ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN
VON

K. v. FRISCH · O. KOEHLER
MÜNCHEN KÖNIGSBERG I. PR.

W. RUHLAND · H. STUBBE
LEIPZIG BERLIN-DAHLEM

REDIGIERT VON

W. RUHLAND
LEIPZIG

ACHTZEHNTER BAND

MIT 113 ABBILDUNGEN

BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1941

ISBN-13:978-3-642-89195-3 e-ISBN-13:978-3-642-91051-7
DOI: 10.1007/978-3-642-91051-7

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1941 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

SOFTCOVER REPRINT OF THE HARDCOVER 1ST EDITION 1941

Inhaltsverzeichnis.

Seite

Geitler, Professor Dr. Lothar, Wien.
Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. (Mit 23 Abbildungen) 1

Danneel, Dr. Rolf, derzeit Berlin-Dahlem.
Phänogenetik der Kaninchenfärbung. (Mit 22 Abbildungen) 55

von Skramlik, Professor Dr. Emil, Jena.
Über den Kreislauf bei den Weichtieren. (Mit 59 Abbildungen) 88

Moewus, Dr. Franz, Heidelberg.
Zur Sexualität der niederen Organismen. I. Flagellaten und Algen. (Mit 9 Abbildungen) 287

Namenverzeichnis 357

Sachverzeichnis 362

Inhalt der Bände I—XVIII 369

Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben.

Von **Lothar Geitler**, Wien.

Mit 23 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 1
I. Statistische Untersuchungen (rhythmisches Kernwachstum) . . . 2
II. Strukturanalyse 5
1. Dipteren 5
2. Heteropteren 10
3. Vergleich der Endomitose der Dipteren und Heteropteren . . 17
4. Andere Tiere 18
5. Pflanzen 18
6. Die endomitotische Mechanik 30
7. Verschiedene Literaturangaben (Krebszellen) 32
III. Allgemeiner Teil 34
1. Die Bedeutung der Polyploidie 34
2. Die Bedeutung der Kernsaftbildung 35
3. Die Bedeutung der Chromosomengröße 38
4. Zusammenfassung der Abschnitte 1—3 41
5. Phylogenie 42
6. Gewebedifferenzierung 43
7. Beziehungen zwischen Kern- und Zellwachstum 46
8. Ausblicke, physiologische Bedeutung; Amitose 47
9. Beschluß 50
Literaturverzeichnis 50

Einleitung.

Das Wachstum des Zellkerns schien bis vor verhältnismäßig kurzer Zeit keiner näheren Analyse fähig. Man begnügte sich im allgemeinen mit der Unterscheidung von zwei Vorgängen: dem Wachstum im eigentlichen Sinn, d. h. Vergrößerung unter Zunahme der organischen Substanz, und einer Vergrößerung, die im wesentlichen auf Wasseraufnahme beruht. Ein tieferer Einblick konnte dadurch allerdings nicht gewonnen werden. Vor allem mußte ein wirkliches Verständnis des Kernwachstums unerreichbar bleiben, solange das Verhalten der Chromosomen im Ruhekern nicht verfolgt werden konnte; dabei war auch das Dogma von der Konstanz der Chromosomenzahl in den Somazellen hinderlich.

Nunmehr ist es möglich, die beim Kernwachstum in Betracht kommenden Teilvorgänge soweit zu erkennen, daß ein geschlossenes Bild entworfen werden kann. Dieses zeigt die grundsätzlich vorhandenen

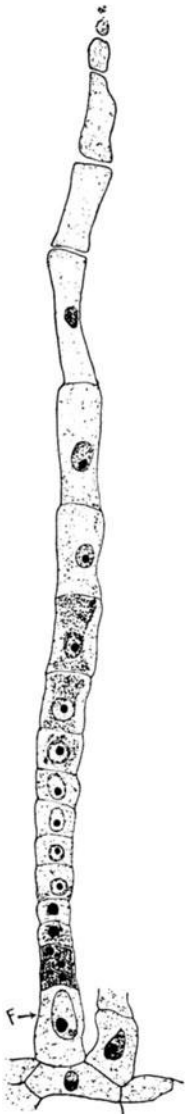


Abb. 1. Paraphyse aus einer Haargrube von *Fucus platycarpus*. F Fußzelle, darüber das Meristem aus kurzscheibenförmigen Zellen, daran anschließend die Wachstumszone, am Ende absterbende Zellen. (Nach HÖPPNER.)

Möglichkeiten auf, ohne daß allerdings in jedem Einzelfall bestimmte Aussagen gemacht werden können, welche der Möglichkeiten tatsächlich verwirklicht ist. Auch bleiben noch wichtige Probleme offen, die kaum über eine klare Fragestellung hinausgekommen sind. Doch sind die bereits erarbeiteten Ergebnisse im wesentlichen gesichert und so neuartig, daß eine zusammenfassende Darstellung berechtigt und wünschenswert erscheint.

Wenn im folgenden im allgemeinen das Kernwachstum losgelöst vom Zellwachstum behandelt wird, so geschieht dies deshalb, weil über die Beziehungen von Kern- und Zellwachstum noch wenige nach neuen Gesichtspunkten vorgenommene Untersuchungen vorhanden sind (vgl. Abschnitt III 7). Es ist aber klar, daß die über das Kernwachstum gewonnenen Einsichten auch die Problematik der Kernplasmarelation in einem neuen Licht erscheinen lassen.

I. Statistische Untersuchungen (rhythmisches Kernwachstum).

Eine wichtige Grundlage für das Verständnis des Kernwachstums ist die exakte Feststellung der Volumina verschieden alter Kerne. Solche vergleichend-statistische Untersuchungen wurden von JACOBJ (1925, zuletzt zusammenfassend 1935) in ihrer Bedeutung erkannt und von ihm, CLARA, G. HERTWIG und anderen hauptsächlich an Geweben von Säugetieren durchgeführt. Dabei zeigte sich die unerwartete Tatsache, daß die Volumenwerte verschieden großer Kerne sich nicht in einer eingipfeligen Wahrscheinlichkeitskurve mit einem Maximum der mittleren Kerngrößen anordnen, sondern daß sie eine vielgipfelige Kurve ergeben, wobei die Gipfel an den Stellen der geometrischen Verdoppelungsreihe 1 : 2 : 4 : 8 ... liegen. Es herrschen also Kerne vor, deren Volumen im Vergleich zur niedrigsten „Kernklasse" verdoppelt, vervierfacht usw. ist. Hieraus konnte geschlossen werden, daß das Wachstum rhythmisch unter Wechsel von längeren Ruhe- und kürzeren Wachstumperioden erfolgt und jeweils in einer Verdoppelung besteht. JACOBJ stellte dazu die Hypothese auf, daß das Verdoppelungswachstum durch „innere Teilung" belebter Elementarteilchen, der Protomeren HEIDENHAINs, zustandekommt.

Obwohl nicht alle von JACOBJ verwendeten Kurven statistisch gesichert und überzeugend sind, so ist die Gesetzmäßigkeit des Vergrößerungsrhythmus doch im großen ganzen bewiesen. Ihre allgemeine Bedeutung ergibt sich daraus, daß sie auch bei Blütenpflanzen (MONSCHAU, LINDSCHAU) und bei der Braunalge *Fucus* (HÖPPNER) festgestellt werden konnte. Während bei *Fucus* (Abb. 1) und Blütenpflanzen die maximalen Volumsunterschiede 1 : 8 betragen, besteht z. B. beim Menschen das Verhältnis 1 : 256. Dabei ist für bestimmte Gewebe im allgemeinen eine bestimmte Kernklasse bezeichnend oder es sind einige wenig verschiedene Klassen vorhanden. In Tabelle 1 sind die Befunde für den Menschen übersichtlich zusammengestellt. Die häufigste Kerngröße ist hier mit 1 angesetzt, kleinere Volumina stellen sich demnach als Brüche, größere als Vielfache dar. Wie ersichtlich ist die ganze Reihe $^1/_8$, $^1/_4$, $^1/_2$—32 verwirklicht.

Tabelle 1. Relative Kernvolumina in verschiedenen Geweben des Menschen, vereinfacht nach JACOBJ (1935). Die Klammern bedeuten, daß die betreffenden Werte nur durch wenige Kerne belegt sind.

Kleine Erythroblasten (Normoblasten), Neugeborenes	$^1/_8$
Mikrolymphocyten (Thymus)	$^1/_4$
Mikrolymphocyten (Magen)	$^1/_4$
Mikrolymphocyten (Lymphknoten-Lunula)	$^1/_4$
Epithelzellen des Thymus (Randsäume)	$^1/_2$
Epithelkörperchen	$^1/_2$
Kleine Körnerzellen (Cerebellum)	$^1/_2$
Stäbchenzellen der Retina	$^1/_2$
Ganglion retinae (Bipolaren)	$^1/_2$
Pankreas	1
Pankreas (Embryo 20 cm)	1, 2
Nebenniere (Zona glomerulosa)	1
Parotis	1 (2)
Tränendrüse	1
Belegzellen des Magens	1, (2, 4)
Hypophyse	1, 2, (4)
Nebenniere (Zonula fasciculata)	1, (2)
Nebenniere (Zonula reticularis)	1, (2)
Submaxillaris (Embryo)	1
Nierenhauptstück (Embryo)	1
Schilddrüse	1, 2, (4)
Mucoides Oberflächenepithel des Magens	1
Epidermis (Stratum spinosum)	1
Leber	1, 2, 4
Leber, Neugeborenes	1, (2)
Submaxillaris	1, (4)
Nierenhauptstück	1, (2)
Mantelzellen des Spinalganglions	1, (2, 4, 16)
Ganglion nervi optici (Retinae)	2, (4)
Talgzellen	2
Spinalganglienzellen	8, 16, 32

Während in diesem Fall und — von bestimmten Geweben abgesehen — in anderen Fällen der Vergrößerungsfaktor 2 beträgt, haben

WERMEL und SCHERSCHULSKAJA sowie BOGOJAWLENSKY bei Insekten die Reihe 1 : 1,5 : 2,25 ... gefunden; dies bedeutet, daß das Volumen jeweils *um die Hälfte* zunimmt. WERMEL und PORTUGALOW maßen fortlaufend lebende Kerne in Gewebekulturen, wobei sich zwar im ganzen Verdoppelungswachstum zeigte, aber sog. Unterklassen auftraten, d. h. das doppelte Volumen erst über die *Zwischenstufe* von ungefähr $1^1/_2$ erreicht wurde. Ähnliche Verhältnisse fanden auch FREERKSEN und EHRICH.

Die Abweichungen von der gewöhnlichen Verdoppelungsreihe beweisen, daß das rhythmische Kernwachstum nicht seine Ursache in einer einfachen Verdoppelung hypothetischer Protomeren haben kann. Die Erklärung JACOBJs (1935) für das aus der Verdoppelungsreihe herausfallende Volumen der Kerne apokriner Drüsen durch die Tatsache, daß diese Zellen bei der Sekretion Plasma und Kernsubstanzen ausstoßen, ist nicht allgemein anwendbar. G. HERTWIG (1939b) nimmt daher an, daß in bestimmten Fällen ein physiologischer Faktor wirksam wird, der ein Verdoppelungswachstum der Kern*oberfläche* hervorruft, also bei jeder Kernklasse einen zusätzlichen Zuwachs von $1 \cdot \sqrt{2}$, $2 \cdot \sqrt{2}$ usw. bewirkt; auf diese Weise würde die Reihe 1 : 1,414 : 2 : 2,828 usw. entstehen, was ungefähr den Unterklassen entspricht.

Einen weiteren Ausbau der JACOBJschen Auffassungen hat HERTWIG (1934, 1939a) dadurch vorgenommen, daß er das Verdoppelungswachstum in die Chromosomen verlegte, also annahm, daß *diese* im Ruhekern ihre Masse verdoppeln, vervierfachen usw., und damit dimer, tetramer, allgemein polymer oder mehrwertig würden. HERTWIG nimmt weiter an, daß mehrwertige Chromosomen sich wieder in einfachere aufteilen können, also etwa vierwertige sich in zweiwertige, diese wieder sich in einwertige zerlegen. Solche Vorgänge sollen sich in schnell aufeinanderfolgenden Mitosen ohne Wachstum zwischen den Teilungen abspielen, wie z. B. im Fall mancher Eifurchungen. Hier ist eine Abnahme der Größe der Chromosomen im Lauf der Teilungen ohne weiteres ersichtlich; eine Bestimmung des Chromosomenvolumens wurde allerdings noch nicht vorgenommen, doch zeigen die Interphasekerne z. B. beim Mäuseei (G. HERTWIG 1939a) tatsächlich eine Abnahme des Volumens von 1 auf $^1/_2$, $^1/_4$ usw. (auf die Auffassung, daß dies nur eine Folge der in solchen Fällen erfolgenden Plasmahalbierung ist und für die Mehrwertigkeit der Chromosomen nichts beweist, wird noch später zurückzukommen sein).

Das gesamte Problem des rhythmischen Kernwachstums und die Deutung seiner Ursachen wurde von dieser Seite her ausschließlich durch Messungen der Kernvolumina angegriffen; eine Strukturanalyse wurde nicht versucht. Dies hat zum Teil zu sehr extremen Auffassungen geführt, so zu der Meinung, daß bei der Spermatogenese der Säuger mehr als zwei Reifungsteilungen ablaufen können. Allein auf Grund der Volumsverhältnisse der Spermatocyten- und Spermatidenkerne, der Kernplatte und Zellen sollen nach HERTWIG bei der Katze drei, nach SPÜHLER beim Mausmaki *(Microcebus murinus)* sogar vier Reifungsteilungen ablaufen.

Falls tatsächlich mehr als zwei Teilungen vorhanden sind, kann es sich zweifellos nicht um Reifungsteilungen im cytologischen Sinn, d. h. um die Meiose, sondern nur um postmeiotische haploide Mitosen handeln[1]. Tatsächlich haben WERMEL und SCHERSCHULSKAJA beim Seidenspinner nachgewiesen, daß nur zwei Teilungen vorhanden sind, obwohl das Volumenverhältnis von Spermatocyten- und Spermatidenkerne 16 : 1 beträgt, was vier Teilungen entspräche. HERTWIG stellt daher die Hilfshypothese auf, daß der Spermatocytenkern zwar zunächst höherwertig wäre, aber vor Eintritt in die erste Reifungsteilung so viel Chromatin abgibt, daß niedrigwertige Chromosomen auftreten.

In derartigen Überlegungen ist stillschweigend der Kernphasenwechsel in den Begriff der Mehrwertigkeit eingebaut bzw. der Übergang vom diploiden zum haploiden Zustand des *Kerns* mit dem hypothetischen Übergang mehrwertiger in niedriger wertige Chromosomen vermengt. Hier wie auch in anderen Fällen hat die Strukturanalyse einzusetzen, um eine reinliche Begriffsbildung zu ermöglichen.

So wertvoll die von JACOBJ geförderte quantitative cytologische Forschung ist, so bleibt ihre Verwendung für letzte Entscheidungen doch begrenzt. Dies um so mehr, als die Voraussetzungen für die allgemeinen Deduktionen gar nicht immer gegeben sind, da rhythmisches Kernwachstum und Halbierung, Viertelung usw. der Kerne oder Chromosomen vielfach nicht vorhanden ist. So wird bei der Spermatogenese der Characeen — die nicht mit einer Meiose verbunden ist — das Kern- und Chromosomenvolumen in ganz anderer Weise verkleinert (GEITLER 1940a). Noch auffallender aber ist das Verhalten der Diatomeen, bei welchen im Lauf von tausenden vegetativer Teilungen das Kern- und Chromosomenvolumen allmählich etwa auf die Hälfte bis ein Drittel herabgesetzt wird. Sofern man hier nicht eine komplizierte Maskierung der tatsächlichen Verhältnisse annehmen will, folgt daraus, daß das rhythmische Kernwachstum in der von JACOBJ und HERTWIG vertretenen Fassung keine allgemein gesetzmäßige Erscheinung sein kann. Wie die Verhältnisse wirklich liegen, kann nur durch Untersuchungen geklärt werden, die über die messende Beobachtung hinausgehen.

II. Strukturanalyse.

1. Dipteren.

In den Zellen der Speicheldrüse und einiger anderer Gewebe der Dipterenlarven nehmen die Kerne außerordentlich stark an Volumen zu.

[1] G. HERTWIG (1934) spricht bei der Katze von *einer* Reduktionssteilung und zwei Äquationsteilungen (!). Daß bei Pilzen drei Reifungsteilungen vorkommen, wie HERTWIG (1939b) als Parallele anführt, ist längst widerlegt. — Möglicherweise erklären sich die allein auf Volummessungen beruhenden Angaben von drei Reifeteilungen einfach aus dem Vorkommen von tetraploiden Spermatocyten; solche wurden wiederholt — neben normalen diploiden — beobachtet, unter anderem auch beim Menschen (G. H. ANDRES, Die Riesenzellen in der Spermatogenese des Menschen. Z. Zellforsch. **18** (1933)].

Bei *Drosophila melanogaster* wachsen die Kerne wenigstens auf das 265fache ihrer Ausgangsgröße heran (G. HERTWIG 1934[1]). Wie die Messungen verschieden großer Kerne zeigen, ist dies das Endglied der Reihe 1 : 2 : 4 . . ., woraus HERTWIG schließt, daß ein klarer Fall rhythmischen Kernwachstums vorliegt und daß seine Ursache im Mehrwertigwerden der den Kern aufbauenden Chromosomen zu suchen ist.

Eben die Riesenkerne der Dipteren gestatten nun eine Strukturanalyse. Seitdem HEITZ und BAUER im Jahre 1933 und unabhängig von

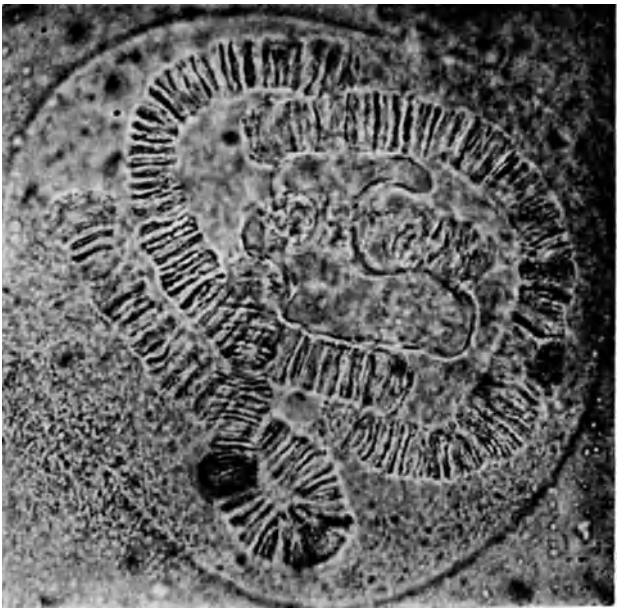


Abb. 2. Riesenkern aus der Speicheldrüse von *Chironomus Thummi*, im Leben photographiert. Man sieht die „Riesenchromosomen" mit ihren aus Chromomeren bestehenden Querbinden; rechts oberhalb der Mitte der Nukleolus. Etwa 635fach. (Nach BAUER 1935.)

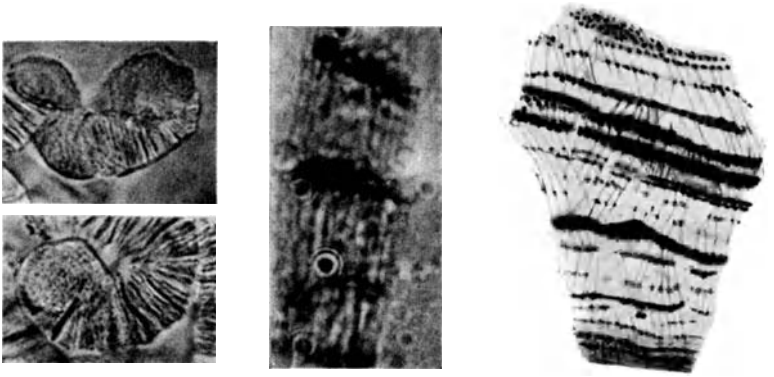
ihnen PAINTER (1933) sowie KING und BEAMS ihren wahren Aufbau erkannt hatten, sind sie zu den wichtigsten und besonders genetisch bedeutsamsten Untersuchungsobjekten geworden (zusammenfassende Darstellung bei GEITLER 1938a). Diese Kerne, die normalerweise teilungsunfähig sind, enthalten die Chromosomen als maximal gestreckte Chromonemen. Die chromosomale Längsdifferenzierung, d. i. die Gliederung in Chromomeren und Zwischenfäden und in Eu- und Heterochromatin ist dabei mit größter Klarheit erkennbar.

Bei flüchtiger Betrachtung scheinen im Kern riesenhaft vergrößerte Chromosomen zu liegen; ihre Zahl ist infolge der den Dipteren eigentüm-

[1] 1939 (b) gibt HERTWIG ohne weiteren Beleg als maximales Volumsverhältnis für Nährzell- und Speicheldrüsenkerne den Wert 1 : 1024 an.

lichen somatischen Paarung die haploide (Abb. 2). Die nähere Untersuchung zeigt (KOLTZOFF, BRIDGES, besonders BAUER 1935, 1936), daß jedes „Riesenchromosom", bzw. genauer seine beiden Partner, aus einem Bündel zahlreicher eng aneinanderliegender Einzelfäden zusammengesetzt ist (Abb. 3). Die Einzelfäden sind nach Art der Chromosomen der meiotischen Prophase gebaut, d. h. stellen unspiralisierte, matrixlose Chromonemen dar. Die Riesenchromosomen sind also in Wirklichkeit Bündel von Chromosomen.

Die Entstehung der Bündel erfolgt nach der Annahme BAUERs, BUCKs, FROLOWAs, HEITZ', KOLLERs u. a. in der Weise, daß die in den



a und b c d

Abb. 3a—d. *Chironomus Thummi*. a, b optische Querschnitte durch „Riesenchromosomen", im Leben photographiert: man sieht die zahlreichen Chromomeren, die gleichmäßig über den Querschnitt verteilt sind. c ein Stück eines „Riesenchromosoms", in Seitenansicht: zwischen den chromatischen Querscheiben sind die Chromonemen sichtbar (Essigkarmin-Chromformol-Feulgen, Photo: die Zerstreuungskreise rühren von Staubteilchen im Okular her). d Längsschnitt durch einen Teil eines „Riesenchromosoms" mit den aus Chromomeren aufgebauten Querscheiben und den Chromonemen (Zeichnung). a, b etwa 635fach, c etwa 1500fach, d etwa 2200fach. (Nach BAUER 1935.)

kleinen Ausgangskernen enthaltenen Chromosomen bzw. Chromonemen wiederholte Teilungen erfahren und daß die Abkömmlinge beisammen liegen bleiben. Diese Entwicklung haben PAINTER und GRIFFEN an den Speicheldrüsenkernen von *Simulium* im groben verfolgt; an den heranwachsenden Nährzellkernen der Ovarien von *Drosophila melanogaster*, die eine weniger dichte Bündelung aufweisen, konnten die einzelnen Teilungsphasen beobachtet werden (PAINTER und REINDORP). Es zeigte sich dabei in Bestätigung der Befunde an den Riesenkernen der Wanzen (vgl. den nächsten Abschnitt), daß sich die Chromosomen unter Erhaltenbleiben der Kernmembran teilen, wobei mitoseartige Bilder auftreten, ohne daß aber eine Spindel und die entsprechenden Anordnungen der Chromosomen gebildet werden (Abb. 4).

Das Kernwachstum besteht hier also darin, daß die *Kerne durch wiederholte Chomosomenspaltungen im intakten Kern (Endomitose) polyploid werden*. Nach PAINTERs und REINDORPs Angaben scheinen die größten Kerne 512-ploid zu sein, d. h. seit dem diploiden Ausgangszustand

8 „innere Teilungen" durchgemacht zu haben. Dieser Vorgang hat gewisse Ähnlichkeiten mit der von G. HERTWIG postulierten Polymerisierung der

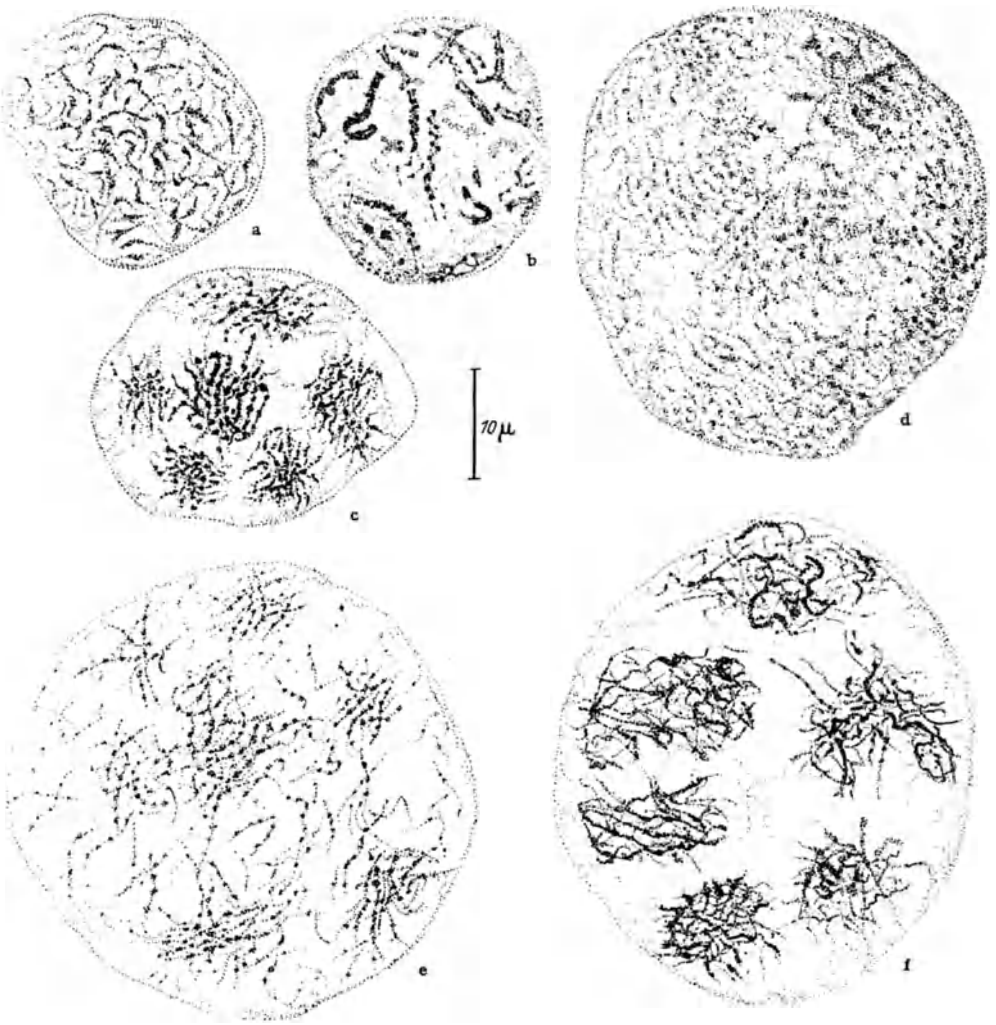


Abb. 4a—f. *Drosophila melanogaster*, polyploide Kerne der Nährzellen des Ovariums während des Wachstums. Es sind zwei endomitotische Zyklen (a—c und d—f) dargestellt: die endomitotisch entstandenen Chromosomenabkömmlinge liegen zu vielen in Gruppen (c, e, f), in jeder Gruppe sind mehr Chromosomen als gezeichnet vorhanden. (Nach PAINTER und REINDORP.)

Chromosomen; die Ähnlichkeit ist aber insofern äußerlicher Natur, als tatsächlich nicht vielwertige Chromosomen in diploider Zahl, sondern einwertige in polyploider Zahl entstehen. Allerdings bleiben die als Chromonemen ausgebildeten Chromosomen bei den Dipteren — aber nur bei diesen — beisammen liegen. Dennoch muß die Unterscheidung zwischen

Polyploidie, d. i. Vervielfachung der Chromosomenzahl, und der vorläufig noch ganz hypothetischen Vervielfachung der Bauelemente *eines* Chromosoms aufrecht erhalten bleiben, da andernfalls eine Verwirrung wesentlicher Begriffe einträte.

Daß das Kernwachstum der Dipteren auf Polyploidisierung beruht, konnte noch auf zwei anderen Wegen gezeigt werden. Die Kerne der Hinterdarmzellen der ausgewachsenen Larven von *Culex* besitzen das 8- bis 16fache Volumen der gleichen Kerne in den jüngsten Larvenstadien. Die herangewachsenen Kerne gehen nun zu Beginn der Verpuppung Mitosen ein, in welchen statt $2n = 6$ Chromosomen 48 oder 96 Chromosomen auftreten, die zu entsprechend großen Bündeln vereinigt sind. Die Kerne sind also während des Larvenwachstums polyploid, und zwar 16- und 32-ploid geworden (BERGER[1]).

Einen weiteren Beweis für die Polyploidisierung ergeben die großen Nährzellkerne in den Ovarien der Musciden, die Anläufe zu einer Mitose durchmachen, wobei die „Riesenchromosomen" in eine große Zahl von Chromosomen zerfallen, die das mitotische Aussehen besitzen. Dabei ist es sehr bemerkenswert, daß die Zahl der auftretenden Chromosomen *höher* ist als die Zahl der Einzelchromonemen, die in den „Riesenchromosomen" unmittelbar *sichtbar* sind. Es liegt daher die Annahme nahe, daß die als Chromonemen entwickelten Chromosomen der Bündel ihrerseits zusammengesetzt sind, d. h. daß in Wirklichkeit die Chromosomenzahl noch höher ist, als sie erscheint (BAUER 1938)[2].

Zusammenfassend ergibt sich, daß die Kernvergrößerung bei den Dipteren auf innerer Polyploidisierung beruht. Daß es sich nicht bloß um Sonderfälle in bestimmten Geweben handelt, folgt aus dem Umstand, daß sämtliche Kerne grundsätzlich gleich gebaut sind und sich im wesentlichen nur quantitativ unterscheiden (GEITLER 1934, 1938c, BOGULAWJENSKY, FROLOWA). Allerdings sind die Kerne der Dipteren infolge der somatischen Paarung und geringen Chromosomengröße insofern für die Untersuchung ungünstig, als sich die Polyploidiestufe nicht exakt feststellen läßt. METZ ist sogar der Meinung, daß der Aufbau der Bündel aus Einzelchromosomen nur vorgetäuscht ist; diese Auffassung wird mit Recht von niemandem geteilt, da sie zweifellos bloß auf den methodischen Schwierigkeiten beruht, die gerade bei METZ' Objekt *(Sciara)* bestehen.

[1] Im Lauf der Mitosen tritt eine *Herabregulierung* der polyploiden Zahl auf die diploide (oder tetraploide) ein, in dem sich die Bündel wiederholt halbieren. Der Vorgang hängt mit der indirekten Entwicklung aufs engste zusammen: während des larvalen Wachstums erfolgt bei gleichbleibender Zellenzahl Wachstum der Kerne unter Polyploidisierung, wonach dann während der Verpuppung die gewissermaßen aufgestapelten Teilungen auf einmal ablaufen und die Bildung einer entsprechenden Zahl von Zellen nach sich ziehen.

[2] Möglicherweise besitzen die Chromonemen eine Spirale von submikroskopischer Dicke, die in den Riesenchromosomen maximal gestreckt ist, so daß sie unsichtbar wird (vgl. GEITLER 1940b).

2. Heteropteren.

Die Kerne der Wanzen sind bei einer eingehenden Analyse des Kernwachstums den Dipterenkernen vor allem dadurch überlegen, daß die Chromosomen im Ruhekern im wesentlichen in mitotischer Ausbildung, d. h. spiralisiert und stark chromatisch, erhalten bleiben und als solche ohne weiteres erkennbar sind, während die kleinsten Dipterenkerne, die diploid oder niedrig diploid sind, dem sog. retikulären Kerntypus angehören, d. h. entspiralisierte Chromonemen enthalten, die zudem so klein sind, daß sich genaue Einblicke nicht gewinnen lassen; bei den höher polyploiden Dipterenkernen werden die Verhältnisse meist noch dadurch kompliziert, daß die endomitotisch entstandenen Abkömmlinge wie Homologe „gepaart" bleiben. Dazu kommt noch, daß die letzten *sichtbaren Einheiten* wahrscheinlich nicht die letzten tatsächlichen Einheiten darstellen (BAUER, vgl. S. 9).

Für die Wanzen konnte zunächst an dem Wasserläufer *Gerris lateralis* (GEITLER 1937), dann auch an zahlreichen anderen Arten verschiedener Familien (GEITLER 1938c, 1939, 1940a) festgestellt werden, daß sich die Chromosomen im Ruhekern[1] auszählen lassen, wobei sich sehr verschiedene, aber immer diploide, tetraploide, oktoploide usw. Zahlen ergeben. Besonders günstig liegen die Verhältnisse bei *Gerris lateralis*. Der diploide Satz des Männchens besteht aus 20 Autosomen und einem X-Chromosom. Das X-Chromosom ist bedeutend größer als das größte Autosom und fällt besonders dadurch auf, daß es nicht nur in der Meiose, sondern auch in allen somatischen Kernen heterochromatisch ist. Die kleinsten Kerne enthalten 20 Autosomen und ein X-Chromosom, größere Kerne 40A + 2X, noch größere 80A + 4 X, 160A + 8 X usw., die Kerne sind also diploid, tetraploid usw. (Abb. 5, 6). Im Weibchen finden sich die entsprechenden Zahlen 20A + 2 X, 40A + 4 X usw. Für bestimmte Gewebe sind bestimmte Polyploidiestufen bezeichnend; so sind die Kerne der Hodensepten der Imago 16-ploid (Abb. 6), die der MALPIGHIschen Gefäße in verschiedenen Abschnitten 32- und 64-ploid. Die Auszählung sämtlicher Chromosomen ist in hoch polyploiden Kernen exakt natürlich nicht mehr möglich; es genügt dann aber, die Zahl der X-Chromosomen, deren jedes (im Männchen) einem diploiden Chromosomensatz entspricht, festzustellen. Die höchsten Polyploidiegrade werden in bestimmten Teilen der Speicheldrüse erreicht, deren Kerne reich verästelt sind (Abb. 7); hier ist allerdings auch die exakte Zählung der X-Chromosomen erschwert, doch läßt sich in manchen Kernen annähernd die Zahl 512 feststellen, was bedeutet daß diese Kerne (im Männchen) 1024-ploid sind; in anderen Kernen ist die Zahl der X-Chromosomen noch wesentlich höher, die Kerne müssen also 2048-ploid sein.

[1] Der Ausdruck „Ruhekern" bedeutet einfach, daß sich der Kern nicht in Mitose befindet. Aus praktischen Gründen muß er selbst im Hinblick darauf aufrecht erhalten werden, daß im „Ruhekern" Endomitosen ablaufen können; denn vielfach sind diese, wie bei vielen Pflanzen, nicht unmittelbar erkennbar.

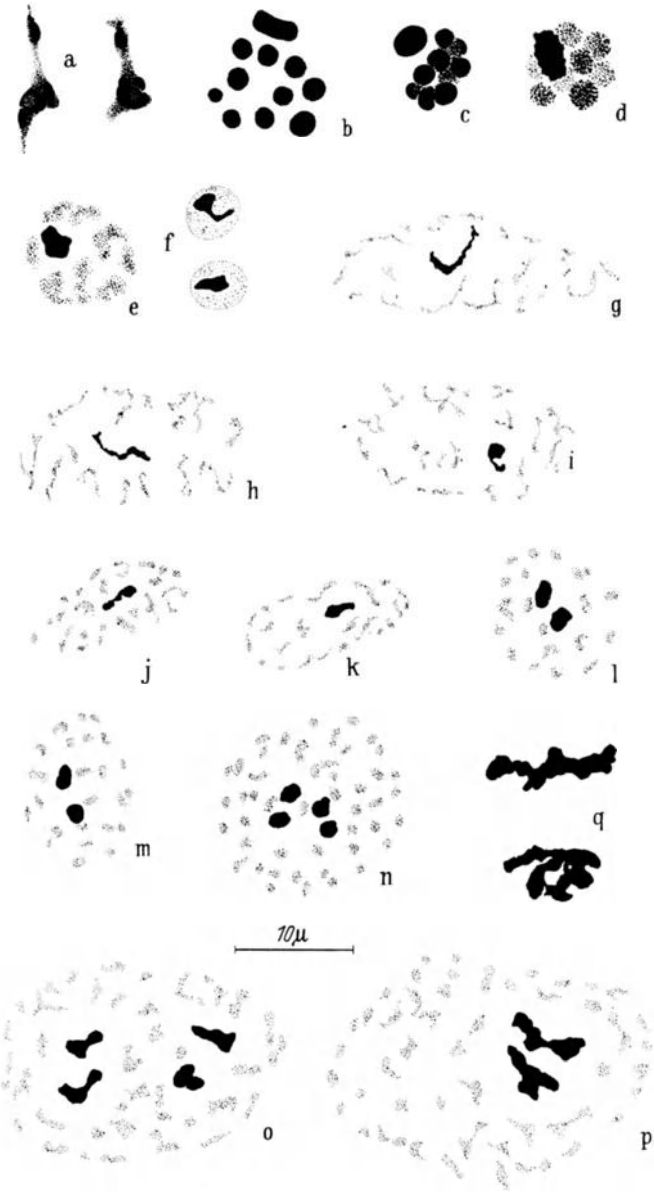


Abb. 5a—q. *Gerris lateralis.* Übersicht über die Chromosomen- und Kernmorphologie; Männchen. a X-Chromosomen während der Auflockerung im Pachytän. b I. Metaphase, oben das X-Chromosom. c—e Spermatidenkerne in früher bis später Telophase mit dem X-Chromosom, f zwei junge Spermakerne mit X-Chromosom. g—q Ruhekerne aus verschiedenen Geweben (Autosomen gepunktet, X-Chromosomen schwarz; nur ein Teil der Autosomen dargestellt!): g—i diploide Muskelkerne; j, k diploide Kerne des Tracheenepithels; l, m aus dem Mitteldarm, tetraploid, n ebenso oktoploid; o—q Auskleidung des Samenleiters, oktoploide Kern mi 4 X-Chromosomen (o) oder zwei aus 2 X-Chromosomen aufgebauten Sammelchromozentren (p) oder je einem aus 4 X-Chromosomen bestehenden Sammelchromozentrum (in q sind solche Sammelchromozentren aus zwei Kernen dargestellt). — Alkohol-Eisessig, heißes Essigkarmin; die Chromosomen in a—f zum Teil gequollen. (Nach GEITLER 1937 und 1938c.)

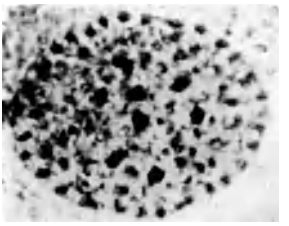


Abb. 6. *Gerris lateralis*. 16-ploider Hodenseptenkern: 8 X-Chromosomen (in der Mitte), im übrigen Kernraum die Autosomen. Flemming - Benda, Photo, etwa 1330fach. (Nach GEITLER 1940a.)

Andere Wanzen verhalten sich grundsätzlich gleich. Das habituelle Aussehen der Kerne ist aber oft — z. B. bei Pentatomiden — dadurch verändert, daß bei Vorhandensein des XY-Typus nur das Y-Chromosom somatisch heterochromatisch ist, und daß die Y-Chromosomen in polyploiden Kernen ein *Sammelchromozentrum* bilden (GEITLER 1939b). Die X-Chromosomen von *Gerris* zeigen nur manchmal unvollkommene Sammelchromozentrenbildung (Abb. 5).

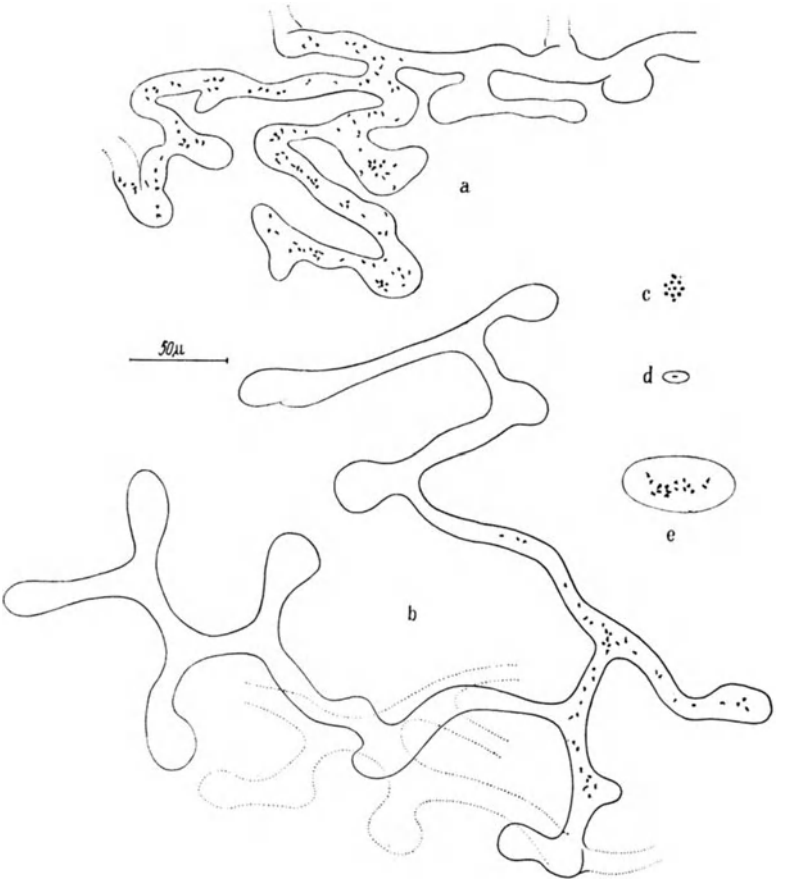


Abb. 7 a—e. *Gerris lateralis*, Männchen. a, b Teile der verästelten Kerne aus der Speicheldrüse: in a links und b rechts sind die X-Chromosomen eingezeichnet (in b ist ein außerhalb der Bildebene gelegener Kernabschnitt gepunktet dargestellt), c I. Metaphase, d diploider Tracheenepithelkern, e 32-ploider Kern aus einem MALPIGHIschen Gefäß zum Größenvergleich. (Nach GEITLER 1938c.)

Die *Entstehung* der Polyploidie läßt sich durch Untersuchung der Larvenstadien eindeutig verfolgen. Viele Kerne, z. B. der MALPIGHIschen

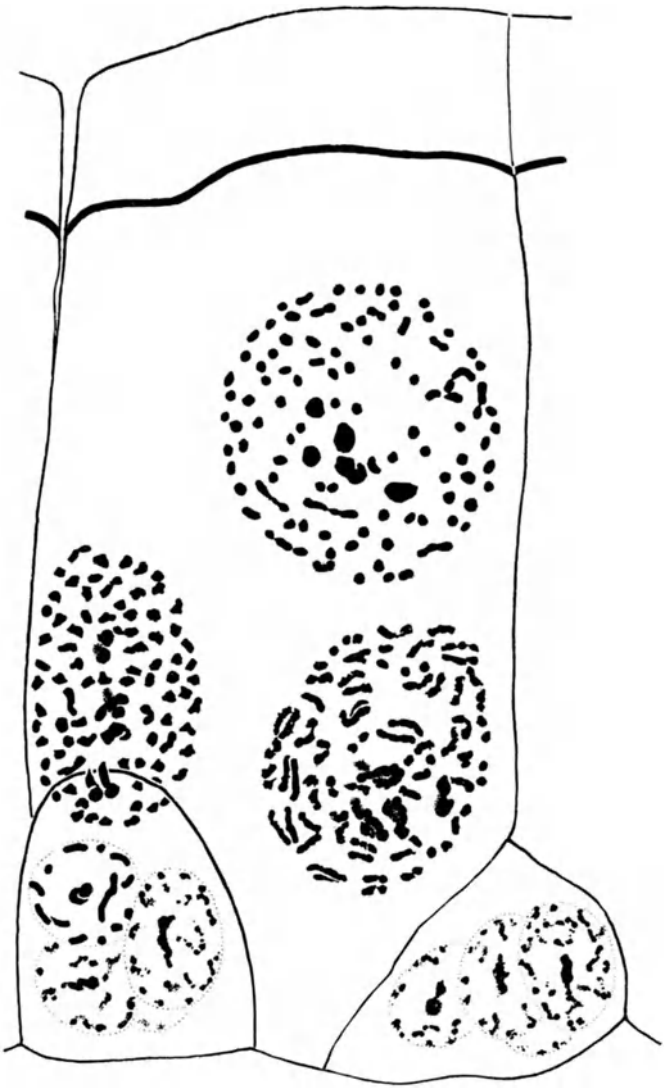


Abb. 8. *Gerris lateralis*, Männchen, V. Larvenstadium. Teil eines Querschnittes durch das Mitteldarmepithel. Zellgrenzen nur teilweise angedeutet, Kernmembran nicht dargestellt. Basal zwei Nester von diploiden Erneuerungszellen (links oben ein Kern in Prophase); rechts unterhalb der Mitte letzte Endotelophase: 4 gespaltene X-Chromosomen und 160, größtenteils noch einander genäherte und noch nicht rekonstruierte Autosomen; links ein oktoploider Kern, oben ein 16-ploider Kern (2 freie X-Chromosomen, die 6 anderen sind zu je zweien miteinander vereinigt). Vergr. wie Abb. 9, nach GEITLER 1939a.

Gefäße (Abb. 9) sind im I. Larvenstadium diploid und werden während des Durchlaufens des II. bis V. Stadiums in der Imago 64-ploid. Andere,

wie die der Speicheldrüse, sind bereits im I. Stadium verhältnismäßig hoch polyploid, wieder bei anderen, so im Fall der Hodenseptenkerne, setzt die Entwicklung erst im letzten oder vorletzten Larvenstadium ein. Eine Sonderstellung nehmen die Mitteldarmepithelzellen ein, indem hier nach jedem Verdauungsakt aus Nestern diploider Erneuerungszellen oktoploide Arbeitszellen entstehen (Abb. 8)[1].

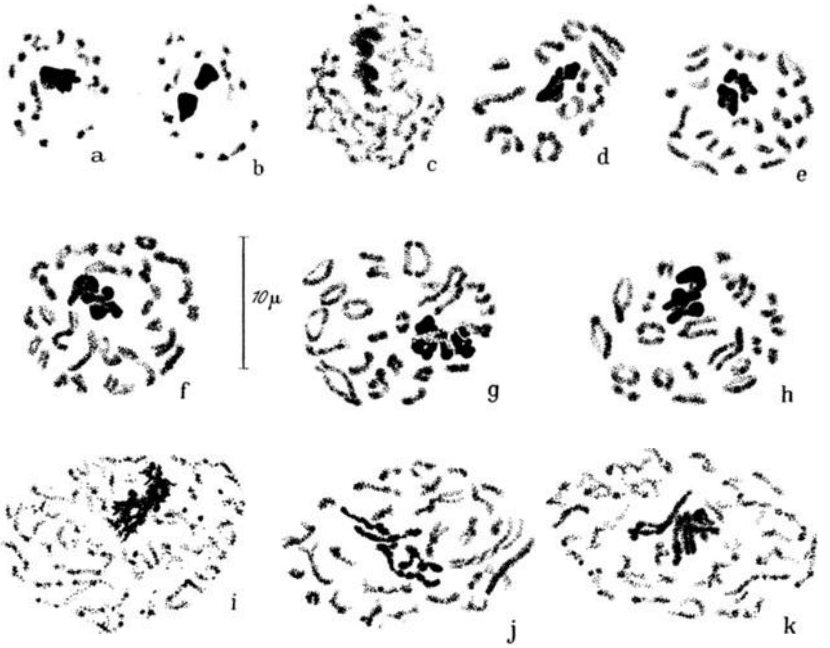


Abb. 9a—k. *Gerris lateralis*, Weibchen. Entwicklung der Kerne in den MALPIGHIschen Gefäßen. a, b I. Larvenstadium, diploide Kerne (in a sind die beiden X-Chromosomen vereinigt). c—k II. Stadium: c Endoprophase, d Endotelophase diploider Kerne; e tetraploider Interphasekern; f—h Endotelophasen in tetraploiden Kernen; i Endopro-, j Endoana-, k Interphase in tetraploiden Kernen mit lockerer Struktur, die Spaltung der X-Chromosomen ist daher besonders deutlich. Es sind nicht alle Autosomen dargestellt, die Kernmembran ist weggelassen. (Nach GEITLER 1939a.)

Der Teilungsvorgang selbst, die *Endomitose,* besitzt, soweit es sich um den Chromosomenformwechsel handelt, große Ähnlichkeit mit der Mitose. Die Chromosomen bilden zunächst ein „Spirem" (Endoprophase), verkürzen sich dann, wobei der Längsspalt sichtbar wird (Endometaphase), die Chromatiden treten allmählich auseinander (Endoanaphase) und nehmen schließlich wieder Ruhestruktur an (Endotelophase) (Abb. 8 bis 11). Der wesentliche Unterschied gegenüber einer Mitose besteht darin, daß keine Spindel gebildet wird, wodurch alle an das Vorhandensein der Spindel bzw. die Tätigkeit der Spindelansatzstellen (Centromeren) gebundenen *gerichteten* Bewegungen wegfallen: die Chromosomen bleiben also regellos im Kern verteilt, statt zu einer Äquatorialplatte

[1] Bestimmte Gewebe bleiben zeitlebens diploid (vgl. Abschnitt III 6).

