

7.192  
N° 7 B.

JUILLET

1911.

BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER  
DER  
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE B: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE

IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ

1911



rcin.org.pl

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR  
S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE :

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR : *Vacat.*

PRÉSIDENT : S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL : M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE :

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes :

- a) Classe de Philologie,
- b) Classe d'Histoire et de Philosophie,
- c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

*Depuis 1885, l'Académie publie le « Bulletin International » qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux se rapportant aux Sciences Biologiques.*

Publié par l'Académie  
sous la direction de M. **Ladislas Kulczyński**,  
Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

21 września 1911.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1911. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządkiem Józefa Filipowskiego.

des alle Teile der beiden Zellen treffenden Längsschnittes kann natürlich nur einen approximativen Wert haben. Da jedoch die Deformation der Wirtszelle infolge des Parasiten ziemlich regelmäßig verläuft, so daß die Teile beider Zellen in ähnlichen Stadien auch meistens ähnlich gelagert sind, so kann ein Längsschnitt, auf dem alle wichtigsten Teile der beiden Zellen in ihrer längsten Achse getroffen sind, doch eine gute Vorstellung geben von den in den Zellen stattfindenden Veränderungen der Quantität ihrer Bestandteile.

Eine solche Bestimmung der Kernplasmarelation bietet einige Schwierigkeiten; so erfordert z. B. die Kleinheit der Parasiten in ihren ersten Entwicklungsstadien wiederholte Messungen zur Bestimmung ihrer Größe. Größere Schwierigkeiten bietet der Umstand, daß die Darmzellen der infizierten Ascidien in verschiedenen Darmabschnitten verschiedene Dimensionen aufweisen. In dem zum Magensack erweiterten Darmteile sind dieselben hoch und schlank, in dem weiteren werden sie breiter und niedriger. Wir haben an vielen Präparaten die Kernplasmarelation für die beiden Arten der nicht infizierten Zellen bestimmt. Die Kernplasmarelation der langen und schlanken Zellen läßt sich, nach den 20 durchgeführten Messungen durch das Verhältnis 1:6.4 ausdrücken; die kurzen und breiten Darmzellen haben eine Kernplasmarelation von durchschnittlich 1:7.2. Wenn wir aber statt der durchschnittlichen Berechnung die direkt aus den Messungen gewonnenen Zahlen miteinander vergleichen, so zeigt sich, daß die individuellen Variationen der Kernplasmarelation der sehr langen Zellen in den Bereich des durchschnittlichen Maßes der kurzen eingreifen und *vice versa*, so daß der Schluß berechtigt erscheint, daß die Kernplasmarelation beider Zellenarten fast gleich ist; sie läßt sich durch 1:6.8 ausdrücken.

Das Studium der Kernplasmarelation der infizierten Zellen erfordert eine genaue Kenntnis der Wachstumsvorgänge des Parasiten selbst; die sukzessiven Stadien des Wachstums müssen aus verschiedenen mikroskopischen Bildern zusammengestellt werden. Wir haben die Größe der Oberfläche des durch den Parasiten geführten medianen Längsschnittes als ein Hauptmerkmal genommen zur Zusammenstellung einer Reihe von 15 als nacheinanderfolgend anzuse-

henden Stadien. Eine solche Zusammenstellung erscheint uns als ganz berechtigt, da wir wissen, daß der Parasit als kleiner Sporozoit in die Wirtszelle eintritt und als großes Gebilde dieselbe nachher verläßt; die individuellen Variationen der Wachstumsgeschwindigkeit des Parasiten können keinen sehr wesentlichen Einfluß auf die Zusammenstellung einer solchen Reihe ausüben, umso weniger da wir zur Zusammenstellung solche Stadien genommen haben, die bereits merkliche Unterschiede untereinander aufweisen. Als Anfangsstadium wurde ein eben in die Wirtszelle eingedrungen Sporozoit genommen, der sich erst zu entwickeln beginnt (Fig. 1); am Ende der Reihe steht (Fig. 6) eine erwachsene Gregarine, welche die Grenze ihres intrazellulären Wachstums bereits erreicht hat. Zur besseren Übersicht haben wir die aus der Berechnung der Kernplasmarelation gewonnenen Zahlen graphisch zusammengestellt: auf der horizontalen Koordinatenachse sind (Tafel XXIV) die sukzessiven Stadien nach der Größe des Parasiten als gleiche Abstände geordnet, an der senkrechten Koordinatenachse die Zahlen notiert, die das Verhältnis des Protoplasmas zum Kerne andeuten.

Vorbemerkungen und Ergänzungen früherer Angaben über *Lankesteria ascidiae* Ming. Ein in eine Darmepithelzelle eindringender Sporozoit beginnt sofort (Fig. 1) sich merklich zu vergrößern; er wird bald (Fig. 2) dick und breit und nimmt schnell die Gestalt einer erwachsenen Gregarine an, wobei er jedoch seine kleinen Dimensionen behält. Sein Wachstum schreitet energisch vorwärts (Fig. 3 und 4), so daß er bald zu einem großen, länglich eiförmigen Gebilde wird. Die angegriffene Zelle vergrößert sich in diesen ersten Stadien recht merklich; zuerst wird ihr Kern hypertrophisch (Fig. 2, 3), dann wird auch das Protoplasma zum Wachstum gereizt. Das Volumen der ganzen Wirtszelle vergrößert sich so stark, daß der in ihrem Innern eingeschlossene Parasit bald von einer dicken Plasmaschicht umgeben ist (Fig. 2, 3, 4). Durch rasches Wachstum des Parasiten wird aber die Wirtszelle nachher stark aufgetrieben und ihr Kern zur Seite geschoben; die den Parasiten umgebende Protoplasmaschicht erscheint infolgedessen immer dünner und nur an jenen Stellen, wo sich der Wirtskern befindet, bleibt sie in der Form einer dickeren Anhäufung (Fig. 5, 6). Die Gregarine wächst

immer stärker und erreicht zuletzt (Fig. 6) die Grenze ihres intrazellulären Wachstums; in diesem Stadium wird der Kern der Wirtszelle entweder stark an die Wand der Wirtszelle gepreßt, oder verbleibt, als ein hypertrophisches Gebilde, an einer Seite des Parasiten (Fig. 6). Ein weiteres Wachstum des Parasiten hat ein Zerreißen der Wirtszelle zur Folge; die reife und erwachsene Gregarine bahnt sich den Weg zwischen den Epithelzellen und fällt in das Darmlumen, wo sie entweder sich sekundär an der Darmwand fixiert oder sich zwischen den Falten des Darmes frei bewegt. Eine die Wirtszelle verlassende Gregarine ist sofort zur Einleitung der geschlechtlichen Vorgänge und zu nachheriger Vermehrung befähigt. Die verlassene und stark beschädigte Wirtszelle zerfällt und degeneriert sehr rasch; es entstehen dadurch oft kleine Lücken in der Epithelschichte, doch werden sie rasch durch die sich zusammenschiebenden Nachbarzellen geschlossen.

Wir haben obige Schilderung auf Grund unserer früheren, jetzt wiederholt genau kontrollierten Angaben zusammengestellt; wir wollen aber noch auf einen früher unberücksichtigt gelassenen Punkt aufmerksam machen, nämlich auf das Wachstum des Karyosoms.

Ein in die Wirtszelle eindringender Sporozoit von *Lankesteria ascidiae* besitzt einen kompakten Kern, in dem kein Karyosom zu erkennen ist (Fig. 1). Erst nachdem aus dem Sichelkeime eine länglich-ovale Zelle entstanden ist und nachdem im Kerne sich ein lockeres Chromatingerüst gebildet hat, entsteht das Karyosom durch Zusammenfließen mehrerer Chromatinkörnchen mit einer

TABELLE I.

(Die angegebenen Zahlen entsprechen einer Vergrößerung von  $1150 \times 1$ ).

Figur	Durchmesser des Karyosoms in $\mu\text{m}$	Oberfläche des Karyosoms in $\mu\text{m}^2$	Oberfläche des ganzen Kernes in $\mu\text{m}^2$	Verhältnis der Oberfläche des Karyosoms zu der des Kernes
2	3.4	8	40	1 : 5
3	6.0	28	95	1 : 3.4
4	8.5	53	170	1 : 3.2
5	9.5	70	190	1 : 2.7
6	12.0	103	357	1 : 3.4

weniger färbbaren Substanz. Hand in Hand mit dem Wachstum der Gregarine vergrößert sich auch ihr Karyosom. Wenn wir aber die Durchmesser und die Oberflächen der in Fig. 2—6 gezeichneten Karyosome zusammenstellen (Tabelle Nr. I), so zeigt sich, daß das Karyosom in den ersten Stadien des Wachstums der Gregarine sich rascher entwickelt als in den letzten. Die Oberfläche des Karyosoms vergrößert sich (rund gerechnet) zwischen den Stadien in Fig. 2 und 3 um das Vierfache, zwischen den Stadien 3 und 4 um das Doppelte, zwischen 4 und 5 um die Hälfte, zwischen 5 und 6 nur um ein Viertel. Wenn wir aber auch die Oberflächen des ganzen Kernes auf entsprechenden Stadien mit denen der Karyosome vergleichen, so zeigt sich, daß das Karyosom nur in den allerersten Stadien sich rascher als andere Kernteile entwickelt, nachher aber sein Wachstum ganz gleichmäßig mit dem des ganzen Kernes fortschreitet. Wir wissen aus früheren Untersuchungen, daß das Karyosom bei den Sporozoen verschiedene Bedeutung haben kann; gewöhnlich aber stellt es einen Teil des Kernes, der eine Art von Reservestoff bildet, vor; dieser Teil kann in entsprechendem Momente aktiviert werden. Die obenangeführte quantitative Untersuchung des Wachstums des Karyosoms berechtigt uns zur Annahme, daß bei *Lankesteria ascidia* der aktive, im Chromatingerüste eingeschlossene und der nicht aktivierte, im Karyosom befindliche Teil des Kernes sich gleichzeitig und gleichmäßig während des Wachstums des Tieres entwickeln.

Das Wachstum und die Kernplasmarelation des Parasiten. — Auf Schnittpräparaten aus stark mit *Lankesteria* infizierten Ascidiendärmen sind in den Epithelzellen am häufigsten mittelgroße Parasiten (Fig. 2 bis 4) zu finden, die oft weite Strecken des Darmes durchsetzen; weniger zahlreich sind ganz junge Entwicklungsstadien, und nur vereinzelt findet man große, völlig erwachsene, jedoch noch in den Wirtszellen eingeschlossene Gregarinen. Diese Eigentümlichkeit spricht dafür, daß der Parasit am raschesten in den ersten und in den letzten Entwicklungsstadien wächst. Dementsprechend haben wir bei der Zusammenstellung der 15 typischen Stadien, die zur Berechnung der Kernplasmarelation dienen sollten, mehrere mittelgroße Individuen einer näheren Untersuchung unterzogen und führen die Re-

sultate der Messungen in Tabelle II und in der graphischen Zusammenstellung Nr. I und II an.

TABELLE II.  
(Vergrößerung  $1150 \times 1$ ).

Stadium	Oberfläche der ganzen Gregarine in qmm	Oberfläche ihres Protoplasmas in qmm	Oberfläche ihres Kernes in qmm	Kernplasmarelation der Gregarine	Anmerkung
1	17	12	5	1:2·5	Fig. 1.
2	90	65	25	1:2·6	
3	96	56	40	1:1·4	Fig. 2.
4	140	100	40	1:2·5	
5	160	95	65	1:1·4	
6	172	110	62	1:1·7	
7	180	107	72	1:1·4	
8	220	137	82	1:1·6	
9	410	315	95	1:3·3	Fig. 3.
10	480	345	135	1:2·5	
11	965	722	242	1:2·8	
12	1212	1042	170	1:6·1	Fig. 4.
13	1707	1502	205	1:7·2	
14	1937	1747	190	1:9·1	Fig. 5.
15	3757	3400	357	1:9·6	Fig. 6.

Aus der obigen Zusammenstellung zeigt sich zunächst, daß der in die Wirtszelle eindringende Sporozoit sich sofort nach seinem Eindringen bedeutend vergrößert (Stadium 1 bis 2), wobei jedoch alle seine Teile gleichmäßig an Masse zunehmen und seine Kernplasmarelation nicht geändert wird. Es liegt die Vermutung nahe, daß diese Vergrößerung auf Kosten der Wasseranziehung geschieht.

Nachher tritt eine Periode im Leben der Gregarine ein, in der sich ihr Kern viel stärker entwickelt als das Protoplasma; zwischen den Stadien 2 bis 8 wächst die Oberfläche des Kernes mehr als um das Dreifache, während das Protoplasma sich nur etwa um das Doppelte vergrößert. Dieser Zustand spiegelt sich am besten in der Kernplasmarelation ab (Graphische Zusammenstellung Nr. II).

In den allerersten Entwicklungsstufen ist dieselbe gleich 1:2·5 (Stadium 1 und 2); nachher verschiebt sich dieses Verhältnis zu Gunsten des Kernes und beträgt in mehreren Stadien nur 1:1·4 (Stadium 3, 5, 7), was auf eine sehr starke relative Vermehrung der Kernsubstanz hinweist. Sobald aber dieser Überschuß an Kernsubstanz erreicht wird, beginnt ein rasches Wachstum des Protoplasmas, welches so intensiv gebildet wird, daß sich während der Stadien 9 bis 15 die Oberfläche seines Längsschnittes ungefähr zehnfach vergrößert.

Der Kern des Parasiten wächst auch beträchtlich, jedoch nicht in solchem Grade wie das Protoplasma, da sich seine Längsschnittsoberfläche während derselben Stadien (9 bis 15) nur um das Vierfache vergrößert. Dementsprechend wird die Kernplasmarelation der Gregarine in dieser zweiten Lebensperiode stark zu Gunsten des Protoplasmas verschoben, so daß sie in den letzten Stadien nur 1:9·6 beträgt; mit einem solchen Überschuß an Protoplasma verläßt der erwachsene Parasit die Wirtszelle.

Wir wollen in Anbetracht der obenangeführten Tatsache nochmals bemerken, daß eine völlig erwachsene, aus der Wirtszelle befreite Gregarine zur sofortigen geschlechtlichen Vermehrung befähigt ist; dieser Prozeß führt zur Bildung zahlreicher Sporozoite, in denen aber die Kernplasmarelation durchschnittlich 1:2·5 beträgt. Eine erwachsene Gregarine stellt demnach eine Zelle dar, die in mancher Hinsicht an erwachsene und reife Eizellen der Metazoen erinnert. In den reifen Eizellen ist bekanntlich die Kernplasmarelation stark zu Gunsten des Protoplasmas verschoben; durch Furchung und nachträgliches Anwachsen der Kernmasse auf Kosten des Protoplasmas wird die Kernplasmarelation so lange geregelt, bis ein für jede Art der Tiere und der Zellen charakteristisches Verhältnis zwischen beiden Zellteilen erreicht wird. Diese Umregulierung der Kernplasmarelation wird als einer der wichtigsten Vorgänge angesehen, die sich während der Furchung abspielen (Boveri, Loeb, Godlewski u. a. A.). Ein direkter Vergleich zwischen der Furchung und der Bildung der Sporozoite läßt sich nicht durchführen; eine Analogie besteht nur darin, daß aus den großen, plasmareichen und kernarmen Gregarinen eine große Anzahl von kleinen aber kernreicheren Sporozoiten entsteht. — Ein in der Wirtszelle wachsender Parasit erinnert oft an eine sich im Follikel oder mittels Nährzellen entwickelnde Eizelle (z. B. *Caryotropha*); jetzt

sehen wir, daß auch die Kernplasmarelation und der Wechsel derselben bei weiterer Entwicklung des Parasiten viele Analogien mit entsprechenden Stadien der Entwicklung einer Eizelle aufweist.

Wir haben bereits oben betont, daß die Periode des schnellen Wachstums mit der Verschiebung der Kernplasmarelation zu Gunsten des Kernes beginnt. In dieser Hinsicht stehen unsere Beobachtungen in vollem Einklang mit denen von R. Hertwig, Kasanzew und Popof, die an Heliozoen und Infusorien gezeigt haben, daß ein Wachstum des Kernes eine Vergrößerung der Quantität des Protoplasmas herbeiführt. In den wachsenden *Lankesterien* wird aber bald so viel Protoplasma gebildet, daß die Kernplasmarelation zu Ungunsten des Kernes verschoben wird; ein solcher Zustand übermäßiger Plasmaproduktion dauert längere Zeit. Die Ursache eines solchen Vorganges läßt sich nur durch die parasitäre Lebensweise der Gregarine erklären; wir wollen also zunächst die in den Wirtszellen infolge des Parasiten eintretenden Veränderungen näher besprechen.

Wachstum und Kernplasmarelation der Wirtszelle. Wir haben bereits oben erwähnt, daß eine von *Lankesteria ascidia* befallene Zelle stark zu wachsen beginnt. Der Parasit wird infolge der Hypertrophie der Wirtszelle von einer dicken plasmatischen Schicht umgeben; in späteren Stadien wird jedoch die Wirtszelle sehr stark von dem immer wachsenden Eindringling aufgebaucht, so daß die ihn umgebende Plasmaschicht immer dünner erscheint. Man gewinnt den Eindruck, als wenn der Leib der Wirtszelle immer mehr verbraucht würde; mehrere Autoren und auch wir selbst haben diese Stadien als diejenigen der Atrophie der Wirtszelle bezeichnet. Genaue Messungen der infizierten Zellen führen uns aber zu einem anderen Schluß (Tabelle III und graphische Zusammenstellung III. Diese Reihe von 15 Stadien entspricht derjenigen der Tabelle II).

Wenn wir das Wachstum der gesamten Oberfläche der Wirtszelle betrachten (Taf. III), sehen wir, daß dieselbe sich nicht proportionell zum Wachstum des Parasiten vergrößert. In der ersten Entwicklungsperiode des Parasiten (Stadium 2 bis 8) sind bedeutende Schwankungen in der Größe der Wirtszelle sichtbar; dieselben sind aber zum Teil darauf zurückzuführen, daß die individuelle Variation der Reaktion der Wirtszelle

TABELLE III.  
(Vergrößerung 1150 × 1).

Stadium	Oberfläche des Protopl. der Wirtszelle in qmm	Oberfl. des Kernes der Wirtszelle in qmm	Gesamtoberfläche der Wirtszelle in qmm	Kernplasma-rel. der Wirtszelle	Anmerkung
1	392	45	437	1:8.2	Fig. 1
2	660	90	750	1:7.0	
3	345	82	427	1:3.9	Fig. 2
4	685	102	787	1:5.3	
5	637	80	717	1:7.9	
6	275	75	370	1:3.6	
7	432	70	502	1:6.1	
8	290	62	352	1:4.6	
9	375	62	437	1:6.0	Fig. 3
10	367	82	449	1:4.4	
11	450	60	510	1:7.9	
12	485	92	577	1:5.2	Fig. 4
13	828	77	1006	1:4.6	
14	370	65	435	1:5.6	Fig. 5
15	1292	267	1560	1:4.8	Fig. 6

infolge der Infektion in den ersten Stadien stärker ausgeprägt ist als in den späteren. In dieser ersten Periode vergrößert sich die Masse der Wirtszelle, durchschnittlich genommen, nicht sehr beträchtlich, obwohl der Parasit in ihrem Innern in stetem Wachstum begriffen ist. Sobald wir aber in denselben Stadien nicht die Wirtszelle allein, sondern die Zelle mit dem Parasiten zusammen auf ihre Gesamtoberfläche hin prüfen, so ergibt sich, daß ein stetes Wachstum des ganzen Systems: „Parasit + Wirtszelle“ zustande kommt. Bei Betrachtung der mikroskopischen Präparate sieht man auch, daß statt der kleinen, schlanken Zellen dickere und größere Gebilde die Epithelschicht durchsetzen. Daraus ergibt sich der Schluß, daß namentlich in den ersten Entwicklungsperioden der Parasit die Wirtszelle aufbläht, wobei ihr Protoplasma verlagert, die Quantität des Zelleibes jedoch nicht sehr stark vergrößert wird.

Die einzelnen Teile der Wirtszelle verhalten sich in dieser

ersten Periode recht charakteristisch. An dem Protoplasma derselben ist keine beträchtliche Vergrößerung der Längsschnittsoberfläche zu konstatieren (Stadium 1 bis 8); der Wirtskern dagegen zeigt ein anderes Verhalten. Vom Stadium 1 bis 8 ist immer eine sehr wesentliche, manchmal sogar starke Zunahme seiner Längsschnittsoberfläche sichtbar. Eine Hypertrophie des Kernes ist also für diese ersten Stadien der Reaktion der Wirtszelle charakteristisch.

Nach dieser ersten Periode kommt eine weitere Reaktion der Wirtszelle zustande; vom Stadium 9 angefangen, sehen wir eine ständige Zunahme der gesamten Längsschnittsoberfläche, die auf das Wachstum des Protoplasmas zurückzuführen ist. Der Kern der Wirtszelle vergrößert sich auch in dieser zweiten Periode, jedoch nicht proportionell zum Wachstum des Protoplasmas. Sehr interessant ist die Tatsache, daß der stark an die Wand der Wirtszelle gepreßte Kern, der scheinbar in Degeneration begriffen sein soll und nur als ein sichelförmiges Gebilde sichtbar ist, dennoch (Fig. 5) keine kleinere Durchschnittsoberfläche aufweist als manche hypertrophierten Kerne aus der ersten Entwicklungsperiode (Stadium 14). Daraus ergibt sich, daß die Zellen der epithelialen Darmschichte bei *Ciona intestinalis*, die mit *Lankesteria ascidiae* infiziert worden sind, bis zu den letzten Stadien der Entwicklung des intrazellulären Parasiten ihr Wachstumsvermögen behalten. Die von uns in früheren Mitteilungen beschriebene Degeneration erweist sich auf Grund quantitativer Untersuchung nur als scheinbar.

Obwohl die Wirtszelle bis zu den letzten Stadien der Entwicklung des Parasiten wächst, so ist doch ihr Wachstum nicht so rasch wie das des Eindringlings; es muß also dazu kommen, daß die plasmatische, den Parasiten umgebende Schicht immer dünner erscheint und schließlich zum Bersten gebracht wird; erst dann, nach der so starken, mechanischen Beschädigung der Wirtszelle findet der Zerfall statt.

Die obige Schilderung bezieht sich natürlicherweise nur auf *Lankesteria ascidiae*; es wäre aber noch zu untersuchen, ob auch in anderen Fällen der durch den Parasiten verursachten Hypertrophie mit nachfolgender Atrophie der Zellen auch nicht derselbe Sachverhalt vorliegt wie in unserem Falle. Wir glauben, daß sogar

in solchen Fällen, in denen die Wirtszelle sich in eine lamellöse, den Parasiten umgebende Hülle verwandelt (*Aggregata* — nach Moroff), doch nicht von einer Degeneration und Atrophie, sondern eher von Umwandlung und Funktionswechsel der Zelle zu reden wäre.

Die bis zu den letzten Stadien erhaltene Wachstumsfähigkeit der Wirtszellen hat einen großen Einfluß auf die pathogene Bedeutung der *Lankesteria*. Dieser Parasit fixiert sich im Epithel des Wirtstieres gewöhnlich auf diese Weise, daß er in großer Menge gewisse Darmteile durchsetzt, während andere von den Eindringlingen frei bleiben. Diese Strecken der starken Infektion, in denen die große Mehrzahl der Zellen deformiert wird, bleiben trotzdem im ununter-

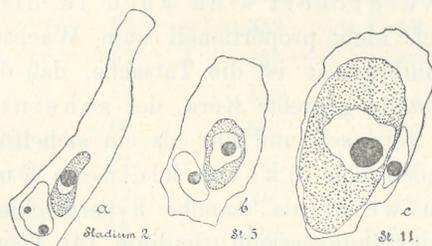


Fig. a, b, c. (Vergr. 575 × 1).

brochenen Zusammenhänge mit dem Rest der Darmbekleidung; die Darmfunktion scheint gar nicht gestört zu werden. Die infizierten, jedoch trotzdem immer wachsenden Epithelzellen bilden eine ebenso gute und lebenskräftige Darmbekleidung wie die intakten; sie sind auch ebenso widerstandsfähig gegen die Wirkung der verdauenden Säfte wie die normalen Zellen; die pathogene Bedeutung der *Lankesterien* wird durch diesem Umstand stark herabgesetzt.

Wenn wir jetzt die Kernplasmarelation der Wirtszelle (Tab. III und graphische Zusammenstellung III) betrachten, sehen wir, daß sich dieselbe, entsprechend der Hypertrophie des Kernes sehr merklich zu Gunsten des Kernes verschiebt (Stadium 3, 4, 6 bis 10, 12 bis 15). Nur ausnahmsweise (Stadium 2, 3, 11 — Textfig. a, b und c) weicht sie nicht von der normalen Zellen ab, was auf eine individuelle Beschaffenheit der betreffenden Zellen zurückzuführen ist. *Lankesteria ascidia*e verursacht also in den Wirtszellen eine Veränderung der Kernplasmarelation,

indem sich die Quantität der Kernsubstanz relativ stark vergrößert.

Wir wissen aus vielen neueren Untersuchungen (z. B. von R. Hertwig, Wallengren u. a.), daß eine relative Zunahme der Kernsubstanz infolge verschiedener Ursachen zustande kommen kann; energische Zellfunktion, Hungerzustand oder physiologische Degeneration können sich in einer relativen Vergrößerung der Kernsubstanz äußern. Es fragt sich nun, welcher von den zitierten Faktoren die Zunahme der Kernsubstanz bei den infizierten Zellen bewirkt?

Die physiologische Degeneration können wir wohl aus der Betrachtung ausschließen; wir finden in dem Verlauf der Infektion keine Momente, die eine physiologische Degeneration bewirken könnten.

Daß die infizierten Zellen in einen Hungerzustand verfallen, erscheint sehr plausibel; Schaudinn und Léger haben es schon ausgesprochen, daß der Parasit die infizierte Zelle ausnützt, indem er die Produkte ihrer Tätigkeit für sich in Anspruch nimmt; Léger glaubt sogar, daß manche Parasiten die für die Wirtszellen notwendige Nahrungszufuhr abschneiden können. — Wenn wir aber die Bedingungen, in denen sich eine infizierte Zelle bei *Ciona* entwickeln muß, in Betracht ziehen, zeigt sich, daß dieselben nicht für die Annahme des Hungerzustandes, sondern gegen eine solche sprechen. Die infizierten Zellen werden hier dick und breit; sie werden, wie wir es bereits früher beschrieben haben, unter die Epithelschichte geschoben und vom Blutstrom reichlich bespült. Eine reichliche Nahrungszufuhr sowohl für die Zelle als auch für den Parasiten findet bekanntlich statt. Dabei müssen wir noch betonen, daß sich die Kernplasmarelation der Wirtszelle bereits in jenem Stadium zu Gunsten des Kernes verschiebt, wenn der Parasit noch klein ist und langsam wächst; es ist also nicht anzunehmen, daß er gerade in solchen Stadien viel Substanz der Wirtszelle abnehme und dadurch den Hungerzustand hervorrufe.

Es bleibt also noch die dritte Möglichkeit zu erwägen, nämlich, daß die Verschiebung der Kernplasmarelation der Wirtszelle zu Gunsten des Kernes auf eine Zunahme des funktionellen Stoffwechsels hindeute. Eine solche Zunahme könnte auf zweierlei Weise gedeutet werden: man könnte annehmen, daß es sich um rascheren Stoffwechsel im Zusammenhang mit dem übermäßigen

Wachstum der Wirtszelle selbst handle; es wäre aber auch die Möglichkeit zu erwägen, daß die Wirtszelle für den Parasiten arbeite und sowohl ihren eigenen Bedarf an Nahrungstoffen als auch den des Parasiten zu decken habe.

In den infizierten Darmzellen der *Ciona* ist das Wachstum viel rascher und energischer als in den intakten; die letzteren finden sich an der Grenze ihres Wachstums im Momente der vollständigen Darmausbildung und vergrößern sich bei ausgereiften Tieren nur sehr wenig, was durch den Vergleich der aus jungen und alten Ascidien angefertigten Präparate leicht zu konstatieren ist. Das Eindringen des Parasiten beschleunigt diejenigen Prozesse, die zur Bildung neuer Mengen lebender Substanz führen; die Assimilation muß vor allem gesteigert werden und diesen Vorgängen verdankt die Wirtszelle ihr Wachstumsvermögen. Die Verschiebung der Kernplasmarelation zu Gunsten des Kernes könnte mit ebendiesen Prozessen in Beziehung gebracht werden.

Jetzt müssen wir aber fragen, warum sich diese Verschiebung der Kernplasmarelation bis zu den letzten Stadien der Entwicklung des Parasiten in der Wirtszelle vorfindet? Die Zunahme der Kernsubstanz soll doch zu einer entsprechenden Zunahme des Protoplasmas führen, so lange, bis die Kernplasmarelation zur ursprünglichen Norm zurückgekehrt ist. Die Vermutung liegt aber nahe, daß der Parasit (so wie es Schaudinn glaubt) das Anwachsen des Protoplasmas der Wirtszelle verhindert, indem er Stoffe, die für das Wachstum der Zelle bestimmt waren, für sich selbst abnimmt.

Das Wachstum des Parasiten ist viel rascher und energischer als dasjenige der Wirtszelle, es muß also einen entsprechend raschen Stoffwechsel erfordern; wir wissen aber, daß der Parasit gerade zur Zeit, wo er am schnellsten wächst, verhältnismäßig wenig Kernsubstanz besitzt und daß dieser Umstand nicht auf einen energischen Stoffwechsel hindeutet. Um diesen Widerspruch zu erklären, müssen wir die beiden Gebilde, d. i. den Parasiten und die Wirtszelle zusammen als ein Ganzes und als ein in sich geschlossenes System betrachten.

Wir haben wiederum in Tabelle IV und in der graphischen Zusammenstellung Nr. IV die gemeinsame Kernplasmarelation des Systems: (*Parasit + Wirtszelle*) in 15 dem sukzessiven Wachstum des Parasiten entsprechenden Stadien zusammengestellt.

TABELLE IV.

Stadium	Kernplasmarelation des Parasiten und der Wirtszelle zusammen
1	1 : 7·6
2	1 : 6·0
3	1 : 3·1
4	1 : 4·6
5	1 : 5·0
6	1 : 2·7
7	1 : 2·0
8	1 : 2·9
9	1 : 4·2
10	1 : 3·2
11	1 : 3·7
12	1 : 5·8
13	1 : 6·0
14	1 : 8·3
15	1 : 7·4

Aus der obigen Zusammenstellung ersehen wir, daß die Kernplasmarelation sofort nach dem Eindringen des Parasiten sehr stark zu Gunsten des Kernes verschoben wird, und zwar ist diese Verschiebung viel stärker als in den beiden, jedoch separat genommenen Komponenten des Systems (*Parasit + Wirtszelle*) (Stadium 1 bis 7). Durch die Vergrößerung der Kernmasse werden günstige Bedingungen für das Wachstum des Protoplasmas geschaffen, welches auch wirklich bis zum Ende der intrazellulären Entwicklung des Parasiten fort dauert. Infolgedessen kehrt aber langsam die Kernplasmarelation des ganzen Systemes zum ursprünglichen Zustande zurück, so daß sie sich in den letzten Stadien ungefähr auf derselben Stufe befindet, wie bei intakten Darmzellen (Stadium 13 bis 15) oder wenigstens wie im Momente des ersten Eindringens des Sporozoiten in die Wirtszelle.

Diese „Umregulierung“ der Kernplasmarelation des gemeinsamen Systems macht uns einige Eigentümlichkeiten aus dem Leben der *Lankesteria* verständlich. Wir haben schon oben betont, daß eine sich intrazellulär entwickelnde Gregarine im erwachsenen

Zustande sehr viel Protoplasma im Verhältnis zu der relativ kleinen Kernmasse besitzt. Wenn wir aber dieses Tier nur als einen Teil des Systems: (*Parasit + Wirtszelle*) betrachten, sehen wir, daß der größeren Quantität seines Protoplasmas nicht nur sein eigener Kern, sondern auch derjenige der Wirtszelle entspricht. Die mit dem hypertrophischen Kerne versehene Wirtszelle findet im Protoplasma des Parasiten ein Gegengewicht für ihre übermäßig vermehrte Kernsubstanz. Diese Wechselbeziehung erklärt auch den Umstand, daß die Gregarine trotz dem Überschuß an eigenem Protoplasma, ohne sich zu teilen, sich lange Zeit in der Wirtszelle zu entwickeln vermag; sobald sie jedoch die Wirtszelle verläßt, beginnen bei ihr die sexuellen Vorgänge, die wiederum zur Umregulierung ihrer eigenen Kernplasmarelation führen.

Die gemeinschaftlich in dem Parasiten und in der Wirtszelle verlaufende Regulierung der Kernplasmarelation führt uns zu dem Schluß, daß der Stoffwechsel der Gregarine und der infizierten Zelle auch gemeinschaftlich verläuft. Darin findet sich eine Bestätigung unserer auf Grund der Untersuchung von *Caryotropha mesnili* ausgesprochenen Meinung, daß die Stoffwechsellvorgänge des intrazellulären Parasiten eng denjenigen der Wirtszelle angepaßt sind und mit denselben gemeinschaftlich verlaufen.

Die Veränderungen der Kernplasmarelation während der Entwicklung des intrazellulären Parasiten haben auch eine gewisse Bedeutung für die Beurteilung der Genese der malignen Neubildungen. Es ist bekannt, daß die malignen Geschwülste von manchen Forschern als Folgen einer Infektion durch intrazelluläre Parasiten angesehen wurden. Bis jetzt ist auch die Theorie der parasitären Entstehung der krebsartigen Geschwülste nicht gänzlich widerlegt worden; der Grund dafür ist darin zu suchen, daß manche Parasiten wirklich solche Veränderungen bei den Zellen und in den Geweben hervorrufen können, welche viele Merkmale der malignen Neubildungen an sich tragen.

Wenn wir die malignen Neubildungen als durch Parasiten hervorgerufene Veränderungen der Gewebe auffassen wollen, so müssen wir zuerst konstatieren, daß sich die Kernplasmarelation der Geschwulstzellen ähnlich verhält wie in den wirklich von den Para-

siten infizierten Zellen. Leider fehlen bis jetzt genaue Untersuchungen in dieser Hinsicht; nur in der Abhandlung von E. Godlewski jun. finden wir einige diesbezügliche Bemerkungen. Der genannte Verfasser kommt auf Grund der Zeichnungen anderer Autoren zu dem Schluß, daß die Zellen der Geschwülste sich ähnlich verhalten wie diejenigen der Regenerate. Die letztgenannten aber zeichnen sich dadurch aus, daß bei ihnen die Kernplasmarelation zu Gunsten des Protoplasmas verschoben ist, ebenso wie bei den embryonalen Zellen.

Auf Grund unserer Untersuchungen haben wir gezeigt, daß die durch den Parasiten veränderte Zelle ihre Kernplasmarelation zu Gunsten des Kernes verschoben hat; ein Vergleich der von Godlewski besprochenen Geschwulstzellen mit den von uns jetzt beschriebenen zeigt, daß diese beiden Zellenarten sich in bezug auf ihre Kernplasmarelation diametral verschieden verhalten.

### Literatur-Verzeichnis.

1. Boveri T. Zellstudien V. Jena, 1905.
2. Brasil L. Documents sur quelques Sporozoaires d'Annélides. Arch. f. Protistk. XVI, 1909.
3. Doflein. Lehrbuch der Protozoenkunde. Jena, 1909.
4. Dogiel V. Beiträge zur Kenntnis der Gregarinen. Arch. f. Protistk. XX, 1910.
5. Gerasimoff. Die Abhängigkeit der Größe der Zelle von der Menge ihrer Kernmasse. Zeitschr. f. allg. Phys. I, 1901.
6. Godlewski E. jun. Plasma und Kernsubstanz in der ....Entwicklung der Echiniden. Arch. f. Entw.-Mech. XXVI, 1908.
7. Derselbe. Plasma und Kernsubstanz im Epithelgewebe bei der Regeneration der Amphibien. Arch. f. Entw.-Mech. XXX, 2, 1910.
8. Hertwig R. Über Korrelation von Zell- und Kerngröße. Biol. Zentralblatt. XXIII, 1900.
9. Loeb J. Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen. Leipzig 1906.
10. Moroff T. Die bei den Cephalopoden vorkommenden Aggregataarten. Arch. f. Protistk. XI, 1908.
11. Pfeffer E. Gregarinen im Darm der Larve von *Tenebrio molitor*. Arch. f. Protistk. XIX, 1910.
12. Porter A. *Merogregarina amaroucii*. Arch. f. Protistk. XV, 1909.
13. Schaudinn F. Unters. über Generationswechsel der Coccidien. Zool. Jahrb. XIII, 1900.
14. Léger L. et Duboscq. Les grégarines et l'épithélium intestinale. Arch. f. Protistk. IV, 1904.

15. Siedlecki M. Contribution à l'étude des changements cellulaires... Archives d'anat. micr. IV. 1901.
16. Derselbe. Über die geschlechtl. Vermehrung der *Monocystis ascidiae*. Bull. intern. de l'Acad. des Sc. Cracovie 1899.
17. Derselbe. Über die Bedeutung des Karyosoms. Ebenda 1905.
18. Derselbe. Über die Struktur und Lebensgeschichte von *Caryotropha*... Ebenda 1907.
19. Wallengren H. Inanitionserscheinungen der Zelle. Zeitschr. f. all. Phys. I. 1901.

---

### Figurenerklärung.

Alle Figuren sind bei gleicher Vergrößerung  $1150 \times 1$  mittels eines Abbé'schen Zeichenapparates entworfen. Sie stellen die sukzessiven Entwicklungsstadien der in die Darmepithelzelle von *Ciona intestinalis* eindringenden *Lankesteria ascidiae* Ming. Nur die Konturen der Zellen sowie ihrer Kerne und Karyosome wurden genau gezeichnet.

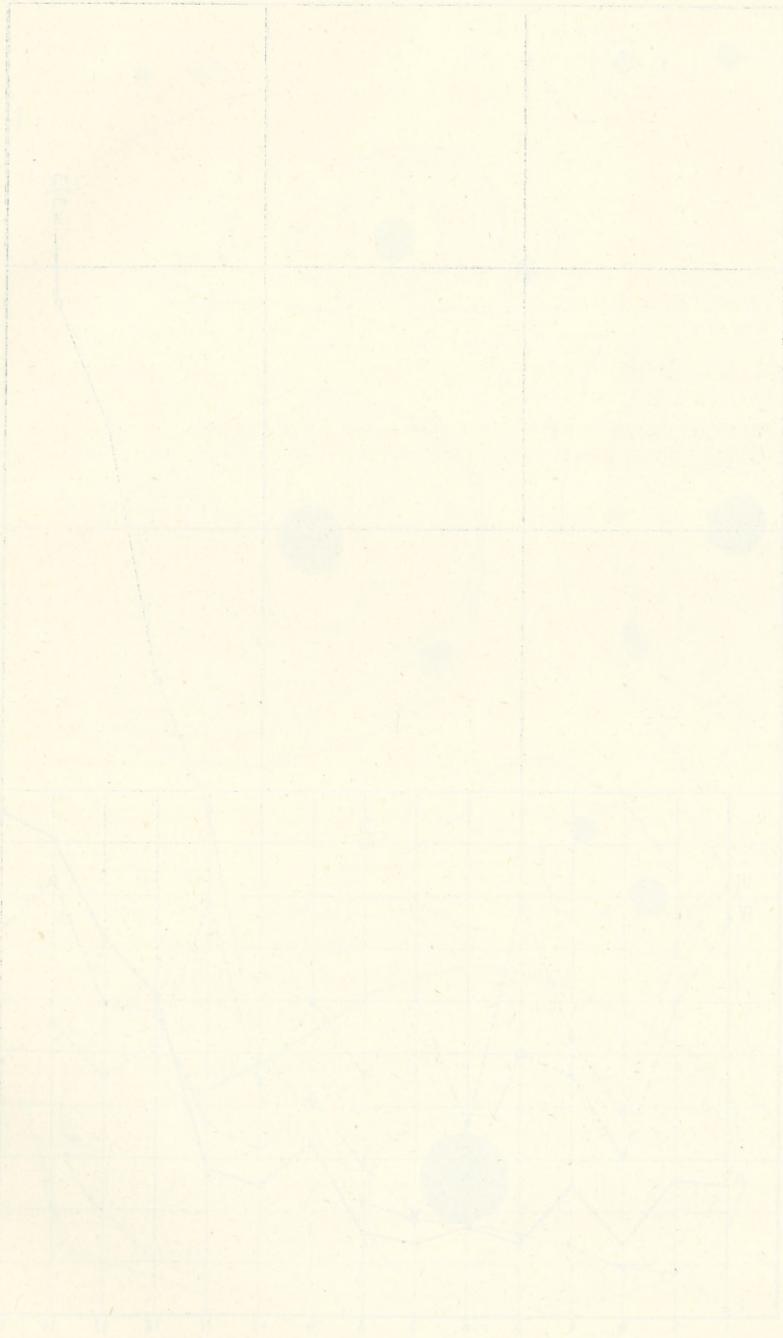
Fig. 1. Ein eben in die Wirtszelle eingedrungener Sporozoit.

