

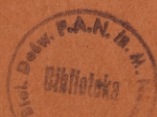
4 P 99. NP (3).  
N° 8—10 B II OCTOBRE—DÉCEMBRE

1937

BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE POLONAISE  
DES SCIENCES ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES  
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES (II)

CRACOVIE  
IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ  
1938



rcin.org.pl



Publié, par l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres, sous la direction  
de M. S. Maziarski, Secrétaire de la Classe des Sciences Mathématiques et  
Naturelles (Cracovie, Institut d'Histologie de l'Université, rue Wielopole 15).

Nakładem Polskiej Akademii Umiejętności.  
Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego



*O unerwieniu gruczołów jadowych ropuchy Bufo bufo. —  
Über die Innervierung der Giftdrüsen der Kröte Bufo  
bufo.*

Mémoire

de M<sup>lle</sup> **J. ACKERMANN**,

présenté le 4 octobre 1937, par M. S. Maziański m. t.

(Planche 16).

Seit einigen Jahren beschäftigt mich die Frage der Innervierung der Amphibienhaut. In meinen veröffentlichten Arbeiten (Ackermann 1, 2), die dieses Thema behandeln, fehlt jedoch eine genauere Beschreibung der Innervierung der Drüsen, und zwar der Giftdrüsen, welche durch ihre Größe, ihren Aufbau und ihre Funktion das lebhafteste Interesse des Forschers erwecken. Beim Frosch war das Bild der Drüseninnervierung sehr unklar und die Vitalfärbungsergebnisse waren in dieser Hinsicht keine glänzenden. Der Axolotl lebt im Wasser und die Giftdrüsen, welche eine Anpassung an das Landleben bedeuten, bleiben selbstverständlich während der larvalen Lebensperiode untätig. Das von mir dargestellte Bild (Ackermann 2) der Nervenlemente in der Giftdrüsenwand des Axolotls entspricht einer Etappe der graduellen Entwicklung während der larvalen Lebensperiode eines Gebildes, welches für das landlebende, entwickelte Tier bestimmt ist.

Um dieser Frage näher zu treten, habe ich Untersuchungen über die Innervierung der Giftdrüsen an Kröten angestellt, unter der Voraussetzung, daß bei diesem Tier die Innervierung seiner sehr aktiven Giftdrüsen viel charakteristischer zum Vorschein kommen dürfte als bei den zwei oben genannten Vertretern der Amphibiengruppe.



### Literaturübersicht.

Die Hautdrüsen der Amphibien waren seit langem Gegenstand vieler Untersuchungen. In der neuesten Arbeit von Theis (15), welcher sich u. a. auch mit der Entwicklung der Giftdrüsen des Salamanders beschäftigt, sind 148 Publikationen zusammengefaßt, die den Aufbau der Amphibienhaut und deren Gebilde betreffen. Die Ansichten der Forscher, und zwar der früheren, gingen aber sehr oft auseinander. So wurde z. B. die Frage lebhaft diskutiert, ob in der Haut der Amphibien eine oder mehrere Arten von Drüsen vorkommen. Während von Engelmann (5), Seek (13), Schultz (14) zwei Arten von Drüsen angenommen wurden, waren Calmels (4), Leydig (9), Bugnion (3), Junius (8) der Ansicht, daß es nur eine Art von Drüsen in der Haut der Amphibien gibt und daß die sichtbaren morphologischen Unterschiede den physiologischen Zuständen der Drüsen entsprechen. Heidenhain (7) und Nicoglu (10) glaubten, außerdem noch Übergangsformen zwischen den beiden erstgenannten Drüsenarten annehmen zu können. Heute werden im allgemeinen zwei Drüsentypen in der Amphibienhaut angenommen, und zwar: die Schleim- und Giftdrüsen, ohne irgendwelche Übergangsformen bei denselben festzustellen (Theis l. c.).

### Material und Methode.

Zwecks Darstellung der Nervelemente der Hautdrüsen bediente ich mich der Methode der vitalen Methylenblaufärbung. Im Sommer wurde großen Kröten eine totale Injektion der wässrigen Methylenblaulösung diverser Konzentration durch das Herz gemacht. Die Hautlappen wurden dann aus den Rückenhautpartien in der Gegend der bekannten Drüsengeschwülste hinter dem Kopfe abpräpariert und nach Bethe fixiert. Aus denselben wurden dicke Gefrierschnitte hergerichtet, welche noch einmal in die Fixationsflüssigkeit gebracht wurden, um danach ausgewaschen, entwässert, in Zedernholzöl aufgehellt und in Kanada-balsam montiert zu werden. Um mir einen richtigen Begriff von der oberflächlichen Disposition der Nervelemente in der Drüsenwand zu verschaffen, wurden die Hautstücke horizontal und vertikal in Schnitte zerlegt. Man erhält auf diese Weise Bilder, die sich ergänzen; wenn es sich um das stereoskopische Beobach-



ten handelt, so leisten die gut aufgehellten Präparate im stereoskopischen Mikroskop ganz vorzügliche Dienste.

### **Die Giftdrüsen.**

Die Haut der Kröte ist gleich dem allgemeinen Bauplan der landlebenden Amphibien aus der Epidermis, Cutis und Subcutis zusammengesetzt. Die Epidermis wird durch das mehrschichtige Plattenepithel repräsentiert, welches diverse Mengen von Pigment (je nachdem von welcher Körperstelle) in den gewöhnlichen Epithelzellen, sowie in den speziellen verästelten Schaltzellen enthält. Die obere Schicht bildet eine distinkt verhornte Häutungsschicht, welche in die Drüsenmündungen eingestülpt ist. Die Lederhaut wird durch eine derbe Bindegewebsschicht charakterisiert, welche den größten Teil derselben bildet und aus durchflochtenen kollagenen Bündeln zusammengesetzt ist. Hier, in den obersten Partien der Cutis, unmittelbar unter dem Epithel, ist eine lockere Bindegewebsschicht sichtbar, die mit vielen Blutgefäßen und Pigmentzellen versehen und reichlich innerviert ist. In der Lederhaut der Rückenhautgegend kommen mehrere Drüsen vor, welche auf den ersten Blick wenigstens zwei Abbautypen und diverse Größenschwankungen aufweisen. Den ersten Typus bilden kleinere Drüsen, die mit distinkten hohen Zylinderzellen ausgekleidet sind, welche im Drüsenlumen kolbenartig enden. Die Zellen sind sehr scharf und distinkt voneinander abgegrenzt. Die erwähnten Drüsen liegen in der oberen, lockeren Lederhautschicht und öffnen sich mit eigenen, kurzen Ausführungsgängen in der Epidermis. Sie werden für Schleimdrüsen gehalten.

Dem zweiten Typus gehören die Giftdrüsen an, die den Gegenstand meiner Untersuchungen bilden und die durch ihre Größe von selbst in die Augen fallen. Sie treten nur im Bereiche der Rückengegend auf und sind an manchen Stellen in Gruppen zusammengeschart, welche als Erhebungen auf der Rückenfläche sichtbar sind. Ein vertikaler Durchschnitt einer solchen Drüsengeschwulst hinter dem Kopfe der Kröte ist auf der Abbildung 1 aufgenommen worden. Große Drüsen nehmen dort die ganze Dicke der Lederhaut ein, welche an dieser Stelle sehr reich entwickelt ist im Vergleich zu anderen Körperstellen, abgesehen von den Geschwülsten. Eine Drüse mündet mittels ihres eigenen Ausführungsganges in die Epidermis. Die Größe dieser Giftdrü-



sen ist übrigens veränderlich, es kommen auch viel kleinere vor. Sie produzieren bekanntlich eine milchige, giftige Substanz, welche das gereizte Tier mit einiger Kraft ausscheidet. Die genannten Drüsen besitzen die Gestalt einer dickbauchigen Flasche mit einem kurzen Halse, das Lumen ist mit dem Sekret ausgefüllt, die Wand ist mit einer Reihe von Drüsenzellen ausgekleidet. Sie besitzen distinkte Kerne, die mit einer sehr dünnen Protoplasmaschicht bedeckt sind. Ihr Aussehen und ihre Höhe hängt übrigens vom physiologischem Zustand der Drüse ab (Weiss l. c.). Nach außen, dicht an der Basis der genannten Drüsenzellen, treten distinkte, glatte Muskelzellen auf. Entwicklungsgeschichtlich lassen sie sich sehr früh nachweisen; den Angaben von Theis (l. c.) zufolge kommen die Giftdrüsenanlagen schon in der Haut des Salamanderembryos vor, in Gestalt von Anhäufungen der Epithelzellen mit großen Kernen, welche dann in das Corium einstülpen. In der Haut der jungen Larve sind diese Anlagen »ein ganz geschlossenes Ganzes, das sich gegen Epidermis und Lederhaut deutlich abhebt«. Das ganze Gebilde verändert sich dann zu einer Kugel mit doppelter Epithelwand. Aus der Innenschicht entwickeln sich dann die Epithelzellen der Sekretionsschicht, die Außenschicht wird zu kontraktiven Elementen umgewandelt. Dieselben sind auch bei anderen Amphibien beschrieben worden, beim Axolotl von Paulicki (12) und letztens von Gajewska (6), beim Frosch von Junius (l. c.), beim Triton von Nicoglu (10), beim Salamander letztens vom Theis (l. c.) und früher von vielen anderen Forschern. Ihre physiologische Rolle beschränkt sich auf das Ausscheiden des Giftsekretes. Es muß jedoch erwähnt werden, daß frühere Forscher, u. a. Seek (13), die erwähnten Muskelzellen für Ersatzelemente der sekretierenden Drüsenzellen halten und annehmen, daß das Sekret nicht durch die Aktion der Zellen, sondern durch eine Erhöhung des Lymphdruckes ausgeschieden wird.

Meinen Beobachtungen zufolge, welche mit den Anschauungen von Weiss (l. c.) größtenteils übereinstimmen, sind die Muskelelemente der Drüsenwand schlanke, spindelförmige Zellen, welche die Drüse mit einem einzellschichtigen Mantel umgeben. Ihr typisches Muskelaussehen ist aus der Abbildung 2 (Taf. 16) ersichtlich. Die ganz genaue Abbildung repräsentiert die tangential angeschnittene Drüsenwand mit den in Rede stehenden glatten Mu-



skelzellen in ihrer charakteristischen Anordnung. Dieselben Muskelemente sind auf der Abbildung 3 im Querschnitt sichtbar. Ihre Anordnung an der Drüsenwand ist derart, daß sie an der Basis der Drüse einen Boden aus horizontal verlaufenden Zellen bilden und an dem sekrechten Schnitte durchgeschnitten erscheinen, an den Seitenwänden dagegen meridional verlaufen. Manchmal ist an der Außenseite der Muskelzellen eine scharfe Linie sichtbar, welche der Membrana basilaris entspricht. Dies stimmt vollkommen mit den erwähnten entwicklungsgeschichtlichen Angaben überein. Die Muskelschicht wird in der Gegend des Drüsenhalses distinkt dicker und der Verlauf der Zellen verändert sich gegen einen zirkulären, rings um den Drüsenhals so, daß eine Art Sphinkter entsteht. Mikroph. 4 (Taf. 16) stellt solch' einen Sphinkter und dessen Verhältnis zu dem Drüsenhals dar. Die physiologische Bedeutung dieser Einrichtung ist ganz klar, der Sphinkter schließt das Lumen des Drüsenhalses ab, was das Herausfließen der Giftsubstanz verhindert. Dagegen muß folgerichtig die Lockerung des Sphinkters samt der Kontraktion der ganzen Muskeleinrichtung der Drüsenwand ein Ausscheiden des Sekretes verursachen, von welchem in den Drüsen größere Mengen angesammelt werden können. Von Weiss (l. c.) wurde der genannte Sphinkter bei der Kröte nicht beobachtet.

Das Drüsenepithel geht in der Gegend des Drüsenhalses in die den Drüsengang auskleidende Epithelschicht über. Das Lumen öffnet sich an der Oberfläche des Epidermis und ist mit einer verhornten Schicht versehen. Mikrophoto 6 stellt den Übergang der Drüse in den Ausführungsgang dar (Drüsenhals). Charakteristisch für dieses Bild ist der Umstand, daß der Drüsenhals ganz sekretfrei ist, obwohl das ganze Drüsenlumen mit einer körnigen Sekretmasse ausgefüllt ist; diesen Befund halte ich für ein Ergebnis der Kontraktionstätigkeit des Sphinkters, welcher den Drüsenhals zusammenpreßt, ohne das Sekret in den Drüsenhals eindringen zu lassen. An der Außenseite des Muskelmantels der Drüse befindet sich eine bindegewebige Kapsel, welche mehrere Chromatophoren und reichliche Kapillarnetze enthält.

Eine Beschreibung der Tätigkeit der Drüsenzellen und eine Darstellung des Sekretionsprozesses fällt nicht in den Bereich meiner Arbeit, obwohl bisher, trotz vieler Publikationen früherer und moderner Forscher, über den Sekretionsprozeß in den Gift-



drüsen noch nicht das letzte Wort gesprochen worden ist. Es handelt sich nämlich um die Tatsache, ob und auf welche Weise die Giftdrüsen innerviert werden, denn in der betreffenden Literatur werden sich widersprechende Anschauungen über den Mechanismus des Exkretionsprozesses des Giftes angeführt.

### Die Innervierung der Giftdrüsen.

In meiner obenerwähnten Arbeit über die Innervierung der Froschhaut ist der Anordnungsplan der Nerven Elemente in der Haut dieses Tieres dargestellt worden. Ähnliche Verhältnisse werden auch bei der Kröte beobachtet. Auch hier befindet sich ein Nervennetz in dem Unterhautgewebe. Dasselbe setzt sich aus reichlichen Nervenbündeln zusammen, weist eine charakteristische Verdichtung an den Drüsengeschwülsten auf und entsteht durch Zerspaltung und Zusammenfließen der Nervenfasern in den Knotenpunkten des Geflechtes, sowie in dem Verlaufe derselben, in den Nervenbündeln. Diese Anastomosen unter den Bestandteilen der Nervenbündel sind in meinen früheren Arbeiten genau beschrieben worden. Hier werden sie wieder angetroffen. Das subkutane Nervengeflecht besitzt also den Charakter eines peripheren Nervennetzes. (Abb. 6, Taf. 19). Das in Rede stehende Nervengeflecht läßt sich ebenso gut auf den totalen Präparaten beobachten, die entsprechend vorzüglich aufgeheilt wurden, wie auch auf den dicken Horizontalschnitten. Es trennen sich von demselben kleinere Bündelchen ab, welche, wellenartig verlaufend, in die Lederhaut eindringen. Verhältnismäßig selten zweigen sich von den letzteren einzelne Nervenfasern oder deren kleinere Bündel ab, um an die Seitenwand der Drüse zu gelangen, wie dies auf dem Mikrophot. 7 sichtbar ist. Öfters gelangen aus wenigen Nervenfasern zusammengesetzte Nervenbündelchen an die Drüsenbasis, um sich dort zu verzweigen. Dies läßt sich genau an den horizontalen Präparaten beobachten. Am häufigsten gelangen aber an die Basis oder an die Seite der Drüse einzelne Nervenfasern, die sich dort auf folgende Weise verzweigen: Die an die Drüsenwand heranreichende Nervenfasern begegnet der bindegewebigen Kapsel, in der sie in dickere Zweigchen zerfällt (Abb. 8 u. 9). Dieselben dringen dann tiefer ein, um in der oben beschriebenen Muskelschicht in ein Netz zu zerfallen. (Abb. 9). Diesen Befund, daß die Drüse von wenigen Nervenfasern versorgt wird, halte ich für einen



für die Drüsenphysiologie wichtigen Umstand, denn auf diese Weise entsteht hier das nervöse Endnetz aus wenigen Nervenfasern und das Drüsenindividuum befindet sich unter dem Einfluß von wenigen Nerveneinheiten.

In einem gelungenen, horizontal geschnittenen Präparat, welches man von der Untenseite der Haut beobachtet, hebt sich der Drüsenboden außerordentlich plastisch ab. Darüber breitet sich das Geflecht des subkutanen Nervennetzes aus. Von demselben zweigt sich ein Nervenbündelchen ab, gelangt an den Drüsenboden und verläuft dort, indem seine Nervenfasern immer beiderseits Zweigchen abgeben, sich voneinander entfernen, um sich bald wieder zu vereinigen. Die abgetrennten Zweigchen zerfallen dann aufs neue und bilden um die Drüsenfläche herum ein Nervennetz mit länglichen Maschen. Distinkte Varikositäten sind an den feinen Fäserchen sichtbar. Das feine Netz befindet sich dicht an der Oberfläche der Drüse, tief unter den Chromatophoren, welche bekanntlich an der Außenseite der Blutkapillaren in der bindegewebigen Kapsel auftreten.

Die Seitenwände der Drüse sind von einem distinkten, feinen Nervennetz umflochten, welches den meridionalen Verlauf der Nervenfasern und längliche, ebenso meridionale Netzmaschen aufweist. Diese Anordnung ist sehr gut auf Abb. 10, Taf. 19 sichtbar. Es kommt mir auf die Feststellung an, daß man es hier mit dem Endnetze zu tun hat, welches bekanntlich von Stöhr jun. für eine »Gesamtkonstruktion des vegetativen Nervensystems letzten Endes« gehalten wird. Das in Rede stehende Netz versorgt die kontraktionsfähige glatte Muskelschicht der Drüsenwand, welche bekanntlich aus meridionalen Spindelzellen zusammengesetzt ist. Die ebenso meridionale Anordnung der Nervenelemente weist auf einen innigen Kontakt der Nerven mit den Muskelementen hin. Dickere Fäserchen liegen zwischen den Muskelzellen, um mit ihren feinsten Verzweigungen die letzteren zu umflechten. Wie aus Abb. 10 ersichtlich ist, besteht das Nervennetz öfters aus kleinen Bündeln von feinen Fäserchen mit distinkten Varikositäten. Die Verzweigungen derselben sind in den Knotenpunkten dunkler. Ihr Verlauf bleibt meridional und parallel, die Netzmaschen sind länglich. Der gemeinsame Verlauf der dünnen Fäserchen verursacht eine verwickeltere Nervenordnung, das Netz scheint dicker, weniger fein zu sein. Den zweiten Typus der Nervenordnung bil-



det das Nervennetz, in dem die Nervenfasern, größtenteils einzeln, in größeren Abständen voneinander verlaufen und das Netz weitmaschig ist, ein Befund, wie ich ihn am häufigsten in den großen, sowie in den kleineren Drüsen zu sehen bekam.

Diese differenten Bilder der Nervenordnung stehen gewiß im Zusammenhang mit der Ausfüllungsstufe der Drüsen. Eine prallgefüllte Drüse muß ihren Einfluß auf das Nervennetz ausüben, die Maschen desselben werden größer und nehmen eine mehr polyedrische Gestalt an (Abb. 11), die Richtung des Faserlaufes bleibt jedoch meridional. Dies stimmt mit der Anschauung überein, daß ein Nervennetz eine funktionelle Anpassung darstellt, da es dem eventuellen Zerreißen der Nervenfasern während der weitgehenden Druckveränderungen im Innern der Drüse vorbeugt. Zieht man eine Parallele zwischen der Innervierungsart der Giftdrüsen von Bufo einerseits und derjenigen von Frosch und Axolotl andererseits, so springt die Differenz von selbst in die Augen. Vor allem kommen beim Bufo viel mehr Nervelemente in der Drüsenwand vor, die Giftdrüsen sind hier öfters mit einem dichten Nervenfilz umflochten, zweitens fehlen beim Axolotl und Frosch die speziellen Nervenfasern, welche an die Drüse von der Seite oder von unten heranreichen, um dann in ihrer Wand in ein Endnetz zu zerfallen. Man bekommt zwar beim Axolotl Nervenbündelchen zu sehen, welche in der Nähe der Drüse in einzelne Fasern zerfallen und sich dann von der Drüse in Gestalt eines weitmaschigen Gitterwerkes abheben, dieselben scheinen aber der Drüse auszuweichen und mit den Nervelementen des subepidermalen Netzes zusammenzufließen (Ackermann 2. Abb. 3). Selbstverständlich ist das Abgeben von feinen Nervenzweigen an die Drüse nicht unmöglich, aber von solch' einem spezifischen Nervenapparat, wie ihn das Endnetz der Muskelschicht der Drüse beim Bufo bildet, kann keine Rede sein.

Die Innervierungsverhältnisse der Giftdrüsen beim Frosch ermöglichen es, ein richtiges Nervennetz aufzufinden, es ist aber schwach entwickelt, aus sehr dünnen Fasern zusammengesetzt und schwach färbbar. Der Umstand steht gewiß im Zusammenhang mit der Entwicklung der kontraktiven Muskelschicht. Dieselbe ist nach Junius (l. c.) in den Giftdrüsen des Frosches schwach entwickelt, sie wird selten in Gestalt eines Mantels aus meridional zur Drüse gestellten Muskelfasern vorgefunden, öfters sind ein-



zelne, kleine Muskelzellen in der Drüsenwand sichtbar und schließlich können Kontraktionselemente im allgemeinen fehlen. Die schwach aktiven Giftdrüsen des Frosches brauchen also keinen gut entwickelten Nervenapparat, welcher eine gewaltige Giftau-scheidung verursachen würde, nachdem die Kontraktion des Muskelmantels durch einen Reiz zustandekommt.

Die Ursache des differenten Innervierungsbildes der Giftdrüsen beim Axolotl, Frosch und Bufo ist also in der differenten Drüsenphysiologie der drei genannten Tieren zu suchen. Der Axolotl lebt im Wasser, seine Giftdrüsen gelten in der betreffenden Literatur für untätig, viele Verfasser behaupten sogar, daß die Giftdrüsen keine offenen Ausführungsgänge besitzen. Es muß berücksichtigt werden, daß beim Axolotl das Nervenetz noch nicht entwickelt sein kann.

Der Frosch besitzt natürlich entwickelte Giftdrüsen, sie sind aber nicht sehr aktiv. Erst bei der Kröte kommt es zu einer Ausbildung der Drüsen, welche auf den Reiz mit dem Ausscheiden des sezernierten Produktes reagieren. Selbstverständlich muß der Nervenapparat derselben anders aussehen als bei den oben erwähnten Tieren. Ein schwach entwickeltes Nervenetz der Froschdrüsen wird hier durch eine reichliche Anhäufung von feinsten Nervenverzweigungen ersetzt. Dieselben sind zum Innervieren der glatten Muskelzellenschicht der Drüse bestimmt. Oben wurde erwähnt, daß von manchen Autoren die Muskelnatur dieser Elemente bestritten wird. Meine Beobachtungen über die Nervenetze der Giftdrüsen scheinen zur Lösung dieser strittigen Frage manches beizutragen. Wenn die Spindelzellen der Außenschicht Ersatzelemente der Drüsenzellen sind, so könnte der Umstand ihrer reichlichen Innervierung gar nicht erklärt werden, da die echte Drüsenzellenschicht fast gar nicht innerviert ist. Dagegen stimmt die reichliche Innervierung der Muskelschicht sehr gut mit dem Befund überein, daß ein elektrischer oder mechanischer Reiz der Haut eine sofortige Ausscheidung des Drüsenproduktes verursacht (Junius, Weiss l. c.).

#### **Zusammenfassung.**

1. Die Giftdrüsen der Kröte besitzen einen distinkten Muskelapparat, welcher in Gestalt von spindelartigen glatten Muskelzellen auftritt. Dieselben sind am Boden der Drüse horizontal,



an den Seitenwänden dagegen meridional angeordnet und bilden rings um den Hals der Drüse einen Sphinkter.

2. Die Drüsenwand ist reichlich innerviert mit spärlichen Nervenfasern, welche sich von dem subkutanen Nervenetze oder von den Nervenstämmchen der Cutis abgetrennt haben.

3. Aus den Verzweigungen dieser Nervenfasern entsteht in der erwähnten Muskelschicht ein feines Endnetz mit länglichen Maschen, welches aus meridional zur Drüse verlaufenden Fäserchen zusammengesetzt ist.

4. Das Endnetz erstreckt sich auch auf den Sphinkter des Drüsenhalses.

5. Im Endnetze sind zwei Typen von Nervenordnung beobachtet worden.

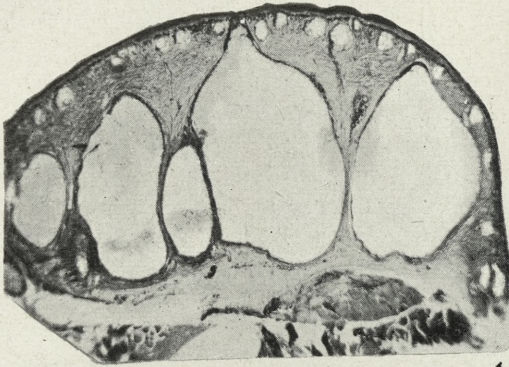
Aus dem histologischen Institut der Jagellonischen Universität, Kraków,  
Vorstand: Prof. Dr Stanisław Maziarski.

### Erklärung der Abbildungen auf der Tafel 16.

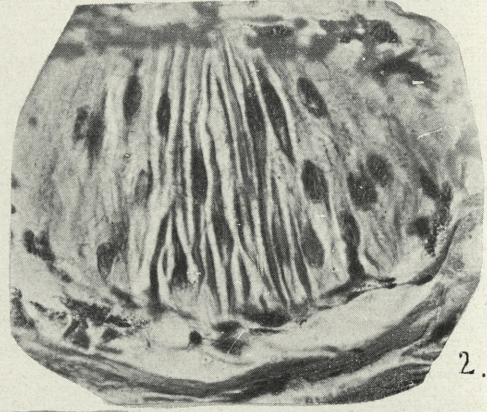
Die Abbildungen Nr 1—5 und 7 wurden bei Verwendung des Leitzschen Apparates zur Mikrophotographie »Panphot» aufgenommen. Die Mikroaufnahmen Nr 6, 8—11 wurden unter Zuhilfenahme eines Zeichenokulars ergänzt.

1. Ein senkrechter Schnitt durch die Drüsengeschwulst.
2. Tangential angeschnittene Drüsenwand. Sichtbar sind spindelförmige Muskelzellen in ihrer spezifischen Anordnung.
3. Dieselben im Querschnitt, dicht an die Drüsenzellen angeschlossen.
4. Tangential angeschnittener Drüsenhals. An dessen unterem Teil wird eine Ringmuskelschicht getroffen, welche einer Verdickung der Muskelkapsel entspricht und für einen Sphinkter gehalten wird.
5. Längsschnitt des Drüsenhalses mit dem leeren Lumen, obwohl in dem Drüseninnern eine große Menge körnigen Sekrets beobachtet wird. Dieser Umstand spricht für das Vorhandensein eines Sphinkters, welcher das Lumen des Drüsenhalses verschließt.
6. Die Mikroaufnahme eines subkutanen Nervennetzes. Reichliche Anastomosen unter den Nervenfasern.
7. Ein Nervenbündel in der Cutis mit dem an die Giftdrüse heranreichenden Zweige.
8. Aus der Oberfläche einer Giftdrüse: die Verzweigungsart der an die Drüse gelangenden Nervenfasern.
9. Dasselbe und das an den Seitenwänden entstandene Nervenetz.
10. und 11. Zwei Grundtypen des Nervenendnetzes.

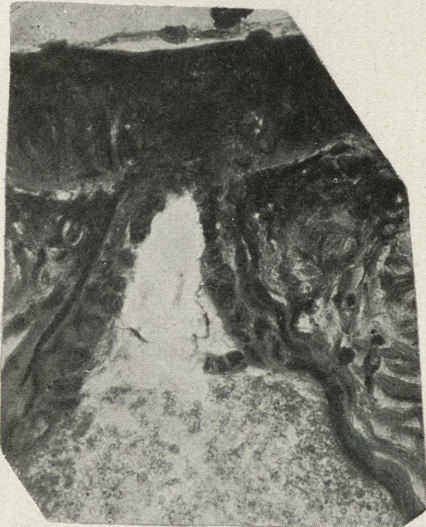




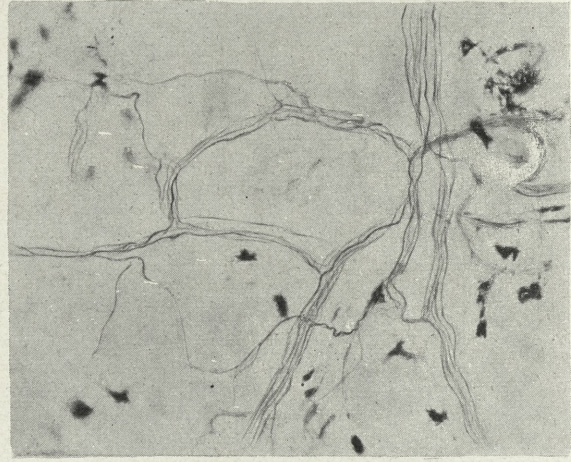
1.



2.



5.



6.



11.



10.

J. Ackermann phot.







**Literaturverzeichnis.**

- 1) Ackermann J.: Bull. Int. de l'Acad. Pol. d. Sc. et d. L. Cracovie 1932 Série B. — 2) Ackermann J.: Ibidem 1933. — 3) Bugnion: Bull. Nr 70 d. l. Soc. Vaud. d. Sc. nat. 1873 zitt. n. Weiß. — 4) Calmels: Archives d. Physiologie 1883. — 5) Engelmann: Pflügers Archiv 1872. — 6) Gajewska H.: Bull. Int. d. l'Acad. Pol. d. Sc. et d. L. Série B 1933. — 7) Heidenhain M.: Sitzungsberichte d. Würzb. physik.-med. Geselsch. 1893 zitt. n. Weiss. — 8) Junius: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 47. 1896. — 9) Leydig: Arch. f. mikr. Anat. 1876 und Zentralblatt Bd. XII. 1892 zitt. n. Weiss. — 10) Nicoglu: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 56. 1893. — 11) Nirenstein: Archiv f. mikr. Anat. Bd. 72. 1908. — 12) Paulicki: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 24. 1908. — 13) Seek: Diss. Dorpat 1891 zitt. n. Weiss. — 14) Schultz: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 34. 1889. — 15) Theis: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 140. 1931. — 16) Weiss: Arch. f. mikr. Anat. Bd. 53. 1898.
-







*Próby stratigrafii miocenu Polski na podstawie faun mięczaków. Cz. I. — Versuche einer Stratigraphie des Miozäns von Polen auf Grund seiner Molluskenfauna. I Teil.*

Mémoire

de M. **W. FRIEDBERG** m. c.

présenté le 8 novembre 1937.

Als ich vor 27 Jahren an einer Monographie der Mollusken des polnischen Miozäns zu arbeiten begann, verfolgte ich neben rein paläontologischem Interesse auch die Absicht manche Fragen allgemeiner Natur, hauptsächlich stratigraphische Fragen, zu beantworten. Jetzt ist diese Monographie abgeschlossen, und ich kann an die Lösung einiger von diesen Fragen schreiten.

Ich war davon überzeugt, daß Torton im Verhältnis zu älteren geologischen Zeitperioden einer kurzen Zeitspanne entspricht, während welcher sich die Mollusken wenig, oder gar nicht veränderten. Die Unterschiede zwischen dem Untertorton (Opolien) in meiner Deutung und dem Obertorton (Bulhovien) sind infolge beginnender Aussüßung des Meeres faunistisch sehr deutlich, weshalb die Fauna des Obertortons schon Anfänge der sarmatischen aufweist.

In dieser Arbeit werde ich mich auf das Untertorton beschränken. Wir wollen nachprüfen, wie sich in ihm die Faunen von zwei übereinander liegenden Schichtenkomplexen verhalten. Es ist jedoch nicht leicht einen Aufschluß zu finden, in welchem beide eine reiche Fauna hätten und deren Überlagerung keinem Zweifel unterliegen würde.

In Nordpodolien bilden fossilreiche, helle Sande das tiefste Glied des dortigen Miozäns. Sie sind unter dem Namen der Lignitsande bekannt, da sie manchmal unbedeutende Braunkohlen-



flötze führen. Ihre Molluskenfauna ist aus einigen Orten (Olesko, Podhorce, Jasionów, Hołubica, Zborów, Borki Wielkie) schon längst bekannt. Diese Sande kommen auch in der weiteren Verlängerung des Nordrandes der podolischen Hochebene in Wolhynien zum Vorschein. Reich an Fossilien ist dort besonders der unterste Teil der Schlucht Żabiak im Dorfe Zalesce, auch der neulich vom Kowalewski (1) angegebene Aufschluß vom Rydoml.

Über den Sanden liegen (Olesko, Podhorce, Jasionów) Lithothamnienkalke oder Mergel, welche jedoch arm an Versteinerungen sind. Nur in der Ortschaft Stary Poczajów in Wolhynien sind die Mergel gut entwickelt und reich an Mollusken. In einer tiefen Schlucht sah ich helle Sande, welche die gewöhnliche Fauna der Lignitsande führen, über welche ich schon früher (2) berichtet habe. Unter ihnen ist eine 0·5 m mächtige Lignitschicht sichtbar, darunter Kreidemergel.

Wir hätten also einen Vergleich zu ziehen zwischen den Mollusken der Lignitsande und denjenigen der darüber liegenden Mergel von Stary Poczajów. Etwa 15 km westlich von diesem Orte liegt jedoch ein bekannter Aufschluß der Lithothamnienkalke am Berge Hołdy beim Dorfe Buczyna, welcher auch sehr fossilienreich ist. Es liegt zwar dort der mergelige Kalk direkt auf dem Kreidemergel, seine Fauna gleicht jedoch ganz derjenigen von Stary Poczajów, worauf schon Olszewski (3) vor 70 Jahren aufmerksam gemacht hat, weshalb wir bei unserer Zusammenstellung auch Hołdy in Betracht ziehen werden.

In beiliegender Tabelle habe ich nun ein Verzeichnis der Mollusken aus fünf gründlich ausgebeuteten Fundorten der Lignitsande (Olesko, Podhorce, Jasionów, Hołubica, Zborów) einerseits und von Hołdy und Stary Poczajów andererseits aufgestellt. Borki Wielkie und die Fundorte der Lignitsande in Wolhynien habe ich aus praktischen Gründen weggelassen, damit das Verzeichnis nicht zu umfangreich werde. Aus demselben Grunde habe ich auch die nicht ganz klar bestimmten Arten weggelassen, auch solche, welche nur in wenigen Exemplaren und nur in einer Lokalität gefunden wurden, auch manche kleine Formen, welche für unsere Erwägungen belanglos waren (*Hydrobia*).

