

Aus dem zoologisch-vergl. anatomischen Institut der Universität Zürich.

Das Verhalten der Seitenorgane der Wirbeltiere und ihrer Nerven beim Übergang zum Landleben.

Von

KONRAD ESCHER (Zürich).

(Als Manuskript eingegangen am 10. Juli 1925.)

Die folgenden Mitteilungen sind die Zusammenfassung einer ausführlichen Arbeit, die in den „Acta Zoologica“, Bd. 7, 1926 erscheinen wird.

Übersicht über Bau, Entwicklung und Funktion des Seitenorgansystems der Wasserwirbeltiere.

Alle autochthonen Wasserbewohner unter den Wirbeltieren, also die fischartigen Klassen und die Amphibienlarven, besitzen einen in seiner morphologischen und physiologischen Einheitlichkeit ausserordentlich charakteristischen Apparat von Hautsinnesorganen, das Seitenorgansystem. Eine Zusammenstellung der Grundzüge seines Baues und seiner Funktion wird zum Verständnis des in dieser Arbeit behandelten Problems beitragen.

Das einzelne Seitenorgan stellt einen scharf abgegrenzten, knospenartigen Epidermisbezirk dar, der aus langen, dünnen, die ganze Höhe der Epidermis durchsetzenden Stützzellen und aus kurzen, birnförmigen, sekundären Sinneszellen besteht, von denen jede auf ihrem Gipfel ein Sinneshaar trägt.

Die Seitenorgane sind nicht diffus über die ganze Epidermis verteilt, sondern kommen nur in schmalen, streifenförmigen Gebieten vor, die eine ganz bestimmte topographische Lage besitzen. Den auffälligsten dieser Streifen, der in der Mitte jeder Körperseite von der Kiemenregion bis zur Schwanzspitze zieht, hat man Seitenlinie genannt. Sie hat den übrigen Linien, den Sinnesorganen, den Nerven und dem ganzen System den Namen gegeben.

Die Seitenorgane können nackt in der Epidermis liegen (Amphibien, Cyclostomen, gewisse Dipnoer), oder die Linien sinken in die Tiefe, wodurch Kanäle entstehen (bei den meisten Fischen).

Die Innervation der Seitenorgane erfolgt durch die Nerven der speziellen Hautsensibilität, deren Zentrum, vom Zentrum des Labyrinthorgans nicht scharf geschieden, im Tuberculum acusticum liegt. Die Fasern verlassen das Gehirn durch die Bahnen der Nn. VII, IX und X. Jeder Sinneslinie entspricht ein besonderer Seitennerv, der nahe unter ihr im Bindegewebe liegt. Man kann unterscheiden:

Supraorbitallinie — Ramus ophthalmicus superficialis (N. VII). Nerv und Linie beginnen hinter dem Auge und ziehen medial von diesem und der Nasenöffnung zur Schnauzenspitze.

Infraorbitallinie — Ramus buccalis (N. VII). Sie beginnen am selben Ort und ziehen lateral von Auge und Nasenöffnung nach vorn.

Hyomandibularlinie — Ramus mentalis (N. VII). Sie ziehen aus der Wangengegend zum Unterkiefer.

Occipitale Seitenorgane — Ramus supratemporalis (N. IX) und Ramus auricularis (N. X). Sie bilden die Fortsetzung der Rumpfseitenlinie nach vorn und liegen über der Kiemenregion.

Rumpfseitenlinie — Ramus lateralis (N. X). Sie ziehen aus der Kiemenregion zur Schwanzspitze.

Die Entwicklungsgeschichte erklärt die Entstehung der Linienanordnung der Seitenorgane und ihrer Nerven. Sie bilden sich aus Verwachsungen der Kopfganglienleiste mit dem Ektoderm, den Lateralplakoden. Die praeotischen Plakoden liefern die Sinneslinien des N. VII, die postotischen die Occipital- und Rumpfseitenlinien. Das Zellmaterial der Plakoden wuchert zwischen Basalmembran und Deckschicht in der Richtung der zukünftigen Sinneslinien aus, begleitet von der Anlage des Seitennervs, die wahrscheinlich durch Auswachsen der Achsenzylinder aus den Gehirnganglien entsteht. Schliesslich zerfallen die so entstandenen Streifen in einzelne Zellhaufen, die sich in Seitenorgane verwandeln. Nur der Nerv, der jetzt ins Bindegewebe gesunken ist, deutet noch den ursprünglichen Zusammenhang aller Organe und ihre Abstammung aus der Kopfregion an.

Die Seitenorgane sind mechanische Sinnesorgane, bestimmt zur Wahrnehmung von Wasserströmungen und Schwingungen. Ihre Funktion stimmt mit der gewisser Sinnesorgane des Labyrinthorgans überein, von denen sie sich auch morphologisch kaum unterscheiden. (Gleiche Gestalt der Sinneszellen, Innervation durch dieselbe Nervkomponente, gleicher Bau der Nervenfasern, gleiches Zentrum.) Das Labyrinthorgan stellt also einen in die Tiefe versenkten und charakteristisch spezialisierten Teil des Seitenorgansystems dar.