Fig. 2 bis 5. Wachstum des Parasiten.

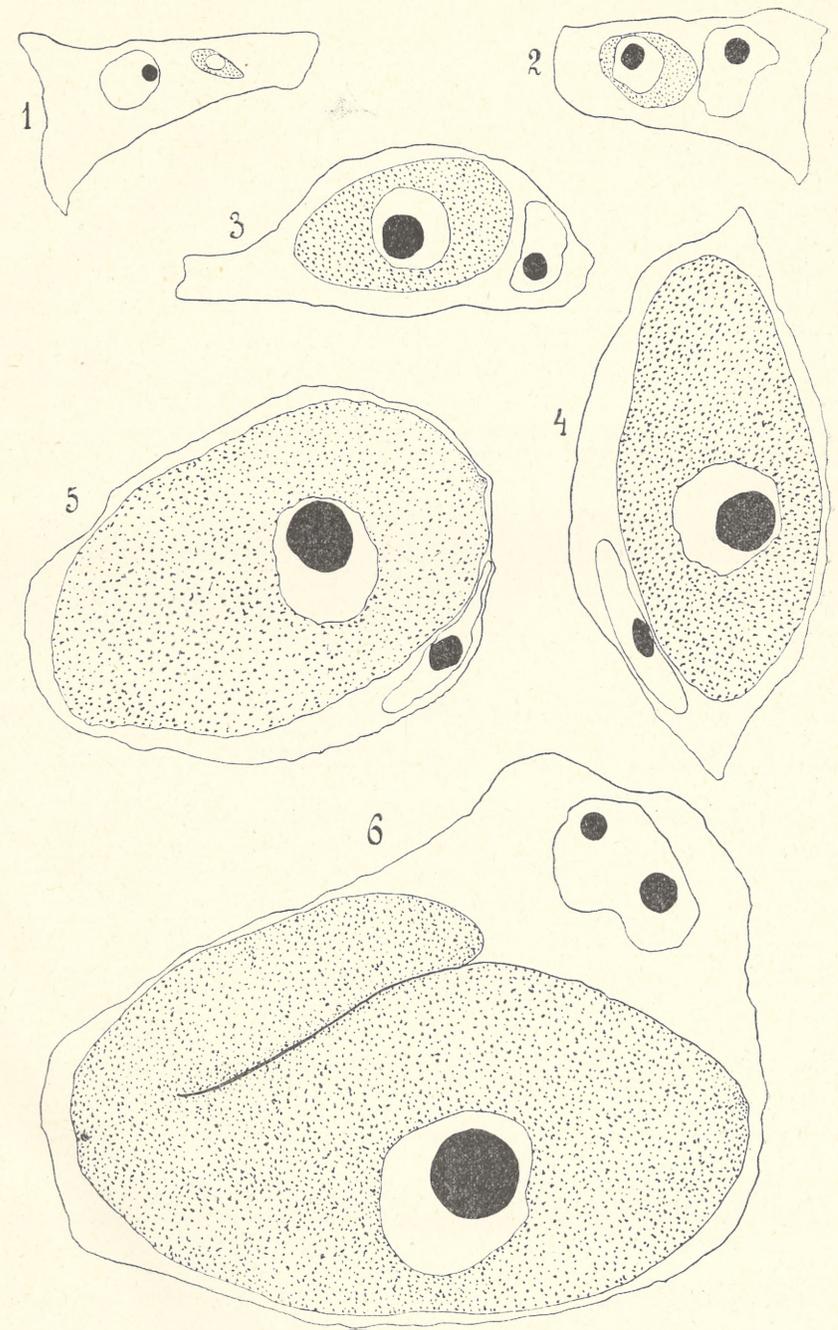
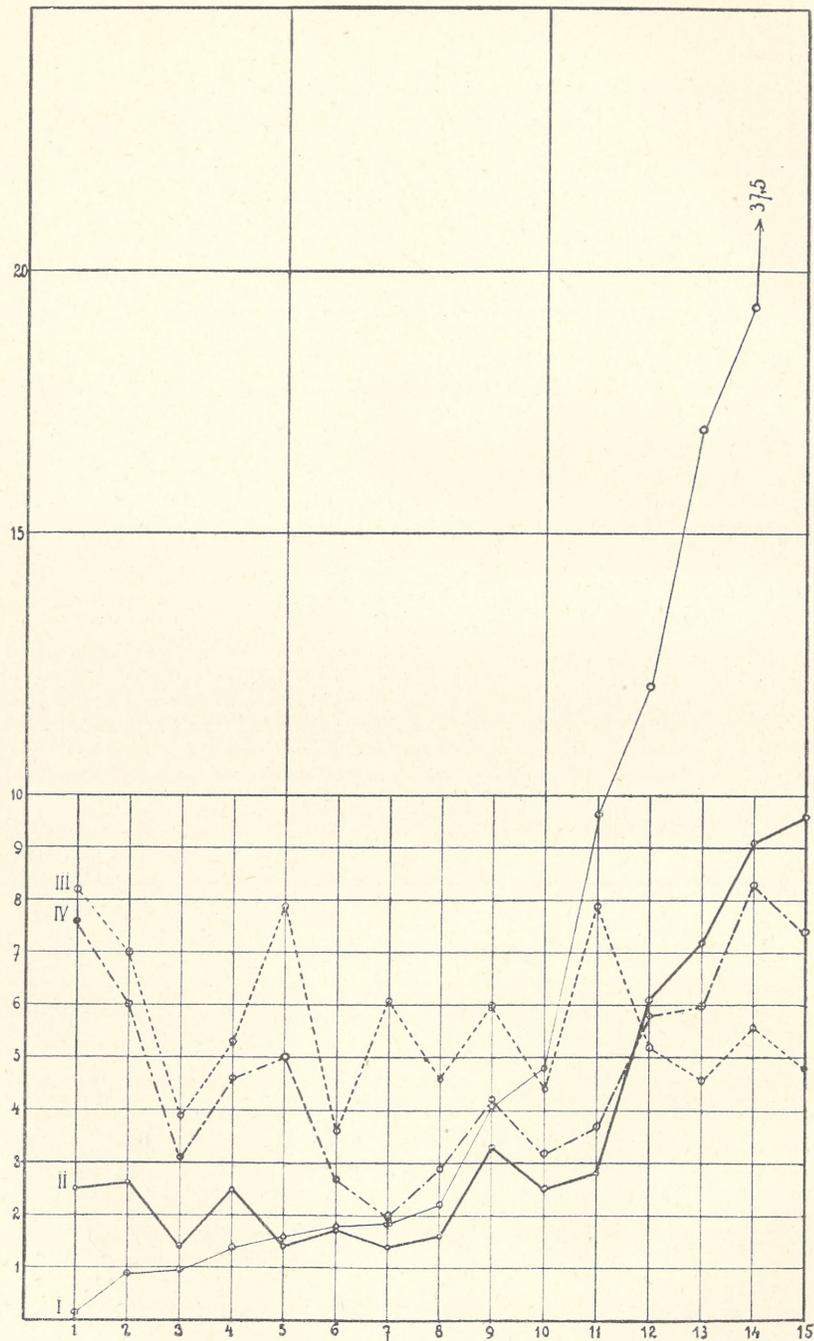
Fig. 6. Eine reife Gregarine in einer hypertrophierten Zelle.

Die Erklärung der graphischen Zusammenstellungen No I bis IV befindet sich im Text.

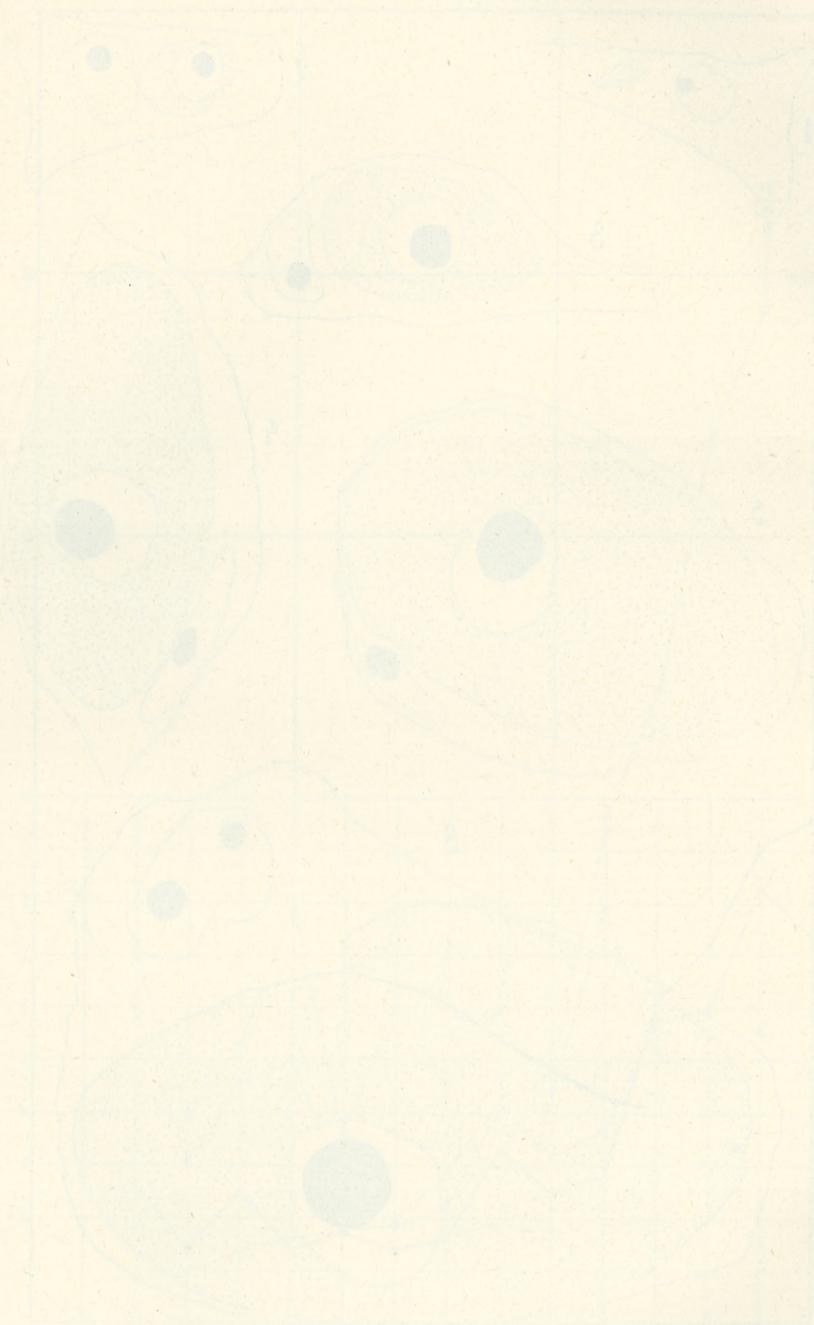
---



Wykres 1



M. Siedlecki.



*Chlamydomonas reinhardtii*

*Przyczynek do znajomości glonów planktonowych. — Beitrag zur Kenntnis der Planktonalgen.*

Note

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

présentée par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 3 Juillet 1911.

Von Herrn Dr. B. Niklewski erhielt ich im Jahre 1910 reichliche Planktonproben aus den Seen des Großfürstentums Posen. Sie erhielten zahlreiche, hübsche Planktonalgen wie:

*Attheya Zachariasi*, *Centronella Reichelti*, *Hofmania appendiculata*, *Lagerheimia genevensis* und *L. vratislaviensis*, *Crucigenia Lauterbornei*, *Schroederia setigera* u. v. a. Die genauere Liste werde ich an anderer Stelle veröffentlichen<sup>1)</sup>. Ich gebe jetzt nur die Diagnosen von vier neuen Formen:

*Dinobryon cylindricum* Imhof v. *curtum* mihi.

Pars anterior cylindrica, 15—16  $\mu$  lg., 8—10  $\mu$  lt., fortiter undulata, ad ostium levissime coarctata. Pars posterior conica, paulo obliqua, 6—8  $\mu$  longa, ad basim coni convexitas insigniter prominens. Cellulae solitariae, in colonias non consociatae.

Lebt einzeln im Plankton des Gopło-Sees. Kolonien sind mir noch unbekannt.

*Closteriopsis fusiformis* mihi.

Cellulae singulae fusiformes, sensim attenuatae, acutae, rectae vel levissime curvatae; chlorophora 3—10 pyrenoidis praedita.

Im Plankton des kleinen Teiches bei Inowrocław.

<sup>1)</sup> J. Wołoszyńska: Glony planktonowe stawów polskich. (Rozprawy Wydziału matematyczno-przyrodniczego Akademii Umiejętności, Bd. 51 B).

*Rhaphidium polymorphum* Fres. v. *mirabile* mihi.

Cellulae solitariae, semilunares, 4–6  $\mu$  lt., ad 50  $\mu$  longae, laete virides. Sporae 10  $\mu$  lg., 6  $\mu$  lt.

Propagatio per sporas vel per divisionem cellularum.

Kleiner Teich bei Inowrocław.

*Oscillatoria planctonica* mihi.

Fila solitaria, recta vel leviter curvata, ad septa non coarctata, 2–3  $\mu$  lt., dilute caerulea; cellulae longiores quam latiores, in medio vacuolâ lucidâ magnâ ornatae. *Oscillatoriae Lauterbornei* Schmidle similis.

Im Plankton des Teiches in Ostrówce. Wasserblüte bildend.

*Podstawy fizyologiczne elektrokardjografii. — Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie.*

Mémoire

de M. M. EIGER,

présenté par M. N. Cybulski m. t. dans la séance du 3 Juillet 1911.

(Planches XXV—XXXI).

I.

**Die grundsätzliche Form der elektrokardiographischen Kurve und die Erklärung der Entstehung der einzelnen Zacken.**

Obwohl schon im Jahre 1856 Kölliker und Müller das Vorhandensein der elektrischen Ströme in dem schlagenden Herzen des Frosches bewiesen haben und Marey im J. 1876 als erster die elektrokardiographische Kurve des Frosches und der Schildkröte mittels des Kapillarelektrometers Lippmann's erhielt, so beginnt doch die wirkliche Entwicklung der Elektrokardiographie eigentlich erst mit der Einführung des Einthoven'schen Saitengalvanometers.

Ihren Aufschwung verdankt die Elektrokardiographie der Entwicklung der Elektrophysiologie der Muskeln und der Elektrochemie. Durch die Untersuchungen von Cybulski und von Bernstein wurde die Unzulänglichkeit der bisherigen Hermann'schen Alterationstheorie erwiesen.

Cybulski behauptet, daß die elektrischen Erscheinungen in Muskeln in engem Zusammenhange mit dem Stoffwechsel stehen. Wir wissen jetzt, daß die Ströme ihre Quelle in den anabolischen und katabolischen Prozessen der lebendigen Muskelsubstanz finden, daß während der beiden Prozesse neue Stoffe entstehen, welche bei der Diffusion und Osmose ionisiert werden, und daß sie auf diese Weise die Potenzialdifferenzen und so die Entstehung

der Ströme verursachen. Diese Anschauung der allgemeinen Elektrophysiologie hat Cybulski auf die Elektrokardiographie angewendet:

„Auf Grund der bisher angestellten Beobachtungen an Kardiogrammen, die zum Teil direkt am Herzen, zum Teil indirekt durch Stromableitung von den Extremitäten beim Hund und beim Menschen erhalten wurden, gewinnt nach meiner Ansicht die folgende Hypothese an Wahrscheinlichkeit (Gaskell, Fano): In jedem Molekel des lebenden Protoplasmas spielen sich bekanntlich fortwährend gleichzeitig zwei Prozesse ab: Assimilation und Dissimilation, welche von englischen Forschern als anabolisch und katabolisch bezeichnet werden. Jeder katabolische Prozeß wird begleitet und findet seinen Ausdruck in einer elektrischen Erscheinung, welche in einer Potentialabnahme derjenigen Molekeln besteht, wo sich der katabolische Prozeß abspielt. Es handelt sich um einen Prozeß von nahezu explosiver Beschaffenheit, und es wird dadurch das Material für die Erscheinung vorbereitet, die wir als Tätigkeit des Gewebes zu bezeichnen pflegen. Wenn der anabolische Zustand die Oberhand gewinnt, dann kommt im Gegenteil die Positivität, resp. eine Zunahme des Potentials zum Ausdruck. Durch die Annahme dieser Hypothese können wir zum Verständnis jeder elektrokardiographischen Kurve gelangen, wenigstens unter normalen Bedingungen“<sup>1)</sup>.

Die bisherigen Erklärungen der einzelnen Zacken der elektrokardiographischen Kurven sind unzulänglich, denn sie berücksichtigen nicht die wirkliche Sachlage.

Einthoven glaubt, daß die Zacke *R* der rechten Kammer und die Zacke *S* der linken Kammer entspricht. Aus meinen Untersuchungen scheint es sich jedoch zu ergeben, daß die beiden Zacken auch in den einkammerigen Herzen des Frosches, der Fische, der Austern, des Flußkrebsses, sowie auch in den Elektrokardiogrammen der isolierten und schlagenden Teile des Froschherzens: der Vorhöfe, des Bulbus aortae, Sinus venosus und der Einmündungsstellen der Herzvenen vorkommen (vergleiche Fig. 11 bis 25).

Kraus und Nicolai behaupten, daß die Zacken *Q*, *R*, *S*, *T*

<sup>1)</sup> N. Cybulski, Über die Beziehung zwischen den Aktionsströmen und dem tätigen Zustand der Muskeln. Bulletin international de l'Académie des Sciences de Cracovie, 1910.

nur den Kammern eigentümlich sind; sie glauben daher, die in der Physiologie allgemein angenommene Anschauung über die Verbreitung der Erregung in dem Kammermuskel, als in einer einheitlichen Muskelmasse, als unrichtig hinstellen zu dürfen, und bemühen sich, eine neue Theorie über die isolierten Wege in den Kammern aufzubauen: „Auf Grund mannigfacher anatomischer Untersuchungen können wir also zusammenfassend angeben, daß der Ventrikel zum mindesten aus drei mehr oder weniger isolierten größeren Systemen besteht, die an bestimmten Stellen durch relativ dünne Faserbündel verbunden sind<sup>1)</sup>“.

Diese neue Anschauung entspricht nicht den Tatsachen. Kraus und Nicolai behaupten selbst, trotz ihrer Anschauung über die bestimmten und teilweise isolierten Bahnen, daß bei jeder Extrasystole die Erregung nicht in bestimmten Bahnen, sondern gleichmäßig in allen Richtungen verläuft<sup>2)</sup>.

In der von diesen Forschern gegebenen Erklärung der *Jp*-Zacke finden wir folgendes: „Immerhin scheint es bei der Größe der *J*-Zacke auffällig, daß — wenn auch nur manchmal — von deren zweiter Phase garnichts bemerkbar sein sollte. Doch findet dies darin seine Erklärung, daß offenbar die Erregungswelle nicht das ganze Papillarsystem einheitlich und ungeteilt bis zur Spitze durchläuft... dieser Umstand bewirkt natürlich, daß, wenn die Erregung an der Spitze angelangt ist, sie gleichzeitig (eben durch die intramuralen Fasern) im Herzen einigermassen gleichmäßig verteilt ist“<sup>3)</sup>.

Weiter behaupten diese Verfasser: „Übrigens haben unsere elektrokardiographischen Untersuchungen gezeigt, daß beim Zickzackversuch die Reizausbreitung auf nicht gebahnten Wegen erfolgt“<sup>4)</sup>.

Vom Vorhof ist nach Kraus und Nicolai wenig zu sagen, denn: „irgendwelche prävalierende Faserrichtungen sind kaum vorhanden“. Die Verfasser meinen auch, daß das Kammereretrokardiogramm teilweise von den Einbiegungen abhängig ist, welchen das Herz der höheren Tiere während der Entwicklung unterliegt.

Jedoch aus meinen Untersuchungen folgt:

1) Die Kammerzacken *Q*, *R*, *S* und die darauf folgende Pe-

<sup>1)</sup> Zentralblatt f. Physiol. 1908, S. 679.

<sup>2)</sup> W. Nagel, Handbuch der Physiol. d. Menschen, Teil II, 1909, S. 822.

<sup>3)</sup> Das Elektrokardiogramm, S. 173, 174.

<sup>4)</sup> A. a. O., S. 304.

riode  $S, T$  mit der Zacke  $T$  sind auch in Herzen der Fische, der Austern, sowie auch des Flußkrebsses vorhanden, also in Herzen, in welchen die Einbiegungen, denen das Herz der höheren Tiere während der Entwicklung unterliegt, nicht stattfinden.

2) Analoga zu den Kammerzacken  $Q, R, S$  und  $T$  habe ich von den Vorhöfen des Frosches ebenso von ganzen Herzen wie auch von den Vorhöfen nach vollständiger Entfernung der Kammer erhalten.

3) Den Kammerzacken  $R, S, T$  ähnliche Zacken habe ich auch von dem abgeschnittenen, isolierten und selbständig sich zusammenziehenden Bulbus aortae, von dem Sinus venosus, sowie auch von den Einmündungstellen der Hohlvenen erhalten.

Auf Grund dieser Tatsachen muß die Anschauung von Kraus und Nicolai fallen. Aus demselben Grunde kann auch die Hypothese von Eppinger und Rothberger ebenfalls der Kritik nicht standhalten.

Ganz anders ist die Anschauung von de Meyer. Indem dieser Verfasser das Herz in eine physiologische Salzlösung eintauchte und das Herz selbst mit verdünnter Blute ausfüllte, glaubte er in seinem Versuche den Strom von der äußeren und von der inneren Oberfläche des Herzens ableiten zu können. Die abweichenden Kurven, welche bei anderen Versuchsbedingungen erhalten wurden, führen Herrn de Meyer zu dem Schlusse, daß eine physiologische Dissoziation der äußeren und der inneren Schichte der Herzmuskulatur vorhanden ist. Jedoch wenn man durch eine in dem Vorhofe gemachte Öffnung in das Innere der Kammer des Froschherzens eine Elektrode einführt und die andere an der äußeren Fläche des Herzens anlegt, so erhält man ein gewöhnliches Elektrokardiogramm; ich erhielt auch ein normales Elektrokardiogramm von der äußeren und der inneren Muskelschichte der abgesonderten Kammer, deren Kontraktionen ich mittels künstlicher Reizung der Kammerbasis hervorgerufen habe.

Da die bisherigen Anschauungen der Forscher über das Elektrokardiogramm unzulänglich sind, so ergibt sich die Notwendigkeit einer Erklärung des ganzen Elektrokardiogramms und dessen einzelner Zacken aus den allgemeinen Grundsätzen der Muskelelektrophysiologie in Übereinstimmung mit der Anatomie und der Physiologie des Herzens.

### Die Erklärung der Entstehung der einzelnen Zacken der Vorhofs- und der Kammer-Kurve.

Die Elektrokardiogramme Nr. 1—7 bezeugen, daß die Vorhofskurve aus den Zacken: 1) *q*, 2) *P*, 3) *s*, 4) *t*, und die Kammerkurve aus den Zacken: 1) *Q*, 2) *R*, 3) *S*, 4) *T* bestehen. Wie in den Vorhöfen, so findet sich gewöhnlich auch in der Kammer zwischen dem Ende der Zacke *S* und dem Beginne der Zacke *T* (bzw. zwischen *s* und *t*) eine fast horizontale Linie, welche öfters nach der einen oder der anderen Seite ausbiegt. Diese Linie bezeichnen wir für die Vorhöfe mit *s,t* und für die Kammer mit *S,T*. Analoge Zacken müssen selbstverständlich eine analoge Entstehungsquelle besitzen.

#### Die Kammerzacke *Q* und die Vorhofszacke *q*.

Die Entstehung der ersten Kammerzacke *Q* läßt sich meiner Ansicht nach in nachstehender Weise erklären:

Cybulski (Fig. 30) und P. Hoffmann haben in ihren Versuchen über die quergestreiften Muskeln bemerkt, daß, wenn man z. B. den Wadenmuskel eines Frosches mit dem Nerven nimmt und die abführenden Elektroden auf den Muskel entsprechend auflegt, es dann nach Reizung des Nerven außer der gewöhnlichen großen Ausbiegung in einer Richtung gelingt, noch eine frühere umgekehrte, kleinere Ausbiegung zu erhalten, welche bezeugt, daß im Galvanometer in der entgegengesetzten Richtung ein Strom früher aufgetreten war und überwog. Die genannten Forscher erklären diese Erscheinung durch die anatomische Tatsache, daß der Nerv an der Grenze des oberen Drittels in die Muskeln eindringt, oder mit anderen Worten bringen dieselbe in Verbindung mit der Lokalisierung des sogenannten Nervenäquators in den Muskeln. Der Aktionszustand geht also vom Nerven in den Muskel gleichzeitig in zwei Richtungen über: 1) von der Stelle des Nerven- und Muskel-Verbindungsstelle zur oberen Sehne und 2) vom Nerven zur unteren Sehne. Eine ähnliche Erscheinung findet in der Kammer statt.

Wie es wohl bekannt ist, verbinden sich die Vorhöfe mit den Kammern mittels des His-Tawara'schen Bündels. Durch dieses Bündel geht der Aktionszustand in die Kammer über. Da aber dieses Bündel sehr dünn ist und sein Umfang einige Millimeter nicht überschreitet, so verbleibt zur Zeit des Überganges des Aktions-

zustandes durch dieses Bündel die Galvanometersaite in Ruhe. Zwischen der letzten Zacke der Vorhöfe und der ersten der Kammern erhält man also eine gerade, horizontale Linie, welche Nicolai mit *h* bezeichnete.

Mit Tawara's Beschreibung übereinstimmend teilt sich dieses Vorhofskammerbündel in der Kammer-Scheidewand in zwei Arme, von welchen der eine in die linke Kammer und der andere in die rechte Kammer eindringt und welche beide sich unter dem Endokardium verzweigen und sich mit den Kammermuskeln verbinden. Besonders interessant ist, schreibt Tawara, hierbei der Umstand, daß die Endausbreitungen nicht, wie man leicht denken könnte, von oben von der Ventrikelbasis her nach unten verlaufen, sondern sich gerade umgekehrt von den Pappillarmuskeln nach allen Richtungen hin verbreiten (also rückläufig nach der Ventrikelbasis wie auch nach der eigentlichen Herzspitze zu).

Auf Grund der von Tawara angeführten Tatsachen muß festgestellt werden, daß der Aktionszustand von den Vorhöfen in die Kammer eintritt und dann auf den Kammermuskel in zwei Richtungen übergeht, u. z. 1) gegen die Basis, 2) gegen die Spitze. Es findet hier also eine ganz ähnliche Erscheinung statt wie z. B. in dem Muskel des Frosches in Beziehung auf den Nervenäquator. Ganz ähnlich wie in dem Wadenmuskel des Frosches tritt in der Kammer zuerst eine kleine Ausbiegung in einer Richtung hervor, u. z. die Zacke *Q*, und dann erst die Hauptausbiegung in der umgekehrten Richtung, nämlich die Ausbiegung *R*.

Folgendes Experiment bestätigt die Richtigkeit meiner Anschauung über die Zacke *Q*. Wenn man den Brustkorb eines kurarisierten Hundes öffnet und nach Entfernung des Perikardiums die obere Elektrode auf den Vorhöfen und die untere in der Gegend der Kammerspitze anbringt, so erhält man das gewöhnliche Elektrokardiogramm, welches ein nach oben gerichtetes *Q* und ein stark betontes, nach unten gerichtetes *R* aufweist (Fig. Nr. 9).

Ungefähr das gleiche Resultat erhält man, wenn man die beiden Elektroden in dem unteren Kammerteile anbringt, wobei man selbstverständlich dieselbe Ableitungsweise einhalten, d. h. daß man die obere Elektrode oben und die untere unten anbringen muß. Wenn man jedoch die Elektroden in dem oberen Teile der Kammern in derselben Ordnung wie früher ansetzt, so werden wir den Strom hauptsächlich von dem oberen Teile der Kammer ableiten, welcher

über dem Punkt der Verzweigung der Tawara'schen subendokardialen Fasern sich befindet, und es muß hauptsächlich die Zacke hervortreten, welche die Übertragung des Aktionszustandes nach oben oder in der dem *R* entgegengesetzten Richtung bezeugt. Man erhält wirklich bei einer solchen Anbringung der Elektroden (Fig. Nr. 8) eine deutliche, nach oben gerichtete Zacke *Q* und eine kleine Zacke *R* sowie auch eine analoge *S*-Phase der Zacke *Q*.

Meiner Ansicht nach ist die Vorhofs-Zacke *q*, welche der Zacke *P* vorangeht, der Kammerzacke *Q* analog, und die Zacke *P* in den Vorhöfen entspricht wieder der Kammerzacke *R*.

Wenn sich die Sache in Wirklichkeit so verhält, so müssen in den Vorhöfen ähnliche Bedingungen wie in den Kammern zur Entstehung dieser Zacken vorhanden sein. Tatsächlich ist bekannt, daß der Aktionszustand in den Vorhöfen von dem Sinusgebiet ausgeht und daß dasselbe ungefähr oberhalb des mittleren Teiles des Vorhofs sich befindet. Es sind also in den Vorhöfen ähnliche Bedingungen für die Ausbreitung des Aktionszustandes vorhanden, wie diejenigen, welche Hoffmann und Cybulski in den erwähnten Experimenten über gewöhnliche Muskeln beschrieben haben und welche ich auch oben bei den Kammern in ihrer Abhängigkeit von Tawara's Bündel beschrieben habe.

Ähnliche Experimente wie die bei Besprechung der *Q*-Zacke angegebenen führen auch bei Anbringung der Elektroden auf dem Vorhofs allein zu ähnlichen Resultaten, je nachdem wir die beiden Elektroden über dem Sinusgebiet oder unter demselben aufstellen (Fig. Nr. 11 und 12).

#### Die Vorhofs-zacke *P* und die Kammerzacke *R*.

Die Vorhofs-zacke *P* und die Kammerzacke *R* erfordern keine besondere Erklärung, denn es wird allgemein auf Grund der Untersuchungen angenommen, daß diese beiden Zacken von dem Übergange des Aktionszustandes von der oberen Hälfte der Vorhöfe (*P*) und der Kammern (*R*) zu der unteren Hälfte, bezw. zu der Spitze herrühren. Also muß man das *P* in dem Vorhofs wie das *R* in der Kammer als Ausdruck des gewöhnlichen Aktionsstromes betrachten, welcher der mechanischen Tätigkeit des entsprechenden Herzteiles vorangeht. Auf die Zacken *Q* und *R* in den Kammern (bezw. *q* und *P* in den Vorhöfen) beschränkt sich eigentlich die Erscheinung des Aktionsstromes, welcher die Kammer-

muskelmasse von der Eintrittsstelle des His-Tawara'schen Bündels aus (bezw. die Muskelmasse des Vorhofs) umfaßt.

Die Zacke *T* kann nicht — mit Gotch und Nicolai — als das letzte Stadium des Aktionsstromes, welcher die Kammer umfaßt, betrachtet werden, weil dies erstens die Zeitberechnung nicht gestattet und zweitens die *T*-Zacke nicht der Kammer der höheren Tiere ausschließlich eigen ist, sondern auch in den geraden, ein-kammerigen Herzen der Fische, der Austern, der Krebse, in den Vorhöfen, im Bulbus aortae, im Sinus u. s. w. vorkommt.

#### Die Zacke *S*.

Die Zacke *S* erhält man, wie oben bereits bemerkt wurde, nicht nur von zweikammerigen Herzen, sondern auch von den einkammerigen des Frosches, des Fisches und der Auster. Außerdem kann man eine analoge Zacke *S* von dem Vorhofs, vom Bulbus aortae u. s. w. erhalten.

Diese Zacke kommt in der gewöhnlichen menschlichen Kurve nicht vor; sie entsteht auch nicht bei Ableitung des Stromes von der Basis und der Spitze des Herzens eines Frosches. Es genügt aber, die untere Elektrode auf dem Herzen des Frosches von der Spitze zu der Kammermitte zu verschieben, um eine merkliche Zacke *S* zu erhalten. Es wurde bereits oben bemerkt, daß die elektrische Erscheinung in dem Herzmuskel von dem Stoffwechsel und der durch ihn hervorgerufenen Potentialdifferenz abhängig ist, daß jedes Ion außerdem eine eigentümliche Beweglichkeit besitzt. Wenn nun in dem Herzmuskel die Ionen sich verschieben, so geschieht dies in der Weise, daß die positiven Ionen, welche eine größere Beweglichkeit besitzen, vorangehen und die negativen Ionen hinten zurückbleiben. Dadurch wird bei Anbringung der Elektroden auf der Herzbasis und der Spitze die obere Elektrode negativ, die untere aber, welche sich an der Spitze befindet, positiv und dann entsteht nur die Zacke *R*. Bei Verschiebung der Elektrode von der Spitze gegen die Mitte der Kammer werden wir anfangs dieselben Zustände wie bei der früheren Aufstellung erhalten; die obere Elektrode wird negativ und die in der Mitte der Kammer befindliche Elektrode positiv sein, wobei man gleichzeitig die Zacke *R* erhält. Wenn aber der elektrische Aktionszustand, welchen man sich als eine sich verschiebende elektromotorische Fläche mit positiven Ionen vorne und mit negativen Ionen

hinten denken muß, den Raum zwischen beiden Elektroden passiert und sich gegen die Spitze des Herzens unter die untere Elektrode überträgt, so wird die untere Elektrode die langsamer sich bewegend und hinten verbleibenden negativen Ionen sammeln, oder sie wird negativ und nicht, wie im ersten Stadium, positiv werden.

Bei solcher Anbringung der Elektroden erhalten wir die Zacke *R* als den gewöhnlichen Ausdruck des Überganges des Aktionszustandes durch die Kammer; diese Zacke ist die Erscheinung des katabolischen, gleichsam explosiv entstehenden Prozesses.

Man muß auch annehmen, daß nach dem Übergange des Aktionszustandes durch jeden Teil des Herzens ein entgegengesetzter Assimilationsprozeß in demselben stattfindet, wodurch der Muskel zu dem gewöhnlichen Zustande des chemischen Gleichgewichts zurückkehrt.

Selbstverständlich entstehen bei entgegengesetzten chemischen Prozessen auch abweichende Elektrolyte. Den Unterschied der chemischen Prozesse in Tätigkeit und Ruhe bekundet z. B. die saure Reaktion des tätigen Muskels und die neutrale des ruhenden. Wenn also ein Teil des Muskels oder des Herzens nach Vorübergehen des Aktionszustandes in den Ruhestand zurückkehrt, so tritt augenscheinlich in demselben der umgekehrte, anabolische chemische Prozeß ein. In dem tätigen Muskel entstehen wahrscheinlich die Elektrolyte vom Typus: Säure-Ion/H (z. B.  $\text{SO}_4\text{H}/\text{H}$ ), wobei das negative Säure-Ion eine Geschwindigkeit von 33—69·7, das positive Ion H aber eine größere Geschwindigkeit (318) besitzt; daher wird während des Übergangs des Aktionszustandes die untere Elektrode positiv.

Umgekehrt wieder, nachdem der Aktionszustand den Raum zwischen den Elektroden passiert hat, kehrt der Muskel zu dem chemischen Gleichgewicht zurück. Auf dieser Fläche findet der entgegengesetzte Prozeß statt, und es entstehen die Elektrolyte vom Typus: Metallion/OH (z. B.  $\text{Na}/\text{OH}$ ).

Von diesen Elektrolyten haben die OH-Ionen eine größere Beweglichkeit ( $\text{OH} = 174$ ), die Metallionen dagegen sind weniger beweglich (35—65). Die positiven Metallionen befinden sich daher der oberen Elektrode näher und diese Elektrode wird positiv. Da die obere Elektrode positiv ist und die untere dabei negativ (siehe oben), so entsteht eine Zacke *S*, die eine dem *R* entgegengesetzte Richtung zeigt.

Bei Anbringung der Elektroden an der Basis des Herzens und der Spitze kommt dieser umgekehrte Prozeß im Galvanometer nicht zum Ausdruck, weil zur Zeit des Aktionszustandes zwischen den beiden Elektroden eine Summierung der beiden entgegengesetzten Ströme vorkommt, wobei der erste ( $R$ ) überwiegt. In der Tat dauert in diesem Falle die Zacke  $R$  länger an und ist gewöhnlich niedriger als in dem zweiten Falle, d. i. wenn das  $S$  abgesondert und bereits nach dem  $R$  erscheint.

**Die Periode  $S_0T$  mit der Zacke  $T$  in der Kammer (bezw.  $s_0t$  und  $t$  in Vorhöfen).**

Von dem Augenblicke der Rückkehr der Zacke  $S$  zur horizontalen Linie oder zum Nullpunkte an beginnt der zweite Teil des Elektrokardiogramms. Diese Phase werde ich „die biochemische Periode“ nennen (Periode des die mechanische Funktion der Kammer, bezw. der Vorhöfe begleitenden Biochemismus).

Gewöhnlich erhält man bei Menschen und Hunden und oft auch bei Fröschen in dieser Periode eine lange, mehr oder weniger horizontale Linie, die am Ende unter die Horizontale fällt und eine Zacke bildet, welche dieselbe Richtung wie  $R$  besitzt und von Einthoven mit  $T$  und von Nicolai mit  $F$  bezeichnet wurde. Schon Einthoven bemerkte, daß die Zacke  $T$  der Gestalt nach sich von der Zacke  $R$  wie auch von allen in der Elektrophysiologie bekannten Elektrogrammen der Aktionsströme unterscheidet. Die Berechnung der Zeit des Hervortretens dieser Zacke und deren abweichendes Bild zwingen zu der Annahme, daß diese Zacke eine besondere Entstehungsquelle haben muß. Ich werde mich bemühen zu beweisen, daß der Teil  $S_0T$  des Elektrokardiogramms mit der Zacke  $T$  ein unzertrennliches Ganze bildet und der Ausdruck spezieller Prozesse in dem Stadium der mechanischen Herzfunktion ist. Aus den Abbildungen, welche neben den Elektrokardiogrammen auch die Kurve der mechanischen Herzkontraktion enthalten, ersieht man, daß auf dieses Stadium derjenige Teil der Myogrammkurve entfällt, welcher der Kontraktion und dem größeren Teile der Detraktion entspricht. Die vollständige Detraktion (Diastole) der Kammer kommt bereits nach der Rückkehr des zweiten Armes der  $T$ -Zacke zur Horizontale zustande. Das Stadium  $S_0T$  erscheint hinter  $R$  und bildet gewöhnlich eine horizontale Linie. Dieser Ausgleich des Potentials und die Lage der Saite

auf O beweist, daß der ganze Prozeß, dessen Ausdruck die Zacke *R* ist, bereits abgelaufen und das Gleichgewicht eingetreten ist. Jedoch schon die kleinste Störung des chemischen Gleichgewichts ruft in diesem Stadium einen entsprechenden Ausschlag der Saite hervor. Die unmittelbare Ableitung des Stromes vom Herzen eines Hundes, eines Frosches u. s. w. überzeugt uns, daß nicht nur an dem der Zacke *T* entsprechenden Ende dieses Stadiums, sondern auch vom Anfang an manche Potential-Differenzen existieren, deren Vorhandensein sich durch eine Seitenausbiegung in einer oder anderer Richtung verrät. Wenn die Auffassung des Stadiums  $S_oT$  und der Zacke *T* als des biochemischen Stadiums richtig ist, so sollten alle die anabolischen Prozesse auslösenden oder steigernden Faktoren eine Saitenausbiegung in einer bestimmten Richtung (auf unseren Kurven nach oben) und die Elemente, welche die katabolischen Prozesse begünstigen, die entgegengesetzte Ausbiegung (nach unten) hervorbringen. In der Tat beweist das Experiment die vollständige Richtigkeit einer solchen Anschauung. Nimmt man z. B. das Herz eines Frosches oder eines Hundes, dessen Elektrokardiogramm in dieser Periode eine horizontale Linie oder eine das augenblickliche Überwiegen der anabolischen Prozesse beweisende Ausbiegung nach oben darstellt, und behandelt man ein solches Herz mit einem Narkotisierungsmittel wie Chloroform oder Äther, das auf die Assimilation hemmend wirkt, so erhält man in dieser ganzen Periode eine Ausbiegung nach unten als Beweis für das Überwiegen des Katabolismus. Es ist bekannt, daß der Nervus vagus den anabolischen Prozeß begünstigt. Die Reizung dieses Nerven sollte also in der biochemischen Periode die positive Ausbiegung hervorrufen. Die hier vorgeführten Kurven Nr. 26, 27, 28, bestätigen die Richtigkeit meiner Ansicht über das Stadium  $S_oT$  und die Zacke *T*.