Es muß noch hervorgehoben werden, daß die Lignitsande Uferbildungen eines ganz seichten Meeres sind, wahrscheinlich



sogar des Litoralgürtels. Man könnte sie etwa mit den Faluns der Aquitaine vergleichen. Am reinsten sind sie in Olesko, in Podhorce sind sie hie und da zu Sandsteinen verkittet, in Jasionów manchmal etwas tonig. Die Mergel von Stary Poczajów und die Kalke von Hołdy wurden in einer etwas größeren Tiefe abgesetzt, welche für die Lithothamnienkalk-Fazies charakteristisch ist.

Die Fossilienliste habe ich nach meinen Sammlungen und nach meiner Arbeit »Mollusca miocaenica Poloniae« zusammengestellt und dabei auch die Arbeiten anderer Autoren berücksichtigt.

Bei Prüfung der Tabelle muß darauf Gewicht gelegt werden, daß beide Horizonte, mit welchen wir uns beschäftigen, eine verschiedene Fazies haben, sonst wäre es leicht die durch einen andersgestalteten Lebensraum hervorgebrachten Unterschiede mit den stratigraphischen zu verwechseln. Wir müssen deshalb auch die Lebensweise der Molluskenarten in Betracht ziehen.

Aus unserer Zusammenstellung geht hervor, daß in beiden Horizonten Gastropoden zahlreicher an Arten sind, als die Bivalven. Was die Zahl der Individuen anbelangt, überwiegen jedoch Bivalven in den Lignitsanden, denn Arten wie *Corbula gibba* Oliv., *Venus cincta* Eichw., *Timoclea Sobieskii* Hilb., *Phacoides borealis* L., *Loripes dentatus* Defr. var. *nivea* Eichw., *Cardium praeechinatum* Hilb., *Nucula nucleus* L., *Chlamys elegans* Andr., *Ostrea digitalina* Dub. kommen in ihnen oft massenhaft vor, während sie in Hołdy und in Stary Poczajów selten sind, oder ganz fehlen. Die Gastropoden übertreffen, was die Zahl der Arten anbelangt, in beiden Horizonten die Bivalven, die Zahl der Individuen ist jedoch in den Sanden geringer. Eine Ausnahme bilden nur einige Arten (*Ringicula auriculata* Men., *Oxystele orientalis* Cossm. et Peyr., *Natica Staszici* Friedb., *Gibbula affinis* Eichw., *Turritella pythagoraica* Hilb., *Bittium deforme* Eichw.), welche besonders in Olesko sehr häufig sind.

In Hołdy und in Stary Poczajów kommen einige Arten vor, welche in den Sanden fehlen. Von den Bivalven sind es: *Cardita laticosta* Eichw., *C. Duboisi* Desh., *Phacoides Michelottii* May., *Codokia exigua* Eichw., *Arca anomala* Eichw., *Arca barbata* L. var. *Eichwaldi* Friedb. und *Ostrea cochlear* Poli var. *navicularis* Brocc. Die letzte Form ist bekanntlich den tonigen Sedimenten eines etwas tieferen Meeres eigen, hat deshalb nur eine fa-



zielle, keine stratigraphische Bedeutung. *Phacoides Michelottii* kommt auch nicht in Betracht, da diese Art, schon aus dem Burdigal bekannt, langlebig ist und wahrscheinlich im tieferen Meere heimisch ist. *Codokia exigua* Eichw. kommt nach M. Hoernes schon im Helvet des Wienerbeckens (Grund), obwohl selten, vor, häufiger ist sie dort im Torton, besonders in Steinabrunn. Es behauptet zwar de Gregorio, daß die Art Eichwalds mit der Form des Wienerbeckens nicht vollkommen übereinstimmt, weshalb er für die letzte den Namen *C. lia* vorschlägt, ich weiß jedoch nicht, ob diese Behauptung richtig ist. Es bleiben nur vier Arten übrig: *Cardita laticosta* Eichw., *C. Duboisi* Desh., *Arca anomala* Eichw. und *A. barbata* L. var. *Eichwaldi* Friedb., welche nur in Hołdy und Stry Poczajów, in Żukowce, Zalesce und in Szuszkowce <sup>1)</sup> vorkommen, weshalb sie für ein stratigraphisch jüngeres Horizont, als das der Lignitsande charakteristisch sein könnten. Ihre chronologische Bedeutung scheint um so mehr begründet, da sie nicht an eine Fazies gebunden sind, denn in Zalesce, Wiśniowiec, Żukowce und Szuszkowce kommen sie in den Sanden vor. *Cardita laticosta* kommt im polnischen Miocän sonst nur in Bogucice vor, *C. Duboisi* nur in Bogucice und Zgłobice, was den Eindruck hervorrufen könnte, daß die Bogucicer-Sande und die Schichten von Grabowice und Zgłobice stratigraphisch mit dem Horizonte von Hołdy und Stry Poczajów parallelisiert werden könnten. Da jedoch in Bogucice und Zgłobice *Terebralia bidentata*, eine für den Lignitsandhorizont bezeichnende Art, vorkommt, sollte man diesen zwei Arten keine allzugroße Bedeutung zuschreiben.

Was die Gastropoden anbelangt, so besitzen wir deren vier Arten, welche nur in Hołdy und in Stry Poczajów vorkommen, in den Lignitsanden aber fehlen. Es sind dies: *Gibbula biangulata* Eichw., *Turritella scalaria* Dub., *Cerithium irregulare* Dub., und *Merica fenestrata* Eichw. var. *gracilis* Friedb. Die erste Art, welche bei uns nur aus Stry Poczajów, Zalesce, Żukowce und Tarnoruda bekannt ist, könnte für den Lithothamnienkalkhorizont bezeichnend sein, da die Vorkommnisse dieser Art im Torton des Wienerbeckens, Italiens (Helvet-Torton) und der Ge-

<sup>1)</sup> Die Fundorte dieser Arten sind in meinen »Mollusca miocaenica Poloniae« angeführt.



gend von Bordeaux (Aquitän-Helvet) nicht der typischen Form, sondern der var. *porcella* de Greg. entsprechen. Allerdings habe ich jedoch im Helvet von Manthelan ein typisches Exemplar gefunden. *Cerithium irregulare* habe ich in Hołdy, Stary Poczajów, Zalesce und in Żukowce gesammelt, Dubois in Szuszkowce. Wichtig ist auch das Vorkommen von *Turritella scalaria* Dub., der ich unlängst eine kurze Arbeit (4) gewidmet habe. *Merica fenestrata* Eichw. var. *gracilis* habe ich außer in Hołdy und Stary Poczajów nur in Zalesce und Żukowce gefunden, unlängst hat jedoch Kowalewski (1) diese Form aus den Lignitsanden von Rydoml angeführt. Es dürften also nur zwei Gastropodenarten: *Cerithium irregulare* Dub. und *Turritella scalaria* Dub. für den Lithothamnienkalkhorizont charakteristisch sein.

Über die Vorkommnisse in Wolhynien muß noch folgendes bemerkt werden. Die ungemein reiche Fauna der Schlucht Żabiak in Zalesce wartet noch auf eine spezielle, schichtenweise durchgeführte Ausbeute, da dort einige Horizonte unterschieden werden müssen, welche die bisherigen Aufsammlungen nicht berücksichtigen konnten. Die Lage der mergeligen Sande von Żukowce ist meiner Meinung nach noch nicht festgestellt, obwohl sie wahrscheinlich den Mergeln von Stary Poczajów entsprechen. Die Sande von Szuszkowce sind demzufolge, was ich unlängst berichtet habe (4), jünger als die Lignitsande, auch als die Mergel, gehören aber noch zum Untertorton und es ist jedenfalls verfehlt, wenn sie Kowalewski unlängst (1) dem Buhlowien zugezählt hat<sup>1)</sup>.

In Hołdy und in Stary Poczajów sind einige Gastropodenarten zahlreicher als in den Lignitsanden. Ich zähle sie nach der Tabelle auf: *Callistoma turricula* Eichw., *Turbo mamillaris* Eichw., *Leptothyra mamilla* Andr., *Rissoa turricula* Eichw., *Rissoina podolica* Cossm., *R. decussata* Mont., *Bittium deforme* Eichw., *Columbella semicaudata* Bon., *C. scripta* L., *C. fallax* R. Hoern. u. A.,

<sup>1)</sup> Schon nach Abschluß dieser Arbeit habe ich Heft 47 der »Posiedzenia Naukowe P. Inst. Geologicznego« erhalten, welches einen Aufsatz von Kowalewski unter dem Titel »O faunie warstw bułowskich Wołynia w związku z wiekiem piasków szuszkowieckich« enthält. Die Begründung dieses Autors, daß die Sande von Szuszkowce dem Buhlowien zuzurechnen sind, scheint mir wenig beweiskräftig zu sein. Mit dieser Frage werde ich mich gelegentlich noch beschäftigen.



*Turricula ebenus* Lam. var. *striata* Eichw. Es scheint mir, daß keiner von diesen Arten eine stratigraphische Bedeutung zugeschrieben werden kann, daß es sich jedoch dabei nur um Formen handelt, welche im etwas tieferen Wasser leben und an Seegraswiesen gut gedeihen.

Jedenfalls läßt sich im oberen Horizonte eine Verarmung der Molluskenfauna wahrnehmen. Nach unserer Zusammenstellung sind aus den Sanden 75 Bivalven und 160 Gastropodenarten bekannt, zusammen also 235 Molluskenarten und Varietäten. In Hołdy und in Stary Poczajów sind 31 Bivalven und 85 Gastropoden, zusammen nur 116 Molluskenformen vorhanden, also um die Hälfte weniger. Teilweise können wir die Ursache dieser Erscheinung dadurch erklären, daß die flache Sandzone günstige Lebensbedingungen für die grabenden Bivalven (*Tellina*, *Venus*, *Glycymeris*, *Solen*) und manche anderen Arten (*Pecten Besseri*, *Chlamys elegans*, *Ostrea digitalina*) bildet, auch für manche Gastropodenarten (*Fissurella*, *Calyptraea*, *Sigaretus*), welche am kaligen Meeresboden eines etwas tieferen Meeres nicht leben können. In den Lignitsanden sind *Neritina picta* und einige *Potamides*-Arten (*P. Schaueri*) vorhanden, welche im oberen Horizonte fehlen, da in dem Lignitsande-Horizont bei der Mündung einiger Flüsse das brackisch gewordene Meereswasser das Leben dieser Arten begünstigte.

Im oberen Horizonte vertiefte sich etwas das Meer, es tritt dort eine üppige Seegrasflora auf, welche die Existenz vieler Mollusken begünstigt, die Fauna sollte also nicht so sehr verarmen. Ich glaube, daß die verminderte Anzahl der Molluskenarten durch die langsam eintretende Abkühlung des Meereswassers verursacht wurde, infolge derer manche Mollusken ihr bisheriges Areal verließen und sich in wärmere Meere zurückzogen.

Wir wissen, daß im Bereiche des Mittelmeeres die Mollusken des Untermiozäns von denen des Helvets und Torton Unterschiede aufweisen, welche auch dadurch zustandekamen, daß manche Arten ausstarben, oder in den tropischen Teil des Atlantischen Oceans auswanderten. Dieser Vorgang dauert jedoch nicht nur im Helvet und Torton, sondern auch im Pliozän fort, wie dies die schöne Monographie von Gignoux (5) beweist. Selbstverständlich ist er auch im Torton tätig. Im polnischen Torton



ist er vielleicht intensiver vorgegangen, da hier das ehemalige Mediterranmeer am meisten gegen den Norden vorgedrungen ist. Nur in den Lignitsanden kommen manche Arten vor, welche deutlich auf ein wärmeres Meer hinweisen. *Terebralia bidentata* Deifr. ist bei uns nur auf das unterste Untertorton beschränkt<sup>1)</sup>, wie ich das neulich (6) bewiesen habe. Nach Thiele (7) lebt diese Gattung jetzt nur im indoaustralischen Gebiet. *Tectarium kostejense* Boettg. ist der einzige Vertreter im Miozän von Europa der Gattung *Tectarium*, welche jetzt nur in indopazifischen Meeren lebt. Dasselbe bezieht sich auf die Art *Modulus Basteroti* Ben. Das Vorkommen der letzten Art, welche sonst nur aus dem Burdigal der Gegend von Bordeaux und aus dem Helvet von Italien bekannt ist, kann im Torton von Zborów und von Siebenbürgen nur als absterbendes Relikt gedeutet werden.

Zusammenfassend kommen wir zu dem Resultate, daß die Fauna der Lithothamnienkalke und Mergel in Nordpodolien einen großen Rückgang gegenüber derjenigen der Lignitsande aufweist. Die Unterschiede werden hauptsächlich durch verschiedene Fazies verursacht, aber auch wahrscheinlich durch klimatische Faktoren. Wir haben auch nur wenige Molluskenarten nennen können, welche dem oberen Horizonte eigen sind, weshalb der allgemeine Schluß, daß während des Untertortons sich die Faunen nur wenig verändert haben, richtig ist.

Es wurde nur ausnahmsweise das tortonische Alter der Lignitsande verneint. Siemiradzki (8) wollte sie dem Helvet zuweisen. Um diese Frage abzuschließen, habe ich in meiner Tabelle auch das Vorkommen unserer Mollusken in den bekannten Miozängebieten Europas (Wienerbecken, Siebenbürgen, Italien, Frankreich) berücksichtigt. Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß nur vier Arten oder Varietäten der Lignitsande aus dem Torton unbekannt sind und zwar: *Pholas* cf. *Dujardini* May. (Helvet), *Tellina crassa* Pen. var. *reducta* Dollf. et Dautzb. (Burdigal-Helvet), *Donax intermedia* Hoern. (Helvet), *Donax* cf.

<sup>1)</sup> Die Art in unserem Sarmat, welche ich anfangs (Mollusca miocaenica Poloniae, Bd. I. S. 301) *Terebralia Andrzejowskii* genannt habe, gehört nicht zu dieser Gattung, sie ist vielmehr ein *Potamides* s. str., was ich (ibidem S. 600) korrigiert habe. Es ist deshalb nicht richtig, wenn Kowalewski (1) den Namen *Terebralia Andrzejowskii* weiterhin gebraucht und von Sanden mit *Terebralia* im Sarmat von Rydoml spricht.



*sallomacensis* Cossm. et Peyr. (Helvet). Diese Arten wird man höchstwahrscheinlich im Torton des Wienerbeckens finden, wenn die dortigen Mollusken neu bearbeitet werden, was dringend geboten ist. Sonst sind alle Arten, falls sie nicht Lokalformen sind, aus dem Torton anderer Gebiete bekannt, weshalb die Zugehörigkeit der Lignitsande zum Torton keinem Zweifel unterliegt.

Die Fauna der Lignitsande und des oberen Horizontes steht derjenigen des Wienerbeckens und derjenigen von Siebenbürgen am nächsten. Aus der Tabelle ist ersichtlich, daß von den 245 von mir angegebenen Arten 179, also 73% im Wienerbecken, 155 im Torton von Siebenbürgen vorkommen, während in Italien nur 113 verzeichnet werden, obwohl in der Tabelle das Vorkommen angefangen vom Helvet bis zum Pliozän angeführt wurde. Mit dem Miozän von Frankreich (Aquitane-Torton) hat unsere Fauna nur 97 Arten gemeinsam, was dadurch leicht erklärt werden kann, daß das dortige Miozän der atlantischen, nicht der mediterranen Provinz angehört und daß das Torton der Gegend von Bordeaux von einer anderen Fazies als derjenigen der Lignitsande ist.

Daß das Torton von Polen demjenigen des Wienerbeckens am nächsten steht, war schon längst bekannt und wurde von niemandem ernstlich verneint. Unlängst hat J. Meznerics in ihrer interessanten Arbeit über die Gastropoden von Steinabrunn (9) diese Tatsache betont, wobei ich bemerken möchte, daß im polnischen Torton auch manche andere Arten des Tortonens von Steinabrunn vorkommen, welche in der Tabelle der Verfasserin nicht berücksichtigt wurden. Es sind dies: *Crepidula unguiformis* Lam., *Alvania miocaenica* Sacco, *Alvania Venus* d'Orb. var. *dannubiensis* Cossm. et Peyr., *Cingula laevigata* Eichw. (= *C. laevis* Hoern.), *Pyramidella plicosa* Bronn., *Turbonilla turricula* Eichw., *Eulima subulata* Don., *Cerithiopsis bilineata* Hoern., *Cerithiopsis trilineata* Phil., *Triphora perversa* L. var. *adversa* Mont., *Cryptospira Philippii* Mont. (= *C. minuta* Pfeif), *Asthenotoma pannus* Bast., *Daphnella hispidula* Jan., *Ringicula auriculata* Men., *Tornatina truncatula* Brug. Bei Berücksichtigung dieser Formen ist der faunistische Zusammenhang noch deutlicher.

Die Fauna der Lithothamnienmergel und Kalke entspricht faziell und wahrscheinlich auch stratigraphisch derjenigen der Mergel von Steinabrunn, da diese Mergel Einlagerungen im



A r t e n	Olesko	Podhorce	Jasionów	Holubica	Zborów	St. Poczajów	Holdy	Österreich			Frankreich			Italien			Siebenhügel - Torton	Rezent
								Burdigal	Helvet	Torton	Aquitan. u. Burdig.	Helvet	Torton	Helvet	Torton	Pliozän		
<i>Pholas dactylus</i> L. var. <i>muricata</i> da Costa	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Pholas</i> cf. <i>Dujardini</i> May.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Jouannetia semicaudata</i> des Moul.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Solenocurtus antiquatus</i> Pult.	s	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	.	.	+
<i>Ensis Rollei</i> Hoern.	sh	h	.	sh	h	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	+
<i>Corbula gibba</i> Olivi	sh	sh	sh	sh	s	.	.	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Saxicava arctica</i> L.	.	s	.	sh	sh	.	s	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Glycymeris Menardi</i> Desh. var. <i>Rudolphii</i> Eichw.	s	h	.	.	.	.	.	○	+	+	○	+	.	.	.	.	+	.
<i>Lutraria lutraria</i> L.	s	s	.	sh	h	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Mactra Basteroti</i> May.	s	s	s	s	s	.	.	.	+	.	+	.	.	.	?	.	.	.
„ <i>subtruncata</i> da Costa var. <i>triangula</i> Ren.	.	.	.	.	.	s	.	.	+	.	.	+	.	+	.	+	+	.
<i>Mesodesma cornea</i> Poli	s	s	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	+	+	.
<i>Ervilia pusilla</i> Phil.	h	sh	sh	.	sh	.	.	.	+	+	+	+	+	+	○	+	+	○
<i>Telina pretiosa</i> Eichw.	s	s	s	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>donacina</i> L.	h	s	s	sh	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
„ <i>compressa</i> Brocc.	s	s	s	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	+	+	+
„ <i>crassa</i> Pen. var. <i>reducta</i> Dollf. et Dautz.	.	.	.	.	.	s	.	.	?	.	+	+	.	.	.	.	.	○
<i>Capsa lacunosa</i> Chemn.	.	.	s	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Gastrana fragilis</i> L.	s	s	.	sh	.	.	.	.	+	+	○	+	.	.	.	.	.	+
<i>Donax intermedia</i> Hoern.	s	h	s	h	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ cf. <i>sallomacensis</i> Cossm. et Peyr.	.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Dosinia exoleta</i> L.	s	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	+
<i>Circe minima</i> Mont.	sh	sh	s	h	s	s	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>eximia</i> Hoern.	s	s	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Venus subplicata</i> d'Orb. var. <i>orientalis</i> Friedb.	.	sh	.	s	s	.	.	○	○	+	.	○	.	.	.	○	○	.
<i>Venus cincta</i> Eichw.	sh	sh	sh	s	.	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+
„ <i>Basteroti</i> Desh. var. <i>volhyniana</i> d'Orb.	s	h	s	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Timoclea marginata</i> Hoern.	s	.	.	.	s	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	+
„ <i>Sobieskii</i> Hilb.	sh	sh	sh	s	s	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Meretrix italica</i> DeFr.	h	h	sh	s	h	s	.	+	+	+	.	+	.	+	+	+	+	.
„ <i>chione</i> L.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cardita rudista</i> Lam.	s	s	s	sh	s	h	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
„ <i>laticosta</i> Eichw.	.	.	.	.	.	s	s	.	○	○	.	○	○	○	.	.	.	.
„ <i>Partschii</i> Müntst.	s	s	.	h	s	s	s	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	+
„ <i>Duboisii</i> Desh.	.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>scalaris</i> Sow.	.	.	.	.	sh	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+
<i>Isocardia cor</i> L.	s	.	s	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+
<i>Lucina fragilis</i> Phil.	s	.	s	s	s	.	.	.	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+
<i>Phacoides borealis</i> L.	sh	sh	h	sh	s	s	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
„ var. <i>affinis</i> Eichw.	.	sh	sh	.	h	.	.	.	.	.	.	.	.	.	○	○	.	.
„ <i>Michelottii</i> May.	.	.	.	.	.	s	h	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.
„ <i>columbella</i> Lam.	h	sh	sh	s	.	.	s	.	.	+	+	○	+	+	+	.	.	+



A r t e n	Olesko	Podhorce	Jasionów	Holubica	Zborów	St. Poczajów	Holdy	Österreich	Frankreich	Italien			Siebenbürgen	Rezent
	Burdigal	Helvet	Torton	Aquitän u. Burdig.	Helvet	Torton	Helvet	Torton	Pliozän	Torton	Rezent			
Loripes dentatus Deifr. var. nivea Eichw.	sh	sh	sh	h	h	sh	.	.	+	+	○	+	+	.
Miltha incrassata Dub.	.	.	s	.	.	s	.	.	+	+	○	+	+	.
Miltha transversa Bronn.	h	s	sh	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+
Divaricella ornata Ag.	s	s	h	s	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+
Codokia exigua Eichw.	.	.	.	.	.	.	s	.	+	+	+	+	+	+
" decussata Costa	.	.	.	.	sh	.	.	.	+	+	+	+	+	+
Diplodonta trigonula Bronn	sh	s	s	s	h	.	.	.	+	+	+	+	+	+
" holubicensis Friedb.	.	.	s	sh	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lutetia nitida Reuss	sh	h	h	sh	s	sh	.	.	.	.	.	.	.	.
Chama gryphoides L.	sh	sh	h	.	.	s	h	+	+	+	.	+	+	+
Cardium praeechinatum Hilb.	sh	h	s	sh	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.
" subhispidum Hilb.	sh	s	s	h	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Limnocardium holubicense Hilb.	h	s	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
" lithopodolicum Dub.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
var. minor Friedb.	.	.	.	.	sh	.	s	.	.	.	.	.	.	.
Nucula nucleus L.	sh	sh	s	h	sh	h	s	.	+	+	.	+	+	+
Leda fragilis Chemn.	.	.	s	h	.	.	.	.	+	+	.	+	+	+
Arca Noë L.	h	.	.	s	s	.	.	.	+	+	.	+	+	+
" diluvii Lam.	s	.	h	.	s	h	.	.	+	+	.	+	+	+
" anomala Eichw.	.	.	.	.	.	h	.	.	+	+	.	+	+	+
" turoniensis Duj.	.	.	s	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	+
" barbata L.	sh	h	sh	s	h	.	s	.	+	+	+	+	+	+
" var. Eichwaldi Friedb.	.	.	.	.	.	.	s	.	+	+	.	+	+	+
" lactea L.	s	sh	sh	s	sh	s	s	.	+	+	○	+	+	+
" polyfasciata Sism.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	+	+	+
Pectunculus glycymeris L. var. pilosa L.	sh	sh	sh	s	sh	sh	sh	.	+	+	.	+	+	+
Limopsis anomala Eichw.	.	.	.	s	s	sh	sh	.	.	.	○	○	.	+
Congerina Sandbergeri Andr.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+
Modiolaria biformis Reuss	s	.	.	s	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+
" marginata Eichw.	.	s	s	.	sh	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Lima lima L.	s	s	s	.	.	.	.	.	+	+	○	+	+	+
" subauriculata Mont.	s	s	s	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	+
Plicatula ruperella Duj.	s	s	.	s	sh	h	.	.	+	+	.	+	+	.
" mytilina Phil.	.	.	.	.	s	.	.	.	+	+	○	+	+	.
Pecten Besseri Andr.	s	sh	s	.	.	.	.	.	+	+	.	+	+	.
Chlamys gloria maris Dub.	s	h	s	s	s	s	s	.	.	.	.	.	.	.
" elegans Andr.	sh	h	h	s	s	s	s	.	+	.	.	.	.	+
" flava Dub.	s	.	s	sh	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
Ostrea cochlear Poli var. navicularis Brocc.	.	.	.	.	.	sh	.	+	+	+	.	.	+	+
Ostrea leopolitana Niedzw.	sh	sh	s	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+
" digitalina Dub.	sh	sh	sh	s	s	.	s	.	+	+	○	○	.	+
Dentalium fossile Schröt. var. rari-costata Sacco	.	s	sh	h	sh	.	.	.	.	○	.	+	+	+
Ringicula auriculata Men.	sh	sh	sh	sh	sh	.	.	.	+	+	.	+	+	+
" laevigata Eichw.	.	.	.	.	s	.	.	.	+	+	.	○	○	+
" costata Eichw.	h	h	sh	h	sh	s	s	.	+	+	.	+	+	+
Tornatina Okeni Eichw.	s	s	s	sh	sh	s	.	.	+	.	.	.	.	.



A r t e n								Österreich			Frankreich			Italien				
	Olesko	Podhorce	Jasionów	Holubica	Zborów	St. Poczajów	Holdy	Burdigal	Helvet	Torton	Aquitain u. Burdig.	Helvet	Torton	Helvet	Torton	Pliozän	Siebenbürgen Torton	Rezent
Tornatina Lichtensteini Eichw. . . . .	sh	.	s	sh	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
„ lajonkaireana Bast. . . . .	s	.	s	h	sh	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	.	+
„ „ var. volhy- nica Eichw. . . . .	s	s	s	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Tornatina truncatula Brug. . . . .	s	h	h	s	s	s	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+
Scaphander lingnarius L. . . . .	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	+	○	○	.	.	.	.	.	+
Bulla hydatis L. . . . .	h	.	.	.	.	s	.	.	+	+	○	○	.	.	.	.	.	+
Bullinella convoluta Brocc. . . . .	.	.	s	.	.	s	.	.	.	+	+	○	○	.	.	.	.	+
„ elongata Eichw. . . . .	.	.	s	h	.	s	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	+
Tectura laevigata Eichw. . . . .	.	s	s	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	○	.	.	.	.
„ compressiuscula Eichw. . . . .	s	s	s	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	○	.	.	.	.
Fissurella graeca L. . . . .	s	s	s	.	h	.	s	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+
Emarginula clathrateformis Eichw. . . . .	.	.	s	.	.	.	s	.	.	.	○	.	.	.	.	.	.	+
Tinostoma Woodi Hoern. . . . .	.	s	.	.	.	s	s	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	.
Clanculus Araonis Bast. var. tuber- culata Eichw. . . . .	s	s	s	s	s	s	.	.	+	+	○	○	.	.	.	.	.	+
Gibbula novemcincta de Buch. . . . .	s	.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ Buchi Dub. . . . .	sh	sh	s	s	sh	s	h	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ biangulata Eichw. . . . .	.	.	.	.	.	.	s	.	.	○	○	+	.	○	○	.	.	+
„ affinis Eichw. . . . .	sh	s	s	h	s	s	h	.	.	+	.	.	.	○	○	.	.	+
Callistoma trigonum Eichw. . . . .	s	.	s	s	s	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ puberum Eichw. . . . .	s	s	s	s	h	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ zukowcense Andrz. . . . .	sh	sh	.	.	s	sh	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ turricula Eichw. . . . .	s	s	s	s	s	sh	sh	.	.	+	.	+	.	○	.	.	.	+
„ Celinae Andrz. . . . .	s	s	.	.	h	s	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Oxystele orientalis Cossm. et Peyrot . . . . .	sh	sh	sh	sh	sh	sh	s	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	?
Turbo mamillaris Eichw. . . . .	s	s	.	.	.	sh	sh	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+
Leptothyra mamilla Andrz. . . . .	.	.	.	.	s	s	sh	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
Bolma cf. perangulata Sacco . . . . .	.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+
Phasianella Eichwaldi Hoern. . . . .	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
Eulima Eichwaldi Hoern. . . . .	s	.	s	s	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	+
Pyramidella plicosa Bronn. . . . .	sh	sh	sh	s	s	s	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	+
„ unisulcata Duj . . . . .	.	.	.	.	.	s	.	.	.	+	+	.	.	○	○	.	.	+
Odontostomia plicata Mont. . . . .	.	.	.	.	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
„ conoidea Brocc. . . . .	.	.	.	s	s	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
Pyrgulina interstincta Mont. . . . .	.	s	s	s	h	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
„ indistincta Mont. . . . .	s	.	s	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
„ cf. subtypica Sacco . . . . .	.	.	.	h	s	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	?
Turbonilla spiculum Eichw. . . . .	s	h	s	s	h	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	○
„ turricula Eichw. . . . .	.	s	.	.	h	s	.	.	.	+	○	.	.	.	.	.	.	+
Eulimella conulus Eichw. . . . .	s	.	s	s	s	s	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.
Neritina picta Fér. . . . .	sh	s	s	sh	.	.	.	+	+	+	+	.	.	○	.	.	.	+
Natica millepunctata Lam. . . . .	s	s	s	s	s	s	.	+	+	+	.	.	.	+	+	.	.	+
„ Staszici Friedb. . . . .	sh	sh	sh	h	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+
„ helicina Brocc. . . . .	sh	h	sh	sh	sh	s	h	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	○
Sigaretus striatus de Serres . . . . .	s	s	.	h	s	.	.	.	.	+	+	.	.	+	+	.	.	○
Calyptraea chinensis L. . . . .	sh	.	.	sh	sh	.	.	+	+	+	○	○	.	+	+	.	.	+
Capulus hungaricus L. . . . .	.	.	.	sh	.	.	.	.	.	+	.	○	○	.	+	.	.	+
Turbella acuticosta Sacco . . . . .	s	s	s	.	s	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+
„ perparva Friedb. . . . .	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	○



A r t e n								Österreich			Frankreich			Italien			Siebenbürgen Torton	Rezent
	Olesko	Podhorce	Jasionów	Holubica	Zborów	St. Poczajów	Hołdy	Burdigal	Helvet	Torton	Aquitan u. Burdig.	Helvet	Torton	Helvet	Torton	Piozän		
Turbella Partschii Hoern.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.
Rissoa turricula Eichw.	s	s	s	sh	sh	sh	h	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ Sobieskii Friedb.	h	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Alvania curta Duj.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	+	+	.	.	○	.	.	.
„ Montaguï Payr. var. miocae- nica Sacco	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	○	+
Alvania Montaguï Payr. var. ampul- la Eichw.	s	sh	s	h	sh	sh	sh	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	○
Alvania Oceani d'Orb.	s	s	s	.	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Alvania perregularis Sacco	s	s	s	.	sh	.	.	.	.	+	○	.	.	.	.	.	+	.
Manzonina zetlandica Mont. var. mio- crassiosa Sacco	.	.	.	.	s	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	○
Manzonina scalaris Dub.	.	s	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	○	○	.	+	.
Nodulus Schwartzi Frf.	.	s	s	s	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.
Setia exigua Eichw.	s	s	s	h	h	h	h	.	○	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ laevigata Eichw.	.	h	.	s	sh	sh	h	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.
Alaba costellata Grat. var. anomala Eichw.	s	s	s	s	s	sh	s	.	.	+	○	.	.	○	.	.	+	.
Stossicia planaxoides des Moul. var. helvetica C. et P.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	○	+	.	.	.	.	+	.
Rissoina podolica Cossm.	s	s	s	.	sh	sh	sh	.	.	+	.	.	.	○	○	.	+	.
„ steinabrunnensis Sacco	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	○
„ decussata Mont.	.	s	.	sh	sh	sh	sh	.	.	+	.	.	.	+	+	.	+	+
„ Loueli Desh.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+	.
Tectarium kostejense Boettg.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Fossarus costatus Brocc.	s	s	.	.	.	.	.	.	.	+	○	+	.	○	○	.	+	.
Caecum trachea Mont.	s	s	s	s	s	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.
Vermetus intortus Lam.	sh	sh	sh	sh	sh	sh	sh	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	+
Turritella pythagoraica Hilb.	sh	sh	sh	sh	sh	sh	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.
„ bicarinata Eichw.	.	s	s	sh	h	s	s	.	.	+	+	.	+	+	.	.	+	.
„ scalaria Dub.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
Cerithium europaeum May.	.	.	s	.	s	.	.	.	○	+	+	.	.	.	.	.	+	.
„ irregulare Dub.	.	.	.	.	.	s	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.
„ procrenatum Sacco	.	.	s	.	.	.	.	.	.	+	+	.	○	.	+	+	+	+
„ podhorcense Hilb.	.	s	s	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.
„ distinctissimum Eichw.	sh	h	h	sh	sh	h	h	.	.	○	.	.	.	○	○	.	+	.
„ rubiginosum Eichw.	h	h	.	h	s	.	.	.	.	.	○	○	.	.	○	.	+	.
Potamides pictus Bast. var. mitralis Eichw.	s	s	s	.	s	s	.	.	+	+	+	+	.	.	○	○	+	.
Potamides nodosoplicatus Hoern.	s	h	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.
„ Schaueri Hilb.	sh	h	sh	sh	h	.	.	.	○	+	.	.	.	.	.	.	+	.
Terebralia bidentata Grat.	s	s	h	sh	.	.	.	.	○	+	+	+	+	○	+	.	+	.
Bittium reticulatum da Costa	.	.	.	s	sh	.	s	.	.	+	+	○	+	+	+	.	+	.
„ deforme Eichw.	sh	sh	sh	sh	sh	sh	sh	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.
Cerithiopsis Vignali Cossm. et Peyr.	.	.	.	s	sh	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	○	+	.
„ bilineata Hoern.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	○	○	○	+	.	.	+	+
„ Metaxae della Chiaje	.	.	.	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+
Seila trilineata Phil.	.	s	.	sh	.	.	.	.	.	+	+	○	○	○	○	.	+	+
„ Schwartzi Hoern.	.	s	s	s	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+
„ turritela Eichw.	sh	sh	sh	sh	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.