Durch die untrennbar mit der Genese der gesamten Wirbeltier-

organisation verzahnte Entstehung und durch seinen erstaunlich gleichförmigen Bau erweist sich das Seitenorgansystem als eines der Grund-Organisationsmerkmale der Wasserwirbeltiere, denen es (abgesehen von den freien Nervenendigungen) die einzigen wichtigen Hautsinnesorgane liefert.

Bei den Landwirbeltieren finden sich (neben den freien Nervenendigungen) neue Bildungen, die Tastzellen, Tastkörperchen und Kolbenkörperchen. Es wird offenbar beim Übergang zum Landleben die dem alten Milieu angepasste Ausstattung mit Hautsinnesorganen abgelegt und eine dem neuen Lebensraum entsprechende frisch erworben. Die Untersuchung der Frage, wie dieser Wechsel vor sich geht, bildet das Thema meiner Arbeit.

Vorbemerkungen über die Seitenorgane der Amphibien.

Bei den Amphibien vollzieht sich noch heute der Übergang vom Wasser- zum Landleben. Ich beschäftige mich deshalb fast nur mit ihrem Seitenorgansystem. Unsere teilweise lückenhaften Kenntnisse desselben machten Untersuchungen nötig, die mit der Rückbildung der Seitenorgane nichts zu tun haben, aber den später zu ziehenden Schlüssen als Grundlage dienen.

Für die Amphibien ist die Gruppenstellung der Seitenorgane charakteristisch. Da ich mehrfach auf sie zu sprechen komme, stelle ich kurz zusammen, was über diese Erscheinung bekannt ist.

Die Entstehung der Sinneslinien wurde bereits besprochen. Die Seitenorgane vermehren sich nun durch Teilung, wodurch die ursprünglich schmalen Linien immer breiter werden. Durch mehrfache Teilung eines Organs kommt es auch zur Bildung der Seitenorgangruppen. So nennt man kurze, geradlinige Reihen nahe beisammenstehender Seitenorgane, die bei fast allen Amphibien, besonders schön bei den aglossen Anuren, vorkommen.

Die einzelnen Gruppen stehen in der Regel parallel oder senkrecht zu einander. Im einfachsten Fall kehren sie sich die Schmalseiten zu und eine jede bildet die Verlängerung der andern — oder sie sind zwar unter sich parallel, kehren sich aber die Breitseiten zu. Schliesslich kann sich eine Linie in zwei Reihen spalten, wobei die Gruppen der einen parallel, die der andern senkrecht auf der ursprünglichen Linie stehen — oder beide Gruppenzüge schliessen mit dieser einen Winkel ein.

Auch das Verhältnis zwischen der Gruppenstellung in den verschiedenen Sinneslinien ist meist gesetzmässig. So kehren sich bei allen Anuren und Amblystomatinen die Gruppen der obern Seiten-

linie die Schmalseiten, die der mittlern und untern die Breitseiten zu. Bei den Urodelen (excl. Amblystomatinen) ist das Verhältnis gerade umgekehrt.

Die angeführten Gesetzmässigkeiten in der Gruppenstellung sollen eine Feststellung der Richtung, aus der die Reize zu den Organen gelangen, ermöglichen.

Zurückführung der Anordnung der Sinneslinien bei den verschiedenen Amphibienordnungen auf einen Grundtypus.

Die Sinneslinien der verschiedenen Amphibienordnungen sind weitgehend untereinander und mit denen der Fische vergleichbar. Nur dort, wo bei den Fischen die hyomandibulare Linie liegt, begegnet eine Homologisierung grossen Schwierigkeiten. Mit diesen schwer deutbaren Linien wird sich mein Vergleich fast ausschliesslich zu beschäftigen haben.

Die Verteilung der Urodelen-Sinneslinien hat als Grundtypus für die Amphibien überhaupt zu gelten. Ihr hyomandibulares Liniensystem lässt sich in folgende Unterabteilungen gliedern:

Die Postorbitallinie und der ungeteilte Ramus mentalis beginnen hinter dem Auge in der Nähe des Ursprungs der Supra- und Infraorbitallinie und ziehen in einem kaudalwärts konvexen Bogen nach unten zu einem Punkt etwa in der Mitte zwischen Kiemenregion und Mundwinkel, wo sie in ihre beiden Endäste zerfallen.

Der eine ist die Jugular-Angular-Orallinie, innerviert durch den Ramus mentalis externus. Die Jugularlinie zieht von dort, wo sie aus der Postorbitallinie entsteht, nach vorn bis zum Mundwinkel und gabelt sich dann in die Orallinie einerseits, die auf dem Unterkieferrand liegt und die Angularlinie andererseits, die hinter dem Mundwinkel nach oben zieht und sich mit der Infraorbitallinie verbindet.

Der andere Endast ist die Gularlinie, innerviert durch den Ramus mentalis internus, die nach ihrer Entstehung aus der Postorbitallinie auf der Kehlhaut medial und parallel zur Jugular-Orallinie bis zum Vorderrand des Unterkiefers zieht.