Es ist gleichfalls bekannt, daß die Erwärmung ganz anders als die Abkühlung auf die Muskulatur wirkt. Die Periode  $S_oT$  und die Zacke *T* weisen bei der Abkühlung und Erwärmung des Herzens eine entgegengesetzte Ausbiegung auf (Fig. Nr. 29).

Ich habe hier nicht die Absicht, sämtliche Prozesse zu berücksichtigen, welche in der Muskelmasse des Herzens unter dem Einfluß normaler oder krankhafter oder sogar künstlich entstandener Reizungen stattfinden. Mein Zweck war nur festzustellen, daß diese chemischen Prozesse wirklich bestehen, daß zur Zeit dieser Prozesse ein entsprechender Strom entsteht und daß der Forscher bis

zu einem gewissen Grade absichtlich und in zweckmäßiger Weise bei seinem Experimente die eine oder die andere Richtung der Ausbiegung bewirken kann, indem er den Assimilations- oder Dissimilationsprozeß verstärkt oder hemmt. Daher will ich, um die Besprechung der biochemischen Periode abzuschließen, nur noch drei für meine Anschauung grundlegende Beweise anführen.

Wenn die Periode  $S_0T$  und die in derselben entstehende Ausbiegung samt der Zacke  $T$  wirklich den Stoffwechselprozeß beweisen, so muß man diese Ausbiegungen in dem analogen Stadium nicht nur in der Kammer erhalten, sondern auch in allen sich kontrahierenden Teilen des Herzens, also vor allem in den Vorhöfen des Froschherzens wie auch in dem Sinus venosus, in dem Bulbus aortae und sogar in den Einmündungen der Herzvenen nach Unterbindung und Entfernung der Kammer oder des ganzen Herzens. Ich führe hier eine Reihe von Kurven an, welche beweisen, daß dem wirklich so ist. (Siehe Fig. 11, 12, 13, 14, 17, 18).

Weitere Beweise für die Richtigkeit der von mir vertretenen Ansicht über die Periode  $S_0T$  und  $T$  oder die biochemische Periode findet man bereits in der Literatur.

Ich habe die Kurven angegeben, welche zeigen, daß die Reizung des Nervus vagus eine Steigerung des anabolischen Prozesses hervorruft und daß wir als Ausdruck derselben in der Periode  $S_0T$  eine positive, d. i. in unseren Bildern nach oben gerichtete Ausbiegung erhalten. Wie es wohl bekannt ist, besteht ein gewisser Antagonismus zwischen der Tätigkeit des Nervus vagus und des Nervus accelerans. Wenn wir in entsprechender Weise den Nervus accelerans reizen, so können wir tatsächlich in der biochemischen Periode einen Ausschlag der Saite nach unten hervorrufen, was den vermehrten Katabolismus bezeugt. Rothberger und Winterberg haben mittels entsprechender Kurven wirklich festgestellt, daß die Abänderung der Gestalt am wichtigsten und am meisten charakteristisch in der Endperiode der Kurve (Form der Nachschwankung) oder nach meiner Benennung in der Periode  $S_0T$  samt der Zacke  $T$  ist.

Bei der Beschreibung der betreffenden Kurven bezeichnen die Verfasser die Größe der Zacke  $T$  als „mächtig“. In diesen Kurven ist die Zacke  $T$  in derselben Richtung wie  $R$  gewendet und ihre merkliche Vergrößerung in dieser Richtung spricht für die Vergrößerung des Katabolismus.

Über die Entstehungsquelle der zweiten Hälfte der Kurve sprechen sich die genannten Forscher nicht aus.

Zuletzt erlaube ich mir noch einen letzten Beweis aus der polnischen Literatur anzuführen.

Popielski hat auf Grund seiner Experimente mit isoliertem Herzen bei künstlicher Zirkulation bewiesen, daß durch allmähliche Verminderung des Zuflusses der Flüssigkeit die Herz-tätigkeit verstärkt wird, dagegen bei Vermehrung des Zuflusses das Herz sich schwächer kontrahiert.

Zbyszewski hat solche isolierte Herzen mittels der elektrokardiographischen Methode untersucht, und es zeigte sich, daß bei Vermehrung der Quantität der durchfließenden Flüssigkeit, als die Herzaktion schwächer wurde, das Elektrokardiogramm sich veränderte, indem die Zacke *T* viel höher wurde (vergl. die Fig. 9a u. 9b), während die Zacke *P* und *R* unverändert blieben.

Auf der von Zbyszewski gezeichneten Kurve 9b sieht man in der Tat, daß nicht nur die Zacke *T* größer, sondern auch die ganze Periode *S<sub>0</sub>T* ganz deutlich negativ wurde statt horizontal, daß sie dieselbe Richtung wie die Zacke *R* annahm. Eine solche Ausbiegung in der Periode *S<sub>0</sub>T* samt der Zacke *T* beweist eben den verstärkten Katabolismus.

„Umgekehrt“, sagt Zbyszewski, „bei allmählicher Verminderung der Quantität der durchfließenden Tätigkeit wird die Zacke *T* immer kleiner und sie nimmt sogar die entgegengesetzte Richtung an“. In der Tat sieht man auf der Kurve 9c, daß fast die ganze Periode *S<sub>0</sub>T* mit der Zacke *T* in der dem *R* entgegengesetzten Richtung verläuft, was den Anabolismus beweist.

Für mich bilden Zbyszewski's Elektrokardiogramme einen ausgezeichneten Beweis für die Richtigkeit meiner Auffassung der ganzen Periode *S<sub>0</sub>T* des Elektrokardiogramms mit der Zacke *T* als einer biochemischen Periode, in welcher entgegengesetzt wirkende Faktoren die Ausbiegung der Kurve nach der einen oder nach der entgegengesetzten Richtung hervorrufen.

Erklärung der Tafeln <sup>1)</sup>.

Nr. 1) Elektrokardiogramm eines Frosches. Die obere Elektrode am rechten Vorhof, die untere am *Apex cordis*. Deutlich ausgeprägte Vorhofszacken *q* und *P*. Die Kammerzacke *T* negativ. *Sin*: Die vom *Sinus venosus* bedingte Saitenablenkung.

1. Elektrokardiogramm. 2. Zeitsignal,  $a-b =$  eine Sekunde.

Nr. 2) Elektrokardiogramm eines Frosches. Die obere Elektrode an der Kammerbasis, die untere an dem unteren Drittel der Kammer. Eine deutliche Zacke *Q*. Die Periode  $S_0T$  samt der Zacke *T* negativ.

Nr. 3) Elektrokardiogramm eines ausgeschnittenen Froschherzens. Aufstellung der Elektroden wie gewöhnlich (die obere am Vorhofe, die untere in der Mitte der Kammer). *B*: Eine von der Kontraktion des *Bulbus aortae* abhängige Saitenablenkung. Die ganze Periode  $S_0T$  positiv, die Zacke *T* negativ.

Nr. 4) Elektrokardiogramm eines Frosches mit positiver Periode  $S_0T$  und mit positiver Zacke *T*.

Nr. 5) Elektrokardiogramm eines ausgeschnittenen Froschherzens. In dem Elektrogramme der Vorhöfe eine deutliche Periode  $s_0t$  mit der Zacke *t*.

Nr. 6) Elektrokardiogramm der Vorhöfe eines Frosches. Die Kammer wurde vollständig abgeschnitten. Deutliche Zacke *P* und *s*. Die Zacke *t* ist negativ.

Nr. 7) Vorhofselektrogramm eines Frosches; die Kammer wurde vollständig abgetrennt. Vorhofsmiogramm. Eine deutliche Zacke *P*.

Nr. 8) Elektrokardiogramm eines Hundes. Beide Elektroden an dem oberen Teile der rechten Kammer: die obere an dem *Sulcus transversus*, die untere ungefähr 2 cm tiefer. Der Thorax geöffnet. Der Hund war kurarisiert.

Nr. 9) Ein anderes Elektrogramm von demselben Hunde. Beide Elektroden an dem unteren Teile der Kammern (die untere Elektrode am *Apex cordis*, die obere etwas höher).

Nr. 10) wie Nr. 9) Beide Elektroden an dem mittleren Teile der Kammern.

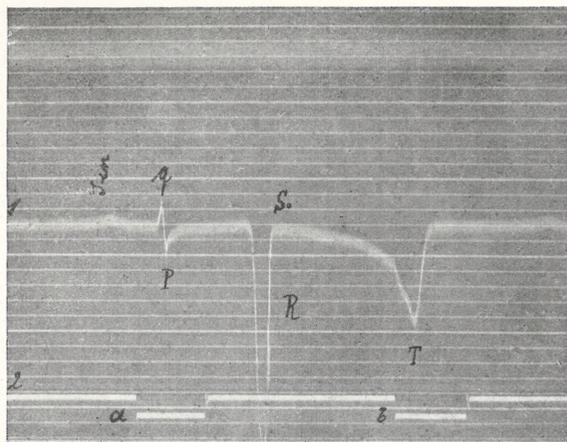
Nr. 11) Vorhofselektrogramm eines Frosches. Die Kammer wurde vollständig abgetrennt. Beide Elektroden oberhalb des *Sinus venosus* (die obere liegt höher als die untere).

Nr. 12) Vorhofselektrogramm eines Frosches. Die Kammer war abgeschnitten. Beide Elektroden unterhalb des Sinusgebietes. Deutliche *P*- und *s*-Zacken; die Periode  $s_0t$  positiv, *t* negativ.

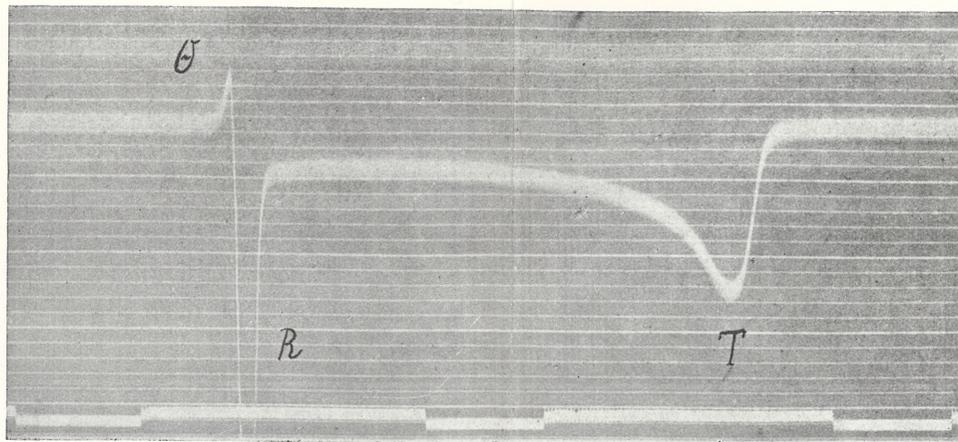
Nr. 12 a) Vorhofselektrogramm eines Frosches nach vollständiger Abtrennung der Kammer. Beide Elektroden in dem mittleren Teile der Vorhöfe. Die Zacke *q* und die Zacke *P* gut ausgeprägt. Die Periode  $s_0t$  negativ.

<sup>1)</sup> Über die Art der Ableitung und die Darstellung der Elektrokardiogramme sowie über die Begründung der Bezeichnungen „positiv und negativ“ siehe die ausführliche Arbeit in *Rozprawy Wydziału matem.-przyrodn. Akademii Umiejętności*, Bd. LI B.

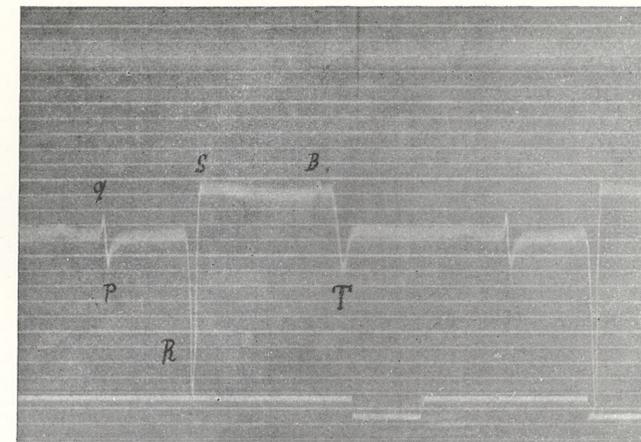




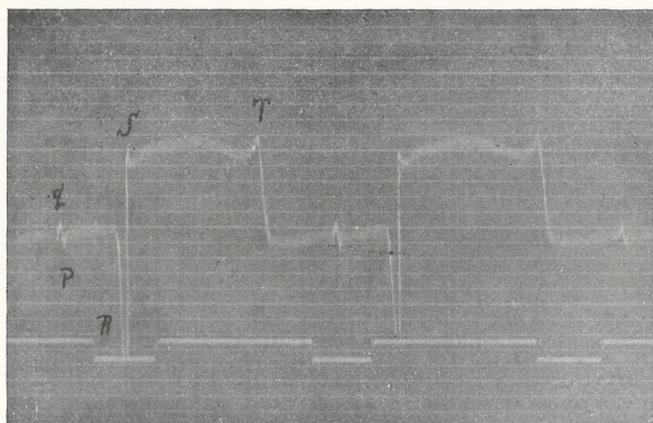
1.



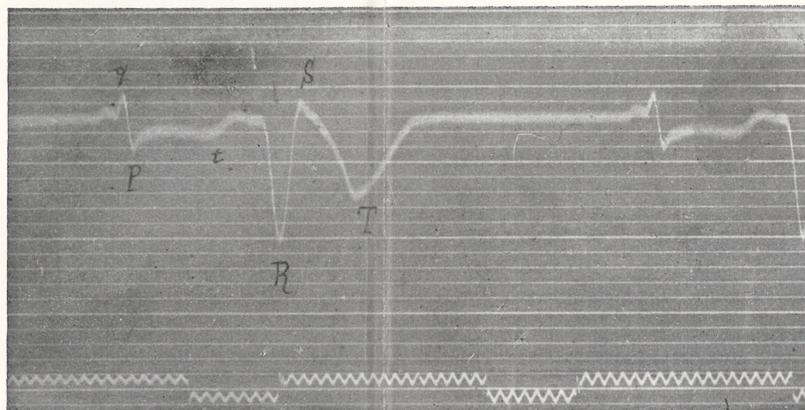
2.



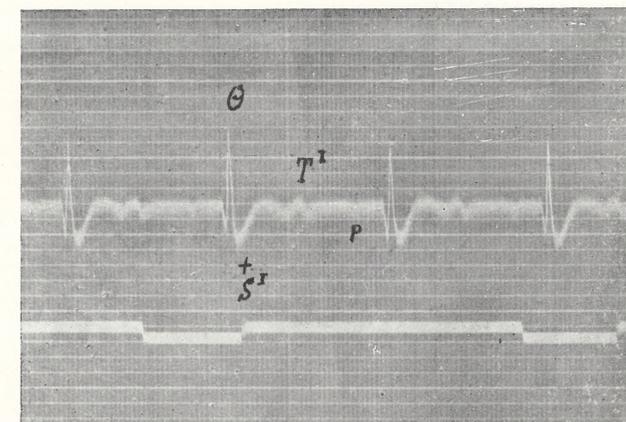
3.



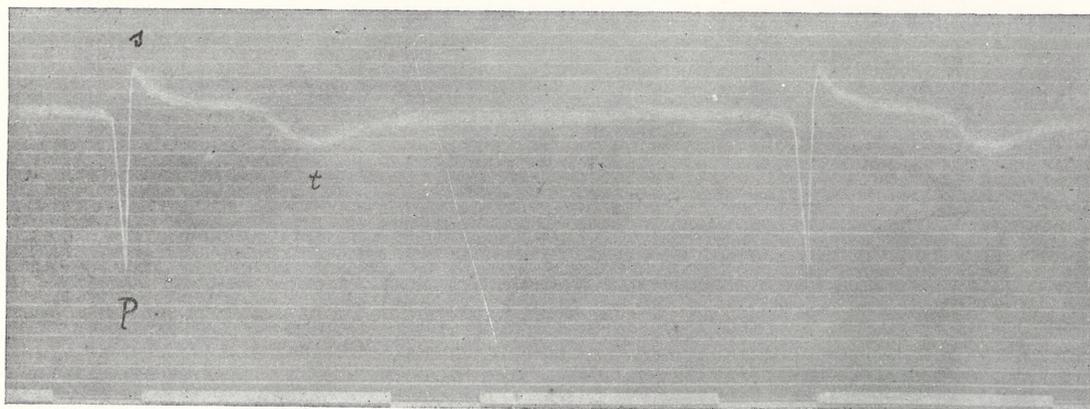
4.



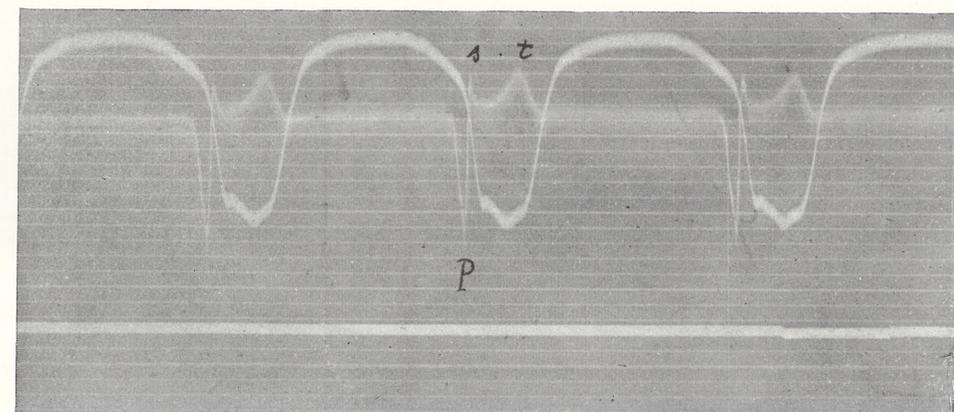
5.



6.



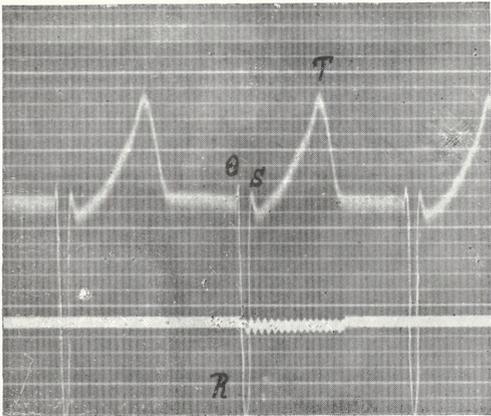
7.



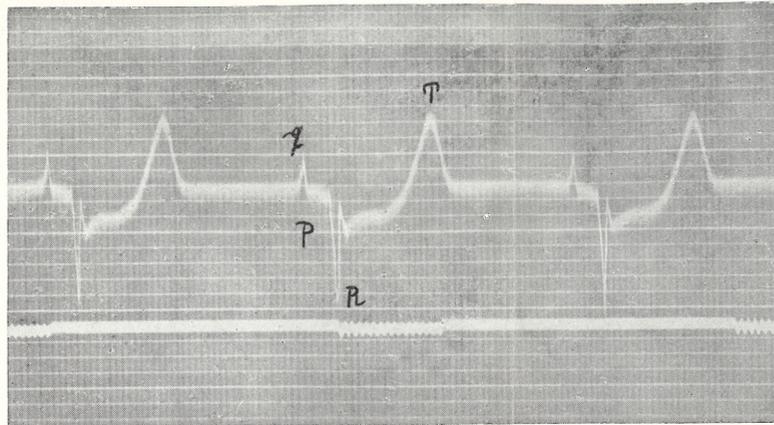
8.



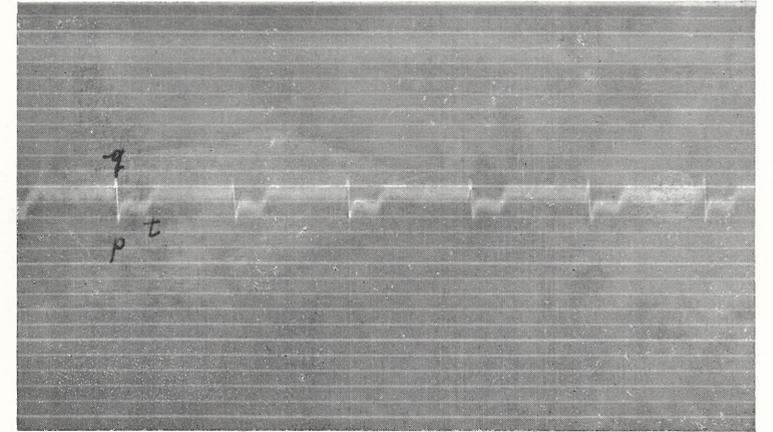




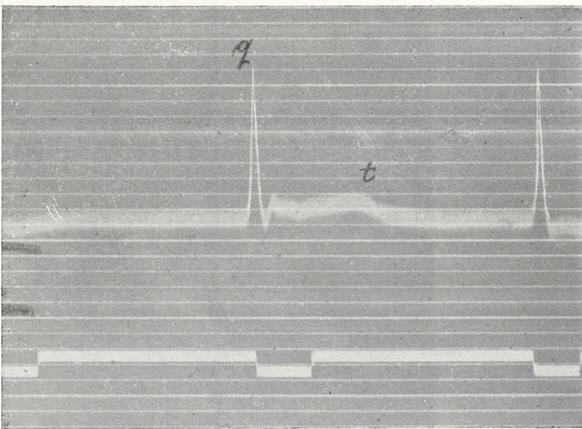
9.



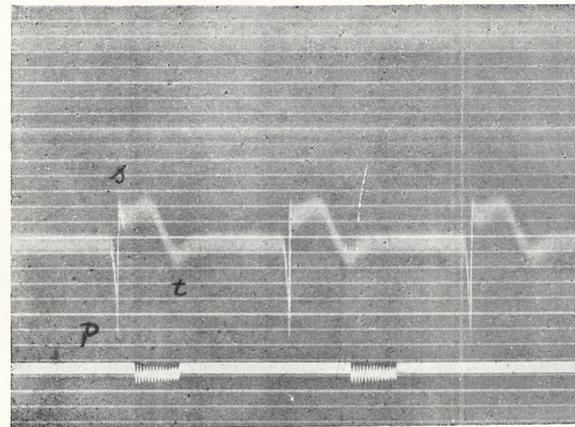
10.



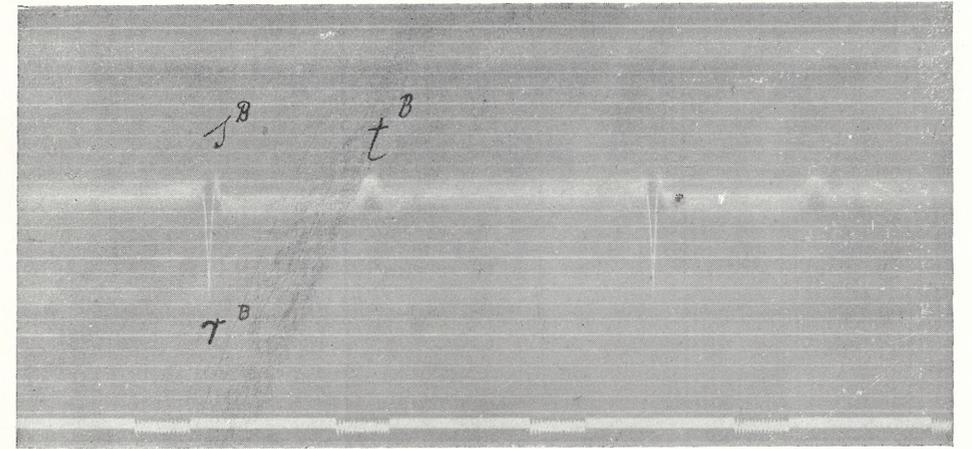
12a.



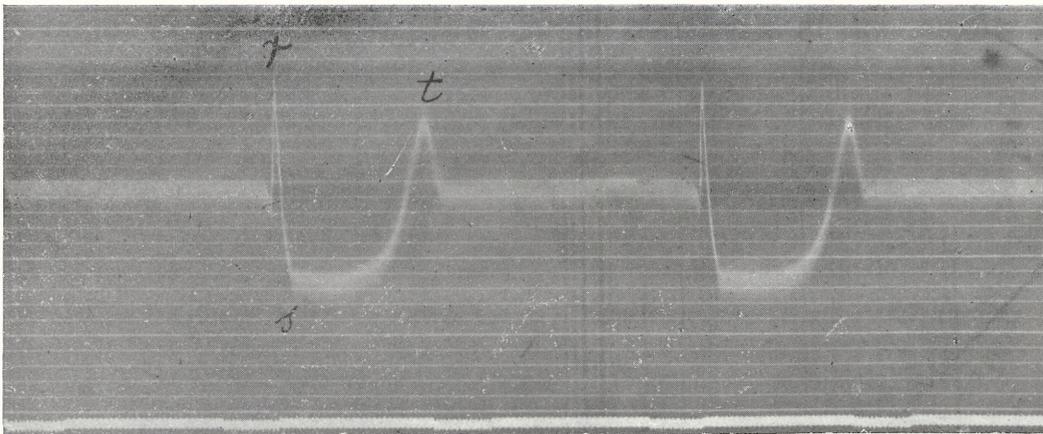
11.



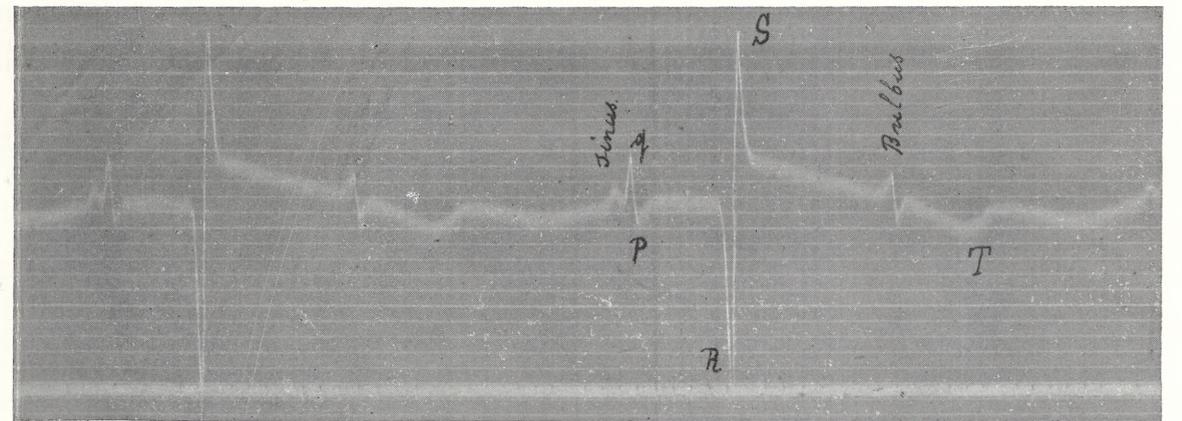
12.



13.



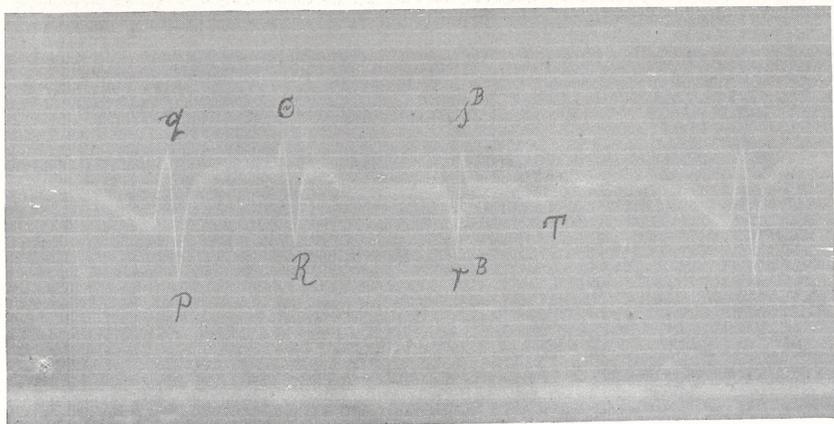
14.



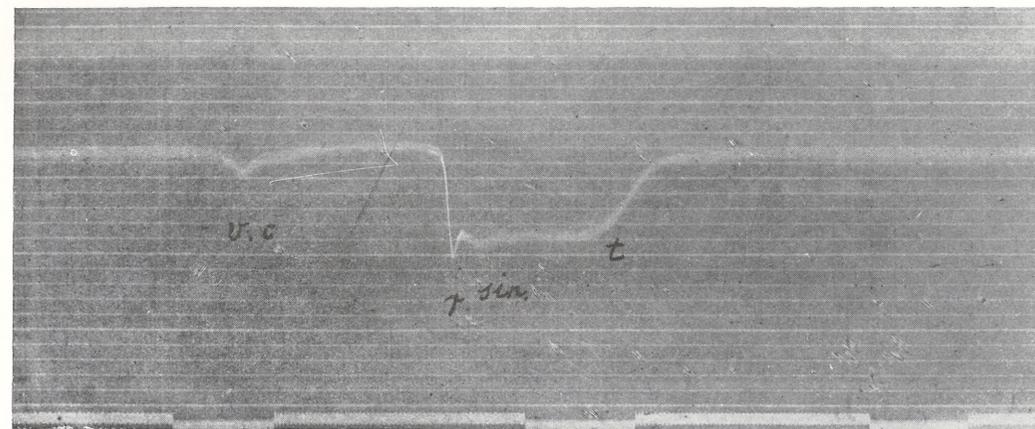
15.



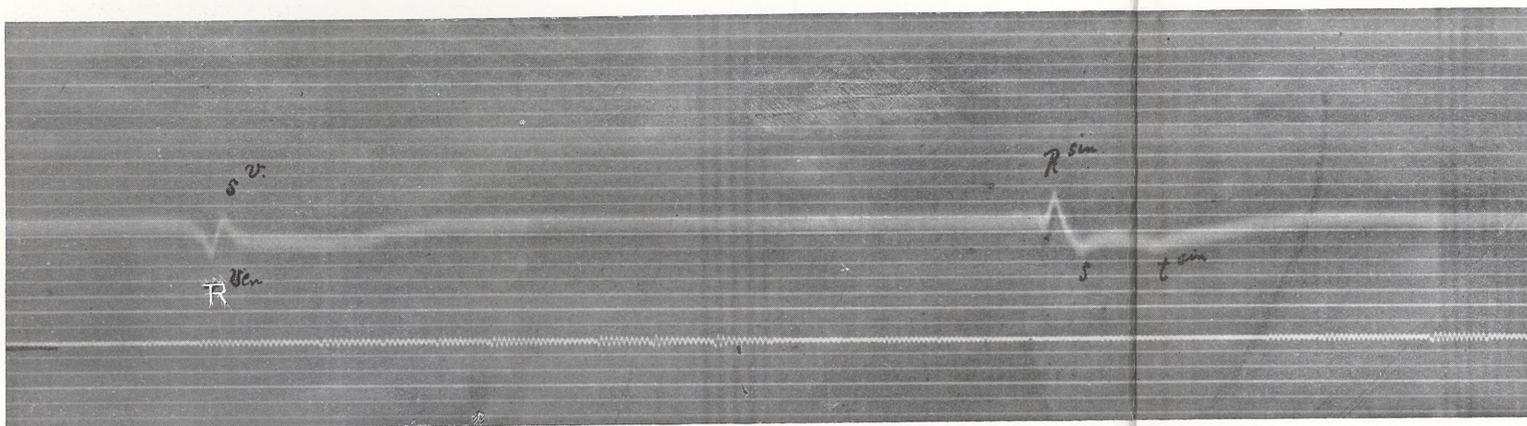




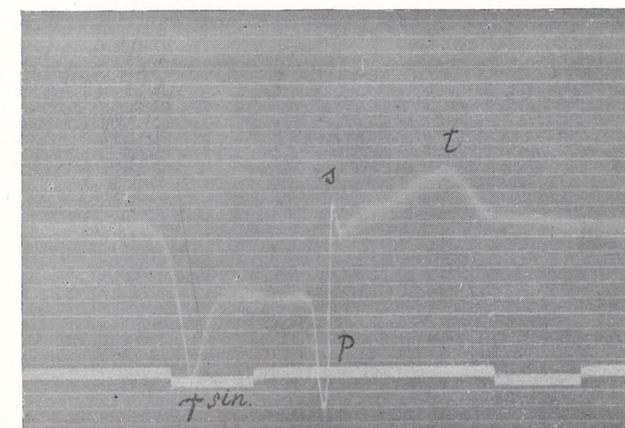
16.



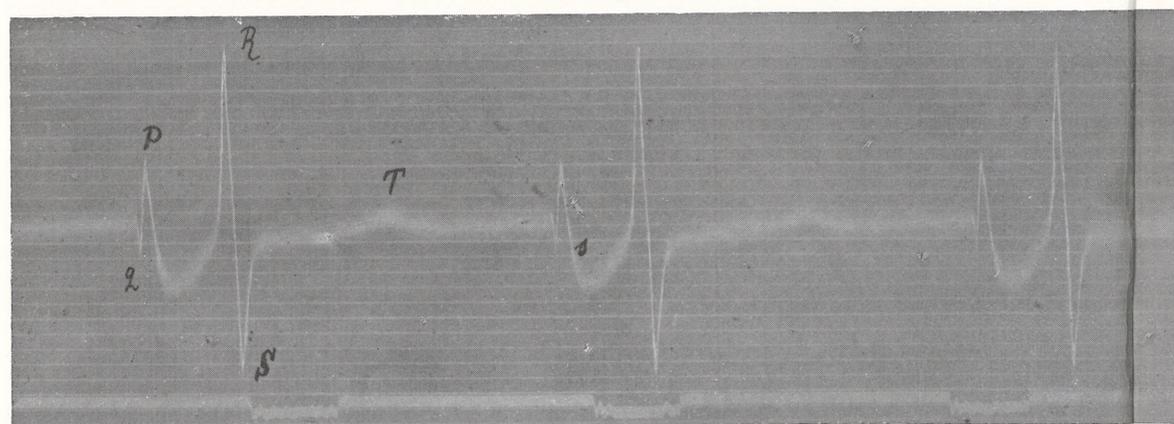
18.



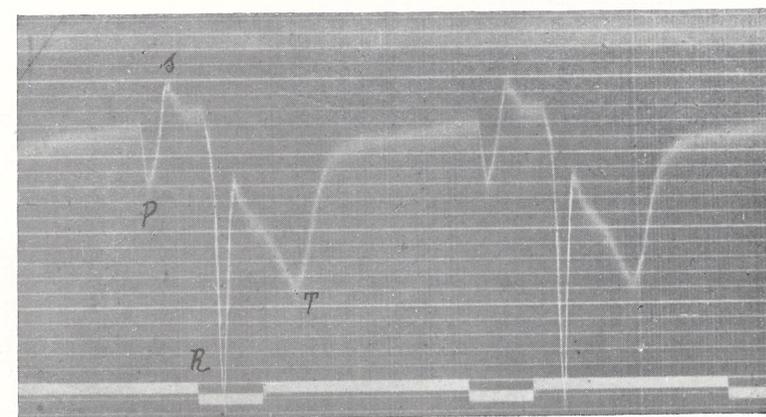
18a.



17.



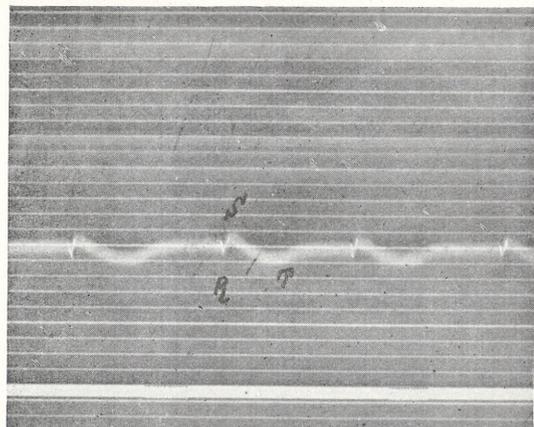
19.



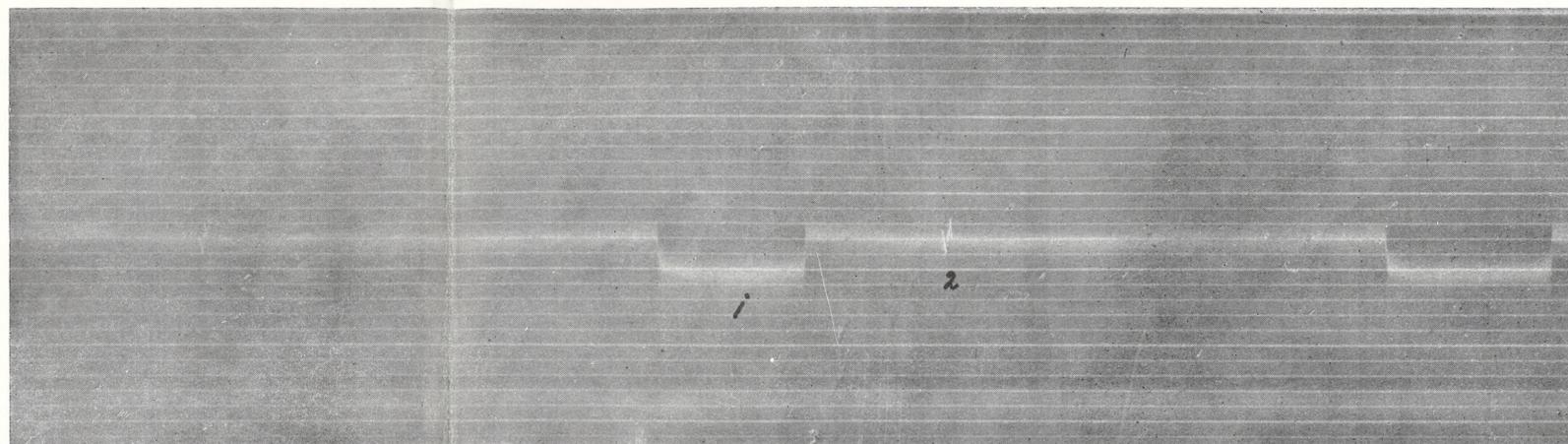
20.