A r t e n	Olesko	Podhorce	Jasionów	Holubica	Zborów	St. Poczajów	Holdy	Österreich		Frankreich		Italien			Siebenbürgen Torton	Rezent
								Burdigal	Helvet	Torton	Aquitain u. Burdig.	Helvet	Torton	Helvet		
<i>Seila multilirata</i> Brus.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+
<i>Triphora perversa</i> L. mut. <i>miocae-</i> <i>nica</i> C. i P.	.	.	.	.	sh	.	s	.	.	+	+	+	○	○	○	○
<i>Triphora perversa</i> L. var. <i>petricin-</i> <i>gulata</i> Sacco	.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.
<i>Sandbergeria perpusilla</i> Grat.	.	.	.	.	s	h	.	.	+	+	+	.	.	.	.	+
„ <i>spirallissima</i> Dub.	h	sh	sh	sh	sh	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Modulus Basteroti</i> Ben.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.
<i>Chenopus alatus</i> Eichw.	s	s	s	sh	s	.	.	.	+	+	.	.	.	○	.	+
<i>Trivia affinis</i> Duj.	.	.	.	.	s	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Erato laevis</i> Don.	.	.	.	.	sh	s	s	.	+	+	.	○	.	.	.	.
<i>Eratopsis Barrandei</i> R. H. u. A. var. <i>tauroasulcata</i> Sacco	.	s	.	.	h	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.
<i>Cassis miolaevigata</i> Sacco	s	s	s	.	h	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Pirula condita</i> Brongn.	.	s	s	sh	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Murex tortuosus</i> Sow.	.	.	s	sh	sh	s	h	.	+	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>confluens</i> Eichw.	s	h	s	sh	s	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Muricopsis cristata</i> Brocc.	.	.	s	.	s	.	s	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Tritonium tarbellianum</i> Grat.	.	.	.	s	s	s	s	.	+	+	.	.	○	.	.	.
<i>Tritonidea exsculpta</i> Duj.	s	.	.	.	sh	.	s	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>subpusilla</i> R. H. u. A.	.	.	.	.	sh	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Dorsanum nodosocostatum</i> Hilb.	.	s	s	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>cerithiforme</i> Auing.	.	.	.	.	h	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Nassa Zborzewskii</i> Andrz.	sh	sh	s	.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>coarctata</i> Eichw.	.	s	s	sh	.	.	.	.	.	.	.	○	.	.	.	.
„ <i>Dujardini</i> Desh.	s	s	s	s	s	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>Schönni</i> R. H. u. A.	s	s	s	s	s	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>colorata</i> Eichw.	s	sh	h	s	s	h	s	.	○	○	.	.	.	.	.	○
„ <i>verrucosa</i> Brocc.	.	.	.	h	s	.	s	.	+	+	.	○	.	.	.	.
„ <i>serraticosta</i> Bronn.	sh	s	s	sh	sh	sh	s	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Columbella semicaudata</i> Bon.	.	s	.	.	s	sh	s	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>scripta</i> L.	s	.	.	sh	h	sh	h	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>Dujardini</i> Hoern.	.	.	.	.	sh	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>fallax</i> R. H. u. A.	s	s	s	sh	h	sh	h	.	+	+	.	.	.	.	.	.
<i>Mitra Friedbergi</i> Cossm.	.	s	s	s	sh	h	h	.	+	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>goniophora</i> Bell.	.	s	s	.	.	.	.	.	+	+	.	○	.	.	.	.
<i>Turricula ebenus</i> Lam. var. <i>leucozo-</i> <i>na</i> Andrz.	.	s	.	.	s	s	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Turricula ebenus</i> Lam. var. <i>striata</i> Eichw.	.	.	s	sh	sh	sh	sh	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Turricula vindobonensis</i> Friedb.	.	.	.	.	sh	s	s	.	.	+	.	.	.	.	.	.
„ <i>reticosta</i> Bell. var. <i>brevior</i> Friedb.	.	.	.	sh	s	.	s	.	.	○	.	.	.	○	.	.
<i>Turricula Partschii</i> Hoern.	.	s	.	.	sh	sh	h	.	.	+	.	.	.	.	.	.
<i>Thala Sturi</i> R. H. u. A.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Merica fenestrata</i> Eichw.	sh	s	.	s	h	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>var. gracilis</i> Friedb.	.	.	.	.	.	s	s	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Trigonostoma gradatum</i> Hoern.	.	.	.	.	s	.	.	.	+	+	.	.	○	.	.	.
<i>Euthria Januszkiewiczii</i> Friedb.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	.	.	.	○	.	.	.



A r t e n	Olesko	Podhorce	Jasionów	Holubica	Zborów	St. Poczajów	Holdy	Österreich	Frankreich	Italien			Siebenbüren	Rezent					
								Burdigal	Helvet	Torton	Aquitau u. Burdig.	Helvet	Torton	Helvet	Torton	Pliozän	Torton		
<i>Dolicholathyrus Valenciennesi</i> Grat.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Terebra neglecta</i> Micht.	.	s	s	.	s	.	.	.	.	+	+	.	○	.	.	.	.	.	.
„ <i>Basteroti</i> Nyst.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Drillia Allioni</i> Bell.	.	.	s	.	.	.	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>granaria</i> Duj.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>zboroviensis</i> Friedb.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Bela septangularis</i> Mont.	.	.	.	.	sh	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Mangilia rugulosa</i> Phil.	h	.	.	s	h	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>perforata</i> Brus.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>minute-striata</i> Bell.	.	.	.	.	h	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.
„ <i>Leufroyi</i> Micht.	.	.	.	s	h	s	s	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Daphnella anceps</i> Eichw.	.	.	.	.	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>submarginata</i> Bon.	s	s	s	s	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>holubicensis</i> Friedb.	s	s	s	h	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>cf. harpula</i> Brocc.	.	s	.	.	s	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>vulpecula</i> Brocc.	.	s	.	.	s	.	.	.	.	+	○	.	.	.	.	.	.	.	.
„ <i>hispidula</i> Jan.	.	s	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Genotia ramosa</i> Bast.	.	.	.	sh	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
„ „ <i>var. Elisae</i> R. H.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
u. A.	.	s	.	s	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
<i>Conus Dujardini</i> Desh.	s	s	h	sh	h	s	s	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.
„ „ <i>var. Bresinae</i>	.	.	.	h	h	h	h	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.
R. H.	s	.	h	h	h	h	.	.	.	+	+	.	○	.	.	.	.	.	.
<i>Hemiconus granularis</i> Bors.	.	.	.	h	h	.	.	.	.	+	+	○	.	.	+	+	.	.	.
„ <i>cf. catenatus</i> Sow.	.	.	.	s	.	.	.	.	.	+	○	○	.	.	.	.	.	.	.

Leithakalke bilden. Auf diese Tatsache hat schon vor mehr als fünfzig Jahren Uhlig (10) hingewiesen. Die Molluskenfauna von Steinabrunn ist jedoch bedeutend reicher als die von mir aus Sary Poczajów und von Holdy angegebene. Meznerics (9) hat 103 Arten der kleinen Gastropoden beschrieben. Bei Berücksichtigung der größeren Gastropoden und Bivalven muß die Zahl der Arten bedeutend größer sein, während ich nur 85 Gastropodenformen angeben konnte. Da der Salzgehalt des Meereswassers während der Bildung des oberen Horizontes ein normaler war, wäre es doch möglich in der etwas tieferen Meerestemperatur bei uns die Ursache dieser Verarmung zu sehen, obwohl sich an derselben auch andere Ursachen beteiligen könnten, wie z. B. schwache Strömungen und schwache Brandung, weshalb das Wasser wenig durchlüftet wird.



Einige Worte muß ich zur Erklärung der Tabelle beifügen. Die Fauna der Sande von Olesko, Podhorce und Jasionów dürfte ziemlich vollständig bekannt sein, da ich dort wenigstens dreißigmal gesammelt habe. In Hołubica war ich allerdings nur einige Male, aber ich habe das dortige reiche Material, welches im Museum der Grafen Dzieduszycki aufbewahrt wird, untersucht. Die Mollusken von Zborów wurden vom Kanonikus Sylwester Januszkiewicz eifrig gesammelt. In Holdy war ich mehr als zehnmal, in Stary Poczajów habe ich seltener, aber doch mehrmals gesammelt.

In der Tabelle bedeutet **s** ein seltenes Vorkommen (1—9 Exemplare), **h** ein häufiges (10 - 20 Exemplare), **sh** ein sehr häufiges (20 Exemplare und darüber). Bei Angabe des Vorkommens im fremdem Gebiete bedeutet **+** ein Vorkommen derselben Art oder Varietät, **○** das Vorkommen einer verwandten.

#### Literaturverzeichnis.

1. Kowalewski: O faunie tortońskiej w Rydomlu na Wołyniu. Posiedzenia naukowe P. Inst. Geol. N° 46. Warszawa 1936. —
2. W. Friedberg: Przyczynki do znajom. miocenu Polski. cz. I. Rocznik Pol. Tow. Geolog. Bd. IX. Kraków 1933. —
3. St. Olszewski: Rys geologiczny półn.-wschodniej części Podola austrijackiego. Sprawozd. Komisji Fizjogr. Akad. Um. Bd. X. Kraków 1876. —
4. W. Friedberg: *Turritella scalaria* de Buch und einige Bemerkungen über evolute Gastropodenschalen. Bullet. de l'Acad. Polonaise des Sciences. Cl. d. scienc. math. et natur. Sér. B. Cracovie 1935. —
5. M. Gignoux: Les formations marines pliocènes et quaternaires de l'Italie du sud. Lyon 1913. —
6. W. Friedberg: *Terebralia bidentata* Deffr. im Miozän von Polen. Bull. de l'Acad. Polon. d. Sciences, Cl. d. scienc. mathém. et naturelles, Sér. B. Cracovie 1936. —
7. J. Thiele: Handbuch der systemat. Weichtierkunde. Bd. I. Jena 1931. —
8. J. Siemiradzki: Geologia ziem polskich. Bd. II. S. 218—224. —
9. J. Meznarics: Die Minutien der tortonischen Ablagerungen von Steinabrunn in Niederösterreich. Annalen des Naturhistor. Museums in Wien. Bd. 46, Wien 1933. —
10. V. Uhlig: Ueber die geologische Beschaffenheit der ost- und mittelgalizischen Tiefebene. Jahrbuch der Geolog. Reichsanstalt. Bd. 34. S. 180, Wien 1884.







*O drugim pokoleniu potomnym ( $F_2$ ) sztucznie zciemnionej  
brudnicy nieparki *Lymantria dispar* L. — Mitteilung über  
die  $F_2$ -Generation des künstlich melanisierten Schwamm-  
spinners *Lymantria dispar* L.*

Note

de M. J. ZACWILICHOWSKI,

présentée le 8 novembre 1937, par M. M. Siedlecki m. t.

(Planche 17).

In derselben Zeitschrift (März 1937, p. 91—109) habe ich die Ergebnisse meiner Untersuchungen über das Verhalten eines erworbenen Merkmals bei den Nachkommen  $F_1$  des Schwammspinners veröffentlicht. Von den in der erwähnten Arbeit beschriebenen und auf der beiliegenden Tafel (Taf. 6) abgebildeten Exemplaren der  $F_1$ -Generation wählte ich damals 4 Paare, welche in kurzer Zeit Eier in normaler Anzahl legten. Im April 1937 schlüpfen aus denselben Räumchen aus, die mit Weidenblättern gefüttert wurden. Leider trat in meinen Raupenaufzuchten trotz der sorgfältigsten Behandlung eine Infektionskrankheit (eine schwere Polyederkrankheit und die Schwindsucht) auf, welche drei Serien (die von drei Weibchen stammten) von meinen oben erwähnten Schwammspinneraufzuchten in den älteren Raupenstadien vollständig vernichtete. Von der vierten Serie (die Elterntiere sind auf Tafel 17, Abb. 2 und 3, das Weibchen außerdem in meiner früheren Arbeit auf Taf. 6, Fig. 21 abgebildet) erhielt ich noch über 20 Puppen, deren überwiegende Mehrzahl jedoch mit der Krankheit infiziert worden war, was sich darin äußerte, daß diese kranken Puppen Mißbildungen an den Flügelscheiden zeigten. Bald gingen sie zugrunde, nur aus drei Puppen dieser Serie schlüpfen Falter aus. Zunächst schlüpfte ein gesundes, gut ausgebildetes Weibchen aus. Dasselbe zeigte auf beiden Flügelpaaren eine aschgraue Grundfarbe, die mindestens so dunkel oder noch ein wenig dunkler war, als die Flügelfärbung der  $P$ - und  $F_1$ -Generation. Die schwarz-



liche Musterzeichnung war zwar ziemlich fein aber deutlich und reichlich, wie bei den besten Exemplaren der  $F_1$ -Generation. Man konnte keine Reduktion der Zeichnungselemente bemerken. Die Hinterflügel waren auch grau. Eine ganz ähnliche dunkelgraue Farbe zeigte auch die Behaarung der Brust und des Hinterleibes. Da damals unter meinen Schwammspinnerpuppen dieser Serie eine Männchenpuppe noch am Leben war, so beschloß ich das erwähnte Weibchen lebendig weiterzuhalten, um nach dem Ausschlüpfen des Männchens der  $F_2$ -Generation eine weitere zu bekommen. Ich hielt also in einer Schachtel das lebende Weibchen, ohne es zu töten. Dasselbe lebte 12 Tage, doch entschluppte es stark infolge Flat-terns in der Schachtel und scheint jetzt (auch auf der Abbildung) viel heller zu sein, als in den ersten Tagen nach dem Ausschlüpfen. Abbildung 5 stellt dieses teilweise abgeschuppfe Weibchen dar. Das Männchen schlüpfte leider erst zwei Tage nach dem Tode des Weibchens aus. Das Männchen zeigt eine verwischte Flügelzeichnung.

Das zweite aus der Puppe ausgeschlüpfte Weibchen dieser Serie blieb infolge der Infektion ein Krüppel mit unvollkommen entwickelten Flügeln, jedoch zeigen auch diese verkrüppelten Flügel eine ebenfalls dunkel-ashgraue Farbe (Fig. 4), welche, da der einzige ziemlich gut entwickelte Flügel nur wenig abgeschuppt ist, auf der Abbildung leicht wahrnehmbar ist. Zum Vergleich ist ein Kontrolltier abgebildet. Alle Exemplare wurden auf ein und derselben Platte aufgenommen.

Die zwei weiblichen Exemplare der  $F_2$ -Generation beweisen, daß eine von der  $P$ -Generation infolge Chemikalieninjektion erworbene Verdunkelung der Flügelfärbung nicht nur in der  $F_1$ - sondern auch in der  $F_2$ -Generation vorkommt, bei der  $F_2$ -Generation übrigens in keinem schwächeren Grade als bei der  $F_1$ - oder  $P$ -Generation.

### Erklärung der Tafel 17.

Abb. 1. Das infolge der Chemikalieninjektion verdunkelte Weibchen der  $P$ -Generation.

Abb. 2. Das Weibchen der  $F_1$ -Generation (das mütterliche Elterntier der  $F_2$ -Generation).

Abb. 3. Das Männchen der  $F_1$ -Generation (das väterliche Elterntier der  $F_2$ -Generation).

Abb. 4. Das verkrüppelte Weibchen der  $F_2$ -Generation.

Abb. 5. Das gut entwickelte Weibchen der  $F_2$ -Generation.

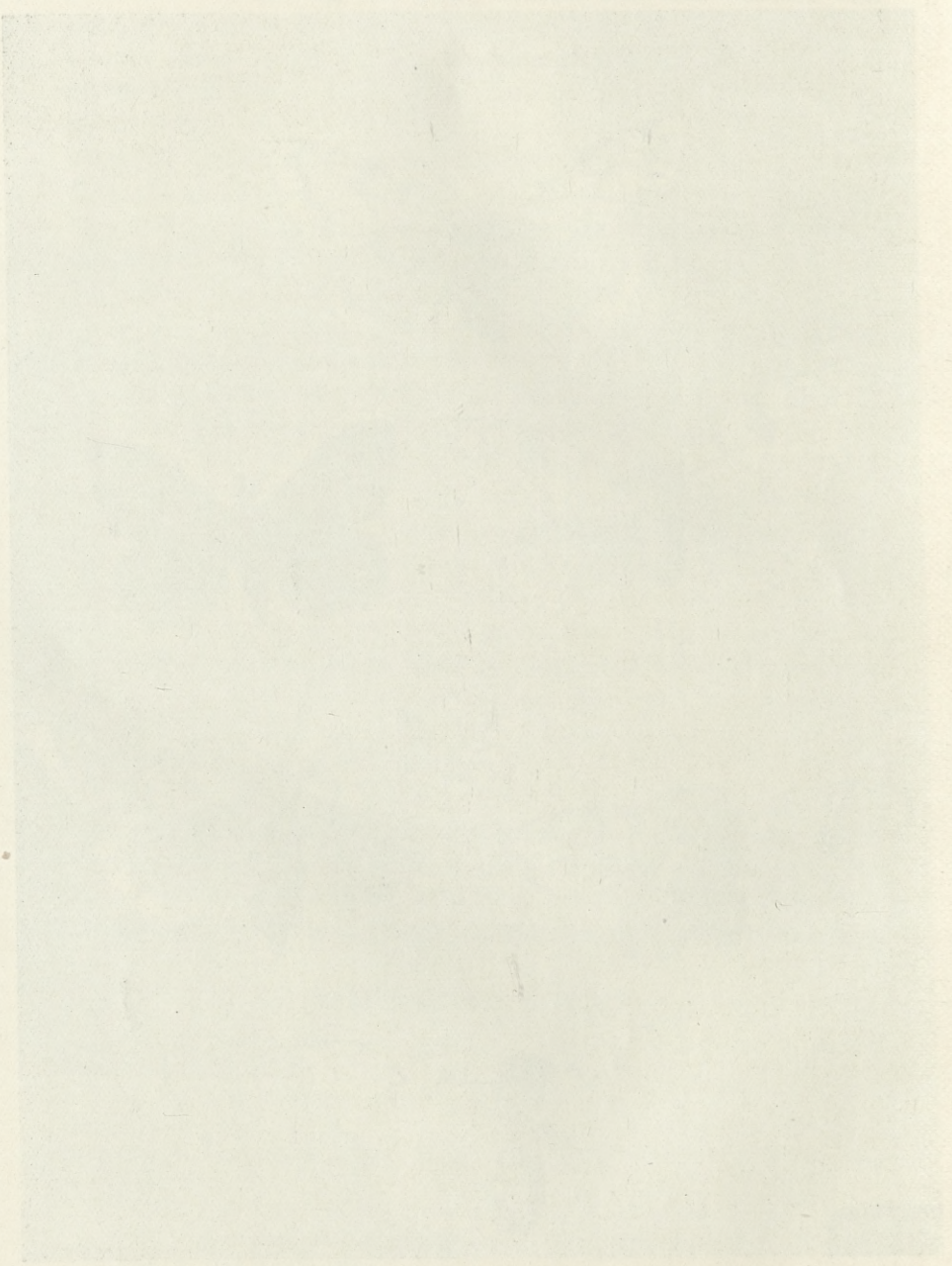
Abb. 6. Das Kontrolltier.





*J. Zaćwilichowski phot.*







*Badania nad przeszczepianiem autoplastycznym ogonów kijanek żaby płowej (Rana temporaria) z odwróceniem osi grzbieto-brzusznej i głowo-ogonowej. — Untersuchungen an mit umgekehrter dorsoventraler und kephalokaudaler Achse autoplastisch transplantierten Schwänzen von Larven des Grasfrosches (Rana temporaria).*

Mémoire

de **M. F. PAUTSCH**,

présenté le 6 novembre 1937, par M. E. Godlewski m. t.

(Planches 18—19).

**Problemstellung.**

Versuche über Transplantationen von ganzen Froschembryonen und von Teilen derselben wurden zum ersten Mal von Born (1897) ausgeführt. Diese Versuche bestanden in der Vereinigung von zwei Embryonen zu parabiologischen Organismen verschiedener Art, welche mit den Kopffenden oder an den Bauchseiten miteinander verwachsen waren, in der Herstellung von Tieren mit zwei Köpfen oder Schwänzen oder in einer Transplantation von Teilen einer Larve auf eine andere, wodurch Exemplare mit verschiedenen doppelten inneren Organen entstanden. Born bemerkte schon damals Veränderungen in der Entwicklung der inneren Organe, die eine Folge der Transplantation waren und wies besonders auf Verwachsungen von Teilen hin, die ursprünglich zwei Organismen angehörten. Kurz darauf wendete Harrison (1898) die Born'sche Methodik bei Versuchen über die Regeneration von Schwänzen mit umgekehrter kephalokaudaler Achse an. Derselbe (1904) untersuchte auch die Entwicklung der



Organe der Seitenlinie parabiotischer Organismen und stellte einige Faktoren der Entwicklung derselben beim normalen Tier fest.

Die an dieser Stelle beschriebenen Untersuchungen sind ähnlicher Art, betreffen jedoch ausschließlich innere Organe. Es werden zwei eigentlich selbständige Probleme behandelt. Zunächst wird die Frage erörtert, ob zwischen gleichartigen Geweben des Organismus eine Tendenz zur Annäherung und Verbindung vorhanden ist. Mit anderen Worten, es galt zu untersuchen, ob solche Gewebe sich gegenseitig auf irgendeine Weise anziehen. Ich benutzte zu diesem Zweck das Nervengewebe des in Entwicklung begriffenen Nervenrohres der Froschlarve. Der Versuch sollte derart durchgeführt werden, daß durch Durchschneidung des Nervenrohres an einer gewissen Stelle und durch Schaffung eines Zwischenraumes zwischen den getrennten Enden, die Möglichkeit gegeben werden sollte, eventuelle Anziehungskräfte zu entdecken. Falls diese Kräfte intensiv wären, müßten die getrennten Enden verwachsen und das sogar dann, wenn der durch ein Auseinanderücken der Enden geschaffene Zwischenraum ziemlich weit wäre. Sollte die Affinität kleiner sein, so könnte eine Annäherung der Enden ohne ein eigentliches Zusammentreffen derselben eintreten. Schließlich könnte es sich zeigen, daß in den Enden keine Tendenz zur Annäherung vorhanden ist und daß ihre Orientierung selbständig ist. In diesem Fall wäre die Möglichkeit einer unabhängigen Regeneration der beiden Enden in einer neutralen Richtung ins Auge zu fassen.

Die zweite Frage lautete: wie verhält sich das Muskelgewebe des Schwanzes unter dem Einfluß einer veränderten Polarität? Zwecks Lösung dieser Frage mußten Teile des Schwanzes derart an den Rumpf transplantiert werden, daß ihre kephalokaudale Achse um  $180^\circ$  gewendet wurde. Die weitere Entwicklung musste zeigen, ob die Muskelfasern des Schwanzes in der neuen Lage ihre eigene polare Orientierung behalten oder ob eine Umwendung der letzteren eintritt. Es soll also untersucht werden, ob die eigene Polarität der Muskelfasern sich der Polarität des Larvenkörpers als einem Ganzen anpassen werde. Hier gibt es einige Möglichkeiten. Zunächst könnte eine komplette Umgruppierung der Muskeln des Transplantats eintreten und das sowohl in der schon im Augenblick der Transplantation vorhandenen Partie wie auch in dem durch späteres Wachstum des Schwanzes entstandenen Teil. Die



andere Möglichkeit wäre, daß überhaupt keine Umgruppierung des Gewebes eintritt und die Schwanzmuskelfasern ihre charakteristische Lage behalten. Endlich könnte als dritter Ausgang eine nur teilweise Umlagerung stattfinden. Die älteren Muskelpartien, welche schon zur Zeit der Transplantation vorhanden waren, könnten eventuell ein anderes Verhalten aufweisen als die später entstandenen jüngeren, was eine Anzahl weiterer Möglichkeiten hervorrufen würde.

Wenn man jetzt den Versuch so ausführt, daß der transplantierten Muskelpartie die Möglichkeit gegeben wird nicht nur zu wachsen, sondern auch zu regenerieren, so wird eine Reihe weiterer Fragen aufgeworfen. Harrison (1898) wies nach, daß eine Regeneration in einem solchen Falle wirklich eintritt. Es mußte jedoch noch festgestellt werden, ob die Intensität der Regenerationsprozesse nicht von der veränderten Orientierung beeinflußt wird. Sodann mußte die Qualität des regenerierten Gebildes untersucht werden. Es mußte festgestellt werden, ob in demselben alle Gewebe und Organe des normalen Schwanzes auftreten. Besondere Aufmerksamkeit mußte dabei auf die Gruppierung der Muskeln (wenn diese überhaupt vorhanden wären) gerichtet werden, weil auf diese Weise festgestellt werden konnte, ob das Regenerat polar orientiert ist. Die erwähnten Harrison'schen Untersuchungen berücksichtigten nämlich den feineren Bau der Regenerate nicht und die von diesem Verfasser gegebene Erklärung für die Entstehung dieser Gebilde ist auch nicht ganz einwandfrei.

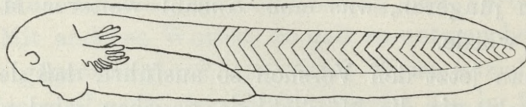
Die beiden erwähnten Probleme betreffen Prozesse, welche durch Umkehrung einer der Hauptachsen des Körpers hervorgerufen werden und umfassen Regulationerscheinungen von Geweben, die sich in einer anderen als der normalen Umgebung befinden. Diese gemeinsamen Kennzeichen dürften die Behandlung beider Probleme in einer Publikation genügend rechtfertigen.

Die Untersuchungen wurden im Biologisch-Embryologischen Institut der Jagellonischen Universität in Kraków ausgeführt. Ich erlaube mir an dieser Stelle dem Leiter des Institutes, Herrn Professor Emil Godlewski, meinen herzlichsten Dank auszusprechen, sowohl für die Überlassung des Themas wie auch für die wertvollen Ratschläge, die er mir im Laufe der Arbeit zuteil werden ließ.



### Material und Methoden.

Als Material benützte ich Kaulquappen des Grasfrosches (*Rana temporaria*) von 7·5—11 mm Körperlänge. Textabb. 1 gibt das schematische Bild einer solchen Larve. Dieselbe befindet sich in dem Stadium, wo äußere Kiemen auftreten. Die Larven sind in diesem



Textabb. 1. Larve in dem zu den Versuchen benützten Stadium. Vergr. ungefähr 8·5  $\times$ .

Stadium bewegungsfähig und ihre Schwanzmuskeln sind schon charakteristisch gruppiert, obwohl sie sich gewöhnlich an die Eigallerte ansaugen und den Platz nicht wechseln. Die Größen-differenzen des Materials sind ziemlich unbedeutend, da in dieser Lebensperiode Larven genau desselben Alters verschiedene Körperlängen haben können; besonders der Schwanz ist oft von verschiedener Gestalt und Größe.

Die Transplantationen wurden mittels der von Hirschler (1924) angegebenen Methode ausgeführt. Nach dieser Methode werden die Tiere in Narkose operiert und in eine feuchte Kammer gebracht, welche im Kühlen gehalten wird. Dort können die Tiere einige Stunden lang verbleiben, ohne Schaden zu nehmen. Ins Wasser kommen sie erst dann zurück, wenn das Transplantat schon genügend angeheilt ist. Diese Methode wurde von mir fast gar nicht abgeändert und nur in einigen Einzelheiten dem Material angepaßt. Die Tiere wurden vor der Operation auf kurze Zeit in eine  $\frac{1}{2}$  prozentige Urethanlösung gebracht. In den späteren Versuchen wurde in der Narkose die Länge von Körper und Schwanz eines jeden Exemplars mit Hilfe einer Binokularlupe gemessen. Sodann wurde das zu operierende Exemplar in eine Petri-Schale gebracht, deren Boden mit Paraffin ausgegossen war. Hier wurden, ebenfalls mit Hilfe der Binokularlupe, entweder der ganze Schwanz oder bestimmte Teile von ihm herausgeschnitten, je nach Art der beabsichtigten Transplantation. Der Schnitt wurde mittels einer geschärften Impflanzete ausgeführt, welches primitive Werkzeug schon Born (1897) empfiehlt. Erst gegen Ende der Versuche



benützte ich statt dessen ein okulistisches Messerchen. Nach Ausführung des Schnittes kam die Larve in eine Petri-Schale, deren Boden mit feuchtem Fließpapier bedeckt war. Das Gelingen der Operation hing in hohem Grade von der richtigen Feuchtigkeit des Fließpapiers ab. Wenn es zu trocken war, gingen die Tiere ein, wenn es zu naß war, schwammen sie ab und das Transplantat heilte nicht an. Das Transplantat wurde an die auf der Seite liegende Larve derart angelegt, daß beide Wundflächen, diejenige des Wirtstieres und diejenige des Transplantates, dicht nebeneinander lagen. Die Schale wurde dann mit einer gutanliegenden Glasplatte zugedeckt und  $1\frac{1}{2}$  Stunde lang so belassen. Nach Ablauf dieser Zeit wurde vorsichtig Wasser zugegeben, das Transplantat war nämlich schon angewachsen und man konnte die Larven, an denen die Transplantation gelungen war, in die Gefäße bringen, wo sie weiter gezüchtet werden sollten. Gleichzeitig wurden Kulturen von Kontrolltieren in demselben Alter wie die operierten angelegt. Um die Beobachtung nicht zu erschweren wurden in einem Gefäß höchstens 5 Tiere zusammengehalten. Als Nahrung diente hartgekochtes Hühnereidotter, in getrocknetem und zerriebenen Zustand verabreicht.

Ich muß gleichzeitig bemerken, daß ich die für den Wasserfrosch (*R. esculenta*) angegebene klassische Technik BORNs, die HARRISON (1898, 1904) bei verschiedenen amerikanischen Froschlarven anwandte und deren sich viele jüngere Forscher bedienen, nicht verwenden konnte. Bekanntlich wird nach dieser Methode das Transplantat durch feine Drähte an das Wirtstier angedrückt. Leider sind jedoch die Larven des Grasfrosches viel empfindlicher gegen Druck als diejenigen des Wasserfrosches und ihr Epithel hat eine viel geringere Fähigkeit die Wunde mit Haut zu überziehen, was für eine gelungene Transplantation die Hauptbedingung ist. Alle Versuche Drähte anzulegen hatten eine Zerquetschung der Larve zur Folge oder das Transplantat wuchs nicht an. Diese Schwierigkeit war übrigens BORN bekannt, welcher schreibt, daß er mittels seiner Technik nur ausnahmsweise ein Verwachsen von Grasfroschlarven erzielen konnte und diese deshalb später bei seinen Experimenten nicht mehr verwendete<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Von neueren Verfassern gibt nur ARON (1929) an, daß er neben anderen Arten auch Grasfroschlarven zu »Hundertern« mittels der BORN'schen Technik operierte, nennt jedoch die genaue Zahl nicht, so daß nicht fest-



Im Laufe der späteren, genaueren Versuche, nahm ich in den Kulturen unter der Binokularlupe Messungen vor, und zwar bei jüngeren Larven täglich, bei älteren jeden zweiten Tag. Es wurde dabei die Länge des Rumpfes gemessen, als dessen kaudale Grenze der After betrachtet wurde, und die Länge der Transplantate, d. h. der Schwänze oder von Teilen derselben. Sofern es möglich war, wurden auch die Ausmaße der verschiedenen regenerierten Teile festgestellt, jedoch ihre irreguläre, mannigfaltig verbogene Gestalt erschwerte diese Aufgabe sehr. Fixiert wurde in Bouin'scher Flüssigkeit angefangen vom zweiten Tag nach der Operation bis zum Beginn der Metamorphose, in Abständen von einigen Tagen bis zu zwei Wochen. Ein Teil der fixierten Exemplare wurde mit Ehrlich'schem Hämatoxylin und Eosin oder mit Karmin im Ganzen gefärbt und nach Aufhellung in Zedernholzöl in Kanada-balsam eingebettet, bei anderen wurde die übliche Paraffintechnik angewendet, d. h. die Schnitte wurden mittels Ehrlich'schem oder Heidenhain'schem Hämatoxylin und Eosin gefärbt.

Im Ganzen wurden 454 Transplantationen ausgeführt, wovon 268 gelangen, also etwas über 59%. Dieser Prozentsatz schwankte in den einzelnen Versuchen je nach der Art der ausgeführten Transplantation. Bei den einfachsten Operationen, bei denen das Transplantat in einer Lage, welche der natürlichen am besten entsprach, mit dem Rumpf verbunden wurde, stieg er bis zu 100%, in anderen Fällen war er viel niedriger. Am niedrigsten war er, wenn die kephalokaudale Achse des Transplantats umgewendet wurde.

Diese Beobachtungen entsprechen denjenigen, welche Weiss (1923, 1930) bei Transplantationen von Gliedmaßen und deren Anlagen machte. Weiss bemerkte, daß die Transplantation in einer Stellung, welche der normalen entsprach, keine Reaktion seitens des Organismus hervorrief und daß die Einverleibung des Transplantats in die Gesamtheit des Organismus mit Leichtigkeit vor sich ging. Wenn jedoch ein Transplantat in verkehrter Lage angebracht wird, wird es oft durch die in der Nähe der Verwachungsstelle entstehenden regenerativen Prozesse abgestoßen.

---

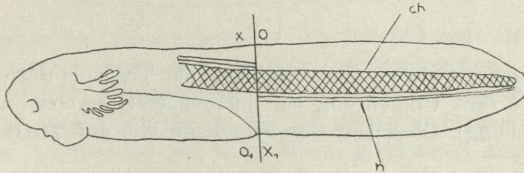
gestellt werden konnte, wie viele von seinen Versuchstieren Grasfroschlarven waren und wie viele anderen, von ihm erwähnten Arten angehörten. Die Born'sche Feststellung kann demnach noch heute als gültig betrachtet werden.



