzigen Versuch legt die Vermutung nahe, daß die Wirkung vor allem von der Kräftigung der Herztätigkeit abhängig ist. Ein Einfluß auf die Gefäße infolge langsamer Resorption des Adrenalins könnte kaum bemerkbar sein, auch die kleinen in das Blut übertretenden Mengen von Adrenalin könnten keine stärkere Wirkung auf die hemmenden Zentra des n. vagus ausüben. Vor allem aber trat deutlich der Einfluß des Adrenalins auf die Tätigkeit des motorischen Mechanismus des Herzens zutage, welcher die Kräftigung der Herzaktion verursachte. Dieser Zustand mußte selbstverständlich den großen und den kleinen Blutkreislauf beeinflussen. Diese ersten Experimente zeigten, daß das Adrenalin

¹⁾ Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, Juillet 1907.

auch vermittels intraperitonealer und subkutaner Injektionen dargebracht werden kann, und das durch die Wiederholung der Injektionen das Tier längere Zeit unter dem Einfluß des Adrenalins verbleibt, ohne daß man dessen schädigenden Einfluß auf das Befinden des Tieres zu befürchten hätte.

Den Gegenstand der weiteren Untersuchung bildeten die Änderungen in der CO_2 - und der Harnausscheidung.

Was den ersten Punkt anbelangt, so mußte ich aus Rücksicht auf die technischen Schwierigkeiten mich auf kurz (zirka 30 Min. dauernde) Beobachtungen beschränken. Das Adrenalin wurde intravenös und intraperitoneal injiziert.

Die Experimente führte ich an 3 Hunden und 3 Kaninchen aus. Bei allen Versuchen wurde nach vollzogener Tracheotomie das in die Trachea eingeführte Glasrohr mit großen Müller'schen Klappen in Verbindung gebracht; die luftzuführende Klappe war vermittels einiger U-förmiger Röhren, die zum Auffangen von CO_2 und H_2O dienten, mit einem großen Gasometer verbunden. Das Gasometer, in dem eine bestimmte Menge von Luft eingeschlossen war, war so eingerichtet, daß der Druck in demselben nur um ein wenig größer war als der Widerstand der Müller'schen Klappe und daß infolgedessen beim leisesten Atemzug des Tieres reine Luft in dessen Lungen eindrang. Die ausgeatmete Luft wurde durch die zweite Klappe in andere Röhren abgeleitet, in denen die Absorption des Wassers und der Kohlensäure stattfand. Die Menge der letzteren wurde durch einfaches Wägen der entsprechenden Röhren bestimmt.

Während des Experimentierens atmete zuerst das Tier eine bestimmte Zeit lang eine Menge von CO_2 aus, die ich nun als normal betrachtete, dann wurde das Adrenalin (bei Kaninchen) in die vena auricularis, oder bei Hunden in die vena jugularis, oder intraperitoneal eingespritzt und die in gleicher Zeit ausgeatmete Menge von CO_2 bestimmt.

In den drei angegebenen Experimenten führte ich das Adrenalin in die Venen, in den folgenden drei in die Peritonealhöhle ein. In der ersten Reihe habe ich nach intravenöser Injektion von 0.000004 mg der wirksamen Substanz eine Vermehrung, in den Experimenten der zweiten Reihe (d. h. nach intraperitonealer Injektion) stets eine Verminderung von CO_2 beobachtet. Es muß bemerkt werden, daß bei Untersuchung der Adrenalinwirkung auf

die Atmung besondere Einrichtungen getroffen werden müssen und die besonderen Umstände, unter welchen die Beobachtungen stattfinden, Berücksichtigung verlangen.

Vorläufig will ich mich auf diese gelegentliche Bemerkung beschränken und hoffe, binnen kurzem in der Lage zu sein, ausführliche Studien speziell über den Einfluß des Adrenalins auf die Atmung zu unternehmen.

Der Einfluß des Adrenalins auf die Nieren habe ich an Meer-schweinchen beobachtet, bei denen ich mich jedoch nur auf intra-peritoneale und subkutane Injektionen beschränkte.