Abb. 10a—k. *Gerris lateralis*. V. Larvenstadium. Entwicklung der Hodenseptenkerne. a diploider Ausgangskern. b Endotelophase eines diploiden Kerns (in der Mitte das X-Chromosom). c Endoprophase eines tetraploiden Kerns. d, e tetraploide Kerne in Endotelophase. f, g sehr frühe und frühe Endoprophase oktoploider Kerne. h ebenso, etwas später (von den 4 X-Chromosomen liegen die in der vorhergegangenen Endomitose auseinander entstandenen beisammen). i ebenso, frühe Endometaphase (im Bild oberhalb der Mitte die 4 X-Chromosomen). j, k Endotelophase oktoploider Kerne (etwas gedrückt): beachte die Anordnung der vier (8) X-Chromosomen! — Es sind nicht alle Autosomen dargestellt, die Kernmembran ist weggelassen. (Nach GEITLER 1939a.)

zusammenzutreten; die Chromatiden wandern nicht auf weite Strecken und in bestimmter Weise zentriert auseinander, sondern bleiben nebeneinander liegen. Die geringfügige Auseinanderbewegung in der Endoana-

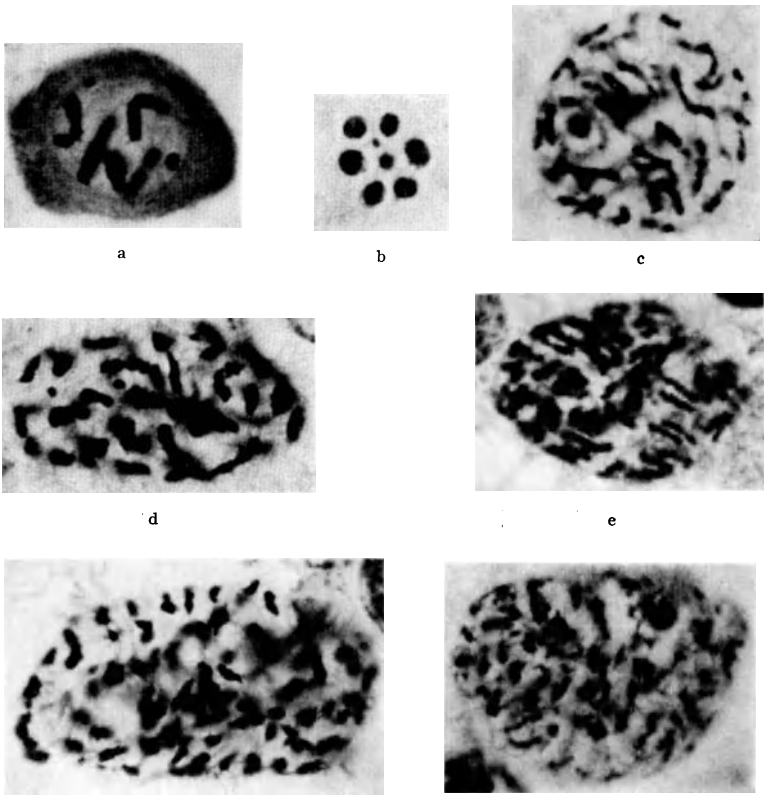


Abb. 11 a—g. *Lygaeus saxatilis*, Männchen. a Späte Diakinese, links oben das kleine Y-Chromosom, rechts unten das größere X-Chromosom, von den sechs Autosomen sind nur 5 sichtbar. b I. Metaphase, in der Mitte X- und Y-Chromosom. c—g Hodenseptenkerne während der Endomitose zwischen 8-ploidem und 16-ploidem Zustand; c Frühe Endometaphase (links der Nukleolus); d frühe Endoanaphase (links sind zwei der vier Y-Chromosomen sichtbar); e frühe Endotelophase; f junger, g alter 16-ploider Ruhekern. — Photo etwa 1330fach. (Nach GEITLER 1940a.)

und Endotelophase ist autonom (ähnliche Bewegungen sind an spindelansatzlosen Fragmenten von Univalenten in der I. meiotischen Teilung mancher Pflanzen zu beobachten)[1].

[1] Das Auseinanderspreizen der Chromatiden meiotischer Univalenter erfolgt ebenfalls autonom, den Zusammenhalt bewirkt nur das Centromer. Würde das Centromer inaktiviert werden, so würden die Chromatiden im ganzen auseinanderfallen. Die Colchicinwirkung (LEVAN 1938), die auf einer Inaktivierung der Spindelmechanik beruht (daher auch Tetraploidie und bei Wiederholung Polyploidie verursacht), kann in diesem Sinn als Modellversuch der Endomitose gelten.

3. Vergleich der Endomitose der Dipteren und Wanzen.

Für die Endomitose der Wanzen ist es nebst den allgemeinen Merkmalen bezeichnend, daß die maximale metaphasische Verkürzung (Spiralisierung) der Chromosomen unterbleibt. Die endometaphasischen Chromosomen sind daher verhältnismäßig schlank und lang, während die metaphasischen gerade der Wanzen sehr stark, bis fast „kugelig" kontrahiert sind. In diesem Sinn erscheint der endomitotische Chromosomenformwechsel etwas *abgekürzt*. Die Erscheinung ist insofern verständlich, als der bei der Einordnung in die Metaphaseplatte eintretende Raummangel im Fall der Endomitose mit ihrer gleichmäßigen Verteilung der Chromosomen im Kerninnern nicht besteht.

Die Endomitose der Dipteren erscheint noch etwas weiter abgekürzt: die Chromosomen bleiben auffallend lang-fadenförmig (Abb. 4). Die Spiralisierung ist hier weiter unterdrückt, und eben damit hängt es wohl zum Teil zusammen, daß bei den Dipteren eine ± enge „Paarung" der Abkömmlinge eines Chromosoms besteht, während bei den Wanzen eine völlige Isolierung erfolgt. Obwohl die Abkömmlinge eines Chromosoms in den polyploiden Wanzenkernen noch lange Zeit einander nahe bleiben, stehen sie doch nicht miteinander in Berührung.

Die postendomitotische Trennung erfolgt allerdings auch bei den Wanzen *regelmäßig* nur an den euchromatischen Chromosomen. Im Fall der heterochromatischen X- und Y-Chromosomen kann die Trennung durch mehrere Teilungszyklen hinausgeschoben werden oder auch überhaupt unterbleiben; auf diese Weise entstehen z. B. die oben erwähnten Sammelchromozentren der Y-Chromosomen (GEITLER 1939b). Da bei *Drosophila melanogaster* die proximalen Chromosomenabschnitte heterochromatisch sind, so ist dies mit ein Grund, weshalb die Dipterenchromosomen nach der Endomitose vereinigt bleiben. Aus den Figuren PAINTERs und REINDORPs der späteren Entwicklungsstadien der Einährkerne, wo keine enge Längspaarung mehr vorhanden ist (Abb. 4), scheint ersichtlich zu sein, daß die Abkömmlinge eines Chromosoms nur an ihren proximalen Abschnitten miteinander vereinigt sind, während die distalen Enden aus den Gruppen heraushängen. Grundsätzlich die gleichen Bilder finden sich in den Prophasen der endomitotisch entstandenen polyploiden Kerne von Blütenpflanzen (Abb. 15).

Der Grundvorgang — Chromosomenspaltung ohne Spindelmechanik und Kernteilung — ist in allen Fällen der gleiche. Die Unterschiede im einzelnen beruhen anscheinend nur auf verschiedener Spiralisierung und verschiedener Ausbildung des Heterochromatins (vgl. das später über *Rhoeo* Gesagte). Im übrigen sind wenigstens die niedrig polyploiden Kerne wieder normal mitotisch teilungsfähig (BERGER, FROLOWA, GEITLER 1937, für Dipteren und Wanzen, OKSALA für Odonaten, GRAFL, GEITLER 1940c für Blütenpflanzen); die Endomitose zerstört also nicht etwa den Kernbau, sondern ist in dieser Hinsicht gleichwertig mit einer Mitose.

4. Andere Tiere.

Bei Odonaten fand OKSALA im Fettkörper und Bindegeweben regelmäßig tetraploide Mitosen (bei den Wanzen sind die Fettkörperzellen tetra- und höherploid); obwohl Endomitosen nicht gesehen wurden, nimmt sie OKSALA doch in Analogie zu den Verhältnissen bei den Wanzen an. Daß endomitotisch entstandene Polyploidie auch in anderen Insektengruppen vorkommt, zeigen klar die großen Kerne von Käfern und Schmetterlingen (Abb. 12). Das Vorhandensein der Endomitosen ergibt sich hier, abgesehen von der Unmöglichkeit, derart hoch polyploide Kerne

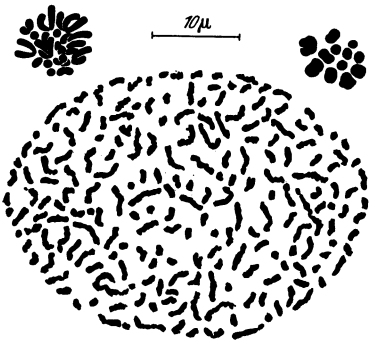


Abb. 12 a.

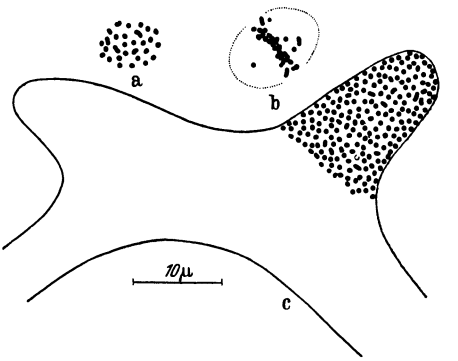


Abb. 12 b.

Abb. 12a. *Cassida viridis*. Wahrscheinlich 64-ploider Kern aus einem MALPIGHIschen Gefäß; oben links Spermatogonienmitose, rechts I. Metaphase zum Größenvergleich. (Nach GEITLER 1940a.)

Abb. 12b, a—c. Schmetterlingsraupe. a Oberflächenbild eines diploiden Ruhekerns aus dem Fettkörper (im ganzen sind 60—70 kleine punktförmige Chromosomen vorhanden). b Tetraploide frühe Metaphase aus dem Fettkörper zum Vergleich der Chromosomengröße. c Teil eines verästelten Kerns aus der Spinndrüse, rechts oben sind die Chromosomen eingezeichnet; der ganze Kern ist mindestens 512-ploid. (Nach GEITLER 1940a.)

durch Verschmelzungen zu erklären, aus der Struktur der Kerne: die Chromosomen liegen wie bei den Wanzen isoliert in hoher Anzahl. Bei *Periplaneta* konnte RIES (1939) die Chromosomen in den Ruhekernen durch Colchicinbehandlung deutlich sichtbar machen und fand, daß sich verschieden große Kerne in der Chromosomenzahl unterscheiden.

Besonders bemerkenswert ist es, daß es RIES gelang, in den Riesenkernen der Megakaryozyten aus der Milz der Maus Mitosen auszulösen, wobei sich hochgradige Polyploidie ergab; damit ist für die Säuger der erste Befund gegeben, der eine tatsächliche morphologische Erklärung des rhythmischen Kernwachstums bringt.

5. Pflanzen.

Wie bei den Tieren so galt es auch bei den Pflanzen als Dogma, daß die Chromosomenzahl in den Körperzellen konstant ist; vereinzelte abweichende Angaben blieben daher unbeachtet. Zufolge der an tierischen Objekten gewonnenen Erfahrungen ist es nunmehr von vornherein wahrscheinlich, daß auch bei den Pflanzen ähnliche Verhältnisse vorliegen.

Schon NÉMEC stellte 1905 fest, daß die vergrößerten Kerne der Gefäßanlagen in Wurzelspitzen, wenn sie experimentell zur Teilung veranlaßt werden, ,,hyperchromatische" Mitosen mit vermehrter Chromosomenzahl durchmachen. Nach unseren heutigen Erfahrungen (vgl. weiter unten) handelte es sich um tetraploide

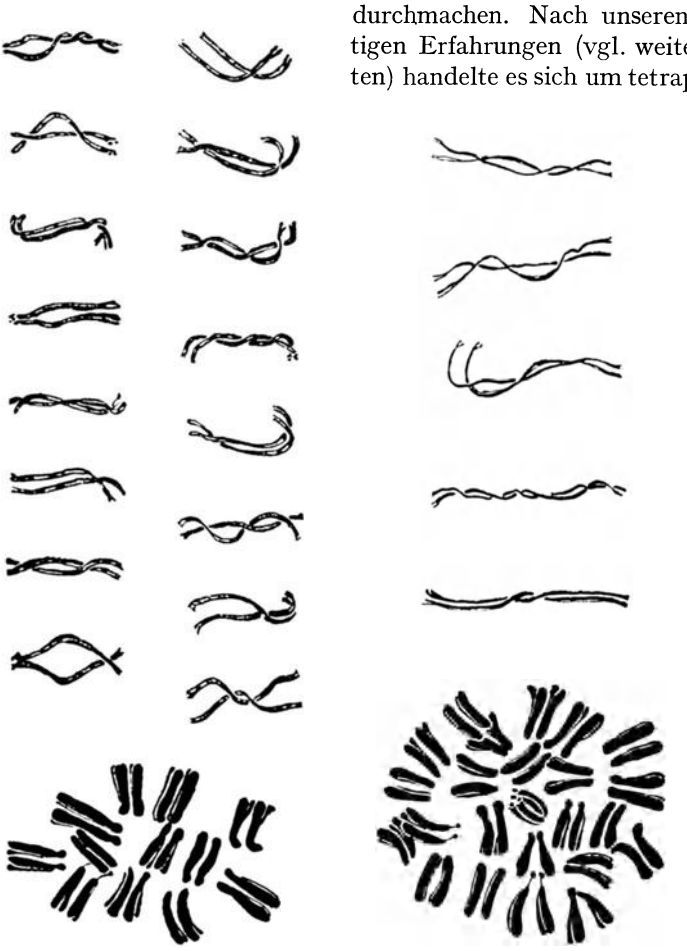


Abb. 13. *Spinacia oleracea*, Wurzelspitze. Oben: Chromosomen früher und mittlerer Prophasen aus Kernen, die eine innere Teilung durchgemacht haben (die Tochterchromosomen — jedes bereits gespalten — bilden ,,Paare"). Unterste Reihe: tetraploide und oktoploide Metaphase mit ,,Paarung" der endomitotisch entstandenen Tochterchromosomen. 2500fach. (Nach GENTSCHEFF und GUSTAFSSON.)

Mitosen. Bemerkenswerterweise hielt NÉMEC eine Entstehung dieser Kerne durch Verschmelzung für ausgeschlossen und postulierte eine ,,innere" Chromosomenvermehrung. Ähnliche, damals noch rein hypothetische Angaben machten ROSENBERG für die großen Kerne des Suspensorhaustoriums von *Capsella* und v. GUTTENBERG für vergrößerte Kerne infizierter Zellen von *Adoxa*. Andererseits fand WINKLER 1916 bei *Solanum*, daß die in älteren Geweben gelegentlich ablaufenden Mitosen

zum Teil tetra- bis oktoploid sind, und schloß daraus wie aus älteren Vermutungen, daß *Polyploidie in Dauergeweben ganz allgemein vorkäme*; über die Entstehung konnte damals nur vermutet werden, daß durch Unterbleiben der Wandbildung nach einer diploiden Mitose Vereinigung der Tochterkerne eintritt und daß sich dieser Vorgang wiederholen kann.

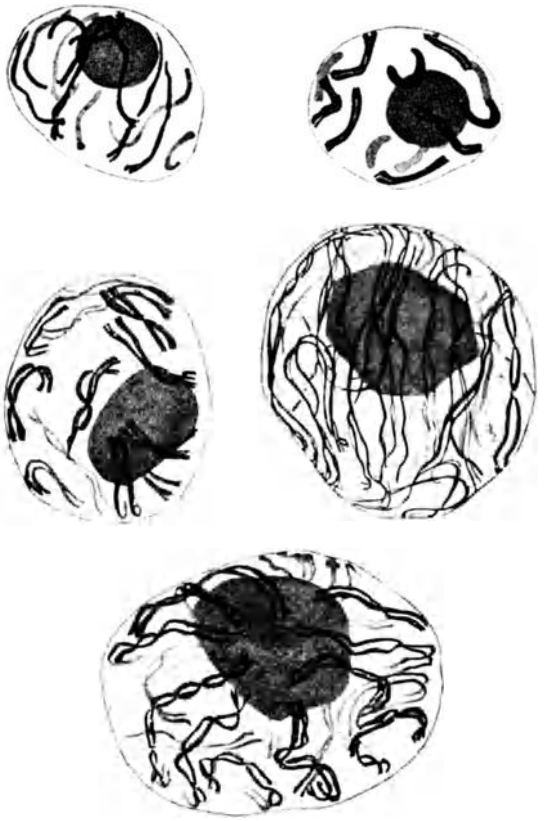


Abb. 14. Prophasekerne aus der Wurzelspitze von *Spinacia oleracea*. Obere Reihe; mittlere und späte Prophase diploider Kerne. Mittlere Reihe: mittlere Prophase eines tetraploiden und frühe Prophase eines oktoploiden Kerns. Unten: mittlere Prophase eines oktoploiden Kerns. Die im letzten endomitotischen Zyklus entstandenen Tochterchromosomen liegen „gepaart". 2500fach. (Nach GENTSCHEFF und GUSTAFSSON.)

In neuerer Zeit ist die Erscheinung der *Polysomatie* eingehend untersucht worden (DE LITARDIÈRE, LANGLET, TUSCHNJAKOWA, WULFF, LORZ, GENTSCHEFF und GUSTAFSSON, ERVIN). Bei Chenopodiaceen und in einigen anderen Fällen (*Cannabis, Cucumis, Acer platanoides?*[1]) treten in den älteren Teilen von Meristemen, und zwar meist im Plerom der Wurzelspitzen, aber auch in anderen Organen, tetra, okto- und 16-ploide Mitosen auf. In manchen dieser polyploiden Mitosen sind „Paare" gleicher Chromosomen vorhanden (Abb. 13); in der Prophase ist die „Paarung" besonders eng (Abb. 14). Schon DE LITARDIÈRE und LANGLET hielten die Entstehung dieser Kerne durch Verschmelzung für ausgeschlossen und nahmen eine „doppelte Spaltung" in der Prophase an; die sog. Paare sind demnach Abkömmlinge je eines Chromosoms. Bei Durchlaufen einer Mitose wird die paarweise Anordnung gestört, so daß im nächsten Mitosezyklus keine „Paarung" vorhanden ist, bzw. bei der nächsten „doppelten prophasischen Spaltung" wieder nur „Paare" und keine höherwertigen Gruppen von Chromosomen auftreten.

[1] Weitere ± unsichere Angaben bei LORZ, S. 267ff.

Nach LORZ sollen sich die angenommenen beiden Teilungen nicht gleichzeitig und nicht in der Prophase abspielen; vielmehr käme die Polyploidie dadurch zustande, daß Chromosomenteilung und Kernteilung nicht synchronisiert sind, so daß ein schnellerer Ablauf der Chromosomenteilung eine Verdoppelung der Chromosomenzahl nach sich zieht. Daß im übrigen schon in der frühesten Prophase Chromosomen„paare" auftreten, konnten besonders GENTSCHEFF und GUSTAFSSON eindeutig zeigen (Abb. 13, 14); daraus ergibt sich, daß die Verdoppelung bereits vor der Teilung, also im „Ruhekern" erfolgt sein muß und nicht erst, wie DE LITARDIÈRE und LANGLET ursprünglich annahmen, während der Prophase eintritt[1,2].

Die Tatsache der Polysomatie in Meristemen zeigt, daß auch bei Pflanzen Chromosomenspaltung und Kernteilung nicht fest gekoppelt sind, sondern daß durch innere Teilung polyploide Kerne gesetzmäßig entstehen können. Der Beweis für die innere Teilung liegt in der paarweisen Anordnung der Tochterchromosomen. Allerdings ist in den genannten Fällen die innere Teilung durch gewöhnliche Mitosen überlagert, so daß höhere Polyploidiestufen nur intermittierend zustande kommen. Dies ist ohne weiteres daran zu erkennen, daß jeweils nur Zweiergruppen von Chromosomen auftreten. Ein Gegensatz zwischen mitotischer und endomitotischer Vermehrung, oder anders ausgedrückt, zwischen Teilungswachstum und Vergrößerungswachstum der Kerne, Zellen und Geweben, wie er bei den Tieren klar ausgesprochen ist, ist nicht vorhanden. Eine Annäherung an diese Verhältnisse ist nur dadurch gegeben, daß sich die Polyploidisierung in den ältesten Teilen der Gewebe, die im Begriff stehen, zu Dauergeweben zu werden, abspielt.

Doch finden sich auch unter den Pflanzen völlig den tierischen Verhältnissen entsprechende Fälle. Bei der Aracee *Sauromatum guttatum* sind die Kerne in den Dauergeweben der Knolle, der Hüllblätter des Blütenstands, der Spatha, des Appendix u. a. stark herangewachsen. Das Dauergewebe der Knolle regeneriert nach Verwundung und auf den natürlichen Reiz hin beim Durchbrechen der Wurzeltasche junger Wurzeln, wobei tetra- bis 16-ploide Mitosen auftreten (GRAFL 1939). Diese Kerne sowie die ganz gleich gebauten anderer Gewebe erweisen sich somit

[1] Dadurch wird auch die Ansicht von WULFF widerlegt, derzufolge die „Paarung" eine mehr zufällige Erscheinung wäre und die Polyploidie durch Kernverschmelzung zustande käme. — In *anderen* Fällen können aber tatsächlich durch unvollkommene Teilung und nachfolgende Verschmelzung der Tochterkerne polyploide Kerne entstehen; es handelt sich dabei um einen *unregelmäßigen, pathologischen* Vorgang, der als *Mixoploidie* zu bezeichnen ist; seine Folge ist die Ausbildung polyploider Inseln im normalen diploiden Gewebe (vgl. zuletzt MIDUNO und die dort angegebene Literatur). Wachsen aus den polyploiden Teilen mixoploider Gewebe neue Organe, z. B. Seitenwurzeln aus, so können diese *zur Gänze* polyploid sein.

[2] *Anm. bei der Korrektur:* Vgl. auch GENTSCHEFF und GUSTAFSSON: The balance system of meiosis in *Hieracium*. Hereditas **26** (1940), wo „doppelte Spaltung" in den Pollenmutterzellen des apomiktischen *Hieracium robustum* nachgewiesen wird.

als verschieden hoch polyploid. Daß die Polyploidie durch innere Teilung und zwar „in einem Zug", d. h. ohne Zwischenschaltung von Mitosen entstanden ist, zeigen die Prophasen: es treten in 16-ploiden Kernen Gruppen von je 8 Chromosomen, in oktoploiden Gruppen von je 4 Chromosomen auf (Abb. 15). Außerdem ergibt die unmittelbare Verfolgung der Entwicklung, die besonders in Blattgebilden leicht durchführbar ist, daß nach Ablauf der letzten diploiden Mitosen im Meristem nur mehr Wachstum der Kerne unter Zunahme der chromatischen Substanz erfolgt.

Die auffallende Gruppenbildung in der Prophase hängt unter anderem damit zusammen, daß die proximalen Chromosomenden heterochromatisch sind. Das Heterochromatin bewirkt den Zusammenhalt der

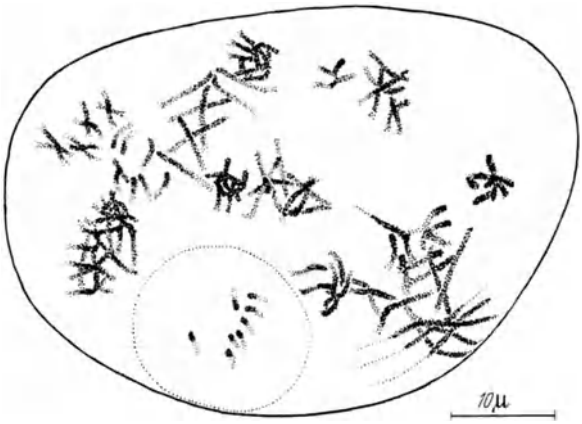


Abb. 15. *Sauromatum guttatum*. 16-ploider Kern aus dem Grundgewebe der Knolle in mittlerer Prophase. Die Abkömmlinge je eines Chromosoms des diploiden Kerns liegen in Achtergruppen, je zwei „gepaart", zum Teil überkreuzt (im Bild links oben!); am Nukleolus die eine der beiden Achtergruppen von SAT-Chromosomen. Es ist nur ein Teil des Kerninhalts dargestellt! (Nach GRAFL aus GEITLER 1940a.)

Abkömmlinge eines Chromosoms im Ruhekern. Die SAT-Chromosomen bestehen aus einer besonders dichten Art von Heterochromatin (GEITLER 1938b).

Die innere Teilung selbst konnte noch nicht beobachtet werden, was damit zusammenhängt, daß sie sich viel unauffälliger als bei den Dipteren (und erst recht bei den Wanzen) abspielt, d. h. die im Ruhekern entspiralisierten Chromonemen sich in diesem Zustand, also ohne die mitotische Kontraktion durchzumachen, teilen (vgl. auch weiter unten).

Dank dem besonders klaren Kernbau von *Sauromatum* läßt sich das Kernwachstum gut verfolgen. In den meristematischen Interphasenkernen sind die Chromosomen als lockere Chromozentren bzw. Sammelchromozentren von mehr oder weniger deutlichem chromonematischen Bau ausgebildet. Dieser Zustand wird in bestimmten Zellen der Dauergewebe, z. B. den Schließzellen der Spaltöffnungen, die diploid bleiben, fast unverändert beibehalten; solche Kerne sind nur etwas kleiner als die aktiven Interphasekerne (Abb. 16a, b, c). In den polyploiden Kernen

sind die Chromozentren vergrößert und zeigen im Heterochromatin große Heterochromomeren, im Euchromatin kleine Euchromomeren; das Heterochromatin des SAT-Chromosoms bleibt dicht und ungegliedert (Abb. 16d).

Wie aus den Prophasen ersichtlich ist, besteht jedes Chromozentrum aus mehreren — im Fall 16-ploider Kerne aus acht — Abkömmlingen eines

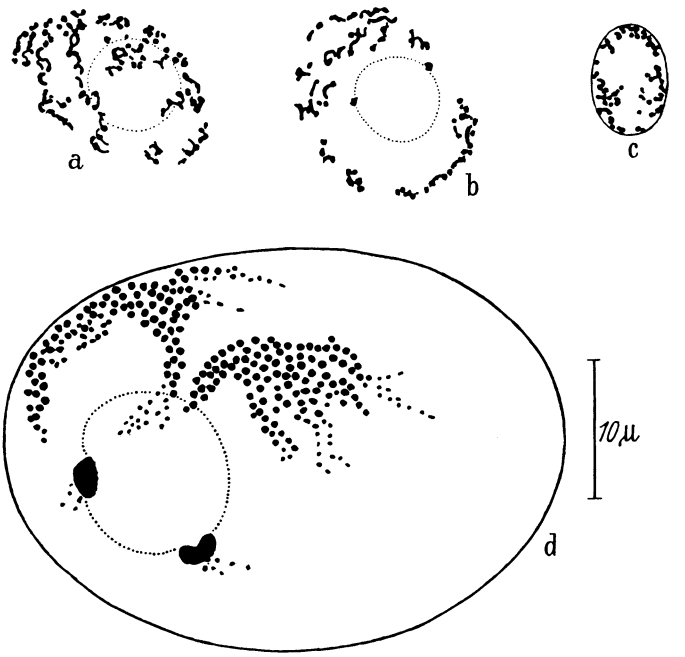


Abb. 16a—d. *Sauromatum guttatum.* a, b Interphasekerne aus der Wurzelspitze in Seiten- und Polansicht; am Nukleolus zwei Trabanten. c diploider Ruhekern aus einer Schließzelle der ausgewachsenen Spatha (Oberflächenbild). d Kern maximaler Größe (16-ploid) aus der oberen Epidermis der ausgewachsenen Spatha: im Kerninneren sind zwei Sammelchromozentren und der Nukleolus mit den beiden Trabantengruppen dargestellt; in den Sammelchromozentren sind die großen Heterochromomeren und die kleinen Euchromomeren sichtbar. (Nach GEITLER 1935.)

Chromosoms, oder, wenn es sich um Sammelchromozentren handelt, aus mehreren Gruppen von Abkömmlingen. Im Lauf der Prophase rücken sie auseinander und sind in der mittleren Prophase bereits deutlich isoliert; in der Metaphase erfolgt *gleichmäßige Einordnung* in die Äquatorialplatte, wobei die auseinander entstandenen Chromosomen zwar noch nebeneinander liegen, aber keine „Paare" oder Gruppen bilden. In den auf die erste Mitose folgenden Mitosen ist daher die Gruppenbildung in der Prophase *aufgehoben.* Dies läßt sich auch im Interphasekern daran erkennen, daß mehrere Nukleolen auftreten, weil die SAT-Chromosomen getrennt wurden. Eine Herabregulierung der Chromosomenzahl wie im Fall von *Culex* erfolgt nicht.

Mit den polyploiden Kernen der Dipteren bestehen gewisse Ähnlichkeiten, aber auch Unterschiede. Auch bei *Sauromatum* sind die Chromosomen vervielfacht und im Ruhekern als langgestreckte, mit Chromomeren besetzte Chromonemen ausgebildet, sie liegen auch, wie sie entstanden sind, beisammen. Es fehlt aber die für die Dipteren so bezeichnende enge „Paarung", was damit zusammenhängen mag, daß bei den Dipteren, nicht aber bei *Sauromatum*, eine submikroskopische Chromonemaspirale ausgeglättet ist (vgl. S. 9).

Aus den bei *Sauromatum* vorhandenen Verhältnissen lassen sich nunmehr auch ältere Angaben über die Struktur stark vergrößerter pflanzlicher Zellkerne verstehen. So beschrieb JACHIMSKY die Struktur der großen Antipodenkerne von *Aconitum* und *Podophyllum* als ein Gewirr von mit Chromomeren besetzten Chromonemen; im Unterschied zu *Sauromatum* fehlt die Chromozentrenbildung, und da auch keine Mitosen auftraten, ließ sich die Polyploidie nicht beweisen. Die großen Kerne der Ovarialhaare von *Mercurialis* enthalten vergrößerte Chromozentren von dichtem Bau (YAMPOLSKY); sie sind offenbar mit den SAT-Chromozentren von *Sauromatum* zu vergleichen; bei Auslösung von Mitosen würden sie wie diese ihren zusammengesetzten Bau zeigen. Eine auffallende Übereinstimmung mit *Sauromatum* zeigen die Kerne in den Epidermiszellen der Samenschale von *Melandrium album* und *rubrum* (unveröff. Beob.).

Zusammenfassend ergibt die Untersuchung von *Sauromatum*, daß *nach Abschluß des meristematischen Teilungswachstums der Gewebe wiederholte innere Teilungen ablaufen, die unter dem äußerlichen Bild eines Kernwachstums unter Vermehrung der chromatischen Substanz zu Polyploidie der Kerne führen.*

Die Erscheinungen, die sich bei *Sauromatum* in der natürlichen Entwicklung abspielen, konnte LEVAN (1939) an Zwiebelwurzeln durch Wuchsstoffbehandlung künstlich hervorrufen. Die Wuchsstoffbehandlung hat die Wirkung, daß sich ältere Zellen stark vergrößern, wobei ihre Kerne durch innere Teilungen polyploid werden; treten sie dann in die Mitose ein, so entstehen in der Prophase Gruppen von Abkömmlingen eines Chromosoms. Daß diese Kerne nicht etwa schon *vor* der Wuchsstoffbehandlung polyploid waren, beweisen am Anfang des Versuchs ablaufende Mitosen, die diploid sind. Daß andererseits bei *Sauromatum* die Polyploidie nicht vielleicht erst durch den Wundreiz (Wundhormone) hervorgerufen wird, folgt daraus, daß die polyploiden Mitosen sofort einsetzen und die Kerne ihre bezeichnende Struktur, besonders die voluminösen Trabanten (eigentlich Gruppen von Trabanten) schon vor der Verwundung besitzen. In LEVANs Versuchen ist jener Vorgang, der sich bei *Sauromatum*, und im wesentlichen auch bei den Tieren, über einen längeren Zeitraum der Entwicklung der Dauergewebe erstreckt, zeitlich verkürzt im Experiment nachgeahmt.

Grundsätzlich die gleichen Verhältnisse wie bei *Sauromatum* finden sich auch in den Geweben anderer Pflanzen. So sind die großen Wasser-

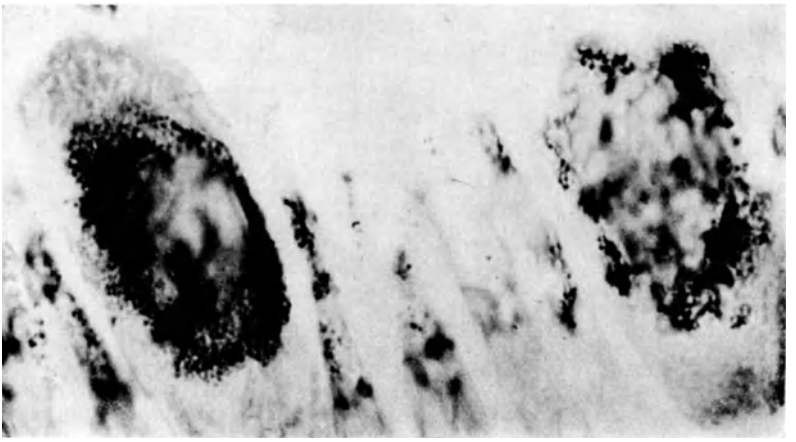
zellen der Laubblätter von *Rhoeo discolor* tetraploid, ebenso treten in bestimmten Zonen der Fruchtknotenwand der Orchidacee *Epidendrum ciliare* tetraploide Zellen auf, anschließende Gewebe enthalten anscheinend oktoploide Zellen, die aber keine Mitosen durchmachen (GEITLER 1940c). Daß die Polyploidie auch in diesen Fällen durch innere Teilung entstanden ist, wird durch die regelmäßige Gruppenbildung der Abkömmlinge eines Chromosoms in der Prophase bewiesen. Die Gruppenbildung ist bei *Rhoeo* allerdings nur schwach ausgeprägt, da die Kerne dem „retikulären" Typus angehören, d. h. die Chromosomen vorwiegend euchromatisch sind und heterochromatische Abschnitte ganz zurücktreten. Bei *Epidendrum* ist dagegen die Gruppenbildung entsprechend dem Chromozentrenbau, der eine Folge der starken Heterochromasie der proximalen Chromosomenabschnitte ist, deutlich (GEITLER 1940d).

Ein indirekter Nachweis für innere Polyploidisierung läßt sich für die Riesenkerne der alten Wurzelhaarinitialen (sog. Trichocyten) von *Trianea bogotensis* erbringen (GEITLER 1940c)[1]. Diese Zellen sind unter anderem dadurch charakterisiert, daß sie keine mitotische Teilungsfähigkeit besitzen. Während die sie umgebenden Zellen der Wurzelspitze sich teilen, wachsen sie selbst unter starker Vermehrung des Plasmas heran (ganz analog verhalten sich die Rhaphidenzellen in der Wurzelspitze von *Sauromatum*). Dabei vergrößern sich die Kerne sehr beträchtlich und erreichen schließlich das 30- bis 50fache ihres Ausgangsvolumens (Abb. 17, 23). Schon MILOVIDOV hat mittels FEULGENs Nuklealreaktion in ihnen eine starke Zunahme der chromatischen Substanz nachgewiesen. Im Kerninnern treten während des Wachstums immer deutlicher Chromonemen auf, die zu lockeren und unregelmäßigen Sammelchromozentren zusammengeschlossen sind, oder genauer ausgedrückt, in mehr oder weniger deutlich abgegrenzten Arealen angesammelt erscheinen. Eigentliches Heterochromatin ist nicht vorhanden, der Kern entspricht so dem „retikulären" Typus, nur füllen die Chromonemen das Kerninnere nicht gleichmäßig aus, wie es bei *Tradescantia, Allium* und anderen bekannten Objekten der Fall ist. Chromomeren sind nicht in der auffallenden Weise von *Sauromatum* ausgebildet; was als Chromomeren erscheint, sind vielfach nur die optischen Querschnitte durch die verschlungenen Chromonemen.

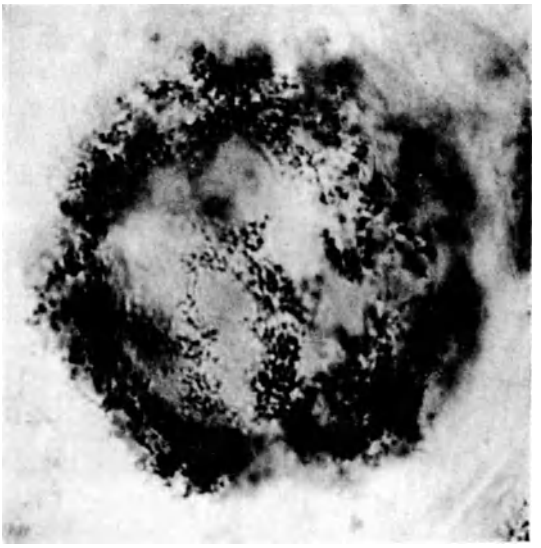
Daß diese Kerne durch innere Teilung polyploid geworden sind, läßt sich daraus schließen, daß sie bzw. ihnen ähnliche und in den Trichocyten entsprechenden Zellen liegende Kerne in den jüngsten Entwicklungsstadien nahe der Wurzelspitze ausnahmsweise Mitosen eingehen können, wobei die Chromosomen in tetraploider Zahl und in Zweiergruppen auftreten (GEITLER 1940d, vgl. auch den Schluß dieses Kapitels). Größere ältere Kerne machen allerdings niemals Mitosen durch, ihr Aufbau macht es aber so gut wie sicher, daß sie weiter polyploid geworden sind. Die größten, ausgewachsenen Kerne lassen sich auf Grund ihrer Größe und

[1] Ganz ähnliche Trichocyten hat auch *Stratiotes aloides*; sie wurden noch nicht näher untersucht.

ihrer Struktur auf 32-ploid schätzen. Ihr Volumen erscheint, wie oben erwähnt, gegenüber den kleinsten, diploiden Kernen etwa auf das 30- bis



a



b

Abb. 17a und b. *Trianea bogotensis*. Oben: Ausschnitt aus dem Dermatogen mit zwei Trichocyten in einiger Entfernung von der Wurzelspitze; der Kern der im Bild linken mit „Teilungsstruktur", der der rechten mit „Ruhestruktur"; zwischen beiden sind, zum Teil unscharf eingestellt, die Kerne der gewöhnlichen schmalen Dermatogenzellen sichtbar. Unten: herangewachsener Kern einer Trichocyte in größerer Entfernung von der Wurzelspitze. — Alkohol-Eisessig, Essigkarmin, Venet.-Terpentin; Photo, etwa 2000fach. Vgl. auch Abb. 23.

50fache vergrößert, was zumindest dem 64-ploiden Zustand entspräche. Doch sind die Messungswerte großer Kerne zu hoch, da im Lauf des

Wachstums eine Abflachung eintritt, die sich nicht in Rechnung setzen läßt; außerdem erfolgt in den Endstadien der Entwicklung offensichtlich Kernsaftvermehrung, die Endgröße wird also nicht allein durch Vermehrung der chromatischen Substanz erreicht; schließlich wachsen wohl die Chromosomen selbst heran, so daß ein etwas größeres Volumen zustande kommt, als es der Chromosomenzahl entspricht (über die Bedeutung der Kernsaftvermehrung und Chromosomengröße vgl. den allgemeinen Teil). Bei *Sauromatum* verhalten sich, anscheinend aus ähnlichen Gründen, die Volumina von diploiden, tetraploiden und oktoploiden Kernen nicht wie 1 : 2 : 4, sondern wie 1 : 2,7 : 6,75 (GRAFL 1939); allerdings haften allen Messungen, die nicht an genau kugeligen Kernen vorgenommen werden, wie es auch hier der Fall ist, große Ungenauigkeiten an.

Stark vergrößerte Kerne in Zellen besonderer Funktion, für die nunmehr auf Grund ihrer Struktur Polyploidie angenommen werden muß, sich aber infolge des Fehlens der mitotischen Teilungsfähigkeit nicht beweisen läßt, gibt es in größerer Zahl. So ist der Riesenkern des Endospermhaustoriums von *Arum maculatum* zweifellos sehr hoch polyploid (JACOBSEN-PALEY), ebenso sind die Kerne der Haare, die bei *Epidendrum ciliare* die Fruchtknotenhöhle auskleiden, offenbar polyploid, und zwar wenigstens 16-ploid; als hochpolyploid lassen sich auf Grund der starken Vergrößerung ihrer Chromozentren auch die Kerne der Suspensorhaustorien von *Capsella* und von *Lupinus* und anderer Leguminosen erkennen.

Die Kerne des Suspensorhaustoriums von *Lupinus polyphyllus* ermöglichen verhältnismäßig leicht eine nähere Analyse, da sie deutlich ausgeprägte Chromozentren bzw. „Prochromosomen" enthalten (Abb. 18). In den diploiden Kernen gewöhnlicher Größe, die in allen Meristemen auftreten, beträgt die Anzahl der Chromozentren etwa 40 bis 45, was mit der diploiden Chromosomenzahl 48 gut übereinstimmt. In den Riesenkernen älterer Suspensorzellen ist die Zahl der Chromozentren nicht verändert; ihre Größe hat aber stark zugenommen (Abb. 19). Gleichzeitig hat sich eine sehr bezeichnende Differenzierung innerhalb der Chromozentren eingestellt, die im wesentlichen mit der bei *Sauromatum* vorhandenen identisch ist: zentral befindet sich Heterochromatin, peripher Euchromatin. Das Heterochromatin ist sehr dicht und strukturlos, bzw. bei Präparation in Essigkarmin in der üblichen Weise von Vakuolen durchsetzt, während im Euchromatin mehr oder weniger deutliche Reihen von kleinen Chromomeren erkennbar sind; sie sind offenbar auf Chromonemen aufgereiht, die Zwischenfäden („Fibrillen") können aber nicht gesehen werden. Durch die Fixierung wird der Aufbau im Euchromatin meist netzig verändert. Das zentrale Heterochromatin, das wohl die proximalen Chromosomenabschnitte darstellt, entspricht in seinem Aussehen völlig dem dichten Trabantenheterochromatin in den Riesenkernen von *Sauromatum*, während die proximalen heterochromatischen Chromosomenabschnitte bei

Sauromatum lockerer gebaut sind und ihren Aufbau aus Heterochromomeren erkennen lassen. Im übrigen besteht grundsätzliche Übereinstimmung beider Pflanzen, so daß es erlaubt ist, die bei *Sauromatum* gewonnenen Erfahrungen auf *Lupinus* zu übertragen: jedes Chromozentrum stellt zweifellos eine Gruppe von endomitotisch entstandenen Chromosomen dar, die im Heterochromatin verklebt sind, während die euchromatischen, als Chromonemen ausgebildeten Enden frei heraushängen. Besonders

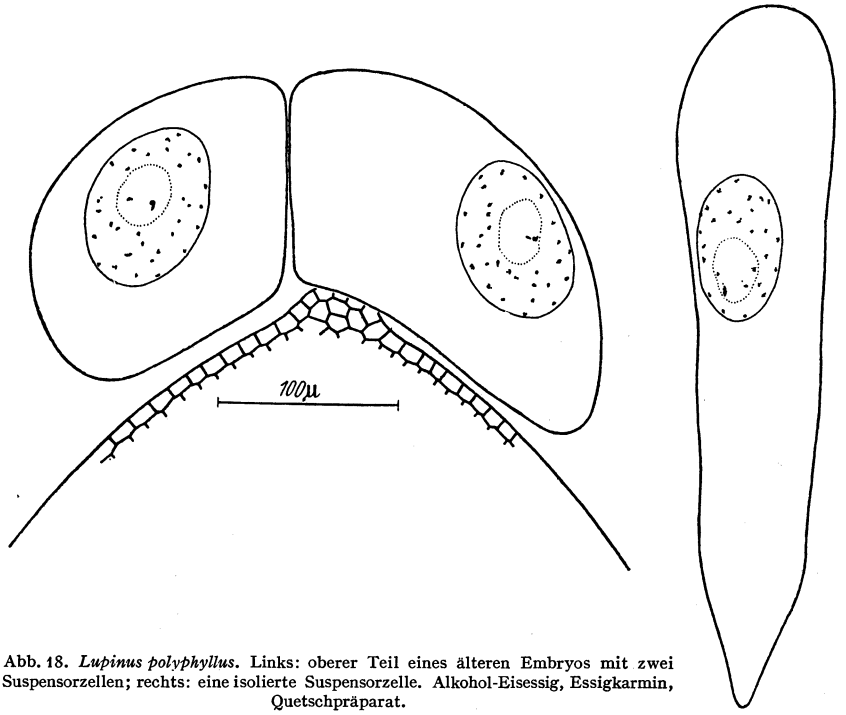


Abb. 18. *Lupinus polyphyllus*. Links: oberer Teil eines älteren Embryos mit zwei Suspensorzellen; rechts: eine isolierte Suspensorzelle. Alkohol-Eisessig, Essigkarmin, Quetschpräparat.

deutlich sind in jedem Kern die beiden SAT-Chromozentren zu erkennen, die mittels eines riesenhaft vergrößerten Trabanten — eigentlich einer polyploiden Gruppe von Trabanten — am stark vergrößerten Nukleolus hängen und weiterhin in einen großen euchromatischen und in einen relativ kleinen heterochromatischen Abschnitt gegliedert sind (Abb. 19). Auf Grund des Größenvergleichs mit den Chromozentren diploider Kerne läßt sich annehmen, daß die Suspensorkerne jedenfalls höher als 16-ploid sind.

Da das Wesen solcher Kerne darin besteht, daß sie sich nicht mitotisch, sondern endomitotisch teilen bzw. diese Zellen sich nicht teilen, sondern wachsen, und da die Chromosomen nicht wie bei den Wanzen distinkt im Ruhekern erkennbar sind, ist zunächst keine Aussicht vorhanden, ihre Polyploidiestufe exakt zu bestimmen. Die unmittelbare

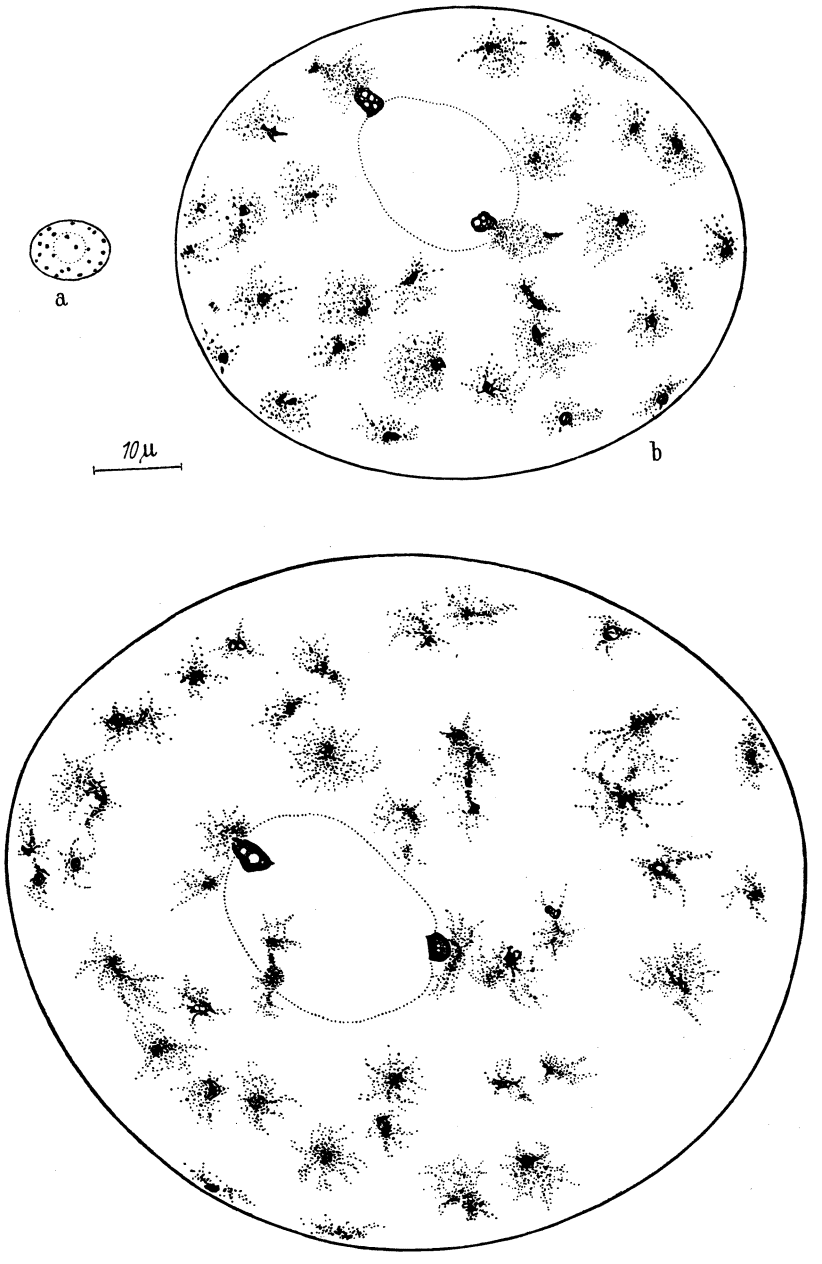


Abb. 19a—c. *Lupinus polyphyllus.* a diploider Kern aus einer Epidermiszelle eines älteren Embryos mit Nukleolus und Chromozentren (nicht alle gezeichnet!). b, c großer und größter Kern eines alten Suspensors; am Nukleolus die beiden SAT-Chromozentren mit Trabant, im übrigen Kernraum Chromozentren mit heterochromatischem Mittelstück. — Alkohol-Eisessig, Essigkarmin, Quetschpräparat.