Diese Linienanordnung entspricht einer einfachen Hyomandibularlinie, wie sie die Fische besitzen, die durch die weit geschlitzte Mundspalte nach hinten ausgebuchtet und auf dem Unterkiefer in zwei Parallelzüge gespalten wurde. Die in der Literatur vorhandenen Figuren der topographischen Verteilung der Sinneslinien fügen sich oft diesem Schema nicht ohne Zwang. Ich habe aber durch genaue,

allerdings mit gewissen technischen Schwierigkeiten verbundene Untersuchung festgestellt, dass ihm in Wirklichkeit die Lage der Seitenorgane überraschend genau entspricht.

Weil in allen sorgfältig untersuchten Fällen die Anordnung der hyomandibularen Sinneslinien der Urodelen eine grosse Gleichförmigkeit aufweist, wie sie sich nur bei alten, morphologisch gefestigten Merkmalen findet und weil sie sich zwanglos auf das bei den Fischen verwirklichte Schema zurückführen lässt, so betrachte ich sie als Grundtypus für die Amphibien überhaupt, auf den ich die Anordnung der Seitenorgane der andern Amphibien zurückführe.

Man hat die Schädelrinnen der Stegocephalen mit den Sinneskanälen der Fische verglichen. Den näher liegenden Vergleich mit den Sinneslinien der Urodelen hat noch niemand versucht.

Die Homologie der Supraorbital-, Infraorbital- und Occipitalrinnen mit den entsprechenden Linien der Urodelen ist unzweifelhaft. Schwierig ist die Deutung der Rinne, die hinter dem Auge beginnt und zum Kiefergelenk zieht. Ich vergleiche sie mit der Postorbitallinie, der sie ihrer Lage nach genau entspricht. Die andern Rinnen des hyomandibularen Systems haben sich nicht erhalten können, mit Ausnahme der Oralrinne, die bei verschiedenen Stegocephalen auf dem Unterkiefer gefunden worden ist. Ihre Schädelrinnen entsprechen also genau den Sinneslinien der Urodelen.

Die Sinneslinien der Anuren. Die Linien der aglossen Anuren werden später beschrieben. Da sich *Hymenochirus* und *Pipa* in der Anordnung der Sinneslinien den Urodelen nähern, so sind sie in dieser Beziehung die ursprünglichsten Anuren und liefern das Bindeglied zwischen dem Sinneslinientypus der Urodelen und phanero-glossen Anuren.

Ein Vergleich des hyomandibularen Liniensystems der phanero-glossen Anuren mit dem der Urodelen scheint auf den ersten Blick unmöglich zu sein, doch erklären sich alle Unterschiede aus der Verschiedenheit im Bau der Mundgegend.

Man stelle sich eine Anurenlarve mit weit geschlitztem Urodelenmund vor. Sie wird hyomandibulare Linien nach Art der Urodelen besitzen. Wurde nun der Mund immer kleiner, so rutschten die Mundwinkel nach vorn und zogen dabei die Jugular- und Angularlinie mit sich. Dadurch wurde die Verbindung der Angular- mit der Infraorbitallinie immer weiter nach vorn verlegt, bis schliesslich beide an ihren distalen Enden ineinander übergingen. Anders erging es der Gular- und Orallinie. Bei Urodelen verlaufen diese einander parallel in caudocranialer Richtung. Wird jetzt ihr proximales Ende immer weiter

rostralwärts verschoben, so werden sie aufgerichtet und die Orallinie wird ausserdem gegen die Jugularlinie abgeknickt. Die beiden Linien liegen nun in parallelen Transversalebene. Die Larve von *Pelobates cultripes* Cuv. besitzt hyomandibulare Sinneslinien, die diese Verschiebungen aufweisen.

Wird der Ursprung der Oral- und Gularlinie noch weiter rostralwärts verlegt, so verlaufen sie schliesslich von vorn nach hinten, also gerade in umgekehrter Richtung wie bei den Urodelen. Dieser Zustand ist bei *Rana clamata* Daud. verwirklicht.

Schwindet nun noch die Postorbital- und Orallinie und verbindet sich das Ende der Gularlinie mit dem Anfang der untern Seitenlinie, wie das bei *Bombinator pachypus* Bp. der Fall ist, so entsteht eine einzige, unverzweigte Sinneslinie, der äusserlich nicht mehr anzusehen ist, dass sie sich aus Infraorbital-, Angular-, Jugular-, Gularlinie und unterer Seitenlinie zusammensetzt.

Die Verhältnisse des Ramus mentalis und seiner Äste bestätigen die Richtigkeit meiner Deutung der hyomandibularen Anuren-Sinneslinien. Denn bei *Rana* verläuft der Ramus mentalis internus von vorn nach hinten, der Ramus mentalis externus zieht, soweit er der Jugularlinie angehört, nach vorn zum Mundwinkel, biegt dann scharf um und folgt der Orallinie in ihrem rostro-caudalen Verlauf. Der Vergleich dieser Nerven mit den Rami mentales der Urodelen liegt, wenn man die Verschiebungen, die die entsprechenden Sinneslinien erfahren haben, berücksichtigt, auf der Hand.