### Die Versuche und ihr Verlauf.

#### 1) Transplantationen mit umgekehrter dorsoventraler Achse.

Diese Versuche müssen in zwei Kategorien eingeteilt werden. Textabb. 2 erläutert die Ausführung des ersten Typus der Trans-

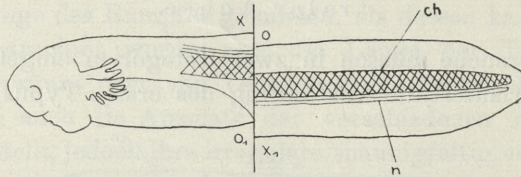


Textabb. 2. Schema, welches die Ausführung der Transplantationen des Typus I illustriert (mit Umkehrung der dorsoventralen Achse ohne Verschiebung).  $x$  und  $x_1$  sowie  $o$  und  $o_1$  — Punkte am Rande des Schwanzes, die vor der Operation nebeneinander lagen, jetzt jedoch voneinander entfernt sind,  $ch$  — Chorda dorsalis,  $n$  — Nervenrohr.

plantationen. Der Schwanz wurde knapp hinter dem After abgeschnitten und nach Umwendung der ventralen Seite nach oben wieder an den Rumpf angelegt. Man sieht auf Textabb. 2, daß die Bauchseite des Transplantates ( $o$ ) auf diese Weise auf die Dorsal-  
 seite der Larve ( $x$ ), und umgekehrt die Dorsalseite des Transplantates ( $x_1$ ) auf die Ventralseite der Larve ( $o_1$ ) gelangte. Die Chorda dorsalis ( $ch$ ) verläuft längs der Mitte der Schwanzseite und das Nervenrohr ( $n$ ) liegt ihr dorsal ziemlich eng an. Durch die beschriebene Transplantation treten die getrennten Chordaenden wieder miteinander in Berührung, die Enden des Nervenrohres sind dagegen voneinander durch die Breite der Chorda entfernt, welche, wie aus der Abbildung ersichtlich ist, zwischen den Enden des Nervenrohres liegt. Der auf diese Weise erreichte Abstand ist sehr gering, weil das Nervenrohr in Wirklichkeit nicht so weit dorsalwärts verschoben ist wie auf der schematischen Zeichnung, und eigentlich fast in der Mittellinie liegt. Es kann daher bei der Ausführung des Versuches vorkommen, daß durch eine geringe dorsoventrale Verschiebung die Kontinuität des Nervenrohres sofort bei der Operation wiederhergestellt wird, was natürlich die Beobachtung eventueller Anziehungskräfte unmöglich macht. Diese Art von Operation wird von jetzt ab als Typus I bezeichnet werden.



Man sieht auf Textabb. 3, daß in späteren Versuchen das Transplantat ein wenig in ventraler Richtung verschoben wurde, um



Textabb. 3. Schema, welches die Ausführung der Transplantationen des Typus Ia illustriert (mit Umkehrung der dorsoventralen Achse und ventraler Verschiebung). Dieselben Bezeichnungen wie auf Textabb. 2.

diese Verbindung zu vermeiden. Auf diese Weise wurde sicher gemacht, daß ein Abstand vorhanden war. Es konnte auch durch eine größere oder kleinere Verschiebung die Weite des Abstands geregelt werden. Ich nenne diese Art von Operation den Typus Ia.

Endlich habe ich bei einer Anzahl von Larven auch eine Transplantation ihres eigenen Schwanzes in normaler Lage durchgeführt. Bei diesen Tieren wurde natürlich sowohl die Kontinuität des Nervenrohres als auch der Chorda sofort bei der Operation wiederhergestellt. Diese Versuche führte ich zu dem Zweck aus, um festzustellen, ob die Umkehrung der dorsoventralen Achse bei den oben beschriebenen Transplantationen nicht auf irgendeine Weise das Anwachsen des Transplantats und seine weitere Entwicklung beeinträchtigt (Typus Ib).

Die weitere Entwicklung der Versuchstiere wird durch Auszüge aus einigen Versuchsprotokollen illustriert.

#### Versuch XXI.

26. 4. 1934. 5 Larven nach dem Typus I (siehe Seite 311, Umkehr der dorsoventralen Achse ohne Verschiebung) operiert. Ausmaße derselben zur Zeit der Operation in mm:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
9	10·3	5·3
27	10·1	5·6
29	9·5	5
32	10·9	5·8
33	10	5

Körperlängen der Kontrolltiere: 9·5, 10, 11, 11 und 11·9 mm.

28. 4. Die Entwicklung normal, die Wunde glatt verwachsen.



## 30. 4. Ausmaße der Tiere in mm:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
9		eingegangen
27	12	6
29	11·5	5·5
32	12·3	6
33	Transplantat abgefallen.	

Körperlängen der Kontrolltiere: 14, 15 und 16·5 mm. An den Seiten der Verwachsungsstelle zeigen sich Anlagen von Regeneraten.

2. 5. Bei Nr. 27 an der linken Seite ein kleines lappenförmiges Regenerat sichtbar, ebenso bei Nr. 29. Bei Nr. 32 ein ähnliches Regenerat, aber etwas größer. Es ist das ein nach links gerichteter abgerundeten Lappen, welcher von der Verwachsungsstelle im rechten Winkel absteht. Die Axialorgane erkennbar (Muskeln, Chorda dorsalis und wahrscheinlich auch Nervenrohr).

5. 6. Der Schwanz von Nr. 27 horizontal etwas S-artig gebogen, an der Verwachsungsstelle ein kleiner, links gerichteter Lappen sichtbar. Rumpflänge 11 mm, Schwanzlänge 10 mm. Nr. 29 ist fast glatt verwachsen, nur ein ganz kleiner Lappen steht ab. Rumpflänge 14 mm, Schwanzlänge 19 mm.

Beide Tiere wurden an diesem Tag fixiert, Größe und Entwicklung entsprachen durchaus denen der Kontrolltiere. Nr 32 ist eingegangen.

## Versuch I.

21. 4. 1933. 20 Larven operiert nach Typus I (siehe Seite 311, Umkehr der dorsoventralen Achse ohne Verschiebung). Durchschnittliche Länge des Körpers 11 mm, des Schwanzes 6 mm, Transplantation bei 16 Stück gelungen. In den nächsten Tagen ähnliches Verhalten wie in Versuch XLI: an der Verwachsungsstelle keine Anzeichen von Regeneration, das Wachstum der Tiere im Vergleich mit den Kontrollen etwas gehemmt.

26. 4. Eine der Larven verkümmert. Bei den anderen rollt sich der Schwanz an der Verwachsungsstelle leicht rinnenartig zusammen.

In den nächsten vier Tagen kommt es zur Entscheidung, ob sich ein Regenerat entwickeln oder ob die Wunde glatt verheilen wird. Im ersten Fall trat das Regenerat in Gestalt einer beide Seiten der Rinne verbindenden Duplikatur auf und solche Exemplare gab es 5. Im zweiten Fall (7 Stück) glättete sich die Oberfläche des Schwanzes wieder. Der Rest, 4 Exemplare, ging zu dieser Zeit ein.

1. 5. Bei den glatt Verwachsenen beginnt die Verwachsungsstelle von außen unsichtbar zu werden, bei den anderen nimmt die Größe der regenerierten Teile zu. Die Größe der glatt Verwachsenen ähnelt derjenigen der Kontrolltiere, während das Wachstum der anderen deutlich gehemmt ist.

In der späteren Entwicklung werden diese Unterschiede immer deutlicher, die glatten entwickeln sich ganz normal, die anderen wachsen sehr



langsam. Weiter unten sind nur die Beobachtungen an einer sehr charakteristischen Larve mit Seitenregenerat angeführt:

15. 5. Eine kleine Falte tritt auf.

19. 5. Der transplantierte Schwanz beginnt sich zur Seite zu drehen, er wird durch das Regenerat zur Seite geschoben. Das letztere wächst in der Richtung der längeren Körperachse.

24. 5. Der transplantierte Schwanz steht schon ganz senkrecht zum Körper, hat dabei aber normales Längenwachstum. An diesem Tag wurde die Larve gezeichnet (Abb. 1, Tafel 18).

14. 6. Es bestehen ungefähr dieselben Verhältnisse. Der transplantierte Schwanz wächst weiter in die Länge, das Regenerat nimmt auch an Größe zu.

Bei diesem Versuch erschien noch ein beachtenswertes, wenn auch ganz anderes Tier. Die Verwachsungsstelle war hier anfangs glatt, aber das Wachstum schritt sehr langsam vorwärts.

Am 15. 5. war es viel kleiner als alle anderen. Der Rumpf war in der Gegend vor dem After nach rechts gekrümmt, der Schwanz dagegen nach links, so daß das Ganze, von oben gesehen, die Form eines S hatte. Das Tier verkümmerte langsam und ging am 19. 6 ein.

#### Versuch XXVIII.

27. 3. 1934. 5 Larven nach dem Typus Ia operiert (siehe Seite 312, Umkehrung der dorsoventralen Achse mit gleichzeitiger ventraler Verschiebung). Die Transplantation gelang bei 4, aber bei einer fiel im Laufe der Nacht das Transplantat ab. Die Ausmaße der verwachsenen Exemplare zur Zeit der Transplantation:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
16	9.9	5.1
17	11	6
18	10.5	5.5

Körperlängen der Kontrolltiere: 9.3, 10.1 und 10.5.

29. 3. Ausmaße der Tiere in mm:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
16	Transplantat abgefallen	
17	10.7	5.8
18	10.8	5.3

Körperlängen der Kontrolltiere: 11.9 und 11.9 mm. Es sind schon Anlagen von Regeneraten vorhanden.

7. 4. Die Regenerate sind schon ziemlich groß, und das sowohl diejenigen an dem Rumpf, wo sie von der Dorsalseite auswachsen und kaudalwärts gerichtet sind, wie die an dem transplantierten Schwanz, wo sie von der ventralen Seite aus sich dem Kopf zuwenden. Die einen und die anderen haben die Gestalt abgerundeter Lappen. Ausmaße in mm:



Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
17	11·5	5·5
18	14	7

Körperlänge der Kontrolltiere: 14·8 und 15 mm.

9. 4. Ausmaße in mm:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
17	11	5
18	13·5	6·5

Körperlänge der Kontrolltiere: 15 und 15 mm. Die Schwänze werden merklich kürzer, ihre Enden runden sich ab.

15. 4. Ausmaße in mm:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
17	12	5
18	13	6

Körperlänge der Kontrolltiere: 15·9 und 15·9 mm.

Das Größenverhältnis der operierten zu den Kontrolltieren bleibt von jetzt ab ungefähr gleich, die Schwänze beginnen wieder langsam zu wachsen.

2. 5. Ausmaße in mm:

Ordnungsnummer des Tieres	Körperlänge	Schwanzlänge
17	17	7
18	15	6

Körperlängen der Kontrolltiere: 18 und 22·5 mm. Die Regenerate haben sich zu Nebenschwänzen mit Axialorganen entwickelt.

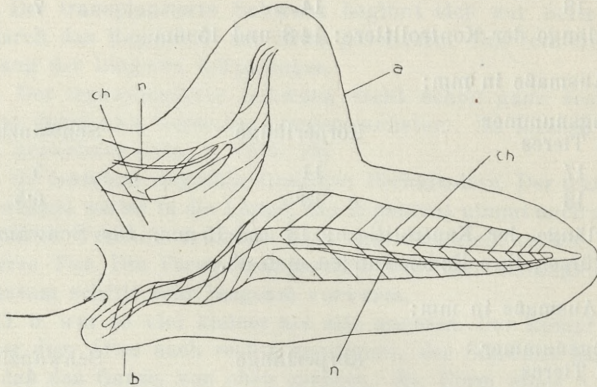
Textabb. 4 gibt ein schematisches Bild der Larven am 16. 5. Die Muskelfasern sind in den Nebenschwänzen nicht so geordnet wie in dem Hauptschwanz. Ihre Richtung geben die gekrümmten Linien auf der Zeichnung an. Die Nebenschwänze sind stark gekrümmt, was bei Nr. 18 die Messung unmöglich macht. Bei Nr. 17 beträgt die Länge des ganzen Körpers ungefähr 17 mm, des transplantierten Schwanzes 8 mm, des Nebenschwanzes auf der Dorsalseite 5 mm. Der Nebenschwanz auf der Bauchseite konnte nicht gemessen werden. Ein Kontrolltier ist tot, die Körperlänge des zweiten beträgt 28 mm. An diesem Tage wurden die Tiere fixiert.

### Versuch IX.

23. 4. 1933. 20 Larven von 11 mm durchschnittlicher Körperlänge operiert nach Typus Ib (siehe Seite 312, Transplantation des Schwanzes in normaler Lage). Die Transplantation bei 18 Stück gelungen. Im Laufe der Nacht fiel der Schwanz 3 Tieren ab. Die weitere Entwicklung gleicht völlig derjenigen der glatt verwachsenen Tiere von Versuch I.



Da die anderen Versuche einen ganz ähnlichen Verlauf nahmen, glaube ich von deren Beschreibung absehen zu können.



Textabb. 4. Ein Schwanz vom Typus Ia (mit Umkehrung der dorsoventralen Achse und Verschiebung) 1½ Monate nach der Transplantation. a — nach der Dorsalseite gerichtetes Regenerat am Rumpfteil, b — kopfwärts gerichtetes Regenerat am Schwanz, ch — Chorda dorsalis, n — Nervenrohr.  
Vergr. ungefähr 5·5×.

Aus den angegebenen Beobachtungen ergibt sich, daß alle Transplantationen des ersten Typus mit gleicher Leichtigkeit gelangen. Hier war der Prozentsatz der gelungenen Operationen der höchste, er erreichte 100%. Die Schwänze mit umgekehrter dorsoventraler Achse wuchsen genau so leicht an wie die in normaler Lage transplantierten. In den ersten Tagen nach der Operation war das Wachstum der Larven im Vergleich mit den Kontrolltieren leicht gehemmt. Gleichzeitig machte die Heilung der Wunde Fortschritte und die Verbindung beider Teile des Tieres, welche anfangs nur durch eine Verwachsung der Haut zustande kam, wurde durch das Verwachsen der anderen Gewebe gefestigt.

Zwischen dem dritten und sechsten Tag nach der Operation zeigten sich bei den verschiedenartig operierten Tieren deutliche Entwicklungsdifferenzen. Die Verwachsungsstelle war bei Larven mit in normaler Lage transplantiertem Schwanz (Typus Ib) und bei einem Teil der mit umgekehrter dorsoventraler Achse ohne Verschiebung (Typus I) operierten glatt verheilt und wurde im Laufe der weiteren Entwicklung äußerlich fast unsichtbar. Da jedoch die dorsale und ventrale Seite des Schwanzes einander sehr ähnlich sehen, konnten die letzteren Larven oft schwer von den



Kontrolltieren unterschieden werden. Die Bewegungen des Schwanzes waren ganz normal und die Tiere schwammen ebenso lebhaft umher wie Kontrolltiere. Das Wachstumstempo war jetzt viel schneller, die frühere Hemmung war überwunden. Die letztere ist wahrscheinlich auf den Operationsschock zurückzuführen. Ungefähr zwei Wochen nach der Operation waren die operierten Tiere schon wieder so groß wie die Kontrolltiere. Nachher wuchsen sie bis zur Metamorphose mit der gleichen Geschwindigkeit wie die Kontrollen. Auch war das Größenverhältnis des Kopfes und Rumpfes zum Schwanz dasselbe wie bei den Kontrollen.

Dagegen entwickelten sich ganz anders die Larven, deren Transplantat umgekehrt und verschoben war (Typus Ia) und ein Teil der Larven vom Typus I. Um den vierten Tag nach der Operation zeigten sich Anlagen von Regeneraten. Wie aus Abb. 1, Tafel 18 ersichtlich ist, erreichten diese Regenerate (b auf der Abb.) in manchen Fällen eine ansehnliche Größe und waren ebenso lang wie der Schwanz des Wirtstieres. Ein solches Regenerat, wie dasjenige auf der Abbildung, kann schon als überzähliger Nebenschwanz gelten. Die Anlagen der Regenerate traten bei den Larven mit nicht verschobenem Transplantat als kleine Hautduplikaturen auf. Diese Duplikatur war immer lateral, niemals erschien sie an der ventralen oder dorsalen Seite. Oft blieb das Regenerat auf diesem Stadium stehen und entwickelte sich nicht weiter, ebenso oft sah man jedoch, wie in dasselbe dunkle Muskeln als nächster Entwicklungsschritt einwuchsen. In diesem Fall entstand der oben erwähnte Nebenschwanz mit Axialorganen.

Die Bezeichnung dieser Gebilde als Schwänze scheint mir sowohl durch ihre morphologischen wie durch ihre funktionellen Eigenschaften gerechtfertigt. In der äußeren Form ähnelten sie ganz einem gewöhnlichen Schwanz und ebenso in den inneren Verhältnissen, was die histologischen Untersuchungen später bestätigten. Dank den Muskeln waren die Schwänze auch bewegungsfähig, obwohl sie meistens bewegungslos herabgingen. Die Bewegungen ähnelten immer den Schwimmbewegungen des Schwanzes.

Diese Schwänze standen in ihren Basalteilen seitwärts vom Hauptschwanz immer im rechten Winkel ab, wendeten sich aber in ihren mehr distalen Partien oft kaudalwärts und nahmen eine zur Längsachse des Körpers parallel laufende Richtung an. Es



war das besonders bei kleineren und schwächeren Regeneraten der Fall. Die größeren Regenerate dagegen wuchsen gewöhnlich in grader Richtung weiter, ohne umzubiegen. Wenn die Entwicklung sehr schnell vor sich ging, so nahmen sie die auf Abb. 1 wieder-gegebene Stellung ein. Der anfänglich rechte Winkel, den der Nebenschwanz im Verhältnis zur Längsachse des Körpers einnahm, wurde im Lauf der Entwicklung kleiner und das Regenerat stellte sich in der Richtung der Längsachse des Körpers ein. Während diese Verschiebung ihren Verlauf nahm, drängte der Nebenschwanz allmählich den Hauptschwanz von seiner Lage ab, so daß schließlich der Hauptschwanz seitwärts stand und sein Platz von dem Nebenschwanz eingenommen wurde. Der Hauptschwanz (a) bildet mit dem Nebenschwanz (b) einen fast rechten Winkel an der Basis. Der Nebenschwanz bildet die Verlängerung des Rumpfes, so daß ein Beobachter, dem die Entwicklungsgeschichte beider unbekannt wäre, zu der Ansicht neigen würde, daß eben der abgedrängte Hauptschwanz ein Nebengebilde ist. Der Nebenschwanz übernahm hier auch die Aufgabe der Lokomotion, worin ihn übrigens die ebenfalls sehr energischen Bewegungen des Hauptschwanzes störten.

Selbstverständlich war sowohl bei der beschriebenen Larve wie auch bei allen anderen, welche solche Regenerate besaßen, das Schwimmen stark erschwert. Energische, mit höchster Anstrengung ausgeführte Bewegungen des Schwanzes rührten den Körper kaum von der Stelle. Der asymmetrische Körper machte es den Larven auch unmöglich im Ruhezustand die normale Körperstellung einzunehmen, und sie lagen meist auf einer Seite. Wenn sie vorwärts schwammen, bewegten sie sich in einer krummen Linie. Dadurch war das Aufsuchen des Futters sehr erschwert und sie ernährten sich infolgedessen schlechter als die mehr normal gebauten Tiere. Sie wuchsen auch schlechter als die glatt verheilten, und das um so mehr, je größer die Verunstaltung des Körpers war. Derartige Formen, die wie die oben beschriebenen sehr große Regenerate besaßen, waren im Vergleich mit den Kontrolltieren fast zwerghaft klein. Ich glaube, daß die Ursache für diese Zwerghaftigkeit nur in der schlechten Ernährung zu suchen ist. Hiller (1928) hat erwiesen, daß das Hungern beim Axolotl nicht nur einen starken Gewichtsverlust, sondern auch eine Verkürzung der Körperlänge verursacht.



Ich halte es deswegen nicht für notwendig, irgendwelche Störungen in der Organisation, die eine Folge der großen irregulären Regenerate sind, für den zwerghaften Wuchs verantwortlich zu machen. Es kamen übrigens in meinen Versuchen einige Tiere vor, deren Wachstum trotz glatter Verheilung gehemmt war. Der Körper derselben war in der frontalen Ebene derartig in Form eines S gebogen, daß eine der Biegungen an die Verwachungsstelle zu liegen kam. Wahrscheinlich entstand diese Form durch eine Ungenauigkeit der Transplantation; der Schwanz wurde an den Rumpf wahrscheinlich so angelegt, daß er mit demselben einen Winkel bildete, die erste Biegung des S. Im weiteren Wachstum erlag auch der mehr distale Teil des Schwanzes einer Krümmung, jedoch war diese entgegengesetzt gerichtet; auf diese Weise erfolgte eine Art von sehr ungenauer Kompensation der gestörten Symmetrie. Diese Tiere waren ebenfalls zwerghaft klein. Dabei waren die inneren Organe eigentlich normal ausgebildet, so daß hier die Ursache für die Wachstumshemmung nicht zu suchen war. Dagegen konnten sie sich jedoch nur mit Schwierigkeit fortbewegen, weil der gekrümmte und asymmetrische Schwanz nur schwache Schwimmbewegungen ausführen konnte; besonders war die Koordination der Bewegungen in verschiedenen Teilen desselben gestört. Wahrscheinlich war auch hier mangelhafte Ernährung schuld an dem zwerghaften Wuchs der Tiere.

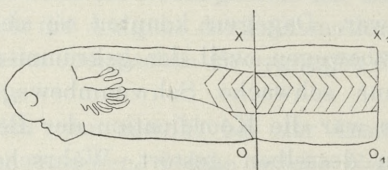
Wie aus Textabb. 4 ersichtlich, traten Regenerate auch bei diesen Tieren auf, deren Schwanz nach dorsoventraler Umwendung ventralwärts verschoben war. Ihre Entwicklung begann jedoch etwas anders. Bei dieser Art von Transplantation entstanden zwei unbedeckte Wunden, eine kaudalwärts gerichtete am Rumpf, eine kopfwärts gerichtete an dem transplantierten Schwanz; die Regeneration begann an diesen Flächen. Es entwickelten sich auch hier schwanzähnliche Gebilde, welche mit Muskeln versehen waren. Aus dem Rumpfteil wuchs ein dorsalwärts gerichteter Schwanz heraus (a), aus dem Schwanz ein kopfwärts gerichteter (b). Mit der Entwicklung dieser großen Nebenschwänze verringerte sich auch die Geschwindigkeit des Wachstums des Hauptschwanzes. Der Hauptschwanz wurde dabei nicht so lang, wie bei den Kontrolltieren und war am Ende mehr abgerundet. Außerordentlich charakteristisch war für diese Larven eine deutliche Verkürzung



des Schwanzes ungefähr zwei Wochen nach der Operation. Möglicherweise kann auch diese Hemmung als Hungererscheinung erklärt werden (Hiller 1928). Später wuchs der Schwanz zwar wieder ziemlich rasch in die Länge, konnte jedoch die Schwänze der Kontrolltiere nicht mehr ganz einholen. Die Größe des Rumpfes dagegen entsprach derjenigen der Kontrolltiere. Die regenerierten Teile hemmten die Bewegungen des Tieres wenig, obwohl sie sehr groß waren, da sie senkrecht zur Sagittalebene standen. Es entwickelten sich hier auch keine Zwergformen.

## 2) Transplantationen mit umgekehrter kephalokaudaler Achse.

Textabb. 5 gibt schematisch die Ausführung der Versuche vom zweiten Typus wieder. Hier wurde die kephalokaudale Achse des Schwanzes um  $180^\circ$  gewendet. Der Schwanz wurde knapp hinter



Textabb. 5. Schema, welches die Ausführung der Transplantationen vom Typus II illustriert (mit Umkehrung der kephalokaudalen Achse).  $x$  und  $x_1$  sowie  $o$  und  $o_1$  sind Punkte, die vor der Operation nebeneinander lagen, jetzt um die Länge des Transplantats voneinander entfernt.

dem After abgeschnitten, sein distales Ende entfernt und die derart ausgeschnittene mittlere Partie des Schwanzes unter Umkehrung der kephalokaudalen Achse an den Rumpf angelegt. Deswegen wurden die Punkte  $x$  und  $x_1$  sowie  $o$  und  $o_1$ , die vor der Operation unmittelbar benachbart waren, jetzt voneinander um die ganze Länge des Transplantats getrennt. Diese Art Operation wird von jetzt ab als Typus II bezeichnet werden. Wie schon erwähnt, gelangen diese Transplantationen viel schlechter als die Operationen vom Typus I und der Prozentsatz der gelungenen Operationen fiel oft bis zu 50% und noch tiefer herab. Wir führen eine gekürzte Beschreibung einiger Versuche von diesem Typus an:



## Versuch XXVI.

26. 3. 1934. 5 Larven nach Typus II (Umkehrung der kephalokaudalen Achse) operiert. Es verwuchsen zwei, von denen bei einer das Transplantat im Laufe der Nacht wieder abfiel. Die Längenausmaße der Larve mit gelungener Transplantation: Körper 10 mm, Rumpf 5 mm, Transplantat 2·7 mm, Länge des Kontrolltieres 10·3 mm.

Die Ausmaße in mm betragen in den nächsten Tagen:

Datum . . . .	27. 3	28. 3	29. 3	30. 3
Rumpf . . . .	4·2	5	5·2	5·2
Transplantat . .	2	2·3	2·5 (?)	2·7
Kontrolle . . . .	12	12	13	14·5

Das Transplantat stellte sich während dieser Zeit allmählich senkrecht zur Körperachse, so das es schließlich ganz horizontal zu liegen kam, wenn die Larve eine normale Stellung einnahm. Nach dem 30. März begann es abzusterben und zerfiel später gänzlich.

Die Ausmaße eines anderen Tieres (Versuch XXX, am 7. 4. 1934) in mm betragen wie folgt:

Datum . . . .	7. 4	8. 4	9. 4	15. 4	25. 4	16. 5
Rumpf . . . .	5	4·8	4·9	7·5	9·5	13
Transplantat . .	2·3	2	2·3	4	7	9
Kontrolle . . . .	9·3	9·5	10	13	22	29

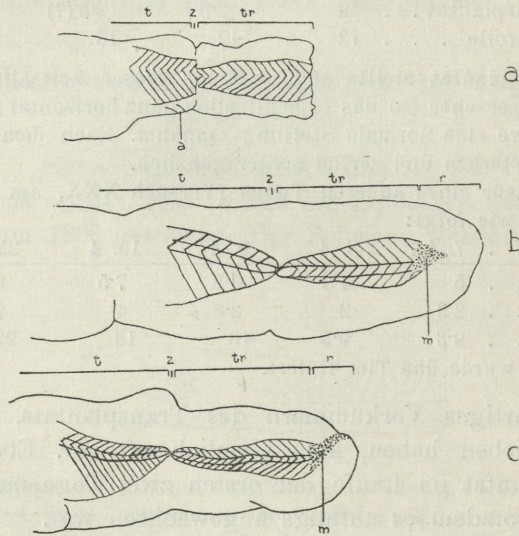
Am 16. 5 wurde das Tier fixiert.

Ein derartiges Verkümmern des Transplantats, wie wir es oben beschrieben haben, kam ziemlich oft vor. Ebenso oft fiel das Transplantat im Laufe der ersten zwei Tage nach der Operation ab, trotzdem es anfangs angewachsen war.

Textabb. 6 veranschaulicht die Entwicklung eines Transplantats, welches gut eingehilt ist. Wie auf Textabb. 6a sichtbar ist, sah man den nächsten Tag nach der Transplantation noch keine Spur von Regenerationsprozessen. Zu dieser Zeit erlag der Rumpfteil (t) und das Transplantat einer Verkürzung um einige Millimeterzehntel. Ich glaube, daß die Verkürzung eines Teils durch die Abrundung der Wundränder des Transplantats verursacht wird, andererseits durch die innigere Verbindung des letzteren mit dem Rumpf, wodurch die Gewebe des Transplantats sozusagen in die Gewebe des Rumpfteiles eingepreßt wurden, hervorgerufen wird. Es ist auch möglich, daß die Muskelkontraktion dabei eine gewisse Rolle spielt. Ich konnte jedoch nicht entscheiden, welcher der erwähnten Faktoren der wichtigste ist und ob diese Faktoren überhaupt eine restlose Erklärung für die Erscheinung geben können. Am dritten Tag nach der Transplantation begann der



Schwanz schon an Länge zuzunehmen und seither wuchs er schon ständig. Zuerst erschien an der freien Wundfläche eine deutliche Regenerationsknospe. Das gerade abgeschnittene Ende des Transplantats rundete sich dadurch ab und die Gesamtlänge vergrößerte sich etwas. Aus Textabb. 6b ist ersichtlich, daß im Laufe der Entwicklung Muskeln (m) in das Innere des Regenerats (r) hineinwuchsen, die von den Muskeln des Transplantats stammten. Die Muskeln erschienen erst im Laufe der zweiten



Textabb. 6. a) Ein Schwanz vom Typus II (mit Umkehrung der kephalokaudalen Achse) 24 Stunden nach der Transplantation, Vergr. 6·5 X, b) derselbe Schwanz 2 Wochen nach der Transplantation, Vergr. 6·5 X, und c) 7 Wochen nach der Transplantation, Vergr. 3·2 X. a — Anus, m — in das Regenerat einwachsende Muskeln, r — das Regenerat, t — der am Rumpf stehengebliebene Schwanzteil, tr — das Transplantat, z — Verwachungsstelle.

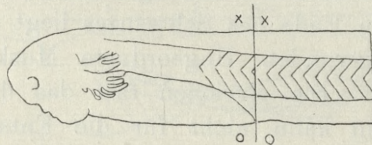
Woche nach der Operation. Es war ihnen beim lebendigen Tier keinerlei Struktur anzusehen, sie bildeten eine dunkle ungeordnete Masse. Es ist ganz dasselbe Bild, welches Harrison (1898) bei seinen Versuchstieren beobachtete. Die Muskeln schoben sich später vor und wuchsen weiter in das Regenerat hinein, wobei sie sich allmählich dem distalen Ende desselben näherten, das Regenerat (r) als ganzes wuchs auch um diese Zeit (2—3 Wochen nach der Transplantation) in die Länge. Die Muskeln



konnten also nur dadurch in dasselbe hineinwachsen, daß sie schneller wuchsen als das Regenerat als Ganzes und dieses sozusagen überholten. Sie nahmen aber auch jetzt keine sichtbare Struktur an. Einen Monat nach der Transplantation war schon ein ebenso langer oder etwas kürzerer Schwanz als derjenige eines Kontrolltieres entwickelt. Auch später wuchs er noch in die Länge und hatte nach 7 Wochen das auf Textabb. 6c dargestellte Aussehen. Ein derartiger Schwanz ist aus drei deutlichen Teilen zusammengesetzt. Dem Kopf am nächsten befindet sich die Partie, welche durch das Wachstum des Schwanzteiles entstanden ist, der überhaupt nicht abgeschnitten wurde (t); die Muskeln sind hier den Symmetrieverhältnissen des Körpers als Ganzem untergeordnet. Kaudalwärts befindet sich das eigentliche Transplantat (tr), dessen Verbindungsstelle (z) schon kaudalwärts verschoben ist. Am Ende des Schwanzes liegt das Regenerat (r). Das Ende ist abgerundet. Ungeordnete Muskeln (m) wachsen in dasselbe hinein. Sie erreichen fast das distale Ende. Die Regeneration allein kann nicht für die Entstehung des ganzen Gebildes verantwortlich gemacht werden. Das Transplantat selbst ist auch viel größer geworden. Es blieb dabei die charakteristische Struktur der Muskelfasern und -septen erhalten, die zur Zeit der Transplantation bestanden hatte. Die Anzahl der Muskeln vergrößerte sich ebenfalls im Laufe der Entwicklung, ihre neugebildeten Partien stellten sich jedoch in einer der Polarität des Transplantats entsprechenden Richtung ein, dh. sie füllten den Raum zwischen den Myosepten aus, die mit der Spitze kaudalwärts (im Sinne des ganzen Tieres) gerichtete Winkel bildeten. Man sieht auf Textabb. 6a, daß, nachdem der Schwanz in der Nähe des Afters (a) abgeschnitten worden war, zur Zeit der Transplantation am Rumpf eine ziemlich große Schwanzpartie mit einer Anzahl unbeschädigter Myotome stehen blieb. Dieser Teil entwickelte sich ebenfalls weiter (t) und wuchs in die Länge, wobei die Verbindungsstelle (z), die, wie Textabb. 6a zeigt, ursprünglich auf der Höhe des Afters lag, nach hinten verschoben wurde und schließlich in die halbe Länge des neugebildeten Schwanzes zu liegen kam. Die Muskeln der dem Kopf am nächsten liegenden Schwanzpartie behielten auch ihre unveränderte Lage bei. Diese ist der Lage der Muskeln des Transplantats entgegengesetzt und der Übergang zwischen beiden Teilen scharf und deutlich.



Meiner Ansicht nach unterliegt es keinem Zweifel, daß das beschriebene Gebilde als Schwanz zu bezeichnen ist; ist es doch ganz aus denselben Teilen aufgebaut, aus denen normalerweise ein Schwanz besteht und besitzt dessen äußere Gestalt. Ein Schwanz dieser Art ist auch ein sehr gutes Lokomotionsorgan, so daß er auch funktionell gänzlich einem normalen entspricht. Harrison (1898) deutete diese Gebilde als unvollkommen regenerierte Rumpfe, indem er annahm, daß die irreguläre Lagerung der Muskeln sie nicht als Schwänze zu bezeichnen gestatte. Es ist wahr, daß die Muskeln dieser Schwänze anders gelagert sind, aber die Unterschiede zwischen den letzteren und einem Rumpf sind viel bedeutender. Auch Korschelt hält die Harrison'sche Ansicht für unrichtig und betont das in seinem Werk (1931).

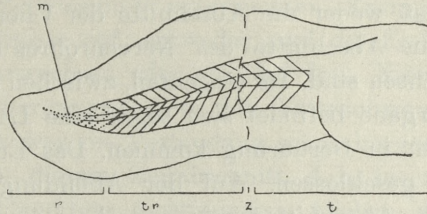


Textabb. 7. Schema, welches die Ausführung der Transplantationen von Typus IIa illustriert (ohne Umkehrung mit Entfernung des distalen Endes). xx und oo sind Punkte, die vor und nach der Operation nebeneinander liegen.

Textabb. 7 erläutert eine Anzahl von Operationen, die ich ausführte, um ein Vergleichsmaterial von solchen Tieren zu erhalten, deren Transplantat die kephalokaudale Achse umgewendet hatte (Typus II). Der Schwanz wurde vom Rumpf abgeschnitten, sodann sein distaler Teil entfernt und der verkürzte Schwanz in normaler Lage wieder an den Rumpf gebracht (Typus IIa). Es war das also eine ähnliche Operation, wie diejenige vom Typus Ib, nur daß das Ende des Schwanzes entfernt worden war. Ähnlich wie im Verlauf der Versuche vom Typus II trat auch hier nach der Operation eine zeitweise Verkürzung ein. Später entstand auch hier ein aus drei Teilen zusammengesetzter Schwanz, wie Textabb. 8 zeigt. Der Schwanz ist von abgerundeter Gestalt, ähnlich wie der auf Textabb. 6c dargestellte und ist etwas kürzer als der normale. Die Entwicklung nahm also einen ähnlichen Verlauf wie diejenige in den Versuchen vom Typus II. Anders ist nur die Struktur der Muskeln. Im Transplantant (tr) sind die Muskeln



ähnlich gelagert wie im Rumpf, so daß die Verbindungsstelle (z) weniger deutlich auftritt. In dem regenerierten Teile (r) stimmt die Richtung der Muskeln auch mit der Gesamtheit des Organismus über, wenigstens in dem vorderen Teil desselben. An seinem distalen Ende konnte die Struktur nicht erkannt werden. Die



Textabb. 8. Schwanz vom Typus IIa (ohne Umkehrung mit Entfernung des distalen Endes) einen Monat nach der Transplantation. Dieselben Bezeichnungen wie auf Textabb. 6.