Verfolgung der Entwicklung, die als gangbarer Weg erscheinen könnte, führt deshalb zu keinem klaren Ergebnis, weil keine morphologisch klar ausgeprägten Endomitosen wie bei den Wanzen und zum Teil bei den Dipteren ablaufen. Die Chromosomen sind entweder als entspiralisierte Chromonemen entwickelt (*Sauromatum, Trianea*) oder durch Heterochromatin maskiert *(Capsella)* und machen während der inneren Teilung keinen äußerlich *auffallenden* Formwechsel durch; die Kerne von *Lupinus* wären in dieser Hinsicht noch zu untersuchen.

Doch zeigt z. B. die nähere Beobachtung der Trichocytenkerne von *Trianea,* daß nicht alle Kerne genau die gleiche Struktur besitzen. Während die meisten Kerne verhältnismäßig grobe Chromonemen enthalten, die zu chromozentrenartigen Ansammlungen zusammenschließen (Abb. 17b), zeigen einzelne Kerne feinere Chromonemen, die gleichmäßiger im Kern verteilt sind (Abb. 17c). Da solche Kerne immer in geringerer Zahl und nur in wachsenden Wurzelspitzen, die auch Mitosen enthalten, auftreten, muß angenommen werden, daß es sich um Stadien der inneren Teilung handelt; sie lassen sich auch durch Mittel, welche die Mitosen sistieren, z. B. Kultur bei höherer Temperatur (35° C), zum Verschwinden bringen. Diese Stadien wären am besten mit einer gewöhnlichen frühen Prophase zu vergleichen. Ein ganz analoger Strukturwechsel läßt sich auch in den sicher polyploiden Kernen der Rhaphidenzellen in der Wurzel von *Sauromatum* beobachten.

6. Die endomitotische Mechanik.

Überblickt man die am besten bekannten Fälle der inneren Teilung bei Dipteren, Heteropteren und Blütenpflanzen, so zeigen sich zwar grundsätzliche Übereinstimmungen im allgemeinen Ablauf, aber graduelle Verschiedenheiten im einzelnen. Die Unterschiede liegen im verschiedenen Zeitpunkt der Trennung der Abkömmlinge eines Chromosoms und in der verschiedenen Spiralisierung.

Bei den Wanzen erfolgt die Trennung am frühesten und auf der ganzen Chromosomenlänge — nur im Fall heterochromatischer Chromosomen können die Abkömmlinge verklebt bleiben —, während in den typischen Schleifenkernen der Dipteren die Abkömmlinge sich überhaupt nicht trennen. Bei den Blütenpflanzen ist die innere Teilung nicht genau verfolgbar; aus dem allgemeinen Habitus ergibt sich aber, daß jedenfalls keine Bündelung nach Art der Dipteren vorhanden ist; doch scheint es, daß ein festerer Zusammenhalt an den Centromeren (Spindelansätzen) besteht. Dies läßt sich aus jenen Fällen schließen, wo endomitotisch entstandene polyploide Kerne wieder in die Mitose treten: so sieht man bei *Sauromatum* und *Trianea* in der Prophase die Chromosomen an den Spindelansätzen zusammenhängen oder doch mit diesen Stellen einander genähert liegen. Noch viel auffallender ist diese Erscheinung in den Prophasen, die in den durch Wuchsstoffeinwirkung polyploid gewordenen Kernen erfolgen (LEVAN 1939): hier bleiben die Chromosomen„paare"

bis in die Metaphase mittels der Centromeren zusammenhängen. Der Grund hierfür mag der sein, daß im Fall der künstlichen Polyploidieauslösung die innere Teilung und die Mitose forciert wurden und die Centromeren noch keine Zeit gefunden haben, sich zu trennen, während die natürlich ablaufende Entwicklung allmählich erfolgt und die eintretende Mitose die Centromeren wenn nicht getrennt, so doch bereits gespalten vorfindet, so daß in der Prophase sofort die Trennung einsetzen kann. Bisher ist kein Fall natürlicher Entwicklung bekannt geworden, wo die Chromosomenabkömmlinge in der Metaphase noch zusammenhingen; dies gilt auch für die Fälle der Polysomatie in Meristemen.

Die bei der Wuchsstoffeinwirkung in Erscheinung tretende Diskrepanz zwischen Spaltung der Chromatiden und der Centromeren — die Centromeren sind zumindest im physiologischen Sinn ungespalten —, welche in abgeschwächter Form anscheinend auch bei den natürlichen Endomitosen der Pflanzen vorhanden ist, steht nicht ohne Analogien da. Sie findet sich im Fall der nach Röntgenbestrahlung auftretenden Diplochromosomen (WHITE) und ist eine bezeichnende Eigentümlichkeit der Colchicinmitose (LEVAN 1938 und die dort angegebene Literatur)[1]. Für die Colchicinmitose ist nachgewiesen, daß die gesamte Spindelmechanik unterdrückt ist, woraus sich eine bemerkenswerte Parallele zur Endomitose ergibt.

Im Fall der Bildung von mehr als zweiwertigen prophasischen Gruppen (in mehr als tetraploiden Kernen) bei *Sauromatum* liegen je zwei Chromosomen enger aneinander (Abb. 15); dies bedeutet, daß der Zusammenhalt am Centromer nicht über einen endomitotischen Zyklus hinausgeht. Ebenso sind im Fall der wuchsstoffausgelösten oktoploiden Prophasen nur Zweiergruppen, aber keine Vierergruppen von Chromosomen vorhanden.

Bei den Wanzen sind die Verhältnisse trotz dem im allgemeinen sehr klaren Ablauf schwer überblickbar. In der Endoanaphase halten die Chromatiden an einem Ende oder an beiden Enden länger zusammen, im ersten Fall entstehen V-förmige, im anderen ringförmige Figuren (Abb. 9, 10). Die V-förmigen Figuren könnten dadurch erklärt werden, daß ein längerer Zusammenhalt am Centromer vorhanden ist, was damit im Einklang stünde, daß die Centromeren tatsächlich terminal liegen; für die Ringfiguren fällt diese Deutung natürlich weg. Es ist daher wahrscheinlicher, daß eine von den Centromeren unabhängige Endbindung vorliegt, wie sie auch von der Colchicinmitose bekannt ist (LEVAN 1938, Abb. 1). Im übrigen ist gerade bei den Wanzen die Centromerenmechanik auch in der gewöhnlichen Mitose noch problematisch: die Centromeren eilen nämlich in der Anaphase nicht, wie üblich, unter Nachziehen der Chromosomenarme voraus, die Chromatiden trennen sich vielmehr parallel zueinander und zur Äquatorialebene; es müssen also besondere mechanische Verhältnisse vorliegen (vgl. SCHRADER, GEITLER 1937, 1939b). Zu Ende

[1] Über die wahrscheinlich in gleicher Weise deutbaren „Doppelchromosomen" der Radiomorphosen EMMY STEINS vgl. Abschnitt 7.

der Endomitose sind die Tochterchromosomen, soweit sie nicht heterochromatisch sind, jedenfalls vollständig, also auch an den Centromeren, getrennt.

In den lockeren Endomitosen der Nährzellkerne von *Drosophila* scheinen sich die Chromosomen ähnlich wie in den polyploiden Prophasen von *Sauromatum* zu verhalten: die Chromosomenarme einer Gruppe sind offenbar frei, während die Centromeren genähert liegen. In den typischen Schleifenkernen sind dagegen die Chromosomenabkömmlinge der ganzen Länge nach eng „gepaart". Dieses nur den Dipteren eigentümliche Verhalten muß, wie auch die nur hier vorhandene echte Paarung der Homologen im Soma, seine besonderen Gründe haben; sie liegen, wie schon früher angedeutet, wohl in einer äußersten Entspiralisierung des Chromonemas.

7. Verschiedene Literaturangaben (Krebszellen).

Auf Grund der mitgeteilten Tatsachen erscheinen manche ältere Literaturangaben in einem neuen Licht. Schon in anderem Zusammenhang wurde auf die Befunde WINKLERs über die weite Verbreitung polyploider Pflanzengewebe, auf die Vorausahnung der inneren Teilung durch NĚMEC u. a. m. hingewiesen. Im folgenden sei auf einige weitere Fälle hingewiesen. Doch ist zu beachten, daß es keineswegs gerechtfertigt wäre, alle Beobachtungen polyploider Mitosen schematisch als Anzeichen innerer Teilungen zu deuten. So entstehen z. B. die tetra- und oktoploiden Kerne der Tapetenzellen höherer Pflanzen sicher durch gehemmte Mitosen mit nachfolgender Verschmelzung der Tochterkerne (STEIL für Farne, GEITLER 1940 für die Angiosperme *Adoxa*). Hier fehlt natürlich die „Paarung". Übrigens handelt es sich in diesen und ähnlichen Fällen (Endosperm) um Zellen von sehr beschränkter Lebensdauer.

Nach allem, was bisher bekannt wurde, kann die Gruppenbildung in der Prophase polyploider Mitosen als untrügliches Anzeichen dafür gelten, daß die Polyploidie endomototisch entstanden ist. Umgekehrt kann allerdings trotz Fehlen der Gruppenbildung innere Polyploidisierung erfolgt sein, da die Gruppenbildung beim Durchlaufen einer gewöhnlichen Mitose aufgehoben wird. Das Fehlen der Gruppenbildung in der Metaphase besagt jedenfalls nichts gegen ihr Vorhandensein in der Prophase oder frühen Prophase; bei *Rhoeo* geht sie verhältnismäßig früh verloren. Es ist auch nicht ausgeschlossen, daß die Chromosomenabkömmlinge schon im Ruhekern sich völlig trennen; dies ist ja bei den Wanzen der Fall, und tatsächlich zeigt sich bei ihnen in den Mitosen, die gelegentlich auftreten, keine Gruppenbildung. Es folgt aus alledem, daß jeder Einzelfall eingehender Beobachtung bedarf.

Unter diesen Umständen kann die Feststellung polyploider Mitosen in der älteren Literatur nur mit größter Vorsicht ausgewertet werden. Polypoloide Mitosen finden sich nicht selten in pflanzlichen Gallengeweben (z. B. KOSTOFF und KENDALL) und es ist wahrscheinlich, daß sie

durch innere Teilung entstehen. Für polyploide Gewebezellen des Opossum nehmen dies schon KAY und GEORGE, wenn auch nur hypothetisch, an. Daß derartige Angaben für Gewebe der Insekten (vgl. z. B. FROLWA) im Sinn von Endomitosen zu deuten sind, ist fast selbstverständlich.

Besonderes Augenmerk verdienen die Fälle sog. somatischer Diakinesen (POPOFFs „Doppelchromosomen" in Leberzellen von *Paludina,* DELLA VALLEs „pseudotetradi" bei *Salamandra* und *Bufo,* verschiedene Angaben HAECKERs, BONNEVIEs u. a. m.). FARMER, MOORE und WALKER beschrieben „Reduktionsteilungen" in Carcinomen und Sarkomen des Menschen, in Tumoren des Hundes, der Maus und der Forelle; WINGE (1930) fand diakineseartige Stadien in Theerkarzinomen von Mäusen; LUDFORD sowie CREW und KOLLER führen die „Doppelchromosomen" in Mäusetumoren hypothetisch auf Polyploidie infolge Fehlens der Spindel zurück. Für experimentell erzeugte Rübentumoren mit „Diakinesen" in oktoploiden Kernen nimmt WINGE (1928) Entstehung durch doppelte Längsspaltung der Chromosomen an. In allen diesen Fällen handelt es sich um *keine Paarung von Homologen.*

Eingehende neue Untersuchungen liegen an den nach Radiumbestrahlung auftretenden krebsigen Entartungen in der Blütenregion von *Antirrhinum majus* vor (STEIN 1936). Hier laufen vor dem Zeitpunkt der Meiose polyploide Mitosen ab, in welchen nach der Meinung der Verfasserin echte Paarung und Herabsetzung der Chromosomenzahl jeweils auf die Hälfte erfolgt. Obwohl diese Auffassung nach den vorhandenen Beobachtungen nicht eindeutig abgelehnt werden kann, sind doch folgende Anhaltspunkte dafür vorhanden, daß sie unzutreffend ist und daß in Wirklichkeit Polyploidisierung durch innere Teilungen erfolgte: 1. die „Paarung" findet sich nur in tetra- und oktoploiden Mitosen, nicht aber in diploiden; 2. es treten nicht nur „Paare" („Tetraden", Zweiergruppen), sondern auch „Oktaden" (Vierergruppen) auf; 3. die „Paarung" kann auch ausbleiben; 4. die typischen Stadien einer meiotischen Prophase fehlen. Ferner kann die Angabe, daß die Chromosomen in den Prophasen locker liegen und erst in der Metaphase eine „dichte Längsbindung" eingehen, insofern auf einer Täuschung beruhen, als anscheinend in den Prophasen die *Centromeren* eng beisammenliegen und nur die Chromosomen*arme* auseinanderspreizen (STEINs Fig. 8 II). Daß die Chromosomen in diesen „Reduktionsmitosen" gegenüber sonstigen Mitosen verkürzt erscheinen, findet sein Analogon in manchen Fällen von Polysomatie, so regelmäßig bei *Spinacia* (GENTSCHEFF und GUSTAFSSON, Fig. 11—22): hier sind die Chromosomen jener polyploiden Mitosen, die paarweise Anordnung zeigen, die also kurz nach einer inneren Teilung entstanden sind, stärker kontrahiert als die anderer Mitosen. In Anbetracht der ungünstigen cytologischen Verhältnisse von *Antirrhinum* erscheint auch die Angabe der Zahlenreduktion nicht ganz überzeugend; selbst wenn sie abläuft, würde dies nichts gegen die endomitotische Entstehung *dieser* Kerne aussagen, sondern einen Parallelfall zu den Verhältnissen im

Darm der *Culex*-Puppen darstellen. Im übrigen ist es sicher, daß *andere* polyploide Kerne (in der vegetativen Region) auf dem Wege der Kernverschmelzung entstehen.

Im ganzen kann die innere Polyploidisierung von Krebszellen, falls sie, wie zu vermuten, tatsächlich vorhanden ist, nicht im ätiologischen Sinn ausgewertet werden. Es würde sich jedenfalls nur um eine Begleiterscheinung handeln, die zudem nicht einmal für Krebszellen charakteristisch ist.

III. Allgemeiner Teil.

1. Die Bedeutung der Polyploidie.

Die Strukturanalyse hat ergeben, daß bei Tieren und Pflanzen Kernwachstum unter innerer Polyploidisierung erfolgt. Diese Erscheinung ist schon jetzt in so zahlreichen Fällen und verschiedenen systematischen Gruppen nachgewiesen worden, daß sie als allgemein verbreitet angesehen werden muß. Sie stellt bei Tieren wie bei Pflanzen einen gesetzmäßig mit der Differenzierung der Gewebe einhergehenden Vorgang dar.

Die Kerne nehmen während der inneren Polyploidisierung an Volumen zu. Genaue Volumsbestimmungen von strukturell definierten polyploiden Kernen fehlen jedoch zur Zeit noch. Bei *Sauromatum* scheinen sich die Volumina diploider, tetraploider und oktoploider Kerne wie 1 : 2,7 : 6,75 zu verhalten (GRAFL 1939). Daß sich die Kernvolumina nicht wie 1 : 2 : 4... verhalten müssen, wurde schon wiederholt ausgesprochen, im besonderen fand seinerzeit BOVERI, daß sich bei Vervielfachung der Chromosomen nicht das Kern*volumen*, sondern die Kern*oberfläche* proportional mit der Chromosomenzahl (dem Chromatinvolumen) verändert. Ob diese Beziehung, die ein auffallend starkes Anwachsen des Kernvolumens im Verlauf der Polyploidisierung nach sich zieht, in den bisher bekannten Fällen verwirklicht ist, bleibt noch fraglich. Die genaue Bestimmung scheitert bei den Dipteren daran, daß die Chromosomenzahl, bei den Wanzen infolge unregelmäßiger Kernformen das Kernvolumen nicht genau bestimmbar ist; bei den Pflanzen ist das vorliegende Material zu gering.

Andererseits liegt eine große Zahl von Messungen für Kerne vor, deren Struktur nicht analysiert ist. Wie früher dargelegt wurde, treten vielfach klare Verdoppelungsreihen rhythmischen Wachstums auf, während in anderen Fällen etwas abweichende, aber in sich gesetzmäßige Zahlenreihen vorhanden sind.

Es fragt sich nun, in welcher Beziehung die Ergebnisse der Strukturanalyse zu den rein statistischen Angaben stehen. Es ist ohne weiteres klar, daß in allen Fällen, wo die *Polyploidisierung durch innere Teilung nachgewiesen ist, diese bei den messenden Betrachtungsweise als rhythmisches Kernwachstum erscheinen kann*; dabei müssen die Kernvolumina infolge bestimmter, erst teilweise überblickbarer Verhältnisse (vgl. Abschnitt 2, 3) nicht immer im Verhältnis 1 : 2 : 4... stehen. Andererseits ist es bemerkens-

wert, daß BERGER bei *Culex*, wo die innere Polyploidisierung feststeht, *kein* rhythmisches Wachstum fand. Dies ist durch die Annahme erklärlich, daß zwischen den Endomitosen keine längeren Ruheperioden eingeschaltet sind. Der nicht erbringbare Nachweis von rhythmischen Wachstum beweist also jedenfalls nicht, daß keine Polyploidisierung stattfand.

Eine andere Frage ist es, ob im Fall des statistischen Nachweises von rhythmischen Wachstum dieses *immer auf Polyploidisierung beruhen muß*. Verschiedene Anzeichen sprechen dafür, daß dem nicht so ist. Bei der Braunalge *Fucus* läßt sich das Volumen zweifellos haploider Kerne in eine rhythmische Wachstumsreihe einordnen (HÖPPNER). Ebenso finden sich in der Spermatogenese mancher Säuger bestimmte Kernklassen welche zu der Annahme von drei oder vier „Reifungs"teilungen geführt haben (vgl. S. 4)[1].

Außerdem zeigt die rein morphologische Betrachtung, daß das Kernvolumen nicht nur von der Chromosomenzahl, sondern von zwei weiteren Faktoren abhängt, nämlich 1. von der Menge des Kernsaftes (Karyolymphe), 2. von dem Volumen der einzelnen Chromosomen. Diese Umstände sind im folgenden näher zu betrachten.

2. Die Bedeutung der Kernsaftbildung.

Es ist seit langem bekannt, daß das Verhältnis der Kernsaftmenge zur Chromatinmasse in verschiedenen Entwicklungsstadien stark schwanken kann. Äußerlich betrachtet stellen sich kernsaftreiche Kerne bei sonst vergleichbaren Verhältnissen als strukturarm und schwach färbbar dar.

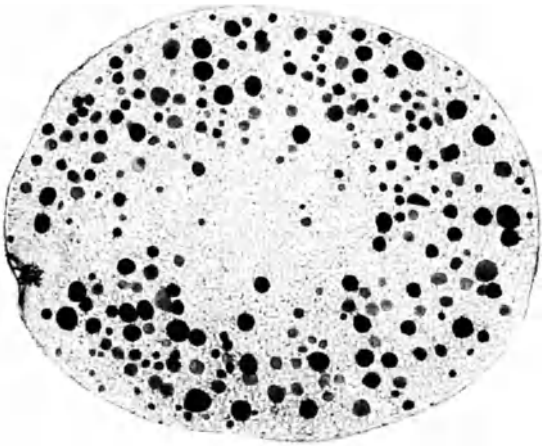
Die Kernsaftbildung besteht vor allem in einer Wasseraufnahme. Vielfach entsteht der Eindruck, daß die Chromosomen selbst quellen und dadurch bis zum optischen Verschwinden gebracht werden. Andererseits scheint sich in bestimmten extremen Fällen pflanzlicher Chromozentren- oder Prochromosomenkerne der Kernsaft zwischen den kaum veränderten Chromosomen zu bilden. Einzelheiten, wie das Verhalten der Chromonemen, die vielleicht konstante Beziehung zwischen Einzelchromosom und „zugehörige Kernsaftmenge", der eventuelle Abbau der Nukleinsäure u. a. m. lassen sich noch nicht genauer verfolgen. Es können daher nur ziemlich rohe Abschätzungen gemacht werden. Dennoch muß die Kernsaftbildung bei der Betrachtung des Kernvolumens berücksichtigt werden, wenn man nicht zu ganz einseitigen Vorstellungen gelangen will.

Mit der Kernsaftbildung geht im allgemeinen proportional die Bildung von Nukleolarsubstanz einher. Kernsaftreiche Kerne besitzen große Nukleolen, kernsaftarme kleine oder gar keine (Spermien !). Eine bestimmte Proportionalität zwischen Nukleolarsubstanzmenge und Chromatinmenge

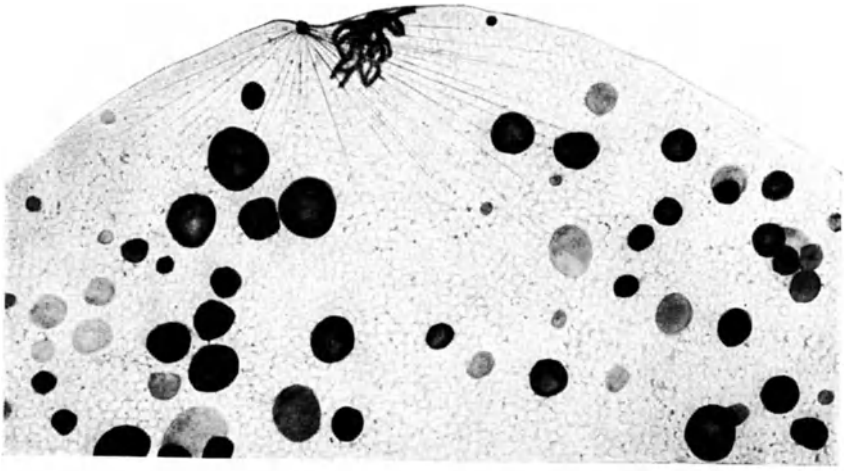
[1] Es ist allerdings möglich, daß diese Befunde nicht in diesem Zusammenhang verwertet werden können, da ihnen vielleicht das Vorkommen tetraploider Spermatocyten zugrunde liegt (vgl. S. 5, Fußnote 1).

ist aber nicht vorhanden (vgl. GRAFL 1940). Im übrigen kommen Schwankungen während verschiedener physiologischer Zustände des gleichen Kerns vor; sie brauchen uns hier nicht weiter zu beschäftigen.

Das bekannteste Beispiel für Kernvergrößerung durch Kernsaftbildung, aber ohne Vermehrung der chromatischen Substanz geben die Eikerne vieler Tiere und mancher Pflanzen (z. B. der Cycadeen) ab. Ganz gleich verhalten sich überhaupt Kerne, die in einer lange ohne Teilung wachsenden Zelle sich vergrößern und dann durch wiederholte Sukzedanteilungen



a



b

Abb. 20a und b. Vegetativer Kern der Foraminifere *Myxotheca arenilega* mit der ersten Teilungsspindel. a Übersichtsbild, die winzige Teilungsspindel liegt links (Vergr. 1100fach): b Einzelbild hieraus, nur ein Teil der Teilungsspindel und ein Centrosom im Schnitt getroffen (Vergr. 3000fach). — Mikrotomschnitte, Susa. (Nach FÖYN.)

„zerfallen" (Gamontenkern der Gregarinen, Foraminiferen — vgl. besonders FÖYN und Abb. 20, *Acetabularia* — vgl. SCHULZE). Die Chromatinarmut aller dieser Kerne ergibt sich abgesehen vom unmittelbaren Eindruck daraus, daß die aus ihnen hervorgehende Teilungsspindel gewöhnliche Größe besitzt, also relativ zum Kern sehr klein ist, und auch die Chromosomen die gewöhnliche Ausbildung besitzen.

Allerdings gibt es Fälle, auf die besonders G. HERTWIG (1939b) im Zusammenhang mit seiner Hypothese der polymeren Chromosomen hinweist, wo während des Eikernwachstums die Chromosomen zu wachsen scheinen, aber vor oder in der ersten meiotischen Teilung Substanz abgeben, so daß sie dann wieder „klein" erscheinen (Lampenbürstenchromosomen, Eliminations„chromatin" der Schmetterlinge). Ähnliche Gedankengänge vertritt PAINTER (1940). Daß es sich dabei tatsächlich um ein Chromosomenwachstum handelt, ist aber völlig unbewiesen. Für die Eliminationssubstanz der Schmetterlinge und auch anderer Tiere ist aus dem negativen Ausfall der FEULGEN-Reaktion ersichtlich, daß es sich nicht um „Chromatin" handelt. Daß *Chromonemen* eliminiert werden, wie nach HERTWIGs Auffassung anzunehmen wäre, ist durch nichts belegt. Alle diese Fälle sind einer erneuten Untersuchung nach modernen Gesichtspunkten bedürftig[1].

Ein sehr anschauliches Beispiel für die Wirkung der Kernsaftbildung auf das Kernvolumen bietet die erste Pollenkornmitose der Angiospermen (GEITLER 1935). Hier läßt sich von der Telophase an schrittweise verfolgen, wie die beiden Tochterplatten einer Spindel sich ausschließlich durch verschieden starke Kernsaftbildung und Auflockerung der Chromosomen zu verschieden großen und verschieden dichten Kernen entwickeln. Besonders auffallend sind diese Veränderungen in Chromozentrenkernen (GRAFL 1940 für *Sauromatum*).

Sehr eindrucksvolle Beispiele für die Volumvergrößerung durch Kernsaftbildung geben auch die jungen Ei- und Bauchkanalkerne der Gymnospermen ab. Diese Kerne sind Schwesterkerne, die von der Telophase an verschiedene Entwicklung nehmen. Bei *Sciadopitys* bleiben die telophasischen Chromosomen im Bauchkanalkern als polare Gruppe auf kleinem Raum zusammengedrängt erhalten, während der Kern als solcher sich als Saftblase gewissermaßen ohne Beteiligung der Chromosomen entwickelt (vgl. besonders M. TAHARA).

Das gleiche Verhalten zeigen manche Ganglienkerne der Wanzen. Die stark vergrößerten Kerne in bestimmten Teilen des Gehirns verdanken ihre Volumzunahme nur der Kernsaftvermehrung. Die euchromatischen Autosomen erscheinen als aufgequollene, kaum färbbare Wolken, in welchen chromomerenartige Körnchen sichtbar sind, während die heterochromatischen Geschlechtschromosomen unverändert kompakt erhalten bleiben (Abb. 21). An diesen Kernen läßt sich nicht nur ablesen, daß sie diploid sind, daß also ihre Vergrößerung nicht auf Polyploidisierung

[1] Grundsätzlich besteht auch die Möglichkeit, daß die Chromosomen bzw. Chromonemen *anukleal* ausgebildet sind. Von einer inneren Polypoloidisierung wäre dann unmittelbar wohl nichts zu bemerken und sie würde sich nur in einem rhythmischen Wachstum des Kerns ausdrücken. Derartige Annahmen sind vorläufig noch rein hypothetisch; eben in dieser Richtung müssen aber weitere Untersuchungen angestellt werden, da möglicherweise hier der Schlüssel zur Erklärung noch unbekannter Zusammenhänge liegt.

beruhen kann, sondern daß auch das Volumen der einzelnen Chromosomen nicht zugenommen hat. Letztere Behauptung gilt genau allerdings nur für die heterochromatischen Geschlechtschromosomen; für die Autosomen läßt es sich nur abschätzen, daß die Vergrößerung des von ihnen eingenommenen Areals nicht auf Substanzzunahme, sondern auf Auflockerung durch Wasseraufnahme beruht.

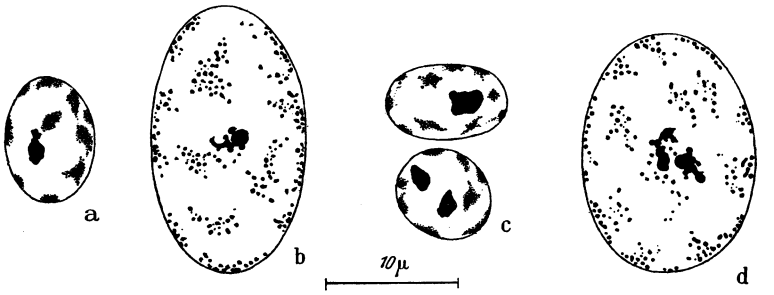


Abb. 21 a—d. Diploide Kerne aus verschiedenen Regionen des Gehirns von *Gerris lateralis*. a, b Männchen (ein X-Chromosom), c, d Weibchen (zwei X-Chromosomen, die in c oben miteinander vereinigt sind). In den durch Kernsaftbildung vergrößerten Kernen b und d sind die heterochromatischen X-Chromosomen wenig verändert, die euchromatischen Autosomen sind sehr stark aufgelockert. (Nach GEITLER 1939a.)

Wie diese Kerne verhalten sich auch die Kerne mancher anderer Gewebe der Wanzen und von Tieren und Pflanzen überhaupt. Es ist klar, daß hierbei die Volumenverhältnisse, die primär durch Polyploidisierung verursacht werden, mehr oder weniger verschoben werden können.

3. Die Bedeutung der Chromosomengröße.

Daß während der ontogenetischen Entwicklung starke Schwankungen des Chromosomenvolumens auftreten können, ist eine altbekannte Erscheinung. Die exakte Erfassung ist allerdings so schwierig, daß noch kaum brauchbare Angaben vorliegen. Abgesehen von der Ungenauigkeit der Messung und dem verschiedenen Fixierungszustand der Chromosomen verschiedener Zellen (auch bei „gleicher" Fixierung) liegt eine wesentliche Schwierigkeit darin zu entscheiden, ob die Chromosomen tatsächlich verschieden groß oder bloß verschieden vital gequollen sind. Namentlich die oben erwähnten Veränderungen der Chromosomen während der Wachstumsperiode tierischer Eier sind in dieser Hinsicht schwer deutbar. Ferner hat RHODA ERDMANN für die Furchung des Seeigeleies temperaturbedingte Schwankungen der Chromosomengröße festgestellt.

Bei der Betrachtung des Chromosomenvolumens scheiden natürlich alle Fälle aus, in denen es sich um bloße Veränderungen der Chromosomen*gestalt* handelt. Diese beruhen auf verschiedener Spiralisierung und haben grundsätzlich mit Veränderungen der Chromosomenmasse nichts zu tun. Die tatsächliche Entscheidung im Einzelfall ist allerdings nicht immer leicht. Im übrigen dürfte der Vergleich der Chromosomengrößen

in den mittleren Stadien somatischer Mitosen am leichtesten durchführbar sein.

Auffallende Volumschwankungen der Chromosomen sind oft in den Eifurchungsteilungen der Tiere ersichtlich: in den aufeinanderfolgenden Stadien nimmt die Chromosomengröße ab. RHODA ERDMANN fand beim Seeigel eine Verkleinerung auf etwa $^1/_{40}$. G. HERTWIG (1939a) nimmt für solche und ähnliche Fälle an, daß das Chromosomenvolumen bei jeder Teilung halbiert, also im ganzen weiterhin geviertelt, geachtelt usw. wird. Ein Anhaltspunkt für diese Annahme liegt darin, daß in den ersten Furchungsteilungen des Mäuseeies die Volumina der Interphasekerne im Verhältnis von $1 : {}^1/_2 : {}^1/_4 \ldots$ stehen; die Volumina der Chromosomen selbst ließen sich nicht bestimmen. Die angenommene Halbierung, Viertelung usw. der Chromosomen — die aber nicht bewiesen ist — betrachtet G. HERTWIG als Ausdruck dafür, daß die Chromosomen polymer sind und sich in ihre Einzelelemente zerlegen. Falls tatsächlich beim Mäuseei wiederholte Halbierung des Chromosomenvolumens erfolgt, kann sie, wie die Halbierung der Kernvolumina, einfach damit zusammenhängen, daß in diesem Fall das Plasmavolumen jeweils halbiert wird und dies auf rein ernährungsphysiologischer Grundlage eine entsprechende Verkleinerung der Chromosomen und damit der Kerne, nach sich zieht, ohne daß am Grundbauplan der Chromosomen sich etwas ändert. Solange gegenteilige Beweise fehlen, muß diese Auffassung als die zunächstgegebene betrachtet werden. Sie ist auf alle Fälle anwendbar, wo zwischen den Teilungen kein Wachstum erfolgt. Bei anderen Objekten, wo diese Voraussetzung nicht zutrifft, wie bei den spermatogenen Teilungen der Characeen oder den vegetativen Teilungen der Diatomeen (GEITLER 1940a), wo also, da zwischen den Teilungen Wachstum stattfindet, eine allmähliche Abnahme des Plasmavolumens erfolgt, kann von einer Halbierung der Chromosomen oder der Kerne keine Rede sein.

Eine nicht unwesentliche Schwierigkeit erwächst der Deutung G. HERTWIGs gerade im Fall der Eifurchung auch daraus, daß manchmal die den Zygotenkern aufbauenden männlichen und weiblichen Chromosomen ursprünglich verschieden groß sind und sich erst nach der Befruchtung in der Größe angleichen. Bei dem Lebermoos *Spaerocarpus Donellii* sind die Chromosomen im Weibchen etwas größer als im Männchen (LORBEER). Auch das X-Chromosom — vielleicht auch die Autosomen — von *Melandrium* ist im Weibchen etwas größer als im Männchen (BELAR). Solche Fälle sind nicht im Sinne eines polymeren Chromosomenbaus verständlich, so daß man ohne zwingende Gegengründe auch in den von G. HERTWIG angeführten Beispielen an ernährungsphysiologischen Einflüsse denken wird, welche die Ausbildung der Chromosomenmatrix verschieden beeinflussen.

Daß die Chromosomenbündel der Dipteren nicht als polymere Chromosomen und die somatische Reduktion bei *Culex* nicht als Zerfall in Einzelelemente aufgefaßt werden kann, und daß aus beiden, im Gegensatz

zu HERTWIGs Annahme, sich kein Beweis für das Vorkommen polymerer Chromosomen ergibt, hat schon BERGER (1938) betont. Diese Kerne sind vielmehr polyploid, enthalten also normale „einwertige" Chromosomen in vervielfachter Anzahl, aber nicht mehrwertige in diploider Anzahl. Die Richtigkeit dieser Auffassung ergibt sich unter anderem aus den Verhältnissen, die bei den Wanzen herrschen.

Das Problem der Chromosomengröße kann allerdings noch keinesfalls als gelöst gelten. Drei Möglichkeiten stehen offen, um ein gesteigertes Chromosomenvolumen zu erklären: 1. die Anzahl der (sichtbaren) Chromonemen wird vervielfacht[1]; 2. die Chromonemen setzen sich aus submikroskopischen Längselementen zusammen, die vervielfacht werden können; 3. der chromonematische Aufbau der Chromosomen bleibt der gleiche, es wird nur die Hüllsubstanz (Matrix) vermehrt. Fall 1 und 2 würden den Vorstellungen HERTWIGs entsprechen. Die *Längen*zunahme der Chromosomen wäre in allen Fällen durch mäßigere Spiralisierung zu erklären, da ein echtes Längenwachstum des Chromonemas aus genetischen und molekularphysikalischen Gründen unannehmbar erscheint (vgl. die zusammenfassende Darstellung über Chromonemabau und submikroskopische Struktur bei GEITLER 1940b).

Eine sichere Entscheidung zwischen den drei Möglichkeiten ist zur Zeit ausgeschlossen. Bei *Rhoeo discolor* läßt sich in diploiden Mitosen mit stark vergrößerten Chromosomen in der Pro- und Telophase kein Abweichen der Chromonemabau feststellen (GEITLER 1940d). Dieser Befund ist aber zu vereinzelt, um allgemeine Schlüsse aus ihm ziehen zu können. Selbst wenn er allgemein zu recht bestünde, könnte dennoch eine „innere Teilung" submikroskopischer Längselemente, zu deren Annahme Gründe vorhanden sind, erfolgen. Ein Fingerzeig in dieser Richtung könnte vorläufig nur durch Messungen gewonnen werden, für deren positiven Ausfall allerdings nur eine geringe Wahrscheinlichkeit besteht, da neben methodischen Schwierigkeiten auch andere Faktoren, so die im Zusammenhang mit Milieueinflüssen in der Zelle wechselnde Ausbildung der Chromosomenmatrix, die Sachlage verschleiern können. Bei *Rhoeo* beträgt das Volumsverhältnis zwischen den kleinsten und größten somatischen Chromosomen ungefähr 1 : 4,2, zwischen den homöotypischen und den größten somatischen Chromosomen ungefähr 1 : 2,8. Obwohl diese Werte mit allem Vorbehalt zu beurteilen sind, so sind doch jedenfalls die in der Keimbahn befindlichen Chromosomen der homöotypischen Teilung größer als manche somatischen Chromosomen, woraus

[1] Es ist dabei gleichgültig, ob je Chromatide ein einziges Chromonema (DARLINGTON) vorhanden ist oder ob jede Chromatide zwei Chromonemen — was das wahrscheinlichste ist — oder vier (NEBEL) enthält. Jedenfalls lassen sich die Feststellungen über das Vorhandensein mehrerer Chromonemen nicht, wie es HERTWIG (1939a) tut, als Beweis für die Existenz polymerer Chromosomen anführen; denn diese Beobachtungen beziehen sich auf „normale" Chromosomen, die nach HERTWIG Terminologie einwertig wären.

wohl zu schließen ist, daß andere Vorgänge als Verdoppelung zumindest mitspielen.

Nach allem bleibt die Annahme physiologisch bedingter Schwankungen der Matrixausbildung die zeitgemäßeste. Dies um so mehr als Aufspaltungen mehrwertiger Chromosomen noch völlig hypothetisch sind. Auch die früher erwähnten wiederholten Halbierungen der Furchungskerne erscheinen bei näherer Betrachtung nur als Sonderfälle, während andere Vorgänge, wie die allmähliche Herabsetzung des Volumens durch ein gewisses Wachstum zwischen den Teilungen, als das allgemeinere Verhalten aufzufassen sind. Allerdings ist das letzte Wort nicht gesprochen: denn es kann ein bestimmter rhythmischer Formwechsel der Chromonemen bzw. ihrer Grundelemente von Veränderungen in der Ausbildung der Matrix überlagert sein, wodurch die wirkliche Sachlage völlig verschleiert werden könnte.

Ohne daß das Chromosomenwachstum zur Zeit befriedigend erklärt werden kann, ist doch die Tatsache also solche in ihrer Bedeutung für das Kernwachstum klar: *das Chromosomenvolumen ist ein wesentlicher Faktor, der das Kernvolumen mitbestimmt.* Bei *Sauromatum* und genauer bei *Rhoeo* ließ sich zeigen, daß in den polyploiden Mitosen nicht nur die Chromosomenzahl erhöht ist, sondern daß auch das Volumen der einzelnen Chromosomen zugenommen hat. Dieser Vorgang ist aber nicht an die innere Polyploidisierung gebunden, sondern tritt auch in älteren diploiden Geweben ein. Bei *Rhoeo* beträgt das Volumenverhältnis der Chromosomen der kleinsten diploiden Kerne in Meristemen und das der Chromosomen der größten diploiden Kerne in Dauergeweben etwa 1 : 4,2. Auch bei *Epidendrum* sind die Chromosomen in Dauergeweben deutlich größer als in Meristemen. Schließlich ist es eine gewohnte Erscheinung, daß Mitosen in Wurzelspitzen, die in den älteren Teilen auftreten, nicht nur im ganzen größer sind, sondern auch größere Chromosomen zeigen als in den jüngeren Teilen.

4. Zusammenfassung der Abschnitte 1—3.

Auf Grund der bisherigen Beobachtungen sind im wesentlichen zweierlei Ursachen des Kernwachstums zu unterscheiden: 1. echtes Wachstum durch Chromatinvermehrung, 2. Vergrößerung oder „Aufblähung" durch Wasseraufnahme. Allerdings ist die im zweiten Fall erfolgende Zunahme der Nukleolarsubstanz und vermutlich von Kernsaftkolloiden auch ein echter Wachstumsvorgang. Aus praktischen Gründen erscheint die Gegenüberstellung aber doch notwendig. Ob sie sich später wird aufrecht erhalten lassen, ist fraglich; denn der Kern bildet eine Einheit, und es ist nicht anzunehmen, daß die Kernsaftbildung ganz unabhängig von den Chromosomen erfolgt. In dieser Hinsicht geben z. B. die Befunde HÖPPNERs an *Fucus*, aus denen zu folgen scheint, daß auch der Kernsaft rhythmischen Wachstumsvorgängen unterliegt, einen gewissen Fingerzeig. Eine wesentliche Schwierigkeit der exakten morphologischen Analyse

besteht darin, daß die Chromosomen bzw. Chromonemen nur verfolgbar sind, wenn sie nukleal sind; wie sie sich im „achromatischen" Zustand verhalten, wissen wir nicht.

Das *echte Kernwachstum* kann auf zwei verschiedenen Vorgängen beruhen: 1. auf Vergrößerung des Chromosomenvolumens, 2. auf Vervielfachung der Chromosomenzahl. Beide können getrennt oder kombiniert auftreten. Bei den Wanzen liegt fast ausschließlich Polyploidisierung ohne Vergrößerung der Chromosomen vor; bei *Rhoeo* wird das Kernwachstum in bestimmten Dauergeweben nur durch Chromosomenvergrößerung, in anderen *auch* durch Polyploidisierung bewirkt. Die Vergrößerung der Chromosomen erreicht allerdings nur mäßige Werte (das bei *Rhoeo* vorhandene Verhältnis von 1 : 4,2 dürfte maximal sein); ein *beträchtliches* echtes Kernwachstum kann daher nur durch Polyploidisierung erfolgen.

5. Phylogenie.

Zu dem ontogenetischen Verhalten gibt es eigenartigerweise anscheinend sehr weitgehende phylogenetische Parallelen. Die Erscheinung der Polyploidie verwandter Arten ist so bekannt, daß sie hier nicht weiter besprochen zu werden braucht. Daß es auch phylogenetische Veränderungen der Chromosomen*größe* gibt, hat neuerdings STRAUB besonders betont (1938, 1940). Sehr auffallend ist das Verhalten bestimmter *Vinca*-Arten (PANNOCCHIA-LAJ). *Vinca minor* hat $2n = 46$, *Vinca maior* $2n = 92$, *Vinca difformis* $2n = 46$ Chromosomen. *Vinca minor* und *maior* besitzen ungefähr gleichgroße Chromosomen, während die Chromosomen von *Vinca difformis* bedeutend größer sind (Abb. 22). Die Volumina des gesamten Chromatins der drei Arten stehen dabei ungefähr im Verhältnis 1 : 2 : 4, wodurch *Vinca difformis* als „kryptopolyploid", d. h. trotz diploider Chromosomenzahl als „achtwertig" erscheint. Ganz ähnliche Verhältnisse hat schon früher MELINOSSI (1935, 1936), von dem auch der Ausdruck „Kryptopolyploidie" stammt, bei *Bunias*-Arten gefunden. So auffallend diese Tatsache an sich ist, so reicht sie doch keineswegs dazu aus, um aus ihr einen Beweis für die Existenz polymerer Chromosomen abzuleiten.

Eine Erscheinung, die sich mit der Vorstellung mehrwertiger Chromosomen schwer vereinen läßt, ist die Verminderung des Chromosomenvolumens in natürlichen Polyploiden (STRAUB 1940, daselbst ältere Literatur). Der Vorgang dürfte an sich nicht selten sein, wenn auch sein exakter Nachweis bisher nur in wenigen Fällen erbracht wurde (am besten ist die hypotetraploide *Bulbine semibarbata* untersucht). In künstlich hergestellten Polyploiden scheint zunächst keine Veränderung des Chromosomenvolumens einzutreten. Doch fand v. WETTSTEIN bei einem experimentell erzeugtem tetraploiden Moos, daß im Lauf der Jahre die Zellgröße zurückging, ohne daß die Chromosomenzahl abnahm, woraus zu schließen ist, daß sich die Chromosomen verkleinert haben. Gleichzeitig wurde die Form fertil. Es scheinen also jene Veränderungen verfolgt worden zu sein,

die das Wesen der natürlichen Polyploiden im Unterschied zu den künstlichen ausmachen. Da eine chromosomale Untersuchung aussteht, so ist dieser Fall in dem hier erörterten Zusammenhang nur mit Vorbehalt aufzunehmen. Jedenfalls aber ist es durch die Untersuchung natürlicher Polyploider wahrscheinlich gemacht, daß Chromosomenverkleinerungen erfolgen (diese ziehen eine geringere Zellgröße nach sich, welche den mechanischen Schwierigkeiten, die sonst aus der Polyploidie erwachsen, entgegenwirken). In polyploidisierten Geweben fehlen derartige Erscheinungen, was funktionell gut verständlich ist.

Die Auffassung, daß Polyploide ihr Chromosomenvolumen herabsetzen, ist allerdings nicht unbestritten. KOSTOFF (1939) legt den Gedanken nahe, daß natürlich Polyploide *deshalb* kleine Chromosomen haben,

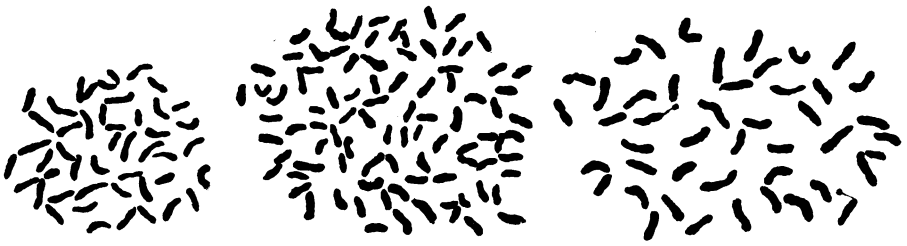


Abb. 22a—c. Äquatorialplatten aus der Wurzelspitze von *Vinca minor* (a), *V. maior* (b) und *V. difformis* (c). 2900fach. (Nach PANNOCCHIA-LAJ.)

weil schon die Eltern kleine Chromosomen hatten und weil eben die aus kleinchromosomigen Formen gebildeten Polyploiden erhaltungsgemäßer sind; also würde die Tatsache, daß natürliche Polyploide kleine Chromosomen haben, nur ein Ergebnis der Selektion sein (der Besitz großer Chromosomen ist der Erhaltung ungünstig, weil die Wahrscheinlichkeit von der Polyvalentbildung in der Meiose größer ist — dies gilt allerdings nur im Hinblick auf die Chromosomen*länge* — und weil in den Äquotorialplatten Raumschwierigkeiten bestehen). — Auch bei dieser Auffassung bleibt aber die Tatsache bestehen, daß es nahe verwandte Arten mit verschieden großen Chromosomen gibt, daß somit das Chromosomenvolumen in der einen oder anderen Richtung veränderlich sein muß. Den endgültigen Beweis, daß eine Veränderung in Richtung der *Verkleinerung* eintritt, kann nur die cytologische Analyse von Fällen bringen, wie einen das oben erwähnte von F. VON WETTSTEIN erzeugte polyploide Moos darstellt.

6. Gewebedifferenzierung.

Im Vergleich zur Polyploidisierung spielt die Veränderung des Chromosomenvolumens und — von besonderen Fällen abgesehen — der Kernsaftbildung für die Gewebedifferenzierung nur eine geringe Rolle. Der wesentliche Unterschied verschiedener Gewebe ist dadurch gegeben, daß manche bis zu ihrer Fertigstellung durch *Teilungswachstum* sich

vergrößern, während bei anderen nach Abschluß des Teilungswachstums eine Periode *innerer Teilung* einsetzt. Diese Verhältnisse lassen sich bei den Wanzen klar erkennen. Epidermis und Nervensystem bleiben dauernd diploid und machen bis zuletzt Zellteilungen durch, die Speicheldrüse differenziert sich unter früheitig ablaufenden Endomitosen. Das Gewebe- und Organwachstum erfolgt in einen Fall durch *Vermehrung der Zellen*, in anderen durch *Zellwachstum*. Übergänge kommen in manchen Geweben vor, indem z. B. im Fettkörper niedrigpolyploide Mitosen ablaufen, also in das Zellwachstum Mitosen eingeschaltet werden. Grundsätzlich gleich verhalten sich andere Insekten und wohl auch andere Tiere (vgl. S. 18)[1].