Das Tier war in einem aus zwei Trichtern zusammengesetzten Apparat gehalten; in dem unteren Trichter, in der Mitte seiner Höhe, war ein eisernes Drahtnetz befestigt, auf dem das Tier saß; unter dem Netz war ein gewöhnliches Filter aus Fließpapier eingelegt. Die untere Spitze des Trichters mündete in eine Flasche, in welcher der filtrierte Harn aufgefangen wurde. Der feste Kot blieb in Gestalt von Böhnchen auf dem Netz liegen. Das auf dem Netz sitzende Tier wurde mit Rüben gefüttert, nachdem vor dem Versuche die von dem Tiere stets verbrauchte Nahrungsmenge bestimmt worden war; während der Dauer der Experimente verabreichte ich dem Tiere immer die gleiche Futtermenge. Nach Bestimmung des Gewichtes wurde das Tier in den Apparat gebracht und die in den ersten 24 Stunden abgegebene Harnmenge gemessen. In den folgenden 24 Stunden wurde viermal in gewissen Zeitabschnitten das Adrenalin intraperitoneal oder subkutan eingespritzt und wieder die vom Versuchstier abgegebene Harnmenge gemessen.

Während des dritten Zeitraumes von 24 Stunden wurde das Tier ohne Injektionen im Apparate gelassen.

Die Injektionen von Adrenalin vermehrten die Harnausscheidung in allen Fällen um das doppelte und mehr. Mit der Verdünnung des Harnes verminderte sich dessen spezifisches Gewicht, dagegen stieg die absolute Menge von Trockensubstanz und Stickstoff. In dem nach den Injektionen folgenden 24-stündigen Zeitraum kehrte der normale Zustand wieder. Die Tiere vertrugen die Injektionen ohne irgend welche Schädigung.

Obwohl die Diurese als Folge der Drucksteigerung und der Kräftigung der Herzaktion erklärt werden kann, läßt uns doch die Vermehrung von Stickstoff vermuten, daß das Adrenalin einen tiefer greifenden Einfluß auf den Stoffwechsel ausübt, was auch durch

die Pathologie der Nebenniere bestätigt wird, da man die Vermehrung des Stickstoffgehaltes um ein Drittel nicht nur als Folge der Diuresis betrachten kann. Zwar wissen wir noch heute wenig über die Wirkung des Adrenalins auf das Muskelsystem, aber die Schwächung des Tonus der Muskulatur bei der Addison'schen Krankheit und bei Tieren, denen die Nebennieren entfernt wurden, zeigt deutlich, daß das Adrenalin auf die Muskeln einen Einfluß haben und deren Tonus heben kann.

Man kann daraus den wahrscheinlichen Schluß ziehen, daß eben darin die Ursache der gesteigerten Stickstoffausscheidung zu suchen ist.

Schon nach Beendigung dieser Untersuchungen erschien in Engelmann's: *Archiv f. Physiologie* (1900, III. u. IV.) die Arbeit Hrn. Schatilloff's über: „Nierensekretion im Lichte der Adrenalinwirkung“. Die Experimente, die im Laboratorium des Hrn. Prof. Gaule ausgeführt wurden, können nur annähernd mit den unsrigen verglichen werden, da sie unter anderen Umständen ausgeführt wurden. Der Verfasser läßt vor allem die Menge der vom Tiere eingenommenen flüssigen und festen Nahrung ganz unberücksichtigt, ferner beschränkt er sich fast ganz auf Einspritzungen in die Venen. Seine Resultate weichen indessen nur wenig von den unsrigen ab. Er stellte fest, daß die Injektion von Adrenalin nur dann die Verminderung der Harnausscheidung verursacht, wenn die Dosis der tödlich wirkenden (der Verfasser nennt sie toxisch) nahe kommt, das heißt wenn eine sehr starke Verengung der Gefäße (wahrscheinlich auch in der Niere) besteht; es ist aber klar, daß die durch diese Erscheinungen hervorgerufenen Störungen für den ganzen Organismus nicht gleichgültig sind (albuminuria). In den Versuchen, in welchen die Adrenalingaben den unserigen nahe waren, beobachtet Schatilloff auch eine Vermehrung der Harn- und Stickstoffausscheidung.

Aus dem Physiologischen Institute der Jagellonischen Universität in Krakau.
Direktor Prof. Dr. Cybulski.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Pod redakcją

Sekretarza Wydziału matem.-przyrod. Władysława Natansona.

Kraków. 1909. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego, pod zarządem J. Filipowskiego.

6 Lutego 1909.