Der Verlauf der Sinneslinien der Gymnophionen ist bei einer einzigen Gattung und Art, *Ichthyophis glutinosus* L., einigermaßen bekannt. Soweit die spärlichen Angaben einen Schluss zulassen, entsprechen sie dem allgemeinen Schema.

Die Seitenorgane der aglossen Anuren.

Alle erwachsenen aglossen Anuren besitzen wohl entwickelte Seitenorgane. Sie waren bis jetzt nur bei *Pseudohymenochirus* und *Xenopus* bekannt. Ich habe sie auch bei *Pipa* und *Hymenochirus* aufgefunden.

Die topographische Verteilung ihrer Seitenorgane stimmt darin mit derjenigen der Larven der Phaneroglossen überein, dass sich die Gruppen der obern Seitenlinie die Schmalseiten, die der mittlern und untern die Breitseiten zukehren.

Für alle Aglossen charakteristisch und nur diesen zukommend ist, dass sich die Supraorbitallinie nicht bis zwischen die Nasenöffnungen erstreckt, sondern vor dem Auge nach innen und hinten umbiegt, um

in der Höhe des Vorderrandes der Augen zu enden. Sie besitzen ferner eine akzessorische Seitenlinie, die medial und parallel zur oberen Seitenlinie liegt und die gleiche Gruppenstellung wie diese besitzt. Sie ist wohl den occipitalen Seitenorganen der Urodelen homolog.

Hymenochirus zeigt, von den oben angeführten Punkten abgesehen, keine Abweichungen von dem bei den Urodelen verwirklichten Grundtypus. Fast alle Sinneslinien sind einreihig, die Gruppen sind äusserst klein, wenig zahlreich und bestehen selten aus mehr als drei Organen. Durch diese Eigentümlichkeiten nähert sich *Hymenochirus* den Larven der phanoglossen Anuren. Das Verhalten seiner Seitenorgane stellt eine Mischung von Zügen dieser und der Urodelen dar und ist der Schlüssel für das Verständnis der Seitenorgane der andern Aglossen.

Pseudohymenochirus stimmt nach dem wenigen, was bekannt ist, in der Verteilung der Seitenorgane mit *Hymenochirus* überein.

Die Seitenorgane von *Pipa* sind schon oft beobachtet, aber immer als Drüsenöffnungen gedeutet worden. Die Gruppen sind mit spitz kegelförmigen, schief in der Epidermis steckenden Stacheln kombiniert, die sich deutlich von den Hautwarzen der gewöhnlichen Epidermis unterscheiden. Sie stehen zwischen je zwei Seitenorganen. Die Mittelstacheln jeder Gruppe sind etwa 1 mm lang, die seitlichen etwas kleiner. In der Augengegend können die Mittelstacheln mehrere mm lang werden. An ihrer Basis sitzen dann, kaum mehr zu erkennen, die Seitenorgane. Das ganze Gebilde scheint als eine Art Tastborste zu funktionieren.

Von *Hymenochirus* unterscheidet sich *Pipa* durch die unerhört starke Ausbildung aller Sinneslinien. Sie werden zu breiten Zügen, deren einzelne Gruppen mächtiger als bei *Hymenochirus* entwickelt sind und zahlreichere und grössere Seitenorgane als bei jenem enthalten. So bedeckt z. B. die mittlere Rumpfsseitenlinie die Körperseiten und sogar Arm und Bein mit zahllosen Organen. Ferner schliessen sich bei *Pipa* die proximalen Abschnitte von Supra- und Infraorbitallinie um das Auge zu einem Ring zusammen und bilden hier die schon erwähnten grossen Stacheln aus.

Der riesige Mund von *Pipa* ist weit nach hinten geschlitzt und der Kopf zudem verkürzt. Dadurch wird der Abstand zwischen Mundwinkel und Vorderbein auffallend kurz und in ihm liegt zudem noch ein gezackter Hautlappen. Deshalb sind die hier liegende Angular- und Jugularlinie nicht deutlich unterscheidbar. Charakteristisch sind dagegen Postorbital-, Gular- und Orallinie entwickelt.

Eine nur *Pipa* eigene Linie beginnt hinter dem Auge und endet in der Höhe der Linea accessoria. Durch ihre mangelhafte Lokalisation erweist sie sich als Neuerwerb. Die akzessorische Seitenlinie reicht bis in die Aftergegend. Beim trächtigen Weibchen erhalten sich ihre Gruppen in den die Waben trennenden Hautbrücken.

Alle diese Besonderheiten von *Pipa* vermögen die prinzipielle Übereinstimmung mit den Verhältnissen des Seitenorgansystems von *Hymenochirus* nicht zu verwischen.