Für die näher untersuchten tierischen Gewebe ist im allgemeinen das Erreichen einer einheitlichen Polyploidiestufe bezeichnend. So sind bei *Gerris* die Kerne der MALPIGHIschen Gefäße 32- und 64-ploid, wobei anscheinend eine strenge Verteilung dieser Kernklassen auf verschiedene Abschnitte gegeben ist; die Kerne der Muskelzellen sind diploid oder tetraploid, die der Hodensepten regelmäßig 16-ploid usw.; nur der Fettkörper ist aus Zellen verschieden hoher Polyploidiestufen zusammengesetzt. In den pflanzlichen Dauergeweben, die keine besondere Spezialisierung besitzen, sind oft nebeneinander diploide, tetraploide, oktoploide und 16-ploide Zellen vorhanden (Grundgewebe der Knolle und Epidermis der Blattgebilde von *Sauromatum*; nach WINKLERs Angaben verhalten sich offenbar auch die Dauergewebe von *Solanum* in dieser Weise). Für die Epidermis von *Sauromatum* läßt sich allerdings zeigen, daß die Verteilung verschieden hoch polyploider Zellen nicht ganz willkürlich ist, sondern bestimmte Gründe hat. Die Stellen, an welchen Spaltöffnungen entstehen, behalten am längsten ihre mitotische Teilungsfähigkeit; die Schließzellen und ihre Nachbarzellen bleiben auch dauernd diploid. Von diesen meristematischen Inseln aus besteht ein Gefälle derart, daß die Zellen um so früher ihre mitotische Teilungsfähigkeit verlieren, je weiter sie vom Zentrum entfernt liegen. Während die zentralen Zellen sich noch teilen, gehen die äußersten zur inneren Teilung über und machen drei Endomitosen, weiter innenliegende nur zwei Endomitosen und die innersten nur eine Endomitose durch.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der Differenzierung der Trichocyten (Wurzelhaarinitialen) von *Trianea*. Die Trichocyten entstehen dadurch, daß eine von zwei mitotisch entstandenen Tochterzellen des jungen Dermatogens keine weitere Mitosen erfährt, sondern zum inneren Kernwachstum übergeht, während die andere Tochterzelle sich weiter mitotisch teilt. Es ist wahrscheinlich, daß der Trichocytenkern so viele Endomitosen durchmacht, als — abgesehen von zufälligen Störungen — die Schwesterzelle Mitosen erfährt. Sind die ausgewachsenen Trichocyten,

[1] Wahrscheinlich aber nicht alle. So scheint der Aufbau bei Nematoden und Rotatorien wenigstens vorwiegend mittels Zellteilung durchgeführt zu werden.

wie es wahrscheinlich ist, 32-ploid, so müßte jeder von ihnen eine Reihe von 16 diploiden Zellen entsprechen; tatsächlich findet man meist weniger

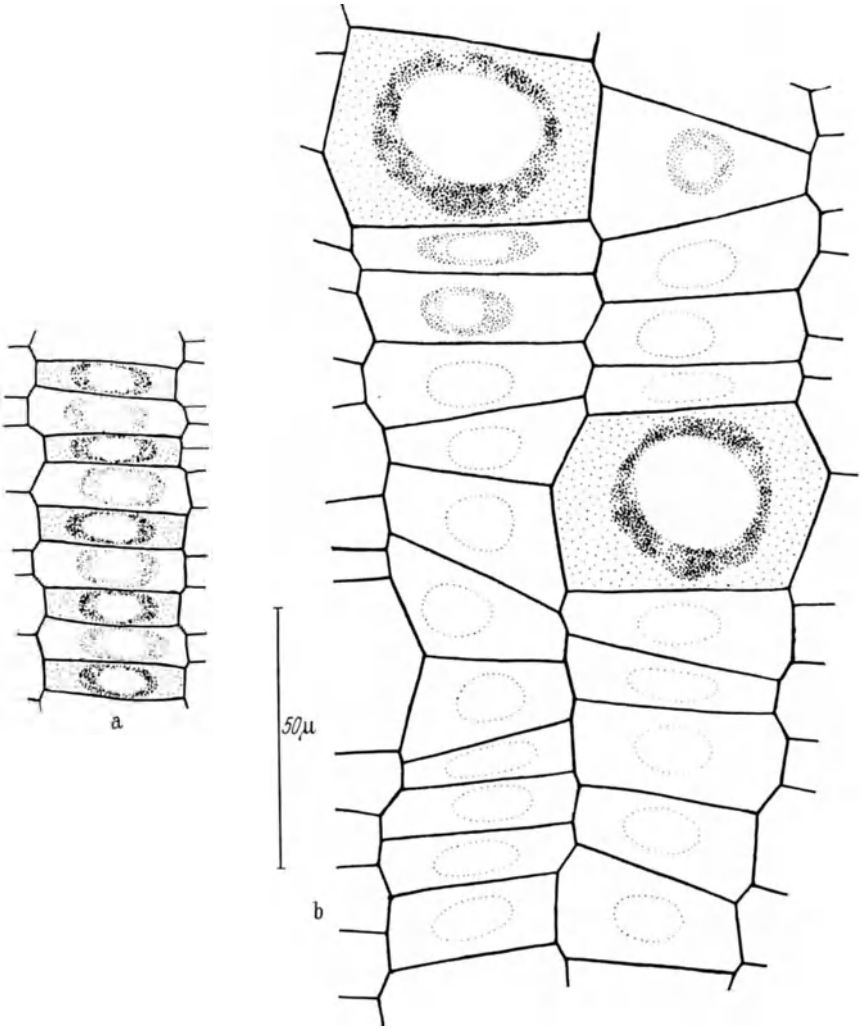


Abb. 23a und b. *Trianea bogotensis*, Ausschnitte aus dem Dermatogen nahe der Wurzelspitze (a) und in größerer Entfernung von derselben (b). In a sind die eben entstandenen Trichocyten an ihrem dichteren Plasma und dem dichteren Kernbau erkennbar; sie sind zunächst kleiner als die in Teilungsaktivität stehenden Schwesterzellen, werden später aber beträchtlich größer (b). Alkohol-Eisessig, Essigkarmin.

diploide Zellen, was auf Unterbleiben der letzten Mitosen, die nie synchron ablaufen, zurückgeführt werden kann (Abb. 23); auch die Einschaltung sekundärer Trichocyten, die sich später entwickeln, kann das erwartete regelmäßige Bild zerstören. Derartige Beziehungen zwischen Mitosen und Endomitosen bestehen vielleicht auch im Fall des Endosperms

von *Arum* (JACOBSEN-PALEY): während die eine Tochterzelle der Endospermanlage endomitotisch zum großen Haustorium heranwächst, teilt sich die andere wiederholt mitotisch. Genauere statistische Untersuchungen könnten hierüber weitere Aufklärung bringen.

Die innere Polyploidisierung bestimmter Gewebe oder Gewebeteile ist ein gesetzmäßiger und für die Gewebedifferenzierung wesentlicher Vorgang. Entwicklungsgeschichtlich bestehen Unterschiede insofern, als die Polyploidisierung erst nach dem Erlöschen der mitotischen Teilungsfähigkeit erfolgt (die meisten Gewebe der Insekten, *Sauromatum*) oder schon früher einsetzen kann (Polysomatie der Wurzelspitzen bei Chenopodiaceen u. a.).

Systematische Untersuchungen über die Verteilung polyploider Gewebe stehen noch aus. Über die Beziehungen, die vielleicht zu bestimmten Funktionen bestehen, läßt sich daher kein abschließendes Urteil fällen. Es scheint aber schon jetzt, daß bei Tieren wie bei Pflanzen die höchsten Polyploidiegrade in Zellen mit gesteigerter trophischer Funktion erreicht werden. Umgekehrt *müssen* solche Zellen nicht polyploid sein; so sind viele pflanzliche Nektarien offenbar aus diploiden Zellen aufgebaut. Es ist also ersichtlich, daß auch bei Organen gleicher Funktion die beiden Typen des Aufbaus — viele kleine diploiden Zellen oder wenige große polyploide — verwirklicht sind.

7. Beziehungen zwischen Kern- und Zellwachstum.

Durch die Tatsache, daß die Kerngröße außer von der Chromosomenzahl auch von der Chromosomengröße und der Kernsaftmenge abhängt, erscheint das Problem der Kernplasmarelation in einem neuen Licht. Eben die Fälle, wo das Plasmavolumen in einem anderen Verhältnis zunimmt, als es nach der Chromosomenzahl zu erwarten wäre, sind durch die Wirksamkeit eines der beiden anderen Faktoren erklärlich. Im einzelnen erscheinen allerdings die Zusammenhänge noch durchaus unsicher. Daß z. B. die mehrmals beobachtete Proportionalität zwischen Plasmavolumen und Kernoberfläche (vgl. dazu ABELE) auf einer in bestimmter Beziehung zur Chromosomenzahl stehenden Vermehrung des Kernsafts beruht, ist wahrscheinlich, aber nicht bewiesen. Die eigenartigen Befunde HÖPPNERs an *Fucus* über scheinbar rhythmisches Wachstum des Kernsafts wurden schon mehrmals erwähnt.

Jedenfalls läßt sich an *Fucus* die andere wichtige Tatsache feststellen, daß das *Zellwachstum rhythmisch ablauft*[1]. Bemerkenswerterweise wachsen die Zellen nicht wie die Kerne nach einer *geometrischen* Verdoppelungsreihe, sondern nach einer *arithmetischen* von der allgemeinen Form $a + a\,x \cdot (n-1)$, wobei a das Grundvolumen und x ein Zunahmefaktor ist, der in verschiedenen Geweben *wechseln kann*; in somatischen ist er gleich $^1/_2$, in generativen gleich 1.

[1] Die diesbezüglichen älteren Angaben ILSE FISCHERs für tierische Gewebe sind nach HÖPPNER nicht völlig klar.

Gesetzmäßige, aber im Einzelfall verschiedene Beziehungen zwischen Kern- und Zellgröße bestehen auch bei Blütenpflanzen. Neuerdings verfolgte TROMBETTA die Entwicklung der Gewebe von den Meristemen bis zum Dauerzustand. Es zeigte sich zunächst die bekannte Erscheinung, daß die Zellvergrößerung infolge von Zellsaftbildung die Kernvergrößerung übertrifft, wodurch eine — oft sehr starke — Verschiebung des Verhältnisses von Kern- zu Zellgröße eintritt. Diese Verschiebung erfolgt aber nicht regellos, sondern streng gesetzmäßig. In manchen Fällen wächst der Kern proportional mit der Zell*oberfläche*, was sich so deuten läßt, daß die Zelloberfläche ein Maß für das Volumen des Cytoplasmas, das ja als dünner Wandbelag entwickelt ist, abgibt; hier würde also die Kernplasmarelation exakt gewahrt bleiben. In anderen Fällen erfolgt nach der meristematischen Entwicklung kein deutliches Kernwachstum, sondern nur Zellwachstum; wieder in anderen Fällen setzt das Kernwachstum erst nach Abschluß der meristematischen Entwicklung ein. So wichtig die Feststellung ist, daß überhaupt bestimmte Beziehungen zwischen Kern- und Zellwachstum auch dann bestehen, wenn die Kernplasmarelation im üblichen Sinn nicht gewahrt bleibt, so ist ein vertieftes Verständnis doch erst von der morphologischen Analyse des Kernbaus erwarten.

Auf dieser Grundlage wären wohl auch weitere Einblicke in die physiologischen Beziehungen zwischen Kern und Plasma zu erreichen. Trotz der Annahme des Primats des Kerns in der Zelle bleiben jene klaren Fälle zu beachten, wo das Plasma das Verhalten des Kerns bestimmt. So wird das verschiedene Aussehen der Tochterkerne der ersten Pollenkornmitose — dichter chromatischer Bau des kleinbleibenden generativen Kerns, lockerer achromatischer Bau des sich vergrößernden vegetativen Kerns — dadurch hervorrufen, daß der generative Kern in eine kleine Menge dichten Plasmas, der vegetative in eine größere Menge stark vakuolisierten Plasmas gelangt; wird diese Anordnung infolge abnormer Lage der Teilungsspindel gestört, so fallen auch die entsprechenden Unterschiede des Kernbaus fort (GEITLER 1935, SAX). Als plasmabedingt erscheinen auch die früher geschilderten Fälle, wo das Fehlen des Wachstums zwischen den Teilungen ein Kleinerwerden der Kerne hervorruft und bei regelmäßiger Halbierung des Plasmavolumens auch das Kernvolumen halbiert wird. Wie manche tierische Furchungsteilungen zeigen, handelt es sich dabei nicht nur um eine Beeinflussung des Kernsafts, sondern auch des Chromosomenvolumens, indem nach der Telophase nur geringes oder im Idealfall kein Wachstum der Chromosomen durch Substanzvermehrung erfolgt.

8. Ausblicke; physiologische Bedeutung; Amitose.

Schon im vorhergehenden Abschnitt und an einigen anderen Stellen wurde auf Probleme hingewiesen, deren Inangriffnahme auf Grund der neuen Erkenntnisse über innere Polyploidisierung und damit zusammenhängender Erscheinungen möglich erscheint. Abschließend wäre hervorzuheben, daß die Beziehung zwischen Kernbau und Funktion in neuer

Beleuchtung zu betrachten wäre. Polyploide Kerne unterscheiden sich von diploiden 1. durch die vermehrte Anzahl der Gene; 2. durch das zuungunsten der Oberfläche abgeänderte Verhältnis von Volumen und Oberfläche (falls nicht Regulationen vorhanden sind, die bei steigender Chromosomenzahl eine Vergrößerung der Oberfläche bewirken, wozu Anzeichen vorhanden sind); 3. dadurch, daß die endomitotische Teilung ein offenbar einfacherer Vorgang als die Mitose ist und eine geringere Umstellung im Zellenleben erfordert, also die spezifischen von der Dauerzelle ausgeübten Funktionen weniger stört.

Die Bedeutung des zuerst angeführten Punkts, auf den OKSALA besonders hinweist, darf allerdings nicht überschätzt werden. Denn die zahlreichen Fälle experimentell hergestellter Polyploider zeigen, daß wenigstens bei geringen Graden der Polyploidie, die aus mechanischen Gründen sich nicht störend auswirken, Gestaltung und Funktion im wesentlichen gleichbleiben. Über das Verhalten, das Hochpolyploide zeigen würden, läßt sich, da es sie als ganze Organismen nicht gibt, natürlich keine Aussage machen. Unterschiede, die sich zwischen Diploiden und Polyploiden zeigen, sind wohl hauptsächlich auf Rechnung des zweiten obengenannten Punktes zu setzen (wobei noch die Kernplasmarelation entsprechend mitspielt).

Die Auffassung von der Endomitose als einen Vorgang, der mit den trophischen Funktionen der Zelle besser als die Mitose vereinbar ist, leitet zur Betrachtung der *Amitose* über, deren Bedeutung im gleichen Sinn von RIES (1937) hervorgehoben wurde. Obwohl bei höheren Pflanzen und Tieren Angaben über Amitosen vielfach als irrig nachgewiesen wurden und daher ein Zweifel an ihrem Vorkommen überhaupt entstanden ist, muß doch ihr Vorhandensein zumindest für bestimmte Gewebeteile höherer Tiere als gesichert gelten (für die Makronuklei der Ciliaten wurde ihr Auftreten nie ernstlich bezweifelt). Schon CLARA (1931) nahm an, daß die Amitose der sichtbare Ausdruck der hypothetischen inneren Verdoppelung, die dem rhythmischen Kernwachstum zugrunde liegen sollte, wäre, und bezeichnete die Amitose im Unterschied zu dieser „Endoschisis" als „Phaenoschisis". Durch den nunmehr erbrachten Nachweis der Endomitose wird die Auffassung nahegelegt, daß *in der Amitose die Trennung der endomitotisch entstandenen Chromosomensätze erfolgt.* Auf welche Weise die Auseinanderordnung der Tochterchromosomen geschieht, ist allerdings vorerst noch völlig dunkel. Denn in den bisher näher analysierten Endomitosen besteht ein wesentliches Kennzeichen des Ablaufs darin, daß die Tochterchromosomen und selbst ihre Abkömmlinge über lange Teilungsfolgen nebeneinander liegen bleiben.

Von besonderer Bedeutung ist das Problem der Amitose im Fall der Ciliaten, wo sie den ausschließlichen Vermehrungsvorgang der Makronuklei darstellt. POLJANSKY hat durch Verfolgung der Entstehung des Makronukleus in den Exkonjuganten von *Bursaria* sehr wahrscheinlich gemacht, daß der Makronukleus auf dem Weg *innerer Teilung polyploid*

wird. Damit stehen die Beobachtungen PIEKARSKIs über die Amitose des Makronukleus von *Colpoda* in Einklang, die zudem zeigen, daß bestimmte geordnete Vorgänge ablaufen, die eine geregelte Trennung gleicher chromatischer Elemente bewirken. Das gleiche Prinzip liegt wohl dem eigenartiger Vorgang zugrunde, der sich z. B. bei *Euplotes* regelmäßig vor jeder Amitose abspielt: zwei anukleale Platten durchwandern den hufeisenförmigen Makronukleus von den Enden gegen die Mitte zu[1]. Auch aus der inneren Struktur allein läßt sich auf Polyploidie schließen. Endlich hat auch die äußerliche vergleichend-morphologische Betrachtung, im besonderen des Makronukleus von *Stentor*-Arten, frühzeitig dazu geführt, den Makronukleus als mehrwertig oder in der Terminologie MAX HARTMANNs als polyenergid zu betrachten (unabhängig von HARTMANN hat auch IVANIĆ die gleiche Meinung ausgesprochen, aber mit wenig glaubwürdigen Gründen belegt). Die Hypothese, daß es „polyenergide" Kerne gibt, hat im übrigen durch die Befunde des rhythmischen Kernwachstums und besonders der inneren Polyploidisierung eine tatsächliche Grundlage erhalten.

Wenn auch im Licht dieser Beobachtungen die Amitose als ein geordneter und gesetzmäßig mit der inneren Polyploidisierung verbundener Vorgang erscheint, so kann diese Auffassung doch keineswegs auf alle Fälle übertragen werden, wo eine Zerteilung eines Kerns in zwei oder auch mehr Stücke vorliegt. Sofern es sich dabei um offensichtlich pathologische Fälle von Fragmentation handelt, ist dies ohne weiteres klar. Derartige Vorgänge können sich aber auch in der normalen Entwicklungsgeschichte langlebiger Zellen abspielen, so regelmäßig in den Internodien der Characeen. Die Internodialzellen wurden hier manchmal als „vielkernig" bezeichnet; tatsächlich enthalten sie aber nur Kernfragmente, die zusammen einem einzigen Kern entsprechen. Bei *Nitella mucronata* läßt sich verfolgen, wie das einzige Chromozentrum des Kerns ungeteilt einem beliebigen Kernfragment zugeteilt wird. Das Chromozentrum vergrößert sich auch nicht wesentlich, und die mäßige Volumzunahme des Kerns, die seinem Zerfall vorhergeht, beruht offensichtlich auf Kernsaftbildung (GEITLER 1940a).

Eine physiologische Wirkung des Kernzerfalls besteht in der Oberflächenvergrößerung und der Verteilungsmöglichkeit der Kernsubstanz auf verschiedene Zellareale. Beides ist auch bei der Amitose der Fall, wenn ihr keine Zellteilung folgt, wie es in den Geweben der höheren Tiere die Regel ist (vgl. dazu die Bemerkungen von RIES 1937 über den Arbeitsrhythmus der Zellen). Die Amitose stellt in dieser Hinsicht wohl

[1] Dies hat schon YOCOM ganz richtig beschrieben; später hat IVANIĆ den Ablauf wieder verkannt und eine abenteuerliche Darstellung eines „Centrosoms" entwickelt, die auf Mißverständnissen beruht (unveröffentlichte Beobachtungen an *Euplotes patella*). Die weitere Auffassung IVANIĆs, daß die Makronuklei degenerierende Kerne wären, wurde schon von verschiedenen Seiten als unbegründet zurückgewiesen.

ein Mittel der Regulierung der Oberflächenwirkung dar, wenn diese durch die Volumzunahme infolge innerer Polyploidisierung beeinträchtigt ist und nicht durch unmittelbare Oberflächenvergrößerung ausgeglichen wird.

9. Beschluß.

Die gewonnenen Einsichten in das Problem des Kernwachstums sind teils deskriptiver Natur, teils werden bereits die wesentlichen Kausalzusammenhänge erkennbar. Ein sicherer Grundstock von Kenntnissen ist vorhanden. Wie in jedem lebendigen Wissenschaftszweig ziehen aber auch hier neue Beantwortungen neue Fragestellungen nach sich. Einige dieser Fragestellungen, die enge Beziehungen zum Problem des Chromosomenbaus und der Zelldifferenzierung, im weiteren Sinn zur Genetik und Entwicklungsphysiologie besitzen, sind schon klar faßbar, andere stehen der zukünftigen Forschung noch völlig offen.

Literaturverzeichnis.

ABELE, K.: Zur Kenntnis der Zell- und Kernteilung in dem primären Meristem. Protoplasma (Berl.) **25** (1936).

BAUER, H.: Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von *Chironomus Thummi*. Z. Zellforsch. **23** (1935).

— Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen. (Untersuchungen an den Riesenchromosomen der Dipteren II.) Zool. Jb., Allg. Zool. **56** (1936).

— Die polyploide Natur der Riesenchromosomen. Naturwiss. **26** (1938).

BELAR, K.: Der Chromosomenbestand der Melandrium-Zwitter. Z. Abstammungslehre **39** (1925).

BERGER, C. A.: Observations on the relation between salivary gland chromosomes and multiples chromosome complexes. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **22** (1936).

— Additional evidence of repeated chromosome division without mitotic activitiy. Amer. Naturalist **71** (1937).

— Multiplication and reduction of somatic chromosome groups as a regular developmental process in the mosquito, *Culex pipiens*. Publ. Carnegie Inst. Washington **1938**, Nr 496.

BOGOJAWLENSKY, K. S.: Über Beziehungen zwischen Struktur und Volumen der somatischen Kerne bei Larven von *Anopheles maculipennis*. Z. Zellforsch. **23** (1935).

BONNEVIE, K.: Chromosomenstudien. Heterotypische Mitose als Reifungscharakter. Nach Untersuchungen an *Nereis limbata, Thalassema mellita* und *Cerebratulus lactus*. Arch. Zellforsch. **2** (1909).

BRIDGES, C. B.: Salivary chromosome maps. J. Hered **26** (1935).

BUCK, J. B.: Growth and development of the salivary gland chromosomes in Sciara. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **23** (1937).

CLARA, M.: Über den Bau der Leber beim Kaninchen und die Regenerationserscheinungen an diesem Gewebe bei experimenteller Phosphorvergiftung. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **26** (1931).

— Über die Aufgaben und Ziele der Anatomie in unserer Zeit. Leipzig: S. Hirzel 1935.

CREW, F. A. E. and P. C. KOLLER: The sex incidence of chiasma frequency and genetic crossing over in the mouse. J. Genet. **26** (1932).

DARLINGTON, C. D.: Recent Advances in Cytology, 2. Aufl. London 1937.
DELLA VALLE, P.: Osservazioni di tetradi in cellule somatiche. Atti Acad. Sci. Fis. Mat. Napoli, IIa s. **13** (1907).
EHRICH, W.: Die polymere Kerngröße als Ausdruck der Krebsanaplasie. Z. Krebsforsch. **44** (1936).
ERDMANN, RHODA: Experimentelle Untersuchungen über Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelten Seeigelei. Arch. Zellforsch. **2** (1908).
ERVIN, C. D.: Polysomaty in *Cucumis melo*. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **25** (1939).
FARMER, I. B., I. E. S. MOORE and C. E. WALKER: Über Ähnlichkeiten zwischen den Zellen maligner Nachbildungen beim Menschen und denen normaler Fortpflanzungsgewebe. Biol. Zbl. **24** (1904).
FISCHER, I.: Über den Wachstumsrhythmus des Follikelepithels der Läuse und Federlinge und seine Beziehungen zum Arbeitsrhythmus der Zelle. Z. Zellforsch. **23** (1935).
FÖYN, B.: Über die Kernverhältnisse der *Foraminifere Myxotheca arenilega* Schaudinn. Arch. Protistenkde **87** (1936).
FREERKSEN, E.: Ein neuer Beweis für das rhythmische Wachstum der Kerne. Z. Zellforsch. **18** (1933).
FROLOWA, SOPHIE: Normale und polyploide Chromosomengarnituren bei einigen *Drosophila*-Arten. Z. Zellforsch. **3** (1926).
— Die Polyploidie einiger Gewebe bei Dipteren. Z. Zellforsch. **8** (1929).
— Development of the giant nuclei of salivary gland type in different organs of *Drosophila* and their comparision with „metabolic" nuclei of larvae and imago. Biol. Ž. (russ.) **7** (1938).
GEITLER, L.: Die Schleifenkerne von *Simulium*. Zool. Jb., Allg. Zool. **54** (1934).
— Beobachtungen über die erste Teilung im Pollenkorn der Angiospermen. Planta (Berl.) **24** (1935).
— Die Analyse des Kernbaus und der Kernteilung der Wasserläufer *Gerris lateralis* und *Gerris lacustris* und die Somadifferenzierung. Z. Zellforsch. **26** (1937).
— Chromosomenbau. Protoplasma-Monogr. **14** (1938a).
— Über das Wachstum von Chromozentrenkernen und zweierlei Heterochromatin bei Blütenpflanzen. Z. Zellforsch. **28** (1938b).
— Über den Bau des Ruhekerns mit besonderer Berücksichtigung der Heteropteren und Dipteren. Biol. Zbl. **58** (1938c).
— Die Entstehung der polyploiden Somakerne der Heteropteren durch Chromosomenteilung ohne Kernteilung. Chromosoma **1** (1939a).
— Das Heterochromatin der Geschlechtschromosomen bei Heteropteren. Chromosoma **1** (1939b).
— Neue Untersuchungen über Bau und Wachstum des Zellkerns in Geweben. Naturwiss. **28** (1940a).
— Neue Ergebnisse und Probleme auf dem Gebiet des Chromosomenbaus. Naturwiss. **28** (1940b).
— Kernwachstum und Kernbau bei zwei Blütenpflanzen. Chromosoma **1** (1940c).
— Die Polyploidie der Dauergewebe höherer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **58** (1940d).
— Temperaturbedingte Ausbildung von Spezialsegmenten an Chromosomenenden. Chromosoma **1** (1940e), im Druck.
GENTSCHEFF, G. and Å. GUSTAFSSON: The double chromosome reproduction in Spinacia and its causes. I—II. Hereditas (Lund) **25** (1939).

GRAFL, INA: Kernwachstum durch Chromosomenvermehrung als regelmäßiger Vorgang bei der pflanzlichen Gewebedifferenzierung. Chromosoma **1** (1939).
— Cytologische Untersuchungen an *Sauromatum guttatum*. Österr. bot. Z. **89** (1940).
GUTTENBERG, H. v.: Cytologische Studien an *Synchytrium*-Gallen. Jb. Bot. **46** (1909).
HARTMANN, M,: Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen. Biol. Zbl. **29** (1909).
— Allgemeine Biologie, 2. Aufl. Jena 1933.
HAY, W. E. and W. C. GEORGE: The somatic chromosomes of *Opossum*. J. Morph. a. Physiol. **47** (1929).
HEITZ, E.: Chromosomenstruktur und Gene. Z. Abstammgslehre **70** (1935).
— u. H. BAUER: Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von *Bibio hortulanus*. Z. Zellforsch. **17** (1933).
HERTWIG, G.: Die Hypothese des Kern- und Chromosomenwachstums durch rhythmische Volumenverdoppelung. Naturforsch. Ges Rostock, III. F. **3** (1930/32).
— Das Befruchtungs- und Vererbungsproblem im Lichte der vergleichend-quantitativen Kernforschung. Verh. anat. Ges. Anat. Anz., Erg.-Heft **75** (1932).
— Die dritte Reifeteilung in der Spermiogenese des Menschen und der Katze. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **33** (1933).
— Die Vielwertigkeit der Speicheldrüsenkerne- und Chromosomen bei *Drosophila melanogaster*. Z. Abstammgslehre **70** (1934).
Der Furchungsprozeß des Mäuseeies, ein Beispiel für die wiederholte Volumenhalbierung polymerer Kerne und Chromosomen durch multiple Sukzedanteilungen. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **45** (1939a).
— Abweichungen von dem Verdoppelungswachstum der Zellkerne und ihre Deutung. Verh. anat. Ges., Anat. Anz., Erg.-Heft **87** (1939b).
HÖPPNER, H.: Die Rhythmik des Wachstum von Kern und Zelle bei *Fucus*. Z. Bot. **34** (1939).
JACHIMSKY, H.: Zur Cytologie der Antipodenkerne. Planta (Berl.) **26** (1937).
JACOBJ, W.: Über das rhythmische Wachstum der Zellen durch Verdoppelung ihres Volumens. Arch. Entw.mechan. **106** (1925).
— Volumetrische Untersuchungen an den Zellkernen des Menschen und das allgemeine Problem der Zellkerngröße. Anat. Anz., Erg.-Heft **72** (1931).
— Die Zellkerngröße beim Menschen. Ein Beitrag zur quantitativen Cytologie. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **38** (1935).
JACOBSEN-PALEY, ROSE: Sur le haustorium et la formation de l'albumen dans l'Arum maculatum. Bull. Soc. bot. Genève **12** (1920).
IVANIĆ, M.: Über die centrosomenähnlichen Gebilde bei der Großkernteilung und die promitotische Kleinkernteilung, nebst Bemerkungen über die Chromosomenverhältnisse bei einem Infusor (*Euplotes patella* EHRBG.). Arch. Protistenkde **66**, 33 (1929).
— Zur Auffassung der sog. bandförmigen Großkerne bei Infusorien; zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der sog. parthenogenetischen und ihnen ähnlichen Reorganisationsprozesse des Kernapparates bei Protozoen. Arch. Protistenkde **66**, 133 (1929).
KING, R. L. and H. W. BEAMS: Somatic synapsis in Chironomus with special reference to the individuality of the chromosomes. J. Morph. a. Physiol. **56** (1934).
KOLLER, P. C.: The internal mechanics of the chromosomes. IV. Pairing and coiling in salivary gland nuclei in *Drosophila*. Proc. roy Soc. Lond., Ser. B **1935**, 810.

KOLTZOFF, N. K.: The structure of the chromosomes in the salivary glands of *Drosophila*. Science (N.Y.) **80** (1934).
KOSTOFF, D.: Evolutionary significance of chromosome length and chromosom number in plants. Biodynamica **1939**, Nr 51.
KOSTOFF, D. and H. KENDALL: Studies on plant tumors and polyploidy produced by Bacteria and other agents. Arch. Mikrobiol. **4** (1933).
LANGLET, O.: Zur Kenntnis der polysomatischen Zellkerne im Wurzelmeristem. Sv. bot. Tidskr. **21** (1927).
LEVAN, A.: The effect of colchicine on root mitosis in *Allium*. Hereditas (Lund) **24** (1938).
— Cytological phenomena connected with the root swelling by growth substances. Hereditas (Lund) **25** (1939).
LINDSCHAU, M.: Beiträge zur Cytologie der Bromeliaceen. Planta (Berl.) **20** (1933).
LITARDIÈRE, M. R. DE: Les anomalies de la caryocinèse somatique chez la *Spinacia oleracea* L. Rev. gén. Bot. **35** (1923).
— Sur l'existence de figures didiploides dans le méristème radiculaire du *Cannabis sativa* L. Cellule **35** (1925).
LORBEER, G.: Geschlechtsunterschiede im Chromosomensatz und in der Zellgröße bei *Sphaerocarpus Donellii*. Z. Bot. **23** (1930).
LORZ, A.: Cytological investigations on five Chenopodiaceous genera with special emphasis on chromosome morphology and somatic doubling in *Spinacia*. Cytologia **8** (1937).
LUDFORD, R. I.: Chromosome formation without spindle development in cancer cells and its significance. 9. Sci. Rep. Imp. Canc. Res. Fd. 1930.
MELINOSSI, R.: Cariologia del genere Bunias (Cruciferae) con speciale riguardo al connetto della criptopoliploidia. Nuovo giorn. bot. ital., N. s. **42** (1935).
— Sulla criptopoliploidia. Monit. zool. ital. **47** (1936).
METZ, C. W.: The visible organization of the giant salivary gland chromosomes in Diptera. Amer. Naturalist **73** (1939).
MIDUNO, T.: Chromosomenstudien an Orchidaceen. I. Mixoploidie bei *Cephalanthera* und *Epipactis*. Cytologia **8** (1937).
MILOWIDOW, P. F.: Über den Gehalt der hyperchromatischen somatischen Zellkerne an Thymonukleinsäure. Planta (Berl.) **25** (1936).
MONSCHAU, M.: Untersuchungen über das Kernwachstum bei Pflanzen. Protoplasma (Berl.) **9** (1930).
NĚMEC, B.: Studien über die Regeneration. Berlin 1905.
OKSALA, T.: Über Tetraploidie der Binde- und Fettgewebe bei den Odonaten. Hereditas (Lund) **25** (1939).
PAINTER, TH. S.: A new method for the study of chromosome rearrangements and the plotting of chromosome maps. Science (N.Y.) **1933**.
— On the synthesis of cleavage chromosomes. Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. **26** (1940).
— and A. B. GRIFFEN: The structure and the development of the salivary gland chromosomes of *Simulium*. Genetics **22** (1937).
— and ELIZABETH C. REINDORP: Endomitosis in the nurse cells of the ovary of *Drosophila melanogaster*. Chromosoma **1** (1939).
PANNOCCHIA-LAJ, FERNANDA: Poliploidia e criptopoliploidia. Osservazioni sul genere Vinca (Apocynaceae). Arch. ital. Anat. **41** (1939).
PIEKARSKI, G.: Cytologische Untersuchungen an einem normalen und einem Micronucleus-losen Stamm von *Colpoda steini* Maupas. Arch. Protistenkde **92** (1938).
POLJANSKY, G.: Geschlechtsprozesse bei *Bursaria truncatella*. Arch. Protistenkde **81** (1933).

POPOFF, M.: Über das Vorhandensein von Tetrachromosomen in den Leberzellen von *Paludina vivipara*. Biol. Zbl. **28** (1908).
RIES, E.: Entwicklungs- und Differenzierungsperioden im Leben der Zelle. Naturwiss. **25** (1937).
— Die Bedeutung spezifischer Mitosegifte für allgemeinere biologische Probleme. Naturwiss. **27** (1939).
— Wann erlischt die mitotische Vermehrungsfähigkeit der Gewebe? Z. mikrosk.-anat. Forsch. **43** (1938).
ROSENBERG, O.: Über die Invidualität der Chromosomen im Pflanzenreich. Flora (Jena) **93** (1904).
SAX, K.: The effect of temperature on nuclear differentiation in microspore development J. Arnold Arbor. **16** (1935).
SCHRADER, F.: Notes on the mitotic behavior of long chromosomes. Cytologia **6** (1935).
SCHULZE, K. L.: Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*. Arch. Protistenkde **92** (1939).
SPÜHLER, O.: Genitalzyklus und Spermiogenese des Mausmaki *(Microcebus murinus)*. Z. Zellforsch. **23** (1935).
STEIN, EMMY: Die Doppelchromosomen im Blütenbezirk der durch Radiumbestrahlung erzeugten Mutante „crancroidea" von *Antirrhinum majus*. (Somatische Chromosomenreduktion). Z. Abstammgslehre **72** (1936).
STRAUB, J.: Die Cytologie einiger Bulbine-Arten. Ber. dtsch. bot. Ges. **56** (1938).
— Chromosomenuntersuchungen an polyploiden Blütenpflanzen. I. Die Chromatinmasse bei künstlich ausgelösten Autopolyploiden. Ber. dtsch. bot. Ges. **57** (1940).
TAHARA, M.: The gametophytes, fertilization and proembryo of *Sciadopitys verticillata*. Sci. Rep. Tôhoku Univ. Sendai 4. s. **15** (1940).
TROMBETTA, VIVIAN V.: The cytonuclear ratio in developping plant cells. Amer. J. Bot. **26** (1939).
TUSCHNJAKOWA, M.: Untersuchungen über die Kernbeschaffenheit einiger diözischer Pflanzen. Planta (Berl.) **7** (1929).
WASSERMANN, F.: Zur Analyse der mitotischen Kern- und Zellteilung. Z. Anat. **80** (1926).
WERMEL, E. M. u. W. W. PORTUGALOW: Über den Nachweis des rhythmischen Zellenwachstums. Z. Zellforsch. **22** (1935).
— u. L. W. SCHERSCHULSKAJA: Über proportionales (rhythmisches) Zellenwachstum. Z. Zellforsch. **20** (1934).
WHITE, M. J. D.: Eine neue Form von Tetraploidie nach Röntgenbestrahlung. Naturwiss. **23** (1935a).
— The effect of X-rays on mitosis in the spermatogonial divisions of *Locusta migratoria*. Proc. roy. Soc. Lond. Ser. B **119** (1935b).
WETTSTEIN, F. v.: Experimentelle Untersuchungen zum Artbildungsproblem I. Z. Abstammgslehre **74** (1937).
WINGE, O.: Untersuchungen über die Natur maligner Tumoren. I. (Crowngall der Zuckerrübe). Z. Zellforsch. **6** (1928).
— II. Teerkarzinome bei Mäusen. Z. Zellforsch. **6** (1930).
WINKLER, H.: Über die experimentelle Erzeugung von Pflanzen mit abweichenden Chromosomenzahlen. Z. Bot. **8** (1916).
WULFF, H. D.: Die Polysomatie der Chenopodiaceen. Planta (Berl.) **26** (1936).
YAMPOLSKY, C.: The cytology of the ovarial trichomes of *Mercurialis annua*. Cytologia **8** (1937).
YOCOM, H. B.: The neuromotor apparatus of *Euplotes patella*. Univ. California Publ. Tool. **18** (1918).

Phänogenetik der Kaninchenfärbung.

Von **Rolf Danneel**, z. Z. Berlin-Dahlem.

[Aus dem Zoologischen Institut der Universität Königsberg (Pr).]

Mit 22 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 55
1. Die Entstehung der Haare und ihres Pigmentes 56
2. Die Genetik der Farbrassen des Kaninchens 59
3. Die temperaturabhängige Färbung der Russenkaninchen 61
4. Die kritische Hauttemperatur 62
5. Die Aufteilung des Pigmentierungsvorganges in zwei Phasen (Unterkühlung und Pigmentbildung) 63
6. Die Pigmentbildung (Reaktion III) und ihre experimentelle Abtrennung von der Unterkühlung (Reaktion II) 64
7. Der Einfluß der Erbfaktoren A, a^n und a auf den Ablauf der Unterkühlungsphase (Reaktion II) 65
8. Der Zusammenhang zwischen den Reaktionen II und III 66
9. Reaktion II als Phase der Fermentbildung 66
10. Die Geschwindigkeit der Fermentbildung bei A, a^n und a-Tieren. 68
11. Das Ferment als intrazellulär gebildeter Genwirkstoff 70
12. Die Färbung des Russenkaninchens 71
13. Die röntgenempfindliche Teilphase der Pigmentbildung (Reaktion I) und ihr Zusammenhang mit der Fermentbildung (Reaktion II) . 75
14. Reaktion I als Phase der Lipochondrienbildung 77
15. Die Abhängigkeit der Lipochondrienbildung von den Scheckungsfaktoren S/s, K/k und X/x 81
16. Der Stand der Untersuchungen. Erörterung der Ergebnisse . . . 82
Literaturverzeichnis 84

Einleitung.

Die Bildung eines Erbmerkmales geht, wie diejenige des ganzen Organismus, schrittweise vor sich. Jede einzelne Phase des Entwicklungsvorganges vollzieht sich gemäß den gerade wirksamen inneren und äußeren Bedingungen und führt durch ihren Ablauf den Ausgangszustand für die weitere Differenzierung herbei.

Darüber, wie die Zelle einen Entwicklungsanstoß beantwortet, entscheidet ihr Erbgut. Dabei werden zu bestimmter Zeit jeweils bestimmte Einzelgene wirksam, d. h. wir beobachten ganz eindeutige Merkmals-

änderungen, wenn bei sonst gleichbleibendem Erbanlagenbestande ein Erbfaktor durch einen anderen ersetzt wird. Man kann also versuchen, aus dem Netz der ineinandergreifenden, an der Merkmalsbildung beteiligten Reaktionen eine einzelne Kette herauszulösen und zu ermitteln, wann und wie sich hier die Wirkung der beteiligten Gene äußert. Eine erschöpfende Antwort auf die Frage nach dem Angriffspunkt und der Wirkungsweise der Erbfaktoren ist von solchen Einzeluntersuchungen allerdings nicht zu erwarten, weil an allen Entwicklungsvorgängen viele Gene mehr oder weniger stark beteiligt sind. Erst die Kombination zahlreicher Beobachtungen kann das Zusammenspiel, die Wirkung und vielleicht die Natur der Gene dem Verständnis näher bringen.

Vorläufig sind wir von diesem Ziele noch weit entfernt; doch konnten in den letzten Jahren mehrfach erfolgreiche phänogenetische Untersuchungen an Tieren und Pflanzen durchgeführt werden, die uns in vielen Fällen einen Einblick in die Entwicklungsphysiologie genetisch bedingter Merkmale vermittelt haben, wie etwa in diejenige der Flügelzeichnung bei Schmetterlingen (KÜHN und v. ENGELHARDT 1933, KÜHN und HENKE 1936).

Als besonders zugänglich für die weitere Analyse erwiesen sich Fälle, in denen unter der Wirkung eines Erbfaktors ein bestimmter Stoff entstand, der bei Anwesenheit eines anderen, allelen Genes in geringerer Menge oder gar nicht auftrat und der sich auf chemischem Wege oder im Tierversuch nachweisen ließ. Diese Voraussetzungen sind erst bei sehr wenigen Objekten aus dem Tierreich in ausreichendem Maße erfüllt, so für die Augenfarbstoffe der Mehlmotte (KÜHN und Mitarbeiter) und der Taufliege (BEADLE, EPHRUSSI u. a.), für das Verpuppungshormon der Fliegen (HADORN) und die Haarfarbstoffe der Nagetiere, von denen hier berichtet werden soll[1].

1. Die Entstehung der Haare und ihres Pigmentes.

Das Haar entsteht bei Säugetieren von der „Haarmatrix" aus, die ihrerseits den Boden eines in das Corium eingesenkten Epidermiszapfens, des „Haarfollikels", bildet (Abb. 1). Die Matrixzellen sitzen wie eine Kappe auf einer bindegewebigen Papille und liefern durch fortgesetzte Teilung (Proliferation) die am Aufbau des Haares und seiner Scheiden beteiligten Schichten, die, wie Abb. 2 zeigt, von verschiedenen Teilen der Matrix abstammen. Während die innere Haarscheide nach einiger Zeit aufhört

[1] Die Ergebnisse der Insektenarbeiten sind an dieser Stelle erst kürzlich besprochen worden (PLAGGE 1939). Die Untersuchungen an höheren Pflanzen stecken noch in den Anfängen (MELCHERS 1939, VON WETTSTEIN und PIRSCHLE 1938, PIRSCHLE 1940), dagegen haben neuerdings KUHN und MOEVUS (1940) bei *Chlamydomonas* Genfermente nachgewiesen und ihre Wirkung näher beschrieben.

zu wachsen und in der Haut zurückbleibt, bricht das eigentliche, aus Mark, Rinde und Cuticula bestehende Haar nach außen durch (Abb. 3).

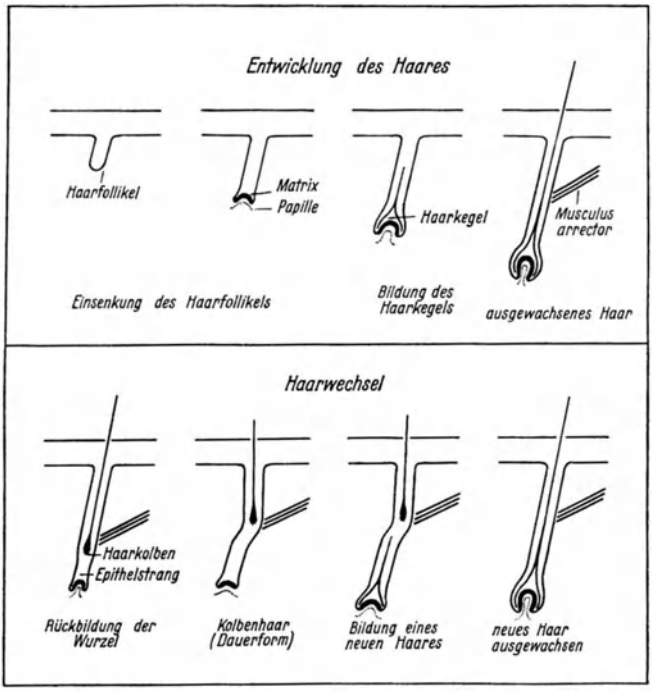


Abb. 1. Haarentwicklung und Haarwechsel beim Kaninchen (aus SCHWANITZ, Zeichn. SCHAUMANN).

Später löst es sich mit seinem unteren Ende von der Matrix ab, bleibt aber durch Reste der Haarscheide, den „Epithelstrang" mit ihr verbunden.

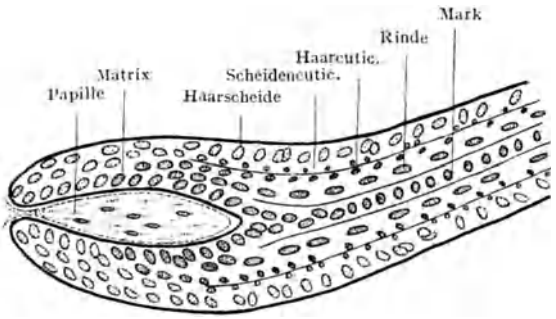


Abb. 2. Wurzel eines jungen weißen Haares (etwas schematisiert). Ursprung und räumliche Anordnung der Haarschichten (n. DANNEEL 1931).

Dieses „Kolbenhaar" ist die Ruhe- und Dauerform des Haares bei Nagetieren (DANNEEL 1932, SCHWANITZ 1938).

Der *Haarwechsel* erfolgt nach SCHWANITZ beim Kaninchen zuerst in kürzeren Abständen, später nur noch einmal im Jahre und beginnt mit einer Reaktivierung der ruhenden Matrix, aus der nun genau wie beim ersten Male ein neues Haar hervorgeht (Abb. 1, untere Hälfte). Das alte Haar, das sich inzwischen gelockert hat, fällt aus oder wird von dem nachdrängenden jungen Haare herausgestoßen

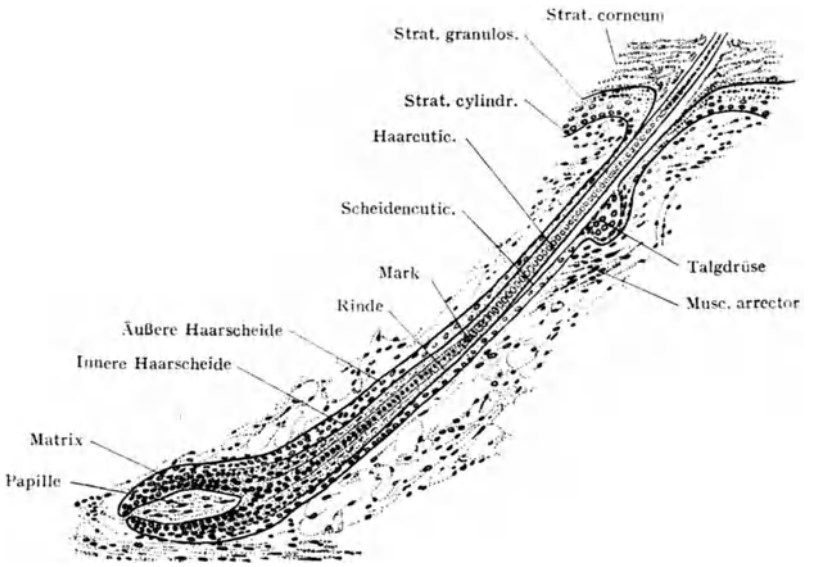


Abb. 3. Junges, die Epidermis durchstoßendes Haar einer weißen Ratte (n. DANNEEL 1931).

(Abb. 4). Durch Kahlzupfung kann man an jeder beliebigen Körperstelle auch außerhalb der Mauserzeit einen örtlichen Haarwechsel hervorrufen.

Das *Haarpigment*, auf dem ja die Fellfärbung beruht, entsteht ausschließlich in denjenigen Matrixzellen, die das Mark und die Rinde des Haares liefern, und auf diese beiden Schichten bleibt die Pigmentierung nachher auch beschränkt. Wir unterscheiden beim Kaninchen drei *Haarfarbstoffe*, einen schwarzen, einen braunen und einen gelben. An der Farbe, Korngröße, Dichte und Verteilung des Pigmentes kann man unter dem Mikroskop beinahe jedes Haar als von einer bestimmten Farbrasse stammend erkennen (DANNEEL 1934). Die schwarzen Rassen, mit denen wir es hier fast ausschließlich zu tun haben, besitzen nur schwarzes Pigment von mittlerer Größe, aber verschiedener Lagedichte. Über die *chemische Zusammensetzung der Pigmente* wissen wir wenig; die letzten Arbeiten hierüber stammen von NEUMANN (1937), EINSELE (1937) und SERRA (1939).