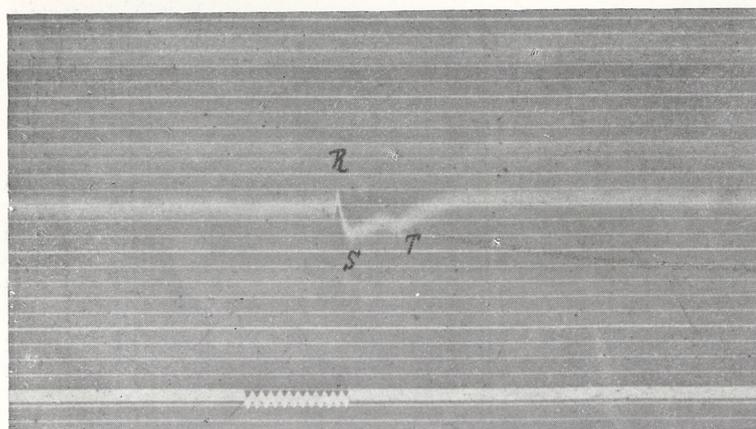




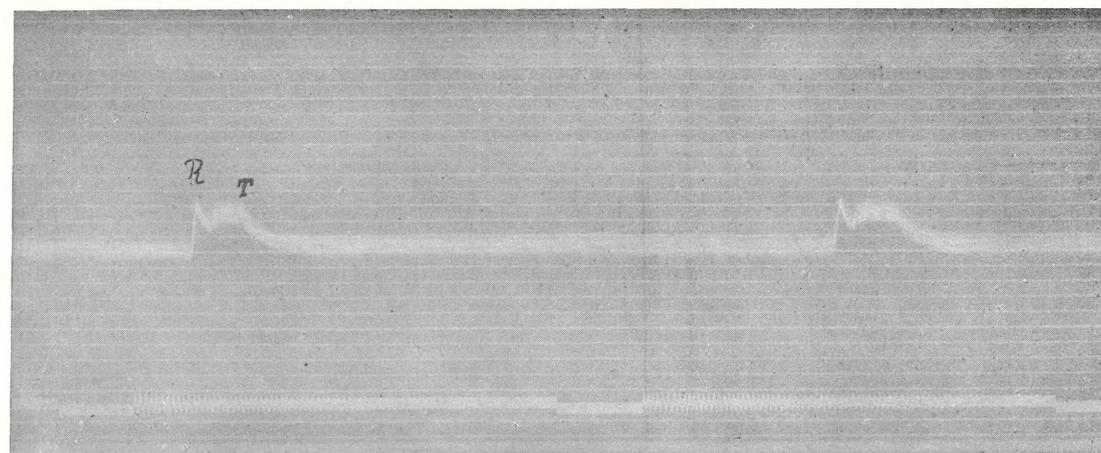
21.



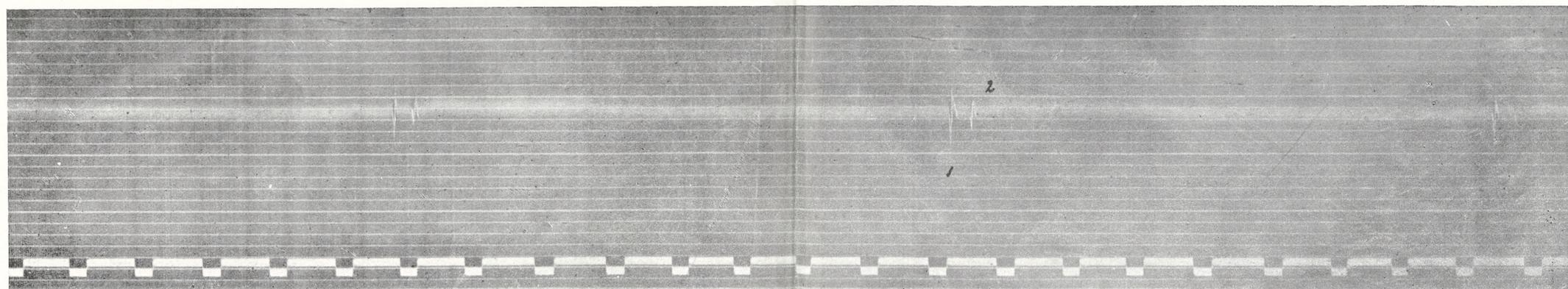
25.



22.



23.



24.



Nr. 13) Elektrogramm des *Bulbus aortae*. Der *Bulbus aortae* völlig abgetrennt, ausgeschnitten und isoliert. Die obere Elektrode am unteren Teile, die untere an dem oberen Teile des Bulbus.

Nr. 14) wie Nr. 13) Der völlig isolierte Bulbus liegt auf einer Glastafel. Die obere Elektrode auf dem oberen Teile, die untere auf dem unteren Teile des Bulbus. Die Periode  $s_0t$  positiv, die Zacke  $t^B$  negativ.

Nr. 15) Elektrokardiogramm eines Frosches. Die obere Elektrode an dem *Bulbus aortae*, die untere auf der Mitte der Kammer.

Nr. 16) Elektrokardiogramm eines Frosches. Die obere Elektrode am linken Vorhofe, die untere auf dem *Bulbus aortae*.

Nr. 17) Elektrogramm der Vorhöfe und des *Sinus venosus*. Die Kammer vollständig abgeschnitten. Die obere Elektrode am unteren Teile des Sinus, die untere am obersten Teile des linken Vorhofs. Die biochemische Periode ( $s_0t$ ) im Sinus negativ, in den Vorhöfen positiv.

Nr. 18) Elektrogramm der linken Hohlvene und des *Sinus venosus* nach vollständiger Abtrennung der Kammer samt den Vorhöfen.

Nr. 18 a) wie Nr. 18) Die obere Elektrode auf der Hohlvene, die untere auf dem Sinus.

Nr. 19) Elektrokardiogramm eines ausgeschnittenen Fischherzens. Die biochemische Vorhofsperiode positiv. Die Zacke  $T$  negativ.

Nr. 20) wie Nr. 19) Beide Elektroden an der Kammer; die Elektroden sind in umgekehrter Richtung gemäß der Richtung des Aktionszustandes aufgestellt.

Nr. 21) Elektrokardiogramm eines Flußkrebsees. Die biochemische Periode mit der  $t$ -Zacke negativ.

Nr. 22) wie Nr. 21) Die biochemische Periode und die  $t$ -Zacke positiv (umgekehrte Aufstellung der Elektroden).

Nr. 23) wie Nr. 21) und 22) Die biochemische Periode negativ. Die Elektroden wie in Nr. 22.

Nr. 24) Elektrokardiogramm eines Austernherzens. In beiden sich kontrahierenden Teilen des Herzens (dem Vorhof und der Kammer) deutliche, den Zacken  $R$  und  $S$  (bezw.  $P$  und  $s$ ) analoge Zacken.

Nr. 25) Elektrogramm eines Austernherzens. 2) Die ganze biochemische Periode positiv.

Nr. 26<sub>1+2</sub>) Elektrokardiogramm eines Frosches. Reizung des *N. vagus* mit dem Induktionsstrom; die negative Zacke  $T$  wird kleiner und verschwindet, die ganze biochemische Periode  $S_0T$  wird vollständig positiv.

Nr. 27<sub>1+2</sub>) wie Nr. 26) 1) Vor der Reizung:  $T$  negativ, 2) nach dem Herzensstillstand wird die ganze Periode  $S_0T$  stark positiv, die  $T$ -Zacke positiv.

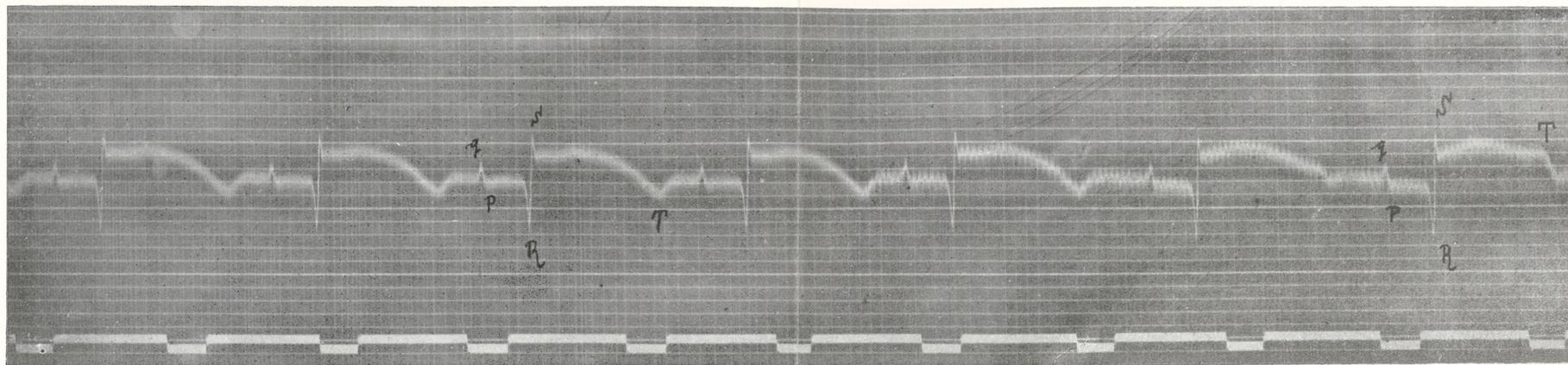
Nr. 28 a u. b) wie Nr. 27) a) Vor der Reizung ist die Zacke  $T$  negativ. b<sub>1+2</sub>) Nach dem Herzensstillstand wird die Zacke  $T$  stark positiv und sinkt allmählich wieder. Während der drei ersten Kontraktionen nach dem Herzensstillstand die biochemische Periode in den Vorhöfen gleichfalls stark ausgeprägt und positiv.  $D$ : Schluß der Reizung.

Nr. 29 a, b, c) Elektrokardiogramm eines Frosches. Die Wirkung der Abkühlung und der Wärmung. Das ausgeschnittene Herz wurde in eine Wanne mit flüssigem Paraffin getaucht.

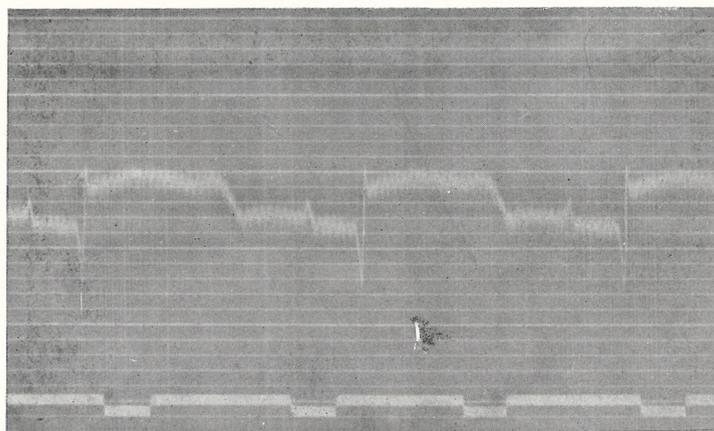
- a) Normales Elektrokardiogramm bei Zimmertemperatur;  $t^0 = 18$ .
- b) Abkühlung;  $t^0 = 8$ . Die negative Phase der *T*-Zacke verschwindet vollständig. Das positive *T* stark vergrößert.
- c) Erwärmung;  $t^0 = 28$ . Die negative Phase der *T*-Zacke tritt deutlich wieder auf.

Nr. 30) Elektromyogramm eines Frosch*gastrocnemius*. Die obere Elektrode an der oberen Sehne, die untere etwas unterhalb des Nervenäquators. (Das Elektrogramm ist der Arbeit des H. Prof. Cybulski entnommen).

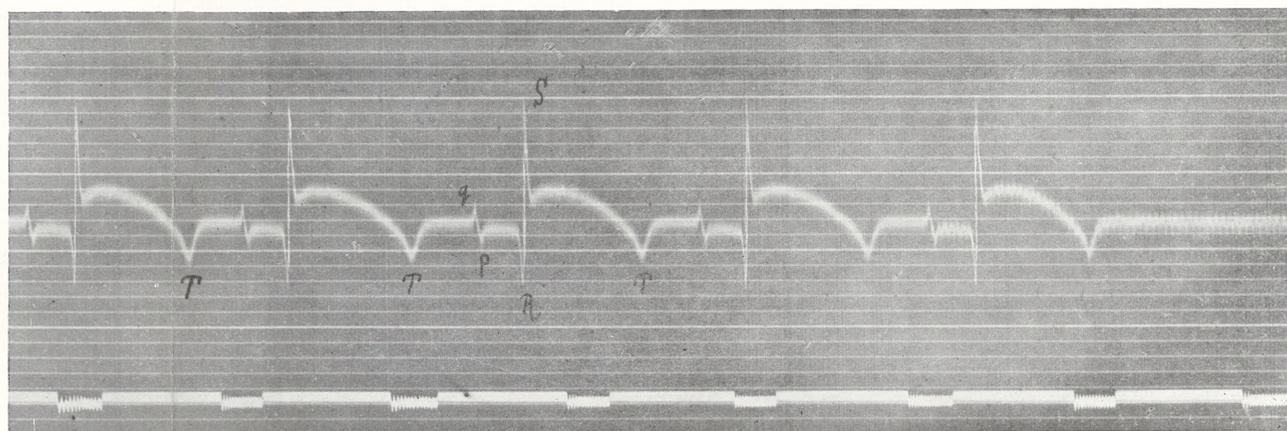




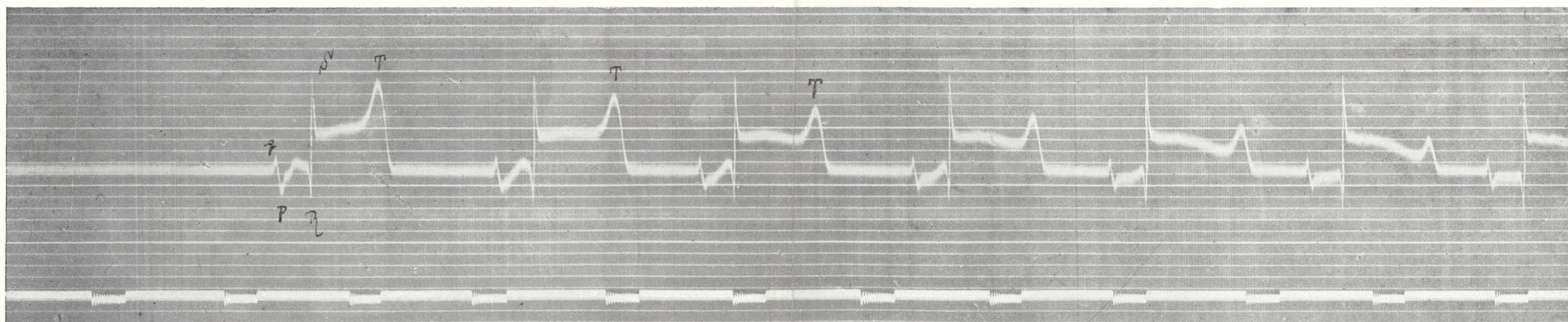
26¹.



26².



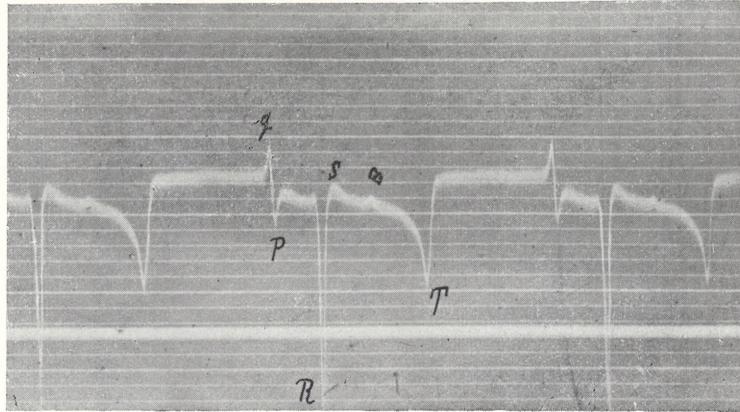
27¹.



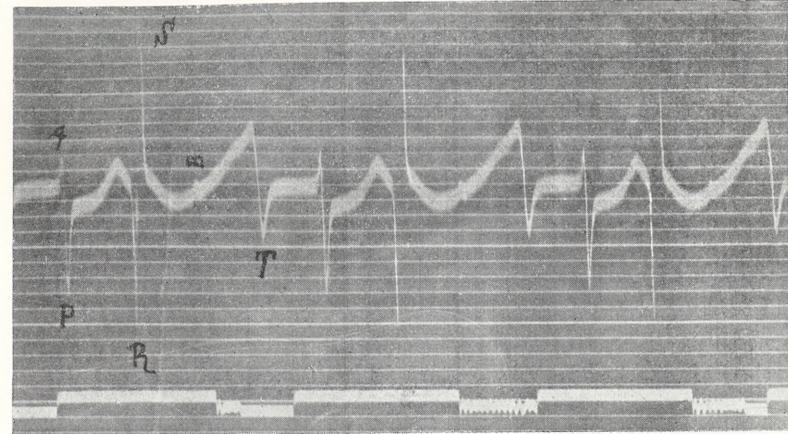
27².



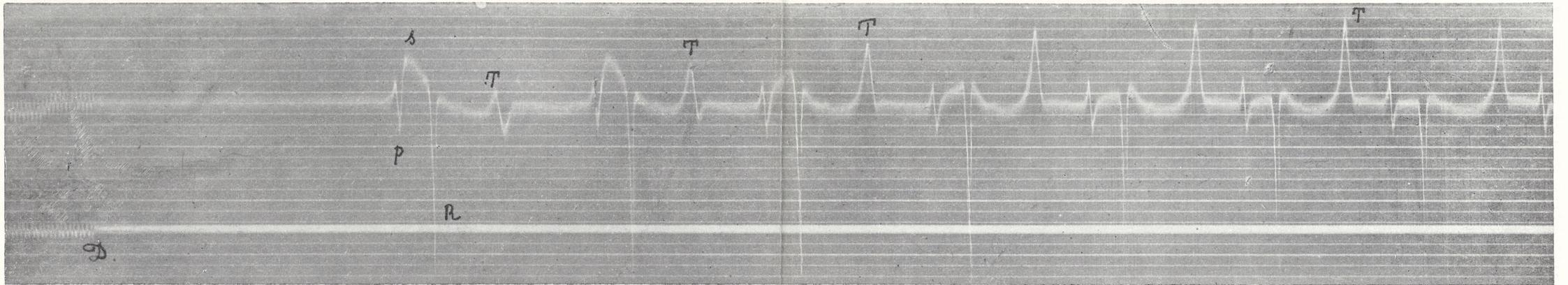




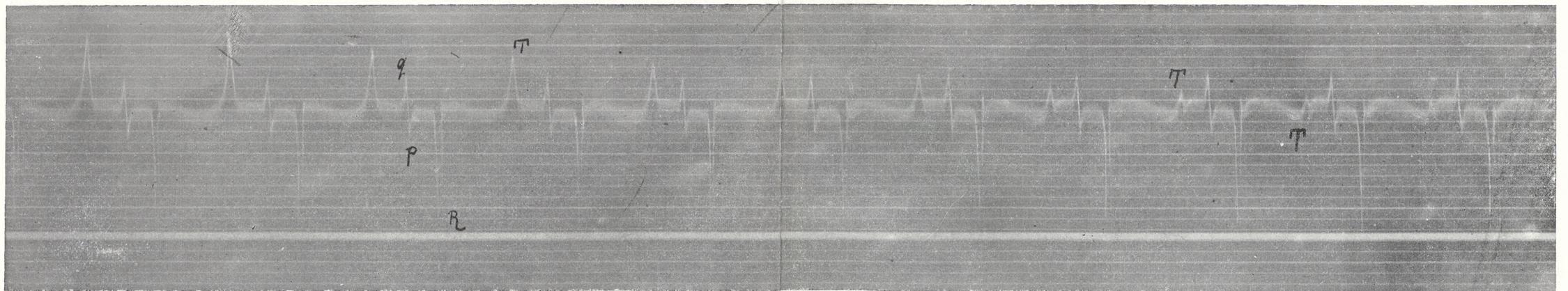
28a.



29a.

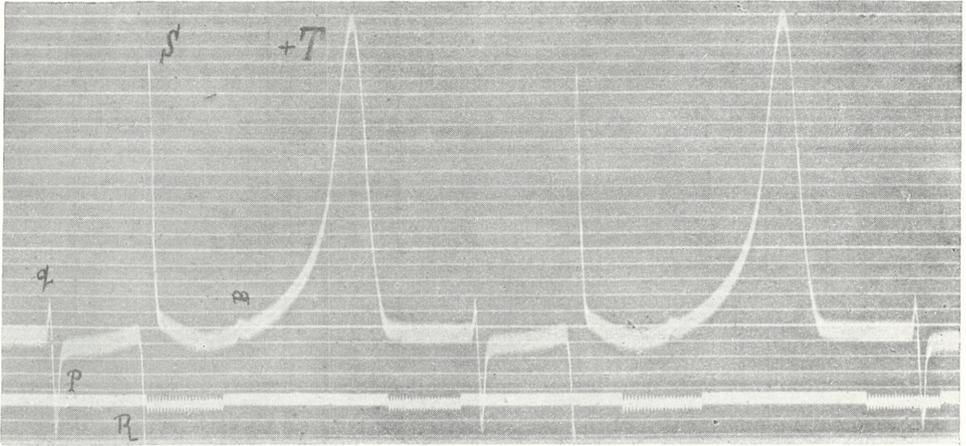


28b<sup>1</sup>.

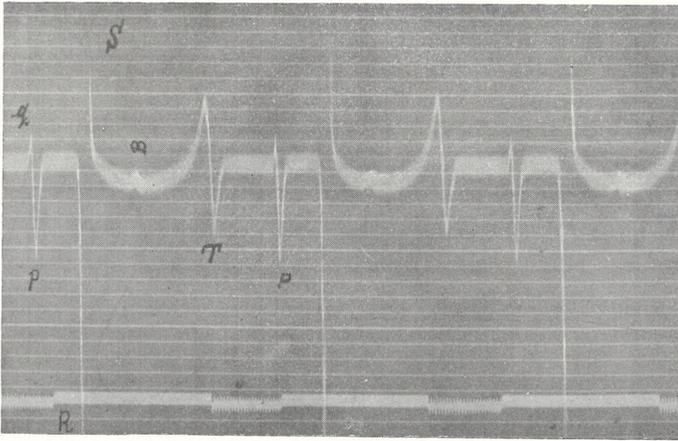


28b<sup>2</sup>.

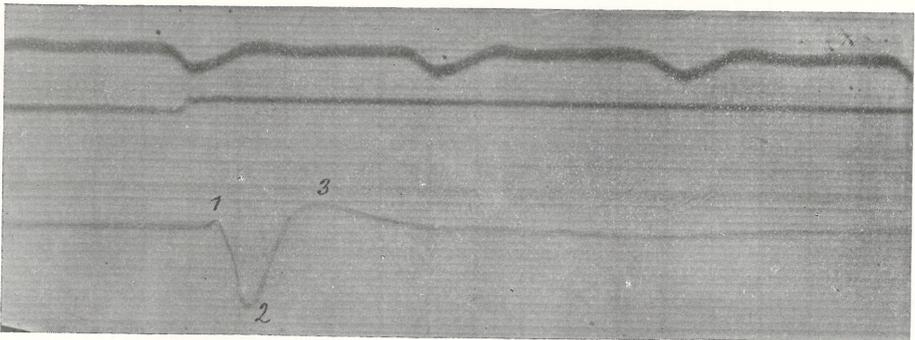




29 b



29c.



30.



*Badania w zakresie głowonogów z górnej kredy w Polsce.  
Część II: Skafity. — Untersuchungen über die Cephalo-  
poden der oberen Kreide in Polen. II. Teil: Die Skaphiten.*

Mémoire

de M. J. NOWAK,

présenté par M. L. Szajnocha m. c. dans la séance du 3 Juillet 1911.

(Planches XXXII—XXXIII).

## I. Historischer Rückblick.

In der paläontologischen Literatur der letzten Zeiten mehren sich immer die Stimmen, daß die Parkinson'sche Gattung *Scaphites* aus heterogenen Elementen besteht, die nur einen Charakterzug gemeinsam haben: die hakenförmige, anormale Wohnkammer. Unter diesem Eindruck habe ich die Bearbeitung des reichhaltig in den Lemberger Museen angehäuften Skaphitenmaterials unserer Kreide in Angriff genommen.

Schon bei der Betrachtung der Lobenlinien verschiedener Arten fielen mir die großen Unterschiede in ihrem Bau vor allem deshalb auf, weil die Kammersuturen der geologisch jüngeren Arten im Vergleich mit jenen immer älterer keineswegs als Glieder einer sich konsequent entwickelnden Reihe angesehen werden konnten. Im Gegenteil, es stand eine der anderen beinahe vollkommen fremd gegenüber. Diese Betrachtungen, sowie die Prüfung der Beschaffenheit der Skulptur und der inneren Windungen haben zur Ausscheidung und Trennung natürlich zusammenhängender Formkomplexe innerhalb der Skaphitengruppe geführt.

Bevor ich zur Besprechung dieser Beziehungen komme, will ich kurz die neueren Klassifikations- und Einteilungsversuche der Skaphiten besprechen.

Neumayr hielt die Skaphiten für eine natürliche Gruppe, die nach ihrer Lobenlinie mit Auxiliarloben und nach der Beschaffenheit des Aptychus zu schließen, den *Holcostephanen* entstammt.

Auf Grund der bifiden Loben wurden die Skaphiten den Lytoceren zugeteilt, und Douvillé, der sich hauptsächlich auf die Eigenschaften der Lobenlinie stützte, versetzte sie in seine Gruppe der Pulchelliiden und leitete sie von der *Stoliczkaia* her. Grossouvre brachte sie in seiner Familie *Acanthoceratidae* unter, gestützt auf die Skulpturbeschaffenheit der Schale.

Hyatt (Textbook of palaeontology v. Zittel) weist die Skaphiten wieder den Lytoceratiden zu.

Im Jahre 1905 sprach W. D. Smith<sup>1)</sup> die Ansicht aus, daß die Gattung *Scaphites* geordnet werden müsse, sie sei polyphyletisch und umfasse degenerierte phylogerontische Formen, die von durchaus fremden Familien abstammen: die *Nodosus*-Gruppe leitete er von den Stephanoceratiden, *Scaphites inermis* und *Condoni* von den Lytoceratiden her.

L. Pervinquierè<sup>2)</sup> hält die Skaphiten ebenfalls für heterogen und sucht darin mit vollem Recht den Grund für die Divergenz der Ansichten über ihre Abstammung. Was die „eigentlichen Skaphiten“, d. h. die *Aequalis*-Gruppe betrifft, glaubt er mit gutem Grund zu der früheren Anschauung Neumayr's zurückkehren zu dürfen, daß ihr Anfang bei den Stephanoceren zu suchen ist, dagegen die anderen, z. B. *S. Cunliffei*, stammen von den Lytoceren her.

Auch H. Yabe schließt sich in seiner jüngst erschienenen Arbeit über die japanischen Scaphiten<sup>3)</sup> der Ansicht der Autoren an, die unsere Gattung als polyphyletisch betrachten. Nach ihm ist für die Beurteilung der Verwandtschaft der Skaphiten der interne Teil der Lobenlinie am wichtigsten. Leider aber berücksichtigt er nur die von d'Orbigny angegebenen Lobenlinien und der Unterschied zwischen diesen und den japanischen, die einen hohen Internsattel besitzen, hat ihn zur Ausscheidung der letzteren als eine neue Gattung *Yezoites* veranlaßt. Die von Smith und Pervinquierè in den früher zitierten Arbeiten abgebildeten Lobenlinien belehren uns jedoch, daß diese Unterschiede überhaupt nicht existieren, da hohe Internsättel bei phyletisch verschiedenen Gruppen vorkommen können und die d'Orbigny'schen Zeichnungen ungenau sind. Um auf diesen Punkt nicht mehr zurückzukommen, will ich noch bemer-

<sup>1)</sup> The Developpement of Scaphites, Journal of Geology.

<sup>2)</sup> Études de paléontologie tunisienne I. S. 117.

<sup>3)</sup> Beitr. z. Paläontologie Österr., Bd. 23, 1910.

ken, daß ich prinzipiell, schon auf Grund meiner eigenen Erfahrungen, der Ansicht nicht beistimmen kann, daß der interne Teil der Lobenlinie für die Beurteilung der Verwandtschaftsverhältnisse am wichtigsten sein sollte. Ich gebe gerne zu, daß er nicht unterschätzt, und umso weniger vernachlässigt werden darf, wie dies heute noch sehr oft geschieht. Ich habe an meinem Material die Beobachtung gemacht, daß sowohl der interne als auch der externe Teil der Lobenlinie schon bei den ersten Suturen wesentlich angelegt ist und mit dem Alter bloß sekundäre Zerschaltungen erfährt, daß jedoch die Herausbildung neuer Elemente in der Regel demjenigen Teil zufällt, welcher dem Nabel zugewendet ist, sowohl in der Intern- als auch in der Externpartie; daher ist der interne und der externe Teil der Lobenlinie im allgemeinen als ziemlich gleich wichtig zu betrachten. Auch habe ich beobachten können, daß man in bezug auf die Anzahl und die Gestalt der Elemente zwischen dem internen und dem externen Teil der Lobenlinie eine gewisse Korrelation wahrnehmen kann in diesem Sinne, daß die Gattungen mit reich zerschlittem, vielgliedrigem, hochlobigem äußerem Teil der Lobenlinie einen im großen und ganzen ebenso beschaffenen inneren Teil besitzen. Deshalb war es auch möglich, die Gesamtheit der bis heute bekannten Ammoniten ziemlich befriedigend und verläßlich zu ordnen, obwohl nur bei einer verhältnismäßig geringen Anzahl derselben die innere Kammerwändenat bekannt ist.

Yabe faßt die Übereinstimmung seiner *Yezoites*-Arten mit den typischen Skaphiten bezüglich der Gestalt und externen Lobenlinie bloß als eine Konvergenzerscheinung auf. Abgesehen davon, daß wie ich oben erwähnt habe, der angebliche Unterschied auf die Mangelhaftigkeit der d'Orbigny'schen Zeichnung zurückzuführen ist, muß bemerkt werden, daß man bei den Ammoniten nicht immer im klaren ist, welche Merkmale als erblich aufzufassen sind, und welche sich durch bloße Konvergenz erklären lassen. Ich will ein Beispiel aus der Literatur der letzten Zeiten anführen. Kossmat hat aus der indischen Kreide einen Ammoniten *Holcostephanus superstes* beschrieben<sup>1)</sup> und ihn den Holcostephaniden zugewiesen, trotzdem er die Beschaffenheit der Lobenlinie mit dem bifiden ersten Laterallobus kannte, und zwar sah er sich dazu veranlaßt durch

<sup>1)</sup> Beitr. z. Pal. Öst.-Ung., Bd. IX, S. 26.

die äußere Gestalt, die in dieser Hinsicht kaum Zweifel aufkommen läßt. Die in gewissen Entwicklungsstadien bei manchen Acanthoceren holcostephanusähnliche äußere Form einerseits, und die acanthocerasartig bifide Lobenlinie bei den jungen Holcostephaniden betrachtete er als eine Konvergenzerscheinung. Eine andere Stellung dieser Formengruppe gegenüber nehmen P. Choffat<sup>1)</sup>, Pervinquierè<sup>2)</sup>, Douvillé<sup>3)</sup> u. a. ein, die im Gegenteil die äußere Gestalt der als neue Gattungen betrachteten *Fagesia* und *Vascoceras* als Konvergenzerscheinung auffassen und sie mit den Acanthoceren in Zusammenhang bringen. Indessen betrachte ich eine solche Erledigung dieser Frage nicht als peremptorisch. Ich werde im Laufe der Arbeit Gelegenheit haben zu zeigen, daß in der Schar der Holcostephanen sowie unter den Hopliten sich nicht selten die Tendenz wahrnehmen läßt, den ersten Laterallobus und eventuell auch die weiteren nicht regelrecht trifid, sondern bifid zu gestalten; in dieser Richtung entwickelt sich ein beträchtlicher Teil der Formen beider Familien vollkommen parallel. Wenn wir nun sehen, daß dabei der *Holcostephanus*-Charakter der äußeren Gestalt und der Skulptur von der Jugend an bis zum Alter fort dauert, wie z. B. bei *Fagesia*<sup>4)</sup>, wird man alle diese Merkmale schwerlich durch Konvergenz erklären können, denn sonst bleibt kein einziger Charakterzug als spezielle Besonderheit, die sich nur auf die Acanthoceren beziehen ließe. Bei der Ermittlung der Verwandtschaftsverhältnisse muß hier in erster Reihe der ontogenetische Entwicklungsgang in Betracht gezogen werden, denn dieser allein gibt uns Aufschluß darüber, welche Eigenschaften vererbt, welche aber im Laufe der späteren Entwicklung erworben worden sind und als Konvergenzerscheinungen gelten können.

## II. Die Abstammung und die Systematik.

Als ich mit der Bearbeitung des Materials unserer Kreide beschäftigt, nach systematischen Kriterien suchte, konnte ich nicht umhin, auch die Abstammung im allgemeinen zu streifen. Anfangs

<sup>1)</sup> Recueil d'études paléont. sur la faune cré. du Portugal, Vol. 1, Sér. II, 1898.

<sup>2)</sup> A. a. O.

<sup>3)</sup> B. S. G. F., C.-R. des Séances, S. 85.

<sup>4)</sup> Siehe Pervinquierè, a. a. O., S. 320.

hatte ich mir die Aufgabe gestellt, die systematischen Verhältnisse der Skaphiten unserer höchsten Kreide zu untersuchen, doch bald stellte sich die Notwendigkeit heraus, auch den *Scaphites aequalis* in den Bereich dieser Arbeit mit einzubeziehen; anderes Material boten die bisherigen Funde in unserer Kreide nicht.

Nach einer flüchtigen Betrachtung des Materials scheint die alte Neumayr'sche Anschauung, daß die Scaphiten eine gute natürliche Gruppe bilden, die sich an *Holcostephanus* anschließt, volle Begründung zu haben. In der Skulptur der letzten Windungen besteht eine Ähnlichkeit; bei *Scaphites aequalis* sind die Windungen breiter als höher, bei *Scaphites tridens* bereits im allgemeinen höher als breit, und *Scaphites constrictus* ist schon vollkommen flach. Man sieht also in dieser Beziehung eine gewisse Aufeinanderfolge im Entwicklungsgange zu den immer jüngeren Formen. Diese Konsequenz existiert aber auch in anderer Hinsicht. Die Lobenlinie hat nämlich bei *Scaphites aequalis* zwei Seiten- und einen Hilfslobus, bei *tridens* zwei Seiten- und einen bis zwei Hilfsloben und bei *constrictus* zwei bis drei Hilfsloben. Wenn man noch die „anormale“ Wohnkammer in Betracht zieht, so hat man Grund genug, von der Geschlossenheit der Gruppe zu sprechen.

Geht man aber einen Schritt weiter und betrachtet aufmerksam die inneren Windungen und die Ausbildungsweise der Lobenlinie sowie den inneren Teil derselben, schwindet sofort der trügerische Schein der Gleichartigkeit der Gruppe. Die Ähnlichkeit der Skulptur finden wir erst in der späten Entwicklungsphase des Individuums ausgebildet, und die Resultate der Prüfung des Entwicklungsganges schließen eine gemeinsame Entstehung direkt aus. Dann begreift man den wahren systematischen Wert der anormalen Wohnkammer.

Ich muß in der Betrachtung der systematischen Werte auf deren eingehende Berücksichtigung bei der Beschreibung der Arten hinweisen, wo sie mit entsprechendem Bildmaterial belegt und erläutert sind, und hier nur mit kurz gefaßtem Tatsachenbestand operieren.

Ich will nun in aller Kürze die Unterschiede in der Entwicklung der Skulptur der Schale bei unseren Arten zusammenstellen und beginne mit jenen Rippen, die sich ohne Unterbrechung über die Bauchseite hinziehen.

*Scaphites aequalis*. Die Rippe entspringt ohne Knoten aus dem

Nabel, sie endet an der Bauchkante mit einer höckerartigen Verdickung und verzweigt sich hierauf in schwächere Teilrippen. Später findet zwischen dem Bauche und der Flanke ein Ausgleich in der Berippung in der Weise statt, wie es bei der Beschreibung der Art geschildert wird.

*Scaphites tridens*. Die radialen, geraden Hauptrippen beginnen am Nabel mit einem Höcker, der später verflacht, und gehen über die Siphonalseite, an Stärke etwas abnehmend, hinüber. Dazwischen finden wir Schaltrippen. Die Abzweigung der Nebenrippen findet in der Nähe der Siphonalseite statt und kommt selten vor. Später findet ebenfalls ein Ausgleich in der Berippung der Flanken und der Außenseite statt.

*Scaphites constrictus*. Die geschwungenen, in der Flankenmitte und auf der Bauchseite gebogenen Rippen gabeln sich ohne Knotenbildung in der Nähe der Bauchkante, auf der Siphonalseite treten hier und da Schaltrippen auf. Später wird die Teilung seltener und die Einschaltung häufiger.

Die hier angegebenen Skulpturen sind jungen und mittleren Stadien entnommen.

Nun gehen wir zu den Unterschieden im Bau der Kammerwandsuturen unserer Arten über.

*Scaphites aequalis*. Der Externlobus und der Externsattel sind am höchsten, die weiteren (zwei Seitenloben und ein Hilfslobus) werden stufenweise kleiner. Im internen Teil der Linie ist der trifide Internlobus länger als der Internauxiliar; ein großer und breiter Internsattel ist vorhanden. Die bifiden Loben entwickeln sich aus den trifiden.

*Scaphites tridens*. Außenlobus, zwei Seitenloben, ein bis zwei Hilfsloben. Am höchsten ist der Außenlobus, dann folgt in Betreff der Länge der bifide erste Lateral; der trifide zweite Lateral und die folgenden Loben sind viel kürzer als der erste Seitenlobus. Von den drei Internsätteln ist der erste am höchsten und am breitesten, die anderen allmählich kleiner. Die bifiden Loben entwickeln sich aus den trifiden. Die Loben- und die Sattelkörper sind stark gegliedert und zerschlitzt.

*Scaphites constrictus*. Außenlobus, zwei Laterale, zwei bis drei Hilfsloben. Am höchsten ist der bifide erste Lateral, niedriger der Außenlobus, und der zweite Lateral erreicht kaum  $\frac{1}{3}$  der Höhe des ersten. Der zweite Lateral und die Hilfsloben sind in den jüngeren

Stadien bifid, in den älteren asymmetrisch bifid, bezw. trifid. Der erste Internsattel klein und schmal, der zweite sehr breit und höher als der erste. Die Loben und die Sättel schwach gliedert und zerschlitzt. Den bifiden Loben gehen ebenfalls die trifiden voran (vielleicht den ersten Seitenlobus ausgenommen, an welchem dies deutlich und zweifellos nicht beobachtet wurde).