Entwicklung dieser Schwänze nahm ebenso viel Zeit in Anspruch wie diejenige der Schwänze vom Typus II. Es ist das aus der folgenden Tabelle ersichtlich, die in mm die Länge der Transplantate von zwei zu diesen Typen gehörigen Exemplaren zu verschiedenen Zeiten nach der Operation angibt:

Tage nach der Operation	1	2	4	7	11
Typus II a (Versuch XXV)	2·5	2·3	3	3·1	4
Typus II (Versuch XXII)	2·5	2·2	2·9	3·7	4

Endlich rief ich bei einer Anzahl von Larven gewöhnliche Regeneration durch das Abschneiden des Schwanzes hinter dem After hervor. Der Schwanz wurde hier in seiner ganzen Länge viel schneller wiederhergestellt, trotzdem die ersetzte Partie hier um die ganze Länge des Transplantats kürzer war.

Bei den Larven des Typus II entwickelten sich ebenfalls häufig seitliche Regenerate und Schwänze auf ganz ähnliche Weise, wie bei den Larven vom Typus I. Ihr Auftreten hemmte die Regeneration, brachte sie aber nicht zum Stillstand.



### Ergebnisse der Transplantationsversuche bei umgekehrter dorsoventraler Achse.

Abb. 2, Tafel 18 stellt einen sagitalen Längsschnitt durch die Verwachsungsstelle eines Exemplars dar, dessen Schwanz bei umgekehrter dorsoventraler Achse transplantiert wurde (Typus I) und das 24 Stunden nach der Transplantation fixiert wurde. Die Abbildung zeigt, daß weder die Abschnitte der Chorda dorsalis ( $ch$  und  $ch_1$ ) noch die Abschnitte des Nervenrohres ( $n$  und  $n_1$ ) miteinander verwachsen sind. Im Gegenteil, zwischen den zertrennten Enden dieser Organe befindet sich sogar eine Lücke, so daß sie miteinander nicht in Berührung kommen. Das Ende des Nervenrohres ist nicht geschlossen. Auf der Abbildung sieht man das an dem kaudalen Abschnitt des Neuralrohres ( $n_1$ ), der kopfwärts liegende Abschnitt desselben ( $n$ ) liegt etwas unter der Schnittebene, weshalb sein offenes Ende nicht durchschnitten ist. Die Chordaenden sind leicht abgerundet und das ist die einzige bemerkbare Veränderung an Rohr und Chorda zu dieser Zeit.

Abb. 3 und 4 (Taf. 18) erläutert die weitere Entwicklung der Tiere von diesem Typus. Es sind auf ihnen Frontalschnitte durch zwei Exemplare sechs Tage nach der Transplantation dargestellt. Das auf Abb. 3 dargestellte hat ein verwachsenes Nervenrohr ( $n$ ). Man sieht, daß sich der Hohlraum des Nervenrohrs kontinuierlich über die Verwachsungsstelle erstreckt. Er schließt sich so eng an, daß die Stelle, wo die Verwachsung stattfindet, nur als Erweiterung des Rohres erkenntlich ist. Die Abschnitte der Chorda dorsalis sind noch nicht verwachsen, möglicherweise deshalb, weil sie gegenseitig etwas lateralwärts verschoben und durch das Nervenrohr getrennt sind. In dem Schwanz dagegen, der auf Abb. 4 dargestellt ist, sind die Abschnitte des Nervenrohres ( $n_1$  und  $n_2$ ) nicht verwachsen. Wahrscheinlich wurde das Transplantat etwas ungenau angebracht und etwas ventralwärts verschoben. Auf diese Weise kam nur der kopfwärts gelegene Abschnitt des Nervenrohres ( $n_1$ ) in die Schnittebene zu liegen, der kaudale liegt unter der Bildfläche. Seine Lage unter dem kaudalen Abschnitt der Chorda ( $ch$ ) ist mit einem dunklen Umriß bezeichnet ( $n_2$ ). Von den Chordaabschnitten ist es wiederum nur der kaudale, der in der Bildfläche liegt, der kopfwärts gelegene befindet sich in einer höheren Ebene. Abb. 4b stellt diese Verhältnisse schematisch dar. Wir sehen einen idealen sagittal Längsschnitt



durch denselben Schwanz. Die Linie AB bezeichnet die Ebene des auf Abb. 4 dargestellten Schnittes; die anderen Bezeichnungen sind dieselben wie auf Abb. 4. Auf der letzteren ist auch an der rechten Seite der Verbindungsstelle eine Erhöhung (r) sichtbar, welche die Anlage eines Seitenregenerates darstellt. Die in diesem Zeitabschnitt untersuchten Exemplare weisen alle ähnliche Verhältnisse auf: entweder sind die Enden des Nervenrohres schon verwachsen oder sie sind frei. Niemals konnte ich irgendwelche Übergangsstadien des Verwachsungsprozesses beobachten, immer war die Verbindung schon hergestellt. Wenn die Verwachsung in diesem Zeitabschnitt, d. h. bis zu einer Woche nach der Transplantation nicht eintrat, blieben die Enden überhaupt getrennt. Abb. 5 stellt einen Teil des kaudalen Abschnitts des Nervenrohres ( $n_2$ ) eines zwei Wochen nach der Operation fixierten Tieres dar. Dieser Abschnitt ist mit dem kopfwärts gelegenen Abschnitt des Rohres nicht verbunden. Der letztere befindet sich bedeutend höher als die Bildfläche. Er ist an dem freien und geschlossenen Ende blasenförmig aufgetrieben und zeigt keinerlei Tendenz sich dem kaudalen Abschnitt zu nähern. Auf der Abbildung ist seine Lage mit einem schwarzen Umriß bezeichnet ( $n_1$ ). Aus dem kaudalen Abschnitt hat sich ein ziemlich großes Regenerat ( $n_3$ ) entwickelt. Dieses Regenerat wendet sich jedoch nicht dem anderen Abschnitt des durchtrennten Rohres ( $n_1$ ) zu, sondern biegt seitwärts ab und dringt in einen kleinen Nebenschwanz (r) ein. An der Stelle der Einbiegung ist das Nervenrohr etwas erweitert (v). Abb. 6 stellt einen frontalen Schnitt in einer mehr dorsalen Ebene durch denselben Schwanz dar. Dargestellt ist die Chorda dorsalis, deren Abschnitte ( $ch_1$  und  $ch_2$ ) miteinander verwachsen sind. Die Verbindung wird durch ein ähnliches Bindegewebe hergestellt wie das, welches die Chordascheide bildet. Aus dem kaudalen Abschnitt ( $ch_2$ ) wächst ein Ast ( $ch_3$ ) heraus, der in den Nebenschwanz eindringt. Dieser letztere verläuft in der Nähe des oben beschriebenen Abschnittes des Nervenrohres. Dieser Ast hat einen viel kleineren Durchmesser als der Hauptstamm der Chorda. Man sieht sofort, daß man es hier nicht mit einer Biegung des Hauptstammes zu tun hat, wie bei dem Nervenrohr, sondern daß dieser Teil derart aus dem Hauptabschnitt der Chorda herauswächst, wie ein Seitentrieb aus dem Stamm eines Baumes. Er kann auch nicht als eine von den freien Enden



der Chorda ausgehende Struktur betrachtet werden, da diese doch verwachsen sind. Der Seitenast wächst zweifellos seitwärts aus der Chorda heraus. Er wird also nicht durch regulative Prozesse hervorgerufen, welche die Tendenz zur Wiederherstellung der Kontinuität haben, da diese Tendenzen zur Zeit seiner Entstehung schon ausgeglichen sind, sondern ist als ein Superregenerat aufzufassen, das seine Entstehung anderen Kräften verdankt. Im Nebenschwanz sammeln sich ähnlich wie im Hauptschwanz um die Chorda und das Nervenrohr Muskeln (m) an, die jedoch viel schwächer sind.

Man sieht aus obiger Beschreibung, daß die ersten Anlagen der seitwärts regenerierten Gebilde in der ersten Woche nach der Transplantation auftraten. Es zeigte sich, daß bei diesen Tieren die Abschnitte des Nervenrohres niemals verbunden waren. Und umgekehrt traten bei der Mehrzahl der Exemplare mit verwachsenem Nervenrohr keine Regenerate auf. Manchmal erschienen zwar bei solchen Tieren kleine lappenartige Gebilde seitwärts von der Wunde, aber sie enthielten weder Chorda und Nervenrohr noch Muskeln. Ebenso selten waren übrigens Larven mit nicht verwachsenem Nervenrohr aber ohne Regenerate. Die Verbindung der Chorda trat gewöhnlich etwas später ein, gewöhnlich in der zweiten Woche nach der Transplantation und das gleicherweise bei Tieren mit und ohne Regeneraten. Dieser Zustand blieb auch später unverändert, bis zur Metamorphose.

In den Nebenschwänzen der Tiere, deren Transplantat dorsoventral verschoben wurde (Typus Ia), fand ich auch Chorda, Nervenrohr und Muskeln. Jedoch waren hier nicht nur die Abschnitte des Nervenrohres, sondern auch diejenigen der Chorda dorsalis nicht miteinander verbunden, wie das auf Textabb. 4 sichtbar ist. In den Schwanz (a), der auf der Dorsalseite der Larve liegt, wächst die Chorda (ch) und das Nervenrohr (n) aus dem Rumpf heraus, in den auf der Bauchseite befindlichen (b) wächst die Chorda aus dem Schwanz heraus, das Nervenrohr ist nicht vorhanden. Das Achsenskelett des Schwanzes hat also eine Lücke. Es besteht aus zwei Teilen, die nur durch Haut und Bindegewebe verbunden sind.

Wenn also durch eine genügende dorsoventrale Verschiebung des Transplantats die unmittelbare Berührung der durchschnittenen Nervenrohrenden unmöglich gemacht wurde, kam es nie zu



einem Zusammenwachsen derselben. Sie verwuchsen jedoch bei einem Teil der ohne Verschiebung operierten Tiere (Typus I); in diesem Fall konnten beide Enden schon bei der Operation in Berührung kommen. In all den Fällen, wo die Enden freibleiben, wurden ansehnliche Nervenrohrpartien durch Regeneration gebildet, niemals zeigten jedoch diese regenerierten Gebilde die geringste Tendenz zu einer Annäherung, obwohl sie oft, wie in dem letztbeschriebenen Fall, auf einer ziemlich langen Strecke parallel verliefen. Daraus kann geschlossen werden, daß zwischen beiden Enden keinerlei Anziehungskräfte wirken und daß die beiden Nervenrohrabschnitte keine Fähigkeit haben sich gegenseitig aufzusuchen. Es verlaufen keinerlei Regulationsprozesse, die zu einer Wiederherstellung der unterbrochenen Kontinuität des Nervenrohrs führen könnten.

Das Entstehen der Nebenschwänze beweist aber, daß trotzdem wirksame Regenerationskräfte auftreten. Sie sind nur anders gerichtet. Die Schwänze sind Superregenerate. Wir haben gesehen, daß sie nur dann entstehen, wenn das Nervenrohr nicht verwachsen ist, so daß der erste formative Reiz zu ihrer Entstehung zu dem Zeitpunkt auftritt, wo die getrennten Enden zu regenerieren beginnen. Die freien Enden der Chorda allein können dagegen nicht die Entstehung eines Schwanzes auslösen, wenn das Nervenrohr seine Kontinuität wiedererlangt hat. In der weiteren Entwicklung wirkt dann aber die Chorda mit, die, wie wir gesehen haben, ein ständiger Bestandteil des Schwanzes ist und entweder mit ihrem Hauptstamm in denselben einbiegt oder einen Nebenast dorthin absendet. In einem der folgenden Abschnitte soll der Versuch gemacht werden, die Verteilung der Rollen zwischen beide Organe, das Nervenrohr und die Chorda, bei der Regeneration einer Untersuchung zu unterziehen.

### **Ergebnisse der Transplantationsversuche mit umgekehrter kephalokaudaler Achse.**

Abb. 7, Tafel 18 stellt einen in toto aufgehellten Schwanz einer älteren Larve dar, welcher ein Teil des Schwanzes mit umgekehrter kephalokaudaler Achse transplantiert wurde (Typus II). Wie schon bei der Beschreibung der Versuche erwähnt wurde, besteht ein solcher Schwanz aus 3 oder 4 Teilen. Weder in dem an den Rumpf anliegenden Teil (t), noch in der transplantierten Partie (tr)



hat die Richtung der Muskeln eine Veränderung erfahren. Die Größe und Zahl der Fasern entspricht den Verhältnissen eines normalen Schwanzes, die Struktur der Myotome ist auch erhalten geblieben. Das Transplantat hat seine eigene polare Orientierung beibehalten; sie ist der Richtung der Polarität des Larvenkörpers als Ganzem entgegengesetzt. Nur an der Übergangsstelle (z) zwischen Rumpf und Transplantat, ist eine unmerkliche Störung der Struktur sichtbar. An dieser Stelle verengert sich der ganze Muskelstreifen sehr deutlich. Die Muskelfasern biegen hier nach innen ein und bilden einen abgerundeten Abschluß beider Schwanzpartien an der Stelle, wo die Verbindung zustande kam. In der regenerierten Partie (r) sieht man eine Chorda dorsalis (ch), die fast den Rand des Regenerats erreicht. Die Muskelfasern (m) dieses Teiles liegen parallel zur Chorda; diese mit der Längsachse des Körpers übereinstimmende Lage ist die einzige Spur einer Ordnung bei ihnen, den anderen Achsen des Körpers gegenüber nehmen sie eine indifferente Stellung ein. Deshalb erscheinen diese Muskeln dem unbewaffneten Auge als eine Ansammlung von Muskeln ohne Struktur. Auf Abb. 8, Tafel 19 ist ein Schwanz desselben Typus dargestellt, der jedoch mit einem seitlichen Regenerat versehen ist ( $r_1$ ). Die Muskelfasern des Regenerats gehen ohne deutlichen Übergang in die Muskeln des Hauptschwanzes über. Man sieht auch, daß diese Fasern sich zu Myotomen längs der Achse des regenerierten Gebildes anordnen.

Wenn wir jetzt zu einer Beschreibung des histologischen Bildes dieser Schwänze zu verschiedenen Zeiten übergehen, müssen wir in Betracht ziehen, daß sie zusammengesetzt sind und daß daher jeder einzelne Teil besonders behandelt werden muß.

Abb. 9, Tafel 19 stellt die Grenzpartien zweier benachbarter Myotome aus dem dem Rumpf anliegenden Teil des Schwanzes (t) auf Abb. 7 (24 Stunden nach der Transplantation) dar. Das in der oberen Hälfte der Zeichnung befindliche Myotom ist normal entwickelt. Das Muskelgewebe hat noch ganz embryonalen Charakter. Die iso- und anisotrope Substanz ist noch nicht entwickelt, es sind nur zahlreiche homogene Fibrillen (fb) vorhanden. Diese Fibrillen sind längs der Myoblasten (m) angeordnet, die mit Dotterkugeln (v) überfüllt sind. Die Kerne (n) sind groß, etwas blasenförmig aufgetrieben. Die Partie, welche sich in der unteren Hälfte des Bildes befindet, gehört einem Myotom an, das bei der Transplanta-



tion angeschnitten wurde und unmittelbar der Verbindungsstelle anliegt. Man sieht, daß die Myoblasten stark verändert oder vielmehr ganz verschwunden sind und an ihre Stelle formlose plasmatische Massen (pl) von körniger Struktur getreten sind, die mit dicht gelagerten und leicht eingeschrumpften Kernen (n) versehen sind. Die reguläre Anordnung der Myoblasten ist verschwunden, ebenso die homogenen Fibrillen. Die Dotterkugeln (v) sind dicht angesammelt. Auf diese Weise verändern sich alle bei der Transplantation angeschnittenen Myotome. Kennzeichnend ist für diese Degeneration, daß sie die Grenze des beschädigten Myotoms nicht überschreitet und die nichtangeschnittenen Myotome nicht betrifft. Die Tatsache, daß in einem beschädigten Myotom Entartungen auftreten, steht in einem gewissen Widerspruch zu den Beobachtungen Naville's (1922), der in so frühen Stadien noch keine Degeneration verzeichnet.

Abb. 10 stellt einen Teil eines Schnitts durch einen Schwanz sechs Tage nach der Transplantation dar. Man sieht eine Muskelpartie in dem Teile des Schwanzes, der kopfwärts vom Transplantat (t auf Abb. 7) liegt. Die Muskelfasern sind schon quergestreift. Es treten gewisse Degenerationserscheinungen auf. An anderen Stellen ist die Degeneration schon etwas weiter fortgeschritten und die Fibrillenbündel (ffr) brechen und zerfallen in querer Richtung. Wie auf Abb. 11, Taf. 19 sichtbar ist, unterliegen auch die Kerne dieser Fasern Degenerationsprozessen. Das Heidenhain'sche Hämatoxylin färbte einen derselben (A) dunkel, da er von stark granulöser Struktur ist. Die Granula sind so klein, daß die Färbung einheitlich dunkel ist. Der Nukleolus (nl) ist als dunkler runder Umriß erkenntlich. Dieses typische Pyknosebild ist der am häufigsten vorkommende Degenerationstypus, von dem ein großer Teil der Kerne überhaupt betroffen wird. Oft sind die dunklen Granula gröber (B) und der Kern sieht dann dunkel gesprenkelt aus.

Abb. 11 C und D stellt dagegen Kerne im Zustand der Kariorrhesis dar. Der Zerfall beginnt am Nukleolus (nl), der unregelmäßige Fortsätze bildet. Diese nehmen an Größe zu, so daß der Nukleolus in Kürze fast den ganzen Kern ausfüllt. Schließlich zerfällt er in eine Anzahl manchmal ziemlich kleiner Bruchstücke, die im Inneren des Kernes zerstreut liegen (D). Die Ähnlichkeit zwischen einem solchen Kern und gewissen Stadien einer grob



granulierten Pyknose ist oft sehr groß, wie das ein Vergleich der Abb. 11 B und D zeigt. Da außerdem in den weiter fortgeschrittenen Stadien der Pyknose der Nukleolus oft unsichtbar ist, sind diese Bilder oft schwer zu unterscheiden. Zu dem Schluß, daß eine sichere Klassifizierung der verschiedenen Degenerationsprozesse des Kernes oft unmöglich ist, kam schon Kulczycki (1931), der ähnliche Bilder in den Muskeln von Mäuseembryonen beschrieb. Auch in dem von mir beschriebenen Fall scheint es keinem Zweifel zu unterliegen, daß Pyknose und Kariorrhaxis durch eine Anzahl von Übergangsprozessen miteinander verbunden sind.

Die Entwicklung der Muskeln des Transplantats lief mit derjenigen der Muskeln des Rumpfteiles parallel und alles, was über den Bau der letzteren gesagt wurde, bezieht sich auch auf die Muskeln des Transplantats.

Die hier beschriebenen Degenerationsprozesse sind alle als Erscheinungen der normalen physiologischen Muskeldegeneration zu klassifizieren, der das sich entwickelnde Muskelgewebe nicht nur bei den Amphibien, sondern auch bei den Säugetieren (Godlewski (1901), Naville (1922), Kulczycki (1931), Glücksmann (1934)) unterliegt. Sie können nicht eine Folge traumatischer Reize aus der Zeit der Operation sein, da die in Frage kommenden Schwanzpartien weit von den verletzten Stellen entfernt sind.

Wie auf Abb. 12 ersichtlich ist, sehen die Muskeln aus der Nähe der Verwachsungsstelle (z auf Abb. 7) ganz anders aus. Die Zeichnung stellt die Gegend unmittelbar neben der Verwachsungsstelle auf der Höhe der Chorda dar. Diese Partie ist mit Heidenhain'schem Hämatoxylin dunkelblau gefärbt. An Stelle der Fasern sind nur noch plasmatische Massen (pl) sichtbar, die keine Spur von Fibrillen aufweisen. Diese Massen sind gewöhnlich langgestreckt, sie haben einen irregulären Umriß, bilden ungeordnete Gruppen und sind im Gegensatz zu den unbeschädigten Muskeln gar nicht nach der Längsachse des Körpers orientiert. Im Plasma liegen dicht verteilte Kerne, die sich oft direkt berühren und kleine Gruppen bilden. Die Mehrzahl derselben befindet sich in einem Zustand hochgradiger Pyknose. Man sieht, daß einige derselben außerhalb des Plasmabereiches liegen ( $n_1$ ). Die beschriebene Degeneration reicht auch über die



Verwachsungsstelle hinaus und das sowohl kopfwärts sowie kaudalwärts als auch in dorsaler und ventraler Richtung. Besonders weit dringt sie nach vorne vor und umfaßt dort sogar einige Myotome, die bei der Operation nicht verwundet wurden. Diese letzteren gehören denen an, welche unmittelbar unter der Oberfläche des Körpers liegen. Bekanntlich sind die an der Oberfläche gelegenen Fasern am wenigsten differenziert und haben sogar bei älteren Tieren embryonalen Charakter (Naville 1922), also auch die größte Regenerationspotenz. Beachtungswert ist, daß die Degeneration gewöhnlich ein ganzes Myotom umfaßt, nicht nur einzelne Zellen. Die Individualität der Zellen ist also zu Gunsten des Myotoms als Ganzem beschränkt.

Auf Abb. 13 ist ersichtlich, daß im Bereich dieser degenerierter Muskeln an manchen Stellen Mitosen auftreten, was nicht ohne Bedeutung ist. Die Prozesse der Degeneration und Regeneration verlaufen hier gleichzeitig nebeneinander und bedienen sich desselben Materials. Höchstwahrscheinlich verwandelten sich die verwundeten und angeschnittenen Myoblaste sodann in diese dunklen Plasmamassen, wobei jedoch wenigstens ein Teil derselben die Fähigkeit zur weiteren Entwicklung behalten hat, welche letztere auch eintrat, obwohl mit starker Verspätung im Vergleich mit anderen Partien. Durch diese Hemmung blieben sie auf einer früheren Entwicklungsstufe zurück, auf einer ähnlichen wie die Fasern der Oberfläche. Ein Teil der letzteren, diejenigen, welche unmittelbar an die Partie der verwundeten Myoblasten angrenzten, wurde dann auch von den degenerativen Prozessen ergriffen. Man sieht auf den Schnitten, daß diese letzteren sich wie aus einem Herd von der Stelle ausbreiten, wo die Beschädigung am größten war. Ähnliche Bilder beschreibt Krösing (1892). Er beobachtete während der Wundheilung in den Muskeln Zerfall der Fasern in dunkel färbare Fragmente. Diese letzteren verwandelten sich dann in Plasma, welches sich an die Kerne anlagerte. Auf diese Weise entstehen aus der alten Faser durch Umwandlung Myoblasten, die sich später in junges Muskelgewebe ausdifferenzieren.

Im allgemeinen entfernen sich jedoch alle diese Veränderungen nicht so weit von der Verwachsungsstelle, als daß man sie nicht ausschließlich für eine Folge der Verwundungen während der Transplantation ansehen könnte. Dabei ist der Unterschied



des Degenerationszustandes zwischen dieser Stelle und anderen entfernteren Gegenden bestimmt nur quantitativ, d. h. nur der Intensitätsgrad ist verschieden, die Art ist dieselbe.

Abb. 14 stellt einen Schnitt durch das am kaudalen (in bezug auf die ganze Larve) Ende des Transplantats befindliche Regenerat dar (r auf Abb. 7). Man sieht dort das Ende der Chorda (ch), umgeben von lockerem Bindegewebe und Pigmentzellen (pi). Parallel zur Chorda liegen einige Sarkoblasten (s), die jedoch nicht über das kaudale Ende der Chorda hinausgehen. Die Kerne (n) der Sarkoblasten sind groß und zahlreich, sie haben die Gestalt eines länglichen Ovals. Ein Teil derselben befindet sich im Zustand einer sehr grob granulierten Pyknose.

Zusammenfassend kann man feststellen, daß die Organisation des Schwanzes, die schon bei makroskopischer Untersuchung den Aufbau aus drei Teilen verrät, auch bei der histologischen Untersuchung zutage tritt, es zeigt sich sogar, daß die Struktur der Gegend, wo die Verwachsung stattfand, so viele eigene Kennzeichen trägt, daß sie einen vierten Teil des Schwanzes bildet. All die Unterschiede jedoch zwischen den Teilen, d. h. der unmittelbar dem Rumpf folgenden Schwanzpartie, der Verwachsungsstelle des Transplantats und der regenerierten Partie sind, was den Bau der Muskeln betrifft, nicht grundsätzlicher Natur. Im Gegenteil, es wird eine gewisse Einheit beobachtet, die hauptsächlich darin besteht, daß die Prozesse der physiologischen Degeneration in allen Teilen einen ähnlichen Verlauf nehmen. Außerdem sind diese Veränderungen den Degenerationserscheinungen ganz ähnlich, die *N a v i l l e* (1922) an demselben Material beschrieben hat und sie stimmen auch mit den Beobachtungen überein, die *Godlewski* (1901) und *Kulczycki* (1931) bei Säugerembryonen machten. Die letztgenannten Forscher beobachteten im Verlauf der normalen Entwicklung unter anderem den Zerfall der gestreiften Substanz in quergerichtete Fragmente und ein Auswachsen der sarkoplasmatischen Massen, wie wir sie in dem hier beschriebenen Fall beobachtet haben.

Wenn man von einigen nur traumatisch bedingten Abweichungen absieht, kann man also den Schluß ziehen, daß in unserem Fall die Histogenese der Muskelfasern einen ganz normalen Verlauf nimmt, trotzdem die Richtung der Polarität umgekehrt wurde.



Während der weiteren Entwicklung verwischen sich die Unterschiede zwischen den einzelnen Partien des Schwanzes immer mehr. An der Verbindungsstelle nehmen schließlich die regenerativen Prozesse die Überhand und die dortigen Muskelfasern holen in ihrer Entwicklung das Versäumte nach und bilden eine normale Struktur aus. Nur bleibt ihre Anordnung schon immer regellos; sie können den geordneten Bau des Myotoms nicht mehr herstellen, was übrigens dadurch sehr erschwert wird, daß doch an dieser Stelle zwei unkomplette und gegenseitig um  $180^{\circ}$  gedrehte Myotome zusammentreffen. Am Ende des Schwanzes befindet sich dagegen immer eine gewisse Anzahl nichtausdifferenzierter Sarkoblasten. 27 Tage nach der Transplantation fand ich Mitosen als normale Vermehrungsweise der Kerne. Die älteste Larve wurde 62 Tage nach der Transplantation untersucht. In den Muskelfasern befand sich bei ihr eine gewisse Anzahl pyknotischer Kerne, gleich dicht über alle Schwanzteile verteilt, im allgemeinen waren jedoch die Prozesse der physiologischen Degeneration schon beendet. Der Bau der Fasern wies in der Nähe der Verwachsungsstelle keine Unterschiede mit den anderen Partien auf.

Aus obiger Beschreibung geht hervor, daß die Unterlage hier nicht imstande war, die Organisation des Transplantats zu ändern. Obgleich zur Zeit der Transplantation noch nicht ganz ausgebildet, mußte diese Organisation schon soweit determiniert sein, daß sie sich weiterhin ganz unabhängig entwickeln konnte, was übrigens eine schon bekannte Tatsache ist (Bergel (1928), Reverberi (1937)). Ein anderes Verhalten zeigen die Muskeln des regenerierten Teiles. Ihre Entwicklung ist von Anfang an von einer nichteinheitlichen Unterlage abhängig. Sie entstehen auf einem Transplantat, dessen Achse in umgekehrter Richtung verläuft als die des übrigen Körpers. Es geraten hier also gewissermaßen die Einwirkungen der Polarität des Körpers als Ganzes und die Einwirkungen der unmittelbaren Unterlage, auf der das Regenerat entsteht, in Konflikt. Das Ergebnis ist ein Kompromiß: die Muskeln stellen sich derart längs des Körpers auf, daß ihre Anordnung keinerlei Abhängigkeit von einer kephalokaudalen Achse verrät.



### Besprechung der Ergebnisse.

Das Ergebnis der Transplantationsversuche mit umgekehrter dorsoventraler Achse ist klar und gibt eine negative Lösung des ersten der am Beginn unserer Erwägungen gestellten Probleme: die zertrennten Enden des Nervenrohrs haben nicht die Fähigkeit sich gegenseitig aufzusuchen, obwohl sie eine ziemlich große Regenerationsfähigkeit haben. Da im Bau des Nervenrohrs im Schwanz jegliche Differenzierung fehlt, die als morphologischer Ausdruck der Polarität gelten könnte, so kann man auch nicht die Polarität der regenerierten Teile bestimmen.

Dagegen bedürfen die Ergebnisse der Transplantationsversuche mit umgekehrter kephalokaudaler Achse einer Besprechung. Wie man auf Textabb. 5 sieht, regeneriert ein ursprünglich kopfwärts gerichteter Schwanzteil die Endpartie des Schwanzes und überwindet seine eigene Polarität. Es ist das also eine typische Heteromorphose, die zugleich mit der Umkehrung einer der Hauptachsen des Körpers verbunden ist. Derartige Heteromorphosen wurden bei Wirbeltieren ziemlich selten beschrieben. Morgan (1900) beschreibt einen heteromorphen Schwanz bei der Kaulquappe, der auf etwas andere Weise als in unserem Fall, hervorgebracht wurde. Der Forscher machte in den Rückenrand der Schwanzflosse einer Kaulquappe einen keilförmigen Einschnitt. Der Schnitt ging so weit, daß das Ende des Keils bis an die Aorta oder noch etwas tiefer zu liegen kam. Aus dem kaudalen Rand dieses Ausschnittes wuchs sodann ein kopfwärts gerichteter heteromorpher Schwanz heraus. Morgan führte diesen Versuch aus, um den Charakter der Regenerate zu überprüfen, die Harrison (1898) erhalten hatte. Meine Operationen wurden auf fast dieselbe Weise, wie die Harrison'schen ausgeführt. Es wurden von diesem zwei Larven auf diese Weise miteinander verbunden, daß ihnen die Schwänze in der halben Länge abgeschnitten und mit den Wunden aneinandergelegt wurden, so daß die Köpfe beider Tiere entgegengesetzt gerichtet waren. Dann wurde eines derselben abgeschnitten, aber ein Teil von dessen Schwanz an dem zweiten Tier stehen gelassen. Dieser Teil, dessen Polarität derjenigen der Larve als Ganzem entgegengesetzt war, entsprach völlig meinen Transplantationen vom Typus II. Es erschienen heteromorphe Schwänze, die Harrison für verkümmerte Rumpfe hielt, deren Regeneration nach den ersten Anfängen stehen geblieben war. Als



Heteromorphosen erkannte sie erst *Morgan Godlewski* (1904) erhielt schwanzartige heteromorphe Regenerate dadurch, daß er einen viereckigen Lappen aus dem Dorsalrand des Schwanzes eines erwachsenen Molchs herausschnitt. Von den drei Wundflächen des Ausschnitts war eine dorsalwärts gerichtet, eine körperwärts, eine schwanzwärts. Manchmal verwuchsen diese Flächen miteinander unter gleichzeitiger Krümmung des Schwanzes und die Öffnung verschwand. Es kam jedoch vor, daß jede von ihnen selbständig regenerierte und auf diese Weise Schwänze entstanden. Sie erschienen in diesem Fall auch an der kopfwärts gerichteten Fläche und wuchsen in derselben Richtung weiter; es waren dies also Richtungsheteromorphosen. In entgegengesetzter Richtung wuchsen auch von der schwanzwärts gerichteten Fläche Schwänze heraus, also in normaler Richtung im Verhältnis zum Körper, und endlich konnte auch die dritte Fläche einen eigenen Schwanz hervorbringen. Der Ausschnitt wurde so hergestellt, daß das Rückenmark beschädigt wurde, was eine unumgängliche Bedingung für die Entstehung eines Schwanzes war. Es war also dazu der Reiz des verwundeten Nervensystems notwendig. Wenn man einen Ausschnitt an dem Rücken vornahm, ohne dabei das Rückenmark zu beschädigen, so entwickelten sich niemals Nebenschwänze. *Milojević* und *Burian* (1926) erhielten bei erwachsenen Molchen durch Transplantation einer umgekehrten Schwanzpartie heteromorphe Schwänze und eine darauffolgende heteropolare Regeneration. *Kołodziejski* (1936) erhielt heteromorphen Schwänzen ähnliche Gebilde, indem er junge Axolotllarven quer in die Schwanzflosse eines erwachsenen Tieres implantierte. Kopf und Schwanz der Larve, welche seitwärts herausragten, fielen oft ab und der in der Flosse steckende mittlere Teil des Körpers begann zu regenerieren. An Stelle des Kopfes entstand dann oft ein Schwanz.

In letzter Zeit führte *Reverberi* (1937) im Laufe seiner Untersuchungen über die Determination der Schwanzanlage der Anuren Transplantationen derselben Art wie die *Harrison'schen* und die meinen aus. Die Ergebnisse dieses Forschers stimmen insofern mit den in der vorliegenden Arbeit dargestellten überein, als sie die festgelegte Determination der dorsoventralen und kephalokaudalen Achse der Schwanzknospe erwiesen haben. Die morphologische Polarität des durch ein Auswachsen des Trans-



plantats entstandenen Schwanzteils (in meinen Versuchen tr auf Textabb. 6) bleibt also unverändert. Die Tatsache, daß die Polarität des regenerierten Schwanzteiles (r auf Textabb. 6) nicht mit Sicherheit bestimmt ist, steht mit Reverberi's Ergebnissen nicht in Widerspruch, da dieser Teil nicht zu der eigentlichen Schwanzanlage gehört und seine Achsen nicht durch die embryonale Determination bestimmt werden konnten. Reverberi hat übrigens diesen Teil nicht untersucht.