2. Die Genetik der Farbrassen des Kaninchens.

Ein Kaninchen kann sich nur dann voll ausfärben, wenn es wenigstens von einem Elter den Erbfaktor A mitbekommen hat. Tiere, die kein A, sondern zweimal das Gen a besitzen (aa), bleiben weiß und haben

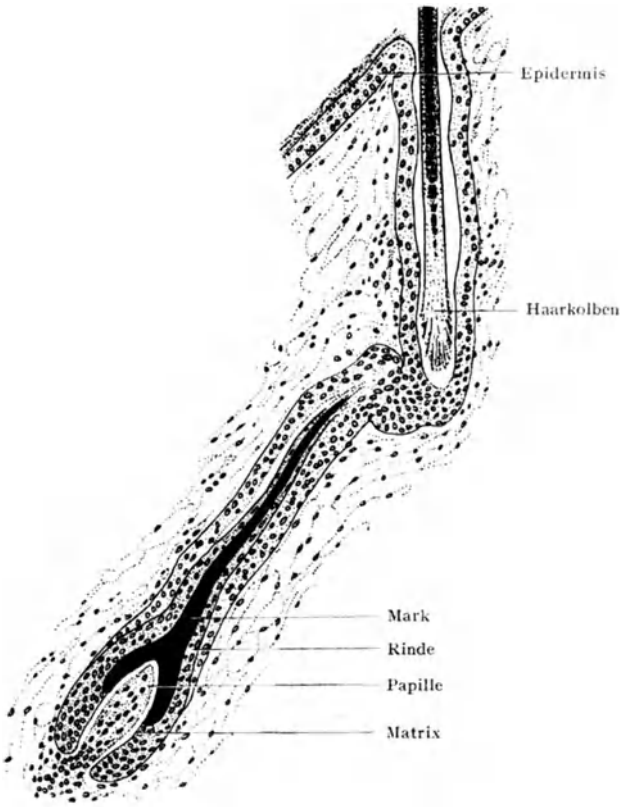


Abb. 4. Ersatz eines alten Haares durch ein neues beim Alaskakaninchen (nach einem Originalpräparat von SCHWANITZ).

rote, d. h. unpigmentierte Augen (Albinos). Färbung (A) dominiert über Nichtfärbung (a); mischerbige Aa-Tiere lassen sich daher von reinerbigen AA-Tieren gleicher Farbrasse äußerlich nicht unterscheiden. A und a sind die Endglieder einer ganzen Reihe von allelen Erbfaktoren (s. u.), die den Ausfärbungsgrad der Kaninchen bestimmen und die wir *Grundfaktoren* für Fellfärbung nennen.

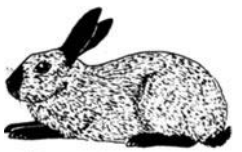
Darüber, welche Farbe entsteht, bestimmen mehrere Modifikationsgene, die mit den Buchstaben B, C, D... bzw. b, c, d... bezeichnet werden, wobei wiederum B Dominanz über b, C über c und D über d bewirkt.

Die möglichen Kombinationen dieser *Farbfaktoren* mit A führen zu acht am ganzen Körper ausgefärbten Rassen[1]:

ABCD	schwarz	Alaska
ABCd	blau	Blauwiener
ABcD	braun	Havanna
AbCD	gelb	Thüringer
ABcd	braun-blau	Feh
AbCd	gelb-blau	Schildplatt
AbcD	gelb-braun	Orange
Abcd	gelb-braun-blau . . .	Sandfarben

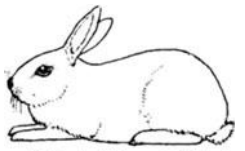
ABCDg (Alaska)

a^{chi}BCDg (Schwarzchinchilla)



a^{m}BCDg (Schwarzmarder)

a^{n}BCDg (Schwarzrusse)



aBCDg („Schwarz"albino)

Abb. 5. Das Alaskakaninchen und die vier durch Mutation des Erbfaktors A entstandenen Rassen der Schwarzserie.

Zu den bisher besprochenen Genen gesellt sich endlich der Wildfarbigkeits- oder *Agutifaktor* G. Wildfarbige A-Rassen besitzen, wie unser Wildkaninchen (ABCDG)[2] in den Deck- und Wollhaaren je eine gelbe Querbinde und haben im Gegensatz zu den einfarbigen g-Tieren einen weißen Bauch.

An die Stelle von A können, wie erwähnt, außer a noch andere allele Erbfaktoren treten, nämlich der Chinchillafaktor a^{chi}, der Marderfaktor a^{m} und der Russenfaktor a^{n}. Die ganze Reihe lautet nach abnehmender Dominanz der Färbung geordnet: A—a^{chi}—a^{m}—a^{n}—a. Chinchillas sind am Körper heller als die entsprechenden A-Tiere, Marder noch heller, Russen ganz weiß (Abb. 5). Die Körperspitzen (Akra) dagegen, d. h. Ohren, Nase, Pfoten und Schwanz färben sich bei allen drei Rassen voll aus; der Schwarzrusse (a^{n}BCDg) ist also weiß mit schwarzen Akra. Gelber Farbstoff kann überhaupt nur bei Anwesenheit von A entstehen; Gelbchinchillas, Gelbmarder und Gelbrussen sind daher auch an den Körperspitzen fast ungefärbt, und bei den Wildchinchillas, Wildmardern und Wildrussen findet man eine weiße an Stelle der gelben Querbinde im Haar.

Parallel zu der Abnahme des Haarpigments in dieser Allelenreihe geht eine Aufhellung der Iris (NACHTSHEIM 1933); die Russenkaninchen haben bereits rote Augen wie die Albinos.

[1] Bei reinerbigen Genotypen genügt die Angabe der halben Erbformel, da die andere Hälfte gleich lautet.

[2] Im anglo-amerikanischen Schrifttum findet man statt ABCDG die Buchstaben CEBDA; eine Einigung über die Bezeichnung konnte bisher nicht erzielt werden.

3. Die temperaturabhängige Färbung der Russenkaninchen.

Die Russenkaninchen (Abb. 6a) sind schon lange bekannt und werden als reinerbige Schwarzrussen $\left(\frac{a^n BCDg}{a^n BCDg}\right)$ vielerorts gezüchtet; aber erst im Jahre 1915 entdeckte der Kinderarzt W. SCHULTZ in Allenstein, daß die *Färbung der Russenkaninchen veränderlich ist.* Er beobachtete anläßlich eines operativen Eingriffes, wie an einer enthaarten, vorher weißen Körperstelle des Versuchstieres schwarze Haare nachwuchsen. Der Versuch ließ sich beliebig wiederholen und 1920 erkannte SCHULTZ, daß die Pigmentbildung durch Kälte ausgelöst wird, und daß die Körperspitzen sich beim Russenkaninchen deshalb ausfärben, weil diese Stellen der im Vergleich zur Körperwärme relativ niedrigen Außentemperatur besonders ausgesetzt sind. Durch Enthaaren und nachfolgendes Kühlhalten läßt sich nämlich jeder weiße Hautbezirk zur Bildung dunkler Haare veranlassen (Abb. 6 b). Dabei entsteht immer dasjenige Pigment, das der übrigen Erbformel entspricht. Umgekehrt erhielt SCHULTZ nach Einhüllung, also durch Warmhalten, an den Akra weiße statt gefärbter Haare (Abb. 6c). *Die Pigmentbildung bei Russenkaninchen ist also temperaturmodifikabel,* wie etwa die Bildung des Blütenfarbstoffs der bekannten chinesischen Primel. *Bei tiefer Temperatur verhalten sich die Haarbildungszellen der Russenkaninchen wie A-Zellen, bei hoher wie a-Zellen (Phänokopie).*

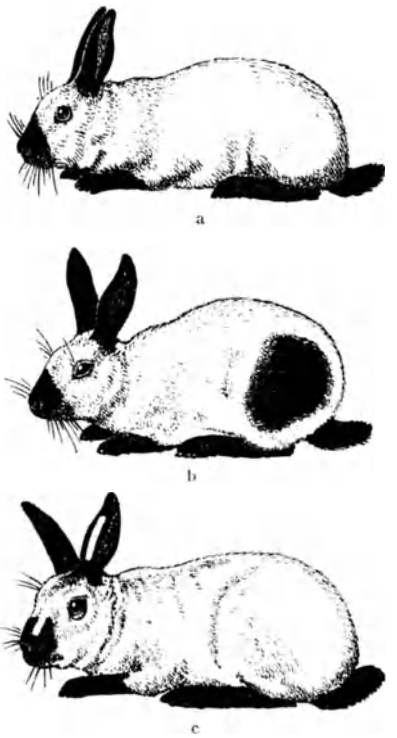


Abb. 6 a—c. Schwarzrussenkaninchen. b an der linken Körperseite kahlgezupft und während des Nachwachsens der Haare kühlgehalten, c am linken Ohr und auf der Nase kahlgezupft und danach warmgehalten (Zeichn. FREIBERG).

Weitere Untersuchungen über die „Kälteschwärzung" der Russenkaninchen wurden möglich, als es SCHULTZ (1928, 1930) gelang, *überlebende Hautexplantate aus weißen Körperpartien von Russenkaninchen zur Pigmentbildung zu veranlassen.* Er entnahm dazu Rückenhaut von neugeborenen oder ganz jungen, frisch getöteten Tieren, breitete sie am Boden einer PETRI-Schale so aus, daß die Luft Zutritt zu den Haarwurzeln hatte, umgab das Präparat mit feuchter Watte und deckte die

Schale zu. Nach einigen Stunden sah er bei solchen Versuchen (von der nach oben gekehrten Hautunterseite her), wie sich die Haarwurzeln schwärzten (Abb. 7). Die Melaninbildung begann bei 30° schon nach etwa einer Stunde, bei Zimmertemperatur wesentlich später. Die Kälteschwärzung der Explantate erfolgte aber ebenso wie diejenige lebender Tiere nur zur Zeit des Haarwachstums; in den Wurzeln ausgewachsener Haare entsteht kein Pigment. Oberhalb von 37° bildete sich auch in den Haarwurzeln junger Tiere kein Haarfarbstoff mehr.

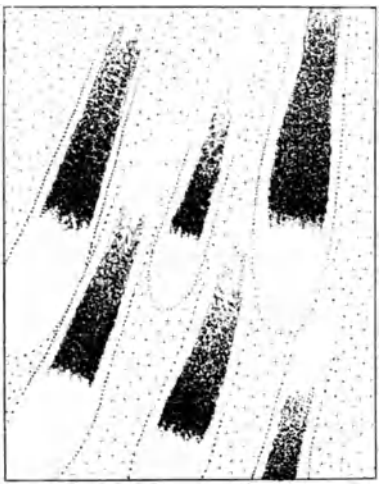


Abb. 7. Explantatschwärzung. Pigmentierte Haarwurzeln von der Hautunterseite her gesehen(etwas schematisiert).

Ähnlich wie Hautexplantate lassen sich auch die Augen von jungen Russenkaninchen in vitro ausfärben. SCHULTZ (1927, 1929) erhielt bei Versuchen dieser Art eine deutliche Pigmentierung der Iris und eine schwache Anfärbung der Retina, hat seine Beobachtungen jedoch bisher nicht weiter verfolgt.

4. Die kritische Hauttemperatur.

Die Beobachtung, daß das Russenkaninchen in der Wärme weißes, in der Kälte aber schwarzes Haar bildet, lenkte die Aufmerksamkeit auf die Frage nach der *Umschlagtemperatur*. Diese Frage war indessen zunächst nicht leicht zu beantworten; die *„kritische Außentemperatur"* ist nämlich, wie ILJIN (1926) nachwies, für verschiedene Körperregionen nicht gleich. Aber auch für dieselbe Körperregion fand man verschiedene Werte; so betrug die kritische Außentemperatur für die Flankengegend nach Beobachtungen von ILJIN, KAUFMANN, LENZ u. a. bei sächsischen Tieren etwa 20°, bei polnischen 10° und bei Moskauer Tieren sogar nur wenig über 0°. Tiere aus Mitteldeutschland behielten zwar in Moskau die Schwelle von 20° bei, ihre Nachkommen beantworteten aber erst erheblich niedrigere Außentemperaturen mit Pigmentbildung. SCHULTZ (1929) und ILJIN (1931) konnten ferner zeigen, daß Sympathicusdurchtrennung die Temperaturschwelle herabsetzt, während Thyroxinfütterung sie hebt. Aus allen diesen Beobachtungen geht klar hervor, daß *die kritische Außentemperatur keine konstante Größe ist, sondern vom Wärmeregulierungsvermögen abhängt.* Wesentlich ist also nicht die Außentemperatur, sondern, wie ENGELSMEIER (1935), ein Schüler O. KOEHLERS, nachgewiesen hat, *die kritische Hauttemperatur.* Er bestimmte durch elektrothermische Messungen am lebenden Tier diejenige höchste Hauttemperatur, bei der gerade eben noch Pigment entstand, und fand *für alle Körperregionen und*

unter allen Bedingungen dieselben Werte, nämlich 33° bei $a^n a^n$-Schwarzrussen und 30—31° bei $a^n a$-Schwarzrussen.

Wie man sieht, ist die Dominanz der Russenfärbung unvollständig: Bastarde zwischen Schwarzrussen und Albinos sehen zwar ebenso aus wie reinerbige Schwarzrussen, verhalten sich aber hinsichtlich der kritischen Temperatur anders als diese.

5. Die Aufteilung des Pigmentierungsvorganges in zwei Phasen (Unterkühlung und Pigmentbildung).

ENGELSMEIER versuchte nun die kritische Temperatur auch an *Hautexplantaten* zu ermitteln. Die Messungen, die in eichbaren Wasserthermostaten vorgenommen wurden, lieferten keine exakten Werte, wiesen aber (s. Tab. 1) *für $a^n a^n$-Schwarzrussen eine höhere Umschlagstemperatur nach als für $a^n a$-Schwarzrussen, für Rückenhaut eine höhere als für Bauchhaut und für Schwarzrussen eine höhere als für Blaurussen:*

Tabelle 1. Von n Hautexplantaten pigmentierten sich bei 33, 35 und 38°:

n		33°		35°		38°	
			%		%		%
12 $a^n a^n$-Schwarzrussen	Rücken	12	100	10	83,5	5	41,6
	Bauch	12	100	7	58,3	1	8,3
18 $a^n a$ - Schwarzrussen	Rücken	17	95	3	16,7	0	0
	Bauch	17	95	3	16,7	0	0
2 $a^n a^n$-Blaurussen	Rücken	2	100	0	0	0	0
	Bauch	1	50	0	0	0	0
3 $a^n a$ - Blaurussen	Rücken	3	100	0	0	0	0
	Bauch	1	33,3	0	0	0	0

Bei den $a^n a$-Schwarzrussen stimmten die Ergebnisse, wie die Tabelle erkennen läßt, untereinander auffallend schlecht überein. Hier mußte also irgendeine unbeachtet gebliebene Störung eingetreten sein. Als solche kam eine *Vorunterkühlung* im Stall oder bei der Hautentnahme in Frage, denn wir wissen aus Erfahrung, daß junge Russenkaninchen, die im warmen Nest völlig weiß bleiben, sehr bald Pigment bilden, wenn sie das Nest verlassen oder herausgenommen werden. ENGELSMEIER bediente sich daher bei seinen weiteren Untersuchungen einer verbesserten Technik, die später auch von uns beibehalten wurde: Die Jungtiere kamen noch nestwarm in einen Arbeitsthermostaten und wurden dort bei 37° getötet; Stücke der vom Unterhautgewebe befreiten Haut des Rückens oder Bauches wurden dann verschieden lange unterkühlt und anschließend zur Pigmentbildung in den Thermostaten zurückgebracht[1].

[1] Ein Kontrollstück blieb jeweils von Anfang an, d. h. ohne vorherige Unterkühlung bei 37° liegen, einer Temperatur also, die einige Grade oberhalb der kritischen liegt; eine trotzdem eintretende Pigmentierung erwies dann, daß das verwendete Tier vorunterkühlt, d. h. für Versuche unbrauchbar war.

Bei Versuchen dieser Art stellte ENGELSMEIER fest, wie gleichzeitig auch SCHULTZ (1932) entdeckte, daß *der Vorgang der Pigmentbildung selbst nicht an Temperaturen unter 34° gebunden ist, sondern auch bei 37° und mehr stattfindet*[1], *daß er aber überhaupt nur dann eintritt, wenn eine ausreichende Unterkühlung unter 34° vorangegangen ist.*

Bei der Färbung des Russenhaares folgen also mindestens zwei Reaktionen aufeinander. Vor der eigentlichen „Pigmentbildung", die bei Russenkaninchen, genau wie bei den A-Rassen, auch bei höherer Temperatur eintreten kann, liegt eine andere Phase, die „Unterkühlung", die von a^n gegenüber A so verändert wird, daß sie nur noch unterhalb von 34° vor sich geht.

Die Unterkühlungstemperatur ist nach Beobachtungen ENGELSMEIERs für den Erfolg gleichgültig, soweit sie nicht über 33° und nicht unter $\sim$10° liegt.

6. Die Pigmentbildung (Reaktion III) und ihre experimentelle Abtrennung von der Unterkühlung (Reaktion II).

In Stickstoffatmosphäre färben sich Hautexplantate nicht aus, der Vorgang bedarf also der Sauerstoffzufuhr. Diese Einschränkung gilt jedoch nur für die Pigmentbildung selbst, nicht aber für die Unterkühlungsreaktion, wie sich leicht zeigen läßt (DANNEEL und PAUL, unveröffentlicht):

Einem neugeborenen, nicht vorunterkühlten Russenkaninchen entnimmt man in einem elektrisch heizbaren Arbeitsraum bei 37° ein Stück Rückenhaut, legt es in ein Durchströmungsgefäß und leitet feuchten Stickstoff hindurch, dessen Temperatur durch Vorschaltung entsprechend temperierter Waschflaschen auf 37° gehalten wird. Nach einiger Zeit trägt man die ganze Apparatur ins Laboratorium und läßt 2 Stunden lang Stickstoff von 25° hindurchströmen (Unterkühlung). Dann bringt man die Apparatur in den geheizten Arbeitsraum zurück, durchströmt die Kammer noch bis zum Temperaturausgleich mit Stickstoff von 37°, nimmt das Hautstück heraus und legt es zur Pigmentbildung in eine luftgefüllte feuchte Kammer. Hier schwärzen sich bei 37° die Haarwurzeln genau so schnell und intensiv, wie diejenigen eines Kontrollstückes, das bei sonst gleicher Behandlung in Luft statt in Stickstoff unterkühlt wurde. Explantate, die in Luft unterkühlt, dann aber in Stickstoff von 37° gebracht werden, bleiben dagegen völlig weiß.

Bei der eigentlichen Pigmentbildung, die wir Reaktion III nennen, wird also Sauerstoff verbraucht, während die Unterkühlungsreaktion (Reaktion II) auch bei Sauerstoffabschluß, also unter anaeroben Bedingungen, vor sich geht[2]:

Reaktion II	⟶	*Reaktion III*
Unterkühlung		Pigmentbildung
nur unter 34°, anaerob		auch über 37°, aerob

[1] Genauere Angaben über die Temperaturabhängigkeit der Pigmentbildung folgen später (s. S. 66).

[2] Zu demselben Ergebnis hatten auch schon ältere Versuche geführt, bei denen Teile der Hautunterseite während der Unterkühlung abgedeckt und so vom Sauerstoff der Luft abgeschlossen waren (DANNEEL, 1934).

Dieses gegensätzliche Verhalten der beiden Reaktionen gegen Sauerstoffmangel ermöglicht ihre *Trennung* voneinander:

Solange die Haut vor jeder Abkühlung geschützt bei 37° liegen bleibt, kann Reaktion II nicht einsetzen. Kühlt man nun das Explantat in Stickstoffatmosphäre ab, so läuft zwar die Unterkühlungsreaktion ab, nicht aber die sauerstoffbedürftige Pigmentbildung. Durch Überführen in Luft und Erhöhung der Temperatur auf 37° kann man schließlich die Unterkühlung unterbrechen und die Pigmentbildung (Reaktion III) in Gang bringen.

Reaktion III, in deren Verlauf das Pigment sichtbar wird, besitzt ein Temperaturoptimum, ist im Gegensatz zur Unterkühlungsreaktion gegen Fermentgifte empfindlich[1] und geht nur bei Gegenwart von Sauerstoff vor sich. *In dieser Phase wird also offenbar eine noch ungefärbte Farbvorstufe (Chromogen) unter Mitwirkung eines Fermentes (Oxydase) zu Pigment oxydiert.* Der Vorgang entspricht wahrscheinlich in großen Zügen der schon lange bekannten Reaktion von Tyrosinase auf Tyrosin (RAPER). Ob es sich bei dem Chromogen der Kaninchenhaut um Tyrosin oder um Dioxyphenylalanin handelt, beides Verbindungen, die in der Natur als Farbvorstufen vorkommen, oder ob hier ein anderer ähnlich gebauter Stoff deren Rolle übernimmt, wissen wir nicht, können aber in der Haarwurzel des Kaninchens zur Zeit ihrer Pigmentierungsbereitschaft durch Zufuhr von Dioxyphenylalanin eine vorzeitige Farbstoffbildung auslösen (s. S. 70).

7. Der Einfluß der Erbfaktoren A, a^n und a auf den Ablauf der Unterkühlungsphase (Reaktion II).

Die Pigmentbildung der Russenkaninchen unterscheidet sich von dem entsprechenden Vorgange bei den A-Rassen durch den besonderen Charakter der hier als Unterkühlung bezeichneten Reaktion II. Danach lag die Vermutung nahe, daß die Erbfaktoren der A-Serie in dieser Phase wirksam würden. Den Beweis erbrachte ENGELSMEIER (1935) zunächst für die Gene a^n und a. Bei gleicher Temperatur ist nämlich *die zur Pigmentbildung benötigte Mindestdauer der Unterkühlung bei reinerbigen Russen ($a^n a^n$) kürzer als bei Bastarden zwischen Russen und Albinos ($a^n a$).* Sie beträgt z. B. (Tab. 2) für Rückenhaut homozygoter Schwarzrussen weniger

Tabelle 2. Kritische Unterkühlungszeiten in Minuten nach ENGELSMEIER (1937). Hautexplantate.

		Rücken	Bauch
Schwarzrussen	$a_n a_n$BCD	< 5	10—20
	$a_n a$ BCD	15—20	30—40
Blaurussen	$a_n a_n$BCd	15—20	30
	$a_n a$ BCd	25—30	>30
Gelbrussen	$a_n a_n$bCD	40—60	
	$a_n a$ bCD	>60	

[1] Insbesondere gegen Blausäure (DANNEEL 1934).

als 5 Minuten, für diejenige heterozygoter Schwarzrussen dagegen 10 bis 20 Minuten[1]. Einen gewissen Einfluß haben auch die Farbfaktoren auf die Unterkühlung. Braunrussen verhalten sich zwar hinsichtlich der erforderlichen Mindestunterkühlungsdauer wie Schwarzrussen; Blaurussenhaut muß dagegen länger unterkühlt werden, Gelbrussenhaut noch länger (ENGELSMEIER 1935, 1937).

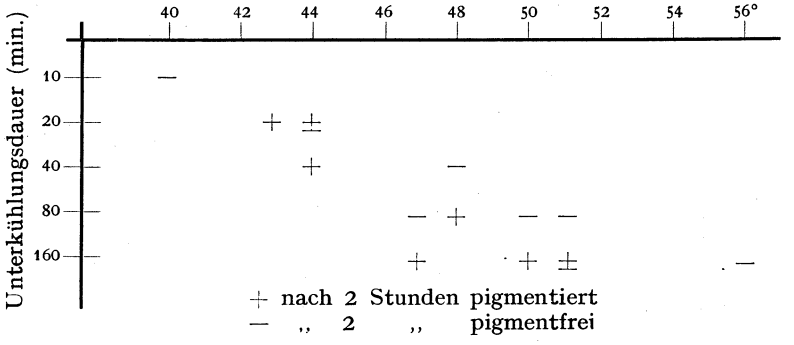
Die Unterkühlungsphase wird bei den $a^n a^n$-Tieren also schneller durchlaufen als bei sonst erbgleichen $a^n a$-Tieren; d. h. *die Unterkühlungsreaktion wird direkt oder indirekt von den Allelen a^n und a beeinflußt, und zwar unterscheiden sich die Kombinationen $a^n a^n$ und $a^n a$ in ihrer Wirkung quantitativ.*

8. Der Zusammenhang zwischen den Reaktionen II und III.

Die obere Temperaturschwelle der 3. Reaktion, die diesen Vorgang ja als Fermentreaktion kennzeichnet, liegt, wie erwähnt, oberhalb von 37°. Sie hat aber keinen bestimmten Wert, sondern rückt um so höher, je länger die Unterkühlung (Reaktion II) gedauert hat.

Unterkühlt man nämlich Hautexplantate verschieden lange bei 25° in Stickstoffatmosphäre und untersucht dann, bei welcher Temperatur gerade eben noch Pigment entstehen kann, so erhält man Werte für die Höchsttemperaturen, die, wie Tab. 3 zeigt, mit zunehmender Unterkühlung kontinuierlich bis zu etwa 55° ansteigen (DANNEEL, 1937)[2].

Tabelle 3. Pigmentbildung bei 40—56° in Hautexplantaten von $a^n a$-Russen nach verschiedener Unterkühlungsdauer.



Zwischen den Reaktionen II und III besteht also ein unmittelbarer Zusammenhang.

9. Reaktion II als Phase der Fermentbildung.

Die Abhängigkeit des Verlaufes der 3. Reaktion von der Dauer der vorangegangenen Unterkühlung deutet daraufhin, daß in der 2. Reaktion

[1] Bauchhaut muß in beiden Fällen etwas länger unterkühlt werden.

[2] Zu demselben Ergebnis ist auf ähnlichem Wege auch ENGELSMEIER (1937) gelangt.

ein Stoff bereitgestellt wird, der zur Pigmentbildung nötig ist. Als solcher kam in Anbetracht der auffallenden Temperaturabhängigkeit der Unterkühlungsreaktion nur das oxydierende Ferment in Frage. Wir haben deshalb versucht, das *Ferment in Hautextrakten nachzuweisen* und seine Entstehung während der Unterkühlung messend zu verfolgen (DANNEEL und SCHAUMANN 1938)[1].

Bei der Einwirkung von Extrakten aus der Haut junger schwarzer Kaninchen auf ein für solche Versuche geeignetes künstliches Chromogen, nämlich Dioxyphenylalanin (Dopa), entstand indessen zunächst kein Pigment; außerdem unterblieb aber auch die an der Luft sonst allmählich von selbst einsetzende Dunkelung des Dioxyphenylalanins vollkommen. Die Extrakte enthielten also einen *Hemmstoff*, der die Autoxydation des Dioxyphenylalanins verhinderte und vielleicht auch ein etwa vorhandenes Ferment nicht zur Wirkung kommen ließ. Da die Pigmentbildung ein Oxydationsvorgang ist, lag es nahe, in dem Hemmstoff eine leicht oxydable Substanz zu vermuten, die den verfügbaren Sauerstoff abfing, bevor er von dem Ferment auf das Chromogen übertragen werden konnte. Tatsächlich ließ sich der Hemmstoff durch Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd und auch durch Belüftung der Extrakte leicht absättigen. *Vom Hemmstoff befreite Auszüge aus schwarzer Kaninchenhaut erwiesen sich als fermentativ hochwirksam und färbten das mit den Extrakten versetzte Dioxyphenylalanin über mehrere Farbstufen rasch tiefschwarz*, wie z. B. der folgende Versuch zeigt:

3 g Haut von einem 3 Tage alten ausgebluteten Alaskakaninchen wurden vom Unterhautgewebe befreit, durch eine Kaumaschine getrieben, im Mörser mit Quarzsand verrieben und mit der Handpresse ausgequetscht; der Preßsaft wurde durch Zentrifugieren und Filtrieren geklärt. Durch einen Teil des Extraktes leiteten wir 3 Stunden lang Luft hindurch (E_{O_2}), der Rest blieb unbehandelt (E). Als Chromogen diente gepufferte gesättigte Dopalösung (p_H 7,4); die Versuchstemperatur betrug 37°, der H_2O_2-Zusatz 0,05 ccm einer 3%igen Lösung.

Tabelle 4. Autoxydative und fermentative Pigmentbildung aus Dioxyphenylalanin.

	Färbung nach 8 Stunden
1. 2,5 ccm Dopa	2
2. 2,5 ccm „ $+H_2O_2$	4
3. 2,5 ccm „ + 0,5 ccm E . . .	1
4. 2,5 ccm „ + 0,5 ccm E_{O_2} . . .	5
5. 2,5 ccm „ $+H_2O_2$ + 0,5 ccm E	6

(0 farblos, 1 hellrosa, 2 rosa, 3 orange, 4 violett, 5 grau, 6 schwarz)[2].

Ein ursprünglich unwirksamer, die Autoxydation des Dioxyphenylalanins hemmender Hautextrakt wurde, wie man sieht, sowohl durch

[1] Versuche, in Hautextrakten eine Oxydase nachzuweisen, sind schon früher von ONSLOW (1915), KOSSWIG (1927), KOLLER (1930) und SCHULTZ (1932) unternommen worden, haben jedoch seinerzeit zu widerspruchsvollen Ergebnissen geführt.

[2] Diese Farbstufen werden auch bei der fermentativen Oxydation des Tyrosins durchlaufen.

Belüftung als auch durch Zusatz von Wasserstoffsuperoxyd fermentativ wirksam.

Da das Ferment im *Aussalzversuch* schon bei Halbsättigung, der Hemmstoff dagegen erst bei Sättigung mit Ammonsulfat ausfällt, gelang auch auf diesem Wege eine Trennung des Hemmstoffs vom Ferment und die Darstellung hochwirksamer Extrakte (DANNEEL und SCHAUMANN 1938).

Das Ferment hat sein Wirkungsoptimum bei 37° und p_H 7,0—7,5. Es führt (in der vorhandenen Konzentration) nur Dioxyphenylalanin, nicht aber Tyrosin in Pigment über.

Da die Methode des Farbvergleiches gleichzeitig angesetzter Lösungen eine genaue Beurteilung des relativen Fermentgehaltes ermöglichte, konnten wir nun auch prüfen, ob die Fermentbildung beim Russenkaninchen in die Unterkühlungsphase fällt, ob also nach Ablauf dieser Reaktion in vorher fermentfreier Haut Ferment enthalten war.

Die Haut der Versuchstiere mußte hierzu bei 37° entnommen und in zwei gewichtsgleiche Hälften geteilt werden, von denen die eine sofort, die andere erst nach erfolgter Unterkühlung zu Extrakt verarbeitet wurde. Ein Versuch von vielen verlief wie folgt:

Ein 2 Tage alter $a^n a^n$-Schwarzrusse lieferte die beiden Extrakte E_1 (Explantat nicht unterkühlt) und E_2 (Explantat $1^1/_2$ Stunden bei 25° unterkühlt). Als Chromogenlösungen dienten je 2 ccm einer 0,2%igen Dopalösung vom p_H 7. Der Hemmstoff wurde durch 0,1 ccm 0,05%iger H_2O_2-Lösung je Versuchsglas zerstört, und die Versuchstemperatur betrug 37°. Tabelle 5 gibt das Ergebnis des Versuches wieder.

Tabelle 5. Die Wirkung von Extrakten aus unterkühlter (E_2) und aus nichtunterkühlter Russenhaut (E_1) auf Dioxyphenylalanin.

	Färbung nach 6 Stunden
1. Dopa	hellrosa
2. Dopa + H_2O_2	hellrosa
3. Dopa + H_2O_2 + 0,5 ccm E_1	rosa
4. Dopa + H_2O_2 + 0,5 ccm E_2	schwarz

Von den beiden gleich konzentrierten Extrakten war nur der zweite, von der unterkühlten Haut stammende, fermenthaltig, der erste dagegen fermentfrei (s. Tab. 5).

Das für die Pigmentbildung erforderliche Ferment entsteht also während der Unterkühlung (Reaktion II).

Diese Aussage gilt nicht nur für das Russenkaninchen, sondern ebenso für Marder, Chinchillas und A-Tiere (s. S. 69 und 74); nur ist hier die der Unterkühlung entsprechende Reaktion experimentell nicht zugänglich, weil sie sich von der Pigmentbildung nicht abtrennen läßt.

10. Die Geschwindigkeit der Fermentbildung bei A, a^n und a-Tieren.

Der Nachweis, daß die Erbfaktoren der A-Serie in der Unterkühlungsphase wirksam werden und daß dort das Ferment entsteht, berechtigt

noch nicht zu einer Verknüpfung der beiden Vorgänge. Eine Entscheidung darüber konnten vielmehr wieder nur Versuche mit Russenkaninchen erbringen, dann nämlich, wenn sich zeigen ließ, daß $a^n a^n$-Schwarzrussen bei gleicher Unterkühlungsdauer mehr Ferment bildeten als gleichaltrige $a^n a$-Tiere. Zu diesem Zwecke mußten also gewichtsgleiche Hautstücke von gleichaltrigen Tieren beider Rassen gleich lange unterkühlt, zu gleich konzentrierten Extrakten verarbeitet, und diese auf ihren Fermentgehalt geprüft werden. Nach einer bestimmten möglichst kurzen Versuchsdauer wurden hierzu die aus dem Chromogen gebildeten Pigmente mit Salzsäure ausgefällt, gewaschen, getrocknet und gewogen. Die gefundene Pigmentmenge (nach Abzug des im Kontrollversuch durch Autoxydation entstandenen Pigmentes) mußte dann dem Fermentgehalte des verwendeten Extraktes annähernd proportional sein. Die Ergebnisse von vier derartigen Doppelversuchen gibt das folgende Protokoll wieder:

Versuchstiere: 4 Paar junge, jeweils gleichaltrige $a^n a^n$- und $a^n a$-Schwarzrussen (Nr. 1—8). — Unterkühlung: drei Stunden in N_2-Atmosphäre bei 25°. — Chromogen: je 5 mg Dioxyphenylalanin in je 3 ccm Phosphatpufferlösung vom p_H 7,4. — Hemmstoffzerstörung: durch Zusatz von 0,1 ccm H_2O_2 (0,5 %ig) je Versuchsglas. — Extraktzusatz: je 0,5 ccm. — Versuchstemperatur: 37°, Versuchsdauer: 8 Stunden.

Tabelle 6. Menge des durch Autoxydation, durch $a^n a^n$-Extrakt und durch $a^n a$-Extrakt aus Dioxyphenylalanin gebildeten Pigmentes (vier Doppelversuche).

Tiere	Autoxydation mg	$a^n a^n$-Extrakt mg	$a^n a$-Extrakt mg
1/2	2,0	5,6	4,9
3/4	2,2	6,7	5,0
5/6	2,0	5,2	4,3
7/8	3,1	7,4	5,1
Durchschnittswerte:	2,3	6,2	4,8

In allen vier Versuchen enthielt, wie man sieht, der $a^n a^n$-Extrakt mehr Ferment als der $a^n a$-Extrakt. *Unter der Wirkung von zwei a^n entsteht also in der Zeiteinheit mehr Ferment als unter derjenigen von einem a^n und einem a.* Ob und inwieweit der Albinofaktor a überhaupt einen Einfluß auf die Reaktionsgeschwindigkeit hat, geht aus den Versuchen jedoch nicht hervor; wir kommen auf diese Frage noch zurück.

Ein weiterer Versuch mit einem schwarzen Alaska (ABCDg) und einem gleichaltrigen $a^n a^n$-Schwarzrussen wies für die Haut des A-Tieres einen größeren Fermentgehalt nach als für reichlich (2 Stunden) unterkühlte Russenhaut. Da andererseits der Marderfaktor a^m, das nächste Allel der A-Serie, die kritische Hauttemperatur auf über 37° erhöht, wie einige orientierende Versuche ENGELSMEIERs (1937) an Gelbmardern gezeigt haben, können wir unsere Aussage dahin erweitern, *daß sich die Erbfaktoren der A-Serie quantitativ hinsichtlich ihrer Wirkung auf den Prozeß der Fermentbildung unterscheiden.*

11. Das Ferment als intrazellulär gebildeter Genwirkstoff.

Die bisher geschilderten Versuche mit Extrakten haben zwar nachgewiesen, daß das Ferment in der Haut entsteht, konnten aber keine Auskunft darüber geben, ob die Fermentbildung auf die Haarmatrixzellen beschränkt ist, und welche Zellbestandteile etwa daran beteiligt sind.

Wir haben deshalb die ganze Versuchsreihe nach der von BLOCH angegebenen Methode an *Gefrierschnitten* wiederholt (DANNEEL und PAUL 1938).

Als Versuchstiere dienten wieder ganz junge Schwarzrussenkaninchen, die wir im Heizraum bei 37° töteten, entbluteten und abhäuteten; ein Stück der vom Unterhautgewebe befreiten Rückenhaut wurde sofort, ein zweites erst nach erfolgter Unterkühlung auf dem Gefriermikrotom geschnitten. Die Schnitte fingen wir in gepufferter, 0,2%iger Dopalösung auf, ließen sie dort bei Zimmertemperatur 24 Stunden lang liegen, fixierten sie dann mit Formol und legten sie zur mikroskopischen Untersuchung in Glycerin-Gelatine ein.

Abb. 8. Dopareaktion in den Haarwurzeln eines unterkühlten Schwarzrussen (linke Haarwurzel tangential, rechte axial getroffen). Nach DANNEEL und PAUL.

Die Dopareaktion in der Haut von Russenkaninchen fiel vor der Unterkühlung stets negativ, nach erfolgter Unterkühlung stets positiv aus, und dabei schwärzten sich in der Chromogenlösung nur die Haarbildungszellen (Abb. 8). Wie die genauere histologische Prüfung erwies, erscheint das Dopapigment in Gestalt kleiner Körner, die nach Größe und Lagerung den bei der natürlichen Pigmentbildung entstehenden Körnchen völlig entsprechen. Auch die Reaktion zwischen dem zugefügten Dioxyphenylalanin und dem Ferment der Zelle findet also an der Oberfläche bestimmter Zellstrukturen statt, der Lipochondrien, wie wir später sehen werden.

Die Haut von heterozygoten Schwarzrussen ($a^n a$) mußte zur Erzielung einer eben sichtbaren Reaktion wesentlich länger unterkühlt werden als diejenige von homozygoten Tieren ($a^n a^n$), nämlich über eine Stunde lang, gegenüber einer halben bei den letzteren.

Diese Untersuchungen bestätigen also, daß das Ferment während der Unterkühlung entsteht, und daß hier unter der Wirkung von zwei a^n in der Zeiteinheit mehr Ferment gebildet wird als unter derjenigen von einem a^n und einem a.

Alle zur Pigmentbildung führenden Vorgänge spielen sich in den Matrixzellen, d. h. am Orte der Merkmalsbildung ab, hier werden also auch die Erbfaktoren der A-Serie wirksam. Das Auftreten eines *intrazellulär gebildeten Genwirkstoffes* verdient besonders hervorgehoben zu werden, weil bei allen anderen bisher daraufhin genauer untersuchten Entwicklungs-

vorgängen Genwirkstoffe nachgewiesen wurden, die in bestimmten Geweben gebildet werden und das Erfolgsorgan erst auf dem Blutwege erreichen.

12. Die Färbung des Russenkaninchens.

Die Untersuchung der Pigmentbildung bei erbbekannten Kaninchenrassen hat, wie wir sahen, 1. die Teilphase aufgedeckt, von der an die Merkmalsentwicklung unter dem Einfluß der Allele A, a^n und a nachweislich verschieden verläuft (Reaktion II), 2. zur Ermittlung des Vorganges geführt, der sich in dieser Phase abspielt (Fermentbildung) und

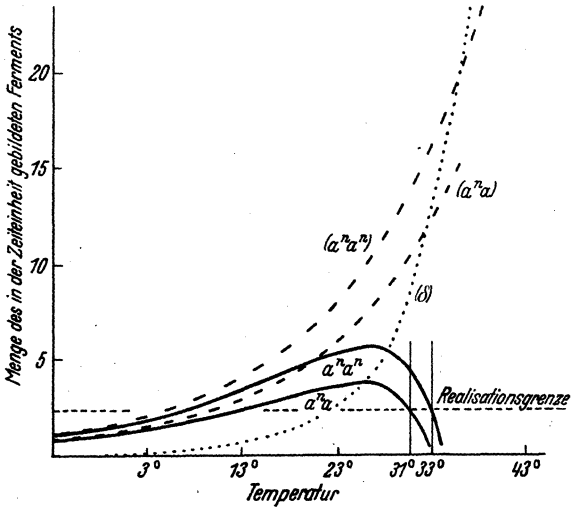


Abb. 9. Die Fermentbildung bei $a^n a^n$- und $a^n a$-Schwarzrussen (Schema). Dem Verlauf der gestrichelten Kurven entsprechend würde die Menge des in der Zeiteinheit bei $a^n a^n$- und $a^n a$-Tieren gebildeten Fermentes zunehmen, wenn nicht mit steigender Temperatur ein immer größerer Anteil der Inaktivierung (Kurve δ) verfiele. Die Überlagerung der beiden Prozesse ergibt die in der Zeiteinheit tatsächlich verfügbaren Fermentmengen (ausgezogene Kurven). Nach DANNEEL und SCHAUMANN.

3. erwiesen, worin sich dieser Vorgang bei den drei Genotypen unterscheidet (Reaktionsgeschwindigkeit).

Die Spitzenfärbung des Russenkaninchens, deren Eigenart ja diese Untersuchungen angeregt hat, wird nun verständlich. Wie das an Hand der Versuchsergebnisse entworfene Kurvenbild (Abb. 9) verdeutlicht, nimmt die in der *Zeiteinheit verfügbare Fermentmenge* bei $a^n a^n$- und $a^n a$-Tieren zunächst mit der Temperatur zu, erreicht ein Maximum und fällt dann auf Null ab (ausgezogene Kurven). Dieser Verlauf ist das Ergebnis zweier sich überlagernder Vorgänge: der mit steigender Temperatur wachsenden *Fermentbildungsgeschwindigkeit* (Kurven $[a^n a^n]$ und $[a^n a]$) und der ebenfalls zunehmenden *Inaktivierung des Fermentes* (Kurve δ)[1].

[1] Ob es sich in dem vorliegenden Falle nur um eine Hitzezerstörung handelt, oder ob außerdem irgendwelche Hemmstoffe einen Einfluß auf die Reaktionsgeschwindigkeit haben, wissen wir nicht; die folgenden reaktionskinetischen Überlegungen gelten in beiden Fällen.

Je weniger Ferment in der Zeiteinheit unter dem Einfluß des Erbgutes entsteht, desto tiefer liegt die resultierende Fermentkurve und desto früher (vgl. hierzu Tab. 3, S. 66) wird die „kritische Temperatur" erreicht, bei der die verfügbare Fermentmenge unter den zur Pigmentbildung erforderlichen Mindestwert (Realisationsgrenze) absinkt. Bei den Russenkaninchen ist nun die Geschwindigkeit der Fermentbildung so klein, daß dieser Punkt nicht wie bei den A-Rassen oberhalb, sondern unterhalb der durchschnittlichen Hauttemperatur liegt, nämlich für homozygote Schwarzrussen ($a^n a^n$) bei 33°, für Bastarde zwischen Schwarzrussen und Albinos ($a^n a$), die noch langsamer Ferment bilden, bei 31°.

Die Russenkaninchen sind also deshalb nur an den Körperspitzen gefärbt, weil nur hier die mittlere Hauttemperatur unter dem für diese Rassen kritischen Werte liegt, d. h. so tief, daß trotz der geringen Geschwindigkeit der Fermentbildung und trotz der hemmenden Einflüsse an diesen Körperstellen stets die zur Pigmentierung erforderliche Menge Ferment verfügbar ist.

Die Kurven, die nur der Veranschaulichung der Versuchsergebnisse dienen sollen, sind nach dem folgenden Verfahren konstruiert worden: Die Mengen des bei 3° entstehenden Fermentes wurden für $a^n a^n$-Tiere gleich 2, für $a^n a$-Tiere gleich 1,5 gesetzt und dann jeweils für je 10^0 Temperaturerhöhung verdoppelt (gestrichelte Kurven), die Ferment-Inaktivierung, die als Hemmreaktion aufgefaßt werden kann, von einem willkürlich gewählten Anfangswerte aus pro 10^0 Temperaturerhöhung verfünffacht (punktierte Kurve). Aus der Überlagerung der beiden Prozesse ergaben sich dann die Werte für die in der Zeiteinheit wirklich verfügbaren Fermentmengen (ausgezogene Kurven). Die Einheiten der Ordinate und die Höhe der Realisationsschwelle habe ich so bemessen, daß die graphische Darstellung mit den Versuchsergebnissen übereinstimmte. Die Kurven geben den Verlauf der Reaktionen zwar nicht im einzelnen, wohl aber grundsätzlich richtig wieder, wie die Untersuchung anderer Fermentreaktionen gezeigt hat[1].

Die eigenartige Temperaturabhängigkeit der Fermentbildung bei den Russenkaninchen läßt auch die schon früher erwähnte Beobachtung ENGELSMEIERs verständlich erscheinen (S. 64), wonach die *Unterkühlungstemperatur für das Endergebnis gleichgültig* ist, sofern sie nur in den Bereich fällt, in dem die Fermentkurve oberhalb der Realisationsgrenze liegt. Bei 25° entsteht in der Zeiteinheit natürlich mehr Ferment als bei 15°, aber auch die bei 15° gebildete Menge reicht noch aus, um alles vorhandene Chromogen in Pigment überzuführen; nur erfolgt die Umsetzung entsprechend langsamer, wie Explantatversuche gezeigt haben.

Die fermentative Oxydation des Chromogens verläuft ja überhaupt auffallend langsam; denn auch bei $a^n a^n$-Schwarzrussen verstreicht, selbst bei Einhaltung optimaler Bedingungen, nach der Unterkühlung noch etwa eine Stunde, bis das erste Pigment sichtbar wird. Diese Verzögerung ist sicher darauf zurückzuführen, daß das an sich schon in geringer Konzentration vorhandene Ferment räumlich auf bestimmte Stellen im Zell-

[1] Vgl. C. OPPENHEIMER: Die Fermente und ihre Wirkungen, 5. Aufl., Bd. 1 (1925).

plasma beschränkt ist (s. S. 70), daß also nur hier ein Umsatz stattfinden kann. Im Reagensglas verläuft dieselbe Reaktion sehr viel schneller.

Die reaktionskinetischen Verhältnisse bestimmen auch, *ob Färbung oder Nichtfärbung dominiert.* Steht nämlich, wie beim lebenden Tiere, ein hinreichender Zeitraum zur Verfügung, so färben sich die Akra auch bei a^na-Schwarzrussen voll aus, weil das Ferment als Katalysator wirkt und daher selbst in geringer Konzentration allmählich alles Chromogen in Pigment umwandeln kann. In diesem Falle dominiert also im Endergebnis Färbung über Nichtfärbung. Daß die Pigmentbildung jedoch bei a^na-Tieren langsamer erfolgt als bei a^na^n-Tieren, lehrt die Beobachtung gleichzeitig angesetzter Explantate beider Rassen. Hier ist nämlich zu einem bestimmten Zeitpunkte die Haut des homozygoten Tieres stets bereits stark pigmentiert, diejenige des Bastards jedoch noch weiß; später gleicht sich der Unterschied aus, und nun kann man die beiden Explantate auch mikroskopisch nicht mehr voneinander unterscheiden.

Erfolgte die Fermentbildung bei einer Kaninchenrasse noch langsamer als bei den Russenkaninchen, so langsam nämlich, daß die Fermentkurve bei keiner Temperatur mehr die Realisationsgrenze überschritte, dann müßten diese Tiere unter allen Umständen weiß bleiben, ein Zustand, der bei den Albinos (aa) verwirklicht ist, wie wir noch sehen werden. Ein Beispiel für das andere Extrem, wo nämlich an jeder Hautstelle jederzeit genügend Ferment verfügbar ist, liefern die A-Rassen. Beim Russenkaninchen kann man nun durch Auswahl der geeigneten Versuchstemperaturen sämtliche Übergänge zwischen diesen beiden Extremen verwirklichen. Bei 34° kann zwar noch Ferment entstehen (a^na^n-Tiere), die in der Zeiteinheit verfügbare Menge genügt indessen nicht mehr zur Pigmentbildung, d. h. Nichtfärbung dominiert über Färbung (Albinofall). Setzt man die Temperatur herunter, so gelangt man, wie die graphische Darstellung in Übereinstimmung mit dem experimentellen Befunde zeigt, in einen Bereich (31—33°), wo a^na-Gewebe im Gegensatz zu a^na^n-Gewebe weiß bleibt; hier findet also ein *Dominanzwechsel* statt. Bei noch tieferer Temperatur genügt auch ein a^n-Quantum Ferment (neben einem a-„Quantum") zur vollen Ausfärbung (Alaskafall)[1].

Darüber, ob Färbung oder Nichtfärbung dominiert, entscheiden im vorliegenden Falle mindestens zwei Umstände: die Geschwindigkeit der Fermentbildung, die ihrerseits u. a. vom Erbgut und von der Temperatur abhängt, und die verfügbare Reaktionszeit. Die Dominanz ist also, und das kann nicht oft genug betont werden, keine genetische, sondern eine entwicklungsphysiologische Erscheinung.

Phänotypisch macht sich die Temperaturabhängigkeit der Dominanz bei Russenkaninchen aus gleich zu erwähnenden Gründen nicht bemerkbar,

[1] Unterhalb von 10° muß, dem Kurvenverlauf nach zu urteilen, erneut ein Dominanzwechsel erfolgen und dann wieder ein Stadium erreicht werden, wo auch zwei a^n-Quanten Ferment nicht mehr zur Realisation des Merkmals ausreichen.

um so deutlicher aber bei den *Marderkaninchen*. Unter dem Einfluß des Erbfaktors a^m entsteht nämlich in der Zeiteinheit mehr Ferment als bei den Russen, die kritische Temperatur liegt daher etwas höher, und zwar knapp oberhalb der höchsten vorkommenden Hauttemperatur. Die kühleren Akra des Schwarzmarders sind also schwarz, das übrige Fell dagegen bleibt heller, weil hier die Fermentbildungsgeschwindigkeit geringer ist (abfallender Teil der Kurve), die Fermentproduktion sich also der Realisierungsgrenze nähert[1]. Unter diesen Umständen muß sich natürlich jede Veränderung auch der inneren Bedingungen sehr deutlich auf die Intensität der Färbung (mit Ausnahme der überall gleich schwarzen Körperspitzen) auswirken; *$a^m a^m$-Tiere sind daher bei gleicher Außentemperatur dunkler als $a^m a^n$-Tiere und diese wieder dunkler als $a^m a$-Tiere.* An den Akra dominiert somit bei normalen Außenbedingungen die Marderfärbung, am Körper dagegen sind die Bastarde der Marder mit Russen oder Albinos intermediär gefärbt *(unvollständige Dominanz)*. Das Ausmaß der Dominanz ist also hier regional verschieden.