Es sei mir nun gestattet, noch die auffallendsten Momente dieser Unterschiede zu betonen, besonders was die Lobenlinie anbelangt. Abgesehen von der Höhe der Sättel und der Loben fällt in erster Linie auf, daß der zweite Lateral und die Hilfsloben des *Scaphites tridens* stets trifid sind. Bei der Beschreibung der Lobenlinie des *Scaphites aequalis* habe ich zweifellos nachgewiesen, daß die bifiden Loben derselben sich aus den trifiden allmählich entwickeln. Man ist nun berechtigt zu erwarten, daß dieser Vorgang bei dem geologisch viel jüngeren *Scaphites tridens* weiter und noch stärker zum Ausdruck kommt. Indessen ist das Gegenteil davon der Fall. Als eine Regressionserscheinung kann das nicht aufgefaßt werden, da die Lobenlinie übrigens stark progressiv erscheint: die Anzahl der Intern- und der Externloben ist entschieden größer, die Zerschlitzung viel reicher. Diese Lobenlinie kann nicht von der *Aequalis*-Linie stammen. Hiezu kommt noch die Linie des *Scaphites constrictus*. Der hervorragendste Unterschied besteht im internen Teil. An den letzten Scheidewandlinien normal gewachsener Individuen sieht man, daß die Anzahl der Loben des äußeren Teiles der Linie im Verhältnis zu *Scaphites tridens* noch größer ist; sie sind alle bereits bifid beschaffen; dennoch besitzt der innere Teil der Linie bei *S. constrictus* weniger und anders beschaffene Glieder. Ich habe zum Zwecke der Vergleichung je einige Arten so plastischer und artenreicher Gattungen wie *Hoplites*, *Parahoplites*, *Douvilleiceras*, *Acanthoceras*, *Stoliczkaia* in bezug auf die innere Lobenlinie untersucht, nirgends aber innerhalb einer Gattung eine so weit gehende Differenzierung gefunden, sondern mich im Gegenteil überzeugt, daß z. B. die schon von Neumayr ausgeschiedene und als solche bis jetzt betrachtete Gattung *Stoliczkaia* (Fig. 1) im Verhältnis zu *Acanthoceras* (Fig. 2) fast gar keinen Unterschied aufweist; fast dasselbe läßt sich über das Verhältnis des *Parahoplites* zu *Douvilleiceras* sagen (Fig. 3 und 4). Ich kann nicht umhin, schon jetzt anzudeuten, daß zwischen der Lobenlinie des *Scaphites tridens* (z. B. Fig. 8—9) und *S. aequalis* (Fig. 6) oder *S. constrictus* (Fig. 15) ein

bedeutend größerer Unterschied als zwischen derselben und der Linie des *Acanthoceras* (Fig. 2) oder *Stoliczkaia* (Fig. 1) besteht. Schon auf Grund dieser Betrachtungen ist der einzige Schluß möglich, daß nach Hyatt's Bezeichnung eine Anzahl „morphologischer

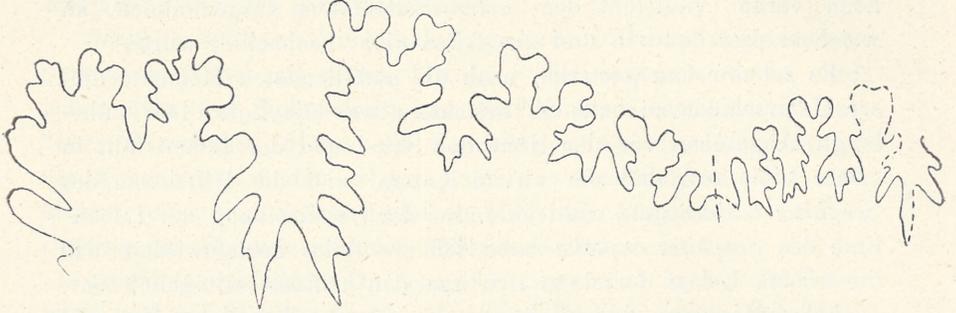


Fig. 1. Die ganze Lobenlinie v. *Stoliczkaia dispar* d'Orb. von Mont-Saxonet (O.-Savoyen). 4-fache Vergr.

Äquivalente“ von verschiedener Herkunft als Arten einer Gattung gruppiert worden sind.

Nicht weniger Aufschluß über die Abstammung der Scaphiten

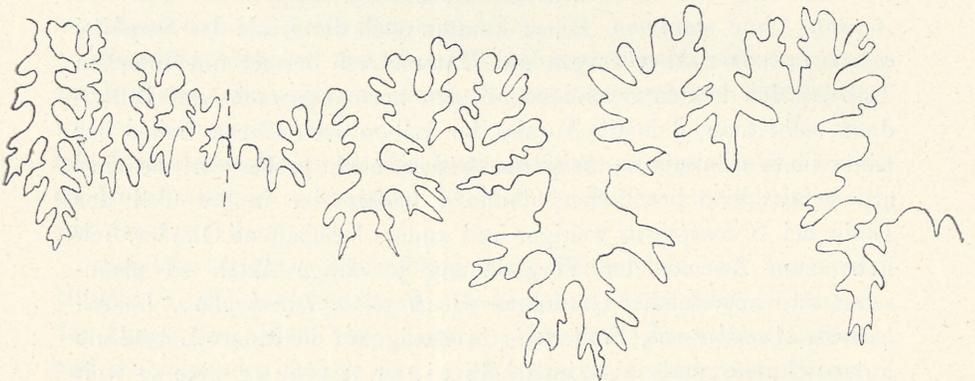


Fig. 2. Die Lobenlinie des *Acanthoceras Mantelli* Sow. von Podzameczek in Galizien. 5-fache Vergr.

gibt uns die Betrachtung der Skulptur derselben. Um jedoch direkt an die Sache heranzutreten, will ich die Arten und Gattungen aufsuchen, die in dieser Beziehung mit unseren Scaphiten übereinstimmen.

1. *Scaphites aequalis*. Ich kann hier nichts Neues bieten, son-

dern die Äußerung Pervinquières über dieses Thema wiederholen<sup>1)</sup>. „De fait, un jeune *Scaphites aequalis* est à peine distinct d'un jeune *Holcostephanus* ou d'un jeune *Holcodiscus*. La forme générale est la même, l'ornementation est la même et l'aptychus est de même type, d'après Neumayr; j'ajoute que la cloison est la même“. Pervinquière hat auch richtig die wahre Natur der

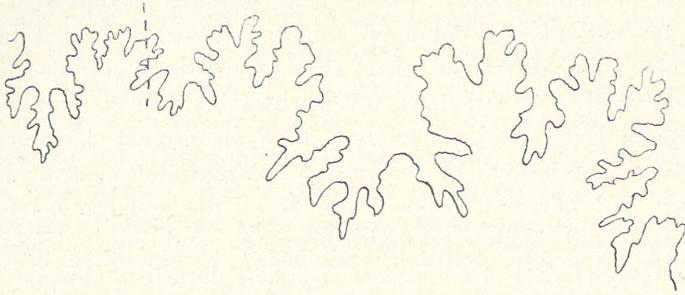


Fig. 3. *Parahoplites Ferraudi* d'Orb. Escragnolles. 5-fache Vergr.

Lobelinie erkannt, daß im jungen Alter sogar der erste Laterallobus nach dem trifiden Typus gebaut ist. Die von mir angegebenen Linien, Fig. 6, bestätigen vollauf die Ansicht, daß *Scaphites aequalis* von einem Ahnen stammt, der einen trifiden Lobenbau be-



Fig. 4. *Douvilleiceras mamillare*. Vraconnaz. 5-fache Vergr.

saß. So schwindet in diesem Falle der letzte Grund, aus dem bifiden Charakter der Linie die Gattung von dem *Lytoceras* herzuleiten. Auf die Frage der Entwicklung der Lobelinie komme ich noch später zurück und gehe jetzt zur folgenden Art über.

2. *Scaphites tridens*. Unter den zahlreichen Gattungen der unteren und der oberen Kreide ist die Gattung *Acanthoceras* die einzige, welche hier in Betracht kommen kann. Wenn man die Zeich-

<sup>1)</sup> A. a. O., S. 117.

nung der jungen Windungen des *S. tridens* (Taf. XXXII, Fig. 4 u. Taf. XXXIII, Fig. 27) mit den Zeichnungen der zahlreichen indischen Arten von *Acanthoceras* bei Kossmat vergleicht, ist man von der Vollkommenheit der Übereinstimmung überrascht. An der Beschreibung z. B. des *Acanthoceras Turneri* White <sup>1)</sup> aus der Verwandtschaft des *Acanthoceras Rhotomagense* braucht nichts geändert zu werden, um sie dem jungen *tridens* ohne weiteres anzupassen. „Die rasch anwachsenden Windungen sind verhältnismäßig breit und besitzen eine hohe, aber nicht scharf abgesetzte Nabelwand; die Flanken sind sehr wenig gewölbt, gegen außen schwach konvergierend und von der breiten Externregion nur undeutlich abgegrenzt. Die Skulptur ist kräftig und besteht in der Jugend aus zahlreichen, abwechselnd längeren und kürzeren Rippen, von denen die ersteren bereits auf der Nabelwand nahe der Naht beginnen und einen Umbilikal-knoten tragen“. Bei *Acanthoceras Newboldi* derselben Gruppe ist die siphonale Knotenreihe nur in der Jugend entwickelt; im Altersstadium sind die Knoten der Bauchseite überhaupt nicht entwickelt. Im späteren Alter findet der Ausgleich in der Berippung der Flanken und der Außenseite bei *Acanthoceras Turneri* auf dieselbe Weise, wie bei *Scaphites tridens* statt, indem sich die eingeschalteten Rippen verlängern und endlich bis zur Nabelwand reichen. Für die Acanthoceraten dieser Gruppe ist das Schwinden von Knoten im höheren Alter charakteristisch. Auf diese Weise erhält man immer ein Bild, welches dem adulten normalen Teile des *Scaphites tridens* vollkommen gleicht. Und nun bemerke ich noch, daß die an dieser Spezies wahrnehmbaren Knoten, wie dies bei der Beschreibung der Spezies nachgewiesen wird, eine ganz junge Erwerbung darstellen und nur vielleicht als Rückschlag mit den Knoten des *Acanthoceras* in Zusammenhang zu bringen sind.

3. *Scaphites constrictus*. Ein Blick auf Fig. 24 der Taf. XXXIII und die von Neumayr und Uhlig in „Palaeontographica“, Bd. 27, Taf. 46, dargestellten Hoplitiden, *H. Deshayesi* und *H. Weissi*, oder die von v. Koenen <sup>2)</sup> geschilderten *Hoplitides Bodei* und *laeviusculus* überzeugt uns, daß diese Formen einander auffallend ähnlich sind. Ich führe die Beschreibung des *Hoplitides Bodei* von Koe-

<sup>1)</sup> Kossmat, Beitr. z. Paläont. Öst.-Ung., Bd. 11, S. 3 und Stoliczka, The Fossil Cephalop. . . of South India, Taf. 35.

<sup>2)</sup> Abh. d. Preuß. Landesanst. Heft 24, Taf. 8 und 9.

nen's<sup>1)</sup> an: „Auf jeder halben Windung beginnen an der Nabelkante etwa 12 bis 15 ziemlich hohe, schmale Rippen, spalten sich ausnahmsweise nahe derselben und sind mehr oder minder stark nach vorn gerichtet, beginnen aber meist schon auf dem inneren Drittel sich gerade zu biegen, und auf dem äußeren Drittel bis Viertel biegen sie sich allmählich recht stark zur Externseite vor, über welche sie ohne Unterbrechung, obschon ein wenig abgeflacht und gleichsam nach vorn gedrückt hinweglaufen. Ziemlich regelmäßig schieben sich etwa auf der Mitte der Seitenflächen zwischen die primären Rippen schwächere ein, welche diesen jedoch nach außen bald an Stärke gleich werden, so daß an der Externseite in gleichen Abständen etwa doppelt so viele Rippen vorhanden sind wie an der Nabelkante“. Während jedoch *Hoplitides Bodei* einen ziemlich breiten Nabel und eine gröbere Berippung aufweist, besitzt *Hoplitides laeviusculus* v. Koen. eine Skulptur, die von jener der inneren Windung des *Scaphites constrictus* geradezu nicht zu unterscheiden ist. Hier ist auch der Nabel bedeutend enger.

Und nun komme ich auf die Frage der Lobenlinie dieser Formen zurück, welche endgültig entscheiden kann, ob die vorhandene Übereinstimmung des Äußeren der angeführten Formen mit unseren Skaphiten auf wirklicher Verwandtschaft beruht, oder sich bloß auf Konvergenzerscheinungen zurückführen läßt.

Zuerst will ich vom allgemeinen Standpunkte aus die Frage erörtern, auf welchem Wege die bifiden Loben der Scaphiten entstanden sind und ob uns das geologisch ältere Material berechtigt, diesen Vorgang bloß als eine Phase eines länger andauernden Prozesses von allgemeiner Bedeutung zu betrachten.

Die Entwicklung der Lobenlinie der in Rede stehenden Arten von Scaphiten zeigt unzweideutig, daß dieselbe von der dreigliedrigen stammt. Einen ähnlichen Vorgang verzeichnet W. D. Smith<sup>2)</sup> an den amerikanischen Skaphiten. An den Acanthoceren hat diesen Fall L. Perinquierè in seiner mehrmals zitierten Arbeit festgestellt. Er sagt dort bei der Beschreibung des *Acanthoceras Martimpreyi* Coquand aus der Gruppe des *Acanthoceras Mantelli*, S. 294: „Le deuxième lobe est irrégulièrement bifide ou même trifide; les suivants se terminent en pointe. C'est, en effet, un caractère com-

<sup>1)</sup> A. a. O. S. 222.

<sup>2)</sup> A. a. O. S. 652.

mun à tous les *Acanthoceras* (et à divers genres voisins) que les lobes naissent trifides; puis, une des pointes latérales se développe plus vite que la terminale et atteint celle-ci, la troisième pointe restant en arrière. Ce mode de développement indique, lui aussi, qu'on doit chercher l'origine des *Acanthoceras* du côté des *Hoplites*<sup>1)</sup>. Diese Umbildung der Loben aus trifiden in bifide ist bei den verschiedenen Arten verschieden weit vorgeschritten und in dieser Beziehung enthält das Werk von Pervinquierè ein reichliches Material.

Douvillé hat, indem er sich hauptsächlich auf die Lobenlinie stützte, die *Acanthoceren* der Familie *Pulchelliidae* zugewiesen und mit dieser den *Hopliten* gegenübergestellt. Die Richtigkeit dieser Trennung wurde von verschiedenen Seiten in Abrede gestellt. So meint z. B. D. Anthula<sup>1)</sup>, daß die von Grossouvre geschaffene Abteilung *Douvilleiceras*, die ebenfalls den *Hoplitiden* zugeteilt wurde, nur die Bedeutung einer Untergattung innerhalb der Gattung *Acanthoceras* haben dürfte, da die Formen dieser Gruppe sehr weitgehende Beziehungen zu den typischen *Acanthoceren* aufweisen. Es zeigt nun Pervinquierè<sup>2)</sup>, daß *Acanthoceras Giltairei* in seiner Linie die Charaktere des *Douvilleiceras* mit denjenigen des *Acanthoceras* vereinigt, und zieht daraus den Schluß, daß diese beiden Gattungen jedenfalls nicht so weit voneinander entfernt sind, wie dies von mancher Seite vermutet wird. In *Acanthoceras Haugi* zeigt uns Pervinquierè die Lobenlinie, deren erster Seitenlobus fast trifid, der zweite vollkommen trifid ist; bei *Acanthoceras Susannae*<sup>3)</sup> sind die beiden Lateralen bifid, und dasselbe beobachtet man bei *Acanthoceras pentagonum* J. Br., *A. Mantelli* Sow., *Newboldi* Kossm. u. anderen<sup>4)</sup>.

Es läßt sich also in der Familie der *Acanthoceren* die Tatsache feststellen, daß, während die älteren Glieder der Familie (*Douvilleiceras*) noch vollkommen trifide Loben haben, bei jüngeren, welche vom Cenoman an ihre Stelle einnehmen<sup>5)</sup>, ein, zwei, bis drei bifide Loben auftreten.

<sup>1)</sup> Beitr. z. Pal. Österr., Bd. 12, S. 123.

<sup>2)</sup> S. 286.

<sup>3)</sup> S. 299.

<sup>4)</sup> Vgl. Kossmat, a. a. O., Taf. 2-5.

<sup>5)</sup> Siehe Pervinquierè, a. a. O., S. 195 und Ch. Jacob: Études pal. et stratigraph. sur la part. moy. d. terr. créat. dans les Alpes franç., S. 105.

Die Lobenlinie des *Scaphites tridens* (Fig. 8—12), über welche mir im Zusammenhang mit jener der *Acanthoceren* einige Bemerkungen gestattet seien, zeigt ihrem äußeren und inneren Teil nach alle Eigenschaften der Gattung des *Acanthoceras*. Die Charakteristik der Linie der letztgenannten Gattung, welche ich bei Kossmat, Gros-souvre, Pervinquierè u. a. finde, stimmt mit derjenigen des *Scaphites* vollkommen überein. Ich führe z. B. die von Pervinquierè<sup>1)</sup> an. „La ligne suturale comprend peu d'éléments; outre les deux lobes latéraux fondamentaux, il n'y a jamais qu'un à trois lobes auxiliaires très petits; le premier lobe latéral se termine toujours par deux pointes. La première selle ventrale est haute et large, presque carrée, divisée par un lobule en deux parties sensiblement égales. La deuxième selle est bien plus petite que la précédente et souvent arrondie“. Ich gehe aber viel weiter. Ich gebe oben in Fig. 1—4 die Abbildungen von *Douvilleiceras*, *Acanthoceras* und *Stoliczkaia* Ich brauche hier die Ansichten von Kossmat, Jacob, Pervinquierè nicht anzuführen, daß die letztgenannte Gattung sich eng an die *Acanthoceren* anschließt. Wenn man den inneren Teil dieser Linien bei allen diesen Gattungen vergleicht, so fällt sofort ein charakteristisches Merkmal auf: *Douvilleiceras* hat einen niedrigen und wenig zerschlitzten Internsattel, *Acanthoceras* und *Stoliczkaia* weisen mehrere schlanke und zerschlitzte Internsättel auf. Vergleicht man nun die Linie des *Acanthoceras Mantelli* mit derjenigen des *Scaphites tridens*, Fig. 8—9, so sieht man sofort, daß die letztere eine Weiterentwicklung besonders in der Zerschlitung zeigt, aber die Hauptmerkmale der Gattung strenge wahrt.

Diese Übereinstimmung des *Scaphites tridens* mit der Gattung *Acanthoceras* nicht nur in der Skulptur, sondern auch in der Lobenlinie ist zu groß, als daß sie als zufällig gedeutet werden könnte. Man darf dabei nicht vergessen, daß die „anormale Wohnkammer“, welche allein die Vollkommenheit der Übereinstimmung stört, ein ganz zuletzt auftretendes Merkmal ist und daß vorher das Tier eine normale Wohnkammer besessen haben muß. Wenn man sich nun die Schale in diesem Zustande der Erhaltung denkt, so würde niemand zögern, dieselbe an *Acanthoceras* anzuschließen. Man hätte sie vielleicht mit einem neuen Genusnamen belegt, dabei

<sup>1)</sup> S. 259.

aber stets betonen müssen, daß sie mit *Acanthoceras* in engen Verwandtschaftsbeziehungen steht.

Mit diesen Betrachtungen beginne ich deshalb bei *Scaphites tri-dens*, weil diesbezüglich eine reichhaltige Literatur vorliegt. Ähnlich gestaltet sich das Verhältnis des *Scaphites constrictus* zu der erwähnten Gruppe der Hopliten.

Die meisten Daten enthält in dieser Beziehung die Arbeit von Koenen's<sup>1)</sup>. Dieser Verfasser nimmt das Vorhandensein zweier Parallelreihen von Formen an, die in Gestalt und Skulptur mehr oder weniger einander gleichen, nicht aber in der Gestaltung der Lobenlinie, und zwar daß die eine Form sich durch gewöhnliche einspitzige Lateralloben auszeichnet, wie wir sie bei *H. Deshayesi* und *H. Arnoldi* sehen, die andere dagegen stark unsymmetrisch zweispitzige besitzt, wie *H. Bodei*, *H. cf. Arnoldi*, *H. Leopoldi*, *H. cryptoceras* u. s. w. Die meisten derartigen Formen haben nur wenig verzweigte Loben, doch ist bei *H. Brandesi* die Verzweigung, wenn auch sehr kurz, so doch ziemlich stark. Neumayr und Uhlig<sup>2)</sup> beschreiben *H. Deshayesi* folgendermaßen: „Hinsichtlich der Suturlinie fällt zunächst die ungemein plumpe Entwicklung der Körper der Loben und Sättel ins Auge. Der erste Lateral steht um ziemlich großes Stück tiefer als der Siphonal und zeigt einen etwas stärker ausgebildeten siphonalen und einen schwächeren umbonalen Seitenzweig, welche sich ungefähr auf gleicher Höhe mit dem unpaaren Endaste von dem breiten Körper abgliedern. Der zweite Lateral ist weitaus kleiner als der erste und zeichnet sich durch einen verhältnismäßig starken Seitenast aus, welcher nur auf der siphonalen Seite des Lobenkörpers zur Entwicklung kommt“. Diese Merkmale treffen vollständig für die bei v. Koenen beschriebene Art *H. aff. Deshayesi* zu, und man findet sie ebenfalls bei *H. Leopoldi* (= *Kiliani* Koen.) mit nicht bifid gespaltenen Lateralloben, während die übrigen diese Spaltung aufweisen.

Uhlig hat jedoch gezeigt, daß *Hoplites Leopoldinus* zu der von ihm als Untergattung *Solgeria* ausgeschiedenen Gruppe der Hopli-

<sup>1)</sup> Die Ammonitiden des norddeutschen Neokoms in d. Abhandlungen d. Kön. Preuß. Geol. Landesanst. N. F., Heft 24, S. 168 u. ff.

<sup>2)</sup> Palaeontographica, Bd. 27, S. 178.

ten gehört, welche mit *Hoplitides* in keiner Beziehung steht<sup>1)</sup>. Meiner Ansicht nach beobachtet man an diesen Hoplitenformen denselben Vorgang, wie man dies an den Acanthoceren feststellen konnte, nämlich die Tendenz zur bifiden Gestaltung der Loben. Nach der üblichen Meinung sind die Loben mit der geringen, plumpen Verzweigung als reduktiv anzusehen. Daß der erwähnte *Hoplitides Brandesi* nur teilweise diese Bedingung erfüllt, spricht für die Richtigkeit meiner Ansicht. Bestätigt wird sie auch durch den folgenden Umstand. Vergleicht man die von v. Koenen gegebene Abbildung des *Hoplites Deshayesi* (Fig. 10, Taf. 45), welche ein verhältnismäßig junges Exemplar darstellt, mit der Neumayr'schen (Taf. 45, Fig. 1 b), so fällt es auf, daß der erste Laterallobus des jungen Exemplars trifid und der des alten unsymmetrisch bifid ist.

N. I. Karakasch beschreibt einige Formen aus der Gruppe des *H. Leopoldi* aus der Kreide der Krim<sup>2)</sup>. Bei der Beschreibung der jungen Windungen des *H. Leopoldi* spricht er die Ansicht aus, daß der Charakter der Lobenlinie sich mit dem Alter nicht verändert. Ich sehe aber, daß, während in der Fig. 15 der Taf. 24, welche ein jüngeres Stadium darstellt, der umbonale Seitenzweig des ersten Laterallobus ganz unsymmetrisch geteilt ist, indem der innere Teil viel kürzer ist als der äußere, derselbe Zweig in weiter vorgeschrittenem Alter (Fig. 7, Taf. 13) fast symmetrisch bifid erscheint; auch ist der äußere Seitenzweig desselben Lobus an dem jungen Exemplar verhältnismäßig kürzer als an dem alten (1·2:1·3). Obgleich diese Unterschiede nicht groß sind, ist die Richtung, in welcher sie sich bewegen, jedenfalls sehr bezeichnend.

Es läßt sich also innerhalb gewisser Gruppen von Hoplitiden die Tendenz zur bifiden Gestaltung der Loben feststellen, und zwar besonders in den Untergattungen *Parahoplites*, dem Jacob die Arten *Deshayesi* und *Weissi* einreicht<sup>3)</sup>, und *Hoplitides*. Die bifid beschaffene Lobenlinie des *Scaphites constrictus* ist ebenfalls aus der trifiden entstanden, stellt sich daher als ein konsequenter Exponent dieses Prozesses dar. Die anderen Merkmale ihrer Ahnen hat sie erhalten, wie die breiten, plumpen, wenig verzweigten Loben- und

<sup>1)</sup> Sitzber. d. Akad. d. Wiss. Wien, S. 625, Bd. 114.

<sup>2)</sup> Nischnie mjełowyja atłoschjenja Kryma in „Trudy Imper. S. Pietjerbur-skawo Obschtsch. Jestjestwoisp. Otd. Geol.“, Bd. 32, 1907, S. 79.

<sup>3)</sup> A. a. O. S. 77 u. ff.

Sattelkörper und deren Größenverhältnisse. Da auch die Skulptur der inneren Windungen des *Scaphites constrictus* sowie die Wachstumsverhältnisse derselben mit den Hopliten der genannten Gruppen gut übereinstimmen, scheint dies zu genügen, um von einer Verwandtschaft dieser Formen zu sprechen.

Es erübrigt noch die Beantwortung der Frage, ob sich auch unter den *Holcostephanen* das Bestreben feststellen läßt, die Loben bifid zu gestalten, wodurch die Form derselben an *Scaphites aequalis*, welcher von ihnen hergeleitet wird, klar würde.

Wenn man sich in der diesbezüglichen Literatur umsieht, ist es nicht schwer, Beispiele hiefür bei den *Holcostephanen* zu finden. So endigt bei *Craspedites semilaevis* Koenen, Taf. 5, Fig. 10, S. 82, der erste Laterallobus unten mit zwei weit voneinander abstehenden Spitzen, dagegen der zweite und die Auxiliarloben mit je einer. *Polyptychites Kayserlingi* bei Neumayr und Uhlig<sup>1)</sup> zeigt ebenfalls die Tendenz des ersten Laterallobus zur Bifidation und in noch höherem Grade das Exemplar bei Pavlov und Lamplugh<sup>2)</sup>. Bei *Holcostephanus unicus* Yabe<sup>3)</sup> sind die Loben ebenfalls bifid u. s. w. Nach allgemeiner Meinung gehen aber die *Holcostephaniden* nicht in die obere Kreide über.

Es hat nun Kossmat aus der indischen oberen Kreide eine dem *Holcostephanus* vollkommen ähnliche Form beschrieben, bei der jedoch der erste Laterallobus nicht einspitzig, wie es sonst bei dieser Gattung gewöhnlich vorkommt sondern beinahe symmetrisch gegabelt ist<sup>4)</sup>. Aus der oberen Kreide von Portugal und Tunis haben Choffat<sup>5)</sup> und Pervinquièrè<sup>6)</sup> ebenso beschaffene Formen geschildert und mit den neuen Gattungsnamen *Vascoceras* und *Fagesia* belegt. Nach diesen Autoren schließen sich diese Formen wegen ihrer bifid gespaltenen Loben an die *Acanthoceren* an. Nach Pervinquièrè erhält sich der *Holcostephanus*-Charakter der äußeren Gestalt der *Fagesia* von der Jugend bis zum Alter. Bei *Vas-*

<sup>1)</sup> A. a. O., Taf. 27, 2 a.

<sup>2)</sup> Argiles de Speeton Moskou, 1892, Taf. 15, 5 c.

<sup>3)</sup> Cretaceous Cephalopoda from the Hokkaido, Part II, in Journ. of the College of sc. Imp. Univ. Tokyo, Vol. 20, Art. 2, Seite 29.

<sup>4)</sup> A. a. O., Seite 26.

<sup>5)</sup> Espèces nouvelles ou peu connues, in „Recueil d'études paléont. sur la faune créét. du Portugal“, Vol. I, Ser. 2, 1898.

<sup>6)</sup> A. a. O.

*coceras Durandi*<sup>1)</sup> ist sogar die Lobenlinie nicht bifid, sondern trifid ausgebildet. Bei *Fagesia superstes* var. *Tunisiensis* ist ein Zweig des ersten Laterallobus länger als der andere, so daß der Lobus ebenso gut bifid als trifid bezeichnet werden kann<sup>2)</sup>, bei var. *sphaeroidalis* ist sogar der zweite Seitenlobus bifid. Man hat hier mit einem Worte verschieden fortgeschrittene Stadien des Prozesses, der zur bifiden Umgestaltung der Loben führt. Da sich jedoch diese Tendenz bereits an echten Holcostephaniden der unteren Kreide hie und da feststellen läßt, ist man berechtigt, sich die Frage zu stellen, ob die Anknüpfung dieser Formen an die jedenfalls von den Hoplitiden abstammenden Acanthoceratiden berechtigt ist. Ein wichtiger Grund spricht dagegen, es fehlt nämlich der Lobenlinie dieser Formen ein sehr wichtiges Merkmal, welches nicht nur die Hoplitiden *sensu stricto*, sondern auch alle verwandten Formen und alle bekannten Untergattungen auszeichnet und sofort erkennen läßt: es ist nämlich der zweite Laterallobus im Verhältnis zu dem ersten und zu dem Außenlobus stets auffallend kürzer. Deshalb erscheint die Linie, welche die unteren Endspitzen der Loben verbindet, bei allen Hoplitiden gegen diesen Lobus gebrochen, während dieselbe Linie bei den echten Holcostephaniden gerade verläuft, da dort die Loben und die Sättel von außen nach innen allmählich immer kleiner werden. Demnach bin ich geneigt, diese holcostephanusähnlichen Formen der oberen Kreide als eine von den Holcostephaniden abstammende Gruppe anzusehen, die in ähnlicher Weise, wie wir dies an einigen Zweigen des Hoplitidenstammes festgestellt haben, die Tendenz zeigt, die Loben bifid zu gestalten.

Das zuletzt besprochene Merkmal der Hoplitidenlinie fehlt ebenfalls der Lobenlinie des *Scaphites aequalis*, und dies ist ein Kennzeichen höherer Ordnung, welches einerseits *Scaphites tridens* und *constrictus* gemeinsam charakterisiert, andererseits aber diese beiden Gruppen dem *Scaphites aequalis* gegenüberstellt.

In der Literatur finden wir Beispiele, daß in allen in Rede stehenden Ammonitengattungen sich dadurch ausgezeichnete Arten finden lassen, daß ihre Wohnkammer die Spirale verläßt oder die letzte Windung eine Ausknüpfung aufweist. Unter den Acantho-

<sup>1)</sup> Pervinquière, Fig. 125.

<sup>2)</sup> A. a. O., S. 323.

ceratiden sind dies *A. discoidale* und *vicinale*<sup>1)</sup>. Ich brauche nicht zu erwähnen, daß die mit den Acanthoceren eng verknüpfte *Stoliczkaia* stets eine Wohnkammer hat, welche sich durch Ausschnüfung von der Spirale auszeichnet. Bei *Holcostephanus* ist dies ebenfalls bekannt. J. F. Whiteaves hat im Jahre 1882<sup>2)</sup> einen *Holcostephanus Quatsinoensis* beschrieben; im Jahre 1889 hielt er ihn für einen *Scaphites*, da der letzte Umgang der Spirale scaphitenartig endet<sup>3)</sup>; F. W. Stanton, der denselben Ammoniten aus der unteren Kreide von Knoxville nochmals abbildet, bezeichnet ihn wegen der Lobenlinie wieder als *Holcostephanus*<sup>4)</sup>. Einen interessanten Hopliten führt Schlüter<sup>5)</sup> unter dem Namen *Ammonites Lemfördensis* an. Durch die Ornamentik der Schale erinnert das Gehäuse an gewisse Scaphitenarten. Es dürfte vielleicht ein *Scaphites* mit normaler Wohnkammer sein.

Die Gattungen *Holcostephanus*, *Hoplites*, *Acanthoceras* liefern also in der oberen Kreide Formen, die durch die mehr oder weniger fortgeschrittene Bildung der bifiden Loben und durch die anormale Wohnkammer charakterisiert sind. Diese Formen fasse ich unter den Gattungsnamen *Holcoscaphites*, *Acanthoscaphites* und *Hoploscaphites* zusammen. Ich gebe eine kurze Charakteristik dieser neuen Gattungen an und zähle auf Grund der Literaturangaben die Arten auf, die zu jeder Gattung mit größerer oder geringerer Wahrscheinlichkeit gehören.

### 1. Gattung *Holcoscaphites*.

Schale engnabelig, in der Jugend breiter, im Alter enger genabelt, Umgänge dick, die letzte Wohnkammer anormal. Die Skulptur der normalen Windungen und besonders im jüngeren Alter jener des *Holcostephanus* gleich. Die Loben und Sättel im externen Teil von außen nach innen allmählich kleiner, ebenso im internen Teil, aber in entgegengesetzter Richtung. Die bifiden Loben entwickeln sich aus den trifiden; der Internlobus trifid.

Arten: *H. Hugardianus* d'Orbigny, *H. aequalis* Sowerby, *H. Gei-*

<sup>1)</sup> Kossmat, a. a. O., S. 66.

<sup>2)</sup> Trans. Roy. Soc. Canada, Vol. 1, Sect. 4, S. 82, Fig. 1.

<sup>3)</sup> Geol. and nat. hist. Survey of Canada. Taf. 21, Fig. 2.

<sup>4)</sup> The fauna of the Knoxville beds in Bulletin of U. S. Geol. Survey, N. 133.

<sup>5)</sup> A. a. O., S. 63 und 160.

*nitzi* d'Orbigny, *H. Fritschi* de Grossouvre, *H. cf. Geinitzi* var. *Lamberti* de Grossouvre (Jahn), ? *H. compressus* d'Orbigny, *H. auritus* Schlüter, *H. Hippocrepis* Dekay, *H. cf. Meslei* de Grossouvre (in Pervinquière), *H. inflatus* Römer, *H. Texanus* Römer, *H. nodosus* Owen. Hieher gehören, wie ich glaube, die meisten Formen von Y a b e <sup>1)</sup>.

## 2. Gattung *Acanthoscaphites*.

Die Umgänge sind stets etwas höher als breit, die letzte Wohnkammer anormal. Die Skulptur besteht aus geraden oder nur leicht geschwungenen Rippen; in der Jugend sind es Hauptrippen, die am Nabel mit einer knotigen Verdickung beginnen und über den Bauch auf die andere Seite übergehen, und Nebenrippen, die sich zwischen dieselben am Bauche einschalten. Später werden die letzteren länger und den Hauptrippen gleich, der Nabelknoten schwindet. Bei erwachsenen Exemplaren finden sich Knoten. Die Lobenlinie besitzt einen Außenlobus, zwei Seitenloben, einen bis zwei Hilfsloben. Am höchsten ist der Außenlobus, dann kommt der Länge nach der erste Lateral, welcher bifid ist; der trifide zweite Lateral und die folgenden Loben sind auffallend kürzer als der erste Seitenlobus. Drei Internsättel, der erste am höchsten und am breitesten, die anderen allmählich kleiner. Die bifiden Loben entwickeln sich aus den trifiden. Die Loben- und die Sattelkörper stark zerschlitzt.

Arten: *A. tridens* Kner, ? *A. gibbus* Schlüter, *A. Römeri* d'Orbigny, *A. Cunliffei* Forbes, ? *A. ornatus* Römer. Die hieher gehörigen Arten sind gewiß viel zahlreicher, aber gerade hier sind die Lobenlinien meist unbekannt.

## 3. Gattung *Hoploscaphites*.

Sie umfaßt die flachen Formen mit involuten Umgängen; der Nabel ist in der Jugend breiter, dann enger. Die Skulptur besteht aus geschwungenen Rippen, die in der Mitte der Flanken und am Bauch nach vorn gebogen sind; sie gabeln sich in verschiedenen Höhen der Flanke ohne Knotenbildung; die Vermehrung der Rippen findet auch durch Einschaltung statt. Die Lobenlinie besteht aus einem Außenlobus, zwei Lateralen und zwei bis drei Hilfslo-

<sup>1)</sup> A. a. O.

ben. Am höchsten ist in der Regel der bifide erste Lateral, diesem folgt der Höhe nach der Außenlobus und zuletzt der zweite Lateral, der bloß  $\frac{1}{3}$  der Höhe des ersten erreicht. Der erste Internsattel klein und schmal, der zweite sehr breit und höher als der erste. Die Loben und die Sättel schwach gegliedert und zerschlitzt. Die bifiden Loben sind aus den trifiden entstanden.

Arten: *H. Rochatianus* d'Orbigny, ? *H. Africanus* Pervinquière, *H. Thomasi* Pervinquière, ? *H. Aquisgranensis* Schlüter, ? *H. Monasteriensis* Schlüter, *H. pungens* Binckhorst, *H. constrictus* Sowerby.

Ob sich nicht auch in anderen Ammonitengattungen und -familien Skaphiten finden lassen, muß erst durch spätere Untersuchungen festgestellt werden.

### III. Beschreibung der Arten.

#### Genus *Holcoscaphites*.

##### *Holcoscaphites aequalis* Sow.

(Taf. XXXIII, Fig. 23).

Diese Art wurde mehrmals und trefflich beschrieben, daher will ich nur den von mir beobachteten Entwicklungsgang der jüngsten Stadien schildern. Dieser stimmt in den Hauptzügen mit dem bei W. D. Smith<sup>1)</sup> angegebenen des *Holcoscaphites nodosus* überein. Die Anfangskammer ist stets breiter als die letzte Windung. Die Art der sehr geringen Involution zeigt die Fig. 23, Taf. XXXIII. Bei einem Diameter von 2·6 mm Länge ist der Nabel 1·8 mm breit. In diesem Stadium ist die Schale vollkommen glatt. Bei einem Exemplar aus dem Cenoman von Podzameczek bei Buczacz in Galizien bleibt die Schale rippenlos bis zur Windungsbreite 3 mm und bis zur Windungshöhe 2 mm, dagegen bei einem Exemplar aus der französischen Kreide beginnt die Berippung schon viel früher, und zwar schon bei der dritten Windung. Wir finden also darin die Bestätigung der von Smith gemachten Beobachtung, daß das reife Stadium, welches nach diesem Forscher mit dem Erscheinen des ersten Laterallobus einsetzt, an keine bestimmte Größe gebunden, sondern individuellen Schwankungen unterworfen ist.

Die Berippung entwickelt sich folgendermaßen. Zuerst erscheinen an den Flanken der Windung ganz leichte, breite, radial ver-

<sup>1)</sup> A. a. O.

laufende und nur sehr wenig nach vorne geneigte Anschwellungen; sie beginnen am Nabelrande, werden gegen die Bauchseite stetig stärker, so daß sie ungefähr in der Mitte der Flanke am stärksten sind und bei weiterer Entwicklung sogar die Tendenz zur Knotenbildung zeigen. Aus dem Knoten entspringen auf der dem Bauche zugewendeten Seite zwei schwächere Rippen, die in der Gegend der Siphonallinie eine leichte Abschwächung erfahren. Zwischen das so entstandene und das folgende Rippenpaar schiebt sich eine Schaltrippe von gleicher Stärke ein, welche sich an den Flanken entweder beiderseits oder nur an einer Seite mit dem benachbarten Rippenbündel verbindet, oder sich auf einer Flanke an das eine und auf der anderen an das andere Bündel anschließt. Mit zunehmendem Alter teilt sich die Flankenrippe auf diese Weise in drei und sogar vier Teilrippen. In der Nähe der anormalen Wohnkam-



Fig. 5. Lobelinie von *Scaphites aequalis* nach Pervinquière.

mer, besonders bei größeren Exemplaren, findet die Teilung der Flankenrippen an der höckerartigen Anschwellung nicht mehr statt, die letzte kommt nicht mehr zum Ausdruck, und dann verschwindet der Unterschied der Berippung zwischen der Flanken- und der Bauchseite.