Viel häufiger wurden Richtungsheteromorphosen bei niederen Tieren beschrieben, besonders bei Coelenteraten und Würmern. An dieser Stelle seien nur die wichtigsten erwähnt. Peebles (1900) erhielt Richtungsheteromorphosen bei koloniebildenden Hydrozoenpolypen. Von der Kolonie abgetrennte Polypen, denen auch der Kopf entfernt wurde, ersetzen denselben oft an dem Ende, welches ursprünglich der Basis zugewendet war. Peebles (1900) und King (1902 und 1903) erhielten Heteromorphosen bei Hydra durch Transplantation und darauffolgende Regeneration. Es zeigte sich in diesen Versuchen, daß Teile zweier Organismen, die miteinander mit den gleichwertigen Enden verbunden sind, durch Regulation und Regeneration einen einheitlichen Organismus hervorbringen können. Ein kleinerer Teil, der auf eine größere Körperpartie transplantiert wurde, ändert seine Polarität. Der kleinere Teil steht also gewissermaßen unter dem Einfluß des größeren, der die Rolle des Trägers für das Transplantat spielt. Auch die Polarität des Regenerats, welches auf dem Transplantat entsteht, ist verändert. Die Polarität eines durch ein kleines Transplantat regenerierten Teiles hängt bei Hydra nur von der Richtung der Polarität der Unterlage ab, während bei der Kaulquappe, wie vordem erwähnt, dieser Einfluß schwächer ist. Koeilitz (1911) erhielt bei Hydra eine umgekehrte Polarität durch Transplantation und Regulation ohne Regeneration. Auch bei Aktinien wurden Heteromorphosen beobachtet (Moszkowski 1907), sie scheinen aber in dieser Gruppe nur ausnahmsweise aufzutreten.

Die weitgehendste Analyse der Heteromorphosen führten bei den Coelenteraten Gast und Godlewski (1903) durch. In ihren Versuchen wurden Stücke des Stammes von Pennaria abgeschnitten und deren Gipfelhydrant entfernt. Wenn ein derartiges Stammstück (dessen Verzweigungen übrigens auch der Hydranten be-



raubt wurden) frei im Wasser aufgehängt wurde, so daß es nirgends mit der Unterlage in Berührung kam, so ersetzte es den Hydranten nicht nur am Gipfel, sondern auch an der der Basis zugewandten Wunde. Der letztere entwickelte sich sodann in eine Verlängerung des Stammes von normalem Bau, dessen Polarität jedoch eine der ganzen Kolonie entgegengesetzte Richtung zeigte. Nicht nur, daß der Hydrant an einer Stelle erschien, wo eigentlich ein Stolo sich entwickeln sollte und daß er in verkehrter Richtung wuchs, so gab er auch seitliche Verzweigungen mit veränderter Polarität ab. Die Verzweigungen gehen bei *Pennaria* vom Hauptstamm in einem dem Gipfel zugeneigten Winkel ab. Die neuen Verzweigungen stellten sich auch unter einem Winkel auf, aber sie orientierten sich nach dem neuentstandenen (der Basis zugewandten) Hydranten, der also einen neuen Gipfel bildete. Diese Stellung wurde unabhängig von äußeren Faktoren eingenommen und konnte nur durch die Polarität bedingt sein. Auch die Polypen, welche an den seitlichen Verzweigungen erschienen (Polypen dritter Ordnung), richteten sich nach dem neuen Gipfel. Es konnten sich auch heteromorphe Stolonen entwickeln, falls ein Stamm mit abgeschnittenen Verzweigungen so aufgehängt wurde, daß die verwundeten Stellen die Wände des Gefäßes berührten. An diesen Stellen wurden dann Stolonen anstatt Hydranten erzeugt.

Häufig kommen heteromorphe Regenerate verschiedener Art bei Planarien vor (Morgan 1900, 1902 a, 1904 a, 1904 b, Barden 1903). In den neueren Zeiten beobachtete Goetsch (1921, 1922) bei *Planaria* kaudalwärts gerichtete Regenerate von Köpfen, die am Ende von am Körper angebrachten Längsspalten erschienen. Er selber hält sie jedoch nicht für Richtungsheteromorphosen, da er beobachten konnte, daß ihre Anlagen ursprünglich normal gerichtet waren. Aus dieser Lage wurden sie erst später durch Wachstumsprozesse abgedrängt, die anders als die rein regenerativen Anfangsprozesse gerichtet sind.

Verhältnismäßig viele Beobachtungen liegen über Heteromorphosen bei Oligochäten vor. Morgan (1902 b) konnte nachweisen, daß beim Regenwurm die abgetrennte hintere Körperhälfte einen heteromorphen Schwanz in der Richtung nach vorne hervorbringt. Von späteren Forschern, die heteromorphe Köpfe und Schwänze bei verschiedenen Oligochäten beschrieben, erwähne ich



nur Dimon (1904), Müller (1908), Korschelt (1919), Janda (1926 und 1928) und Gates (1927).

Ruttloff (1908) erhielt bei Lumbriziden Richtungsheteromorphosen durch Regeneration nach vorgehender Transplantation. Zwei Würmern wurde das Kopfbende abgeschnitten und dann die beiden mit ihren Wundflächen verbunden. Einer der beiden Partner wurde dann abgeschnitten und nur einige Segmente von ihm stehen gelassen. In einigen Fällen (4 auf 172) entwickelte sich an diesen Segmenten ein Kopf. Der letztere war also zur Polarität dieser Segmente entgegengesetzt gerichtet, stand aber im Einklang mit der Polarität des zweiten Wurmes, der die Unterlage des Transplantats bildete. Ähnlich wie in den beschriebenen Versuchen an Hydra (Peebles 1900, King 1902 und 1903), liegt hier wahrscheinlich ein Fall von Beeinflussung der Richtung der Regeneration des Transplantats durch die Unterlage vor. Das Nervensystem dieses Kopfes stand in dem Fall mit dem Körper in Verbindung und man konnte beobachten, wie die Bewegungen des Körpers vom Kopf aus ihren Ausgang nahmen. Die umgekehrten Segmente waren augenscheinlich für alle nervösen Reize passierbar, ein Beweis, daß sich ihre physiologische Polarität der Gesamtheit des Körpers angepaßt hat. Auch in meinen Versuchen übernahm ein umgekehrtes Transplantat alle Funktionen eines normalen Schwanzes, obwohl seine morphologische Polarität sich seiner neuen Lage nicht angepaßt hatte. Man könnte daraus den Schluß ziehen, daß in gewissen Fällen die physiologische Polarität eines Transplantats seitens des Organismus als Ganzem leichter beeinflußt werden kann als die morphologische und daß die physiologische Polarität gewisser Organe eine vom morphologischen Bau unabhängige Richtung nehmen kann.

Morgan (1901, 1904c, 1905, 1906, und Stevens 1904) versuchte das Wesen der Polarität zu erklären und stützte sich dabei auf die schon früher bekannte Labilität der Polarität bei den Hydrozoen. Wenn an beiden Enden eines Stückes aus einer Kolonie von Tubularia Hydranten erscheinen, aber in der Reihenfolge, daß zuerst ein Köpfchen an dem Gipfelende des Zweiges und später erst an der Basis erscheint, so ist das nach Morgan der Beweis für eine Gradation des Bildungsmaterials. Das Bildungsmaterial eines Hydranten (»Hydranth-forming material«) ist am dichtesten am Gipfelpunkt angesammelt, nach der Basis zu nimmt



seine Menge ab. Damit die Regeneration eines Hydranten ausgelöst wird ist ein Reiz notwendig, der auch von außen kommen kann, z. B. die Einwirkung von Seewasser auf die offene Wunde des Zweiges. Dieser Reiz wirkt auf beide Enden des Zweiges, aber an dem Gipfelende ruft er eine stärkere Reaktion hervor, da dort mehr Bildungsmaterial vorhanden ist. Deswegen beginnt hier zuerst die Entwicklung eines Köpfchens und wenn die regenerativen Prozesse einmal begonnen haben, entstehen Nahrungsströme, die gänzlich gegen den sich entwickelnden Hydranten gerichtet sind, so daß aus Mangel an Nährstoffen das Entstehen eines Köpfchens an dem Basalende vorläufig gehemmt ist. Die Gradation des Materials selbst ist also die Polarität, aber diese ist nicht als eine richtunggebende Kraft zu verstehen, sondern als eine Art Unterlage, die es den formbildenden Prozessen ermöglicht eine gewisse Richtung anzunehmen. Das Material des Tubulariastammes enthält jedoch Potenzen zur Ausbildung aller Teile und diese Potenzen können unter gewissen Bedingungen ausgelöst werden, wenn die auf Gradation beruhende Prädisposition überwunden wird. In solch einem Fall tritt eine »Umkehr der Polarität« ein, die jedoch keine eigentliche Umkehr ist, sondern die Bestimmung der Polarität nicht auf Grund der Gradation, sondern irgend eines anderen Faktors. Die Gradation gewisser Materialien verläuft in der Richtung vom Kopf zum Schwanz, anderer wieder umgekehrt. Bei einem höher organisierten Tier ist die Menge eines gegebenen Materials an einem Körperende groß, sie verringert sich aber sehr schnell gegen das andere Ende zu. Bei der Kaulquappe z. B. überwiegt am Vorderende des Körpers gänzlich das »Bildungsmaterial für den Schwanz«. Deswegen befindet sich, praktisch genommen, im Schwanz gar kein Material zur Ausbildung eines Kopfes und durch Regeneration entsteht an solchen Stellen immer nur ein Kopf, sogar wenn dadurch die bisherigen Symmetrieverhältnisse des Körpers gestört werden sollten. Eine derartige Theorie kann jedoch nicht restlos die Entstehung der an dieser Stelle beschriebenen Heteromorphosen erklären, da sie nur den Ursprung des Materials für die Ersetzung eines Schwanzteiles angibt, aber gar nicht erklärt, warum das regenerierte Gebilde die Form eines ausgebildeten Organs mit all seinen Teilen annimmt. Rätselhaft ist besonders die zweifellos vorhandene morphologische Polarität des regenerierten Teiles. Um sie an Hand der genannten Theorie



erklären zu können, müßte man annehmen, daß das Bildungsmaterial für den Schwanz in »Material für die anteriore Partie des Schwanzes« sowie für die posteriore Partie eingeteilt ist und so weiter ins Unendliche, was ad absurdum führt.

Auch die Child'sche Gradiententheorie ist auf Beobachtungen an niederen Tieren begründet (Autoreferat 1924). Es gibt hier keinen festgelegten Bauplan, in den Symmetrie und Polarität einbezogen wären; die Entstehung wird durch physiologische Achsen beeinflusst, die in der Richtung der nachlassenden Intensität der Stoffwechselprozesse verlaufen. Die Erscheinung einer Heteromorphose hängt vom Entstehen einer neuen Achse ab, die in einer anderen Richtung als die bisherigen verläuft. Nach Child hängt dabei das Entstehen einer solchen Achse im Grunde genommen nur von äußeren Bedingungen ab, also von ganz zufälligen Faktoren. Im Bereiche dieser Theorie hat eine Regulation der gestörten Organisation keinen Platz, da überhaupt keine festgelegte Organisation vorhanden ist. Auch die Child'sche Theorie gibt nur eine allgemeine Erklärung für die Entstehung heteromorpher Achsen, sie gibt jedoch keinen Aufschluß darüber, von welchen Faktoren die Ausdifferenzierung eines Organs längs dieser Achse abhängt. Einen diametral entgegengesetzten Standpunkt vertritt Driesch (1901), dessen Ansicht zufolge die Heteromorphose eine gewisse Überschreitung des normalen Bauplans bedeutet. Die in diesen Bauplan einbezogene Polarität ändert ihre Richtung und es entsteht eine Richtungsheteromorphose. Driesch selber stellt fest, daß aus derartigen Versuchen, wie sie von Morgan (1902 b) am Regenwurm und von Peebles (1900) an Hydra unternommen wurden, nur die Tatsache hervorgeht, daß die Polarität existiert und die Möglichkeit einer Umkehr besteht. Die Natur der Polarität bleibt jedoch unbekannt.

Przibram (1926) nimmt das Vorkommen einer Schichtungspolarität an, die die Ausbildung verschieden gerichteter Differenzierungen des Körpers regelt. Ihre Umkehr ist bei höheren Tieren unmöglich. Sie beruht darauf, daß längs des Körpers hintereinander liegende, graduell verschiedene Gemische der beiden Polanlagen vorhanden sind. Etwas anderes ist die Richtungspolarität, die die Richtung des Wachstums angibt. Diese kann umgekehrt werden, wenn derartige Verhältnisse entstehen, daß in der Gegend eines Poles die Anlagestoffe desselben so stark überhandnehmen,



daß für die Anlagestoffe des entgegengesetzten Poles kein Platz mehr vorhanden ist. Die letztere Möglichkeit könnte auf die Ergebnisse der an dieser Stelle dargestellten Versuche Anwendung finden. Es müssen jedoch ähnliche Einschränkungen wie bei der Morgan'schen Theorie berücksichtigt werden.

Man kommt also zu dem Schluß, daß eine Bezugnahme der obigen Theorien auf die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchungen dadurch erschwert wird, daß die Polarität in den einfacheren Organismen der niederen Tiere in klarer Form hervortritt, bei den Wirbeltieren jedoch selten untersucht werden kann, da die Ausbildung von Achsen zweiter und höherer Ordnung das Bild außerordentlich kompliziert. Man kann zwar, so wie das U b i s c h (1923) tut, eine gewisse polare Struktur im Wirbeltierkörper finden, die auf einem Fall von Differenzierungsgradation der Zellen längs der Hauptkörperachse in der Richtung von Kopf zu Schwanz beruht, aber damit ist nur eine der Erscheinungen der Polarität gegeben, ihr Wesen selbst wird damit nicht erklärt.

Auf dem Querschnitt eines Polypen sind einige konzentrische Gewebelagen sichtbar, die sich längs einer in der Mitte des Körpers befindlichen Achse hinziehen. Ein einfaches Umkehren der Wachstumsrichtung ändert die Polarität und es entsteht eine Heteromorphose. Dagegen befinden sich in einer verhältnismäßig so einfachen Wirbeltierkörperregion wie der Kaulquappenschwanz Gewebe und Organe, die soweit spezialisiert sind, daß sie eine derartige »summarische« Behandlung des Querschnittes nicht zulassen. So bildet jeder Abschnitt eines Myotoms, der in einem Winkel zur Chorda dorsalis und zu dem Nervenrohr steht, eine Achse zweiter Ordnung, um die sich gewisse Differenzierungen gruppieren.

Die Achsengradienten, die Stratifizierung des Materials, der Differenzierungsfall und andere Faktoren dieser Art, haben bestimmt eine große Bedeutung, können aber nicht restlos den Mechanismus erklären, dessen sich die Polarität beim Entstehen neuer heteromorpher Achsen bedient. Es ist naheliegend, daß die Polarität in solch einem Fall besonders in den Organen wirksam ist, die der Längsachse des Körpers folgen und sich in der Richtung der Polarität des gegebenen Körperabschnittes bewegen. Derart gerichtete Organe sind in unserem Fall die Chorda dorsalis und das Nervenrohr. Es wurde schon erwähnt, daß die Beschädigung



des Nervenrohrs und der Beginn der Regeneration desselben eine unumgängliche Bedingung für die Entwicklung eines Nebenschwanzes und damit einer neuen polaren Achse ist. Es ist das derselbe Schluß, zu dem Godlewski (1904) kam. Wenn Morgan (1903) hervorhebt, daß es genügt, wenn sich nur die Chorda an der Oberfläche der Wunde befindet, auf daß die Regeneration ihren Lauf nehmen könne, schließt er doch nicht den Faktor aus, den die Beschädigung des Nervenrohrs bedeutet, ungeachtet dessen, ob das letztere an der Wundfläche vorhanden ist, oder nicht. Nichts steht der Annahme im Wege, daß auch im Fall heteromorpher Schwänze die Beschädigung des Nervenrohrs das entscheidende Entwicklungsmoment bildet. Es wurden schon die an den Enden der getrennten Nervenrohrabschnitte sichtbaren Erweiterungen erwähnt. Es sind das ähnliche Gebilde, wie sie Barfurth (1891) aus regenerierenden Kaulquappenschwänzen beschrieben hat. Nach Ansicht dieses Verfassers entstanden diese Erweiterungen folgendermaßen: das Nervenrohr wurde durchgeschnitten und die zerebrospinale Flüssigkeit floß aus, das Rohr schloß sich dann wieder und es sammelte sich neue Flüssigkeit an, die einen Druck auf das verschlossene Ende ausübte und es blasenförmig auftrieb. Diese Erklärung erscheint insofern mangelhaft, als kein sichtbarer Grund vorhanden ist, warum sich Flüssigkeit in so großer Menge bilden sollte, um einen derartigen Druck auszuüben. Weiter müßte, wenn die Erweiterung wirklich eine durch Druck entstandene Blähung sein sollte, an den Zellen des Nervenrohrs infolge seitwärts erfolgter Ausdehnung eine Abplattung derselben sichtbar sein. In Wirklichkeit haben diese Zellen normale Höhe. Weniger künstlich herbeigezogen scheint die Annahme zu sein, daß die Erweiterung durch eine vermehrte Anzahl von Zellen entstanden ist, durch Proliferation des Neuralepithels also, die eine Vergrößerung der Oberfläche zur Folge hat. Auf diese Weise wäre der erste Schritt zur Regeneration getan, die Menge des Zellenmaterials vergrößert, es fehlte nur noch, daß diese Leistung nach einer geeigneten Richtung gelenkt werde, um eine regulative Ersetzung des fehlenden Teils zu erreichen. Dank den Untersuchungen Morgans (1903) wissen wir, daß die Chorda dorsalis in der Wunde vorhanden sein muß, wenn Regeneration stattfinden soll und daß im Regenerat das Nervenrohr immer etwas hinter der Chorda zurückbleibt. Auch bei meinen Exemplaren konnte ich



beobachten, daß die Chorda in dem wiederersatzten Schwanzteil immer etwas weiter vordringt als das Nervenrohr. Man kann also annehmen, daß die Chorda die durch das Nervenrohr ausgelöste Regeneration gewissermaßen weiter führt. Wir haben festgestellt, daß die Chorda in den Nebenschwänzen immer vorhanden war und daß im Falle eines Nichtvorhandenseins derselben nur unbedeutende Regenerate stattfanden. Wenn das Nervenrohr seine Kontinuität wieder erreichte, entstand niemals ein Nebenschwanz. Die Chorda dagegen brauchte nicht unterbrochen zu sein, wenn nur das Nervenrohr durchgeschnitten war. In diesem Fall wuchs aus der Seite der Chorda ein Zweig heraus und übernahm die Führung bei der Regeneration. Wenn aus einer kontinuierlich verwachsenen Chorda solch ein Gebilde herauswächst, so können dabei nicht die Regulationskräfte der Chorda selbst wirksam sein, sondern die letzte steht höchstwahrscheinlich unter dem Einfluß von Reizen, die von dem beschädigten und regenerierenden Teil des Nervenrohrs ausgehen. Es sind also beide Organe, Chorda und Nervenrohr, zur Durchführung des Regenerationsprozesses notwendig. Allein ist keines dieser Organe dazu fähig, erst ihre genaue Zusammenwirkung ermöglicht das Entstehen eines organisierten Schwanzes.

Es ist das sowohl bei gewöhnlicher Regeneration der Fall als auch bei Entstehung von Heteromorphosen. Die neuen Achsen werden von der Chorda gebildet, da das Nervenrohr nur zu ungeordneter Proliferation fähig ist. Die Chorda gibt die Richtung des neuen Schwanzes an und die anderen Organe richten sich nach ihr. Es folgt das Nervenrohr und etwas später stellen sich um sie auch die neuentstandenen Muskelfasern auf. In jedem Regenerat, das Chorda und Muskeln enthält, stellen sich die Fasern der letzteren parallel zur ersteren auf. Im Schwanz ordnen sie sich außerdem noch derartig an, daß sie, ihre zur Chorda parallele Lage beibehaltend, Gruppen bilden, die in einem schwanzwärts gerichteten Winkel zur Chorda stehen. Erst durch diese Anordnung wird die polare Richtung der kephalokaudalen Achse sichtbar. Wenn diese polare Richtung längs der Chorda ihre Wirkung ausübt, ist der Schwanz in seiner ganzen Struktur voll ausgebildet, wenn nicht, treten nur die Muskelfasern parallel zur Chorda auf. Das Fehlen der polaren Richtung kann durch das Fehlen der Polarität überhaupt bewirkt sein; derartige Ver-



hältnisse kommen in kleineren Regeneraten vor, die keine Schwänze sind. Es kann aber hiefür auch ein anderer Grund vorhanden sein. Das Fehlen der polaren Richtung kann nämlich auch das Ergebnis zweier entgegengesetzter polarer Achsen sein, die sich gegenseitig aufheben. Dieser Fall liegt bei den Schwänzen von Typus II vor. Der Chordaabschnitt steht in dem regenerierten Teil unter dem Einfluß von zwei entgegengesetzt gerichteten polaren Achsen: des Organismus als Ganzem und des Transplantats. In der Folge stellen sich die Muskelfasern nicht in Myotome auf, die nach der einen oder anderen Seite zugeneigt sind, sondern nehmen eine mittlere Lage ein. Ihre Lagerung ist also nicht ungeordnet, wie Harrison meint, sondern sie ist das Ergebnis des Spieles zweier entgegengesetzter Kräfte. Außerdem ist sie auch ein Versuch zur Regulation der gestörten Ordnung (Driesch 1901) und zur Bildung eines einheitlichen Organismus aus zwei nichteinheitlichen Teilen.

Die Chorda dorsalis scheint das Organ zu sein, welches im Kaulquappenschwanz der Hauptsitz der polaren Kräfte ist.

### Zusammenfassung.

1) Es wurden Versuche durchgeführt, um festzustellen, ob die durchschnittenen und auseinandergeschobenen Enden des Nervenrohrs im Schwanz die Fähigkeit haben sich gegenseitig aufzusuchen.

2) Andere Versuche wurden unternommen, um eine Umkehrung der Polarität im transplantierten Schwanz unter dem Einfluß der Larve als Ganzem zu versuchen. Es sollte auch untersucht werden, ob solch ein transplantiertes Schwanzteil die Fähigkeit hat, das fehlende distale Ende wiederzusetzen, wobei er seine eigene Polarität überwinden und sich nach der Polarität der Larve als Ganzem richten müßte.

3) Zu diesem Zweck wurde in den Versuchen von Typus I eine Transplantation des Schwanzes einer jungen Larve unter Umkehrung der Dorsoventralachse vorgenommen; bei einem Teil der Tiere wurden die Enden des durchschnittenen Nervenrohrs gegenseitig etwas verschoben. Als Kontrollversuch wurde auch einer Anzahl von Tieren ihr eigener Schwanz in normaler Lage transplantiert. In den Versuchen von Typus II wurde der mittlere Teil des Schwanzes mit umgekehrter kephalokaudaler Achse am



Rumpf angebracht. Auf diese Weise wurde eine Wunde, die sich an einer ursprünglich kopfwärts gewendeten Schwanzpartie befand, jetzt im Verhältnis zum ganzen Tier kaudal gerichtet. Die Transplantationen von Typus II gelangen schwerer als diejenigen von Typus I, da die Polaritäten des Wirtes und des Transplantats entgegengesetzt gerichtet sind. Außerdem führte ich eine Anzahl von Transplantationen aus, die denjenigen von Typus II ähnlich waren, bei denen jedoch die Richtung des Transplantats nicht umgekehrt wurde. Ich rief auch gewöhnliche Regeneration durch ein Abschneiden des Schwanzes hervor.

4) Bei einem Teil der Tiere vom Typus I war die Verbindung beider Teile glatt und die weitere Entwicklung normal, bei einem anderen Teil dagegen entwickelten sich an der Seite der Wundstelle Regenerate von verschiedener Größe, die oft mit Chorda dorsalis, Nervenrohr und Muskeln versehen waren und die den Charakter von Nebenschwänzen hatten. Wenn die regenerierten Partien so aufgestellt waren, daß sie die Tiere in den Bewegungen behinderten, entwickelten sich zwerghafte Formen, wahrscheinlich in Folge von Unterernährung. Es entwickelte sich auch eine kleine Gruppe von glattverwachsenen Tieren, deren Schwanz jedoch in der Frontallinie doppelt gekrümmt war. Diese Tiere wiesen aus ähnlichen Gründen Zwergheit auf.

5) Bei den Tieren vom Typus II war 24 Stunden nach der Transplantation sowohl die Länge des Rumpfes als auch diejenige des transplantierten Schwanzes deutlich gekürzt. Später entwickelte sich ein aus vier Teilen zusammengesetzter Schwanz:

- a) dem Teil des Schwanzes, der nach dem Abschneiden desselben am Rumpf stehengeblieben war, und der anfangs klein, im Laufe der späteren Entwicklung bedeutend größer wurde,
- b) der Verwachsungsstelle, deren Struktur einen eigenen Charakter zeigte,
- c) dem eigentlichen Transplantat und
- d) dem regenerierten Teil.

Bei einem Teil der Larven von diesem Typus erschienen ebenfalls seitliche Regenerate. Die ohne umgekehrte Achse operierten Kontrolltiere entwickelten sich so wie die mit umgekehrter Achse operierten. Die gewöhnliche Regeneration des Schwanzes verlief dagegen schneller als die Regeneration nach einer Transplantation.



6) Die histologische Untersuchung der Tiere vom Typus I erwies, daß ein aktives Sichaufsuchen der Enden des Nervenrohrs nicht vorkommt. Wenn die Enden des letzteren durch die Operation in Berührung kommen, verwachsen sie, im entgegengesetzten Falle bleiben sie frei und lösen das Entstehen seitlicher Regenerate und Schwänze aus. Die Untersuchung der Tiere vom Typus II ergab, daß der Bau des Muskelgewebes in allen Schwanzteilen gänzlich den Verhältnissen in einem normalen Schwanz entspricht. Ganz besonders konnten die angetroffenen Degenerationsbilder, mit Ausnahme der unmittelbaren Folgen der Verwundung, als Erscheinungen einer normalen physiologischen Degeneration angesehen werden. Dagegen verrät die Stellung der Muskelfasern, daß sich unter dem Einfluß der Polarität der Unterlage die Polarität des Transplantats nicht verändert, da der Neigungswinkel der Myotome derselbe geblieben ist. Im regenerierten Teil stellen sich die Muskelfasern parallel zur Chorda auf und bilden keine Myotome. Diese Aufstellung zeigt, daß hier die beiden entgegengesetzt gerichteten polaren Achsen im Widerspruch miteinander stehen und ein scheinbares Fehlen der Polarität vorspiegeln.

Da jedoch das umgekehrt angebrachte und morphologisch unveränderte Transplantat sich funktionell der Gesamtheit des Organismus anpaßt, scheint die physiologische Polarität eine von der morphologischen unabhängige Richtung annehmen zu können.

Auf Grund der angestellten Beobachtungen glaube ich annehmen zu dürfen, daß die Beschädigung des Nervenrohres zwar eine Bedingung zur Auslösung der Regeneration ist, daß aber das Nervenrohr allein nur zu einer ungeordneten Proliferation fähig ist. Erst der Beginn der Regeneration der Chorda legt die polare Achse der beginnenden Regeneration fest. Die Chorda gibt selbst dann einen Seitenzweig in der Richtung des zukünftigen Nebenschwanzes ab, wenn die ihr zugefügte Beschädigung schon regulativ beseitigt ist. Auch die Muskelfasern des neugebildeten Schwanzes nehmen eine deutlich von der Chorda abhängige Stellung ein und auf diese Weise wird schließlich auch die aus der Neigung der Myotome ersichtliche kephalokaudale Achse des Schwanzes von der Chorda festgestellt. Die Chorda dorsalis scheint somit der Sitz gewisser polarer Kräfte zu sein, welche die Längsachse des Schwanzes sowohl bei richtungsgemässer wie auch bei heteromorpher Regeneration festlegen.



## Literaturverzeichnis.

- 1) Aron M., Rôle du système nerveux central dans la croissance embryonnaire (batraciens). Arch. de Biol., 1929, v. XXXIX. — 2) Bardeen Ch. R., Factors in Heteromorphosis in Planarians. Arch. f. Entw. Mech. 1903, Bd. 16. — 3) Barfurth D., Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. 1891, Bd. 37. — 4) Bergel A., Über homoioplastische Transplantation des Schwanzblastems bei *Rana fusca*. Arch. f. Entw. Mech., Bd. 113, 1928. — 5) Born G., Über Verwachsungsversuche an Amphibienlarven. Arch. f. Entw. Mech., 1897, Bd. 4. — 6) Child Ch., Physiological Foundations of Behavior. New York, 1924. — 7) Dimon A. C., The Regeneration of a Heteromorphic Tail in *Allolobophora foetida*. J. Exp. Zool. 1904, v. 1. — 8) Driesch H., Die Organischen Regulationen. Leipzig, 1901. — 9) Gast R. und Godlewski E., Die Regulationserscheinungen bei *Pennaria Cavolinii*. Arch. f. Entw. Mech. 1903, Bd. 16. — 10) Gates G. E., Regeneration in the Tropical Earthworm *Perionyx excavatus* E. Perr. Biol. Bull. 1923, v. 53. — 11) Godlewski E., a) Rozwój tkanki mięsnej w mięśniach szkieletowych i w sercu zwierząt ssących. Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. Akad. Umiej. Kraków, 1901, T. XLII, Seria B. — 12) Godlewski E., b) Über die Entwicklung des quergestr. muskulösen Gewebes. Bull. Acad. Sc. Cracovie, 1901. — 13) Godlewski E., Die Entwicklung des Skelet- und Herzmuskelgewebes der Säugetiere. Arch. f. mikr. Anat. 1902, Bd. 16. — 14) Godlewski E., Doświadczalne badania nad wpływem układu nerwowego na regenerację. Rozpr. Wydz. Mat.-Przyr. Akad. Umiej. 1905, T. XLIV, Seria B. — 15) Godlewski E., Versuche über den Einfluß des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche. Bull. Acad. Sc. Cracovie, 1904. — 16) Goetsch W., Regeneration und Transplantation bei Planarien I u. II. Arch. f. Entw. Mech. 1921, Bd. 49 i 1922, Bd. 51. — 17) Glücksmann A., Über die Entwicklung der quergestreiften Muskulatur und ihrer funktionellen Beziehungen zum Skelett in der Onto- und Phylogenie der Wirbeltiere. Zeitschr. f. Anat. und Entw. Gesch., 1934, Bd. 103. — 18) Harrison R. G., The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog larva. Arch. f. Entw. Mech., 1898, Bd. 7. — 19) Harrison R. G., Experimentale Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat. 1904, Bd. 63. — 20) Hiller S., Wpływ głodu na regenerację u aksolotla. Rozpr. Akad. Umiej. 1928. — 21) Hirschler J., Technische Hinweise zum operativen Vorgehen (Transplantation, Inplantation u. a.) an Amphibien und Insektenlarven. Arch. f. Entw. Mech., 1924, Bd. 103. — 22) King D. H., Observations and Experiments on Regeneration in *Hydra viridis*. Arch. f. Entw. Mech., 1902, Bd. 13. — 23) King D. H., Further Studies on Regeneration in *Hydra viridis*. Arch. f. Entw. Mech., 1903, Bd. 16. — 24) Koelitz W., Morphologische und Experimentelle Untersuchungen an *Hydra*. Arch. f. Entw. Mech., 1911, Bd. 31. — 25) Korschelt E., Über die natürliche und künstliche Teilung des *Ctenodrilus monostylos* Zeppelin. Arch. f. Entw. Mech., 1919, Bd. 45. — 26) Korschelt E., Regeneration und Transplantation, II Transplantation, Berlin, 1931. — 27) Kołodziejski Z., Über die Transplantation von jungen Larven des Axolotls auf ältere Tiere. Bull. int. Acad. Sc. Cracovie, 1936, Série B. — 28) Krö-



sing R.: Über die Rückbildung und Entwicklung der quergestr. Muskel-  
 fasern. Virchow's Arch. path. Anat. u. Phys. 1892, Bd. 128. — 29) Kul-  
 czycki A., La dégénérescence physiologique des muscles striés. Bull. int.  
 Acad. Sc. Cracovie, 1931, Série B. — 30) Janda V., Die Veränderung des  
 Geschlechtscharakters und die Neubildung des Geschlechtsapparates von *Criodrilus lacuum* Hoffm. unter künstlichen Bedingungen, Arch. f. Entw. Mech., 1926, Bd. 107. — 31) Janda V., Über einen besonderen Fall von Heteromor-  
 phose und andere künstlich erzeugte Abnormitäten bei *Criodrilus lacuum* Hoffm. Arch. f. Entw. Mech., 1928, Bd. 114. — 32) Milojević B. D. et Bu-  
 rian H., Régénération hétéropolaire de la queue chez les Tritons adultes. Cpt. rend. Soc. biol., 1926 v. 95. — 33) Morgan T. H., Regeneration in Planarians. Arch. f. Entw. Mech., 1900, Bd. 10. — 34) Morgan T. H., Regeneration in Tubularia. Arch. f. Entw. Mech., 1901, Bd. 11. — 35) Morgan T. H.,  
 a) Growth and Regeneration in *Planaria lugubris*. Arch. f. Entw. Mech., 1902, Bd. 13. — 36) Morgan T. H., b) Experimental Studies of the Internal Factors of Regeneration in the Earthworm. Arch. f. Entw. Mech. 1902, Bd. 14. —  
 37) Morgan T. H., a) The Control of Heteromorphosis in *Planaria maculata*. Arch. f. Entw. Mech., 1904, Bd. 17. — 38) Morgan T. H., b) Regeneration of heteromorphotic Tails in Posterior Pieces of *Planaria simplicissima*. J. Exp. Zool., 1904, v. 1. — 39) Morgan T. H., c) An attempt to analyze the phenomena of polarity in Tubularia. J. Exp. Zool., 1904, v. 1. — 40) Morgan T. H., »Polarity« considered as a phenomenon of Gradation of Materials. J. Exp. Zool., 1905, v. 2. — 41) Morgan T. H., Hydranth Formation and Polarity in Tubularia. J. Exp. Zool., 1906, v. 3. — 42) Morgan T. H. and Davis S. E., The Internal Factors in Regeneration of the Tail of the Tadpole. Arch. f. Entw. Mech., 1903, Bd. 15. — 43) Morgan T. H. and Stevens N. M., Experiments on Polarity in Tubularia. J. Exp. Zool., 1904, v. 1. — 44) Moszkowski M., Die Ersatzreaktionen bei Actinien. Arch. f. Entw. Mech., 1907, Bd. 24. — 45) Müller C., Regenerationsversuche an *Lumbriculus variegatus* und *Tubifex rivulorum*. Arch. f. Entw. Mech., 1908, Bd. 26. — 46) Naville A., Histogénèse et Régénération du muscle chez les Anoures. Arch. de Biol., 1922, v. XXXII. — 47) Peebles F. L., Experiments in Regeneration and in Grafting of Hydrozoa. Arch. f. Entw. Mech., 1900, Bd. 10. — 48) Przibram H., Regeneration und Transplantation bei Tieren, Artikel in Bethe, Bergmann, Embden u. Ellinger, Handbuch d. Normalen und Pathologischen Physiologie XIV/1, Berlin 1926. — 49) Reverberi G., Lo sviluppo del bottone codale nei trapianti omospecifici ed eterospecifici. Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli. Vol. XVI, 1937. — 50) Ruttloff C., Transplantationsversuche an Lumbriciden. Arch. f. Entw. Mech., 1908, Bd. 25. — 51) Ubisch L., Das Differenzierungsgefälle des Amphibienkörpers und seine Auswirkungen. Arch. f. Entw. Mech., 1923, Bd. 52. — 52) Weiss P., Die Transplantation von entwickelten Extremitäten bei Amphibien. II Transplantation und Regeneration. Arch. f. Entw. Mech., 1923, Bd. 99. — 53) Weiss P., Entwicklungsphysiologie der Tiere. Dresden u. Leipzig, 1930.