Eine *intermediäre Merkmalsausbildung* kommt auch beim Russenkaninchen vor, nämlich dort, wo die Hauttemperatur des erwachsenen Tieres sich dem kritischen Werte nähert, d. h. an den Schwarzweißgrenzen des Felles. Hier findet man in allerdings sehr schmalen Übergangszonen hellere Haare, deren Zellen zwar, ebenso wie diejenigen schwarzer Haare, nur schwarze Pigmentkörner enthalten, diese aber in geringerer Anzahl und in feinerer Verteilung. Diese Grenzzone kann man unter geeigneten Bedingungen verbreitern. Hält man nämlich Jungtiere, deren Wärmeregulierungsvermögen noch mangelhaft ausgebildet ist, außerhalb des warmen Nestes, so färben sich die Akra schwarz, der übrige Körper aber rußig grau, weil sich dort die Hauttemperatur dem kritischen Werte nähert. Die Tiere sehen aus wie helle Marderkaninchen, und hier kann man nun auch an der Intensität und Ausdehnung der intermediären Färbung homozygote von heterozygoten Russen deutlich unterscheiden, was bei erwachsenen Tieren wegen der geringen Ausdehnung der helleren Übergangszonen an den Schwarzweißgrenzen nicht möglich ist.

Der Umschlag der Färbung („alternative Modifikabilität") beim erwachsenen Russenkaninchen beruht also nicht auf dem Genotypus, sondern lediglich auf der Steilheit des örtlichen Temperaturgefälles bei langsamer Fermentbildung. Ist das Temperaturgefälle flacher (wie beim schlecht regulierenden Jungtier) oder die Fermentbildung rascher (wie beim Marderkaninchen), so werden die Übergangsstufen, die man beim erwachsenen Russenkaninchen nur unter dem Mikroskop erkennen kann, auch makroskopisch sichtbar; *aus der alternativen Modifikabilität wird, entwicklungsphysiologisch betrachtet, eine gleitende.*

[1] Die a^m-Kurve, die aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht in die graphische Figur eingezeichnet wurde, würde etwas höher liegen, als die a^n-Kurven, sonst aber entsprechend verlaufen.

Mit diesen Betrachtungen können wir den ersten Teil dieses Berichtes, in dem vorwiegend von der Färbung des Russenkaninchens die Rede war, abschließen. In den folgenden Abschnitten werden wir eine dritte Teilphase der Pigmentbildung kennenlernen, zu deren Aufklärung zwar auch Versuche mit Russenkaninchen beigetragen haben, die sich aber bei allen gefärbten Rassen in gleicher Weise nachweisen läßt.

13. Die röntgenempfindliche Teilphase der Pigmentbildung (Reaktion I) und ihr Zusammenhang mit der Fermentbildung (Reaktion II).

Die Wirkung der Gene A, a^n und a macht sich, wie wir sahen, in der „Unterkühlungsphase" geltend. Daraus folgt aber noch nicht, daß die genannten Erbfaktoren erst zu diesem Zeitpunkte in den Pigmentbildungsvorgang eingreifen, denn die bei den drei Rassen beobachteten Unterschiede in der Fermentbildungsgeschwindigkeit könnten ja auch auf entsprechende Unterschiede in einem früheren Entwicklungsstadium zurückgehen. Eine Entscheidung darüber, wo der unmittelbare Angriffspunkt der Gene in Wirklichkeit zu suchen ist, kann nur die weitere Analyse der Reaktionskette erbringen, und hierzu lieferte die Untersuchung der *Röntgenstrahlenwirkung auf die Pigmentbildung* einen ersten Beitrag (Danneel und Lubnow 1936).

Abb. 10. Junges Alaskakaninchen einige Wochen nach der Bestrahlung des Hinterendes mit 1500 Röntgeneinheiten.

Bestrahlt man schwarze Kaninchen mit Röntgenstrahlen, so fallen die Haare an der betroffenen Stelle aus und machen helleren, bei Verabfolgung einer hinreichend hohen Dosis ganz weißen Haaren Platz (Abb. 10)[1]. *Die Aufhellung bleibt über alle Haarwechsel hinweg bis zum Tode der Versuchstiere unverändert*; nur haben die ersten nach der Bestrahlung erscheinenden Haare stets schwarze Spitzen, die den folgenden Haargenerationen fehlen.

Die Röntgenstrahlen bewirken also nachhaltige Veränderungen in den Bildungszellen des Haarmarkes und der Haarrinde, die ja allein Pigment bilden können, und die mit den übrigen Matrixzellen zusammen alle Mausern überdauern (vgl. Abb. 1).

[1] Dasselbe gilt, wie wir nachgewiesen haben, auch für alle anderen Farbrassen des Kaninchens. — Veränderungen der Pigmentierung nach Röntgenbestrahlungen haben zuerst Hance und Murphy (1926/27) bei Mäusen beobachtet, später Becker (1937) bei Kaninchen und neuerdings Greite (1940) bei Vögeln.

Zur Erzielung einer eben sichtbaren Wirkung ist eine *Mindeströntgendosis* erforderlich, die bei etwa 750 r liegt[1]. Die *Summierung unterschwelliger Reize* führt zwar auch zu einer Aufhellung; diese fällt jedoch stets schwächer aus als nach einmaliger Bestrahlung mit der Gesamtdosis. Zur deutlichen Entpigmentierung der Haare sind 1000—1500 r erforderlich, zur völligen Entfärbung 1500—2000 r; bei noch höheren Dosen entstehen schwer heilbare Hauterytheme. Die *Härte der Strahlen* hat keinen nennenswerten Einfluß auf den Ausfall der Versuche; nur liegen die gleichwertigen Dosen bei den weichen, weniger tief in die Haut eindringenden Strahlen höher als bei den harten.

Durch Einbeziehung der Russenkaninchen in die Bestrahlungsversuche gelang die Einordnung der röntgenempfindlichen Phase in die zur Pigmentbildung führende Reaktionskette:

Abb. 11.

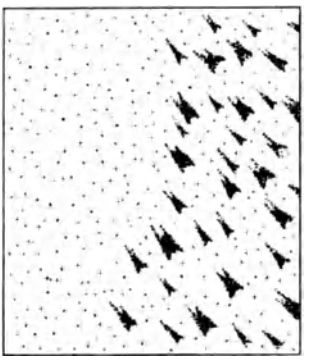


Abb. 12.

Abb. 11. Pigmentring in einem mehrere Tage nach der Bestrahlung und Unterkühlung entnommenen Haar vom Rücken eines Schwarzrussen (schematisiert, n. DANNEEL u. LUBNOW).

Abb. 12. Mehrere Tage nach der Bestrahlung und Unterkühlung entnommenes und erneut unterkühltes Hautexplantat vom Rücken eines Schwarzrussen. Links bestrahlte, rechts unbestrahlte (während der Bestrahlung mit Blei abgedeckte) Hälfte (n. DANNEEL u. LUBNOW).

Bestrahlt man ein nestwarmes junges Russenkaninchen, unterkühlt es dann einige Stunden lang und bringt es anschließend in die Wärme zurück, so färben sich, wie man durch Hautentnahme feststellen kann, die Haarwurzeln trotz der Bestrahlung voll aus (1. Versuch). Im Laufe der folgenden Tage wird dann das auf Grund der Unterkühlung entstandene Pigment in das wachsende Haar abgeschoben und erscheint hier als dunkler, unter dem Mikroskop deutlich sichtbarer Ring (Abb. 11).

Wird nun dem Versuchstier in diesem Stadium, also einige Tage nach der Bestrahlung, ein „Spätexplantat" aus der bestrahlten Zone entnommen und erneut unterkühlt (2. Versuch), so schwärzen sich die Haarwurzeln nicht mehr, während sich Kontrollstücke aus unbestrahlten Teilen der Haut ohne weiteres ein zweites Mal pigmentieren (Abb. 12).

Aus dem ersten Versuch folgt, daß in den Zellen der Haarmatrix von Anfang an irgendein „*Ausgangsmaterial*" enthalten ist, das auch nach der Bestrahlung noch eine einmalige Pigmentbildung ermöglicht, deren Ausmaß bei Russenkaninchen von der Dauer der Unterkühlung abhängt[2].

[1] Dieser und die folgenden Werte gelten für eine Spannung von 70 bis 180 kV und eine Stromstärke von 3—4 mA, also für „harte" Strahlen. Genauere Angaben stehen in der Originalarbeit (DANNEEL und LUBNOW 1936).

[2] Bei ganz gefärbten Rassen wird das „Ausgangsmaterial" immer unter Pigmentbildung verbraucht; die S. 75 erwähnten schwarzen Spitzen der ersten nach der Bestrahlung erscheinenden Haare sind darauf zurückzuführen.

Die Röntgenstrahlen vermögen also weder das „Ausgangsmaterial" zu zerstören, noch, wie der 1. Versuch ebenfalls beweist, *den Ablauf der Reaktionen II und III zu beeinflussen; sie verhindern vielmehr* (Versuch 2) *nur die Nachlieferung des „Ausgangsmateriales", nach dessen Erschöpfung somit auch jede weitere Pigmentbildung. Die strahlenempfindliche Phase (Reaktion I) liegt also zeitlich vor der Unterkühlung.*

Die *Reaktionen I und II* müssen irgendwie *miteinander verknüpft* sein, denn schon wenige Tage nach der Bestrahlung läßt sich in der Haut gefärbter Rassen kein Ferment mehr nachweisen (DANNEEL und SCHAUMANN). Das vorerst unbekannte, während der Reaktion I entstehende *„Ausgangsmaterial" wird also für die Fermentbildung gebraucht.*

14. Reaktion I als Phase der Lipochondrienbildung.

Die Wirkungsweise der Röntgenstrahlen und die Natur des röntgenempfindlichen Vorganges wurden uns schon klarer, als wir die Pigmentverteilung in den schwach aufgehellten, „graumelierten" Haaren näher untersuchten (DANNEEL und LUBNOW). Hier fanden sich nämlich nicht etwa ausschließlich normal pigmentierte neben ganz farblosen Haarzellen, sondern gerade vorwiegend solche mit einem mehr oder weniger verminderten, von Zelle zu Zelle wechselnden Pigmentbestande. Dieser Befund ließ sich weder mit der Annahme somatischer Genmutationen[1] noch mit der Vorstellung in Einklang bringen, die Strahlen zerstörten einen im Plasma gleichmäßig verteilten Stoff; denn in beiden Fällen hätten jeweils alle Abkömmlinge derselben partiell geschädigten Matrixzelle gleich aussehen müssen. Das war aber, wie Abb. 13 zeigt, durchaus nicht der Fall, die Zellen der graumelierten Haare wiesen im Gegenteil stets viel mehr Pigmentierungstypen auf, als überhaupt Matrixzellen vorhanden waren. Wir schlossen daraus seinerzeit, daß infolge der Bestrahlung letzten Endes irgendwelche in begrenzter Anzahl im Plasma der Matrixzellen vorhandenen Strukturen ausgefallen seien, und zwar in einem der Dosis entsprechenden Prozentsatze. Eine zufallsmäßige Verteilung der noch vorhandenen Granula auf die Abkömmlinge einer partiell geschädigten Matrixzelle mußte dann zu einer so unregelmäßigen Pigmentverteilung führen, wie sie die graumelierten Haare aufwiesen.

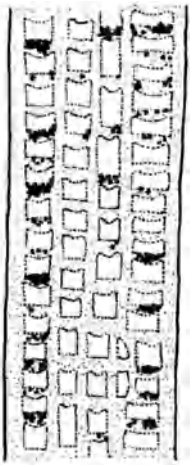


Abb. 13. Ausschnitt aus einem graumelierten Haar eines bestrahlten Alaskakaninchens (1000 r). Vierreihiges, pigmentiertes, durch Lufträume unterbrochenes Mark; Rinde ungefärbt. Nach DANNEEL und LUBNOW.

[1] Genmutationen kommen auch deshalb nicht in Frage, weil eine 100%ige gen- und organspezifische Mutationsauslösung nicht denkbar ist.

Den Beweis für die Richtigkeit dieses Gedankenganges erbrachte die *histologische Untersuchung bestrahlter und unbestrahlter Haarwurzeln* (LUBNOW 1939).

In normalen, nicht bestrahlten Haarwurzeln gefärbter Kaninchen kann man die Matrixzellen der Haarrinde und des Haarmarkes an ihrem Pigmentgehalt natürlich sofort erkennen. Aber auch in den noch unpigmentierten Haarwurzeln nicht unterkühlter Russenkaninchen unterscheiden sich diese Zellen deutlich von den Bildungszellen der übrigen Haarschichten. Sie enthalten sehr viel mehr Plasma, das jeweils auf einer Kernseite zu einem stärker färbbaren *Plasmafeld* (GOLGI-Feld) verdichtet ist (Abb. 14); in dieser Plasmazone sind, wie entsprechend fixierte Präparate zeigen, besondere osmiophile Strukturen angehäuft (Abb. 15), die den anderen Matrixzellen fehlen und die ihrem Aussehen, ihrer Lagerung und Färbbarkeit nach als *Lipochondrien* angesprochen werden müssen. Bei der Ausfärbung werden diese Strukturen unsichtbar, und an ihre Stelle tritt das Pigment (Abb. 16).

Nach der Bestrahlung fallen bei erwachsenen Tieren die Haare auf der betroffenen Stelle, wie gesagt, gewöhnlich aus; die neuen, nunmehr heller gefärbten oder ganz weißen Haare gehen genau wie beim natürlichen Haarwechsel (Abb. 1 und 4), aus denselben Matrixzellen hervor, die die alten Haare gebildet hatten (LUBNOW). *Diejenigen Zellen der Matrix, die jetzt das Mark und die Rinde liefern, haben jedoch bei den ganz weiß gewordenen Haaren infolge der Bestrahlung ihr früheres, an Sekretzellen erinnerndes Aussehen völlig verloren* (Abb. 17) *und enthalten, wie der osmierte Schnitt zeigt* (Abb. 18), *auch keine* GOLGI-*Substanz und keine Lipochondrien mehr*; sie gleichen jetzt also durchaus den unscheinbaren Matrixzellen der übrigen Haarschichten. In den Wurzeln graumelierter Haare findet man noch eine mehr oder weniger große Anzahl von Zellen, deren Fähigkeit zur Pigmentbildung nur herabgesetzt ist, und die auch noch Reste des GOLGI-Feldes und der osmiophilen Granula enthalten (Abb. 19, 20 a und b). Die Matrixzellen werden also von der Bestrahlung nicht alle gleich stark betroffen; vermutlich befinden sie sich nicht gleichzeitig in demselben Funktionszustande und sind deshalb verschieden empfindlich.

Bestrahlt man Jungtiere oder neubehaarte Stellen erwachsener Kaninchen, so unterbleibt vielfach der Haarausfall; man kann dann bei gefärbten Rassen die Strahlenwirkung an ein und demselben Haar beobachten. Bei solchen Versuchen zeigte sich in völliger Übereinstimmung mit den früher geschilderten Beobachtungen an Russenkaninchen, daß die Entpigmentierung nicht sofort eingesetzt hatte; die zur Zeit der Bestrahlung vorhandenen Lipochondrien waren vielmehr erhalten geblieben und noch unter Pigmentbildung „verbraucht" worden. Auf die ganz normale dunkle Spitze dieser Haare folgte eine starke Einschnürung, die auf eine vorübergehende Herabsetzung der Zellvermehrung durch die Bestrahlung

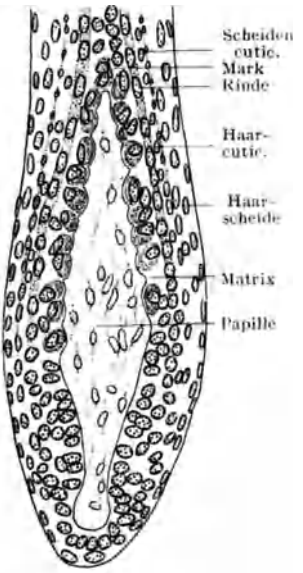


Abb. 14.

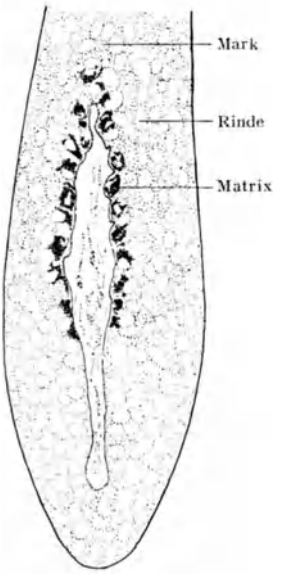


Abb. 15.

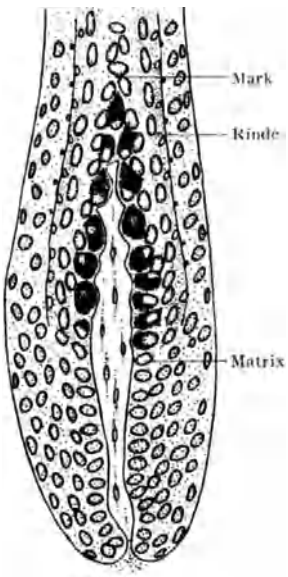


Abb. 16.

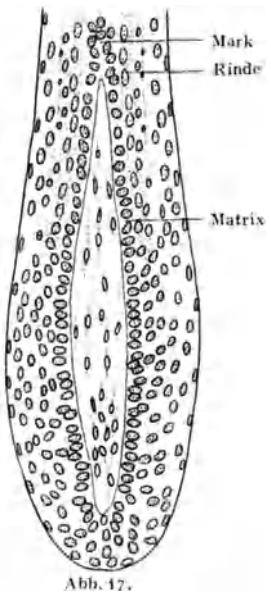


Abb. 17.

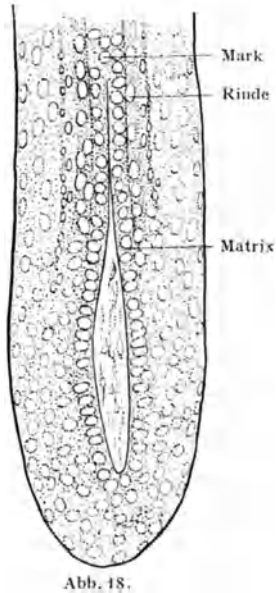


Abb. 18.

Abb. 14. Haarwurzel eines normalen, nicht unterkühlten Schwarzrussen (Längsschnitt, n. HELI Ebenso wie alle folgenden Bilder nach Präparaten von LUBNOW neu gezeichnet.

Abb. 15. Haarwurzel eines nicht unterkühlten Schwarzrussen (Längsschnitt, osmiert). Nach LUBNOW.

Abb. 16. Haarwurzel eines unterkühlten Schwarzrussen nach erfolgter Pigmentbildung (Längsschnitt, n. CHAMPY fixiert). Nach LUBNOW.

Abb. 17. Wurzel eines durch Bestrahlung völlig entpigmentierten Alaskahaares (Längsschnitt, n. HELLY fixiert). Nach LUBNOW.

Abb. 18. Haarwurzel eines bestrahlten Russenkaninchens (Längsschnitt, osmiert). Nach LUBNOW.

hinweist (LUTHER 1939); das Pigment erstreckte sich jedoch stets über diese Einschnürung hinaus noch ein Stück weit in den darauf folgenden,

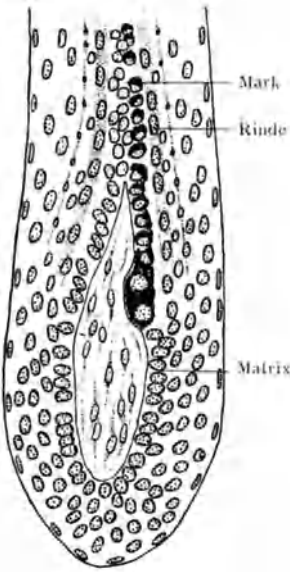


Abb. 19.

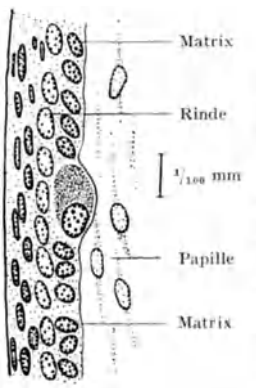


Abb. 20 a.

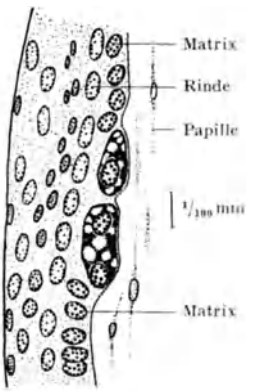


Abb. 20 b.

Abb. 19. Haarwurzel eines bestrahlten Alaskakaninchens mit nur einer pigmentbildenden Matrixzelle und deren Abkömmlingen (Längsschnitt, n. HELLY fixiert). Nach LUBNOW.

Abb. 20 a und b. Ausschnitte aus Längsschnitten durch partiell geschädigte Haarwurzeln eines bestrahlten, nicht unterkühlten Schwarzrussen. a) n. HELLY-Fixierung, b) n. Osmierung. Die meisten Matrixzellen haben ihre morphologischen Strukturen (GOLGI-Feld, Lipochondrien) eingebüßt (n. LUBNOW).

Abb. 21. Bestrahltes Haar (1000 r) eines Alaskakaninchens (schematisiert). Die Pigmentbildung hat erst aufgehört, als die zunächst eingetretene Allgemeinschädigung (Einschnürung!) schon abgeklungen war.

wieder normal gebauten, aber weiter unten farblosen Teil des Haarschaftes (Abb. 21).

Die Röntgenstrahlen wirken also nicht auf die bereits vorhandenen Lipochondrien ein, sondern auf ihren Werdegang. Auf den *Angriffspunkt der Strahlen* liefern die bisherigen Beobachtungen ebenfalls einen Hinweis: Die Dauerwirkung einmaliger Bestrahlungen (s. S. 75) wäre nämlich nicht verständlich, wenn durch den Eingriff eine *Reaktion* betroffen würde; eine solche müßte ja, sofern die Voraussetzungen für ihren Ablauf erhalten blieben, alsbald wieder einsetzen. Dies geschieht nicht; also beeinflussen die Strahlen nicht einen Vorgang, sondern zerstören eine *Struktur*, nach deren völliger oder partieller Ausschaltung dann keine bzw. nicht mehr alle Lipochondrien entstehen können. Wahrscheinlich handelt es sich bei dieser Struktur um das GOLGI-Feld, dessen funktioneller Zusammenhang mit den Lipochondrien ja bekannt ist (HIRSCH 1939, RIES 1938). Auch die im Bereiche des GOLGI-Feldes bestrahlter Zellen vielfach auftretende Vakuolisierung (Abb. 20b) spricht für die Berechtigung dieser Annahme. *Die Röntgenstrahlen verhindern jedenfalls nicht den Ablauf von Reaktion I, sondern zerstören ein Produkt*

dieses Vorganges, eine Präsubstanz, aus der in gesunden Matrixzellen später die Lipochondrien hervorgehen.

15. Die Abhängigkeit der Lipochondrienbildung von den Scheckungsfaktoren S/s, K/k, X/x.

Wie die histologische Untersuchung bestrahlter und unbestrahlter Haarwurzeln gezeigt hat, müssen in den Matrixzellen bestimmte Strukturen enthalten sein, damit Ferment gebildet werden kann. Wir standen somit erneut vor der schon früher aufgeworfenen Frage (s. S. 75) nach dem *unmittelbaren Angriffspunkt der A-Gene*; denn wir mußten ja nun damit rechnen, daß die Erbfaktoren der A-Serie die Entstehung der Lipochondrien und erst auf diesem Umwege die Fermentbildung steuerten. Der nächstliegende Weg zur Klärung dieser Frage war die *histologische Untersuchung der Matrixzellen aller bekannten, genetisch weißen oder weißbunten Kaninchenrassen.*

Totaler oder partieller Pigmentverlust kommt bei Albinos, bei weißen Wienern, bei wildfarbigen Tieren, bei Silberkaninchen und bei Schecken vor.

Die *weißen Wiener* sind, wie der Name sagt, ganz weiß, unterscheiden sich von den Albinos aber durch ihre pigmentierten Augen; ihre Nichtfärbung beruht auf dem Erbfaktor x. Die *englische Scheckung* ist dominant und an die Anwesenheit des Faktors K gebunden, während die rezessive *holländische Scheckung* durch mindestens zwei Allele (s_1 und s_2) hervorgerufen werden kann[1]. Beim *Silberkaninchen* ist das ganze Fell von einzelnen weißen Haaren durchsetzt. Die Silberung, die erst beim zweiten Haarkleid auftritt, verhält sich gegen Nichtsilberung dominant und geht auf die Erbfaktoren P_1, P_2, P_3... zurück, die sich, kombiniert, in ihrer Wirkung summieren. Bei den *wildfarbigen G-Rassen* endlich sind die Bauchhaare mit Ausnahme der Haarbasis weiß[2]. Alle diese Tiere besitzen in dem sonst der übrigen Erbformel gemäß ausgefärbten Fell weiße Areale von verschiedener Lage und Ausdehnung[3]. Auf den ersten Blick scheinen die Scheckungsfaktoren zweierlei zu bewirken, nämlich eine Umstimmung in den Matrixzellen (Pigmentverlust) und außerdem eine Beschränkung dieser Veränderung auf ganz bestimmte Hautareale. Wahrscheinlich sind aber diese beiden Effekte Folgen einer und derselben Wirkung. Man könnte etwa daran denken, und darauf deutet auch der Verlauf der Farbausbreitung beim Haarwechsel hin (DANNEEL und LEWECK, unveröffentlicht), daß die Bereitschaft zur Pigmentbildung von vorneherein nicht am ganzen Körper dieselbe ist, und daß das jeweilige örtliche Gefälle die Realisation der Scheckungsfaktoren beeinflußt.

Von diesen weißen und weißbunten Rassen haben wir vorerst nur den Albino, die beiden Schecken und den weißen Wiener untersucht. *Extrakte aus Albinohaut enthalten Ferment*, wenn auch nur in eben nachweisbarer

[1] s_1s_1-Tiere sind stark, s_2s_2-Tiere schwach und s_1s_2-Tiere mäßig gescheckt.

[2] Die Gene a, x, K, s und G werden von den Engländern und Amerikanern mit den Buchstaben c, v, E_n, du und A bezeichnet; ein besonderes Symbol für P fehlt.

[3] Auch die Färbung des weißen Wieners kann also als (extreme) Scheckung angesehen werden.

und zur Pigmentbildung beim lebenden Tiere nicht ausreichender Menge. *In den weißen Fellbezirken von Schecken und Weißwienern ließ sich dagegen überhaupt kein Ferment nachweisen* (DANNEEL und SCHAUMANN). In Übereinstimmung mit dem physiologischen Befunde wies die histologische Untersuchung (LUBNOW 1939) nach, daß die *Haarwurzeln von Albinos*, vom Pigmentmangel abgesehen, *völlig denjenigen gefärbter Rassen gleichen* (Abb. 14): die Matrixzellen des Haarmarkes und der Haarrinde unterscheiden sich durch ihre Größe und ihren Lipochondriengehalt deutlich von den Bildungszellen der übrigen Haarschichten. *Die Matrix der Schecken und des weißen Wieners setzt sich dagegen nur aus Zellen einer Art zusammen* (Abb. 22) *und sieht aus wie diejenige bestrahlter Haare* (Abb. 17, 18).

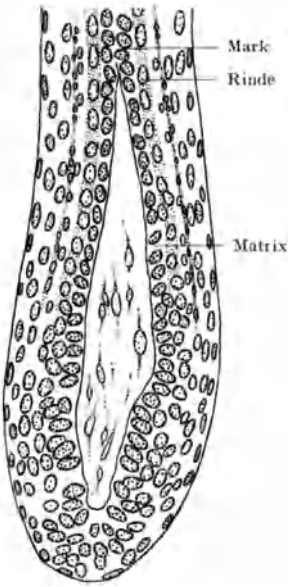


Abb. 22. Haarwurzel aus der weißen Fellpartie eines Holländerschecken (Längsschnitt, n. HELLY fixiert). Nach einem Präparat von LUBNOW.

Das Weiß der bestrahlten Haare entspricht also morphologisch und physiologisch nicht dem der Albinos, sondern dem der Schecken und der weißen Wiener.

Der Wirkungsmechanismus der Röntgenstrahlen ist aber trotz des gleichen histologischen Bildes ein anderer als derjenige der Scheckungsfaktoren, denn durch die Bestrahlung zerstören wir die Präsubstanz der Lipochondrien (in den Haaren nicht gescheckter Rassen), während diese Strukturen in den weißen Fellteilen der Schecken und Weißwiener gar nicht erst entstehen.

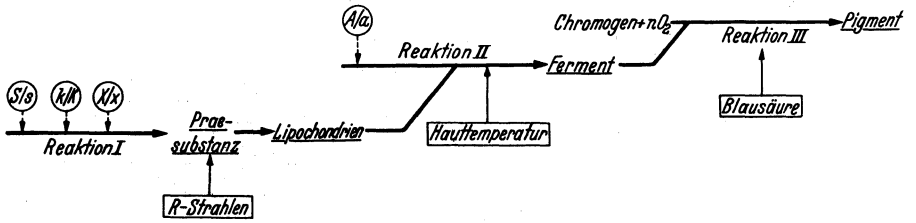
Die Erbfaktoren der A-Serie haben — und damit beantworten wir die eingangs aufgeworfene Frage — *mit der Bildung des* GOLGI-*Feldes und der Lipochondrien (Reaktion I) nichts zu tun*; denn die Matrixzellen der Albinos (a), Russenkaninchen (a^n) und Alaskas (A) stimmen in ihrem morphologischen Aufbau völlig überein. Die Grundfaktoren für Fellfärbung *können sich aber nur dann manifestieren, wenn ein* GOLGI-*System vorhanden ist*, wenn also die Erbfaktoren s, K und x fehlen oder, wie in den gefärbten Fellbezirken der Schecken, aus irgendeinem Grunde nicht wirksam werden.

16. Der Stand der Untersuchungen. Erörterung der Ergebnisse.

Von dem Vorgang der Haarpigmentbildung bei Kaninchen kennen wir bisher drei Teilreaktionen, die zeitlich aufeinander folgen und in kausalem Zusammenhang stehen:

1. die Bildung des GOLGI-Systems und der Lipochondrien (Reaktion I),
2. die Fermentbildung (Reaktion II),
3. die Pigmentbildung (Reaktion III).

In den Ablauf dieser drei Vorgänge greifen bestimmte Erbfaktoren ein, deren Wirkung wir zum Teil durch Veränderung der Außenbedingungen ersetzen können (Phänokopie). Das folgende Reaktionsschema entspricht dem jetzigen Stande der Forschung, ist aber natürlich noch unvollständig, weil wir bisher nur die Wirkung der Grundfaktoren für Färbung genauer untersucht haben, nicht aber diejenige der Modifikationsgene (Farbfaktoren).



Der Werdegang des Pigmentes läßt sich, wie man sieht, nicht als einfache Reaktionskette darstellen. Wir haben es vielmehr mit einem verzweigten *Reaktionsnetz* zu tun. Mit fortschreitender Differenzierung münden immer mehr Teilvorgänge verschiedenen Ursprunges zusammen.

Die einzelnen Entwicklungsfolgen werden von den zugehörigen Erbfaktoren offenbar nicht *eingeleitet*, sondern nur *beeinflußt*. Die Gene der A-Serie bestimmen nämlich nicht, *ob überhaupt* Ferment entsteht, sondern *wieviel* Ferment in der Zeiteinheit gebildet werden *kann* (s. S. 66). Auch der Aufbau des GOLGI-Systems erfolgt sicher nicht durch die Erbfaktoren S, k oder X, denn bei den Schecken fehlen die Lipochondrien nur in den weißen Hautbezirken, nicht aber in den gefärbten. *Die beiden zur Pigmentbildung führenden Grundvorgänge gehen also jedenfalls nicht von Einzelgenen aus, sondern sind bereits im Gange, wenn die zugehörigen Erbfaktoren wirksam werden.* Dasselbe gilt wahrscheinlich auch für zahlreiche andere Genwirkungen, vielleicht für alle; die vielen periodischen Genwirkungen wären sonst kaum zu erklären. So ruht auch die Fermentbildung beim erwachsenen Haare, setzt aber in den Matrixzellen beim Haarwechsel erneut ein.

In engem Zusammenhange mit der Frage nach den Wechselwirkungen zwischen den Genen und den von ihnen gesteuerten Entwicklungsvorgängen steht diejenige nach der *Primärwirkung der Gene*. Daß die *erste sichtbare Wirkung* eines Erbfaktors zugleich die *erste von ihm ausgehende Wirkung* ist, können wir ohne Kenntnis der Gennatur, d. h. allein durch phänogenetische Untersuchungen, wie leicht einzusehen ist, überhaupt nicht nachweisen. Wohl aber läßt sich in geeigneten Fällen zeigen, daß eine beobachtete Wirkung nicht die Primärwirkung des betreffenden

Genes sein kann. *Die Erbfaktoren der A-Serie zum Beispiel beeinflussen die Fermentbildung sicher nicht unmittelbar.* Das Ferment entsteht ja von den Lipochondrien aus; da diese aber schon vor Beginn der Fermentbildung vorhanden sind (s. Abb. 14) und vom Kern räumlich getrennt im Plasma liegen, kann zwischen den Genen und den Lipochondrien keine unmittelbare Beziehung (Kontaktwirkung) bestehen. Der Fermentbildung muß vielmehr ein anderer genabhängiger Vorgang vorausgehen, der zur Entstehung eines Stoffes — vielleicht eines Profermentes — im Plasma führt, dessen Konzentration seinerseits erst die Geschwindigkeit der von den Lipochondrien ausgehenden Fermentbildung bestimmt[1]. Darüber, wo und wie die *Scheckungsfaktoren* in die Entstehung des GOLGI-apparates eingreifen, können wir erst etwas aussagen, wenn wir wissen, wie diese Struktur entsteht. Die Wirkungsmechanismen der drei Genpaare dürften aber verschieden sein, denn bei Scheckenbastarden setzt sich in dem einen Falle die Scheckung (K), in dem anderen die Nichtscheckung (S) durch; auch ist die Fellzeichnung beim Holländer eine ganz andere als beim englischen Schecken. Sie könnte beispielsweise bei den s-Tieren auf der Verlangsamung einer Reaktion, bei den K-Tieren aber auf einer Erhöhung der Reaktionsschwelle beruhen (s. S. 81).

In das Wechselspiel zwischen den Entwicklungsvorgängen und den an ihnen beteiligten Einzelgenen greifen endlich noch Faktoren allgemeinerer Wirkung ein. So bestimmen die Erbfaktoren der A-Serie zwar, wieviel Ferment pro Zeiteinheit entsteht; ob diese Fermentmenge dann aber für die Pigmentierung wirklich verfügbar ist, darüber entscheidet beim Russenkaninchen die Hauttemperatur, die ihrerseits von der Außentemperatur, dem Wärmeregulierungsvermögen des Tieres und der mehr oder weniger exponierten Lage des betreffenden Körperteiles abhängt.

Literaturverzeichnis.

BEADLE, G. W.: Physiological aspects of genetics. Annual Rev. Physiol. **1** (1939).

BECKER, O.: Strahlenbiologische Untersuchungen an der Haut des Himalajakaninchens. Strahlenther. **55** (1936).

BLOCH, B.: Das Pigment. Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten, Bd. I/1. 1927.

— u. F. SCHAAF: Pigmentstudien. Biochem. Z. **162** (1926).

— — Über Pigmentbildung in der Haut. Klin. Wschr. **1932 I.**

CASTLE, W. E.: The genetics of domestic rabbits. Harward Univ. Press Cambridge, Mass., 1930.

— Genetics of the dutch coat pattern in rabbits. J. of exper. Zool. **67** (1934).

[1] Die Annahme, das aktive Ferment entstände zwar im Plasma, würde aber erst sekundär an die Lipochondrien adsorbiert, steht mit den Beobachtungen im Widerspruch, daß sich bei der Dopareaktion nur die Lipochondrien schwärzen (s. S. 70), und daß sich weder in Extrakten aus weißer Scheckenhaut noch in solchen aus bestrahlter Haut Ferment nachweisen läßt (s. S. 77 und S. 82).

DANNEEL, R.: Das spektroskopische Verhalten der Haarpigmente. Z. vergl. Physiol. **12** (1930).
— Die Entwicklung der Haare bei der Ratte. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **20** (1931).
— Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. I. Biol. Zbl. **54** (1934).
— Die Färbung unserer Kaninchenrassen und ihre histogenetischen Grundlagen. Z. Abstammgslehre **71** (1936).
— Untersuchungen über die temperaturempfindliche Haarpigmentbildung bei Russenkaninchen. Z. Abstammgslehre **73** (1937).
— Die Wirkungsweise der Grundfaktoren für Haarfärbung beim Kaninchen. Naturwiss. **26** (1938).
— Die Wirkungsweise einiger Gene für Fellfärbung beim Kaninchen. Verh. dtsch. zool. Ges. **12**, Suppl. (1939).
— u. E. LUBNOW: Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. II. Biol. Zbl. **56** (1936).
— u. H. PAUL: Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. IV. Biol. Zbl. **60** (1940).
— u. K. SCHAUMANN: Zur Physiologie der Kälteschwärzung beim Russenkaninchen. III. Biol. Zbl. **58** (1938).
DULIERE, W. L. and H. ST. RAPER: The tyrosinase-tyrosine reaction VII. Biochemic. J. **24** (1930).
EINSELE, W.: Studies of multiple allelomorphic series in the house-mouse. II. Methods for the quantitative estimation of melanin. J. Genet. **34** (1937).
ENGELSMEIER, W.: Nachweis der alternativen Modifikabilität der Haarfärbung beim Russenkaninchen. Z. Abstammgslehre **68** (1935).
— Einfluß der Temperatur auf die Ausfärbung der Haare beim Kaninchen verschiedener Erbrassen. Z. Abstammgslehre **73** (1937).
EPHRUSSI, B.: Aspects of the physiology of gene action. Amer. Naturalist **72** (1938).
GREITE, W.: Die Wirkung von Röntgenstrahlen auf die Pigmentbildung in der Vogelfeder. Biol. Zbl. **60** (1940).
HADORN, E.: Die Verpuppung der Fliegen als Beispiel eines hormonal bedingten Prozesses bei Wirbellosen. Mitt. Naturwiss. Ges. Thun **4** (1939).
HANCE, R. J.: Altering a matured genetic character. J. Hered. **18** (1927).
— and I. B. MURPHY: Studies of the effects of X-rays. J. of exper. Med. **44** (1926).
HIRSCH, G. C.: Analyse der Restitution des Sekretmaterials im Pankreas mittels Röntgenstrahlen. Arch. Entw.mechan. **123** (1931).
— Grundlinien einer Theorie der Golgikörper. Proc. roy. Acad. Amsterdam **40** (1937).
— Einiges über die Restitution von Produkten in tierischen Zellen. Verh. dtsch. zool. Ges. **12**, Suppl. (1939).
ILJIN, N. A.: Studies of animal pigmentation II. Investigation of the temperature influence of the Himalaya rabbits pigmentation. Trans. Labor. exper. Biol. Zoopark Moskow **1** (1926).
— Studies in morphogenetics of animal pigmentation IV. Analysis of pigment formation by low temperature. Trans. Labor. exper. Biol. Zoopark Moskow **3** (1927).
— Farbenveränderungen der Russenkaninchen und einer siamesischen Katze, hervorgerufen durch Schilddrüsenwirkung. Arch. Entw.mechan. **125** (1931) und Trans. dynam. of development **6** (1931).
KAUFMANN, L.: An experimental study of the partial albinism in Himalaya-rabbits. Biol. generalis (Wien) **1** (1925).

KOLLER, P. C.: On pigment formation in the D-black rabbit. J. Genet. **22** (1930).
KOPEČ, ST.: Sur un cas d'apparition de taches chez un lapin russe. Mem. Inst. nat. polon. d'économie rurale à PULAWY **7** (1926).
KOSSWIG, C.: Über die Vererbung und Bildung von Pigment beim Kaninchen. Z. Abstammgslehre **45** (1927).
KÜHN, A.: Entwicklungsphysiologisch-genetische Ergebnisse an *Ephestia kühniella* Z. Z. Abstammgslehre **73** (1937).
— u. M. v. ENGELHARDT: Über die Determination des Symmetriesystems auf dem Vorderflügel von *Ephestia kühniella* Z. Roux' Arch. **130** (1933).
— u. K. HENKE: Genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Mehlmotte *Ephestia kühniella* Zeller. XIII. u. XIV. Abh. wiss. Ges. Göttingen, Math.-physikal. Kl. **15**, H. 3 (1936).
KUHN, R. u. F. MOEWUS: Über die chemische Wirkungsweise der Gene Mot^{Md} und Gathe bei *Chlamydomonas*. Ber. dtsch. chem. Ges. **73** (1940).
LENZ, FR.: Ein Streiflicht auf die Akromelanie. Münch. med. Wschr. **1919**.
— Die Akromelanie des Russenkaninchens. Arch. Rassenbiol. **15** (1923).
LUBNOW, E.: Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Pigmentbildung. Z. Abstammgslehre **77** (1939).
LUTHER, W.: Die Strahlenwirkung auf Amphibienhaut vor und nach der Metamorphose. Naturwiss. **27** (1939).
— Die Wirkung der Röntgenstrahlen auf die Zellteilung. Strahlenther. **66** (1939).
MELCHERS, G.: Die Blühhormone. Ber. dtsch. bot. Ges. **57** (1939).
NACHTSHEIM, H.: Die Entstehung der Kaninchenrassen im Lichte ihrer Genetik. Z. Tierzüchtg **14** (1929).
— Neue Untersuchungen über multiplen Allelomorphismus bei Kaninchen. Z. Abstammgslehre **54** (1930).
— Die genetischen Beziehungen zwischen Körperfarbe und Augenfarbe beim Kaninchen. Biol. Zbl. **53** (1933).
NEUMANN, P.: Haarpigmentuntersuchungen an verschiedenen Farbrassen des Kaninchens. Biol. Zbl. **57** (1937).
ONSLOW, M. W.: A contribution to our knowledge of the chemistry of coat-colour in animals. Proc. roy. Soc. Lond., Ser. B, Biol. Sci **89** (1915).
PIRSCHLE, K.: Ist der „d-Stoff" von *Petunia* artspezifisch? Biol. Zbl. **60** (1940).
PLAGGE, E.: Genabhängige Wirkstoffe. Erg. Biol. **17** (1939).
RAPER, H. ST.: The tyrosinase-tyrosine reaction. V, VI. Biochemic. J. **20**, **21** (1926/27).
RENNER, O.: Die pflanzlichen Plastiden als selbständige Elemente der genetischen Konstitution. Ber. Verh. sächs. Akad. Leipzig **86** (1934).
RIES, E.: Grundriß der Histophysiologie. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1938.
SCHULTZ, W.: Schwarzfärbung weißer Haare durch Rasur und die Entwicklungsmechanik der Farbmuster von Haaren und Federn. I. Arch. Entmechan. **41** (1915).
— Kälteschwärzung eines Säugetiers und ihre allgemein-biologischen Hinweise. Arch. Entw.mechan. **47** (1900).
— Verhalten der einzelnen Färbungsgene zur Dopareaktion bei Kaninchenrassen. Arch. Entw.mechan. **105** (1925).
— Willkürliche Augenpigmentierung beim Säugetieralbino. Arch. Entw.-mechan. **109** (1927).
— Kältefärbung weißer Haare bei Schokolade-, Blau- und Ganzweiß-Russenkaninchen. Biol. generalis (Wien) **4** (1928).

SCHULTZ, W.: Pigmentierung von Albinoaugen und sympathische Heterochromie der Iris willkürlich erzeugbar. Graefes Arch. **122** (1929).
— Luftmelaninbildung bei Zimmertemperatur in Säugetieraugen und Haarwurzeln. Arch. Entw.mechan. **123** (1930).
— Methoden zur Darstellung versteckter mendelnder Erbanlagen durch ihre Aktivierung ohne Kreuzung. Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, herausgeg. von v. E. ABDERHALDEN, Abt. IX. 1931.
— Haarmelaninerzeugung bei Albinos innerhalb fünf Minuten unter dem Mikroskop und weiteres zur Kälteschwärzung von Haar, Haut und Auge. Arch. f. Dermat. **165** (1932).
— Die Kältemelaninbildung bis zur Augenschwärzung vollständiger Albinos. Nova Acta Leop. **2** (1935).
SCHWANITZ, J.: Untersuchungen zur Morphologie und Physiologie des Haarwechsels beim Hauskaninchen. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **33** (1938).
SERRA, J. A.: Estudos sôbre a pigmentação melânica. Coimbra 1939.
TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W., ZIMMER, K. G. u. M. DELBRÜCK: Über die Natur der Genmutation und der Genstruktur. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. Fachgruppe VI, N. F. **1** (1935).
WETTSTEIN, F. v. u. K. PIRSCHLE: Über die Wirkung heteroplastischer Pfropfungen und die Übertragung eines Gen-bedingten Stoffes durch Pfropfung bei *Petunia*. Biol. Zbl. **58** (1938).

Über den Kreislauf bei den Weichtieren.

Von **Emil von Skramlik**, Jena.

Mit 59 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

Seite

Einleitung 91

Unterschied zwischen offenem und geschlossenem Kreislaufsystem. Aufbau des offenen Kreislaufsystems. Seine Bedeutung. Die Bezeichnungen für die Hohlräume (Lakunen, Sinus, Übergangsgefäße). Kreislaufsystem bei den Kopffüßern, Muscheln, Bauchfüßern, Grabfüßern und Wurmmollusken. Strömung des Blutes in den Hohlräumen. Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens. Allgemeines über die äußere Versorgung der Kreislaufanteile der Weichtiere mit Nerven.

I. Anatomische Vorbemerkungen über das Kreislaufsystem der Weichtiere 101

A. Die Kopffüßer 101

Bau des Herzens. Arteriensystem. Kapillarsystem. Venöses System. Kiemenherzen. Kiemenherzanhänge. Histologischer Aufbau der wichtigsten Anteile des Kreislaufsystems der Kopffüßer. Versorgung des Kreislaufsystems durch äußere Nerven.

B. Die Muscheln 109

Bau des Herzens. Beziehung des Herzens zum Enddarm. Arteriensystem. Leibessinus. Kapillarsystem. Venöses System. Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens. Bau der Klappen im Herzen. Aufbau der Keberschen Klappe. Versorgung des Herzens der Muscheln mit äußeren Nerven.

C. Die Bauchfüßer 116

Allgemeine Bemerkungen über den makroskopischen und mikroskopischen Aufbau des Herzens bei den Bauchfüßern.

1. Kreislaufsystem der verschiedenen Ordnungen der Bauchfüßer 117

a) Vorderkiemer 117

Bau des Herzens. Arteriensystem. Leibessinus, Lakunensystem. Kapillarsystem. Venöses System. Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens.

b) Lungenschnecken 120

Bau des Herzens. Arteriensystem. Leibessinus, Lakunensystem. Kapillarsystem. Venöses System. Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens.

c) Hinterkiemer. 123

Bau des Herzens. Arteriensystem. Leibessinus, Lakunensystem. Kapillarsystem. Venöses System. Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens.