Je mehr wir uns der anormalen Wohnkammer nähern, desto feiner wird die Berippung. Der Anfangsteil der Wohnkammer ist bei den Exemplaren aus der podolischen Kreide an der Bauchseite glatt. An den Flanken erscheinen schon mit dem Ende des normalen Teiles der Schale wieder längliche Verdickungen, welche höher an der Wohnkammer, besonders an dem aufgeblähten Teil das Maximum der Entwicklung erreichen. Etwa im ersten Drittel der Wohnkammer von unten an gerechnet erscheinen auf der Bauchseite wieder die Rippen, zuerst winzig und dicht (etwa 3 in 1 mm), und werden dann gegen die Mündung dicker und weniger zahlreich. Bei Exemplaren aus der französischen Kreide habe ich den Anfangsteil der Kammer nicht glatt gefunden, obwohl eine Verkümmernng der Rippen der Bauchseite sich auch hier wahrneh-

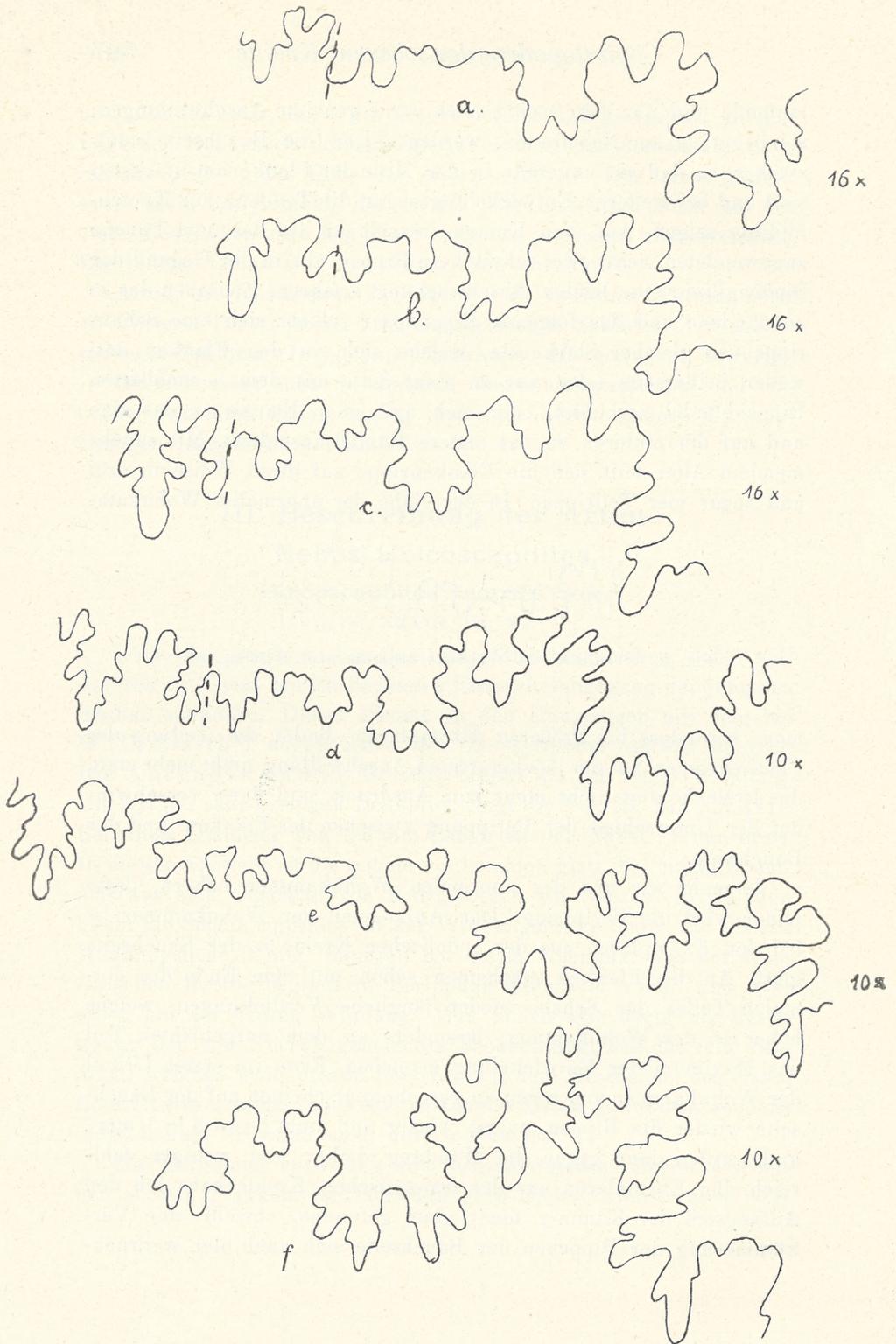


Fig. 6. *Scaphites aequalis* von Podzameczek. Lobenlinien.

men läßt. Bei *H. aequalis* aus dem Lower Chalk von Devizes Wiltshire erreichen die dicken Rippen der Flanke die Mündung nicht.

Die Lobenlinie. An erster Stelle reproduziere ich die von Pervinquière abgebildete Linie eines jungen Exemplares<sup>1)</sup>. Man sieht, daß die beiden Laterale ausgesprochen trifid ausgebildet sind. Im Laufe der Entwicklung wird zuerst der erste Lateral bifid (Fig. 6 a); der zweite, der in Fig. 6 a bloß eine bogenförmige Vertiefung bildet, vertieft sich in Fig. 6 b, in Fig. 6 d ist er noch vollkommen trifid, in Fig. 6 e beginnt sich der innere Ast des trifiden Lobus zu teilen, der Höcker, welcher diesen Ast von dem Lobenkörper trennt, verschiebt sich ein wenig nach außen, und so entsteht der vollkommen bifide zweite Lateral der Fig. 6 f. In dem

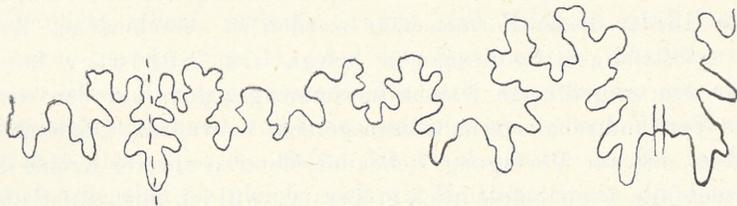


Fig. 7. *S. Hugardianus* D'Orb. (Perte du Rhone). Lobenlinie, 18-fach vergr.

inneren Teil der Lobenlinie können wir genau denselben Vorgang beobachten. In Fig. 6 a ist der Innenauxiliar eine einfache Vertiefung, in Fig. 6 d ist er unsymmetrisch bifid, in Fig. 6 e ausgesprochen bifid. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß der bifide Charakter der Loben bei alten Exemplaren in keiner Beziehung zu den ebenso geformten Linien der *Lytoceren* steht, da er doch auf einem ganz anderen Wege entstanden ist. Die Lobenlinie besitzt also einen Außenlobus, der am längsten und am breitesten ist, einen Außensattel, der ebenfalls unter allen am größten und am breitesten ist, dann folgen der erste und der zweite Lateral und der äußere Hilfslobus, sowie der erste und der zweite Lateralsattel, die (sowohl die Loben als auch die Sättel) sukzessive immer kleiner werden. Wenn man daher die obersten Sattelspitzen und die unteren Lobenspitzen durch je eine Linie verbindet, so verlaufen diese Linien der ganzen Länge nach in gerader Richtung und schneiden sich unter einem spitzen Winkel. Die Ele-

<sup>1)</sup> A. a. O., S. 119.

mente der internen Teile der Lobenlinien sind, wie aus Fig. 6 a—e ersichtlich, auf dieselbe Weise nach der Größe geordnet.

Die Art ist aus dem Cenoman von Podolien bekannt.

*Holcoscaphites aequalis* ist mit *Holcoscaphites Hugardianus* d'Orb. der mittleren Kreide nahe verwandt. Um dies zu beweisen, gebe ich die Lobenlinie einer jungen Windung des letzteren in Fig. 7.

### Genus *Acanthoscaphites*.

#### *Acanthoscaphites tridens* Kner.

(Taf. XXXII, Fig. 1—5, 7; Taf. XXXIII, Fig. 25—29).

Die Art besitzt einen ungewöhnlich großen Reichtum an Formen, die sich in zahlreichen Variationsrichtungen entwickeln. Einzelne Glieder dieser Formenschar wurden zu verschiedenen Zeiten mit selbständigen Speziesnamen belegt, aber Schlüter hat sie unter dem angeführten Namen zusammengezogen, um den wirklichen Verwandtschaftsverhältnissen gerecht zu werden. Obgleich nun in dem mir zur Verfügung stehenden Material unserer Kreide diese Formenfülle noch beträchtlich größer ist, will ich mich auf Schlüters Standpunkt stellen, da ich von der Richtigkeit der Neumayr'schen These überzeugt bin, daß man sich in der Paläontologie mehr und mehr daran gewöhnen muß, präzise Diagnosen der Arten durch Erkenntnis ihrer Entwicklungsgeschichte und der Verwandtschaftsverhältnisse zu ersetzen. Die einzelnen Variationsglieder erscheinen zwar so weit voneinander entfernt, daß sie von einem empfindlichen Forscher nicht ohne gewisse Berechtigung als selbständige Spezies ausgeschieden werden könnten; in diesem Falle würde aber der natürliche, wirklich vorhandene Zusammenhang dieser Formen nicht zum Ausdruck kommen; auch sind die Lobenlinien dieser Formen bis auf ganz geringe individuelle Schwankungen identisch.

Ich beginne mit der Entwicklung der Skulptur und der Lobenlinie, welche für alle Varietäten gleich sind, und gehe dann zu den Veränderungen der letzten Windungen über, auf Grund deren Varietäten aufgestellt wurden.

Die Skulptur der inneren Windungen. Die Skaphiten dieser Gruppe sind nur in der sandig mergligen Nagorzanyer Fazies eine häufige Erscheinung. Und gerade das Material dieser Fazies ist für das Herauspräparieren der inneren Windungen der

Steinkerne sehr ungünstig, so daß ich trotz der Verarbeitung eines reichlichen Materials die Anfangskammer dennoch nicht auspräparieren konnte. Bis zu einem Durchmesser von 5 mm ist die Schale vollkommen glatt, weiter treten beim Durchmesser von 5–8 mm am Nabel rundliche, flache Wülste auf, aus denen sich weiter ebenfalls flache und entfernt stehende Rippen entwickeln. Zuerst beginnen sie am Nabel mit einem schwachen aber deutlichen Höcker (Fig. 27 der Taf. XXXIII) und erreichen die Bauchseite nicht, sondern löschen an der Flanke aus; schon aber bei der Windungshöhe von 3 mm gehen sie über die Bauchseite hinweg, wobei sie jedenfalls ein wenig flacher werden. Wenn der Durchmesser 14 mm erreicht, zerschmilzt bereits der Nabelhöcker an der Rippe, oder bleibt bloß als eine längliche Anschwellung derselben. Die Rippen sind dann ganz deutlich, scharf, verlaufen radial und sind nur ganz leicht nach vorne geneigt (Fig. 11). An der Siphonalseite schalten sich zwischen diese Hauptrippen eine oder zwei Schaltrippen ein oder zweigen sich manchmal von ihnen unter einem spitzen Winkel ab; sie reichen nicht über die Hälfte der Flankenmitte herab. In der Siphonalpartie sind sie gleich stark wie die Hauptrippen. In diesem Alter besitzt also die Schale an den Flanken spärliche Rippen (Fig. 4, Taf. XXXII), welche gegen die Siphonalseite etwas schwächer werden, und zwischen diese schalten sich ungefähr oberhalb der Flankenmitte eine bis drei Nebenrippen ein; hie und da zweigen sie sich auch von den Hauptrippen ab. Mit zunehmendem Alter schwindet der Unterschied zwischen der Berippung der Flanke und der Außenseite nicht, endlich gewinnt aber der siphonale Skulpturtypus die Oberhand über dem der Flanken, so daß der letztere in die Nabelregion verdrängt wird und schließlich ganz schwindet.

In einem späteren Stadium, welches jedoch fast für jedes Individuum verschieden ist, setzen auf jeder zweiten bis vierten Rippe, gewöhnlich in ihrem ersten Drittel, vom Nabel an gerechnet, wieder die länglichen Knoten ein; es hängt nun von der Variationsrichtung ab, wie sie sich weiter gestalten: entweder treten sie sehr frühzeitig auf und verkümmern dann so sehr, daß sie auf der letzten Windung nicht mehr wahrzunehmen sind, oder sie verkümmern erst später, oder sie gelangen zur vollkommenen Entwicklung, rücken dann fast gegen die Mitte der Flanke vor und stellen bis zur Mündung der Schale runde Höcker dar. Sie bilden in der Regel die Spaltungsstelle der sich gewöhnlich in zwei Äste teilenden

Rippen. Da sie bei keiner Varietät und bei keinem Individuum vollständig verschwinden und immer wenigstens angedeutet sind, halte ich sie für ein beständiges, wesentliches Merkmal dieser Art.

Die Lobenlinie eines erwachsenen Exemplars (Fig. 8—9) besteht aus einem Außenlobus, zwei Lateralen und einem bis zwei Hilfsloben; der innere Teil besitzt einen Innenlobus und zwei bis

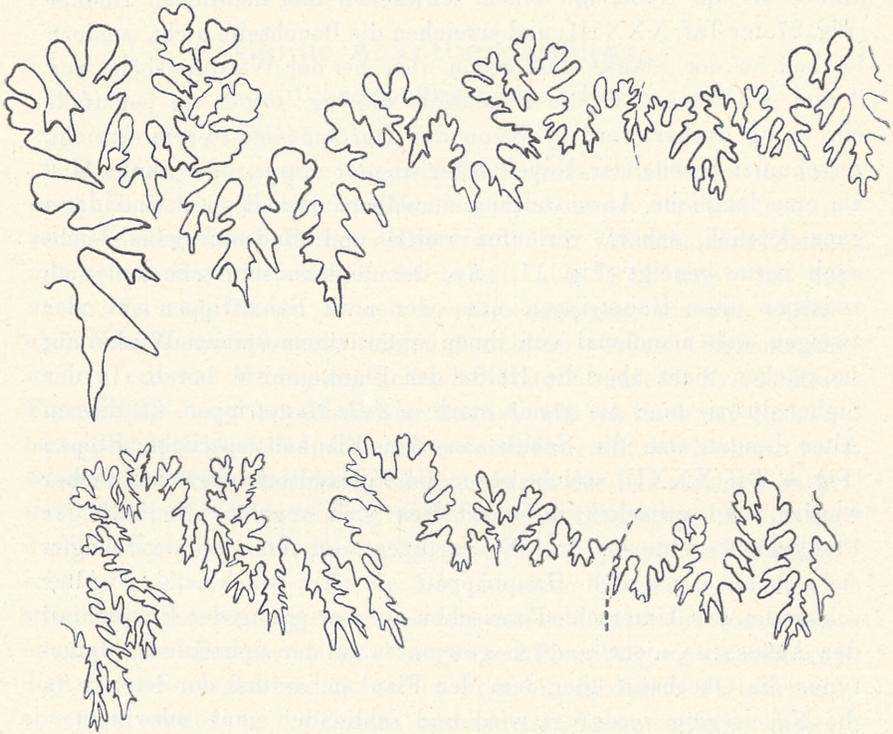


Fig. 8—9. *A. tridens trinodosus* Kner von Kierniczki. Lobenlinien.

drei Hilfsloben. Der Lobenkörper des Außenlobus, welcher von einem schmalen und hohen Medianhöcker symmetrisch geteilt wird, ist außerordentlich schmal; der Siphonallobus ist unter allen am längsten, er ist um ein Drittel höher als der zweiteilige erste Laterallobus; der zweite Laterallobus ist fast um die Hälfte kürzer als der erste und wie die beiden Auxiliare stets trifid ausgebildet. Der Außensattel ist von allen am höchsten, er ist von einem sehr tief reichenden Nebenlobus in zwei ungleiche Teile, nämlich den äußeren stärkeren und den inneren schwächeren geteilt. Der

erste Lateralsattel ist weniger symmetrisch gebaut als der Außensattel, da er sich einerseits dem höheren ersten, andererseits dem kürzeren zweiten Laterallobus anpassen muß. Die Hilfssätze sind ebenfalls in der Regel zweiteilig. Der Außen- und der erste Lateralsattel nehmen ungefähr zwei Drittel der ganzen Länge des äußeren Teiles der Lobenlinie ein. Da der zweite Laterallobus unver-

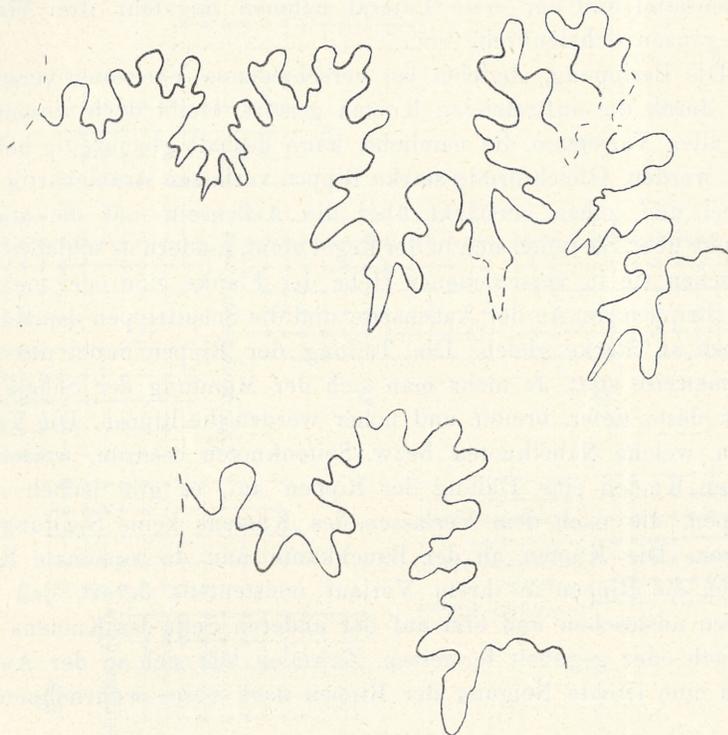


Fig. 10, 11. *Acanthoscaphites tridens* Kner. Lobenlinien.

hältnismäßig kürzer ist als der erste, ist die Linie, welche die unteren Lobenspitzen verbindet, an der Stelle des zweiten Laterallobus stets gebrochen und kann nie einen geraden Verlauf haben; das nämliche gilt für die Verbindungslinie der Sattelspitzen.

Der Innenlobus ist dreispaltig, und ebenso beschaffen, obwohl weniger regelmäßig gebaut sind die inneren Hilfsloben. Die inneren Sätze sind ebenfalls zweiteilig, der erste ist am höchsten und am breitesten, die anderen entsprechend und verhältnismäßig kürzer und schmaler. Die ganze Lobenlinie ist verhältnismäßig sehr tief

zerschlitzt und reich gekerbt. Die Linie in Fig. 10 stammt von einer jungen Windung von 9 mm Windungshöhe, die in Fig. 11 abgebildete von einer 25 mm messenden. An der letzteren beobachtet man, daß der Außenlobus doppelt so tief als der schon bifid gestaltete erste Lateral, der Außensattel sehr hoch und unsymmetrisch bifid, der zweite Lateral sehr klein ist. Der hier sehr breite Außenlobus, der Außensattel und der erste Lateral nehmen ungefähr drei Viertel der ganzen Schalenbreite ein.

Die Berippung, obgleich bei verschiedenen Varietäten verschieden durch die auftretenden Knoten gestört, bleibt doch wesentlich bei allen Varietäten die nämliche, kann deshalb gleichzeitig behandelt werden. Gleichförmig starke Rippen verlassen strahlenartig den Nabel und gehen verstärkt über die Außenseite auf die andere Flanke über. Sie teilen sich in der Regel nicht, sondern es schieben sich zwischen sie in verschiedener Höhe der Flanke eine oder mehrere Schaltrippen ein. An der Außenseite sind die Schaltrippen den Hauptrippen an Stärke gleich. Die Teilung der Rippen findet nur ausnahmsweise statt. Je mehr man sich der Mündung der Schale nähert, desto tiefer, breiter und höher werden die Rippen. Die Varietäten, welche Nabelknoten, bezw. Seitenknoten besitzen, weisen an diesen Knoten eine Teilung der Rippen auf, es gibt jedoch auch Rippen, die nach dem Verlassen des Knotens keine Spaltung erfahren. Die Knoten an der Bauchkante und die siphonale Reihe stören die Rippen in ihrem Verlauf meistens derart, daß dieselben auslöschen und erst auf der anderen Seite des Knotens sich einfach oder gegabelt fortsetzen. Zuweilen läßt sich an der Außenseite eine leichte Neigung der Rippen nach vorne wahrnehmen.

### Die Variationen.

Die Art, die Zeit der Erscheinung, die Dislokation und die Anzahl der Knoten bedingen das ziemlich reiche Variieren der Art. Daß es sich wirklich in diesem Falle um Variationen, welche am Wege zum Spezieswerden ziemlich weit vorgeschritten sind, und nicht um individuelle Schwankungen handelt, finde ich dadurch bewiesen, daß gewisse Merkmale (z. B. die ansehnliche Größe bei *A. tridens-trispinosus* Gein.) bloß gewissen Variationszweigen eigen sind, dagegen bei anderen fehlen. In der Bezeichnung der Varietäten bediene ich mich der trinomen Nomenklatur, wobei das dritte

# Schema der Variationsrichtungen

von  
*Acanthoscaphites tridens Kn*

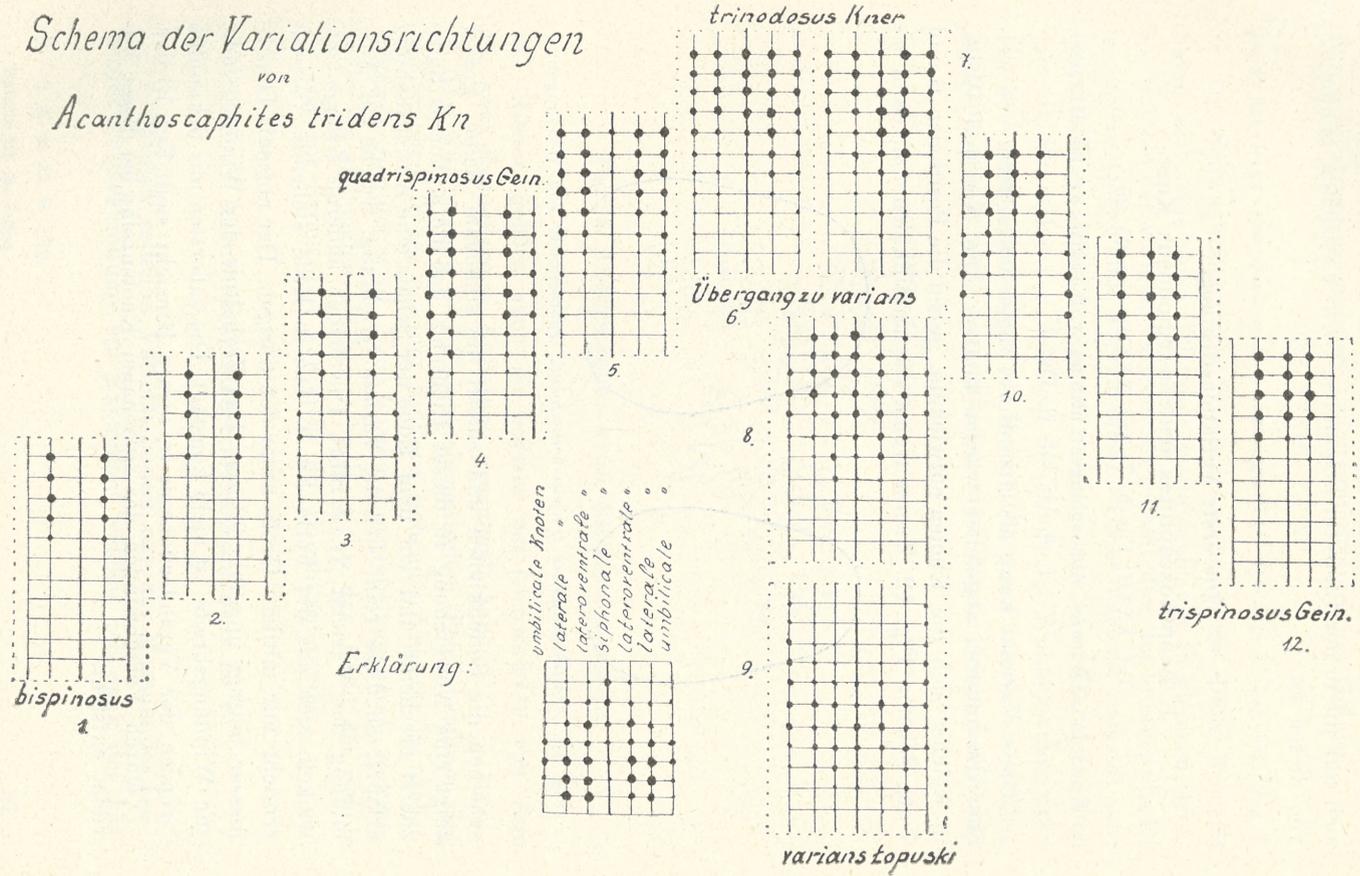


Fig. 12.

Wort stets die Varietät angibt; die Namen der Varietäten, welche sich auf die in der Literatur bekannten Formen beziehen, nehme ich von diesen an.

**Die erste Variationsrichtung.**

**1. *Acanthoscaphites tridens-trinodosus* Kner.**

(Taf. XXXII, Fig. 5, 7; Taf. XXXIII, Fig. 25, 26).

R. Kner in „Naturwiss. Abhandlungen“ herausg. v. Haidinger, Bd. III, 1850, S. 11, Taf. II, Fig. 2.

Diese Varietät kann als Grundform angesehen werden, von welcher die anderen abgeleitet werden können. Die Art und Weise, in welcher sich die Knoten entwickeln, geben die Positionen 6 und 7 im Schema Fig. 12. Zuerst treten die umbilikalen auf, dann er-

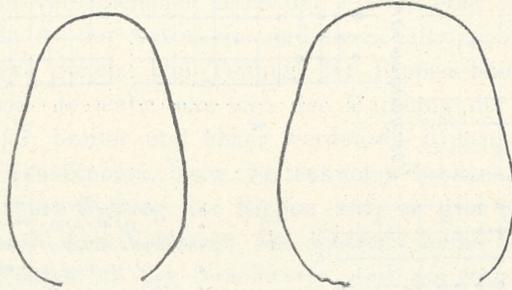


Fig. 13. *Acanthoscaphites tridens-trinodosus*. Querschnitte von Windungen.

scheinen die Seitenknoten und zuletzt die siphonale Reihe. Pos. 7 zeigt eine Abweichung in dieser Richtung, daß die siphonale Reihe zuerst erscheint und vor dem Ende der Schale eine Abschwächung erfährt; an diese reiht sich die Variationsrichtung, welche zur Ausbildung der Varietät Nr. 9 führt. Die beiden anderen Zweige entwickeln sich aus der Form Nr. 6. Die in Rede stehende Varietät erreicht nur mittlere Größe unter den übrigen. Der normale Durchmesser beträgt ungefähr 90 mm. Das Verhältnis der Windungshöhe zur Windungsbreite ist nicht konstant. Die äußersten mir bekannten Grenzen der Veränderlichkeit in dieser Hinsicht stellt Fig. 13 dar.

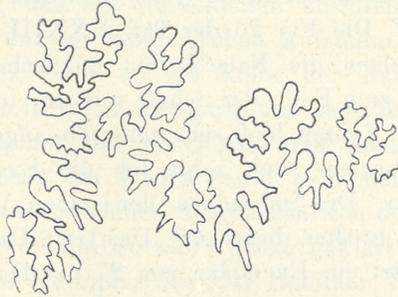
Durch Verschwinden der siphonalen Knotenreihe bei dieser Varietät entsteht:

2. *Acanthoscaphites tridens-quadriscopinosus* Geinitz.

(Taf. XXXIII, Fig. 28).

H. B. Geinitz, Das Quadersandsteingebirge, Taf. VII, Fig. 2, Taf. VIII, Fig. 2.

Die Schwankungen des Windungsquerschnittes dieser Varietät halten sich, was seine Höhe und Breite anbelangt, in gleichen Grenzen wie bei der vorigen Varietät, nur scheint öfter der breitere als der schmalere Querschnitt vorzukommen. Diese Varietät erreicht eine beträchtlichere Individuengröße als die vorige. Aus Kierniczki liegt mir ein Exemplar vor, bei dem die Länge der Wohnkammer zirka 19 cm beträgt, doch kann die Zahl nicht genau angegeben werden, weil die Schale nicht ganz erhalten und durch Druck beschädigt

Fig. 14. *Acanthoscaphites tridens-bispinosus*. Lobenlinie.

ist. Hieher gehört auch *Sc. nodosus* bei Łopuski<sup>1)</sup>, von dem ich zwei Exemplare in Kaliszany gesammelt habe.

Die Nummern 3 und 2 der schematischen Tafel belehren uns, auf welchem Wege aus der in Rede stehenden Varietät die nächstfolgende gebildet wird. Nach kurzem Entwicklungsgange verkümmern die siphonalen Höcker schnell gegen das Ende der Schale zu und wir finden dort nur mehr die Bauchkantenreihe.

3. *Acanthoscaphites tridens-bispinosus* n. v.

(Taf. XXXII, Fig. 1, 2, 3).

Von dieser seltenen Varietät besitzt nur das Museum des Lemberger Polytechnikums ein Exemplar, welches ich dank der Lie-

1) A. a. O. S. 122.

benswürdigkeit des Direktors, des Herrn Prof. J. Niedźwiedzki abbilden konnte. Man sieht, daß sich diese Varietät, die Knotenbildung ausgenommen, von den übrigen durchaus nicht unterscheidet.

Die zweite Variationsrichtung.

*Acanthoscaphites tridens-trispinosus* Geinitz.

(Taf. XXXII, Fig. 5, 7).

H. B. Geinitz, Das Quadersandsteingebirge, Taf. VII, Fig. 1 a-b: *Scaphites tridens* Kner (*trispinosus* Geinitz in litt.).

Bei den Übergangsformen, welche vom *trinodosus* zu dieser Varietät führen, ist die Nabelknotenreihe im Erlöschen begriffen. Bei dem äußersten Gliede dieser Reihe treten bloß drei Knotenreihen an der Bauchseite auf. Die Fig. 26 der Taf. XXXIII stellt ein Exemplar dar, bei welchem die Nabelknoten nur schwach entwickelt sind und nicht bis zum Ende der Schale reichen; in Fig. 7 der Taf. XXXII sind diese Knoten bloß sehr schwach angedeutet. Solange sie jedoch zu bemerken sind, zähle ich die Exemplare der *trinodosus*-Varietät zu. Die Individuen der reinen Varietät *trispinosus* gehören zu den größten dieser Art. Das Grfl. Dzieduszycki'sche Museum besitzt ein Exemplar von 27 cm Durchmesser.

Die dritte Variationsrichtung.

*Acanthoscaphites tridens-variens* Łopuski.

(Taf. XXXIII, Fig. 29).

C. Łopuski: Przyczynek do znajomości fauny kredowej gub. lubelskiej. Sprawozdania z posiedzeń Tow. Nauk. Warszawskiego. (Comptes Rend. des séances. Soc. scient. de Varsovie) 1911, S. 120 und 137, Taf. IV, Fig. 1, 2, 3.

C. Łopuski gibt S. 122 und 138 ganz richtig der Meinung Ausdruck, daß seine *nova species* als Varietät von *A. tridens* gelten kann. Die von mir abgebildete Schale, welche der Nr. 8 des Schemas entspricht und ebenfalls wie die Art von Łopuski sieben Knotenreihen besitzt, kann als Übergangsform von *trinodosus* zu *variens* angesehen werden. Nur sind die Nabelknoten viel schwächer entwickelt als auf dem Exemplar Łopuski's. Die von diesem Verfasser angegebene Lobenlinie (S. 121) besitzt alle Merkmale unserer Art. Hieher dürfte auch der interessante Fund gehören, welchen J. Favre unter dem Namen *Sc. cf. trinodosus* Kner aus

der Kreide des Slawianoserbskij Ujesd in Rußland beschreibt<sup>1)</sup>. Auf einer Seite der Schale befinden sich: 1) die umbilikale Knotenreihe, 2) die Knoten in der Mitte der Flanke und 3) an der Bauchkante, 4) die siphonale Reihe; auf der anderen Seite ist bloß die Reihe 3 entwickelt.

Es drängt sich die Frage auf, auf welchem Wege eine solche Differentiation der Art vor sich gegangen ist. Das Schema, dessen ich mich bei der Evidenzführung der Variationen bedient habe, konstatiert nur die wirklich vorhandenen Tatsachen, bietet aber keinen Aufschluß über die genetischen Vorgänge. Wenn ich hier und da bemerke, daß die Nabelknoten auslöschen, bedeutet dies nichts mehr, als daß bei einer solchen Aufstellung der Individuen, wie im Schema (z. B. 1—5) die Reihe der Nabelknoten, welche bei 4 und 5 noch in voller Entwicklung begriffen ist, bei 3 bereits zu schwinden beginnt und bei 1 gar nicht mehr vorkommt. Ob aber die Richtung des Weges von 1 zu 5 oder umgekehrt führt, ist daraus nicht zu entnehmen. Abgesehen von der Varietät *varians* Łopuski, dessen Verhältnisse nicht genau geklärt sind, da der Verfasser ein einziges Exemplar aus der Lubliner Kreide beschreibt, sind für die Beurteilung der genetischen Verhältnisse der Variierung unserer Art folgende Betrachtungen von Wichtigkeit. Wenn wir die Art der Veränderung sowohl in der Richtung zu *bispinosus* als auch zu *trispinosus* verfolgen, so kann es uns nicht entgehen, daß dabei das Verhalten der Nabelhöcker die Hauptrolle spielt. Bei der Beschreibung der inneren Windungen habe ich auf dieselben aufmerksam gemacht. Darnach gehören sie zu den wesentlichen Merkmalen der ganzen Art und erscheinen in der Regel zuerst; alle übrigen treten erst an der letzten Windung oder an der anormalen Wohnkammer, ja sogar erst an ihrer Mündung auf. Es kann daher als sicher angenommen werden, daß diese Höcker im Entwicklungslauf der ganzen Art überhaupt zu den zuletzt erworbenen Merkmalen gehören, dagegen die Nabelknotenreihe samt der Skulptur der inneren Windungen auf dem Wege der Vererbung zur Gesamtsumme der spezifischen Merkmale

<sup>1)</sup> Travaux de la Soc. des natur. à l'Univ. de Charkow, 1903, S. 147, Taf. II, Fig. 10.

gelangte. Würtemberger hat gezeigt, daß die Veränderungen zuerst auf den letzten Windungen auftreten und erst im Verlaufe der Generationen sich nach rückwärts auf der Schale verbreiten, was von Neumayr bestätigt wurde<sup>1)</sup>. Später wurden auch Ausnahmen von dieser Regel beobachtet. Es leuchtet jedoch ein, daß in der Reihe *bispinosus-trinodosus-trispinosus* am weitesten *trinodosus* fortgeschritten ist, bei welchem sowohl die Knoten der Bauchkante, als auch die der siphonalen Reihe in ihrem Hinreichen nach rückwärts bis über den letzten Umgang rückten. Es drängt sich aber die Frage auf, ob es nicht möglich ist, daß die weiteren Reihen von *bispinosus* als der Grundform durch allgemeine Knotenvermehrung hervorgegangen sind. Diese Frage beantworte ich verneinend aus folgendem Grund. Das Auslöschen der Nabelknoten, welche zu den vererbten Merkmalen gehören, trägt in der Entwicklung der Art ausgesprochen progressiven Charakter. Da nun eben dieser Vorgang aufs engste mit der Entwicklung zu der *Var. bispinosus* verknüpft ist, kann die letzte Varietät nicht in Regression begriffen sein. Bestätigt wird diese Annahme dadurch, daß die untersten Knotenpaare nicht allmählich, sondern plötzlich auftreten; aus der einfach berippten Schale entspringen drei vollkommen entwickelte Knoten, die den übrigen an Stärke gleich sind. Dies bedeutet eine Art von Stagnation in dem Zurückgreifen der Knoten, was seinerseits der Varietät einen Charakter der Selbständigkeit verleiht. Nach alledem ist die *Trinodosus*-Varietät als Grundform der ganzen Art anzusehen.

Die Art charakterisiert die mittlere Mukronatenkreide der Umgebung von Lemberg.

### Genus *Hoploscaphites*.

#### *Hoploscaphites constrictus* Sowerby.

(Taf. XXXII, Fig. 6; Taf. XXXIII, Fig. 8—12, 19, 24, 30).

Die ersten Windungen. Bei einem Diameter von 3·7 mm Länge ist die Schale vollkommen glatt, der Windungsquerschnitt rund, der Nabel 1·5 mm breit (das Verhältnis zur Diameterlänge beträgt also 2·4), die Schale also bei so einem kleinen Individuum fast zweimal so stark involut, wie bei *Holcoscaphites aequalis*. Bei 5·5 mm Diame-

<sup>1)</sup> Sitzber. d. kais. Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Kl., Abt. I, 1875, S. 13.

terlänge beginnen (Fig. 30, Taf. XXXIII) spärliche, niedrige, radiale Rippen, 9—12 an der Zahl, welche aus dem Nabel entspringend, geradlinig verlaufen und zuerst in der Hälfte der Schalenwand, dann in  $\frac{3}{4}$  auslöschen, schließlich den siphonalen Teil erreichen, hier aber ebenfalls verschwinden. Sie sind in der Gegend des Nabels am stärksten. Erst im Diameter 10 mm gehen sie über den Bauch hinweg, wo sie sich deutlich nach vorn neigen und in zwei Äste gabeln. Gleichzeitig erscheinen auch eingeschaltete einzelne Rippen; sie halten sich zuerst auf der Bauchseite, indem sie, vom Nabel an gerechnet, bloß bis zu  $\frac{3}{4}$  der Schalenwand reichen, mit der Zeit aber bis zum Na-

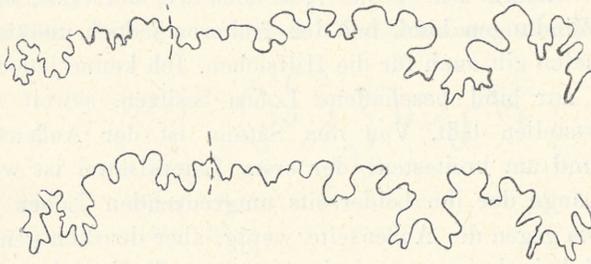


Fig. 15, 16. *Hoploscaphites constrictus*. Lobenlinien.

bel herabgehen. Es kommt jedoch zuweilen vor, daß die Schaltrippen längere Zeit hindurch die Nabelnähe nicht erreichen, sondern in der Nähe der Bauchkante auslöschen; in diesem Fall besitzt die Nabelgegend voneinander entfernte Rippen, und der Bauch mit dem angrenzenden Flankenteil weist eine dichtere Berippung auf, welche aus Teilungs- und Schaltrippen besteht. Von der Stelle an, wo die Rippen über den Bauchteil hinweggehen, bilden sie stets sichelförmige Schwingungen. An der Teilungsstelle der Rippen läßt sich nie ein Knoten wahrnehmen. In einem etwas vorgeschrittenen Alter (Fig. 24) werden die Teilungsrippen seltener, die Rippen gehen in der Regel von dem Nabel bis zur Siphonalgegend, und nur hie und da schalten sich eine bis zwei Rippen ein, die an der Siphonalseite die gleiche Stärke mit den übrigen zeigen. Mit dieser Skulptur kommen wir zur letzten Windung. Das Anwachsen der Umgänge wird in dieser Zeit viel stärker und der Nabel, der von Haus aus ziemlich eng war, aber mit dem Wachstum der Schale ganz gleichmäßig größer wurde, verengert sich bei der letzten Windung so sehr, daß die früheren Windungen vollkommen verdeckt

werden. Die Skulptur und die anderen Merkmale der letzten Windung und der typischen anormalen Wohnkammer wurde schon mehrmals beschrieben, deshalb will ich sie hier nicht wiederholen.

Die Lobenlinie. Die letzten Linien eines normal gewachsenen Exemplars stellt Fig. 15—16 dar. Sie bestehen aus einem Außenlobus, dem ersten und dem zweiten Laterallobus und zwei bis drei Hilfsloben. Der innere Teil besteht aus einem Innenlobus und zwei Auxiliaren. Der Außenlobus ist schmaler, zuweilen gleich lang, in der Regel jedoch kürzer als der erste Seitenlobus. Dieser ist stets bifid und besitzt unter allen den stärksten Lobenkörper. Der zweite Lateral ist  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{1}{3}$  so hoch wie der erste, ist bei den späteren Windungen bifid, bei den früheren jedoch unsymmetrisch trifid; dasselbe gilt auch für die Hilfsloben. Ich kenne jedoch Exemplare, die nur bifid beschaffene Loben besitzen, soweit sich ihre Gestalt feststellen läßt. Von den Sätteln ist der Außensattel am höchsten und am breitesten; der erste Lateralsattel ist wegen ungleicher Länge der ihn beiderseits umgrenzenden Loben stets mit seiner Basis gegen die Außenseite wenig, aber deutlich geneigt. Alle Sättel sind beinahe symmetrisch von einem Medianlobus gespalten. Der interne Teil der Linie ist sehr charakteristisch: Der Internlobus ist dreispitzig, der erste interne Auxiliarlobus ist dreimal so hoch wie die weiteren, der erste Internsattel ist sehr schmal und klein, der zweite dagegen zwei- bis dreimal so breit und höher als der erste.