## Erläuterung der Abbildungen auf Tafel 18 und 19.

Abb. 1. Eine nach Typus I (mit Umkehrung der dorsoventralen Achse) operierte Larve mit einem einen Monat alten Transplantat. a — Hauptschwanz, b — Nebenschwanz. Nach dem Leben gezeichnet. Vergr. ungefähr 6 ×.

Abb. 2. Sagittalschnitt durch die Gegend der Verwachsungsstelle eines Schwanzes vom Typus I (Umkehrung der dorsoventralen Achse 24 Stunden nach der Transplantation). ch — kopfwärts gelegener Abschnitt der Chorda dorsalis, ch<sub>1</sub> — ihr kaudaler Abschnitt, n — kopfwärts gelegener Abschnitt des Nervenrohrs, n<sub>1</sub> — kaudaler Abschnitt desselben, m — Muskelfasern. Die Linie ceph-caud zeigt die Richtung der kephalokaudalen Achse an. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, 7·5 μ, Vergr. 70 ×.

Abb. 3. Frontalschnitt durch die Verwachsungsstelle eines Schwanzes vom Typus I, 6 Tage nach der Transplantation. Die Abschnitte des Nervensystems sind verwachsen. ch — Chorda, m — Muskelfasern, n — Nervenrohr. Die Linie ceph-caud gibt die Richtung der kephalokaudalen Achse an. Teilweise ergänzt. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, 7·5 μ, Vergr. 75 ×.

Abb. 4. Ein ähnlicher Schnitt, wie der auf Abb. 3 dargestellte, aber mit nicht verwachsenen Abschnitten des Nervenrohrs. n<sub>1</sub> — kopfwärts gelegener Abschnitt des Nervenrohrs, n<sub>2</sub> — die Stelle, wo unter der Fläche der Zeichnung der kaudale Abschnitt des Nervenrohrs sich befindet, r — Anlage des seitlichen Regenerats; andere Bezeichnungen siehe Abb. 3. Teilweise ergänzt. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, 7·5 μ, Vergr. 75 ×.

Abb. 4 b) Idealer schematischer Sagittalschnitt durch denselben Schwanz. AB — Fläche des wirklichen auf Abb. 4 dargestellten Schnittes. Die Linie dors-ventr. zeigt die dorsoventrale Richtung an, andere Bezeichnungen siehe 4).

Abb. 5. Sagittalschnitt durch die Verwachsungsstelle eines Schwanzes vom Typus I (Umkehrung der dorsoventralen Achse), 2 Wochen nach der Transplantation, ch<sub>3</sub> — Chorda, m — Muskelfasern, n<sub>1</sub> — die Stelle, wo über der Fläche der Zeichnung der kopfwärts gerichtete Abschnitt des Nervenrohrs liegt, n<sub>2</sub> — kaudaler Abschnitt desselben, n<sub>3</sub> — regenerierter Abschnitt des letzteren, r — Nebenschwanz, v — Erweiterung des Nervenrohrs. Teilweise ergänzt. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, 7·5 μ, Vergr. 44 ×.

Abb. 6. Ein mehr dorsal gelegener Schnitt durch denselben Schwanz. ch<sub>1</sub> — kopfwärts gelegener Abschnitt der Chorda, ch<sub>2</sub> — kaudaler Abschnitt derselben, ch<sub>3</sub> — seitlicher Zweig der Chorda, andere Bezeichnungen siehe Abb. 5. Teilweise ergänzt. Ehrl. Häm. und Eosin, 7·5 μ, Vergr. 44 ×.

Abb. 7. Ein Schwanz vom Typus II (Umkehrung der kephalokaudalen Achse), 2 Monate nach der Transplantation. ch — Chorda, m — Muskelfasern, r — Regenerat, t — an den Rumpf anstoßender Schwanzteil, tr — Transplantat mit umgekehrter Polarität, z — Verwachsungsstelle. Bouin, Boraxkarmin, Vergr. 6·5 ×.

Abb. 8. Ein Schwanz desselben Typus und Alters wie auf Abb. 7 dargestellt, jedoch mit Seitenregenerat. r<sub>1</sub> — das Seitenregenerat, andere Bezeichnungen siehe Abb. 7. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, Vergr. 6·5 ×.

Abb. 9. Die Grenzpartien zweier benachbarter Myotome aus einem Schwanz vom Typus II, 24 Stunden nach der Transplantation. Das obere



Myotom bei der Operation nicht verwundet, das untere verwundet, fb — homogene Fibrillen, m — Myoblasten des unbeschädigten Myotoms, n — Kerne, pl — Plasmamassen in dem beschädigten Myotom, v — Dotterkugeln. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, 7,5  $\mu$ . Vergr. 525  $\times$ .

Abb. 10. Muskelpartie kopfwärts von der Verwachsungsstelle in einem Schwanz vom Typus II, 6 Tage nach der Transplantation. fc — geschrumpfte Fasern, ffr — Fasern, die in quere Fragmente zerfallen, n — Kerne. Bouin, Heid. Häm. und Eosin, 7,5  $\mu$ , Vergr. 450  $\times$ .

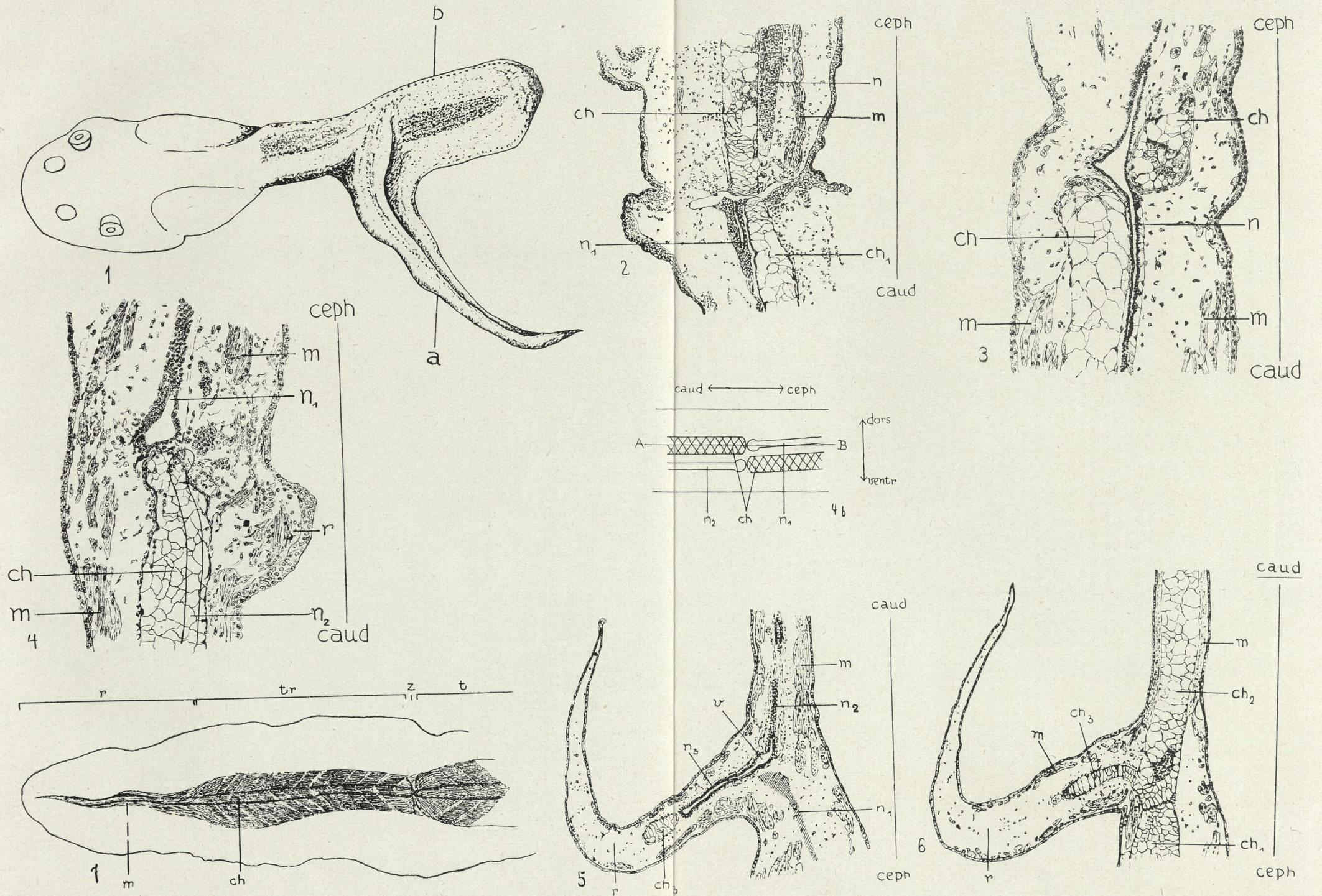
Abb. 11. Kerne aus Muskeln von derselben Art und desselben Alters wie die auf Abb. 10. nl — Nukleolus, A — pyknotischer Kern, B — ebenfalls pyknotischer Kern, doch größer granuliert, C und D — Kerne in Kariorrhesis, auf C Auswachsen des Kernes, auf D ein späteres Stadium, der Kern zerfällt in Fragmente. Bouin, Heid. Häm. und Eosin, 7,5  $\mu$  Vergr. 1300  $\times$ .

Abb. 12. Muskelpartie aus der Nähe der Verwachsungsstelle in einem Schwanz vom Typus II, 6 Tage nach der Transplantation. i — Epithel der Haut, n — Kerne, n<sub>1</sub> — außerhalb des Plasmas liegender Kern, pi — Pigmentkörner, pl — aus degenerierten Fasern entstandene Plasmamassen. Bouin, Heid. Häm. und Eosin, 7,5  $\mu$ , Vergr. 800  $\times$ .

Abb. 13. Ein in Mitose begriffener Kern aus Muskelgewebe derselben Art, wie auf Abb. 12. Bouin, Heid. Häm. und Eosin, 7,5  $\mu$ , Vergr. 1750  $\times$ .

Abb. 14. Teil eines Längsschnittes durch das distale Ende des Regenerats eines Schwanzes vom Typus II, ch — Endteil der Chorda, n — Kerne der Sarkoblasten, pi — Pigmentzelle, s — Sarkoblasten. Bouin, Ehrl. Häm. und Eosin, 7,5  $\mu$ , Vergr. 900  $\times$ .



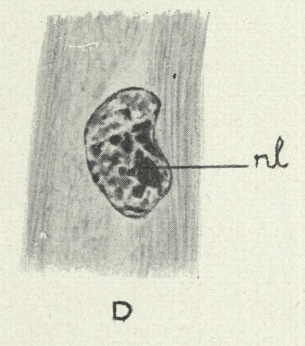
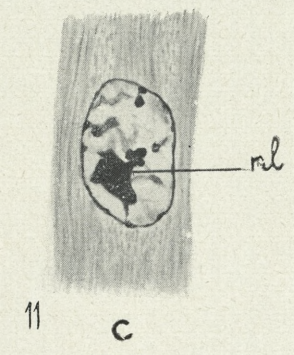
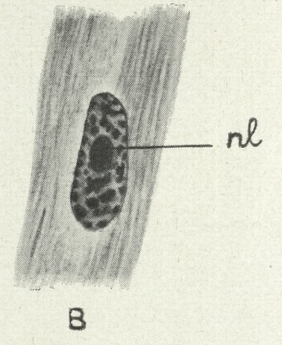
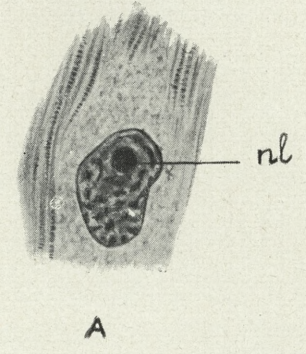
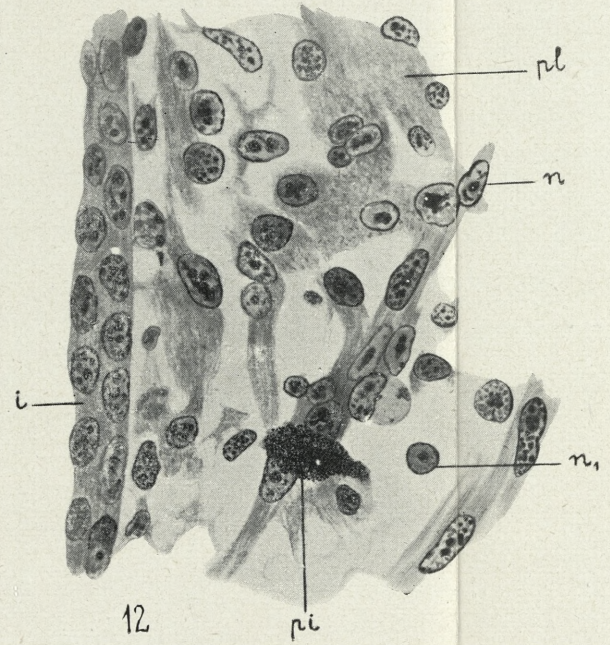
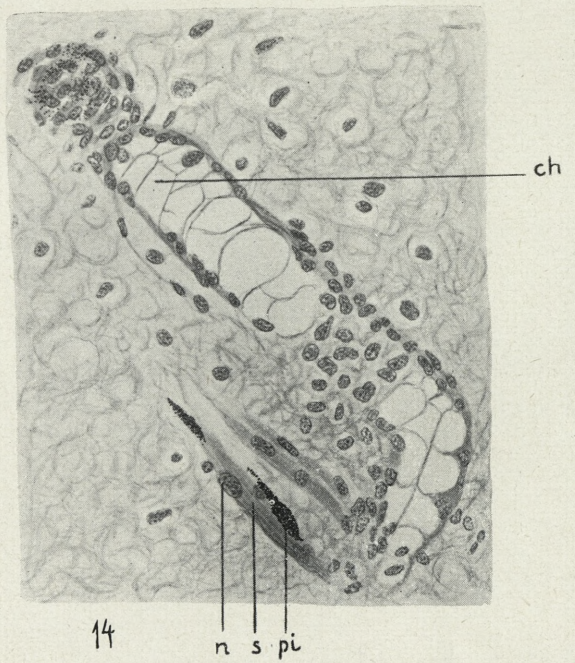
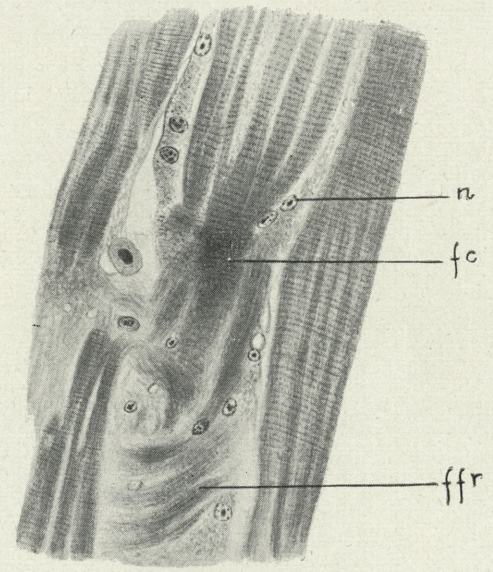
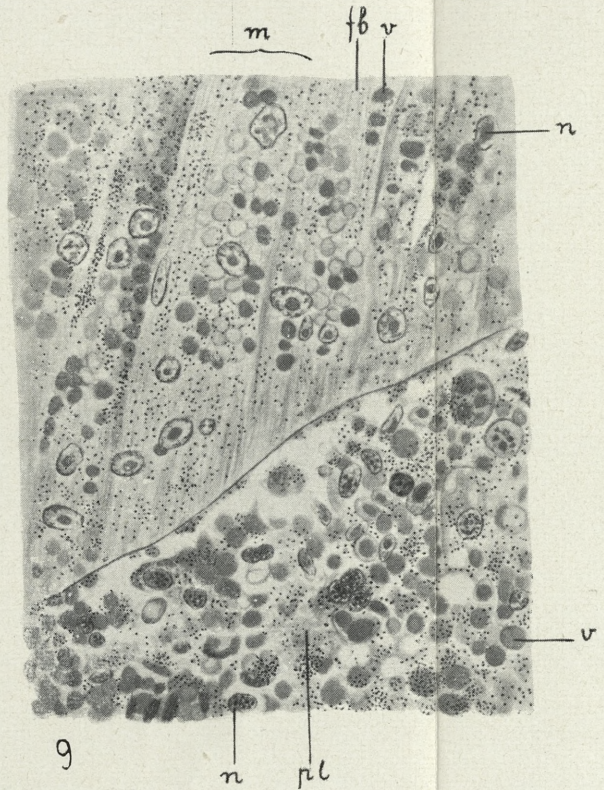
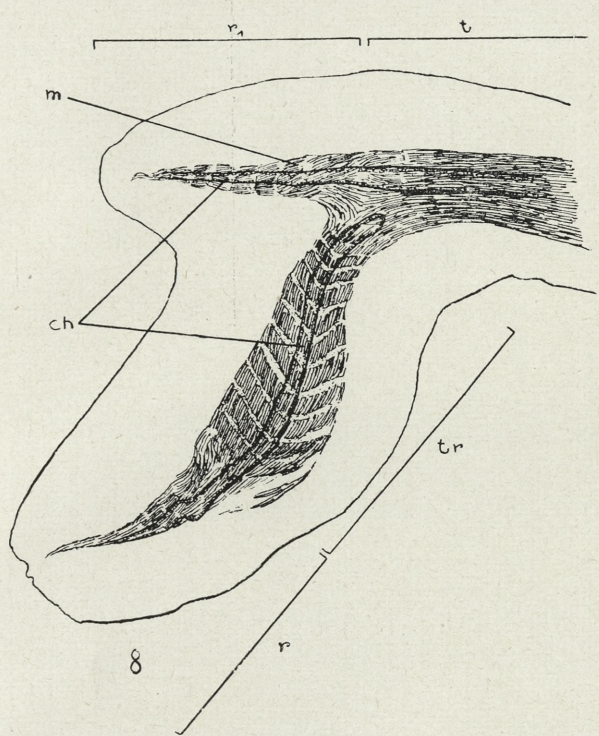


F. Pautsch del.









F. Pautsch del.







*O budowie mikroskopowej jelita środkowego podwoja  
Mesidothea entomon L. — Über den mikroskopischen Bau  
des Mitteldarms von Mesidothea entomon L.*

Mémoire

de Mlle **H. GAJEWSKA**

présenté le 8 novembre 1937, par M. S. Maziarski m. t.

(Planche 20).

*Mesidothea entomon L.*, ausschließlicher Bewohner des Baltischen Meeres, ist eine interessante Form, deren Anatomie und Histologie sehr wenig bekannt sind. Auch betreffen die physiologischen Untersuchungen über das Leben dieses merkwürdigen Krebses, der in großen Tiefen lebt und sich von verschiedenen Abfällen nährt, und nur unter großen Schwierigkeiten gezüchtet werden kann, nur die osmotischen Verhältnisse und die Anpassung des Tieres an die veränderten Lebensbedingungen. Über den anatomischen Bau besitzen wir nur sehr spärliche Studien, die histologischen fehlen gänzlich, obwohl das Material sehr leicht zu beschaffen ist und die Größe dieser Krustazee das Interesse der Forscher erregt.

Während meines Aufenthaltes in der Meeresstation auf Hel im Sommer 1935, habe ich Gelegenheit gehabt, mehrere *Mesidothea*-Exemplare anatomisch zu untersuchen. Bei der oberflächlichen Betrachtung des auspräparierten Darmkanals fiel mir eine bedeutende Differenz in seiner Gestaltung und seinem äußeren Aussehen auf; schon makroskopisch sieht man drei gut abgegrenzte und differenzierte Abschnitte, die miteinander kommunizierend einen Kanal von einigen Zentimetern Länge bilden. Ganz genau läßt sich der mittlere Abschnitt durch seine weite und speziell geformte Wand von dem Vorder- und Endabschnitt un-



terscheiden. Zwischen dem vorderen Abschnitt und dem mittleren ist die Grenze gut sichtbar. Sie befindet sich etwas tiefer als die Mündung der drei Drüsenpaare (*Hepatopancreas*), welche beiderseits in der Körperhöhle liegen, und wird durch eine Falte angedeutet. Makroskopisch betrachtet, zeichnet sich der Mitteldarm, wenn man seine Wand öffnet und seine Innenfläche genauer untersucht, durch eine Längsfaltung der Oberfläche, sowie durch Vorkommen von winzigen, aber doch mit bloßem Auge in der Wand sichtbaren Körnern, welche sich über das Niveau der Innenfläche erheben und in Reihen längs der Falten angeordnet sind. In dem Vorder- und Endabschnitt ist nichts ähnliches sichtbar. Diese gut sichtbaren Unterschiede werden noch durch mikroskopische Untersuchungen bestätigt. Sie bilden das Thema meiner Arbeit.

Den Gegenstand meiner Untersuchungen bildeten mehrere Exemplare der genannten Krustazeen, welche dem Laboratorium der Meeresstation zugestellt wurden. Sobald die Tiere tot waren, wurde deren Panzer abpräpariert, der ganze Darm mit größter Vorsicht aus dem Leibe herausgenommen und in verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten fixiert. Gebraucht wurden: die Gemische von Bouin, Zenker, Carnoy, Siedlecki, Helly, Heidenhain (Susa), Sublimat- und Formollösung, Osmiumsäure u. v. a. Nachdem die fixierten Stücke im fließenden Wasser gewaschen worden, wurden sie in 70% Alkohol gebracht, in welchem sie längere Zeit verblieben. Nach gründlicher Entwässerung wurde das Material in üblicher Weise in Paraffin gebettet; die auf Objektträgern aufgeklebten 5—10  $\mu$  dicken Schnitte wurden mit verschiedenen Farbstoffen (Hämatoxylin, Eosin, Saffranin, Giemsa etc.) gefärbt.

Eine Untersuchung der gefärbten Längs- und Querschnittpräparate (die letzteren in verschiedenen Gegenden) des Darmes bestätigt die makroskopisch sichtbare Differenzierung des Darmkanals in drei charakteristisch gebaute Abschnitte: den Vorder-, Mittel- und Enddarm. Diese Teilung existiert auch bei anderen Krustazeen.

Eine genaue Durchsicht der Längsschnitte bestätigt mit Sicherheit das Vorkommen von drei Abschnitten, welche sich voneinander durch ihren mikroskopischen Bau unterscheiden. Der Vorderdarm geht in den Mitteldarm über und endet mit einer Falte,



die eine epitheliale Verdickung bildet, die tiefer als die Mündung der drei Drüsenpaare (*Hepatopancreas*) reicht. Der Mitteldarm zeichnet sich durch eine sichtbare Breite seines Lumens und eine dünne Wand aus; rückwärts grenzt er mit dem Enddarm, der wieder enger ist. Von außen ist der ganze Darmkanal mit quergestreiften Muskeln bedeckt, welche in verschiedenen Gegenden stärker oder schwächer entwickelt sind und Netze zu bilden scheinen. Außerdem befindet sich an der Außenseite noch eine ganz geringe Menge von Bindegewebe, welches den Darmkanal, die Drüsen und die Blutgefäße mit einer feinen Membran umhüllt und zusammenfügt. Eine gründliche Untersuchung des Vorder- und Enddarms zeigt, daß diese beiden Abschnitte die gewöhnliche epitheliale Auskleidung ihrer Wand besitzen; es sind dies in einer Reihe im Vorderdarm liegende zylindrische Zellen, welche an der Oberfläche mit einer ausgeprägten Kutikula bedeckt sind, deren Dicke verschieden und im Enddarm dicker als im Vorderdarm ist. Das Protoplasma zeigt in den basalen Partien der Zellen eine fibrilläre Struktur, sonst ist es klar und homogen, die Kerne der Zellen sind kugelig oder eiförmig und zeigen keine Funktionsunterschiede. Die Zellgrenzen sind sehr deutlich.

Einen ganz besonderen Bau zeigt der Mitteldarm, und es soll eben dieser Abschnitt den Gegenstand meiner genauen und gründlichen Untersuchungen bilden, um so mehr, da ich in der mir zugänglichen Literatur keine Mitteilungen darüber gefunden habe.

In den mikroskopischen Bildern des Mitteldarmes (siehe Fig. 1, 2, 9, 10 auf Taf. 20) beobachtet man große Zellen, welche durch dünne, plasmatische Brücken auf mannigfache Weise verbunden sind. In den Zellen, deren Gestalt auf den Schnitten ganz verschieden ist, befinden sich große Kerne mit deutlich granulärem Chromatin. Diese Brücken scheinen (Fig. 2, 9) auf den Gipfeln der Zellen ihren Anfang zu nehmen, sie dringen in ihrem Verlaufe immer tiefer zwischen die Zellen und geben Anlaß zur Bildung von Kanälen von verschiedener Breite und Gestalt, welche sich zwischen den Zellen und Brücken befinden. Auf den Fig. 1 und 2 sieht man eher verschieden gestaltete Ausläufer, welche die nebeneinander liegenden Zellen verbinden und durch Verflechtung und Verästelung ein verworrenes System von Kanälen zu bilden scheinen. Diese Bilder sind so mannigfaltig und



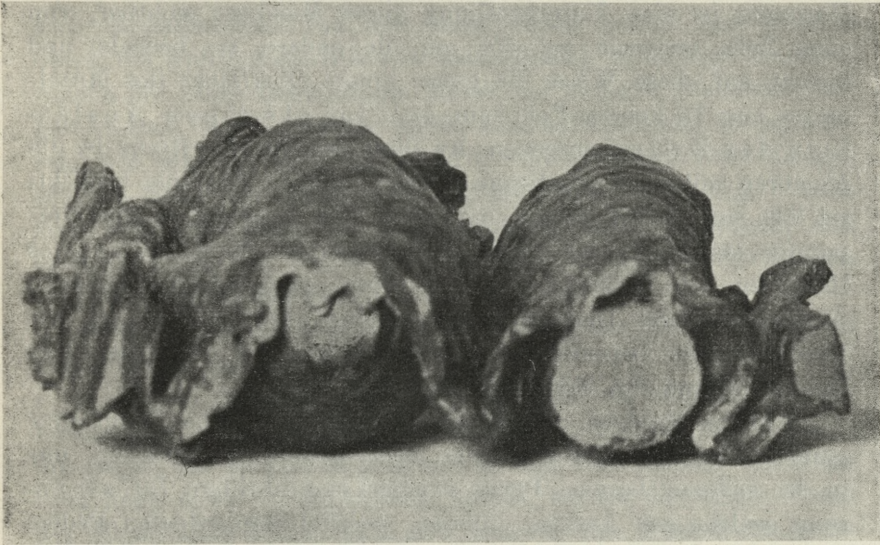
stehen derart von den alltäglich auf den Schnitten angetroffenen ab, daß man sich leider weder die eigentliche und reale Form der Zellen noch den Modus ihrer Verbindungen vorstellen kann, um so mehr, da man auf den Schnitten, welche längs oder quer zur Achse des Mitteldarms geführt wurden, ganz verschiedene und sogar widersprechende Bilder erhält. Man muß also zu einer anderen Methode greifen, um in den Untersuchungen reale Bilder von den Verhältnissen im Mitteldarm zu gewinnen.

Schon die Untersuchung des Mitteldarms in Totalpräparaten mittels binokulären Mikroskops gibt sehr wertvolle Winke: man sieht in dem Gesichtsfelde große, hügelartige Erhebungen, welche gegen den Beobachter gerichtet sind und von tiefen Tälern geschieden werden. In den Hügeln, welche nichts anderes als Zellen sind, befinden sich (auf mit Hämatoxylin gefärbten Präparaten) dunklere Flecke (Totalansicht der Kerne). Der Abstand zwischen den einzelnen Hügeln ist verschieden. Die genauesten und deutlichsten Bilder erhält man mittels der Born'schen Rekonstruktionsmethode, die ganz gut und leicht ausführbar ist, da die Zellen, worüber später gesprochen werden wird, sehr groß sind.

Auf Textfig. 1, welche nach dem Rekonstruktionsmodell gemacht wurde, sieht man etwa von der Kante und von oben die epitheliale Auskleidung des Mitteldarms. Man erblickt Erhebungen, zwischen welchen sich große irreguläre Vertiefungen befinden. Bei genauer Prüfung des Modells kommt man zur Überzeugung, daß die ganze innere Oberfläche des Mitteldarms von einer kontinuierlichen plasmatischen Membran ausgekleidet ist, welche nicht nur über den unter ihr liegenden großen eiförmigen Zellen gelagert ist, sondern auch mit denselben innig verbunden ist. Diese Verbindungen (Verwachsungen) zeichnen sich dadurch aus, daß sie keineswegs die ganze obere Fläche der Zelle umfassen, sondern die Bildung dünner Kanäle zwischen der Membran und dem Zellkörper zulassen, in welche sogar die zelligen Elemente und die Blutgefäße von außen eindringen können. Diese Membran dringt in die Tiefe zwischen die einzelnen Zellen und bildet gewöhnlich zahlreiche Falten, welche eben nicht nur auf den Quer-, sondern in noch höherem Grade auf den Längsschnitten die mikroskopischen Bilder stark komplizieren und ihre genaue Deutung tatsächlich erschweren.



Die Zellen sind länglich eiförmig, ihre Ausmaße sind sehr groß; sie betragen nämlich bis  $450\ \mu$  in der Länge und  $260\ \mu$  in der Breite. In dem breitesten Abschnitte liegt ebenfalls ein entsprechend großer Kern. Es sind dies also kolossale Elemente, die man schon mit dem bloßen Auge sehen kann.



Textfig. 1. Rekonstruktionsmodell der zwei Zellen und der sie bedeckenden Membran, welche Falten bildet.

Auf Grund der Rekonstruktionsbilder kann man sich also die epitheliale Auskleidung des Mitteldarms auf folgende Weise vorstellen: die Wand des Mitteldarms wird innen von einer synzytialen protoplasmatischen Masse gebildet, welche aus einer dünnen, kontinuierlichen Membran und aus großen eiförmigen Zellen besteht; die Membran bedeckt die Zellen und verwächst mit ihnen mehr oder weniger. Die Zellen liegen in regelmäßigen Reihen und stützen sich mit ihren Basalteilen auf die Bündel der quergestreiften Muskelfasern. Die Membran ist ziemlich stark gefaltet, diese Falten scheiden die einzelnen Zellen von einander. Dank der Rekonstruktionsmethode kann man also die erhaltenen mikroskopischen Bilder im eigentlichen Sinne interpretieren; es



ist jetzt ganz klar, warum das mikroskopische Bild der Längs- und Querschnitte so verwirrt und kompliziert ist.

Betrachten wir näher die Elemente des Synzytiums. Die Membran ist tatsächlich eine kontinuierliche Schicht, was nicht nur das Rekonstruktionsmodell, sondern auch die Durchmusterung mehrerer hintereinander folgender Schnitte ganz deutlich zeigt. Nirgends ist eine Unterbrechung dieser Membran sichtbar, von einer Zelle erstreckt sie sich auf die andere, sie bedeckt und kleidet auf diese Weise die ganze innere Oberfläche des Mitteldarms aus. In keinem Fall kann man von etwaigen Ausläufern der Zellen sprechen. An ihrer inneren Oberfläche ist die Membran mit einer deutlichen, ziemlich dicken Kutikula bedeckt; sie läßt sich elektiv farbig darstellen und erscheint in den Präparaten als ein dünnes, strukturloses, sehr oft doppelkonturiertes Häutchen. Das Vorkommen der Kutikula ermöglicht die deutliche Abgrenzung des Lumens aller zwischen den Zellen und der Membran sich befindenden Kanäle, welche auf den Quer- und Längsschnitten des Mitteldarms sichtbar sind.

Was die Struktur der Membran anbelangt, so hat sie in ihrer ganzen Dicke ein glasiges oder leicht gekörntes Aussehen, nur in der äußeren, basalen Partie existiert eine fibrilläre Differenzierung, welche aus kurzen, dünnen, parallel angeordneten Fäden, welche perpendikulär zur Oberfläche stehen, zusammengesetzt ist. Diese Fäden sind denjenigen Strukturen ähnlich, welche bei höheren Tieren in mehreren Epithelzellen auftreten und den Namen Tonofibrillen tragen. Diese Fädchen färben sich stärker mit dem Heidenhain'schen Hämatoxylin und erscheinen alsdann als schwarz tingierte dünne Fibrillen, die im homogenen Protoplasma eingebettet sind. Diese Tonofibrillen sind stärker oder schwächer entwickelt und unterliegen großen Schwankungen.

Die Membran dringt zwischen die Zellen und bildet in diesen interzellulären Räumen Falten, welche ganz verschiedenartig sind; man sieht daher sehr komplizierte Bilder ganz besonders dann, wenn die Schnitte die Mitteldarmwand nicht quer, sondern tangential treffen. Fig. 1 (Taf. 20) stellt eine Zelle dar, welche zwei ganz deutliche Ausläufer besitzt; der linke *a* beginnt auf dem Gipfel der Zelle, macht darauf einen Bogen bis zur Zellenbasis und biegt weiter nach links ab, der rechte *b* nimmt von der Zellenbasis seinen Ursprung und dreht sich nach einem kur-



zen Verlauf zweimal um; zwischen seinen beiden Schenkeln ist ein dünner Kanal sichtbar, dessen Lumen von der Kutikula begrenzt wird. In Wirklichkeit sind diese beiden Ausläufer nur Längsschnitte der Membran, welche die Zellen nicht nur bedeckt, sondern mit ihnen auch innig verbunden ist. Fig. 2 zeigt noch kompliziertere Verhältnisse; auf dem Längsschnitt sind 5 Zellen (*a, b, c, d, e*) sichtbar, welche durch die Membran verbunden sind; dieselbe geht von den Basalpartien hervor und bewirkt durch die Faltung ein Bild von mannigfaltig verästelten Kanälen, welche mit einer feinkörnigen Masse und zelligen Elementen angefüllt sind. Noch schwerer lassen sich solche Bilder interpretieren, wie wir sie auf Fig. 3 und 5 sehen, welche zwei Längsschnitte nahe der Zellenbasis repräsentieren. Auf Fig. 5 sieht man, was sonst auch die Rekonstruktionsbilder bestätigen, daß auch zwischen den Falten der Membran innigere Verbindungen (Verwachsungen) zustande kommen können.