Seite

2. Herznervenapparat der verschiedenen Ordnungen der Bauchfüßer 126
a) Vorderkiemer 126
b) Lungenschnecken 127
c) Hinterkiemer 127
D. Die Grabfüßer 128
Makroskopischer Aufbau des Herzens.
E. Die Wurmmollusken 128
Bau des Herzens. Arteriensystem. Leibessinus, Lakunensystem. Venöses System. Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens. Versorgung des Herzens durch äußere Nerven.
II. Physiologisch-chemische Bemerkungen über den Gehalt des Blutes und des Herzens verschiedener Weichtiere an Cholinesterase und Cholinestern 131
III. Physiologie des Kreislaufsystems der Weichtiere 134
A. Die Kopffüßer 134
Schwierigkeiten der Durchführung physiologischer Untersuchungen. Tätigkeitsweise der verschiedenen Anteile des Kreislaufsystems. Die Bedeutung der Kiemenherzen und der Kiemenherzanhänge. Tätigkeitsweise der Klappen im arteriellen Herzen. Ursache für die Zusammenarbeit der einzelnen Kreislaufanteile. Tätigkeitsweise losgelöster Kreislaufanteile. Beziehung zwischen Wandspannung und Frequenz des arteriellen Herzens. Grundlagen für die koordinierte Tätigkeit der einzelnen Kreislaufanteile. Beeinflussung der Kreislauftätigkeit durch das Eingreifen der Atem- und Willkürmuskulatur. Frequenz, in der das Kreislaufsystem der Kopffüßer tätig ist. Abhängigkeit der Frequenz der einzelnen Kreislaufanteile von der Temperatur und der Ernährung. Reizbarkeit und Chronaxie der verschiedenen Kreislaufanteile. Elektrogramm der einzelnen Kreislaufanteile. Beeinflussung der Kreislauftätigkeit durch Gifte. Die Wirkung der äußeren Nerven auf das Kreislaufsystem. Chronaxie der Herznerven. Hemmende und fördernde Herznerven. Der Blutdruck im Kreislaufsystem. Einfluß der äußeren Herznerven auf den Blutdruck. Druckgefälle im Kreislaufsystem.
B. Die Muscheln 161
Tätigkeitsweise des Herzens. Grundlagen für die koordinierte Tätigkeit der einzelnen Herzabteilungen. Spiel der Klappen im Herzen. Tätigkeitsweise des freigelegten Muschelherzens. Bedeutung der Anordnung des Herzens im Tierkörper für die Unterhaltung seiner Tätigkeit. Registrierung der Herztätigkeit. Grundlagen für die automatische Tätigkeit des Herzmuskels. Grundlagen für die koordinierte Zusammenarbeit der einzelnen Herzabteilungen. Frequenz des Herzens. Abhängigkeit der Frequenz von einer ganzen Anzahl von Faktoren (Öffnung und Schluß der Schalen, Vorstrecken und Einziehen des Fußes, Größe der Tiere, Temperatur). Bedeutung der Ernährung für die Herztätigkeit bei Süß- und Seewassermuscheln. Tonusschwankungen des Muschelherzens. Reizbarkeit und Erregbarkeit des Herzens. Elektrogramm des Herzens. Beeinflussung der Herztätigkeit durch Gifte. Wirkung der äußeren Nerven auf das Kreislaufsystem. Hemmende und fördernde

Seite

Herznerven. Beeinflussung der Nerventätigkeit durch pharmakologische Stoffe. Blutdruck im Kreislaufsystem. Strömung des Blutes in den Gefäßen. Bedeutung des Bulbus arteriosus sowie der Hilfsherzen für die Kreislauftätigkeit. Beeinflussung des Blutdruckes durch den Verschluß der Schalen. Bedeutung der Perikardialhöhle für die Kreislauftätigkeit. Die Leistung der KEBERschen Klappe. Beziehungen zwischen der Herzkammer und dem Enddarm.

C. Die Bauchfüßer 192

1. Die Vorderkiemer 193

Vorderkiemer, an denen bisher physiologische Untersuchungen angestellt wurden. Spiel der Herzklappen. Frequenz des Herzens. Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz von einer Anzahl von Faktoren, vor allem der Temperatur. Bedeutung der Ernährung für die Herztätigkeit. Tätigkeitsweise von ausgeschnittenen Herzen und Herzstreifen. Grundlagen für die automatische und koordinierte Tätigkeit des Herzens und seiner Abteilungen. Vorhandensein von Automatiezentren im Herzen von Haliotis tuberculata L. Reizbarkeit und Erregbarkeit des Herzens. Wirkung des konstanten elektrischen Stromes auf die Herztätigkeit. Elektrogramm des Herzens. Wirkung der äußeren Nerven auf das Kreislaufsystem. Hemmende und fördernde Herznerven. Beeinflussung der Nerventätigkeit durch pharmakologische Stoffe. Vorgänge im Kreislaufsystem. Bedeutung des Perikardialraumes für die Herztätigkeit. Reizbarkeit des Herzbeutels. Bildung der Perikardialflüssigkeit. Druckverhältnisse im Herzen während der Tätigkeit.

2. Die Lungenschnecken 205

Lungenschnecken, an denen bisher physiologische Untersuchungen angestellt wurden. Spiel der Herzklappen. Frequenz des Herzens. Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz von einer Anzahl von Faktoren, vor allem der Temperatur. Bedeutung der Ernährung für die Herztätigkeit. Tätigkeitsweise von ausgeschnittenen Herzen und Herzstreifen. Grundlagen für die automatische Tätigkeit des Herzens. Intervall zwischen Vorhof- und Kammertätigkeit. Seine Abhängigkeit von der Herzschlagfrequenz. Grundlagen für die koordinierte Tätigkeit des Herzens und seiner Abteilungen. Tonusschwankungen und Gruppenschlagen des Herzens. Reizbarkeit und Erregbarkeit des Herzens. Wirkung des konstanten elektrischen Stromes. Extrasystolen des Herzens. Elektrogramm des Herzens. Beeinflussung der Herztätigkeit durch Gifte. Wirkung der äußeren Nerven auf das Kreislaufsystem. Hemmende und fördernde Nerven. Beeinflussung der Nerventätigkeit durch pharmakologische Stoffe. Vorgänge im Kreislaufsystem. Bedeutung des Perikardialraumes für die Herztätigkeit. Erfolg der Reizung des Herzbeutels. Druckverhältnisse im Herzen während der Tätigkeit. Hilfsherzen.

3. Die Hinterkiemer 237

Hinterkiemer, an denen bisher physiologische Untersuchungen angestellt wurden. Spiel der Herzklappen. Frequenz des Herzens. Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz

Seite

von einer Anzahl von Faktoren, vor allem der Temperatur. Bedeutung der Ernährung für die Herztätigkeit. Tätigkeitsweise von ausgeschnittenen Herzen und Herzstreifen. Grundlagen für die automatische und koordinierte Tätigkeit des Herzens und seiner Abteilungen. Reizbarkeit und Erregbarkeit des Herzens. Wirkung des konstanten elektrischen Stromes auf die Herztätigkeit. Elektrogramm des Herzens. Beeinflussung der Herztätigkeit durch Gifte. Wirkung der äußeren Nerven auf das Kreislaufsystem. Hemmende und fördernde Nerven. Beeinflussung der Nerventätigkeit durch pharmakologische Stoffe. Vorgänge im Kreislaufsystem. Bedeutung des Perikardialraumes für die Herztätigkeit. Bildung der Perikardialflüssigkeit. Die Crista aortae. Druckverhältnisse im Herzen und im Tierkörper.

4. Die Flossenfüßer oder Ruderschnecken 248
Beeinflussung der Herztätigkeit durch die Temperatur.

D. Die Grabfüßer 249
Erfahrungen über die Herztätigkeit bei *Dentalium*.

E. Die Wurmmollusken 250
Erfahrungen über die Herztätigkeit bei Chitonen. Verzeichnung der Tätigkeit der Herzkammer. Herzfrequenz. Reizbarkeit und Erregbarkeit des Herzens. Wirkung der äußeren Nerven auf das Kreislaufsystem. Das dorsale Gefäßrohr bei *Chaetoderma*.

Überblick 253
Art des Kreislaufsystems. Herzaufbau, makroskopisch anatomisch und histologisch (Muskelfasern sowie nervöse Elemente). Automatie und Automatiezentren. Grundlagen für das automatische und koordinierte Arbeiten der verschiedenen Kreislaufanteile. Peristaltik und Antiperistaltik. Bedeutung der Temperatur und der Ernährung für die Tätigkeit der Kreislaufanteile. Reizbarkeit und Erregbarkeit der Kreislaufanteile. Bildung von Elektrizität. Beeinflußbarkeit des Herzens bzw. der Kreislaufanteile durch äußere Nerven. Zustandekommen des Blutumlaufs. Bedeutung der Vis a tergo. Unterstützung der Herzarbeit durch Hilfseinrichtungen (Hilfsherzen und Windkessel). Eingreifen spontaner Zusammenziehung des ganzen Tieres zugunsten des Kreislaufs. Bedeutung des Perikardialraumes.

Literaturverzeichnis 269

Einleitung.

Die *Weichtiere* umfassen, wie die Übersicht in BREHMs Tierleben, 4. Aufl. (Band Niedere Tiere) lehrt, eine große Anzahl von Klassen bzw. Ordnungen und Unterordnungen. Auf Grund der dort gegebenen Einteilung kann man sie in folgender Weise gliedern[1]:

[1] Aus *sachlichen Gründen* habe ich bei meinen Besprechungen nicht die hier angegebene Reihenfolge eingehalten, sondern gerade die umgekehrte. Ich beginne also meine Besprechungen mit den höchst organisierten Vertretern, den *Kopffüßern (Cephalopoda)* und schließe sie mit den niedrigst organisierten, den *Wurmmollusken (Amphineuren)* ab.

Wegen der Systematik vergleiche man auch die Werke von ALDER und HANCOCK (Nacktkiemer) sowie von SIMROTH (Lungenschnecken, Grabfüßer, Wurmmollusken) in BRONNs Klassen und Ordnungen.

1. *Klasse: Wurmmollusken (Amphineura),*
   1. Ordnung: *Wurmmollusken* (im engeren Sinne, *Aplacophora),*
   2. Ordnung: *Käferschnecken (Placophora).*
2. *Klasse: Grabfüßer (Scaphopoda).*
3. *Klasse: Schnecken oder Bauchfüßer (Gastropoda),*
   1. Ordnung: *Vorderkiemer (Prosobranchia),*
   2. Ordnung: *Lungenschnecken (Pulmonata),*
   3. Ordnung: *Hinterkiemer (Opisthobranchia),*
   4. Ordnung: *Flossenfüßer, Ruderschnecken (Pteropoda).*
4. *Klasse: Muscheln (Lamellibranchia).*
5. *Klasse: Kopffüßer (Cephalopoda),*
   1. Ordnung: *Vierkiemer (Tetrabranchiata),*
   2. Ordnung: *Zweikiemer (Dibranchiata).*

Diese Tierklassen unterscheiden sich nicht nur in bezug auf die allgemeine Bauart voneinander, sondern auch in gewisser Weise durch ihr Kreislaufsystem, das jeweils so angeordnet und beschaffen ist, wie es den Bedürfnissen der betreffenden Tierklasse bzw. Tierordnung am besten entspricht. Ganz allgemein gilt für das Kreislaufsystem der *Weichtiere,* daß es ein *offenes* ist. Das besagt, daß, soweit Herzen gegeben sind, aus diesen arterielle Gefäße hervorgehen, die sich bis in *Arterienkapillaren* verzweigen. Diese Arterienkapillaren münden in Hohlräume, die sog. *Lakunen, „Sinus"* oder *Übergangsgefäße* ein, aus denen wieder die *Venenkapillaren* hervorgehen. Diese sammeln sich zuletzt in jenen großen venösen Gefäßen, die das Blut dem Herzen zuführen. Wir haben beim *offenen Kreislaufsystem* also nicht jene strenge Aneinanderreihung von Arterien, Kapillaren und Venen, wie sie dem geschlossenen zu eigen und dadurch charakterisiert ist, daß alle Gefäße über eine selbständige, wohlausgebildete Wandung verfügen [vgl. BETHE (2)].

Eine Frage, die auch heute noch nicht ganz geklärt ist, ist die, welches die Umgrenzung der Lakunen, „Sinus" oder Übergangsgefäße ist, die sich in denjenigen Tierkörpern befinden, die über ein „offenes Kreislaufsystem" verfügen. Man kann an verschiedenen Stellen des Körpers der Weichtiere anatomisch Räume feststellen, die zum Teil weit verzweigt sind und Blut enthalten. Die Hauptfrage läuft nun darauf hinaus, ob diese Bluträume eine eigene Wandung besitzen oder ob ihre Abgrenzung und Einteilung durch die Organe zustande kommt.

Im *ersten* Falle würde es sich darum handeln, daß die Arterien (gegebenenfalls nach entsprechender Verzweigung bis in Arterienkapillaren) in Räume mit eigener Wandung einmünden, welche einen großen Querschnitt aufweisen. Aus diesen Sinus würden dann die Venenkapillaren hervorgehen, die sich allmählich in den großen Venen sammeln. Im *zweiten* Falle würden die feineren Arterien oder die Arterienkapillaren in Räume münden, die zwischen die Organe eingeschaltet sind und keine eigene Wandung besitzen. Im *ersten* Falle könnte allerdings im strengen Sinne

des Wortes nicht mehr von einem *offenen* Kreislaufsystem gesprochen werden. Die Gefäße wären richtig aneinandergeschaltet, Arterien, Arterienkapillaren, Sinus, Venenkapillaren und Venen, ohne daß an einer Stelle eine Unterbrechung der Kreislaufbahn durch Anteile gegeben wäre, die nicht mit einer eigenen Wandung ausgestattet sind. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir z. B. bei den großen venösen Sinus, die sich beim Menschen und vielen Wirbeltieren in der Dura mater nachweisen lassen (vgl. MOQUIN-TANDON). Im *zweiten* Falle wäre richtig ein offenes Kreislaufsystem gegeben, da ja eine Wandung des Gefäßsystems nur an bestimmten Stellen vorhanden ist. Ein Analogon zu diesen Verhältnissen wäre in der Milz des Menschen und zahlreicher Wirbeltiere zu erblicken, bei der ja auch Arterienkapillaren, Bluträume und Venenkapillaren nachgewiesen wurden. Freilich weist die Milz eine äußere Begrenzung auf, so daß die Analogie keine vollständige ist, besonders dann nicht, wenn man von der Voraussetzung ausgeht, daß die Milz einen Anteil des Kreislaufsystems der Wirbeltiere darstellt.

Hier wäre auch auf die eigenartigen Verhältnisse hinzuweisen, die in dem System für die *Lymphbildung* und den *Lymphabfluß* gegeben sind. Die Lymphe geht in den Kapillaren aus der Blutbahn ab, sammelt und bewegt sich zuerst in den Lücken zwischen den Zellen und wird erst allmählich in die Lymphkapillaren übergeführt, aus denen die Lymphgefäße hervorgehen. Zwischen den Blutkapillaren auf der einen und den Lymphkapillaren auf der anderen Seite ist dieses System als unterbrochen anzusehen. Auch hier haben wir bloß Hohlräume, die mit Lymphe angefüllt sind und die über keine eigene Wandung verfügen. Die Abgrenzung dieser Räume erfolgt nur durch die umliegenden Zellen. Hohlräume, die mit der Lymphe etwas zu tun haben, finden wir im menschlichen Organismus und in dem zahlreicher Wirbeltiere z. B. in der *Pleural-* und *Peritonaealhöhle*. Von diesen ist vorzugsweise durch physiologische Untersuchungen bekannt geworden, daß sie mit dem Lymphgefäßsystem in Zusammenhang stehen. Stoffe, die man in diese Höhlen einbringt, erscheinen nach Ablauf einer bestimmten Zeit in der Lymphe. Solche Hohlräume (z. B. die Pleural- und Peritonaealhöhle) könnten in eine gewisse Analogie zu den „Sinus" im Weichtierkörper gesetzt werden, vorausgesetzt natürlich, daß diese über eine eigene Wandung verfügen.

Wie man sieht, sind die Fragen, deren Beantwortung für das Verständnis des offenen Kreislaufsystems von großer Wichtigkeit sind, vielfach gar nicht oder nicht richtig gestellt worden, so daß man sich nicht wundern kann, daß bisher auf diesem Gebiete eine große Unklarheit herrscht. Das geht schon aus den zahlreichen Bezeichnungen hervor, die für die Hohl- oder Bluträume gewählt wurden, die sich im Körper der *Weichtiere* an den verschiedensten Stellen befinden. Man spricht von *Lakunen, „Sinus"* und von *Übergangsgefäßen*. Im allgemeinen ist man, wie ein Überblick über das gesamte Schrifttum lehrt, einer strengen Beantwortung dieser Frage aus dem Wege gegangen. Man schloß sich entweder

den Anschauungen von MILNE-EDWARDS (6) an, nach denen es solche mit Blut ausgefüllten Hohlräume ohne Wand im Weichtierkörper gibt, oder man bekämpfte diese Anschauung. MILNE-EDWARDS[1] hat auf Grund seiner Injektionspräparate allerdings keine Klärung dieses Problems gebracht und bringen können. Er spricht von einer „dégradation" des Kreislaufsystems der Weichtiere an verschiedenen Stellen, in dem arteriellen bzw. kapillaren bzw. venösen Anteil. Wenn er sich auch in seinen Arbeiten nicht immer klar ausdrückt, so kann man nicht um die Vorstellung herumkommen, daß er richtig an eine *Unterbrechung* des Kreislaufsystems, also an Lücken in ihm, gedacht hat. Diesen Anschauungen wurde von zahlreichen Forschern widersprochen. Sie fanden Wandungen für die Hohlräume oder glaubten, solche nachweisen zu können und deuteten mit Recht darauf hin, daß man dann im strengen Sinne des Wortes nicht mehr von einem offenen Kreislaufsystem sprechen kann. Freilich ist auf Grund zahlreicher Befunde anzunehmen, daß der Ausbau des Kreislaufsystems bei den verschiedenen Klassen der Weichtiere wechselvoll ist. Es ergeben sich da zweifellos sehr große Unterschiede in bezug auf die „Vollkommenheit" des Kreislaufsystems.

So hat es sich frühzeitig herausgestellt, daß die *Kopffüßer* über ein sehr entwickeltes Kreislaufsystem verfügen, das dem der höheren Wirbeltiere kaum nachzustehen scheint. Jedenfalls ließ sich da eine weitgehende Verzweigung der Arterien bis in feinste Kapillaren feststellen, die durchaus nicht immer in Sinus übergehen. Die Kapillaren vermitteln vielfach unmittelbar die Verbindung zwischen den feinsten Arterien und den feinsten Venen.

Für die *Muscheln* hat schon KEBER den Standpunkt vertreten, daß die großen, mit Blut ausgefüllten Hohlräume mit einer eigenen Wandung ausgestattet sind. Er selbst vermochte sie an verschiedenen Stellen des Tierkörpers bei entsprechender Vergrößerung festzustellen. Es ist aber nicht gesagt, daß dort, wo ihm ein Nachweis der Wandung nicht gelang, nun auch wirklich keine gegeben ist. Die Gefäßwände könnten so innig mit den Organen verwachsen sein, daß sie sich bei ihrer Zartheit und Dünnwandigkeit nicht oder doch nur sehr schwer nachweisen lassen (vgl. die Angaben auf S. 33 seines Aufsatzes). Auch wurden im Kreislaufsystem der *Muscheln* an den verschiedensten Stellen Kapillarsysteme nachgewiesen.

Wie weit in der Klasse der *Muscheln* Unterschiede in bezug auf den Aufbau des Kreislaufsystems bestehen, läßt sich vorerst nicht mit Sicherheit sagen. Man wird daran denken müssen, wenn man z. B. bei LANGER (2, 3) liest, daß das Gefäßsystem der Teichmuschel als ein vollkommenes anzusehen ist, in dem Sinne, daß das Blut auch in den Lakunen durch besondere Gefäßmembranen gegen die Organe abgegrenzt ist. Es füllt also nicht etwa wie eine Art von „Infiltrat" die Lücken zwischen den

[1] Es handelt sich um die Abhandlungen von MILNE-EDWARDS (1—5), zum Teil um die in Zusammenarbeit mit VALENCIENNES (1, 2).

Organen und die Spalten in den Geweben aus. Überall soll es Kapillargefäße geben, die den Arterien entstammen und kontinuierlich in die Venen übergehen, zum Teil allerdings unter Zwischenschaltung von Lakunen. LANGER hat bei der Teichmuschel *zwei Arten* von solchen Übergangsgefäßen oder Lakunen festzustellen vermocht. Die *eine* ist u. a. im Darmkanal nachzuweisen. Hier geht aus den Arterien nach entsprechender Verästelung ein feines Kapillarnetz hervor, das vorzugsweise an der Oberfläche dieser Organe gelegen ist. Aus diesen feinen Kapillarnetzen entstehen größere, die teilweise schon zu dem Venensystem gerechnet werden müßten. Die *zweite* Art von Übergangsgefäßen wird durch Schwellnetze dargestellt. Sie sind Bestandteile eines richtigen *„Schwellgewebes"*, das die Organe, hauptsächlich den Fuß und den Mantel, nach allen Richtungen durchzieht. Die Gefäße dieser Netze haben verschiedenen Durchmesser. Im *Innern* der Organe sind es vielfach gröbere Gefäße, die nach Injektion mit entsprechenden Massen selbst mit unbewaffnetem Auge zu sehen sind. Gegen die *Oberfläche* zu liegen kleine Kapillaren, die sich nur bei entsprechender Vergrößerung feststellen lassen. Diese oberflächig gelegenen Kapillarnetze gehören ebenfalls schon dem venösen System an.

Gleiche Beobachtungen wurden auch in der Klasse der *Bauchfüßer* gemacht (WEDL). Auf diesem Gebiet hat NALEPA eine Anzahl gründlicher Untersuchungen beigebracht. Er bezeichnet als *Übergangsgefäße* jene weitverzweigten Räume, die vielfach untereinander in Verbindung stehen, deren Wandung aber einer gewissen Selbständigkeit und Unabhängigkeit von den übrigen Organgeweben entbehrt und bei verschiedenen Organen verschieden ausgebildet ist. Wenn sie vorhanden ist, so besteht sie aus Bindesubstanz mit eingestreuten Kernen. NALEPA hat mit Recht darauf hingewiesen, daß die übliche Bezeichnung, die für diese Bluträume gewählt wird — *Lakunen* —, in dem Augenblicke hinfällig wird, sowie man mit ihr Räume bezeichnen will, die einer Wandung völlig entbehren. Bezeichnet man aber mit „Lakunen" Räume im Organgewebe, die unter Umständen weit verzweigt sind und deren Wandung bloß aus Bindegewebe besteht, so kann man von einem *lakunären Gefäßsystem* auch dann sprechen, wenn diese Wandung noch keine solche Unabhängigkeit vom Organgewebe erreicht hat, wie dies z. B. bei den Arterien der Fall ist. NALEPA hebt ausdrücklich hervor, daß es viel zweckmäßiger wäre, bestimmte Anteile des Gefäßsystems der *Weichtiere* mit Lakunen anzusprechen. Diese Bezeichnung wäre den Bezeichnungen Kapillaren und Sinus vorzuziehen, bei denen ja immer an ein selbständiges Röhrensystem gedacht wird oder an Erweiterungen eines solchen selbständigen Röhrensystems. Freilich scheint das Kreislaufsystem bei den *Bauchfüßern* sehr viel weniger vollkommen ausgebildet zu sein, als dies bei den *Muscheln* bzw. den *Kopffüßern* der Fall ist.

Ein weitgehender „Abbau" des Kreislaufsystems ist bei den *Grabfüßern* bzw. *Wurmmollusken* festzustellen. Hier wird man an eine „dégradation"

des Kreislaufsystems in dem Sinne von MILNE-EDWARDS denken müssen. Die Organe werden vielfach von der Blutflüssigkeit umspült, die dann nicht mehr in irgendwelchen Röhren mit selbständiger Wandung eingeschlossen ist.

Vom *anatomischen* Gesichtspunkt aus kommt man zu dem Schluß, daß in bezug auf die Anordnung des Kreislaufsystems der *Weichtiere* noch vieles im Unklaren ist. Jedenfalls verhält sich das Kreislaufsystem dieser Tiere ganz anders als das der höheren Wirbeltiere. Nicht allein, daß es Unterschiede bei den verschiedenen Klassen der *Weichtiere* gibt; es ergeben sich auch große Unterschiede zwischen Weichtieren, die derselben Klasse angehören. Ferner wird bei demselben Tier der Kreislauf an verschiedenen Stellen in verschiedenartig gestalteten Bahnen vor sich gehen. Neben Kapillarsystemen werden vielfach auch bloß einfach Bluträume gegeben sein.

Die Frage nach der Begrenzung der Lakunen ist aber nicht nur *anatomisch,* sondern auch *physiologisch* von Bedeutung, und zwar mit Rücksicht auf die Strömung der Hämolymphe in diesen Hohlräumen. Geht diese stets in gleicher Weise vor sich in dem Sinne, daß die Blutkörperchen nach Ablauf einer bestimmten Zeit an der gleichen oder annähernd der gleichen Stelle wieder anzutreffen sind, wie man das vom Kreislauf der *Wirbeltiere* her kennt? Die Tatsache eines „offenen" Kreislaufsystems besagt noch lange nicht, daß die Blutbewegung gänzlich ungeordnet vor sich gehen muß. So kann man bei durchsichtigen *Manteltieren,* die ein offenes Kreislaufsystem besitzen, z. B. bei *Clavelina* sehen, wie sich die Blutkörperchen in den Hohlräumen des Tieres in bestimmten Bahnen voranbewegen, und zwar durchaus gleichartig, auch wenn man über längere Zeiträume beobachtet. Dieser Tatsache widerspricht es nicht, daß durch eine gelegentliche Zusammenziehung des Tieres die Strömung für kurze Zeit in Unordnung gerät. Sowie die äußere Ursache der Störung abgeklungen ist, geht die Strömung wieder in der früheren Weise vor sich. Ich habe mich von diesem Geschehen häufig in lang dauernden Versuchen überzeugen können. Auch ist es mir gelungen, diese Vorgänge im Film festzuhalten [v. SKRAMLIK (17)]. Selbst bei der Schlagumkehr des Herzens kommt es zu keinem „Durcheinander". Die Blutkörperchen vollführen zunächst eine ruckartige Bewegung und werden dann ohne Änderung ihrer gegenseitigen Lagerung nach der entgegengesetzten Richtung getrieben. Man wird daraus den Schluß ziehen können, daß die Lakunen bei diesen Tieren mit einer eigenen Wandung ausgestattet sind. Damit ist auch die Tatsache in Einklang zu bringen, daß man bei den *Manteltieren* die *Umlaufszeit* des *Blutes* bestimmen konnte. Diese hat sich wie bei den *Wirbeltieren* von der Zahl der Herzschläge als abhängig erwiesen. In der Zeit von etwa 27 Herzschlägen wird ein Blutkörperchen *einmal* im Tierkörper herumgetrieben [v. SKRAMLIK (3, 13)].

Wie weit nun diese Verhältnisse auf die *Weichtiere* zu übertragen sind, bedarf erst einer eigenen Untersuchung. Von vornherein wird man

annehmen müssen, daß die Strömung des Blutes um so ungeregelter vor sich gehen wird, je dürftiger das Kreislaufsystem entwickelt und je beweglicher das Tier ist. Beweglichkeit soll hier hauptsächlich wie Verschieblichkeit der einzelnen Anteile des Körpers gegeneinander bewertet werden, es ist also nicht nur an aktive Bewegungen des Tieres zum Zwecke von Ortsveränderungen gedacht. Der ganze Fragenkomplex, der sich aus diesen Bemerkungen ergibt, muß noch auf experimentellem Wege in Angriff genommen werden. Es könnte also eine Entscheidung darüber, ob die Lakunen bei den *Weichtieren* eine eigene, wenn auch noch so dünne Wandung besitzen, von *physiologischer* Seite herbeigeführt werden.

Bei den meisten *Weichtieren* kann der ganze Körper durch eigene Muskeln in einem gewissen Umfange zur Zusammenziehung gebracht werden. Ziehen sich diese Muskeln, die der Willkür unterstehen, zusammen, so werden die vorhin erwähnten weiten Hohlräume, die *Lakunen,* zusammengedrückt und das Blut auf diese Weise in beträchtlichem Ausmaße dem Herzen zugeführt. Diese Tiere können also die Vorgänge im Kreislaufsystem *willkürlich* lenken. Eine Willkürbeeinflussung der Kreislaufvorgänge ist bei einem *geschlossenen Kreislaufsystem nicht* oder nur in sehr beschränktem Umfange möglich. Demgemäß arbeiten auch die „Motoren" in dem offenen Kreislaufsystem nach ganz anderen Prinzipien als im geschlossenen. Es ist vorzugsweise die *Dehnung,* durch die die Herzen, ebenso wie ihre einzelnen Abteilungen mit den Hilfseinrichtungen im Kreislaufsystem, zu geregelter Tätigkeit gebracht werden.

Zwischen den Vorgängen im Kreislaufsystem der *Weichtiere* und dem der übergeordneten Tiere, vor allem der *Manteltiere,* bestehen sehr ausgeprägte Unterschiede. Die Manteltiere haben wohl ein *offenes Kreislaufsystem,* ihr *Herz* wird aber in der gleichen Weise zur Tätigkeit gebracht, wie das bei den meisten Chordaten mit Ausnahme von *Amphioxus lanceolatus* Y. der Fall ist, nämlich durch das Eingreifen von Automatiezentren. Bei *Amphioxus* haben wir wohl ein geschlossenes Kreislaufsystem, doch wird das Blut hier durch die Tätigkeitsweise einer ganzen Anzahl von Gefäßen in Umlauf gehalten [vgl. v. SKRAMLIK (13—15)]. Diese Gefäße — die Lebervene, der Sinus venosus (das sog. Herz), die Endostylarterie, die Bulbilli, das Glomus und die Subintestinalvene — arbeiten nach dem gleichen Prinzip wie das Herz in dem *offenen Kreislaufsystem* der *Weichtiere.* Sie werden zur Tätigkeit gebracht, sowie sie einen bestimmten Füllungszustand aufweisen, durch den eine Dehnung der Wand herbeigeführt wird. In dem Kreislaufsystem von *Amphioxus lanceolatus* Y. gibt es *keine* Automatiezentren. Soweit ein Herz bei ihnen gegeben ist, arbeitet das nicht unter dem Einfluß von Automatiezentren, sondern nach dem Prinzip der Dehnung.

Der Herzmuskel der *Weichtiere* verhält sich in *physiologischer* Beziehung vielfach ganz anders als der Herzmuskel anderer Wirbelloser und auch der Wirbeltiere. Eine Frage von nicht geringer Bedeutung, die schon bei den allgemeinen Besprechungen behandelt werden muß, ist nun

die, ob die eigenartige Tätigkeitsweise des Herzmuskels der *Weichtiere* irgendwie mit einer besonderen anatomischen Beschaffenheit dieser Gebilde in Zusammenhang zu bringen ist[1]. Die ersten Forscher, die die Herzmuskelfasern von Weichtieren einer genauen histologischen Untersuchung unterwarfen, haben die Feststellung gemacht, daß man aus der Herzwand der *Weichtiere* Elemente zu isolieren vermag, die vielfach spindelförmig gestaltet sind und zugespitzte Enden aufweisen[2]. Es handelt sich hier um ähnliche Gebilde, wie man sie bei Behandlung des Herzmuskels der niederen *Wirbeltiere* durch konzentrierte Kalilauge gewinnen kann, [WEISMANN (1, 2)]. Dazu kam weiter die Feststellung, daß diese Herzmuskelelemente eine mehr oder minder deutliche Querstreifung aufweisen. Jedenfalls wurden die Herzmuskelfasern der *Weichtiere* den quergestreiften Muskelfasern zugezählt und *nicht* etwa den *glatten*.

Man hat diese quergestreiften Elemente in der Herzmuskelwand sämtlicher *Weichtiere* nachzuweisen vermögen. Bei den *Kopffüßerherzen* wurde die Querstreifung zuerst durch H. MÜLLER festgestellt. Diese erste Beobachtung hat allerdings eine gewisse Einschränkung durch spätere Untersucher gefunden, indem BOLL und KNOLL (1, 2) die Querstreifung nur „*angedeutet*" sahen. MARCEAU hat aber bei sehr genauen Untersuchungen die Querstreifung der Muskelfasern in nahezu sämtlichen Kreislaufanteilen der *Kopffüßer* feststellen können, also z. B. nicht allein im *arteriellen*, sondern auch im Kiemenherzen. Die Querstreifung der *Muschelherzfasern* wurde zuerst von MARGO und DOGIEL bei *Anodonta* gesehen, von DOGIEL und KNOLL auch bei *Pecten*. VIGIER (1, 2) konnte allerdings bei *Anodonta* und *Mytilus* nur eine einfache Querstreifung der Herzmuskelfasern feststellen. Von MARCEAU (1—3) wurden diese Angaben weitgehend ergänzt. Bei den Herzmuskelfasern der *Vorderkiemer* wurde die Querstreifung ebenfalls vielfach festgestellt: von GIBSON und MARSHALL bei *Patella*, von LEYDIG bei *Paludina vivipara*, von MADER bei *Nassa reticulata*, von KNOLL bei *Murex* und von FLEURE und SPILLMANN bei *Haliotis*. Auch die Herzmuskelfasern der Lungenschnecken erwiesen sich als quergestreift, wie vor allem aus den Feststellungen von DARWIN an *Helix pomatia* L. hervorgeht. KNOLL hat dann die Querstreifung der Herzmuskelfasern bei dem Hinterkiemer *Aplysia* nachzuweisen vermocht. Bei den *Amphineuren*, vor allem den *Chitonen*, erwiesen sich nach den Beobachtungen von VIGIER und VLÈS sowie MARCEAU die Herzmuskelfasern ebenfalls als quergestreift.

Aus all diesen Befunden kann man den Schluß ziehen, daß die *Herzmuskelfasern* der *Weichtiere quergestreift* sind. Man hat allerdings im Laufe der Zeit diese ersten Befunde vielfach nicht anerkannt, weil man nicht in der Lage war, in entsprechenden Präparaten die Querstreifung richtig nachzuweisen. Es wurde dann davon gesprochen, daß die Herzmuskelfasern der *Weichtiere* glatt sind, ja es wurde sogar auf Grund der histologischen Bilder die Vorstellung entwickelt, daß es sich um eine besondere Art von Streifung handelt, die als „schräg" oder „spiralig" zu bezeichnen ist. Wenn aber wirklich von einer Querstreifung gesprochen wurde, so dachte man nicht an die übliche Art von Querbändern. Wie aus

[1] Vgl. hier auch die Angaben von VON SIEBOLD, KÖLLIKER (2) sowie VON BRÜCKE (1).

[2] Hingewiesen sei auch auf die Angaben von BERGH.

den bildlichen Darstellungen hervorgeht, sah man vielfach eine Reihe von „Körnchen", die wohl in der Querrichtung angeordnet waren, sich aber voneinander gesondert erwiesen.

In neuerer Zeit scheint PLENK die Ursache der vielen Widersprüche erkannt zu haben. Wenn nicht immer reine Bilder der Querstreifung in den Präparaten zur Darstellung gelangen, so soll das auf der Art der Fixierung beruhen. Unter dem Einfluß des Fixierungsmittels werden die verschiedenen Teile der Muskelfasern ungleichmäßig zur Tätigkeit gebracht und in ungleichmäßigem Tätigkeitszustande fixiert. Es kommt dann leicht zu Veränderungen, vor allem zu Verzerrungen der Muskelfasern. Sie erfahren Verdrehungen, durch die der Eindruck einer schrägen oder spiraligen Streifung zustande kommt. In Wirklichkeit ist die Beschaffenheit dieser Fasern während des Lebens eine ganz andere, als man sie in den histologischen Bildern sieht.

Unter dem Einfluß des Fixierungsmittels kommen auch Umwandlungsformen von normalen quergestreiften Fasern zustande. Wenn an ihnen dann keine Querstreifung festzustellen ist, so ist das noch lange kein Beweis dafür, daß sie glatt sind, wie vielfach angenommen wurde [WEISMANN (1, 2), LANG-HESCHELER und A. J. CLARK]. In Wirklichkeit handelt es sich um Funktionsstadien quergestreifter Muskelfasern, bei denen die Querstreifung verschwunden ist. PLENK lehnt das Vorkommen einer schrägen oder spiraligen Streifung der Muskelfasern vollkommen ab. Soweit er sich nicht durch eigene Untersuchungen davon überzeugen konnte, daß die Herzmuskelfasern der Weichtiere quergestreift sind, schließt er sich den Darlegungen von MARCEAU an, von denen noch in den anatomischen Vorbemerkungen zu der Beschreibung des Kreislaufsystems jeder Weichtierklasse ausführlich die Rede sein wird.

Man muß also vorerst von der Ansicht ausgehen, daß die Herzmuskelfasern der *Weichtiere* quergestreift sind. Eine eigene anatomische Unterlage für das abweichende funktionelle Verhalten der Herzmuskelfasern der *Weichtiere* gegenüber denen der *Wirbeltiere* ist zur Zeit nicht nachweisbar.

In dem allgemeinen Überblick über den Aufbau des Kreislaufsystems der *Weichtiere* ist es am Platze, auch noch etwas über die *Nervenversorgung* der verschiedenen Kreislaufanteile zu sagen. Zweckmäßig schließt man sich da an die anatomischen Entwicklungen über das Nervensystem der *Weichtiere* an, die HESCHELER in dem LANGschen Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere gebracht hat. Man kann sich gewissermaßen eine Urform dieses Nervensystems zurecht denken, an dessen Hand man in der Lage ist, diejenigen Nervenzweige zu charakterisieren und zu bezeichnen, die für die Innervation des Herzens im besonderen und des Kreislaufapparates im allgemeinen in Frage kommen.

Nach den Ausführungen von HESCHELER befinden sich im Kopf der Tiere auf dem Rücken (s. Abb. 1) zwei kräftig ausgebildete Ganglienzellenhaufen, die als *Cerebralganglien* angesprochen werden. Diese treten

untereinander in querer Richtung in Verbindung, und zwar durch Fasern, die über die Speiseröhre hinweg verlaufen. Diese Fasern bezeichnet man in ihrer Gesamtheit als Cerebralcommissuren. Von *jedem Cerebralganglion,* also der rechten und der linken Seite, nehmen *zwei* kräftige Nervenstränge ihren Ursprung, die den Körper der Tiere in der Längsrichtung von vorn nach hinten durchziehen. In ihnen befinden sich Ganglienzellen in reichlichen Mengen eingelagert. Im Tierkörper gibt es zwei Paar solcher längs verlaufender Nervenstränge, also insgesamt vier. Die zwei Stränge des einen Paares verlaufen rechts und links im *Fuß* und werden *Pedalstämme* genannt. Die zwei Stränge des anderen Paares verlaufen in der Leibeshöhle und werden als *Visceralstämme* angesprochen. Diese beiden Stränge treten im rückwärtigen Anteil der Tiere untereinander in Verbindung.

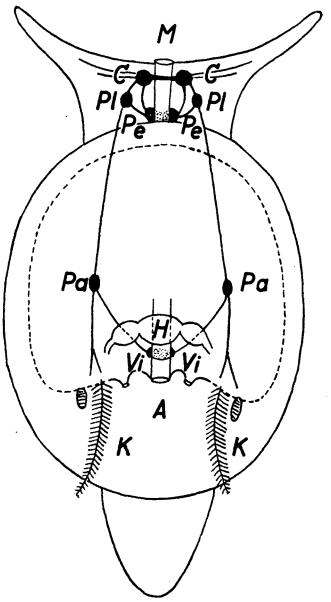


Abb. 1. Schematische Darstellung eines „*Urweichtieres*" nach HESCHELER. Es bedeuten: *M* den Mund, *A* den After, *H* die Herzkammer mit den vorgeschalteten Vorhöfen, *K* die Kiemen, *C* das Cerebral-, *Pl* das Pleural-, *Pe* das Pedal-, *Pa* das Parietalganglion und *Vi* das Visceralganglion rechts bzw. links. Man beachte die Längs- und Querverbindungen zwischen diesen Ganglienzellenhaufen (Connectiven bzw. Commissuren). Die Querverbindung zwischen den beiden Cerebralganglien verläuft *über* dem Vorderdarm, die Querverbindung zwischen den beiden Pedal- bzw. Visceralganglien *unter* dem Vorder- bzw. *unter* dem Enddarm.

Auf Grund der verschiedenen Ganglienzellenhaufen, die in diese Stämme eingelagert sind, ergibt sich ein bestimmtes Schema des Nervensystems der Weichtiere. Die Ganglienzellenhaufen, die sich wegen ihrer Größe ganz besonders hervorheben, sind die beiden *Cerebralganglien,* die beiden *Pedalganglien,* ferner die beiden *Pleuralganglien* rechts bzw. links vom Pharynx, endlich die beiden *Visceralganglien* in den hinteren Anteilen der Leibeshöhle.

Man kann nun die Nerven, die die gleichnamigen Ganglienzellenhaufen der beiden Körperseiten rechts bzw. links verbinden, als *Commissuren,* die Nervenfasern, die die Ganglienzellenhaufen ein- und derselben Körperseite verbinden, als *Connectiven* ansprechen. Danach bestehen folgende *Commissuren:* eine zwischen den beiden Cerebralganglien, die *über* dem Vorderdarm hinwegläuft, eine zwischen den beiden Pedalganglien, die *unter* dem Vorderdarm hinwegzieht, und endlich eine zwischen den beiden Visceralganglien, die unter dem Enddarm verläuft. Beidseitig bestehen folgende Connectiven: eine Cerebropedal-, eine Cerebropleural-, eine Pleuropedal- und eine Pleurovisceralconnective. Natürlich kann man für den Ausdruck *Commissur* auch die Bezeichnung Querverbindung, für den Ausdruck *Connective* auch die Bezeichnung Längsverbindung wählen. An einem von diesen beiden Namen festzuhalten, empfiehlt sich schon mit Rück-

sicht darauf, daß CARLSON (1), derjenige, der die Nervenanordnung und -funktion für das Kreislaufsystem der *Weichtiere* am genauesten durchforscht hat, diese Ausdrücke fortlaufend gebraucht. CARLSON (1) hat auch mit Recht darauf hingewiesen, daß es auf Grund der vorliegenden Kenntnisse vollkommen verfehlt wäre, die Nerven im Körper der *Weichtiere* als cerebrospinale, sympathische und parasympathische zu sondern und anzusprechen. An dieser Tatsache hat sich seit 1908 nichts geändert; deswegen ist es angebracht, an den vorhin erwähnten Nervenbezeichnungen nicht zu rütteln und sie zu benützen, wenn man diejenigen Stränge bzw. Stellen der Stränge charakterisieren will, von denen Fasern für die einzelnen Anteile des Kreislaufsystems abgehen.

I. Anatomische Vorbemerkungen über das Kreislaufsystem der Weichtiere.

A. Die Kopffüßer.

Bei den *Kopffüßern* weist das Kreislaufsystem die höchste Entwicklung unter sämtlichen Weichtierarten auf (s. Abb. 2a, b). Man kann hier vielfach bereits von einem geschlossenen Kreislaufsystem sprechen, in dem die Verbindung zwischen den feinsten Arterien nach den feinsten Venen zu durch Kapillaren vermittelt wird (s. Abb. 3). Von den Lakunen, den weiten Hohlräumen, in die die Arterien übergehen und aus denen die Venen hervorgehen, ist bei den *Kopffüßern* nur wenig zu sehen. Unter diesem Gesichtspunkt ist das Kreislaufsystem der *Kopffüßer* ähnlich aufgebaut und angeordnet wie das der *Chordaten* von den Rundmäulern einschließlich aufwärts. Bei den angeführten Wirbeltieren ist es ja nur die *Milz*, die über ein offenes Kreislaufsystem verfügt, während der Blutumlauf in allen übrigen Organen in geschlossener Bahn stattfindet.

Als Motor für den Umlauf des Blutes dient bei den *Kopffüßern* das Herz, das verschieden gestaltet ist. Bei den *Tetrabranchiern* ist es mit einem Sack zu vergleichen, annähernd von den Umrissen eines Rechtecks, der zu beiden Seiten in je zwei Zipfeln ausgezogen ist. In jeden dieser vier Zipfel mündet ein Vorhof. Die vier Vorhöfe selbst stellen langgestreckte Schläuche dar, die eher als erweiterte Venen wie als richtige Vorhöfe zu betrachten sind im Sinne derjenigen, die sich bei den Wirbeltieren finden. Bei den *Dibranchiern* erweist sich die Herzkammer, die meist mit kräftiger Muskulatur ausgestattet ist, schlauchartig verlängert. Bei den *Octopoden* ist die Herzkammer in der *Querachse* des Körpers gelagert. In der gleichen Richtung verlaufen die beiden Vorhöfe, die in die Herzkammer einmünden, an Stellen, die einander entgegengesetzt liegen. Bei den meisten *Oegopsiden* ist die Kammer in der *Längsachse* des Körpers gelagert. Die Vorhöfe münden einander entgegengesetzt in sie ein und stehen mit ihrer Längsachse senkrecht zu der Längsachse der Kammer.

Der Hauptmotor im Kreislaufsystem der *Kopffüßer*, gleichgültig ob es sich um *Deca-* oder *Octopoden* handelt, ist als *arterielles Herz* anzusprechen. An dieser Bezeichnung muß mit Strenge festgehalten werden, da es daneben im Kreislaufsystem der Kopffüßer auch noch venöse Herzen gibt. Aus der arteriellen Herzkammer entspringen (s. Abb. 4) zwei Aorten. Die eine, die

Aorta cephalica, verläuft gegen den Kopffuß, die andere, die *Aorta abdominalis*, gegen die Spitze des Eingeweidesackes. Die erstere weist einen sehr viel größeren Durchmesser auf. Sie gibt zahlreiche Äste an den Mantel und die vordere Körperwand ab, sie versorgt den Trichter, die Speiseröhre, die Speicheldrüsen, den Magen, die Bauchspeicheldrüse sowie auch die anderen Verdauungsdrüsen mit Arterienzweigen. Die *Aorta cephalica* teilt sich in der Nähe des Kopfes in zwei Hauptäste, die sich an die Ansatzstelle der Arme

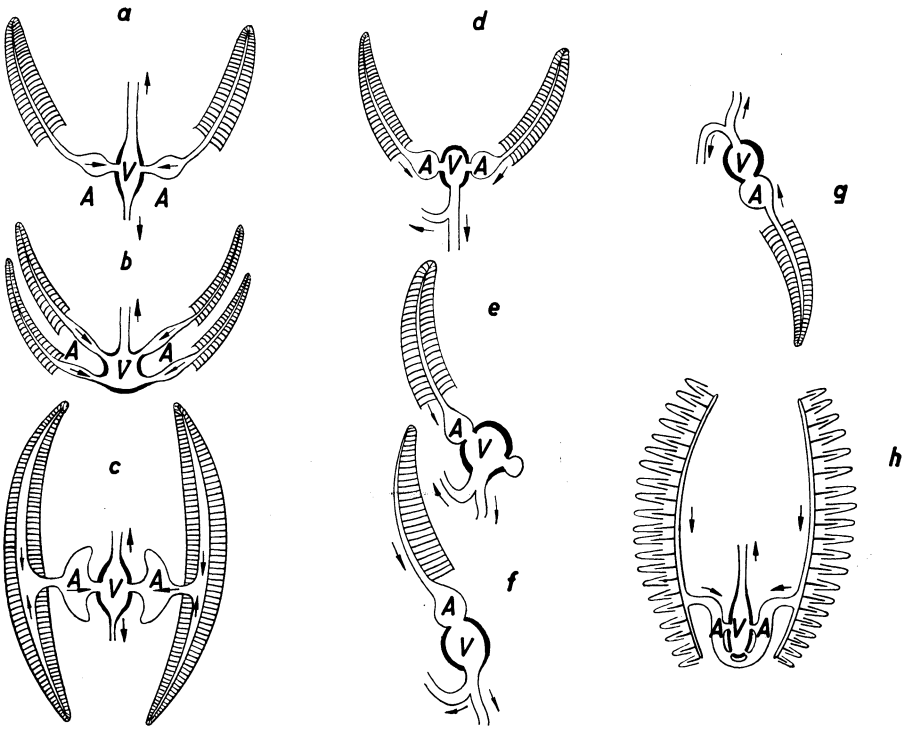


Abb. 2. Schematische Zeichnungen zur Darlegung der Beziehungen von *Kiemen* und *Herz* bei verschiedenen *Weichtierarten* nach HESCHELER. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer. Es sind dargestellt die Verhältnisse a bei den zweikiemigen, b bei den vierkiemigen *Kopffüßern*, c bei den *Muscheln*, d bei den *zygobranchen Vorderkiemern*, e bei den *azygobranchen Vorderkiemern*, f bei den *Vorderkiemern* mit einem Herzvorhof, g bei den *Hinterkiemern* und h bei den *Chitonen*. Durch die Pfeile ist die Richtung des Blutstromes kenntlich gemacht. Aus der Kammer geht jeweils die Aorta bzw. gehen die Aorten hervor.

begeben. Hier verzweigt sich nun jeder von ihnen in so viele Aa. brachiales, als der Hälfte der Arme entspricht. Die *Aorta abdominalis* versorgt den Rückenteil der Körperwand, die Geschlechtswerkzeuge sowie den Tintenbeutel und den Enddarm.

Nur bei den *Oegopsiden* gehen bloß zwei arterielle Hauptgefäße, die Aorten, aus der Herzkammer hervor. Bei den *Octopoden* und *Myopsiden* entspringen aus ihr auch noch weitere Arterien, vor allem die *Arteria genitalis*. Beim Herzen von *Nautilus* (einem Tetrabranchier) geht aus der Herzkammer neben der Aorta cephalica auch noch eine kleine Aorta hervor, die sich in zwei Äste teilt, die vordere und hintere *Pallialarterie*. Ferner entspringen aus diesem Herzen drei besondere Arterien, welche zu den Keimdrüsen und deren Hilfsapparaten ziehen.