Bei *Xenopus* hat die Grösse der Einzelgruppe auf Kosten der Gruppenzahl ein Maximum erreicht und dadurch entstehen unklare Verhältnisse. So lässt sich das hyomandibulare System nur noch teilweise auflösen. Der schon bei *Pipa* angelegte, das Auge umziehende Gruppenring ist maximal entwickelt. Von der Supraorbitallinie existieren ausserdem nur noch wenige Gruppen in der Stirngegend. Hingegen verhalten sich die Rumpfseitenlinien typisch.

Im histologischen Bau unterscheiden sich die Seitenorgane der Aglossen kaum von denjenigen erwachsener Urodelen. In einer der Epidermisoberfläche parallelen Ebene ist ihr Querschnitt oval und seine längere Achse steht senkrecht zur Längsachse der Gruppe. Die Organe sind ähnlich wie die der Tritonen ins Bindegewebe versenkt. Die Sinneshaare kommen so in eine von den Gipfeln der Stützzellen gebildete Grube zu liegen und über dem Organ bildet die Epidermis einen engen Porus, durch den es mit der Aussenwelt in Verbindung steht. Dazu treten bei den verschiedenen Aglossen-Gattungen besondere Anhangsgebilde.

Bei *Hymenochirus* und *Pseudohymenochirus* liegt zwischen je zwei Organen und seitlich von den letzten jeder Gruppe eine halbkreisförmige, mit ihrer Längsachse parallel der Längsachse der Sinnesorgane gestellte Hautfalte. Dadurch entstehen ebensoviele parallele Täler als Sinnesorgane vorhanden sind.

Bei *Pipa* stehen an der gleichen Stelle Hautstacheln, deren makroskopischer Bau bereits beschrieben wurde. Histologisch zeichnen sie sich durch eine Ringfurche, die um die Basis eines jeden Stachels läuft, aus. In ihrer Coriumpapille scheinen Tastzellen zu liegen.

Die Falten von *Hymenochirus* und die Stacheln von *Pipa* scheinen mir homolog zu sein, denn sie sind eine im Zusammenhang mit den Seitenorganen entstandene Bildung eigener Art, sie entsprechen sich der Lage nach und ihr histologischer Bau weist Übereinstimmungen auf.

Bei *Xenopus* sind Stachelbildungen beschrieben worden, die denen von *Pipa* nach Lage, Gestalt und histologischem Bau entsprechen, aber viel kleiner sind, in der Epidermis Tastzellen besitzen und zudem auch ausserhalb der Seitenorgangruppen vorkommen. Sind diese Anhangsgebilde der Aglossen-Seitenorgangruppen einander wirklich homolog, so lässt sich folgende Stufenreihe aufstellen:

Hymenochirus besitzt als Hilfsorgane der Gruppe entstandene einfache Hautfalten. Ihre Funktion ist wohl die, Reize nur aus bestimmten Richtungen an die Sinneshaare treten zu lassen.

Bei *Pipa* sind diese Anhangsorgane etwas von den Seitenorganen abgerückt und radiärsymmetrisch geworden. Eine frühere Nebenfunktion, der mechanische Schutz, ist zur Hauptfunktion geworden und daneben beginnen sie als tastborstenartige Sinnesorgane zu wirken.

Bei *Xenopus* haben sich die Stacheln stark verkleinert, ihre Beziehungen zur Gruppe teilweise aufgegeben und sich über den ganzen Körper verteilt. Sie sind zu reinen Sinnesorganen geworden, haben also ihre Funktion zum zweiten Mal gewechselt.

Die oberflächliche Lage der Amphibienseitenorgane als Folge des beginnenden Uebergangs zum Landleben.

Die oberflächliche Lage der Amphibienseitenorgane wird gewöhnlich als ursprünglich angesehen. Mir scheint es wahrscheinlicher, dass sie sekundär erworben wurde.

Allerdings lassen sich bei den rezenten Amphibien kaum Seitenkanäle oder Reste solcher nachweisen. Die zeitweise Tieflagerung der Seitenorgane der Tritonen ist eine neu erworbene Landanpassung. Auffallend ist dagegen ihre Versenkung bei zeitlebens wasserbewohnenden Perennibranchiaten und aglossen Anuren. Aber da diese Tiere von Formen abstammen, die als erwachsene das Land bewohnten und deshalb wohl keine Seitenorgane besaßen, so ist es höchst gewagt, diese Bildungen mit Seitenkanälen in Verbindung zu bringen. Sie mögen eine Erinnerung an ein früheres Landleben mit Follikelbildung oder eine neuerworbene Schutzeinrichtung sein.

Es bleiben noch die Nebenohren von *Ichthyoplus*, die direkt mit den Lorenzinischen Ampullen, also den Seitenkanälen verwandten Bildungen, verglichen worden sind. Doch erlauben die spärlichen Untersuchungen keine sichern Schlüsse.

Auch die als Vorfahren der rezenten in Betracht kommenden fossilen Amphibien besaßen keine Seitenkanäle. Denn die Schädelrinnen der Stegocephalen, die als Reste solcher gedeutet werden, finden

sich nur bei spezialisierten Seitengruppen. (Es scheint mir unwahrscheinlich, dass diese unter Umweltsbedingungen, die sonst zur Hochlagerung der Seitenorgane führen, sekundär ein Kanalsystem analog dem der Fische erworben hätten. Ich halte die Rinnen eher für eine Landanpassung, die, analog der Follikelbildung der Seitenorgane bei den Tritonen, zum Schutz der zarten Seitenorgane vor Vertrocknung diene.)