Wenn man die obersten Sattelspitzen durch eine Linie verbindet, so wird dieselbe in der Regel gerade sein, bei den untersten Lobenspitzen ist es dagegen nicht der Fall, denn der erste Laterallobus ist viel länger als der zweite. Die Sättel und die Loben sind in der Regel breit und niedrig, wenig zergliedert und zerschlitzt.

### Die Varietäten.

Ich habe bereits im Jahre 1909 angedeutet, daß *Scaphites tenuistriatus* Kner leicht möglich nur eine Varietät von *constrictus* darstellt, da ich eine Gruppe von Formen kannte, die eine Mittelstellung zwischen diesen beiden Arten einnehmen; dies konnte ich umso mehr behaupten, da Grossouvre bereits im Jahre 1894 diese Vermutung ausgesprochen hatte. Jedenfalls fehlte mir damals der Hauptbeweis, welchen die Lobenlinie liefert. Zwar hat in dem-

selben Jahre Wiśniewski<sup>1)</sup> die Ansicht ausgesprochen, daß zwischen beiden Formen gewisse Unterschiede in der Lobenlinie bestehen, gab jedoch nicht an, von welcher Art diese Unterschiede seien. Unterdessen habe ich an meinem umfangreichen Material mehrmals konstatieren können, daß unter allen Merkmalen die Lobenlinie die erste ist, die keinen Anlaß zur selbständigen Stellung des *S. tenuistriatus* gibt. Um jeden Zweifel auszuschließen, bilde ich hier diese Lobenlinie ab (Fig. 17).

Beide Varietäten, die ich hier ausscheide, bestehen aber nur so lange, als man die anormale Wohnkammer in Betracht zieht, denn der normale Teil der Schale ist stets gleich; Pompecki hat aber nachgewiesen, daß die anormale Wohnkammer überhaupt keinen

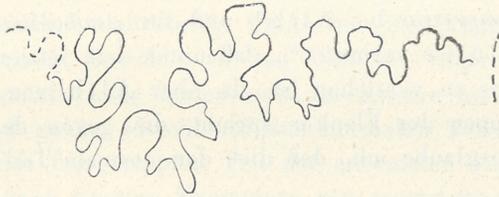


Fig. 17. *Hoploscaphites constrictus-tenuistriatus*. Lobenlinie.

systematischen Wert hat, und ich möchte auch bemerken, daß jedenfalls der systematische Wert der anormalen Wohnkammer nicht so groß ist, daß man bei sonstiger vollkommener Übereinstimmung diese einzig und allein zum Ausgangspunkt für Aufstellung von Arten nehmen könnte. Schließlich treten beide Varietäten nicht unabhängig voneinander auf, d. h. *Scaphites tenuistriatus* wurde immer nur dort gefunden, wo auch *constrictus* vorkommt. Die typische allgemeine Varietät benenne ich:

***Hoploscaphites constrictus* Sowerby vulgaris.**

(Taf. XXXII, Fig. 6; Taf. XXXIII, Fig. 8–12).

Abgesehen von den Formen, die in der Richtung des *H. tenuistriatus* variieren und welchen ich einige spezielle Bemerkungen widmen will, umfaßt diese Varietät eine unübersehbare Anzahl von Formen, die in bezug auf die Länge der Wohnkammer, die Art

<sup>1)</sup> Kosmos 1909, S. 1193.

der Berippung des unteren und des oberen Teiles der Wohnkammer, das Auftreten der Knoten am Nabel der letzten Wohnkammer, die Anzahl und die Art der Aufstellung der Bauchknoten eine sehr starke Veränderlichkeit zeigen, was schon mehrmals in der Literatur hervorgehoben wurde, trotzdem aber stets Anlaß zur Bildung „neuer Arten“ gibt. Dies wird immer der Fall sein, solange man gezwungen ist, auf Grund einzelner Exemplare neue Arten aufzustellen, deren Verwandtschaftsverhältnisse man aus verschiedenen Gründen nicht sicher beurteilen kann. Ich werde Gelegenheit haben, einige solche provisorische Arten zu erwähnen.

Von den älteren gehört hieher die Kner'sche Art *compressus*<sup>1)</sup> mit Nabelknoten an der Wohnkammer, welche später von Kner<sup>2)</sup> selbst als eine Varietät von *constrictus* betrachtet wurde. Dasselbe gilt für *H. compressus* bei Alth<sup>3)</sup> und für *Ammonites falcatus* bei Alth<sup>4)</sup>; Schlüter vermutet<sup>5)</sup>, daß unter dem letzteren *Ammonites Coesfeldensis* zu verstehen ist, da aber Alth von sichelförmig gebogenen Rippen der Flanken spricht, die gegen den Rand mit Knoten enden, glaube ich, daß dies der normale Teil des *H. constrictus* ist.

Hieher gehört auch ein Teil der von Łopuski<sup>6)</sup> beschriebenen und abgebildeten Formen, nämlich var. *crassus* Łop., ein dickes Exemplar, wie sie auch unter den Lemberger Formen zu treffen sind, und *Scaphites* sp. Taf. III, Fig. 3, 5.

Zwischen dem Anfangsteil der Wohnkammer unserer Art und ihrer Mündungsregion besteht in der Regel ein Unterschied in der Skulptur; an dem ersteren verflachen die Rippen immer so stark, daß er auf einer gewissen Strecke, deren Länge bedeutend variiert, jeder feineren Skulptur entbehrt. Dagegen an der Mündung treten fast immer feinere Rippen auf, deren Anzahl und Länge ebenfalls großen Schwankungen unterworfen ist.

Beobachtet man nun das Verhalten dieser beiden Teile der Wohnkammer an den Fig. 8—12 der Taf. XXXIII, so sieht man, wie es sich in der Richtung gegen 12 ändert. Der gerippte, obere Teil verdrängt

1) A. a. O., S. 10.

2) Denkschr. d. Akad. d. Wiss. Wien, 1852, S. 8.

3) A. a. O., S. 207.

4) A. a. O., S. 204.

5) Cephalopoden d. oberen deutschen Kreide, S. 15.

6) A. a. O.

den unteren immer mehr nach unten, so daß dieser schließlich verschwindet. Zugleich verfeinert sich aber die Berippung und wird immer einförmiger, so daß man endlich zur Varietät:

*Hoploscaphites constrictus-tenuistriatus* Kner.

(Taf. XXXIII, Fig. 13, 14)

kommt. Bei dieser steht die feinrippige Skulptur der Wohnkammer dem gröber berippten normalen Teile unvermittelt gegenüber. Interessant ist das Verhalten der Knoten. Es gibt Individuen, an denen sich die Knoten an den unteren, fast glatten Schalenteil streng halten, und in dem Maße, wie dieser von dem tenuistriaten Teil der Schale verdrängt wird, werden auch die Knoten spärlicher und verschwinden endlich vollständig. Dann hat man knotenlose Individuen der Varietät. Sowohl aber bei *constrictus-vulgaris* als auch bei *constrictus-tenuistriatus* lassen sich die Knoten bisweilen nicht verdrängen und gehen sowohl auf den normalen Teil der Schale als auch auf den feingerippten Teil der anormalen Wohnkammer über. Man hat dann knotige Exemplare von *constrictus-vulgaris* und *constrictus-tenuistriatus*, z. B. Fig. 14.

Schlüter hat die letztgenannte Varietät mit *Sc. Römeri* D'Orb. verbunden. Gegen diese Auffassung sprechen sehr wichtige Gründe. Wenn die von Grossouvre<sup>1)</sup> und von Binckhorst<sup>2)</sup> beschriebenen Formen wirklich der d'Orbigny'schen Art entsprechen, dann gehört dieselbe auf Grund der Skulptur und Lobenlinie der Gattung *Acanthoscaphites* an. Die Ähnlichkeit dieser Form mit *tenuistriatus* besteht nur darin, daß beide eine feine Skulptur besitzen. Während jedoch die Skulptur des *A. Römeri* an dem ganzen Gehäuse, sowohl dem eingerollten Teil, wie auch der Wohnkammer bis zum Mundsaume aus einförmigen zahlreichen und feinen Rippen besteht, ist dies nach dem oben Gesagten bei *tenuistriatus* nicht der Fall. Da sich die feinen Rippen zuerst an der Mündung einstellen und erst später immer tiefer hinabreichen, gehören sie zu den zuletzt erworbenen Eigenschaften, welche sich sogar auf den normalen Teil der Schale nicht übertragen und die Zugehörigkeit zu *Römeri* gewiß nicht entscheiden können. Der ausschlag-

<sup>1)</sup> Mémoires d. Mus. roy. d'hist. nat. de Belgique, Bd. IV, S. 35.

<sup>2)</sup> A. a. O., Taf. Va, Fig. 15.

gebende Teil, der normale, ist an beiden Formen grundverschieden. Die Lobenlinie des *Scaphites Römeri* trägt alle Anzeichen der Zugehörigkeit zu *Acanthoscaphites*. Die tiefzerschlitzten Loben und Sättel sowie der innere Teil sprechen entschieden dafür.

Es fehlt aber auch nicht an anderen Merkmalen, die zur Trennung der beiden Arten Anlaß geben. Bei *A. Römeri* ist der gestreckte Teil der Wohnkammer viel länger als bei *tenuistriatus*, so daß sie etwa in der Hälfte ihrer Länge den Kontakt mit der spiralen Abteilung vollständig verliert, und der hakenförmige Teil, der so stark gebogen ist, daß die Mündungsfläche zum unteren Teile fast senkrecht steht, berührt den normalen Teil nicht, sondern ist von demselben ziemlich weit entfernt. Bei *H. tenuistriatus* überragt der gestreckte Teil der Wohnkammer nie den spiralen, daher berührt stets der hakenförmige Teil mit seiner inneren Wand den spiralen.

Demnach gehört auch ein Teil der Schlüter'schen Synonymen<sup>1)</sup> nicht zu *Römeri*, sondern zu *tenuistriatus*. Vor allem gilt das für die alten Benennungen von Kner und Alth: *S. diversesulcatus*<sup>2)</sup> und *aequalis*<sup>3)</sup>.

*S. striatus* Kner, welchen Schlüter zu *Römeri* stellt<sup>4)</sup>, Favre dagegen mit *constrictus (vulgaris)* vereinigt<sup>5)</sup>, gehört in Wirklichkeit nach der Beschreibung von Kner zu den Übergangsformen, welche dem *vulgaris* näher stehen. Hierher gehört augenscheinlich *Scaphites sp.* von Łopuski, Taf. III, Fig. 6, S. 117; *Scaphites angulatus* Łop. (Taf. III, Fig. 8, 9, 10, S. 119), eine knotenlose Abart, welche meiner Fig. 11—12 nahe steht, scheint auch hieher zu gehören.

In der Literatur ist eine ebenfalls zu unserer Art gehörige Formengruppe bekannt; dies sind die sogenannten Zwergformen, welche in verschiedenen Zeiten von Uhlig, Böhm, Grossouvre u. a. beschrieben wurden. Einige derselben bilde ich in Fig. 15—18 u. 20 ab. Diese Bilder belehren uns, daß unter diesen Formen sich die Verhältnisse wiederholen, die bei den normalen festgestellt wurden; man hat also alle Übergänge von dem *constrictus-vulgaris* (Fig. 15—18 u. 20) zu dem *constrictus-tenuistriatus*-Zwerg (Fig.

1) A. a. O., S. 89.

2) A. a. O., S. 204, Taf. 10, Fig. 24.

3) Ebenda S. 206, Taf. X, Fig. 31.

4) A. a. O., S. 90.

5) A. a. O., S. 18.

21—22) sowohl mit als auch ohne Knoten beiderseits. Die Lobenlinie (Fig. 18) zeigt die volle Entwicklung eines normalen *constrictus*. Der Nabel ist breiter als an der normalen Form, so daß man immer die inneren Windungen im Nabel sehen kann; die Wohnkammer ist an der Mündung nicht hakenförmig gebogen, weicht von der Spirale nicht sehr stark ab, ist aber verhältnismäßig be-

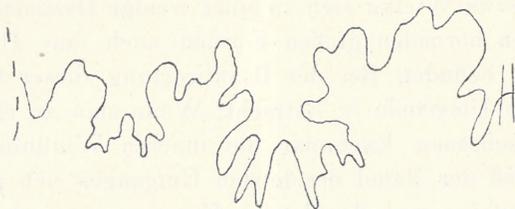


Fig. 18. *Hoploscaphites constrictus*, Zwergform. Lobenlinie.

deutend länger als bei normalen Formen. Bei diesen beträgt ihre Länge nie eine Hälfte der Windung, bei den anderen dagegen ist sie bedeutend länger und beträgt oft sogar über  $\frac{3}{4}$  der Windung. Anfangs wächst sie ganz normal, und weicht erst später ein wenig

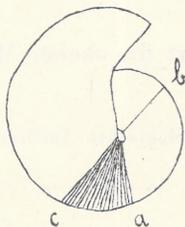


Fig. 19. Schwankungsverhältnisse der Wohnkammerlänge bei *Hoploscaphites constrictus*.

von der Spirale ab. Fig. 19 stellt die Schwankungsverhältnisse der Wohnkammerlänge bei den normalen und den Zwergformen durch die äußersten Fälle begrenzt; *a-c* stellt den Spielraum, innerhalb dessen das Wohnkammerende der normalen Formen schwankt, *a-b* denselben für die Zwergformen dar. Die Formen von Łopuszka Wielka in den Karpaten haben im allgemeinen eine noch längere Wohnkammer.

Es drängt sich jetzt die Frage nach dem Verhältnis dieser Formen zu den normalen auf. Die Jugendformen dieser Art mit regelmäßig gebauten Wohnkammern sind mir nicht bekannt. Dennoch

können diese Formen nicht anders gedeutet werden, als dies Pompecki getan hat: es sind dies ausgewachsene Individuen, selbst wenn ihre Größenverhältnisse sehr verschieden sind. Gehören sie einer und derselben Art wie die großen Formen an, oder sind sie als Varietäten oder sogar als fremde Arten oder Waagen'sche Mutationen zu verstehen? Gegen die letztere Ansicht ist einzuwenden, daß in Łopuszka Wielka sich in einer wenige Dezimeter mächtigen Schicht neben normalen großen Formen auch eine Unmenge von Zwergformen befindet. Bei der Beantwortung dieser Fragen kommen folgende Umstände in Betracht: Wenn man an einem großen, normal gewachsenen Exemplar die inneren Windungen entblößt, sieht man, daß der Nabel des letzten Umganges sich plötzlich verengt hat. Entfernt man den letzten Umgang, so sind die früheren am Nabel teilweise sichtbar. Man erhält also dasselbe Bild, welches man in dieser Hinsicht an der Zwergform hat. Wenn man also von der Wohnkammer absieht, müssen beide Formen identifiziert werden, zumal, wie oben gesagt, die anderen Merkmale gut übereinstimmen. Es sind dies also wirkliche Zwergge ihrer Art. Ihre enorm lange Wohnkammer bleibt offenbar in Korrelation mit der Verzweigung.

Diese Art charakterisiert die oberste Mukronatenkreide der Umgebung von Lemberg.

Aus dem Geologisch-paläontologischen Institute der Universität in Lemberg.

### Erklärung der Tafeln.

#### Taf. XXXII.

Fig. 1—3. *Acanthoscaphites tridens* Kner *bispinosus* n. var., Porszna,  $\frac{3}{4}$  der nat. Größe, Polytechnikum Lemberg.

Fig. 4. *Acanthoscaphites tridens* Kner, Kierniczki, Jugendwindung, 6-fach vergr., Universität Lemberg.

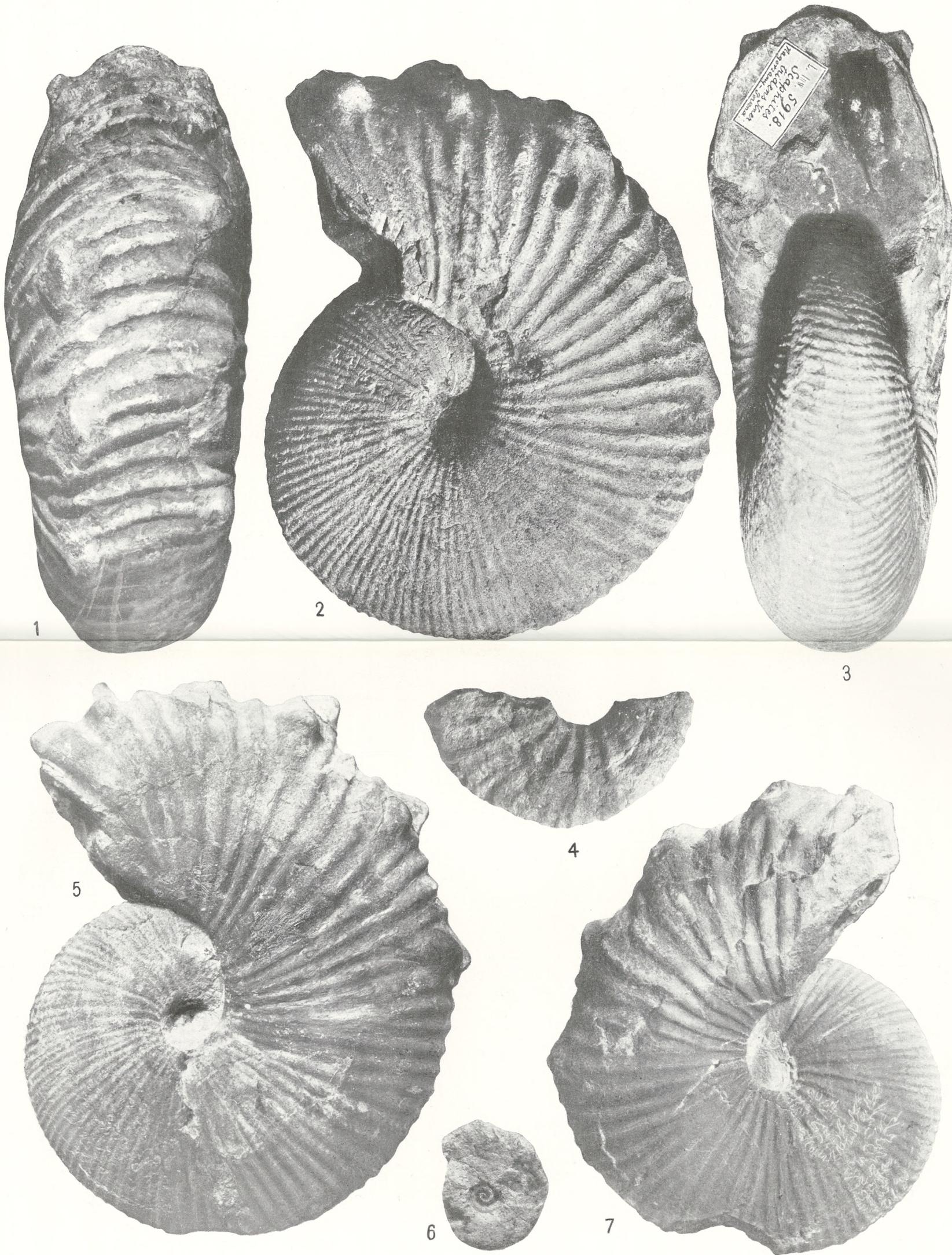
Fig. 5, 7. *Acanthoscaphites tridens trispinosus* Gein. An der Fig. 7 bemerkt man Spuren von umbonalen Knoten. Porszna,  $\frac{3}{4}$  d. nat. Größe, Gräfl. Dzieduszycki'sches Museum, Lemberg.

Fig. 6. *Hoploscaphites constrictus* Sow. *vulgaris* n. var., 2-fach vergr., Lemberg, Universität Lemberg. Ansicht des Nabels.

#### Taf. XXXIII.

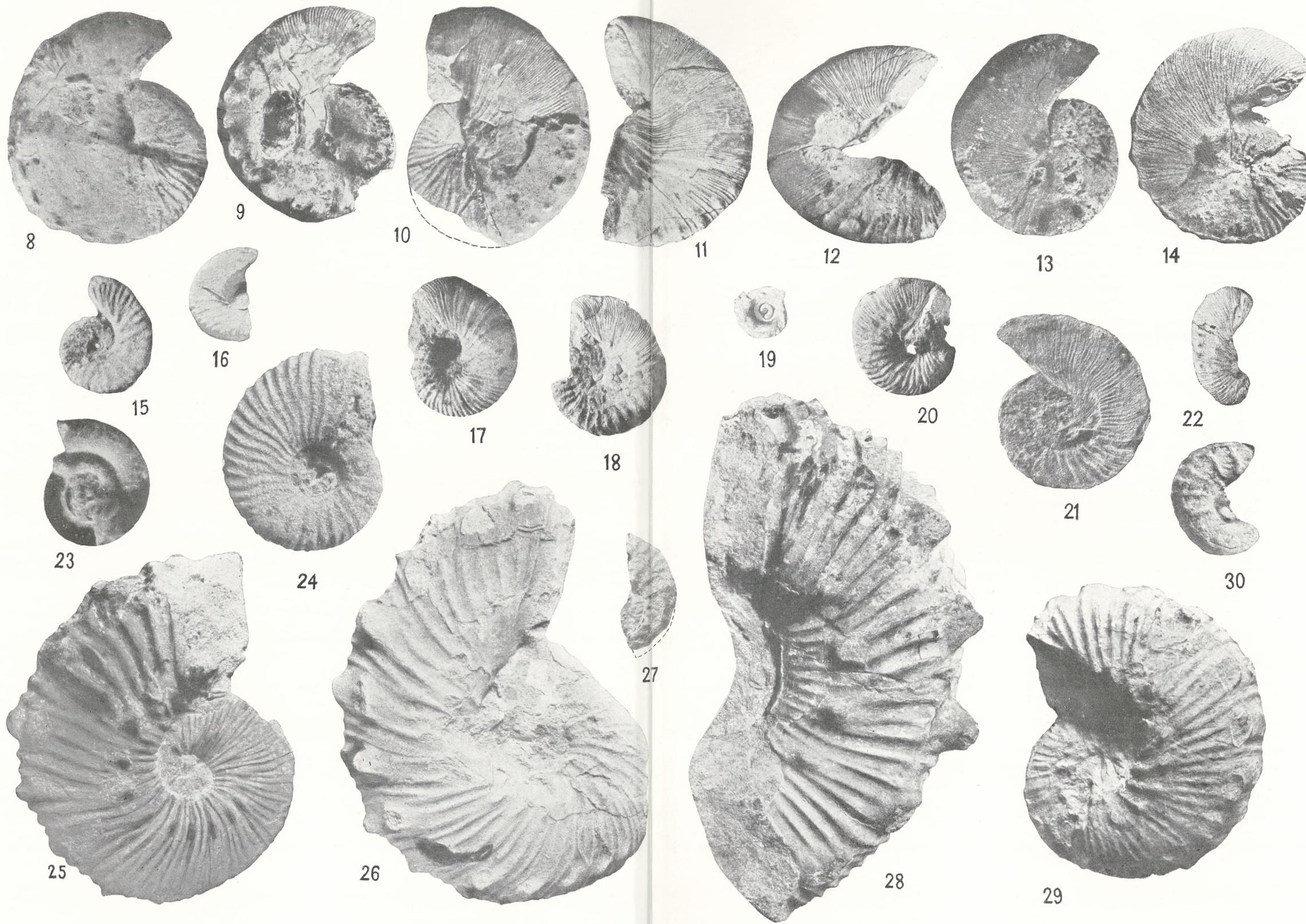
Fig. 8—12. *Hoploscaphites constrictus* Sow. *vulgaris* n. var. Lemberg; an der Wohnkammer sieht man die Veränderung der Skulptur in der Richtung des













*H. constrictus tenuistriatus*. In Fig. 9 sieht man den zugehörigen Aptychus. Universität Lemberg.

Fig. 13. *Hoploscaphites constrictus* Sow. *tenuistriatus* Kner, knotenloses Exemplar, Lemberg, Universität Lemberg.

Fig. 14. Dasselbe, knotiges Exemplar, Lemberg, Dzieduszycki'sches Mus., Lemberg.

Fig. 15—18, 20. *Hoploscaphites constrictus* Sow. *vulgaris* n. var. Zwergexemplare, Lemberg, Universität Lemberg.

Fig. 19. *Hoploscaphites constrictus* Sow. Die ersten Windungen 6-fach vergr., Lemberg, Universität Lemberg.

Fig. 21—22. *Hoploscaphites constrictus* Sow. *tenuistriatus* Kner Fig. 21, 2-fach vergr., Lemberg, Fig. 22, Łopuszka Wielka. Zwergexemplare. Universität Lemberg.

Fig. 23. *Hoploscaphites aequalis* Sow. Die Jugendwindung 7-fach vergr., Podzameczek, Universität Lemberg.

Fig. 24. *Hoploscaphites constrictus* Sow. Innere Windung, Żółkiew, Dzieduszycki'sches Museum Lemberg, 3-fach vergr.

Fig. 25—26. *Acanthoscaphites tridens trinodosus* Kner,  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr., Porszna, Univ. Lemberg.

Fig. 27. *Acanthoscaphites tridens* Kner, 5-fach vergr., Kierniczki, Universität Lemberg.

Fig. 28. *Acanthoscaphites tridens* Kner *quadrispinosus* Gein.,  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr., Porszna, Dzieduszycki'sches Museum Lemberg.

Fig. 29. *Acanthoscaphites tridens* Kner, Übergang zu *varians* Łopuski,  $\frac{3}{4}$  d. nat. Gr., Mosty Wielkie, Dziedusz. Mus. Lemberg.

Fig. 30. *Hoploscaphites constrictus* Sow., 3-fach vergr., Jugendwindung, Lemberg, Universität Lemberg.

---

*O rozwoju zatok żylnych opony twardej i żył mózgu u płodów człowieka długości 15·5—49 mm. (Wiadomość tymczasowa). — Über die Entwicklung der Sinus durae matris und der Hirnvenen bei menschlichen Embryonen von 15·5—49 mm Scheitel-Steißlänge. (Vorläufige Mitteilung).*

Note

de M. J. **MARKOWSKI**,

présentée par M. H. Kadyi m. c. dans la séance du 3 Juillet 1911.

### Einleitung.

Beim Entblößen des Gehirns eines zirka fünfmonatlichen menschlichen Embryos habe ich in der Hinterhauptgegend ein zwischen dem Knochen und der harten Hirnhaut gelegenes Venengeflecht angetroffen, in welches der Sinus sagittalis superior mündete und aus welchem die beiden Sinus transversi und die paarigen Sinus occipitales ihren Ursprung nahmen. Das brachte mich auf die Vermutung, daß die Sinus durae matris ontogenetisch aus Venengeflechten entstehen. Ich untersuchte anfänglich dieses Geflecht an Injektionspräparaten. Nachdem mir im Jahre 1906 ein Stipendium für eine Studienreise aus der Osławski'schen Stiftung verliehen worden war, begab ich mich nach Innsbruck, woselbst ich über Anraten Professor Hochstetter's eine plastische Rekonstruktion nach dem Prinzip der Born'schen Methode von einem menschlichen Embryo von 19·4 mm Scheitel-Steißlänge anfertigte. Das betreffende Wachsmodell habe ich nebst den damaligen Resultaten meiner Untersuchungen im Jahre 1907 in der X. Versammlung polnischer Ärzte und Naturforscher vorgelegt<sup>1)</sup>. Späterhin habe ich noch drei andere Embryonen von verschiedenem Alter plastisch rekonstruiert.

<sup>1)</sup> Sprawozdanie z posiedzeń naukowych X. Zjazdu lekarzy i przyrodników polskich we Lwowie 22—25 lipca 1907, S. 57.

Das der vorliegenden Mitteilung zugrunde liegende Material verdanke ich Herrn Professor Hochstetter, welcher mir seine Schnittserien zur Verfügung stellte. Für diese große Liebenswürdigkeit und für sein überaus großes Entgegenkommen in jeder Richtung, sei es mir gestattet, dem Herrn Professor Hochstetter meinen verbindlichsten Dank auszusprechen. Zu größter Dankbarkeit bin ich auch meinem hochverehrten Chef, Herrn Hofrat Professor Kadyi verpflichtet, der mich auch in reichstem Maße mit Rat unterstützte.

Die Ergebnisse meiner Untersuchungen über die Entwicklung der Sinus durae matris, der Augenhöhlenvenen und der Hirnvenen sind in folgenden Kapiteln zusammengefaßt.

### Sinus durae matris.

Bei dem jüngsten der von mir untersuchten Embryonen (Fig. 1) von 15·5 mm Scheitel-Steißlänge habe ich in der Nähe der Schädelbasis eine S-förmige Vene vorgefunden, welche von His<sup>1)</sup> als V. jugularis beschrieben wurde. Der kraniale Abschnitt dieser Vene (*v. c. m.*), welcher bekanntlich [Salzer<sup>2)</sup>] der V. capitis medialis (V. cardinalis anterior) der Wirbeltiere entspricht, umgreift das Trigeminalganglion an dessen medialer Seite; der kaudale Teil (*v. c. l.*), welcher der V. capitis lateralis der Wirbeltiere entspricht, liegt außerhalb der Schädelhöhle in einer Rinne an der ventralen Fläche der Labyrinthkapsel, lateral vom Facialis und geht unterhalb des Foramen jugulare in die V. jugularis interna über. In diese beiden Teile der erwähnten S-förmigen Vene münden alle intrakraniellen Venen sowie die Venen der Augenhöhle.

Die intrakraniellen Venen lassen sich in zwei Gruppen einteilen. Die oberflächliche besteht aus Venen, welche in der der späteren harten Hirnhaut (samt dem skelettbildenden Gewebe des häutigen Kraniums) entsprechenden Schicht des noch nicht in einzelne Gehirnhüllen differenzierten Mesenchymgewebes gelegen sind. Sie bilden ausgedehnte Geflechte und stellen vorwiegend die Anlage der Sinus durae matris vor. Der tiefer gelegenen Venengruppe gehören die Hirnvenen an, die dem Gehirn anliegend verlaufen und durch

1) W. His: Anatomie menschlicher Embryonen, Bd. I, 1880, S. 83.

2) Salzer: Über die Entwicklung der Kopfvenen des Meerschweinchens. Morphol. Jahrb., Bd. 23.

keine sicher nachweisbaren Anastomosen untereinander kommunizieren. Ihre abführenden Stämme durchdringen die an manchen Stellen sehr mächtige Schicht von gefäßlosem Mesenchymgewebe, welches die oberflächliche und die tiefere Venengruppe voneinander scheidet, und münden in die oberflächlichen Venen ein. Nur dorsal, über dem Hirndache, nähern sich die Venen des Gehirns denen der harten Hirnhaut und verflechten sich innig mit denselben.

Die oberflächlichen Venengeflechte des Kopfes (Fig. 1 u. 2) sind teils paarig teils unpaar, wobei die ersteren das Gehirn gürtelförmig von der lateralen und der dorsalen Seite umgreifen, während das unpaare Geflecht dem Hirndache in der Medianebene anliegt und sich sagittal ausdehnt. Das letzterwähnte, unpaare, mediane Geflecht besteht teils aus den Venen des Gehirns, teils aus denen der äußeren Gehirnhüllen, und erstreckt sich von dem frontalen Pole der Hemisphärenblase bis zum Isthmus rhombencephali. Es läßt sich in folgende Abschnitte einteilen, die man ihrer Lage zum Gehirn nach folgendermaßen bezeichnen könnte:

*Plexus sagittalis superior* (*pl. sag. sup.*) wird aus sehr dicken Venen gebildet und überbrückt die Mantelspalte, indem er zwischen den Rändern beider Hemisphärenbläschen verläuft und sich kaudalwärts ausbreitet.

*Plexus medianus prosencephali* (*pl. m. pros.*) besteht aus zwei Teilen: Der kraniale Teil wird anfänglich (Embryo von 15·5 mm Scheitel-Steißlänge) von sehr zahlreichen, in der Mantelspalte verlaufenden und in die Anlagen der *Plexus chorioidei ventriculi lateralis* eintretenden Venen gebildet. Der andere, kaudale Teil des *Plexus medianus prosencephali* erstreckt sich hinter dem Rande des *Plexus sagittalis superior*, dem Zwischenhirndache anliegend, bis zur Epiphysis, wo er in das nächste Geflecht in den:

*Plexus medianus mesencephali* (*pl. m. mes.*) übergeht. Dieser ist bei dem jüngsten der von mir untersuchten Embryonen (Fig. 1) schwach entwickelt. Bei einem älteren Embryo von 19·4 mm Scheitel-Steißlänge (Fig. 2) reicht das Geflecht bis zum Isthmus rhombencephali. Es verschmälert sich kaudalwärts und geht in ein zum Teil paariges, zum Teil unpaares Gefäß über.

Zu den paarigen Venengeflechten gehören je zwei auf beiden Körperseiten gelegene Geflechte, die man *Plexus lateralis anterior* und *Plexus lateralis posterior* nennen könnte.

*Plexus lateralis anterior* (*pl. lat. ant.*) reicht vom Hin-

terhirn bis zur Hemisphärenblase. An seinem der Hemisphäre zugekehrten Rande verläuft eine der stärksten Venen dieses Geflechtes (gewöhnlich nur an der rechten Körperseite stark und gut ausgebildet), die im Plexus sagittalis superior ihren Ursprung nimmt und in das kraniale Ende der *V. capitis medialis* mündet. Ich werde sie als vordere Grenzvene des Plexus lateralis anterior (*v. gr.*) bezeichnen. Der rechte und der linke Plexus gehen mit zahlreichen, aber feinen Ästen aus dem medianen sagittalen Venengeflecht hervor; sie stehen außerdem untereinander in direkter Verbindung durch sehr ansehnliche Venen in der Gegend des Isthmus rhombencephali (Fig. 1 u. 2). Der Plexus lateralis anterior mündet mittels zwei Venengruppen, die kranial und kaudal vom Trigeminusganglion in die *V. capitis medialis* verlaufen (Fig. 1). In den beiden Verbindungsgruppen zeichnet sich je eine Vene durch ihre Stärke aus (Fig. 1 *v. t.* und *v. p.*).

Plexus lateralis posterior (*pl. lat. post.*) umgreift das Rautenhirn von der lateralen und der dorsalen Seite her. Die beiderseitigen Geflechte stehen in der Medianebene dorsal vom Gehirn durch stärkere Anastomosen in direkter Verbindung untereinander (Fig. 1 u. 2 *xx.*). Die abführenden Hauptstämme (2—3) des Plexus lateralis posterior gehen durch das Foramen jugulare hindurch und münden in das kaudale Ende der *V. capitis lateralis*, mit welcher sie die Wurzeln der *V. jugularis interna* bilden (Fig. 1)<sup>1)</sup>.

In dem oben geschilderten Entwicklungsstadium (Fig. 1) verläßt nur das sich im Plexus lateralis posterior sammelnde Blut des Rautenhirns die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare. Das Blut aller übrigen Hirnteile, welches vom Plexus lateralis anterior aufgenommen wird, sammelt sich in der außerhalb der Schädelhöhle gelegenen *V. capitis lateralis*, die als direkte Verlängerung der intrakraniellen *V. capitis medialis* entsteht.

Auf den späteren Entwicklungsstufen (Embryo von 17 mm Steiß-Nacktenlänge) bildet sich zwischen dem Plexus lateralis ante-

<sup>1)</sup> Die von Grosser und Brezina bei den Reptilien eingeführten Benennungen: *V. cerebralis anterior*, *media* und *posterior*, welche von Mall (On the development of the blood-vessels of the brain in the human Embryo. The American Journal of Anatomy, Vol. IV, 1904) auch für die menschlichen Embryonen angewendet wurden, dürfte man wenigstens bei den letzteren nur auf die Hauptstämme beziehen, die aus den Venengeflechten (Plexus lateralis anterior und posterior) das Blut ableiten.

rior und dem Plexus lateralis posterior eine starke direkte Verbindung aus. Diese bildet mit dem Endabschnitte des Plexus lateralis posterior eine rechtwinkelig gebogene Vene, welche der Labyrinthkapsel in der Schädelhöhle anliegt. Sie stellt die Anlage des Sinus sigmoideus (*sin. sigm.*) vor und nimmt an ihrer Biegung die Venen des Plexus lateralis posterior auf (Fig. 2).

Bald darauf differenziert sich im Plexus lateralis anterior, dorsal vom Trigeminalganglion, eine große bogenförmige Vene, welche das kraniale Ende des Sinus sigmoideus mit der „vorderen Grenzvene“ des erwähnten Geflechtes in direkte Verbindung setzt (Fig. 2 *sin. trans.*). Diese Vene bildet die Anlage des lateralen Teiles des horizontalen Abschnittes vom Sinus transversus. Aus seinen beiden Enden gehen die starken Venen hervor, die kranial und kaudal vom Trigeminalganglion verlaufen und in die V. capitis medialis münden. Ich möchte sie die V. tentorii (kranial vom Trigeminalganglion) und die V. prootica (kaudal vom Trigeminalganglion) benennen (Fig. 2 *v. t.* und *v. p.*). Die Anlagen der beiden Venen sind schon bei jüngeren Embryonen (Fig. 1) vorhanden (siehe oben S. 593).

Sobald die Anlage des Sinus sigmoideus und Sinus transversus ausgebildet ist, fließt ein Teil des sich in dem letzteren sammelnden Blutes (aus dem Plexus lateralis anterior und den medianen Geflechtes) in den Sinus sigmoideus ab und verläßt die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare; der andere Teil wird durch die V. tentorii (samt der V. capitis medialis) und durch die V. prootica der V. capitis lateralis zugeführt (Fig. 2). Die letztere löst sich in späteren Entwicklungsstadien von der V. jugularis interna, in welche sie bisher mündete, los, wodurch das Blut aller intrakraniellen Venen dem Sinus sigmoideus zugeleitet wird und ähnlich wie beim Erwachsenen die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare verläßt. Bald trennt sich die V. tentorii von der V. capitis medialis los (siehe unten), die V. prootica dagegen behält ihre Verbindung mit der V. capitis medialis und bildet mit ihr eine einheitliche Vene. Einen solchen Sachverhalt im venösen Kreislauf des Kopfes habe ich schon bei einem Embryo von 33·4 mm Scheitel-Steißlänge gefunden (Fig. 3).

Was die Bedeutung mancher der oben angeführten Venen und Geflechtes im weiteren Entwicklungsgange anbelangt, so muß ich im voraus folgendes bemerken:

1. Die *V. capitis lateralis* (*v. c. l.*) fällt bekanntlich (Salzer, Mall) der Rückbildung anheim. Diese beginnt nach meinen Untersuchungen auf die Weise, daß die Vene in der Nähe ihrer Mündung in die *V. jugularis interna* sich allmählich verengt. Diese Verengerung der Vene scheint mit der Entwicklung der Gehörknöchelchen, besonders des Steigbügels in genetischer Beziehung zu stehen. Die *V. capitis lateralis* ist sogar bei einem Embryo aus dem Anfang des 5. Monates im Rudiment als eine kleine, in die *V. capitis medialis* mündende Vene vorhanden, welche längs des *Facialis* verläuft.

2. Die *V. capitis medialis* (*v. c. m.*) verkümmert an ihrem kranialen Ende und verliert ihren Zusammenhang mit den an dieser Stelle in sie einmündenden Venen, und zwar mit der ursprünglichen Hauptvene der Augenhöhle (siehe unten) und mit der *V. tentorii* (vergl. Fig. 2 u. 3). Der übriggebliebene, viel größere Abschnitt der im Laufe der Entwicklung sehr reduzierten *V. capitis medialis* und die medialen, feinen Zuflüsse derselben beteiligen sich an der Bildung des *Plexus cavernosus*. Der kaudale Abschnitt der *V. capitis medialis* steht in genetischer Beziehung mit der Entwicklung des *Emissarium foraminis ovalis*. Als eine Abzweigung dieser Vene tritt auch eine Vene auf, welche man als die Anlage des *Plexus caroticus* annehmen dürfte.