Wenden wir uns jetzt der Beschreibung der Zellen und ihren Beziehungen zur Deckmembran zu.

Die Form der Zellen wurde schon oben als länglich-eiförmig beschrieben; man kann sie in zwei Hälften einteilen: in die obere, die gegen das Lumen zu gerichtet ist und über welcher die Membran liegt sowie in die untere, basale, welche die äußere Wand des Mitteldarms bildet und über welcher die Muskelnetze gelagert sind. Jede Zelle besitzt einen großen Kern, der kugelig und eiförmig ist; seine Oberfläche ist entweder glatt oder uneben wegen der Verästelungen der Kernsubstanz, die sich im Plasma verlieren. Die Kernmembran ist nicht immer deutlich, sehr oft begegnet man Zellen, in welchen die Grenze zwischen Plasma und Kern verschwommen ist, so daß kleine Chromatinkörnchen außerhalb des Kerns zu liegen kommen. Das Kernchromatin zeigt größtenteils eine körnige Struktur, kleinere und größere Körnchen füllen den ganzen Kern aus und liegen in demselben ganz regellos.

Die Struktur des Zellplasmas unterliegt großen Schwankungen, die wahrscheinlich mit seinem funktionellen Zustande im Zusammenhang stehen. Das Zellplasma kann homogen oder körnig sein, sehr oft treten in demselben durch Vakuolisierung und Verflüssigung intrazelluläre Blasen auf. Sie entstehen durch Verschmelzung von kleineren oder größeren Vakuolen. In diesem Falle



füllen sie die ganze Zelle aus und schieben den Kern und das Plasma bis an die Peripherie. Die Blase zeigt oft eine deutliche Membran. Auf fixierten Präparaten erscheint der Inhalt solcher Blasen als körnige, mit sauren Farbstoffen schwach tingierte Masse. Seltener begegnet man Zellen, welche gänzlich in eine riesengroße Blase verwandelt wurden. In den oberflächlichen Schichten des Zellplasmas, welche von der Membran nicht bedeckt werden, tritt dieselbe fibrilläre Struktur zum Vorschein, welche in den äußeren Partien der Membran beschrieben wurde; sie zeigt dasselbe Aussehen und denselben Bau, nur ist ihre Entwicklung hier stärker, die Fibrillen sind länger und dringen an manchen Stellen tiefer ins Zellplasma. Diese Tonofibrillen verbinden sich direkt mit denselben in der Membran, was sehr leicht an den Stellen, wo sich die Membran von der Zelloberfläche entfernt, gesehen werden kann.

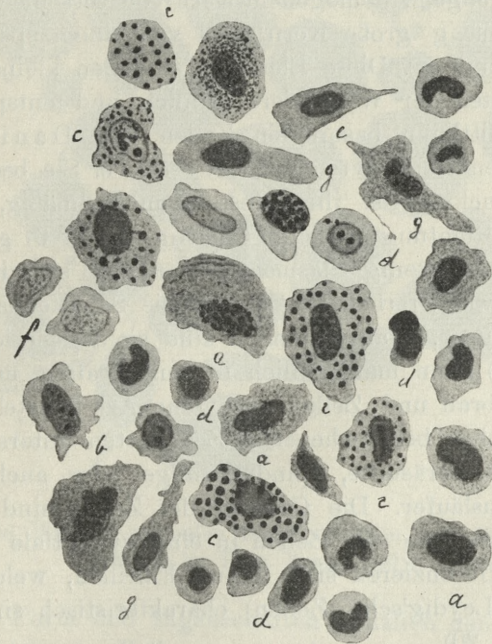
Die von der Membran bedeckte Zelloberfläche besitzt eine deutliche Kutikula, die zweifellos nicht der Zelle, sondern der Membran angehört. Indem wir uns auf zahlreiche mikroskopische Bilder und auf das Rekonstruktionsmodell berufen, können wir uns die das Lumen des Mitteldarms auskleidende synzytiale Masse so vorstellen, daß an die Membran, welche zwei strukturell distinkte Schichten aufweist, äußere fibrilläre und innere mit der Kutikula versehene, an gewissen Stellen auch größere Protoplasmaanhäufungen mit Kernen (also Zellen) angewachsen sind. Die Membran geht über die Zellen hinweg und wie die Rekonstruktionsbilder oder Serienschnitte zeigen, sind Plasmaanhäufungen nur an gewissen Stellen mit der Membran innig verbunden; es findet diese Verwachsung ohne irgendeine Spur zu hinterlassen zwischen Membran und Zelle nur an der Stelle statt, die dem größten Umfang der eiförmigen Zelle entspricht, gegen ihre beiden Enden zu entfernt sich die Membran und liegt nur lose auf dem Zelleibe. Dieses merkwürdige Verhalten der Membran gibt Anlaß zu verschiedenen Bildern, welchen man auf Quer- und Längsschnitten des Mitteldarms begegnet. Es muß noch hervorgehoben werden, daß das Vorkommen der Tonofibrillen in der äußeren Schicht der Membran sowie in der peripheren Schicht des Zellplasmas die interzelluläre Lage der Kanäle, welche sich zwischen der Membran und dem Zelleibe befinden, selbst diejenige der



allerfeinsten, mit größter Sicherheit zu konstatieren gestattet. Ihre Wand wird immer von den feinen Fibrillen begrenzt (siehe Fig. 1, 2, 4, 5, 9, 10).

In den Spalten und Räumen, die zwischen den Zellen und der sie bedeckenden Membran entstehen, trifft man immer eine feinkörnige, sich schwach färbende Masse, sowie verschiedene zellige Elemente an; es sollen denselben einige Zeilen gewidmet werden.

Das gründliche Studium dieser Elemente und der Vergleich mit den Zellen, die sich in den Blutgefäßen und im Blute sowie



Textfig. 2. Blutkörperchen, welche in den Spalten und Kanälen angetroffen werden. Erklärung im Text. Vergr. 540 $\times$ .

in dem Bindegewebe befinden, zeigen, daß eine große Ähnlichkeit zwischen denselben besteht. In der Wand des Mitteldarms, und zwar in den mehrmals besprochenen Kanälen trifft man folgende Zellenarten an: 1) ovale, manchmal verlängerte Zellen mit homogenem Plasma, in welchem kleine, neutrophile Granulationen erscheinen, mit Kernen, deren Chromatin zusammengeballt und einförmig gefärbt ist; es sind dies große, weiße Blutkörperchen, welche den Zellen von Danini entsprechen (Textfig. 2, a);



2) Zellen von unregelmäßiger Gestalt, mit pseudopodienartigen Auswüchsen von verschiedener Form, ameboiden weißen Blutkörperchen (*b*), die den Amebozyten von Zawarzin entsprechen; 3) große körnige Blutkörperchen (Textfig. 2, *c*), mit sehr vielen kleinen oder spärlichen großen Granulationen im Plasma, die sich leicht mit sauren Farbstoffen färben. Sie entsprechen den granulären Leukozyten von Hollande (6) und den eosinophilen Zellen von Danini (2, 3, 4), Lazarenko (7); 4) ebensolche Elemente mit basophilen Granulationen; 5) kugelige Zellen mit kugeligem, homogenem Kern von verschiedener Größe; der verhältnismäßig große Kern wird von einem spärlichen Zytoplasma umsäumt (*d*). Diese Elemente sind den kleinen und großen Lymphozyten der Wirbeltiere ähnlich und entsprechen den kleinen und mittleren basophilen Zellen von Danini, Lazarenko und den Leukozyten von Hollande. Sie besitzen keine Ausläufer, manchmal ist ihre Gestalt unregelmäßig, keilförmig oder in einer Richtung gedehnt (Textfig. 2, *e*); 6) gibt es noch kleine Zellen, die wenig Plasma besitzen und sich in dem Präparat sehr schwach färben. Sie sehen wie Schatten aus (*f*), ihre Zahl ist nicht groß. Wahrscheinlich sind sie degenerierende Blutkörperchen; 7) kann man endlich in den Spalten und Kanälen zwischen Membran und Zellen noch eine Art feststellen, welche sich von den oben besprochenen 5 Zellenarten unterscheidet. Es sind dies große, verästelte, spindelförmige oder auch elliptische Zellen ohne Ausläufer. Die Grenzen der Zellen sind undeutlich, sehr oft verschmelzen die Zellen in eine synzytiale Masse. Im Zytoplasma differenzieren sich dünne Fibrillen, welche für das Bindegewebe (Leydig'sche Zellen) charakteristisch sind (Textfig. 4, Fig. 7, Taf. 20).

Ein Vergleich der oben beschriebenen Zellen mit den Blutelementen der *Mesidothea* zeigt, daß die beiden Arten miteinander vollkommen identisch sind. Man hat hier also mit Blutzellen zu tun, die wahrscheinlich aus den Blutgefäßen oder aus den Blutlakunen, die sich in der Nähe des Darmes befinden, in die Kanäle und Spalten eingewandert sind, und sogar in den Falten der Membran persistieren.

Der Bau der Blutgefäße wurde bei den Krustazeen von Grobben (5), Małaczyńska (9) u. a. beschrieben. Die Gefäße sind in der Darmwand sehr zahlreich. Man kann sie leicht an



dem Vorkommen der Leydig'schen Zellen erkennen, welche miteinander anastomosieren und in ihrem Plasma Fibrillen aufweisen. In größeren Blutgefäßen ist auch eine deutliche Intima entwickelt. Im Lumen erscheinen zahlreiche weiße Blutkörper-



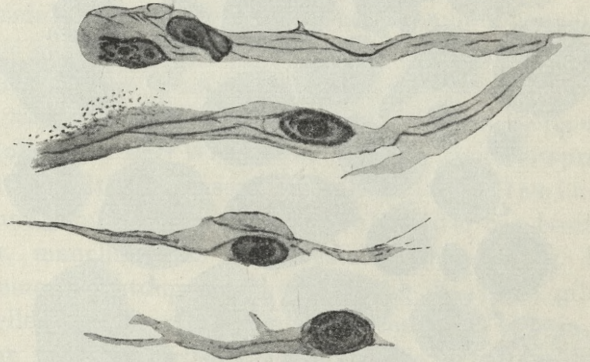
Textfig 3. Das Bild der normalen Blutkörperchen von *Mesidothea*. Erläuterung im Text. Vergr. 540X.

chen, deren Form und Eigenschaften gänzlich den in der Darmwand beschriebenen Zellen entsprechen, was man leicht an den speziell angefertigten Blutpräparaten bestätigen kann. Es kommen nur gewisse Unterschiede in der Gestalt der Zellen vor, welche im Blute ganz frei sind und sich in der Darmwand (in Spalten und Kanälen) an die veränderten Lebens- und Raumbedingungen anpassen müssen.

Zu diesem Zwecke habe ich die Präparate aus dem Blute des Krebses auf übliche Weise angefertigt. Das Blut wurde in dünner Schicht auf den Deckgläschen ausgebreitet und mit Formol, Sublimat, absol. Alkohol, oder mit der Mischung von Bouin, Zenker etc. fixiert und nach Austrocknung mit verschiedenen Farbstoffen



gefärbt. In solchen Präparaten kann man folgende Elemente beobachten: 1) Ameboide Zellen mit breiten oder zugespitzten Ausläufern, mit kompaktes Chromatin besitzenden Kernen (Textfig. 3, *a*); 2) große Zellen mit gut ausgebildetem Zelleibe und mit großem, kompaktem Kern (große, kugelige weiße Blutkörperchen (*b*); 3) kleine kugelige Zellen mit kleinem Kern und kleiner Plasmamasse, die den Kern umsäumt (kleine,



Textfig. 4. Vier Desmozyten, mit deutlichen Fibrillen im Plasma. Vergrößerung: 950X.

kugelige weiße Blutkörperchen (*d*); diese beiden Formen entsprechen den Mikro- und Mesolymphozyten von *Betances* (1). Was ihre Größe anbelangt, kann man zwischen den großen und kleinen Blutkörperchen noch Übergangsformen unterscheiden; 4) große Zellen, mit großem Zelleibe, in welchem sich zahlreiche, eosinophile Granulationen befinden; es sind dies Granuloblasten und Granulozyten von *Betances*, oder azidophile Blutkörperchen (Textfig. 3, *e*). Ihre Größe unterliegt großen Schwankungen. 5) Zellen mit gut entwickeltem Plasma, welches keine deutlichen Granulationen aufweist. Ihre Kerne färben sich stark, es sind neutrophile Blutkörperchen, deren sehr feine Granulationen sich weder mit sauren noch mit basischen Farbstoffen färben (*c*). 6) Endlich sehr große Zellen, die seltener in den Präparaten vorkommen. Sie zeichnen sich durch das Vorkommen eines differenzierten Chondrioms in ihrem Zytoplasma aus (Textfig. 3, *f*).

Wir wollen noch einige Worte den Bindegewebelementen widmen, welche neben den eingewanderten Blutzellen, die in den



Spalten und Kanälen zwischen Zellen und Membran immer in großer Anzahl vorkommen, auftreten und welche wegen der fibrillären Struktur ihres Plasmas (Leydig'sche Zellen) sowie infolge der verlängerten Gestalt leicht erkannt werden können. Sie stammen von den Blutgefäßen durch eine Abspaltung der einzelnen Zellen, aber am häufigsten sind es Blutzellen, welche sich infolge ihrer Gestaltsveränderung und infolge einer gleichzeitigen Differenzierung der fibrillären Grundsubstanz in Bindegewebszellen verwandelt haben (Textfig. 4). Die spindelförmigen basophilen Blutzellen der Wirbellosen wurden von den Forschern Desmoplasten genannt und für Elemente des Bindegewebes gehalten. Die Ausläufer dieser Zellen verschmelzen miteinander und bilden eine synzytiale Masse, in welcher das Exoplasma die fibrilläre Grundsubstanz ausscheidet, während das Endoplasma mit den Kernen die eigentliche Bindegewebszelle bildet. Ein solches Bindegewebe entsteht an den verwundeten Stellen (Leydig'sche Zellen II Ordnung). Experimentelle Untersuchungen wurden in dieser Hinsicht von Danini (2, 3, 4), Lazarenko (8) und Zawarzin (11) an Krebsen, Insekten und Mollusken gemacht und zwar auf diese Weise, daß in den Körper dieser Tiere Zelloidinröhrchen eingeführt wurden. In dem um diese fremden Körper herum entstandenen Entzündungsgewebe wurde mikroskopisch die Umwandlung der basophilen Blutzellen in Bindegewebszellen (Desmozyten) konstatiert und damit der genetische Zusammenhang zwischen den Elementen des Blutes und des Bindegewebes festgestellt. Ähnliche Bilder habe ich manchmal auch in den intrazellulären Blasen gefunden. Die eingewanderten Zellen verändern ihre Gestalt, sie werden spindelförmig, oft an einem Ende dicker als am anderen und bilden die Grundsubstanz, welche mit der Zelle verschmilzt, und in welcher sich später feine Fibrillen differenzieren. Diese Fibrillen verlaufen kontinuierlich von einer Zelle zur anderen, was noch durch eine spätere Verschmelzung der spindelförmigen Elemente zu einer synzytialen Masse leichter vor sich geht. Die intraplasmatischen Fibrillen sind im Synzytium genau so wie die Fibrillen in den Bindegewebszellen ausgebildet. Wir haben hier wahrscheinlich mit den Desmozyten anderer Forscher zu tun.

Damit können wir die Beschreibung des morphologischen Charakters des Mitteldarms von *Mesidothea* abschließen. Der ge-



nannte Abschnitt zeichnet sich, wie oben gründlich erörtert wurde, nicht nur durch die spezielle Struktur seiner Wand, sondern noch mehr durch das Vorkommen von zahlreichen Blutgefäßen und Blutelementen aus, welche in den Spalten und Kanälen immer vorhanden sind und in innige Beziehungen zur synzytialen Auskleidung des Mitteldarms zu treten scheinen. Solche Verhältnisse kommen in dem Vorder- und Enddarm nicht vor.

Auf Grund dieses Verhaltens muß dem Mitteldarm eine spezielle Tätigkeit zugeschrieben werden, über welche wir jedoch nur Hypothesen aufstellen können, da unsere Untersuchungen einen rein morphologischen Charakter tragen.

Am wahrscheinlichsten kommt dem Mitteldarm eine sezernierende und resorbierende Rolle zu, worauf die verästelten Kerne in den großen Zellen zu deuten scheinen. Diese Tätigkeit wurde schon von verschiedenen Verfassern (Guiesse (6), Nusbaum-Hilarowicz (11)) dem Mitteldarm zugeschrieben. Die in den Zellen auftretenden Vakuolen, welche manchmal in große Blasen zusammenfließen, können auch auf die sekretorische Tätigkeit hindeuten. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die weißen Blutkörperchen als Enzyme produzierende Elemente an diesem Prozeß teilnehmen. Die dünne Wand des Mitteldarms, die zahlreichen Spalten und Kanäle, welche in inniger Beziehung zu den Blutgefäßen und zur Körperhöhle stehen, bilden ohne Zweifel die besten Bedingungen für die Resorption der verdauten Nährstoffe.

Man könnte vielleicht noch von anderen Funktionen des Mitteldarms der *Mesidothea* sprechen, aber dazu sind experimentelle Untersuchungen nötig; ich habe die Absicht in dieser Richtung weitere vorzunehmen.

Die Arbeit wurde mit Unterstützung des »Fundusz Kultury Narodowej« ausgeführt.

---

### Literaturverzeichnis.

- 1) Betances: Les cellules du sang de l'*Astacus fluviatilis*. Arch. d'Anatom. Microsc. T. 18. — 2) Danini S. E.: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. III. Über die entzündliche Bindegewebsneubildung beim Flußkrebs (*Potamobius leptodactylus*). Zeitschr. f. Mikr. Anat. Forsch. Bd. 3. 1925. — 3) Danini E. S.: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. VI. Experimentell-



histologische Untersuchungen über das Verhalten der Blutgefäßwand beim Flußkrebis (*Potamobius leptodactylus*). Zeitschrift. f. Mikr. Anat. Forsch. Bd. 11. 1927. — 4) Danini E. S.: Untersuchungen über die regenerativen Eigenschaften des Hautepithels. Zeitschr. f. Mikr. Anat. Forsch. Bd. 12. 1928. — 5) Grobben: Die Bindesubstanzen von Argulus 1911. — 6) Guiesse: Etude des organes digestifs chez les Crustacés. Arch. d'Anat. Micr. T. 9. 1907. — 7) Hollande A. Ch.: Etude histologique comparée du sang des Insectes ahemorree et des insectes sans hemorree. Arch. de Zoolog. Expérim. et Générale. T. 6. 1910—11. — 8) Lazarenko: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. Die morphologische Bedeutung der Blut und Bindegewebelemente der Insekten. Zeitschr. f. Mikr. Anat. Forsch. Bd. 3. 1925. — 9) Lazarenko Th. M.: Experimentelle Untersuchungen über das Hypodermisepithel der Insekten. Zeitschr. f. Mikr. Anat. Forsch. Bd. 12. 1928. — 10) Małaczyńska Z.: Przyczynek do znajomości tkanki skorupiaków. Cz. I. Bullet. de l'Acad. des Sciences de Cracovie. 1912. — 11) Nusbaum-Hilarowicz: Przyczynek do histologii i fizjologii narządu trawienia równonogich (*Oniscus mur*). Bull. Acad. Scienc. Cracovie. 1917. — 12) Zawarzin A.: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Blutes und des Bindegewebes. IV. Über die entzündliche Neubildung von Bindegewebe bei der Teichmuschel (*Anodonta anatina*). Zeitschr. f. Mikr. Anat. Forsch. Bd. 6. 1926.

### Erklärung der Figuren auf Tafel 20.

Fig. 1. Mitteldarmquerschnitt; die große Zelle in Verbindung mit der Membran (*a, b*), welche sich reichlich faltet und unten einen langen Kanal bildet. Auf der inneren Oberfläche der Zelle und der Membran eine deutliche Kutikula; der Kern der Zelle mit körnigem Inhalt. Vergrößerung: 270 $\times$ .

Fig. 2. Längsschnitt; 5 Zellen (*a, b, c, d, e*) untereinander durch die Membran verbunden, wodurch Räume und Kanäle entstehen, welche mit einer feinkörnigen Masse und zelligen Elementen ausgefüllt sind. In dem Raume nahe der Zelle *d* ein spindelförmiger Desmozyt. Vergr. 270 $\times$ .

Fig. 3. Längsschnitt durch 4 Reihen von Zellen, in welchen die Kerne eine verästelte Form annehmen. Verbindung der Zellen mittels der kontinuierlichen Membran. Verg. 80 $\times$ .

Fig. 4. Querschnitt durch den Raum zwischen Zelle und Membran, begrenzt durch die Tonofibrillen enthaltende Plasmaschicht. In dem Raume Blutkörperchen. Vergr. 460 $\times$ .

Fig. 5. Längsschnitt nahe der Zellenbasis, wo die Membran Falten bildet und von einer Zelle auf die andere übergeht. Zwischen den Zelleibern und der Membran zwei deutliche Räume, in welchen weiße Blutkörperchen und eine synzytiale Masse mit differenzierten Fibrillen auftreten. Tonofibrillen im Plasma der Zellen und in der Membran sehr deutlich gefärbt. Vergr. 820 $\times$ .

Fig. 6. Eine Falte der Membran mit einwachsenden Blutgefäß, dessen Wand von spindelförmigen Bindegewebszellen gebildet wurde. Verg. 280 $\times$ .



Fig. 7. Eine Spalte zwischen Zelle und Membran, welche von Desmozyten ausgefüllt ist. Sie zeigen gut entwickelte Fibrillen in ihrem Plasma; die spindelförmigen Zellen bilden ein Synzytium. Vergr. 760 $\times$ .

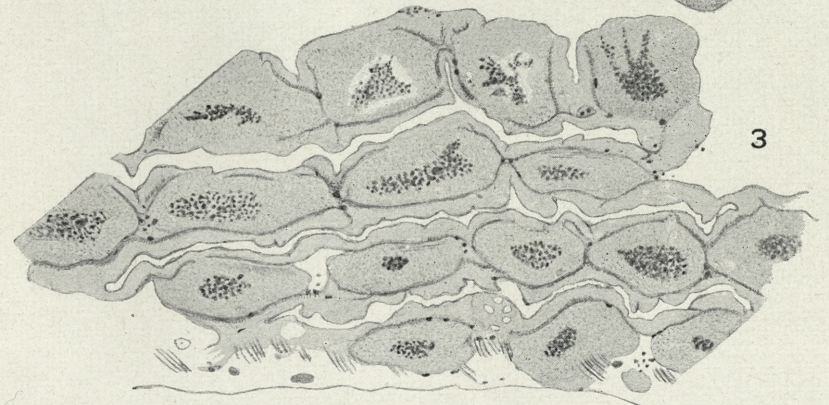
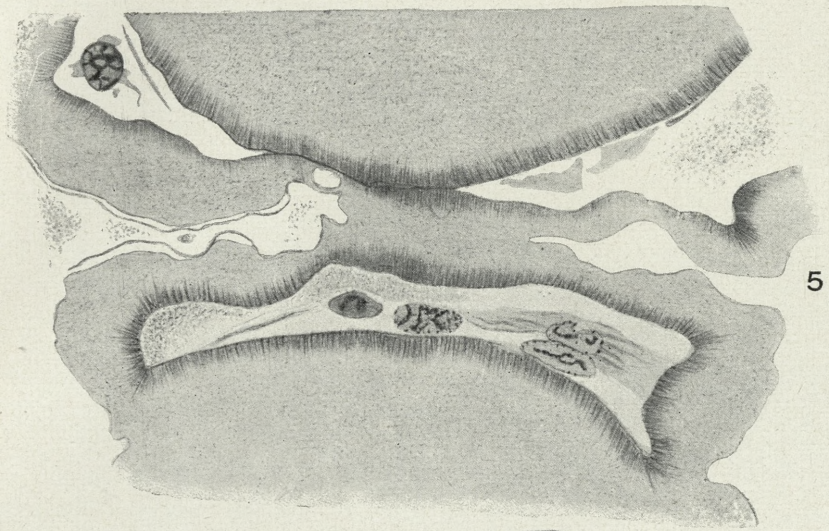
Fig. 8. Eine Zelle mit großer intrazellulärer Blase, welche mit einer feinkörnigen Masse ausgefüllt ist. Der Kern in Form einer Sichel. Vergrößerung: 280 $\times$ .

Fig. 9. Querschnitt durch 3 Zellen, welche mittels der Membran innig verbunden sind. Zwischen der Zelle und der Membran dünne Kanäle, in welche Blutkörperchen eindringen. Die Kanäle sind von der Tonofibrillen enthaltenden Plasmaschicht begrenzt. Vergr. 240 $\times$ .

Fig. 10. Querschnitt durch 3 Zellen, von denen die mittlere unter der Membran liegt; zwischen der Membran und dieser Zelle sehr deutliche Spalten, in welchen Blutkörperchen vorhanden sind. Vergr. 80 $\times$ .

Aus dem Histologischen Institut der Jagellonischen Universität, Kraków.  
Vorstand: Prof. Dr. St. Maziarski.





H. Gajewska del.







## Table des matières par noms d'auteurs

contenues dans le Bulletin International de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres  
(Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles. Série B: Sciences Naturelles (II)).

Année 1937.

Le nombre inscrit à la suite de chaque Mémoire indique la page.

- Ackerman (J).** Über die Innervierung der Giftdrüsen der Kröte *Bufo bufo* (Planche 16) 275.
- Dembowski (J).** Beiträge zum Instinktproblem (Planche 5) 71.
- Friedberg (W).** Versuche einer Stratigraphie des Miozäns von Polen auf Grund seiner Molluskenfauna. I Teil 287.
- Gajewska (H).** Über den mikroskopischen Bau des Mitteldarms von *Mesidothea entomon* L. (Planche 20) 353.
- Gallera (J).** Sur le téloblaste des embryons platyneuriques (Planches 3—4) 37.  
— Sur le développement de l'ectoderme extra-neural chez les Oiseaux (Planche 12) 195.
- Gatty-Kostyal (M), Paszkowska (M) and Zakrzewski (Z).** The Influence of Certain Organic Substances on the Growth of Transplanted Tumors 7.
- Grossfeld (H).** Stoffaufnahme und Amöboidbewegung. I. Die Bedingungen des Auftretens sichtbarer Amöboidbewegung an absterbenden Gewebezellen 1.  
— Methode der Permeabilitätsbestimmung tierischer Gewebezellen 249.  
— Osmotischer Druck und Vitalfärbung 261.
- Janiszewska (J).** Das dritte und das vierte Larvalstadium von *Contraecaecum aduncum* (Rud) aus dem Darne der Flunder, *Pleuronectes flesus* L. (Planche 1) 11.
- Juszczyk (W).** Die Verteilung der Chromatophoren in der Haut eines normalen und flavistischen *Pelobates fuscus* Laur (Planche 13) 215.
- Marchlewski (J).** Guinea-fowl (*Numida meleagris* L.) and Common Fowl (*Gallus domesticus* L.) Hybrids Obtained by Means of Artificial Insemination (Planche 8) 127.
- Markowski (St).** Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contraecaecum aduncum* (Rudolphi 1802) (Planches 14—15) 227.
- Niesiołowski (W) und Wojtusiak (R. J).** Über die Verbreitung der geographischen Formen von *Erebia manto* Esp. in den Karpathen, mit besonderer Berücksichtigung der Ostkarpathen ((Planche 7) 111.
- Pautsch (F).** Untersuchungen an mit umgekehrter dorsoventraler und kephalokaudaler Achse autoplastisch transplantierten Schwänzen von Larven des Grasfrosches (*Rana temporaria*) (Planches 18—19) 305.
- Paszkowska (M) v. Gatty-Kostyal.**
- Rogosiński (F).** Les caroténoïdes et la chlorophylle dans la digestion du ruminant 183.



- Skowron (S), Wiciński (Z) und Zajaczek (S).** Untersuchungen über den Einfluß von Mangel und Überschuß des Schilddrüsenhormons im mütterlichen Organismus auf die Schilddrüsen der Föten sowie über den Einfluß einer teilweisen Entfernung der Nebenschilddrüsen auf den Geburtsakt (Planche 10) 151.
- Świdorski (B).** Die Faunen der Czarny Czeremosz-Szybenyklippen (Planche 11) 169.
- Świenty (W).** Über ältere Entwicklungsstadien der Arterien und Venen im Flügel des Huhns 59.
- Szarski (H).** The Blood Vessels of the Thymus Gland in Some of the Saliencia (Planche 9) 139.
- Tur (J).** Sur l'étendue de l'action néoplasmodogène de la cautérisation blastodermique (Planche 2) 19.
- Wiciński (Z) v. Skowron (S).**
- Wilburg (J).** Das Überleben der Gewebe in der Temperatur von +38 C° nach dem Tode des Hühnerembryos 131.
- Wojtusiak (R. J) v. Niesiolowski (W).**
- Zacwilichowski (J).** Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten eines erworbenen Merkmales bei den Nachkommen des Schwammspinners *Lymantria dispar* L. (Planche 6) 91.  
— Mitteilung über die  $F_2$ -Generation des künstlich melanisierten Schwammspinners *Lymantria dispar* L. (Planche 17) 303.
- Zajaczek (S) v. Skowron (S).**
- Zakrzewski (Z) v. Gatty-Kostyal (M).**



BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE POLONAISE DES SCIENCES  
ET DES LETTRES

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES  
SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

N° 6—7 B I, 1937.

- Fröhlich E.** Systematische Studien über polnische Eßlöffel (*Cochlearia* L.) unter Berücksichtigung der verwandten europäischen Arten.  
**Korzeniewski L.** Etudes biométriques sur la variation des graines de l'Arole.  
**Niklewski B. and Wolnicka J.** On the Morphological Phenomena of Roots Chemotropically Excited.

N° 8—10 B I, 1937.

- Horvat I., Pawłowski B. und Walas J.** Phytosoziologische Studien über die Hochgebirgsvegetation der Rila Planina in Bulgarien (Planches 6—7).  
**Niklewski B. und Wolnicka J.** On the Morphological Phenomena of Roots Chemotropically Excited.

N° 5—7 B II, 1937.

- Gallera J.** Sur le développement de l'ectoderme extra-neural chez les Oiseaux (Planche 12).  
**Grossfeld H.** Methode der Permeabilitätsbestimmung tierischer Gewebezellen.  
**Grossfeld H.** Osmotischer Druck und Vitalfärbung.  
**Juszczyk W.** Die Verteilung der Chromatophoren in der Haut eines normalen und flavistischen *Pelobates fuscus* Laur (Planche 13).  
**Marchlewski J.** Guinea-fowl (*Numida meleagris* L.) and Common Fowl (*Gallus domesticus* L.) Hybrids Obtained by Means of Artificial Insemination (Planche 8).  
**Markowski St.** Über die Entwicklungsgeschichte und Biologie des Nematoden *Contraecaecum aduncum* (Rudolphi 1802) (Planches 14—15).  
**Rogoziński F.** Les caroténoïdes et la chlorophylle dans la digestion du ruminant.  
**Skowron S., Wiciński Z. und Zajaczek S.** Untersuchungen über den Einfluß von Mangel und Überschuß des Schilddrüsenhormons im mütterlichen Organismus auf die Schilddrüsen der Föten sowie über den Einfluß einer teilweisen Entfernung der Nebenschilddrüsen auf den Geburtsakt (Planche 10).  
**Szarski H.** The Blood Vessels of the Thymus Gland in Some of the Salientia (Planche 9).  
**Świdorski B.** Die Faunen der Czarny Czeremosz-Szybenykippen (Planche 11).  
**Wilburg J.** Das Überleben der Gewebe in der Temperatur von +38° C nach dem Tode des Hühnerembryos.



# TABLE DES MATIÈRES.

Octobre—Décembre 1937.

	Page
J. ACKERMANN. Über die Innervierung der Giftdrüsen der Kröte <i>Bufo bufo</i> (Planche 16) . . . . .	275
W. FRIEDBERG. Versuche einer Stratigraphie des Miozäns von Polen auf Grund seiner Molluskenfauna. I. Teil . . . . .	287
J. ZAĆWILICHOWSKI. Mitteilung über die $F_2$ -Generation des künstlich melanierten Schwammspinners <i>Lymantria dispar</i> L. (Planche 17) . . . . .	303
F. PAUTSCH. Untersuchungen an mit umgekehrter dorso-ventraler und kephalokaudaler Achse autoplastisch transplantierten Schwänzen von Larven des Grasfrosches ( <i>Rana temporaria</i> ) (Planches 18—19) . . . . .	305
H. GAJEWSKA. Über den mikroskopischen Bau des Mitteldarms von <i>Mesidothea entomon</i> L. (Planche 20) . . . . .	353

Le «*Bulletin International*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries. La première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) se divise en deux sous-séries; l'une d'elles «I» contient les mémoires qui se rapportent aux diverses branches de la Botanique (la Systématique, l'Anatomie et la Physiologie des Plantes), l'autre «II» est réservée aux publications qui concernent le vaste domaine des recherches morphologiques et physiologiques sur l'homme et les animaux (Anatomie, Biologie générale, Embryologie, Histologie, Physiologie, Psychologie, Zoologie systématique et expérimentale).

Depuis 1928, le «*Bulletin International*» ne contient que les communications dont l'étendue ne dépasse pas une limite strictement définie; les mémoires de plus vaste envergure sont réunis en un Recueil différent, les «*Mémoires*» de l'Académie Polonaise des Sciences et des Lettres (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles). Les *Mémoires* sont également publiés en deux séries: A et B. Chaque mémoire publié dans les *Mémoires* se vend séparément.

Les abonnements relatifs au «*Bulletin International*» sont annuels et partent de Janvier. Les livraisons de ce Recueil se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à l'Académie ou à la Librairie «Gebethner et Wolff» Rynek Gł., Cracovie (Pologne).