Hingegen lässt sich ganz allgemein feststellen, dass der Übergang vom freien Schwimmen zum Sumpf- und Schlammleben eine sekundäre Hochlagerung der Seitenorgane bewirkt. Dieser Vorgang muss auch bei den Amphibien stattgefunden haben, deren Ahnen unter generalisierten Fischtypen zu suchen sind, die als solche mit Seitenkanälen versehene Schwimmer des freien Wassers waren. Da wir aber diese Vorfahren nicht kennen, so lässt sich die Hochlagerung hier nur an Hand von Parallelbeispielen (ich führe als solches das Schwinden der Kanäle bei den Dipnoern an) erschliessen.

Otenodus (Perm). Schwimmer des freien Wassers. Schädel durch Kanäle tief gefurcht.

Ceratodus Sturii Teller (Keuper). Nähert sich in der Lebensweise dem rezenten *Ceratodus*. Schädel nur noch leicht gefurcht.

Ceratodus (rezent). In stagnierendem Wasser. Schädel nicht mehr gefurcht, die Kanäle liegen im Bindegewebe.

Protopterus (rezent). In Sümpfen. Seitenorgane oberflächlich; nur noch auf kurze Strecken Rinnen und Kanäle.

Lepidosiren (rezent). Extrem ans Schlammleben angepasst. Seitenorgane nackt in der Epidermis wie bei den Amphibien.

Dem Landleben der Amphibien geht ein ausgesprochenes Sumpf- und Schlammleben voraus, ja, beide gehen ohne Grenze ineinander über. In diesem Sinn ist die Lagerung der Amphibienseitenorgane in der freien Epidermis der erste Einfluss, den das beginnende Landleben auf den Bau des Seitenorgansystems auszuüben vermochte.

Die Übereinstimmung zwischen Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems und Abhängigkeit vom Wasser bei den Amphibien.

Dass bei den Urodelen eine solche Übereinstimmung vorhanden ist, ist schon lange bekannt.

Die neotenischen Formen (z. B. *Proteidae*, *Amblystoma*) besitzen ein mächtig entwickeltes Seitenorgansystem.

Bei nicht neotenischen, aber immerhin stark ans Wasser angepassten Formen (z. B. *Triton*) ist es immer noch kräftig entwickelt.

Wird das Wasser nur noch selten aufgesucht (z. B. *Salamandrina perspicillata* Savi), sind die Seitenorgane schwach ausgebildet.

Wird es nur noch ausnahmsweise betreten (z. B. *Salamandra maculosa* Laur.), so sind sie nur noch in Spuren nachweisbar.

Und wenn schliesslich gänzliche Unabhängigkeit vom Wasser erreicht wird (z. B. *Salamandra atra* Laur.), so fehlt das Seitenorgansystem.

Wenn die Tritonen im Sommer zum Landleben übergehen, erfahren ihre Seitenorgane, die bis jetzt dem Wasseraufenthalt entsprechend oberflächlich gelagert waren, interessante Umbildungen. Sie sinken follikelartig in die Tiefe, ihre Stützzellen und die Epidermiszellen der Umgebung wuchern und bilden einen Zellpfropf, der die zarten Sinneszellen vor Vertrocknung schützt. Wenn die Tiere dann das Wasser wieder aufsuchen, so werden die beschriebenen Umbildungen rückgängig gemacht.

Auch bei den aglossen Anuren existiert die Übereinstimmung zwischen Lebensweise und Ausbildungsgrad der Seitenorgane. Der Typus „Frosch“ ist eine ausgesprochene Landanpassung, die als solche keine Seitenorgane besitzt. Der Aglossen-Typus ist seine Umformung für das Wasserleben und besitzt Seitenorgane, die umso stärker entwickelt sind, je ausgesprochener die Wasseranpassung wird. Sie sind also bei *Hymenochirus* und *Pseudohymenochirus* schwach, bei *Pipa* und *Xenopus* extrem stark ausgebildet.

Bei den phaneroglossen Anuren schwinden die Seitenorgane (mit einer einzigen Ausnahme) bei Eintritt der Metamorphose, da ihr Vorhandensein von nun an der Lebensweise nicht mehr entsprechen würde. Denn nur durch den Zwang der Fortpflanzung werden die Frösche zu einem Wasseraufenthalt genötigt, den sie möglichst abzukürzen suchen. Die Wassertiefe bleibt ihnen fremd. Nur in Gefahr ziehen sie sich dorthin zurück, ihr ganzes Leben spielt sich an der Oberfläche ab. Und da ihr Kopf aus dem Wasser auftaucht, so findet das Sinnesleben sozusagen „auf dem Lande“ statt. Nie jagen und fressen sie unter Wasser, kein Liebestanz, durch Wasserschwingungen dem Partner übermittelt wie bei den Tritonen, ist je beobachtet worden. In der Luft wird die Beute erhascht und durch die Luft werden die Sinneseindrücke, die die Geschlechter zusammenführen, übertragen. Dass die Frösche Landtiere sind und bleiben, zeigen sie schon durch den Besitz einer Stimme.