3. Die *V. prootica* (*v. p.*), welche nach der Rückbildung der *V. capitis lateralis* als direkte Verlängerung der *V. capitis medialis* zum *Sinus transversus* hinzieht (Fig. 3 u. 4), hat bei älteren Embryonen die gleiche Lage wie der *Sinus petroso-squamosus* beim Erwachsenen. Aus den lateralen Zuflüssen der *V. prootica* entstehen die *Venae meningae mediae*. Auch der *Sinus sphenoparietalis* scheint aus einem Ast dieser Vene, der längs des hinteren Randes der *Ala orbitalis* verläuft, zu entstehen. Man hat in der mittleren Schädelgrube einige Venen beschrieben, wie die *V. anastomotica magna* Trolard (siehe unten) und der *Sinus ophthalamo-petrosus* Hyrtl, die aller Wahrscheinlichkeit nach mit den Verästelungen der *V. prootica* in genetischer Beziehung stehen. Bei dem Embryo ist in der genannten Gegend nur eine einzige Vene vorhanden, und zwar die *V. tentorii*, welche sich an der Bildung der letztgenannten Venen beteiligen dürfte.

4. Die *V. tentorii* (*v. t.*) stellt eine Verbindung zwischen dem *Sinus transversus* und dem kranialen Ende der *V. capitis*

medialis dar (Fig. 2). Sie löst sich während der weiteren Entwicklung von der letzteren los und tritt mit den medialen Ästen der ursprünglichen Hauptvene der Fossa cerebri lateralis (V. telencephali lateralis) in Verbindung (siehe unten). Die V. tentorii passiert bei Embryonen von 33·4—49 mm Scheitel-Steißlänge, in der harten Hirnhaut gelegen, die Gegend der späteren Mittelschädelgrube, tritt dann zwischen die beiden Grenzlamellen des embryonalen Tentorium cerebelli hinein und mündet in den Sinus transversus. In diesem Entwicklungsstadium entspricht sie mit Hinsicht auf ihren Verlauf und ihre Zuflüsse derjenigen Vene, welche Hofmann<sup>1)</sup> bei manchen Säugetieren (Pferd) als V. rhinencephali posterior beschreibt. Im Laufe der Entwicklung wird der kraniale Abschnitt der V. tentorii durch den ventralwärts wachsenden Temporallappen der Hemisphärenblase nach unten medialwärts verschoben (Fig. 4 *v. t.*) und dem Plexus cavernosus einverleibt. Der viel größere kaudale Teil der V. tentorii stellt jetzt eine im Tentorium cerebelli verlaufende Verbindung zwischen dem letztgenannten Plexus und dem Sinus transversus dar. Eine ähnliche Verbindung hat man auch beim ausgebildeten Individuum als eine Abnormität beschrieben (Henle, Gefäßlehre, S. 412). Andererseits besteht in der Lage des intraduralen Teiles der V. anastomotica magna Trolard eine gewisse Ähnlichkeit mit dem diesbezüglichen Verhalten eines Teiles der embryonalen V. tentorii.

5. Der Plexus lateralis anterior (*pl. lat. ant.*) verkümmert allmählich (vergl. Fig. 1 u. 2), je mehr die Hemisphärenblasen nach hinten zu wachsen. Er verschiebt sich dabei kaudalwärts über das Hinterhirn hinüber und nähert sich dem Plexus lateralis posterior, dessen Venen ihrerseits nach vorne wachsen (Fig. 3). Die Verschiebung und das Fortwachsen der Geflechte kommt unter sehr starker Diczunahme des über dem Mittel- und Hinterhirn liegenden Mesenchymgewebes zustande. Gegen das Ende dieser Entwicklungsvorgänge vereinigen sich die beiderseitigen Plexus laterales anteriores und die oberen Teile der Plexus laterales posteriores zu einem einheitlichen, dreieckigen Geflecht (Fig. 4 *pl. tr.*). Dieses ist hinter den Hemisphärenblasen ausgebreitet und stellt

<sup>1)</sup> Hofmann, Zur vergleichenden Anatomie der Gehirn- und Rückenmarksvenen der Vertebraten. Zeitschr. f. Morph. u. Antropol., Bd. III, H. II, 1901.

die Anlage desjenigen Geflechtes dar, über welches ich am Anfang der vorliegenden Mitteilung berichtete. Aus den Venen dieses Geflechtes entwickeln sich: das kaudale Ende des Sinus sagittalis superior, die Anfangsteile der beiderseitigen Sinus transversi und das Confluens sinuum (Torcular Herophili).

Über die Entwicklung der einzelnen Sinus durae matris kann ich folgendes mitteilen:

1. Der Sinus sagittalis superior entsteht aus dem Plexus sagittalis superior, welcher sich kaudalwärts anfänglich derart verlängert, daß die beiden oben erwähnten (S. 593) vorderen Grenzvenen des rechten und des linken Plexus lateralis anterior Hand in Hand mit dem Wachsen der Hemisphärenblasen in der Richtung gegen die Medianebene sich einander nähern. Sie bilden die seitlichen Hauptstämme des Plexus; die zwischen ihnen verlaufenden medianen Venen des Geflechtes entstammen dem kaudalen Abschnitte des Plexus medianus prosencephali. Bei einem Embryo von 46·5 mm Scheitel-Steißlänge tritt der besprochene Sinus als eine einfache Vene auf, welche in das oben erwähnte dreieckige Geflecht mündet (Fig. 4).

2. Was den Sinus transversus anbelangt, so bildet sich am frühesten derjenige Teil desselben aus, welcher als Sinus sigmoideus (*sin. sign.*) bezeichnet wird (siehe S. 594). Die weitere Entwicklung desselben ist von der Entwicklung des Schädels, seines Sulcus sigmoideus, dem die Vene von Anfang an anliegt, abhängig. Sobald der Sinus sigmoideus angelegt ist, differenziert sich (siehe S. 594) im Plexus lateralis anterior der laterale Teil vom horizontalen Abschnitte des Sinus transversus (*sin. trans.*). Seine bogenförmige Krümmung, welche in der Sagittalebene liegt und der Scheitelkrümmung des Gehirns entspricht, streckt sich in dem Maße aus, als die Hemisphärenblasen nach hinten wachsen (vergl. Fig. 2, 3 u. 4). Dabei wird der in Rede stehende Teil des Sinus transversus von der lateralen zur medialen Fläche der Hemisphärenblase verschoben und medialwärts gebogen, so daß er sich gegen die Medianebene neigt. Diese Verschiebung scheint von der Verteilung der in den Sinus mündenden Venen bedingt zu sein. Manche Hirnvenen sowie die anderen Zuflüsse des Sinus transversus treten größtenteils von der Seite der Medianebene an ihn heran und hindern den Sinus, sich im Laufe der Entwicklung von der Medianebene zu entfernen. Eine solche Verteilung der Ve-

nen (deren Längewachstum hinter dem der Hemisphärenblasen zurückbleibt) — muß auch bei dem Zustandekommen der definitiven horizontalen Lage des Sinus transversus mitwirken. Der Anfangsteil des Sinus transversus ist in den Venen des hinter den Hemisphärenblasen gelegenen, dreieckigen Geflechtes zu suchen.

3. Der Sinus occipitalis wird paarig angelegt und aus dem mittleren Teil des Plexus lateralis posterior gebildet. Ich finde ihn bei älteren von den untersuchten Embryonen beiderseits als eine Verbindung zwischen dem erwähnten dreieckigen Geflecht und dem Sinus sigmoideus (Fig. 4 *pl. oc.*).

4. Der Sinus rectus (Fig. 3 u. 4 *s. r.*) bildet sich aus dem kaudalen Abschnitt einer Vene, welche man die *V. mediana prosencephali* (*v. m. pros.*) nennen könnte und welche sich aus den tieferen Venen des gleichnamigen Plexus entwickelt. Sie mündet in den kaudalen Rand des Plexus sagittalis superior. Diese unpaare mediane Vene verlängert sich im Laufe der Entwicklung während gleichzeitiger Rückbildung des Plexus medianus prosencephali und gleichmäßig mit dem Wachstum der Hemisphärenblasen nach rückwärts. Ihr kaudaler, die Anlage des Sinus rectus darstellender Teil bildet bei dem Embryo von 33·4 mm Scheitel-Steißlänge (dessen Hemisphärenblasen bis zur Epiphysis reichen) mit dem kranialen, viel längeren und dem Zwischenhirndache aufliegenden Venenabschnitte eine rechtwinkelige Krümmung (Fig. 3). Diese wird in späteren Entwicklungsstadien ausgeglichen, wobei der Sinus rectus zwischen die beiden Lamellen der Großhirnsichel (welche als die Fortsetzung der oberen Lamellen der rechten und der linken Hälfte vom Kleinhirnzelt erscheinen) zu liegen kommt (Fig. 4). Der längere kraniale Abschnitt der *V. mediana prosencephali* wird bei den Embryonen über 40 mm Scheitel-Steißlänge dorsalseits von zwei Lamellen (der rechten und der linken), die aus dem unteren Rande der Großhirnsichel herauswachsen, umgriffen, was beim Erwachsenen an das Verhalten des Sinus sagittalis inferior zur Großhirnsichel erinnert.

5. Der Sinus cavernosus entsteht aus verschiedenen Anlagen. Der kraniale Teil des Plexus cavernosus entwickelt sich aus den sehr spärlichen kleinen medialen Ästen der *V. capitis medialis*, welche ich schon bei den jüngsten Embryonen gefunden habe. Der kaudale wird etwas später und auf die Weise gebildet, daß die Wurzeln des Sinus petrosus inferior nach vorwärts, lateral von

dem Dorsum sellae und von der Fossa sellae, hervorwachsen. Dieser Abschnitt des Plexus cavernosus ist bei allen älteren von mir untersuchten Embryonen viel stärker ausgebildet als der kraniale. Außer den erwähnten Gefäßen werden dem Plexus auch ein Teil der in der Entwicklung stark zurückgebliebenen V. capitis medialis und ein kleiner Anfangsabschnitt der V. tentorii einverleibt (siehe S. 596).

6. Der Sinus petrosus superior (*s. p. s.*) entwickelt sich aus einer kleinen Hirnvene, welche an der basalen Fläche des Hinterhirns ihren Ursprung nimmt, zwischen dem Trigeminus und Acustico-facialis zieht und in die V. prootica mündet (Fig. 2). Während der weiteren Entwicklung verschiebt sich mittels der Anastomosen die Einmündung der Vene längs der V. prootica gegen den Sinus transversus hin und wird entweder auf den letzteren übergeführt oder bleibt bei manchen Embryonen in der Nähe des Sinus auf der V. prootica stehen (Fig. 3 u. 4). In letzterem Falle dürfte der Endabschnitt der letztgenannten Vene an der Bildung des endgültigen Sinus petrosus superior teilnehmen. Mit dem Plexus cavernosus steht der Sinus nur mittels sehr feiner Gefäße in Verbindung.

In morphologischer Hinsicht stellt dieser Sinus eine der zahlreichen Venen dar, die im Gebiet des Rautenhirns zwischen den Hirnnerven gegen ihre Mündung ziehen. Sein Zusammenhang mit dem Gehirn bleibt im Laufe der Entwicklung bestehen (siehe unten: V. metencephali 1).

7. Der Sinus petrosus inferior (*s. p. i.*) tritt bei dem Embryo von 15·5 mm größter Länge als eine kleine Vene auf, welche ihren Ursprung auf der ventralen Fläche des Hinterhirns nimmt. Der verästelte Stamm des Sinus verläuft oberhalb der Grenze zwischen der Basalplatte des Primordiakraniums und der Labyrinthkapsel, geht durch das Foramen jugulare hindurch, zwischen dem Glossopharyngeus und Vagus gelegen, und mündet außerhalb des Schädels in die V. jugularis interna. Die Anlage des Sinus petrosus inferior verliert auf späteren Entwicklungsstufen ihren Zusammenhang mit dem Gehirn und nähert sich der Schädelbasis, wo sie in der schon differenzierten harten Hirnhaut zu liegen kommt.

Bezüglich der morphologischen Bedeutung des Sinus petrosus inferior dürfte man auf Grund der bisherigen Untersuchungen an-

nehmen, daß der Sinus den in Rückbildung begriffenen Mittelteil der *V. capitis medialis* darstellt, welcher später als der Anfangs- und Endteil dieser Vene zur Entwicklung kommt, jedoch ihnen homolog ist. Man kann aber derzeit die Möglichkeit nicht ausschließen, daß der Sinus eine Hirnvene ist.

Bei dem Embryo von 19·4 mm Scheitel-Steißlänge ist der Längsstamm des Plexus vertebralis internus nachweisbar. Bemerkenswert ist die Tatsache, daß er im Rückgratkanal bezüglich der Rückenmarksnerven die gleiche Lage aufweist, wie die *V. capitis medialis* (und der Sinus petrosus inferior) in der Schädelhöhle bezüglich der Hirnnerven.

8. Der Plexus basilaris entsteht aus medialen Zuflüssen des Sinus petrosus inferior.

Ich habe schon bei dem Embryo von 19·4 mm Scheitel-Steißlänge eine Vene gefunden, welche an der äußeren Fläche der Schädelbasis, längs der Grenze zwischen der Basalplatte und der Labyrinthkapsel verläuft und in die *V. jugularis interna* mündet. Sie stellt die Anlage des Sinus petro-occipitalis (inferior) Tro-lard vor.

Aus den oben zusammengefaßten Ergebnissen meiner Untersuchungen komme ich zu dem Schlusse, daß die Sinus durae matris, die Sinus petrosi ausgenommen, sich aus Venengeflechten entwickeln. Die beiden Sinus petrosi treten in den frühesten Entwicklungsstadien als einfache Venen auf. Der Sinus cavernosus stellt anfänglich beim Embryo eine einfache Vene (*V. capitis medialis*) dar, diese wird in der embryonalen Entwicklung durch ein Geflecht (Plexus cavernosus) ersetzt, welches bekanntlich nach der Geburt in den einfachen Sinus umgebildet wird.

### Venen der Augenhöhle.

Was die Venen anbelangt, die das Blut von der Augenhöhle in die *V. capitis medialis* abführen, so habe ich bei den Embryonen von 15·5—19·4 mm Scheitel-Steißlänge (Fig. 1 u. 2) zwei derartige Venen gefunden. Die eine (*v. a.*) nimmt die meisten im Bereiche der Augenhöhle verzweigten Venen auf und mündet in das kraniale Ende der *V. capitis medialis*. Die andere (*v. oph.*), stärkere, geht aus dem Oberkieferfortsatze hervor, nimmt unterwegs spärli-

che Zuflüsse aus der Gegend der Augenhöhle auf und mündet in die *V. capitis medialis* hinter der ersten.

Das bei jüngeren Embryonen als Hauptvene (*v. a.*) der Augenhöhle auftretende Gefäß löst sich von der *V. capitis medialis* los und sein Endabschnitt verfällt samt dem anliegenden Teil der letztgenannten Vene der Rückbildung. Dann bleibt die andere Vene als das einzige Gefäß bestehen, welches die Anlage der endgültigen *V. ophthalmica* darstellt (Fig. 3 u. 4 *v. oph.*).

### Venen des Gehirns.

Da sogar bei den ältesten der von mir untersuchten Embryonen die meisten Hirnvenen in bezug auf ihren Verlauf zu wenig Ähnlichkeit mit den Venen des entwickelten Gehirns zeigen, um deren endgültige Bedeutung klarzulegen, sah ich mich gezwungen, den Hirnvenen des Embryos Benennungen beizulegen, die ihrer Lage zu den einzelnen Gehirnbläschen entsprechen.

Am Vorderhirn sehen wir schon bei dem Embryo von 15·5 mm Scheitel-Steißlänge außer den kleineren, in den Plexus sagittalis superior und in die vordere Grenzvene des Plexus lateralis anterior mündenden Venen (*Vv. cerebri superiores*) noch eine größere Vene in der Gegend der späteren Fossa cerebri lateralis. Diese Vene könnte man als *V. telencephali lateralis* (*v. t. l.*) bezeichnen. Sie mündet bei einem ältern Embryo (Fig. 2) in das kraniale Ende der bogenförmigen Anlage des Sinus transversus. Im Laufe der Entwicklung treten die medialen (die *Art. cerebri anterior* begleitenden) Zuflüsse der *V. telencephali lateralis* mit dem von der *V. capitis medialis* losgelösten Ende der *V. tentorii* (siehe S. 596) in Verbindung und bilden eine neue Vene, welche ich als *V. telencephali inferior* bezeichnen möchte. So sehen wir bei dem Embryo von 33·4 mm Scheitel-Steißlänge (Fig. 3) aus dem Bereich der Fossa cerebri lateralis zwei Venen hervorgehen, welche nach rückwärts verlaufen und dicht nebeneinander in den Sinus transversus münden. Die laterale entspricht der ursprünglichen *V. telencephali lateralis*, welche jetzt nur von dem oberen Teile der genannten Hemisphärengegend ihre Zuflüsse aufnimmt. Die mediale dagegen, die *V. telencephali inferior* (*v. t. i.*), sammelt das Blut von der basalen Fläche des Vorderhirns und mündet in das kraniale Ende der *V. tentorii*. In weiterer Entwicklung wird die *V. telencephali inferior*

immer stärker und nimmt fast alle aus der Fossa cerebri lateralis kommenden Venen auf; das Verzweigungsgebiet der *V. telencephali lateralis* dagegen wird immer mehr eingeschränkt (Fig. 4). Die *V. telencephali inferior* entspricht am wahrscheinlichsten der endgültigen *V. cerebri media*. Die Mündung dieser Vene wird zuletzt (schon bei dem Embryo von dem Beginn des 5. Monates) in den Plexus cavernosus übergeführt, da der kraniale Endabschnitt der sie anfänglich aufnehmenden *V. tentorii*, wie gesagt (siehe oben S. 599), dem erwähnten Plexus einverleibt wird.

Die *V. cerebri interna* (Fig. 4 *v. c. i.*) entsteht aus den tieferen Venen des Plexus medianus prosencephali. Ihre Anlage erscheint bei den Embryonen von über 34 mm Scheitel-Steißlänge als ein dem Zwischenhirn lateral von der *V. mediana prosencephali* anliegendes Geflecht, dessen Venen im Plexus chorioideus ventriculi lateralis ihren Anfang nehmen und vor der Epiphysis in einen kurzen Stamm, *V. cerebri interna*, zusammenfließen. Sie mündet in den Anfang des Sinus rectus. Aus der Verschmelzung der Endteile beider (der rechten und der linken) *Venae cerebri internae* unmittelbar vor ihren Einmündungen entsteht die unpaare *V. cerebri interna communis*, deren erste Anlage schon bei dem Embryo von 49 mm Scheitel-Steißlänge sichtbar ist. Die Hauptvenen des Plexus chorioideus ventriculi lateralis münden sogar bei dem ältesten der von mir untersuchten Embryonen (von 49 mm Scheitel-Steißlänge) in das kraniale Ende der *V. mediana prosencephali*.

Die Vene, welche man die *V. diencephali inferior* (*v. d. i.*) nennen könnte, habe ich schon bei dem jüngsten der von mir untersuchten Embryonen von 15·5 mm Scheitel-Steißlänge gefunden. Sie entsteht an der lateralen Fläche des Zwischenhirns in der Nähe der Gehirnbasis aus drei Wurzelästen. Der Stamm der Vene verläuft in der Querebene, bogenförmig gekrümmt, in der Nähe des Polus occipitalis der Hemisphärenblase und mündet bei jüngeren Embryonen in den Sinus transversus. Die nach rückwärts und ventralwärts wachsende Hemisphärenblase dreht den bogenförmigen Stamm der Vene um, so daß er die Hemisphäre von unten her umgreift. Darauf wird die *V. diencephali inferior* unter dem Einfluß desselben Faktors nach rückwärts gedrängt und teilweise ausgestreckt, wobei ihre Mündung von dem Sinus transversus nach vorne in die *V. tentorii* übergeführt wird (Fig. 4 *v. d. i.*). Das Wurzelende des Stammes wird dabei gegen die Hirnbasis verscho-

ben. Es ist sehr wahrscheinlich, daß die *V. diencephali inferior* der definitiven *V. basalis* (Rosenthal) entspricht.

Die von mir als *V. diencephali lateralis* (*v. d. l.*) bezeichnete Vene fand ich erst bei dem Embryo von 194 mm Scheitel-Steißlänge (Fig. 2). Sie entsteht an der lateralen Wand des Zwischenhirns und bildet einen in die Länge gezogenen, die das Gehirn umhüllende Mesenchymschicht bogenförmig durchdringenden Stamm. Sie mündet in eine der dicksten Venen des Plexus lateralis anterior, welche sich als direkte Verlängerung des Stammes zur Anlage des Sinus transversus hinzieht. Der bogenförmige Stamm der *V. diencephali lateralis* wird im Laufe der Entwicklung unter dem Einfluß der wachsenden Hemisphärenblase ausgestreckt und zugleich im ganzen nach rückwärts verschoben. Ihre definitive Bedeutung läßt sich auf Grund der untersuchten Entwicklungsstadien nicht bestimmen.

Die *V. mesencephali lateralis* (*v. m. l.*) sammelt ihre Zuflüsse aus dem Mittelhirn und aus dem Isthmus rhombencephali. Der Venenstamm verläuft bogenförmig gekrümmt und transversal zum Plexus lateralis anterior. Die starke Vene dieses Geflechtes, welche die *V. mesencephali lateralis* aufnimmt, verlängert sich direkt bis zur Anlage des Sinus transversus. Die Ausstreckung und Verschiebung der *V. mesencephali lateralis*, welche unter dem Einfluß der nach rückwärts wachsenden Hemisphärenblase zustande kommt, tritt sogar bei dem Embryo von 46.5 mm Scheitel-Steißlänge nicht so deutlich zum Vorschein wie bei der *V. diencephali lateralis*, weil die erstere von dem Polus occipitalis der Hemisphärenblase in größerer Entfernung als die letztere Vene gelegen ist. Ob die *V. mesencephali lateralis* die Anlage einer der *Venae cerebelli superiores* darstellt, wie man vermuten könnte, muß zur Zeit unentschieden bleiben.

An dem Hinterhirn nehmen ihren Ursprung nur kleine Venen, am zahlreichsten im Gebiet des späteren Kleinhirns. Sie münden in den Plexus lateralis anterior in der Nähe seines hinteren Randes. In späteren Entwicklungsstadien sind diese Venen spärlicher. Außer diesen verzweigen sich an dem Hinterhirn noch folgende Venen:

Mit dem Namen *V. basalis metencephali* kann man eine Vene belegen, die ich erst beim Embryo von 17 mm Nacken-Steißlänge gefunden habe. Sie verläuft von der Gegend des Isthmus rhombencephali an der basalen Fläche des Hinterhirns lateral von

der Art. basilaris und mündet, dem Trigeminalganglion mit ihrem Endabschnitte medial anliegend, in die V. capitis medialis ein. Bald trennt sich die V. basalis metencephali von dem letztgenannten Gefäße los und ihre Verästelungen treten wahrscheinlich mit den lateralen Venen des Hinterhirns, vor allem mit der V. metencephali 1 und mit der V. metencephali 2 in Verbindung (siehe unten). In bezug auf ihren Verlauf entspricht die besprochene Vene dem von Hofmann (l. c.) bei den Wirbeltieren als V. basalis medullae oblongatae bezeichneten Gefäße.

Lateral von der Art. basilaris nehmen jederseits ihren Ursprung zwei Venen, welche an der basalen Fläche des Hinterhirns quer verlaufen:

Die V. metencephali 1. zieht zwischen den Wurzeln des Trigemini und Acustico-facialis zum Sinus petrosus superior hin. Sie entsteht aus den Gehirnzweigen des letzteren. Der Verlauf und die Mündung der Vene erinnern an die V. floccularis.

Die V. metencephali 2. entwickelt sich am frühesten unter den vorher erwähnten, größeren Venen des Hinterhirns. Sie verläuft kranial vom Trigemini zum Sinus transversus.

An dem Nachhirn sind zahlreiche kleine Venen vorhanden, die ihren Ursprung an der lateralen und zum Teil an der dorsalen Fläche dieses Hirnteiles nehmen und teils zwischen den Wurzeln der aufeinander folgenden Nerven, teils zwischen den Fila radicularia desselben Nerven zum Plexus lateralis posterior verlaufen.

---

Die Entwicklung der intrakraniellen Venen, insbesondere der Hirnvenen, steht mit der Entwicklung und mit dem Wachstum des Gehirns im innigsten Zusammenhange. Hervorzuheben ist die Tatsache, daß diejenigen Venen, welche den nach rückwärts wachsenden Hemisphärenblasen im Wege gelegen sind, schon in früheren Entwicklungsstadien sehr in die Länge gezogene Stämme haben, da sie stark gewölbte Bogen bilden. Wir sehen dies an der Anlage des horizontalen Abschnittes vom Sinus transversus, dessen Bogen in der Sagittalebene liegt, wie auch an den Hirnvenen (V. diencephali inferior, V. diencephali lateralis und V. mesencephali lateralis), welche vom Gehirn in transversaler Richtung bogenförmig gegen ihre Mündungen hinziehen. Vermöge ihrer langen Stämme können sich die angeführten Venen den während der Ent-

wicklung vor sich gehenden Veränderungen der Gestalt und der relativen Größe der Hemisphärenblasen leichter anpassen. Denn die zur unbehinderten Entwicklung des Gehirns notwendige Verlängerung der Vene kommt anfänglich zustande nicht nur durch das Wachstum der Vene, sondern auch durch das mit der Größezunahme der Hemisphäre vor sich gehende Geradestrecken ihres Bogens. Dabei ändert sich die ursprüngliche Lage der Gefäße auf die Weise, daß die Hirnvenen einen mehr oder minder sagittalen Verlauf annehmen und die ausgestreckte Anlage des Sinus transversus (seines horizontalen Abschnittes) medialwärts umbiegt, um endlich in die horizontale Lage überzugehen.

Die Schnelligkeit des Wachstums der großen venösen Stämme scheint in gewissen Entwicklungsstadien geringer zu sein als die der Hemisphärenblasen. Außer den oben dargestellten Veränderungen im Verlauf der Gefäße sprechen dafür auch andere Tatsachen. Bei jüngeren Embryonen (von 19·4 mm Scheitel-Steißlänge) hat die größte Hemisphärenvene, die *V. telencephali lateralis* stark geschlängelten Verlauf. In späteren Entwicklungsstadien wird die Vene und ihre Verästelungen gerade gestreckt, was man so auffassen kann, daß das Wachstum der Hemisphäre schneller vor sich ging als dasjenige der Venen. Aus demselben Grunde kann die Vene, welche an Stelle der ursprünglichen bogenförmigen einen geradegestreckten Verlauf angenommen hat, im Laufe der Entwicklung nach rückwärts verdrängt werden. Eine solche Verschiebung habe ich an der *V. diencephali lateralis* und an der *V. mesencephali lateralis* bemerkt.

Das Längewachstum der Hirnvenen kann auch derart vor sich gehen, daß dasjenige Geflecht, welches als Fortsetzung der in Verlängerung begriffenen Vene auf dem Wege ihres Wachstums liegt, durch ein einfaches, stärkeres Gefäß ersetzt wird. So sehen wir, daß mit der allmählichen Verlängerung der *V. mediana prosencephali* der kaudal von ihr gelegene Teil des gleichnamigen Plexus, mit welchem die Vene in Verbindung steht, der Rückbildung anheimfällt.

Wenn die Vene bereits in früheren Entwicklungsstadien keine für das weitere, unbehinderte Wachsen des Gehirns vorrätige Länge besitzt und auch keinem Venengeflechte auf ihrem Wege begegnet, welches an der Verlängerung ihres Stammes teilnehmen könnte, dann verkümmert sie allmählich oder wird stark reduziert, und

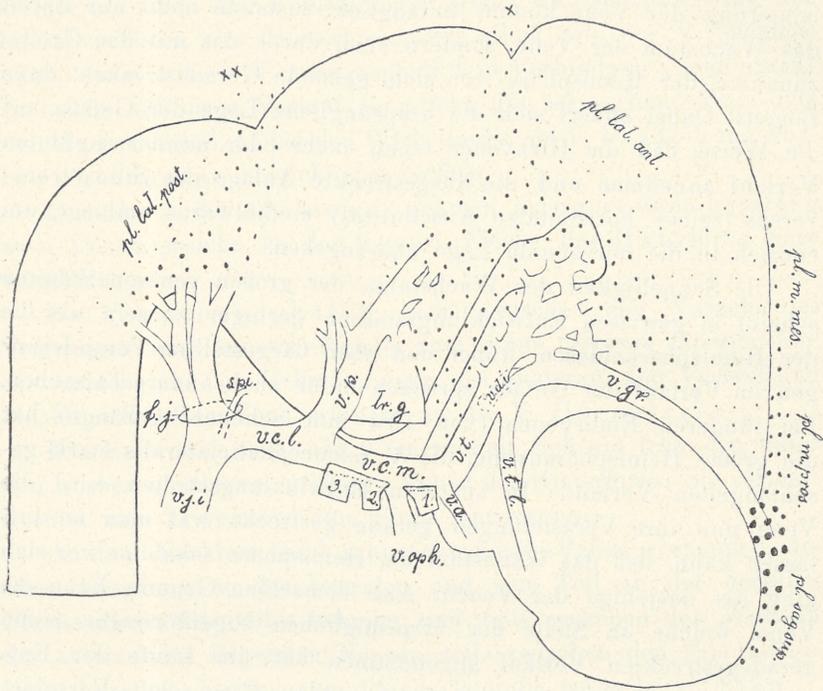


Fig. 1.

Fig. 1. Schema der Kopfvenen des menschlichen Embryos von 15.5 mm Scheitel-Steißlänge. Das Blut aus der Gegend des Nachhirns und teilweise auch des Hinterhirns, welches sich im Plexus lateralis posterior (*pl. lat. post.*) sammelt, verläßt die Schädelhöhle durch das Foramen jugulare (*f. j.*) und fließt der *V. jugularis interna* (*v. j. i.*) zu; das Blut aus dem Bereiche der vorderen Hirnteile, welches sich im Plexus lateralis anterior (*pl. lat. ant.*) sammelt, verläßt die Schädelhöhle zwischen dem dritten Trigeminusast (3) und dem Facialis (Incisura prootica) und wird von der *V. capitis lateralis* (*v. c. l.*) aufgenommen.

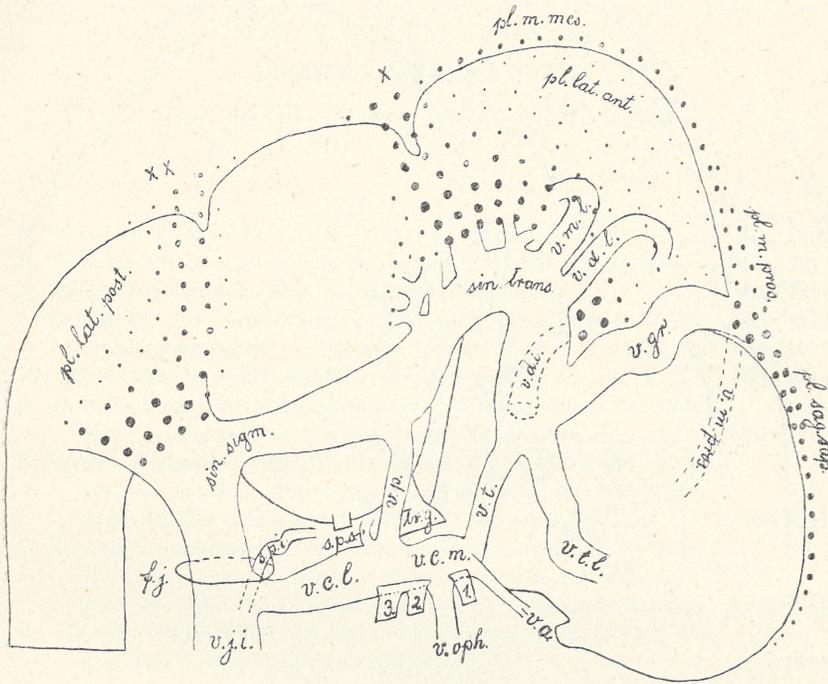


Fig. 2.

Fig. 2. Schema der Kopfvenen des menschlichen Embryos von 19.4 mm Scheitel-Steißlänge. Der Plexus lateralis anterior (*pl. lat. ant.*) und Plexus lateralis posterior (*pl. lat. post.*) sind durch eine Anastomose, welche mit dem terminalen Teile des letzteren die Anlage des Sinus sigmoideus (*sin. sigm.*) bildet, untereinander verbunden. Als kraniale Verlängerung des Sinus sigmoideus hat sich im Plexus lateralis anterior die Anlage des horizontalen Abschnittes vom Sinus transversus (*sin. trans.*) differenziert. Das Blut aus den vorderen Hirnteilen wird daher teils durch den Sinus sigmoideus der V. jugularis interna (*v. j. i.*), teils durch die beiden den Sinus transversus mit der V. capitis medialis (*v. c. m.*) verbindenden Venen, und zwar durch die V. tentorii (*v. t.*) und die V. prootica (*v. p.*), der V. capitis lateralis (*v. c. l.*) zugeführt.

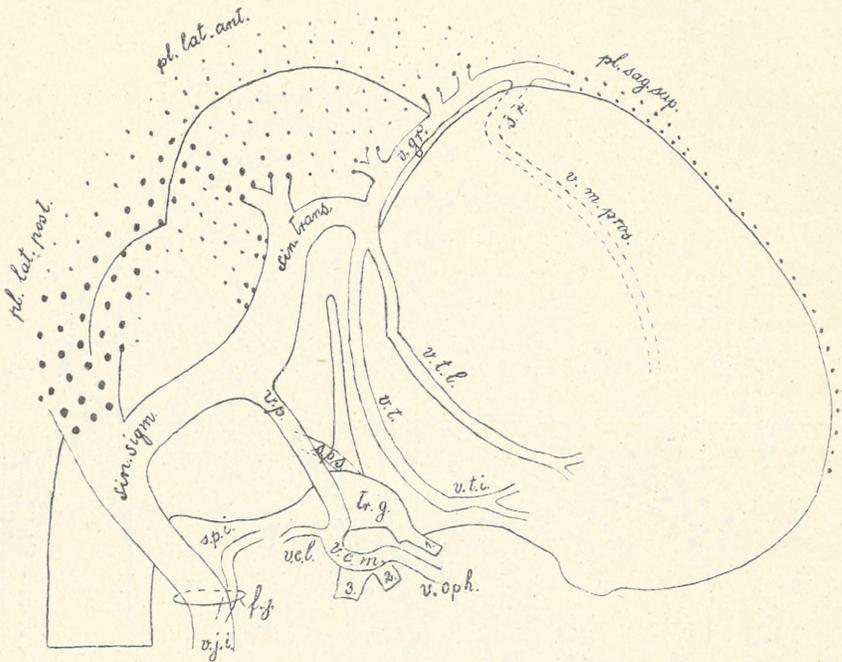


Fig. 3.

Fig. 3. Schema der Kopfvenen des menschlichen Embryos von 33·4 mm Scheitel-Steißlänge. Die *V. capitis lateralis* (*v. c. l.*) hat sich von der *V. jugularis interna* (*v. j. i.*) losgetrennt und ist in Rückbildung begriffen. Der venöse Blutstrom des Schädelinnern ist bereits im ganzen dem Foramen jugulare zugekehrt. Die *V. tentorii* (*v. t.*) hat sich von der *V. capitis medialis* (*v. c. m.*) losgelöst und ist in Verbindung mit den medialen Verzweigungen der *V. telencephali lateralis* (*v. t. l.*) getreten; aus den letzteren ist die *V. telencephali inferior* (*v. t. i.*) entstanden. Die ursprüngliche Hauptvene der Augenhöhle ist zurückgebildet worden und die *V. ophthalmica* (*v. oph.*) tritt jetzt als die kraniale Verlängerung der *V. capitis medialis* (*v. c. m.*) auf, deren kaudale Fortsetzung die *V. prootica* (*v. p.*) bildet. Die Anlage des Sinus transversus hat sich teilweise ausgestreckt. Der Plexus lateralis anterior (*pl. lat. ant.*) und Plexus lateralis posterior (*pl. lat. post.*) haben sich einander genähert. Der kaudale Teil der *V. mediana prosencephali* (*v. m. pros.*), welcher die Anlage des Sinus rectus (*s. r.*) darstellt, weist eine bogenförmige Krümmung auf. Die Mündung des Sinus petrosus superior (*s. p. s.*) ist auf die *V. prootica* übergegangen und nähert sich dem Sinus transversus.

BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE  
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

- |   |            |
|---|------------|
| <b>K. Kostanecki.</b> Experimentelle Studien an den Eiern von <i>Mactra</i> . . . . .   | Mars 1911  |
| <b>H. Zapałowicz.</b> Revue critique de la flore de Galicie, XIX partie . . . . .   | Mars 1911  |
| <b>J. Talko-Hryncewicz.</b> Eine Europäerin mit Wellhaar . . . . .  | Mars 1911  |
| <b>J. Barański.</b> Die Entwicklung der hinteren Lymphherzen bei der Unke ( <i>Bombinator</i> ) . . . . .   | Mars 1911  |
| <b>W. Majewski.</b> Über die Tonsillen der Feliden . . . . .  | Mars 1811  |
| <b>A. Dziurzyński.</b> Untersuchungen über die Regeneration der Blut- und Lymphgefäße im Schwanze von Froschlarven . . . . .  | Mars 1911  |
| <b>E. Lubicz Niezabitowski.</b> Die Haut- und Knochenüberreste des in Starunia in einer Erdwachsgrube gefundenen Mammut-Kadavers ( <i>Elephas primigenius</i> ). (Vorläufige Mitteilung) . . . . .                            | Avril 1911 |
| <b>E. Lubicz Niezabitowski.</b> Die Überreste des in Starunia in einer Erdwachsgrube mit Haut und Weichteilen gefundenen <i>Rhinoceros antiquitatis</i> Blum. ( <i>tichorhinus</i> Fisch.). (Vorläufige Mitteilung) . . . . . | Avril 1911 |
| <b>W. Grzywo-Dąbrowski.</b> Experimentelle Untersuchungen über die zentralen Riechbahnen des Kaninchens . . . . .   | Avril 1911 |
| <b>H. Zapałowicz.</b> Revue critique de la flore de Galicie, XX partie . . . . .  | Mai 1911   |
| <b>J. Wołoszyńska.</b> Über die Variabilität des Phytoplanktons der polnischen Teiche. I. . . . .   | Mai 1911   |
| <b>F. Lilienfeld.</b> Beiträge zur Kenntnis der Art <i>Haplomitrium Hookeri</i> Nees. . . . .   | Mai 1911   |
| <b>K. v. d. Malsburg.</b> Über neue Formen des kleinen diluvialen Urindes: <i>Bos (urus) minutus</i> , n. spec. . . . .   | Mai 1911   |
| <b>F. Malinowski.</b> Sur la biologie et l'écologie des lichens épilithiques . . . . .  | Mai 1911   |
| <b>A. Krasucki.</b> Untersuchungen über Anatomie und Histologie der Heteropoden . . . . .   | Mai 1911   |
| <b>VI. Kulczyński.</b> <i>Symbola ad fannam Aranearum Javae et Sumatrae cognoscendam. II. Sicariidae, Dysderidae, Drassodidae, Zodariidae</i> . . . . .   | Juin 1911  |
| <b>H. Zapałowicz.</b> Revue critique de la flore de Galicie, XXI partie . . . . .   | Juin 1911  |
| <b>A. Beck.</b> Über den Verlauf der Aktionsströme in dem Zentralnervensysteme . . . . .  | Juin 1911  |
| <b>M. Siedlecki.</b> Veränderungen der Kernplasmarelation während des Wachstums intrazellulärer Parasiten . . . . .   | Juin 1911  |

## TABLE DES MATIÈRES.

Juillet 1911.

	Page
M. SIEDLECKI. Veränderungen der Kernplasmarelation während des Wachstums intrazellulärer Parasiten (Schluß) . . . . .	513
J. WOŁOSZYŃSKA. Beitrag zur Kenntnis der Planktonalgen . . . . .	529
M. EIGER. Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie . . . . .	531
J. NOWAK. Untersuchungen über die Cephalopoden der oberen Kreide in Polen. II. Teil: Die Skaphiten . . . . .	547
J. MARKOWSKI. Über die Entwicklung der Sinus durae matris und der Hirnvenen bei menschlichen Embryonen von 15·5—49 mm Scheitel-Steißlänge . . . . .	590

---

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (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) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série A... 8 K; Série B... 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «*Spółka Wydawnicza Polska*»  
Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

---

Prix 6 K.

---

---