Ein einziger unserer einheimischen Anuren, die Unke, ist etwas stärker ans Wasser angepasst. Sie verlässt es fast nie und ver-

mag sogar unter Wasser zu jagen. Da ist es von grösstem Interesse, dass sie zeitlebens Seitenorgane besitzt. Diese kommen allerdings nur noch im Gebiet der Rumpfsseitenlinie vor und sind gegenüber den Organen der Larve kaum weiter entwickelt. Sie wölben sich weder nach aussen, noch gegen das Corium hin vor. Ganz entsprechend der Lebensweise ist das System also deutlich vorhanden, aber recht schwach ausgebildet.

Auch bei den *Gymnophionen* entsprechen sich, soweit die spärlichen Angaben einen Schluss zulassen, Lebensweise und Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems.

Bis jetzt lag es nahe, das Erhaltenbleiben der Seitenorgane bei erwachsenen Amphibien als Neotenie anzusehen. Das Seitenorgansystem wäre also ein Larvenmerkmal, das als solches in der Metamorphose schwindet. Diese Auffassung ist unrichtig, denn die Seitenorgane bilden sich nur dann zurück, wenn sie funktionslos geworden sind. Dass diese Rückbildung oft auf die Grenze des Larven- und Erwachsenenlebens fällt, kommt einzig daher, dass zu dieser Zeit meistens auch das Landleben aufgenommen wird.

Aus den oben angeführten Tatsachen folgt, dass es Amphibien geben muss, die als erwachsene Tiere Seitenorgane besitzen, obgleich diese ihren Vorfahren fehlten. Zu ihnen gehören wahrscheinlich die Unke, die aglossen Anuren und manche Perennibranchiaten. Also eine Umkehrung der Entwicklung, ein Widerspruch gegen die DOLLOSche Regel? Ich glaube kaum. Ein Organ, das nicht in seiner Keimesanlage beeinflusst wird, vermag immer wieder aufzutauchen, mag es auch durch unzählige Generationen in einem gewissen Stadium seiner Entwicklung zerstört werden. Es ist der (erblich fixierte) Einfluss des Landlebens, der in dieser Weise das Seitenorgansystem vernichtet. Fällt er weg, so vermag letzteres sich wieder zeitlebens zu erhalten.

Die Entwicklung der Seitenorgane von *Salamandra atra* Laur.

Bei allen Amphibien scheint in der frühen Ontogenese ein Seitenorgansystem angelegt zu werden, mögen sie sich im Wasser, im Muttertier oder auf dem Lande entwickeln. Doch darüber, wie es sich später verhält, wenn die Larve nie ins Wasser gelangt, ob es überhaupt zur Ausbildung eigentlicher Seitenorgane kommt, existieren nur beiläufige Bemerkungen, denen nichts sicheres zu entnehmen ist. Um diese Lücke auszufüllen, wurde die Entwicklung der Seitenorgane von *Salamandra atra* Laur. untersucht.

Die Entwicklung der Seitenorgane des Alpensalamanders ist gegenüber derjenigen anderer Urodelen verzögert. Man findet noch auf-

fällig lange von der Aussenwelt abgeschlossene junge Organe. Abgesehen davon weisen die Seitenorgane keine Besonderheiten auf. Bei mittelgrossen Larven ragen sie hügelartig über die Epidermis empor und die Basalmembran zieht ungestört unter ihnen durch. Mit ihren birnförmigen Sinneszellen, den zu diesen tretenden Nervenfasern, den Sinneshaaren usw. unterscheiden sie sich in nichts von den Organen anderer Urodelenlarven. Bei älteren Embryonen nehmen sie an Grösse zu und ihre Basis sinkt ins Corium, während die Gipfel mit den Sinneszellen in einer Ebene mit der Epidermisoberfläche liegen. Sie gleichen jetzt den Organen erwachsener Urodelen zur Zeit des Wasserlebens, wenn sie auch nicht so kräftig entwickelt sind wie jene. *Salamandra atra* Laur. eigentümlich ist die Verschmälerung der Basis der Seitenorgane kurz vor der Metamorphose, wodurch sie keulenförmige Gestalt erhalten. Die Seitenorgane zeigen also eine fortschreitende Entwicklung durch das ganze Larvenleben, von Rückbildung findet sich keine Spur.

Es sind die typischen Sinneslinien vorhanden. Sie sind aber schwach ausgebildet, fast alle Linien sind nur einreihig, Gruppenstellung fehlt, und die Rumpfseitenlinien erreichen den Schwanz nie.

Im Vergleich mit anderen Urodelen ist also das Seitenorgansystem des Alpensalamanders schwach entwickelt. Doch finden sich am einzelnen Organ keine Spuren von Rückbildung, an seiner Funktionsfähigkeit kann nicht gezweifelt werden. Die ganze Larvenepidermis ist eben noch für das Wasserleben eingerichtet (nur die LEYDIGSchen Zellen sind auffallend spärlich vorhanden), weshalb es sogar gelingt, die Larven im Wasser aufzuziehen. Auch im Uterus, wo Uterusflüssigkeit und Dotterbrei an die Stelle des freien Wassers treten, werden die Seitenorgane wohl noch funktionieren.

Die Rückbildung der Seitenorgane von *Salamandra atra* Laur. und einigen andern Amphibien.

Einzig MAURER (Die Epidermis, Leipzig 1895) hat sich bis jetzt kurz mit der Rückbildung der Seitenorgane beschäftigt. In allen von ihm untersuchten Fällen wurden sie ausgestossen und die umgebende Epidermis schloss die entstandene Lücke. Ich habe die Rückbildung bei *Salamandra atra* Laur., *Alytes obstetricans* Laur. und *Bufo vulgaris* Laur. verfolgt.

Von der auffälligen Verschmälerung der Seitenorganbasis bei ältern Larven von *Salamandra atra* Laur. wurde bereits gesprochen. Sie wird immer auffälliger, die Stützzellenkerne sind ge-

nötigt, sich in mehreren Schichten anzuordnen. Der Sinneszellenabschnitt behält dagegen seine gewohnte Breite.

Eine andere Veränderung zeigt sich an den Mantelzellen. Das sind durch Übergänge mit den Stützzellen verbundene Elemente, die eine Hülle um die ganze Knospe bilden. Diese degeneriert, es findet offenbar eine Art Verhornung statt. Dadurch vermag sich das Organ leicht von der Umgebung zu lösen.

Bei der Geburt schrumpft die Epidermis zusammen. Das abgestorbene Seitenorgan vermag diesen Vorgang nicht mehr mitzumachen, die Epidermis reisst sich deshalb von ihm los und es wird als Ganzes abgestossen. Die das Organ bedeckenden Epidermispartien (es stand ja nur durch einen kleinen Porus mit der Aussenwelt in Verbindung) werden dabei mitgerissen. Die entstehende Lücke schliesst sich nach kurzer Zeit durch Wucherung der umgebenden Epidermis.

Bei *Alytes obstetricans* Laur. nimmt die Epidermis zur Zeit der Metamorphose gewaltig an Höhe zu und verunmöglicht es den Seitenorganen dadurch, nach aussen auszufallen. Von der Umgebung zusammengepresst, werden sie schlank kegelförmig. Schliesslich zerfallen ihre Zellen, aber noch lange findet man einzelne Kernbrocken an der Stelle, wo die Organe lagen. Wenn auch diese verschwunden sind, bezeichnet nur noch eine leichte Verdickung der Epidermis und der Rest des Seitennervs die Lage der Organe.

Bufo vulgaris Laur. besitzt eine Mischung der Rückbildungstypen von *Salamandra* und *Alytes*. Bei ihr wird nur der Stützzellenabschnitt von der Umgebung zerquetscht und aufgelöst, der Sinneszellenabschnitt dagegen ausgestossen.

Es ist diesen äusserlich stark verschiedenen Arten der Rückbildung gemeinsam, dass das Seitenorgan abstirbt und beseitigt wird, eine Rückdifferenzierung zu gewöhnlichen Epidermiszellen findet nie statt. Die spezielle Art der Beseitigung hängt ganz von der Dicke der Epidermis, der Grösse des Organs usw. ab.

Die Rückbildung der Nerven des Seitenorgansystems.

Die eingehende Analyse des Nervensystems der Wirbeltiere hat zu der Lehre von der funktionellen Teilung geführt, die für das Verständnis der Seitenorgannerven und ihrer Rückbildung von grosser Bedeutung ist. Nach dieser Lehre lassen sich im Nervensystem verschiedene, nicht durch Übergänge verbundene Komponenten unter-

scheiden (die Komponente der allgemeinen Hautsensibilität, die motorischen Komponenten usw.). Die Seitenorgannerven gehören zur Komponente der speziellen Hautsensibilität, für die folgende Sätze gelten:

Die Spezial-Hautkomponente stellt eine einheitliche und scharf abgegrenzte Untergruppe des Nervensystems dar. Es dürfen deshalb nie zu ihr gehörige Nerven mit solchen anderer Faserqualitäten verglichen werden, wie das immer wieder versucht wird.

Sinnesorgan und zugehörige Faserkomponente stellen eine Einheit dar. Wenn also beim Übergang zum Landleben die Seitenorgane schwinden, so bilden sich auch ihre Nerven zurück, denn einer Neuanpassung oder Umbildung sind sie nicht fähig. Sie fehlen deshalb mit den Seitenorganen allen wirklich landbewohnenden Amphibien und allen Amnioten.

Zum Schluss werden in der ausführlichen Arbeit noch die Hypothesen besprochen, die versuchen, gewisse Organe der landbewohnenden Amphibien und der Amnioten von Seitenorganen abzuleiten.