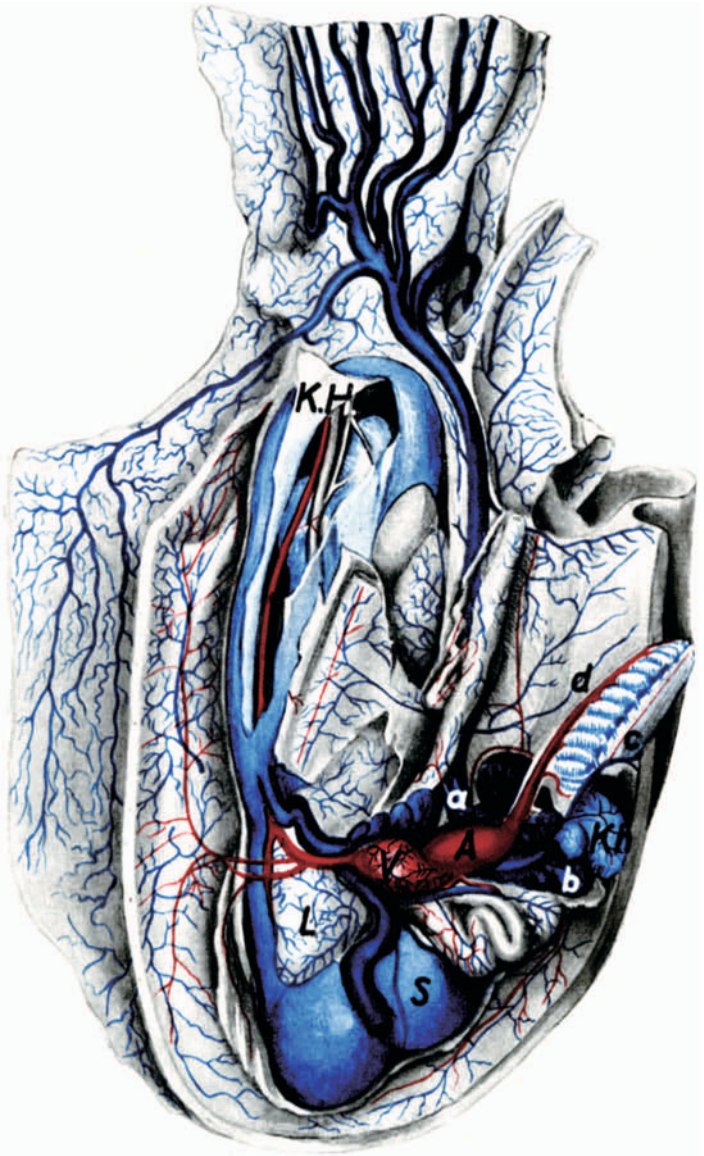


Abb. 3. Kreislaufsystem von *Octopus vulgaris* nach MILNE-EDWARDS (5). Der Körper des Tieres ist nach Wegschneiden der Fangarme seitlich eröffnet worden. Die rechte Kieme wurde von ihrer Ursprungsstelle entfernt, um die Verbindung der Körperhöhle mit den großen Venen sichtbar zu machen. Das arterielle System ist von dem abführenden Kiemengefäß aus rot, das Venensystem von der Körperhöhle aus blau gefärbt. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *Kh* das Kiemenherz, *L* die Leber, *K.H.* die Wand der eröffneten Körperhöhle, in der man die Speicheldrüsen, die Speiseröhre und die Aorta erkennen kann, *S* den hinteren Anteil des großen Sinus, der den Spiralmagen einschließt, *a* die Vena cephalica, die das Blut aus den Armen sammelt, *b* die Vena cava der einen Seite, die ihr Blut in das Kiemenherz der gleichen Seite ergießt, *c* bzw. *d* das zu- bzw. abführende Kiemengefäß.

Die genannten Arterien verzweigen sich bis zu Kapillarsystemen, die außerordentlich reich entwickelt sind. Bis auf wenige Drüsen lassen sich diese Kapillarsysteme in allen Organen nachweisen. Es war KÖLLIKER (1), der sie zuerst bei Embryonen von *Sepia officinalis* L. gesehen hat[1]. Später wurden sie von LANGER (1) und WILLIAMS an Injektionspräparaten sorgfältigst untersucht. Die Kapillarnetze sind in einem jeden Organ in einer ganz

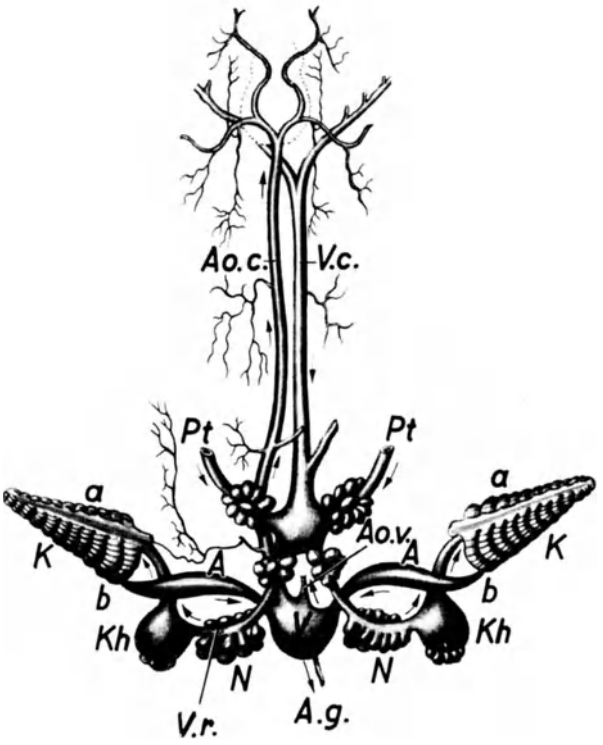


Abb. 4. Kreislaufsystem von *Eledone moschata* modifiziert nach BAUER-JAMMES, von der ventralen Seite aus gesehen. Es bedeuten: *A* die Vorhöfe, *V* die Kammer, *Ao.c.* die Aorta cephalica, *Ao.v.* die Aorta ventralis, *A.g.* die Arteria genitalis, *K* die Kieme, *N* die Nierenanhänge der Nierenvenen, *Pt* die Peritonaealtuben, *V.c.* die Vena cava, *V.r.* die Vena renalis, *Kh* das Kiemenherz mit dem Kiemenherzanhang, *a* das zuführende, *b* das abführende Kiemengefäß.

bestimmten Weise geformt. Es läßt sich ohne weiteres feststellen, daß aus ihnen die kleinsten Venenstämme hervorgehen, so daß man mit aller Berechtigung wenigstens an diesen Stellen des Körpers der Kopffüßer von einem *geschlossenen Kreislaufsystem* reden kann.

[1] KÖLLIKER (1) beschreibt auf S. 80ff. seines Werkes seine makroskopischen und mikroskopischen Befunde über das Gefäßsystem von reifen Embryonen von *Sepia officinalis*. Er bemerkt, daß man Kapillargefäße in großen Mengen nachweisen kann, besonders reichlich in demjenigen Zellgewebe des Mantels, das unter den Pigmentflecken gelegen ist, weiter in der faserigen Membran, die die innere Fläche des Mantels auskleidet, endlich in den Blastemschichten, die die rückwärts gelegenen Lappen des inneren Dottersackes umgeben.

Der Rückstrom des Blutes zum Herzen erfolgt in einem eigenartigen Venensystem. Die Armvenen enden in einem ringförmigen Sinus, der die Mundteile umgibt. Dieser stellt einen Sammelbehälter für die ganze Kopffußgegend dar. Aus diesem Sinus geht eine große Kopfvene hervor, die *Vena cephalica*, die auch das Blut aus der Leber, dem Trichter und den anderen Organen aufnimmt. Unter dem Magen teilt sich die *Vena cephalica* gabelig in zwei Hohlvenen, die *Venae cavae*, die in die beiden Kiemenherzen übergehen, welche an der Basis der Kiemen gelagert sind. In der Umgebung des arteriellen Herzens tragen alle diese Venen eigenartige traubenförmige Gebilde, die als *Venenanhänge* bezeichnet werden. Diese sind hohl und stehen überall mit den Venen in Verbindung. Die Höhlen, in die diese Anhänge hineinragen, werden als Nierensäcke bezeichnet. An den beiden *Kiemenherzen* befinden sich Gebilde, die sog. Kiemenherzanhänge oder Perikardialdrüsen. Der letztere Name stammt von GROBBEN (1); mikroskopisch sind nämlich diese Gebilde wie Drüsen aufgebaut. Wie neuere Untersuchungen von MITOLO gelehrt haben, handelt es sich in den Perikardialdrüsen um kleine, abgerundete Organe, die der inneren hinteren Wand des Kiemenherzens aufsitzen und in die Herzbeutelhöhle eingeschlossen sind. Daher stammt offenbar auch der Name „Perikardialdrüsen". Die Kiemenherzanhänge wiegen nur wenige Milligramm. So fand MITOLO bei einem Exemplar von *Eledone moschata* mit einem Körpergewicht von 485 g ein Gewicht von 20 mg. Die Gebilde weisen verschiedene Färbung auf: Bei *Polypus vulgaris* sind sie weißlich, bei *Sepia officinalis* gelblich und bei *Eledone moschata* violett-bläulich gefärbt. Ihre Oberfläche ist stets runzlig. Von ihrer mutmaßlichen Leistung wird noch die Rede sein.

Die Kiemenherzen treiben das venöse Blut bei ihrer Zusammenziehung in das zuführende (afferente) Kiemengefäß. In den Kiemen wird das Blut arterialisiert und mit Hilfe der abführenden (efferenten) Kiemengefäße den Vorkammern des Herzens und von hier nach der Kammer zu getrieben. In einem gewissen Gegensatz zu allen übrigen Weichtieren strömt bei den *Kopffüßern* das Blut aus dem gesamten Körper den Kiemen zu. Auf diese Weise erhält das Herz mit seinen Vorhöfen und seiner Kammer *ausschließlich* arterialisiertes Blut.

Die hier gegebene Beschreibung des Venensystems gilt in erster Linie für den Decapoden *Sepia officinalis* L. Bei den *Octopoden* ergeben sich mannigfache Abweichungen. So verlaufen bei *Polypus vulgaris* LAM. an der Außenseite eines jeden Armes zwei Venen, die untereinander in Verbindung treten. An der Basis der Arme verbinden sich diese Venen zunächst paarweise, zuletzt zu zwei lateralen Kopfvenen. Diese beiden seitlichen Kopfvenen vereinigen sich zu einer großen, der Vena cephalica, die vor dem Trichter emporsteigt. Die Armvenen überführen also bei den *Octopoden* ihr Blut nicht in einen Ringsinus, wie bei *Sepia officinalis* L., sondern unmittelbar in die Vena cephalica. *Nautilus pompilius* L. besitzt einen großen Sinus, der kopfwärts im Körper gelegen ist und den Kropf mit der Vena cava einschließt. Die Vena cava tritt durch Öffnungen, die sich in ihrer Wand befinden, mit dem Hauptsinus in Verbindung. Bei *Nautilus* fehlen die Kiemenherzen (HESCHELER).

Es ist nunmehr etwas von dem histologischen Aufbau der wichtigsten Anteile des Kreislaufsystems der *Kopffüßer* vorzubringen. Nach den Angaben von MARCEAU (1, 3) setzt sich die Wand der Vorhöfe aus vier Schichten zusammen. Zu äußerst, also dem Perikardialraum zugekehrt, befindet sich ein Epithel geringer Höhe, das aus Zellen zusammengesetzt ist, die keine besonders charakteristische Bildung aufweisen. Unter dieser epithelialen Lage, der *ersten* Schicht, ist eine Art von *„Verbindungsschicht"* gelegen, deren Breite weitgehend von der Ausbildung des Epithels abhängt, das sie bedeckt.

In dieser Verbindungsschicht (*zweiten* Schicht) befinden sich Blutgefäße, auch feinste, also Kapillaren, weiter Fasern, die in der Längsrichtung angeordnet sind und eine Querstreifung aufweisen. Die *dritte* Schicht wird von Muskeln gebildet, die verschieden dick sind. Die Fibrillen dieser Muskelfasern sind quergestreift; sie erinnern an diejenigen, die man in der Wand der Gefäße der *Kopffüßer* findet [vgl. LUISADA (1)]. Nach den Angaben von BAUER sollen zwischen diesen Muskelfasern und den Atrioventrikularklappen Verbindungen bestehen. Ein Übertritt dieser Muskelfasern in die Kammer ließ sich aber nicht feststellen. Die Vorhof-Kammer-Verbindung besteht offenbar nur aus lockerem Bindegewebe. Zu innerst liegt als *vierte* Schicht ein Endothel von feinem Aufbau.

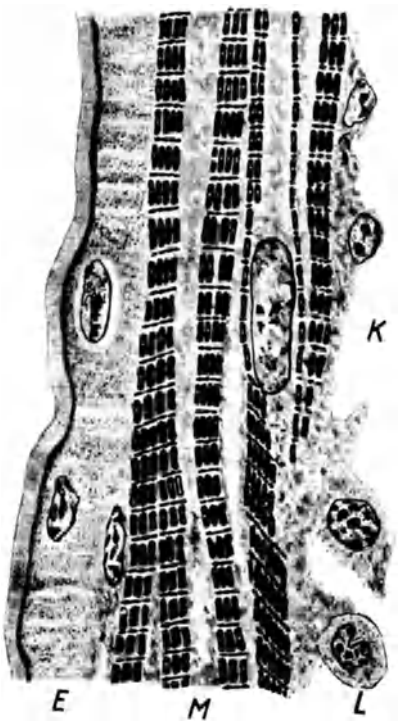


Abb. 5. Longitudinalschnitt von Muskelfasern aus dem Herzen von *Sepia officinalis* L. nach MARCEAU bei etwa 1400facher Vergrößerung. Es bedeuten: *E* die Epithellage, *M* die Muskelschicht, *K* den Kern der Muskelfaser, *L* ein auswanderndes farbloses Blutkörperchen. Man beachte die außerordentlich scharf ausgeprägte Querstreifung.

Die Wand des *arteriellen Herzens* ist bei den meisten *Kopffüßern* infolge der starken Muskulatur sehr kräftig entwickelt. Auf diese Weise kommt es, daß das Blut, das sich in der Höhlung der Kammer befindet, nicht ohne weiteres mit allen Muskelbündeln zum Zwecke der Ernährung in Berührung kommen kann. Die Herzwand muß also schon durch eigene Gefäße mit Blut versorgt werden. Tatsächlich hat MILNE-EDWARDS bei *Polypus vulgaris* eine kleine Arterie nachgewiesen, die von dem Ernährungsgefäß für die rechts gelegene Kieme ihren Ausgang nimmt und sich in der Wand des arteriellen Herzens verzweigt. Aus ihr entstehen Kapillaren, die in eigene Venen übergehen. Man kann also schon von einem Kreislauf des Blutes auch in der Wand des arteriellen Herzens der *Kopffüßer* sprechen, wie man ihn von den Wirbeltieren her kennt [MILNE-EDWARDS (3)]. MARCEAU (3) hat diese Gefäße, die den Kranzgefäßen der Säugetiere gleichzustellen sind, auch bei anderen Kopffüßern feststellen können.

Die Wand des arteriellen Herzens setzt sich aus *drei* Schichten zusammen. Nach außen hin ist sie von einem *Epithel* überkleidet. Es folgt dann das *Myocard* und zu innerst ein *Endothel*. Die *Epithelschicht*, die dem Perikardialraum zugekehrt ist, weist bei verschiedenen *Kopffüßern* verschiedene Entwicklung auf. Ganz besonders stark ist sie bei *Sepia officinalis*, schwächer bei *Polypus vulgaris* ausgebildet. Das *Myocard* (s. Abb. 5) setzt sich aus mehreren Lagen von Muskelfasern zusammen. In der äußeren Lage sind diese Muskelfasern recht regelmäßig angeordnet, in der inneren überkreuzen sie sich in den verschiedensten Richtungen. Es ergeben sich hier leicht Kanten, die in die Herzhöhle vorspringen, wie man sie in den Vorhöfen kleiner Säugetiere regelmäßig findet. Die Bündel in der äußeren Lage sind vorzugsweise in *zirkulärer* und in *longitudinaler* Richtung angeordnet. Nach den Angaben

von MILNE-EDWARDS scheint im Innern der Herzkammer eine *solche* Unterteilung gegeben zu sein, daß das Blut, das der Herzkammer von der rechten Kieme zufließt, fast gänzlich in die *Aorta cephalica* getrieben wird, während das Blut, das aus der linken Kieme kommt, hauptsächlich in diejenigen Gefäße gelangt, die aus den hinteren und ventralen Anteilen der Herzkammer ihren Ursprung nehmen.

Wenn die Muskelfasern in der Herzkammer der *Kopffüßer* so kräftig entwickelt sind, so hat das in erster Linie damit etwas zu tun, daß sich die großen arteriellen Gefäße, die aus der Herzkammer ihren Ursprung nehmen, bis in die Kapillaren verzweigen, die dem Durchgang des Blutes natürlich einen großen Widerstand entgegensetzen. Die Muskelfasern bestehen aus Sarkoplasmasäulen, die *mehr* oder *minder stark entwickelt* und mit Kernen versehen sind. Jede solche Sarkoplasmasäule ist von einer kontraktilen Rindenschicht umgeben, die wechselnde Breite aufweist und durch quergestreifte Fibrillen gebildet wird. Diese Muskelfasern erinnern an diejenigen, die man bei den niederen Wirbeltieren oder bei den Embryonen der höheren Wirbeltiere findet. Die Muskelfibrillen der Muskelfasern besitzen (s. Abb. 5) einen Durchmesser, der größer ist als bisher für das Herz der Chordaten festgestellt wurde [vgl. RANSOM, MARCEAU (3) und LUISADA (1)]. Das *Endocard* des arteriellen Herzens weist bei den Kopffüßern eine sehr zarte Gestaltung auf. Es bildet eine einheitliche Lage von Epithelzellen, die der Herzhöhle zugekehrt sind. Bisher sind in keinem Teil des arteriellen Herzens Ganglienzellen nachgewiesen worden. RANSOM hat selbst bei genauester Untersuchung keine solchen Gebilde feststellen können.

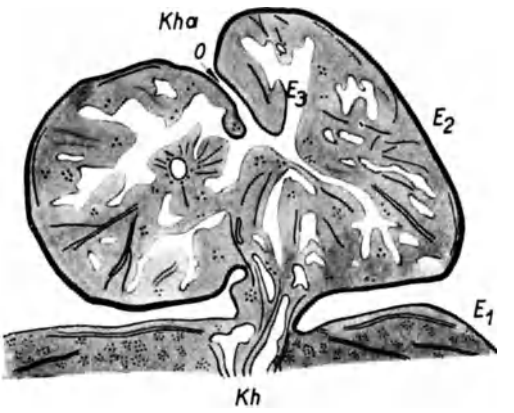


Abb. 6. Schnitt durch den Kiemenherzanhang bei *Loligo vulgaris* nach MARCEAU bei etwa 100facher Vergrößerung. Es bedeuten: *Kh* einen Teil der Wand des Kiemenherzens, *Kha* den Kiemenherzanhang, E_1 das Perikardialepithel, das das Kiemenherz von außen umkleidet, E_2 das Epithel, das die freie Oberfläche des Kiemenherzanhanges umkleidet, E_3 das Epithel, das die *Innenwand* des Kiemenherzanhanges auskleidet. Im Innern des rechten Herzanhanges breiten sich Gefäße aus, die mit dem Kiemenherzen, aber auch (bei 0) mit der Umgebung in Verbindung stehen.

Die Strömungsrichtung des Blutes im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* wird durch eine Anzahl von *Klappen* geregelt, die zuerst von CUVIER beschrieben wurden. Diese Klappen finden sich vorzugsweise im *Herzen*, und zwar zwischen den Vorhöfen und der Kammer sowie zwischen der Kammer und den angeschlossenen arteriellen Gefäßen. H. FREDERICQ (1) erwähnt den Aufbau dieser Klappen aus einer Arbeit von A. ISGROVE. An der Eintrittsstelle eines jeden Vorhofs in die Kammer befinden sich zwei Taschenklappen, ebenso dort, wo die Herzkammer in die Aorta übergeht.

Die *Vena cava* und die *Nierenvenen* setzen sich zum größten Teil aus Bindegewebe zusammen, in dem sich zu geringen Mengen Muskelfasern eingelagert befinden. Dort, wo die Nierenvenen in die Kiemenherzen übergehen, werden die Muskelfasern kürzer. Sie erweisen sich verdickt und sind deutlich quergestreift. Kleine Teile der Nierenvenen sind nach den Untersuchungen von BAUER völlig frei von Ganglienzellen.

Die *Kiemenherzen* haben eine verhältnismäßig dicke Wandung. Sie entsprechen einem schwammartigen Gewebe. An der Eintrittsstelle des zuführenden Gefäßes befindet sich eine Klappe, die aus zwei Anteilen besteht. Dort, wo das zuführende *Kiemengefäß* aus dem Kiemenherzen abgeht, sind keine Klappen nachweisbar. Es gibt bei den *Kopffüßern* verschiedene Typen von Kiemenherzen. Bei *Polypus vulgaris, Moschites moschata* und *Sepia officinalis* ist die Wand der Kiemenherzen sehr dick. Sie umgrenzt eine sehr enge Höhlung von Röhrengestalt. In das Innere der Wand dringen zahlreiche sekundäre Kanäle ein, die verzweigt sind, so daß auf diese Weise das Kiemenherz den Charakter eines Schwammes annimmt. Nach außen zu besteht die Wand dieser Organe aus einer dünnen Schicht eines engmaschigen Netzes von quergestreiften Muskelbündeln. Beim CALMAR und bei *Sepiola* ist demgegenüber die Wand der Kiemenherzen außerordentlich dünn, der Hohlraum infolgedessen verhältnismäßig groß. Die Wand des Kiemenherzens weist eine ähnliche Bildung auf wie die des arteriellen. Die Muskelanteile der Wand sind bei den Kiemenherzen durch Gefäße versorgt, welche ihnen arterielles Blut zuführen. Die eigentlichen Zellen der schwammartigen Wand wie die der endothelialen Zellen liefern bei den *Calmaren* und *bei Sepiola* ein Pigment.

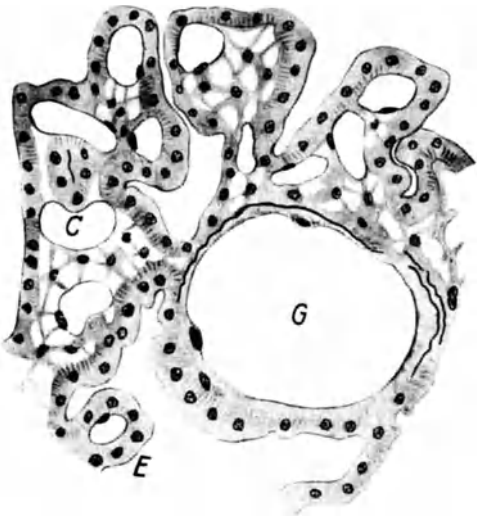


Abb. 7. Schnitt durch die *Zotten*, die die Höhlung des Kiemenherzanhanges bei *Sepia officinalis* auskleiden, nach MARCEAU bei etwa 200facher Vergrößerung. Es bedeuten: *G* ein Gefäß, dessen Endothel durch kleine quergestreifte Fasern verstärkt ist, *E* das Epithel, das die Zotten bildet, *C* Kapillaren, die in den Zotten gelegen sind und mit dem Epithel in Verbindung treten.

Die Kiemenherzanhänge sind bei allen *Kopffüßern* drüsige Hohlorgane (s. Abb. 6, 7), deren Höhlung verschiedene Weite aufweist. Sie treten durch eine Öffnung in Form einer Spalte mit der Perikardialhöhle in Verbindung, sei es direkt, sei es durch Vermittlung eines Divertikels. Ihre Wand besteht zum Teil aus einer epithelialen Zellage.

Das Kreislaufsystem der *Kopffüßer* wird durch Nervenfasern versorgt, die in den Visceralnerven[1] verlaufen. Jeder dieser Visceralnerven setzt sich aus zwei Strängen zusammen. Die Fasern, die das Herz selbst versorgen, endigen bei den *Octopoden* im ersten Herzganglion, das vor dem Vorhof gelagert ist. Von diesem Herzganglion zieht ein Nerv zum Vorhof selbst. Von ihm geht ein Zweig ab, der die Kammer versorgt. Starke Connectivenfasern, die dorsal von den Vorhöfen verlaufen, verbinden das erste mit dem zweiten Herzganglion. Von diesen nehmen Nervenfasern ihren Ausgang, die zum Kiemenherzen bzw. zur Nierenvene ziehen. Ein wichtiger Zweig tritt in die *Kieme* ein, nachdem an der Basis dieses Organs ein Branchialganglion ein-

[1] Über das Nervensystem der zweikiemigen *Kopffüßer* gibt die Abhandlung von CHÉRON Auskunft.

geschaltet wurde. So liegen die Verhältnisse bei den *Octopoden*. Bei den *Decapoden* ist die Nervenfaserversorgung (s. Abb. 8) der einzelnen Anteile des Kreislaufsystems ähnlich, aber nicht völlig gleichartig. Die Nerven, die das Kiemenherz versorgen, nehmen nach den Angaben von CARLSON (1) vom zweiten Herzganglion ihren Ursprung, das bei *Sepia officinalis* L. an der Kiemenbasis neben dem ersten Kiemenganglion liegt.

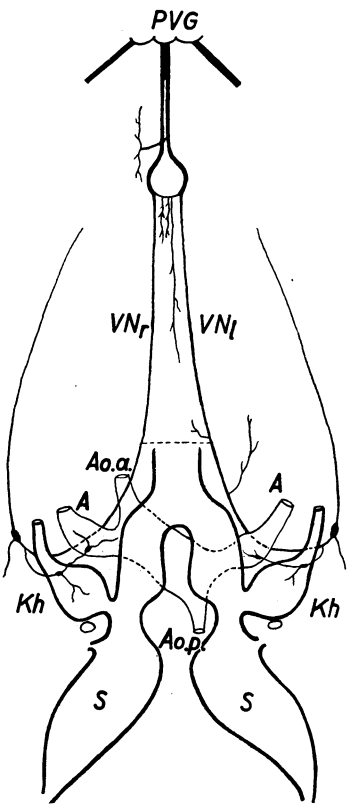


Abb. 8. Herznervenversorgung bei *Loligo pealii* nach CARLSON (1). Es bedeuten: *A* die Vorhöfe, *S* die hinteren Sinus, *Kh* die Kiemenherzen, *Ao.a.* die Aorta anterior, *Ao.p.* die Aorta posterior, *PVG* das Pleurovisceralganglion. Die Herznerven entstammen dem rechten bzw. linken Visceralnerven VN_r bzw. VN_l.

B. Die Muscheln.

Das Kreislaufsystem der *Muscheln* (s. Abb. 9) ist lange nicht so hoch entwickelt wie das der *Kopffüßer*. Was Zahl und Größe anbelangt, sind die Lakunen bei den *Muscheln* sehr viel beträchtlicher ausgebildet als bei den *Kopffüßern*. Als Motor für den Umlauf des Blutes kommt bei den *Muscheln* eine *Herzkammer* in Frage, in die zwei Vorhöfe einmünden, vielfach an Stellen, die einander diametral gegenüber liegen (z. B. bei *Anodonta cygnea* L.). In anderen Fällen sind die Vorhöfe parallel zueinander gelagert und münden in die Kammer an benachbarten Stellen ein (z. B. bei *Ostrea edulis* L.).

Bei den meisten Muscheln ist die Herzkammer von dem Enddarm durchbohrt, eine Bildung, die man sich so entstanden denken muß, daß sich die Kammer von oben her um den Enddarm geschlagen hat. Es gibt Ausnahmen von dieser Regel; so liegt die Kammer bei *Nucula, Anomia, Meleagrina* und *Ostrea* dorsalwärts vom Enddarm. Bei diesen Muschelgattungen ist die Kammer meist in der Querrichtung ausgezogen; die beiden seitlichen Enden weisen eine Anschwellung auf, während das mittlere Stück, das über dem Enddarm verläuft, verhältnismäßig eng und dünn gestaltet ist. Bei *Arca* NOË kann man infolge dieser Anordnung nahezu von zwei seitlichen Herzkammern sprechen, die untereinander nicht mehr durch ein einfach gestaltetes Stück zusammenhängen.

Aus der Herzkammer der Muscheln gehen (s. Abb. 2c) im allgemeinen *zwei Aorten* hervor, eine *vordere* und eine *hintere*. Die Aorta anterior entspringt aus dem vorderen Anteil der Kammer und verläuft über den Darm nach vorn. Sie teilt sich in verschiedene Arterien, vor allem eine Eingeweide-, eine Fuß- und die vordere Mantelarterie. Die hintere Aorta verläßt die Kammer am hinteren Ende. Sie verläuft in der Regel an der Unterseite des Enddarmes. Aus ihr gehen die beiden hinteren Mantelarterien hervor.

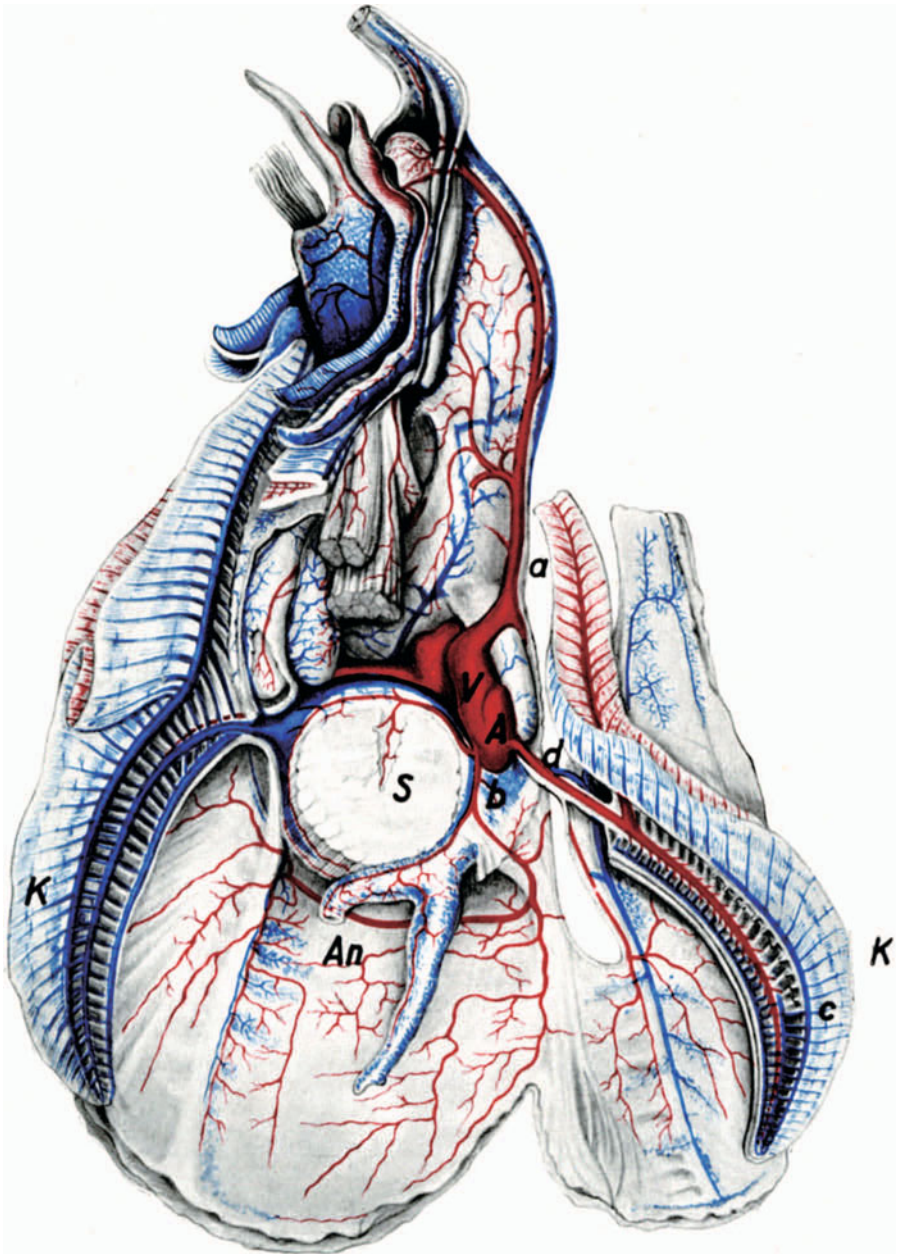


Abb. 9. Kreislaufsystem von *Pinna marina* nach MILNE-EDWARDS (4). Das Tier ist eröffnet worden, so daß die Hauptorgane sichtbar sind. Die abführenden Kiemengefäße, das Herz und die Arterien sind rot, das allgemeine Lakunensystem sowie die zuführenden Kiemengefäße blau gefärbt. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer — der zweite Vorhof ist sozusagen auf der gegenüberliegenden Seite der Kammer zu suchen (ein Teil der Kammer umgreift den Enddarm) — *S* den hinteren Schließmuskel, *K* die Kiemen, *An* die Analöffnung, *a* die vordere, *b* einen Teil der hinteren Aorta, *c* das zuführende, *d* das abführende Kiemengefäß.

Das Arteriensystem der *Muscheln* ist mit einer eigenen Wandung ausgestattet (vgl. TOURENG). Es verzweigt sich bis zu feinen Gefäßen, durch die das Blut dem Lakunensystem des Körpers zugeführt wird. Aus den Lakunen geht das Venensystem hervor, das offenbar zum größten Teil keine eigene Wandung besitzt. Durch diese venösen Bahnen, die vielfach den Eindruck von Gefäßen erwecken, wird das Blut dem venösen Längssinus zugeführt, der unter der Perikardialhöhle liegt. Von hier aus gelangt ein großer Teil des Blutes in das verwickelt aufgebaute Kanalnetz der beiden Nieren (vgl. RANKIN). Nach Durchgang durch die Nierengefäße strömt das Blut den zuführenden (afferenten) Kiemengefäßen (den Kiemenarterien) zu und tritt hier zu beiden Seiten des Tierkörpers in die Kiemenlamellen ein. In den Kiemen wird es arterialisiert und dann durch die abführenden (efferenten) Kiemengefäße (die Kiemenvenen) den Vorhöfen des Herzens zugetrieben. Ein anderer Teil des Blutes gelangt unter Umgehung der Nieren durch direkte Verbindungen zwischen dem venösen Sinus und den Kiemenarterien direkt in die Kiemen und von hier über die Kiemenvenen nach den Vorhöfen. Das Blut, das dem Herzen durch die Vorhöfe zuströmt, weist also einen wechselnden Grad von Venosität auf. Derjenige Anteil des Blutes, der durch die Nierengefäße hindurchgegangen ist, ist natürlich sauerstoffärmer und kohlenstoffdioxydreicher als derjenige, der die Nieren nicht passiert hat[1].

Nicht bei allen Muscheln gehen aus der Herzkammer zwei Aorten hervor. Bei den Gruppen der Ur- und Fadenkiemer (der Proto- und Filibranchier) gibt es vielfach nur einen einzigen vorderen Aortenstamm, der aber nach kurzem Verlauf eine eigene *Aorta visceralis* abgibt, die alle diejenigen Organe versorgt, die das Blut bei den übrigen Muschelarten durch die Aorta posterior zugeführt bekommen. Bei *Teredo* verschmilzt die vordere Aorta mit der hinteren, so daß also auch hier ein gemeinsamer Aortenstamm aus der Herzkammer entspringt. Bei denjenigen Muscheln, die mit Siphonen ausgestattet sind, weist die hintere Aorta an derjenigen Stelle, an der sie aus der Herzkammer hervorgeht, eine Erweiterung auf, die von GROBBEN (2) als Bulbus arteriosus bezeichnet worden ist. Diese Anschwellung ist mit Muskelfasern ausgestattet und daher wahrscheinlich auch einer Zusammenziehung fähig. Der Rückfluß des Blutes aus dem Bulbus arteriosus in die Kammer wird durch eine eigene Klappe verhindert, die zungenförmig gestaltet ist und vom vorderen Anteil der Wand aus in das Lumen hineinragt.

Der Aufbau der Vorhöfe und der Herzkammern wurde bei verschiedenen Muschelarten untersucht. Am zweckmäßigsten geht man so vor, wie es BRUNET und JULLIEN (1, 4) bei einer Anzahl von Muscheln *(Gryphaea angulata* LMK., *Ostrea edulis, Anodonta cygnea, Unio batavus, Pinna nobilis, Pecten jacobaeus, Venus gallina* sowie *Mytilus edulis* bzw. *galloprovincialis)* getan haben. Sie benutzten dabei das Verfahren, das CARDOT (1) für das Schneckenherz entwickelt hatte. Es wird eine Kanüle in die Herzhöhle eingeführt, entweder in den Vorhof oder aber in die Kammer. Die übrigen Öffnungen des Herzens werden abgeschnürt. Es handelt sich dann darum, die Herzmuskulatur in einen solchen Zustand zu bringen, daß sie möglichst erschlafft ist. Das geschieht am besten durch Anwendung einer Lösung, die $MgCl_2$ enthält und das Herz von außen und innen umspült. Auf diese Weise lassen sich die Herzhöhlen im gut gefüllten Zustande fixieren. Zuletzt wird in die Herzkammer eine *Gelatine*-Lösung eingeführt, durch deren Erstarren der Dehnungszustand des Herzens aufrechterhalten bleibt. Nach diesem Verfahren lassen sich sehr schöne Präparate gewinnen, die die Faserzüge des Herzens klar aufzeigen.

[1] Der Aufbau der Atem- und Kreislaufwerkzeuge bei den *Muscheln* ist schon von BOJANUS eingehend beschrieben worden.

BRUNET und JULLIEN (1) fanden nun, daß die Muskelfasern in den Vorhöfen der genannten Muscheln in einer ganz bestimmten Weise angeordnet sind. Sie verlaufen vorzugsweise in der Richtung von dem abführenden Kiemengefäß nach der Vorhof-Kammer-Grenze. Zum Teil breiten sie sich allerdings auch fächerförmig aus. Durch diese Anordnung der Muskelfasern soll die Überführung des Blutes aus dem abführenden Kiemengefäß nach der Herzkammer erleichtert werden. Die Anordnung der Muskelfasern in der Kammer ist verwickelter als in den Vorhöfen. Aber auch da überwiegen die longitudinalen Fasern; besonders dicht ist das Flechtwerk der Muskelfasern in der Herzkammer an der Vorhof-Kammer-Grenze. Zu ähnlichen Ergebnissen wie BRUNET und JULLIEN kam auch ESSER beim Herzen von *Anodonta*, das er in 5—6%iger Formollösung fixierte.

Abb. 10. Muskelfaser aus dem Herzen von *Anodonta cygnea* nach MARCEAU bei etwa 1200facher Vergrößerung. Das Herz wurde im ausgedehnten Zustande fixiert. Im oberen Anteil findet sich ein Kern mit zahlreichen Sarkoplasmagranulationen.

Das Herz von *Ostrea circumpicta* wurde dann noch von TAKATSUKI (3) in bezug auf seinen groben und feinen Aufbau untersucht. Die merkwürdig bräunliche Färbung der Vorhöfe ist bei diesem Herzen durch die Einlagerung von *Drüsenzellen* bedingt, die sich zwischen den Muskelfasern befinden. In diesen Drüsenzellen liegen lichtbrechende Körperchen verschiedener Größe, die leicht mittels Neutralrot und Methylenblau gefärbt werden können. Injiziert man einer lebenden Auster Ammoniakkarmin, so sind die exkretorischen Zellen nach Ablauf von 3 Tagen mit roten Körnchen beladen, die durch Phagocytose aufgenommen wurden.

Nach den Befunden von MOTLEY (1) besteht das Herz einer Anzahl amerikanischer Süßwassermuscheln (*Tritogonia verrucosa* SAY., *Amblema peruviana* LAM., *Lasmigona complanata* BARN., *Elliptio crassidens* LAM., *Fusconaia ebena* LEA, *Actionaias carinata* BARN., *Lampsilis purpurata* LAM., und *Megalonaias gigantea* BARN.) aus Muskelfasern, wie sie auch von der europäischen Teichmuschel her bekannt sind. Das Herz ist von einem Herzbeutel umgeben, der aus einer einzigen dicken Schicht von kubischem oder zylindrischem Epithel aufgebaut und mit zahlreichen Schleimzellen ausgerüstet ist, die ihr Sekret an den Herzbeutelraum abgegeben.

Nach den Beobachtungen von MARCEAU (2, 3) ist die Wand des Herzens der *Muscheln* außerordentlich dünn gestaltet, vorzugsweise die der Vorhöfe. Über die Anordnung der Muskelfasern kann man in einfacher Weise Aufschluß bekommen, wenn man ein Flächenpräparat herstellt und dieses etwas dehnt. Die Muskelfasern selbst verzweigen sich vielfach und anastomosieren zum Teil untereinander, auch kommt es an zahlreichen Stellen zur Überkreuzung dieser Muskelfasern. Das Myokard ist um so stärker entwickelt, je größere Leistungen das Herz der betreffenden Muscheln im Tierkörper zu verrichten hat. Außen sitzt dem Myokard ein Epithel auf [vgl. auch MOTLEY (2)], das dem Perikardialraum zugekehrt ist. Manchmal ist diese Schicht besonders dick. Die Muskelfasern selbst sind bei den Muscheln quergestreift[1]. Es handelt sich bei ihnen um Sarkoplasmasäulen, die zum Teil eine feine

[1] Ein gleiches hat TAKATSUKI (3) festgestellt. Nach MOTLEY (1) soll das Herz der vorhin erwähnten amerikanischen Süßwassermuscheln aus *glatten* Fasern zusammengesetzt sein.

Granulierung aufweisen. Die Kerne dieser Muskelfasern sind axial gelagert (s. Abb. 10). Die Muskelfibrillen selbst sind deutlich charakterisiert. Auf Querschnitten sieht man sie in der Umgebung des Randes. Es entwickelt sich also auf diese Weise eine kontraktile Schicht, die mehr oder minder dick ist.

Die Muskelfasern, die sich im Herzen der Muscheln befinden, gehören drei Typen an. Es handelt sich: *Erstens* um Fasern, die aus einer Sarkoplasmasäule bestehen, die mehr oder minder stark entwickelt ist und Kerne einschließt. Sie ist von einer kontraktilen Rindenschicht umgeben, von wechselnder Breite, die durch quergestreifte Fibrillen gebildet wird. Diese Fasern

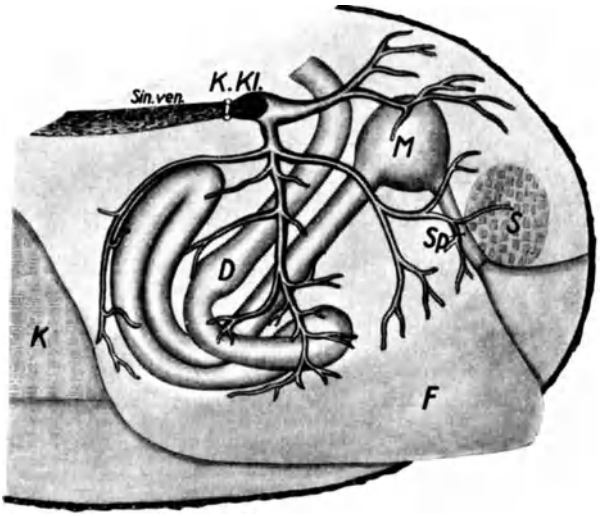


Abb. 11. Die Venen des Fußes und des Eingeweidesackes bei *Anodonta cellensis* Schröt. nach Schwanecke. Es bedeuten: *Sp* die Speiseröhre, *M* den Magen, *D* den Darm, *F* die Fußmuskeln, *K* die Kiemen, *S* den vorderen Schließmuskel, *Sin.ven.* den Sinus venosus mit der Keberschen Klappe *K.Kl.*

erinnern an die Herzmuskelfasern der niederen Wirbeltiere oder an die der Embryonen von höheren Wirbeltieren. *Zweitens* um Fasern, die ein Sarkoplasma mit feinen Granulationen aufweisen. In demselben sind Fibrillen von mehr oder minder regelmäßiger Querstreifung vertreten. *Drittens* um Muskelfasern, die sehr wenig charakteristisch ausgebildet sind. Auf Querschnitten sieht man eine Sarkoplasmamasse, die Kerne einschließt, welche sehr unregelmäßig verteilt sind. In diesen Muskelfasern finden sich Muskelfibrillen meist nur in einer Schicht.

Im Herzen der *Muscheln* befinden sich Klappen zwischen den Vorhöfen und der Kammer sowie zwischen der Kammer und den angeschlossenen arteriellen Gefäßen. Bei den ersteren handelt es sich vielfach um außerordentlich zarte taschenartige Gebilde. Dehnt man die Vorhöfe stark aus, so kann man durch die Wand hindurch das Spiel der Atrioventrikularklappen bei der Tätigkeit des Herzens verfolgen. Zwischen der Kammer und den Anfangsteilen der Aorten sind ebenfalls zarte Taschenklappen eingeschaltet.

Im Kreislaufsystem der *Muscheln* gibt es aber nicht nur Klappeneinrichtungen im *Herzen*, sondern auch an anderen Stellen des Körpers. Hingewiesen sei vor allem auf die sog. Kebersche *Klappe* (s. Abb. 11, 12), die sich an der Einmündungsstelle der venösen Gefäße des Fußes in den Haupt-

sinus befindet. An seinem vorderen Ende kann nämlich der Sinus venosus durch Eingreifen eines Ringmuskels abgeschlossen werden. Dieser Ringmuskel ist es nun, der — natürlich zu unrecht — mit der Bezeichnung Klappe angesprochen wird[1]. An demjenigen Anteil dieses Ringmuskels, der dem Rücken des Tieres zugekehrt ist, setzt ein ziemlich starker Muskel an, der schräg nach hinten durch den Sinus venosus hindurchzieht und an dessen Grunde breit angeheftet ist[2]. Der Abschluß des Sinus venosus wird also durch zweierlei Einrichtungen bewerkstelligt: Einmal durch *Zusammenziehung des Ringmuskels*, sodann noch durch Zusammenziehung des Muskels von schrägem Verlauf, der den völligen Abschluß des Sinus venosus sichert.

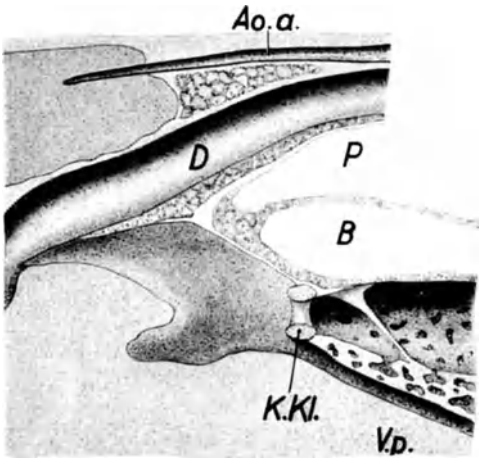


Abb. 12. Sinus venosus mit der KEBERschen Klappe bei *Anodonta cellensis* SCHRÖT. nach SCHWANECKE. Es bedeuten: *D* den Darm, *Ao.a.* die vordere Aorta, *P* den Herzbeutelraum, *B* die Vorhöhle des BOJANUSschen Organs, *K.Kl.* die KEBERsche Klappe (rechts von ihr verläuft in dorso-ventraler Richtung ein Muskelfaden), *V.p.* die Fußvene.

Das Herz der Muscheln ist auch mit Nerven versorgt. Ein „Herznervenapparat" wurde zuerst durch DE QUATREFAGES für *Teredo*, durch HANCOCK und EMBLETON für *Mya truncata* beschrieben. QUATREFAGES spricht von zwei Paaren von Ganglien, die außerordentlich klein sind und sich in dem hinteren Anteil der Herzbeutelhöhle befinden. Von diesen Ganglienzellen nehmen Nervenfasern ihren Ursprung, die zu den Vorhöfen ziehen und in deren Muskulatur eintreten. Andere Nervenäste verzweigen sich im Perikardialsack selbst. Auch die Kammermuskulatur soll mit Nervenfasern versorgt sein, die von dem unteren vorderen Anteile der Visceralganglienzellenhaufen ihren Ausgang nehmen. Durch DOGIEL wurden Ganglienzellenhaufen in den Vorhöfen und in der Vorhofkammerverbindung bei *Pecten* und *Anodonta* beschrieben.

[1] Eine *Klappe* dient im strengen Sinne der Vorstellung, die man sich von einer solchen anatomischen Bildung macht, nur der Regelung der Strömungsrichtung des Blutes. Infolge des Einschaltens von Klappen kann das Blut bloß in einer *bestimmten* Richtung vorangetrieben werden. Eine Klappe schafft also in einem Kreislaufsystem eine „Asymmetrie des Widerstandes". In *einer* Richtung ist der Widerstand für den Durchgang des Blutes sehr klein, in der entgegengesetzten sehr groß. In diesem Sinne arbeitet aber die KEBERsche „Klappe" — wie sie bezeichnet wird — nicht. Ein Ringmuskel wirkt niemals wie eine Klappe, sondern wie eine Art von *Sperrhahn* oder Sperrvorrichtung ganz allgemein, der einmal Flüssigkeit durchtreten läßt, das andere Mal nicht.

[2] Eine genaue Beschreibung der KEBERschen Klappeneinrichtung befindet sich auch in der Abhandlung von RANKIN. Außer dieser Klappe ist noch eine andere am hinteren Ende des Sinus beschrieben worden; zwischen den beiden Schenkeln des Muskels zum Zurückziehen des Fußes. RANKIN war nicht in der Lage, eine solche Klappe oder Öffnung, die VON RENGARTEN erwähnt, aufzufinden.

Die genaueste Untersuchung über den Herznervenapparat der Muscheln ist auf CARLSON (1, 2, 8) zurückzuführen. Bei *Mytilus* fand er eine ganze Anzahl von Ganglienzellenhaufen, die offenbar denjenigen Herzganglien entsprechen, die QUATREFAGES bei *Teredo* beschrieben hat. In erster Linie vermochte er aber feine Nerven nachzuweisen, die mit der Versorgung des Herzens etwas zu tun haben und von der Dorsalseite eines jeden Visceralganglions ihren Ausgang nehmen. Diese Nerven begeben sich zuerst dorsalwärts zu der Vorderfläche des hinteren Adductorenmuskels und wenden sich dann nach vorn. An dieser Stelle werden zwei feine Äste abgegeben. Der vordere konnte bis zur Basis der Vorhöfe verfolgt werden. CARLSON war

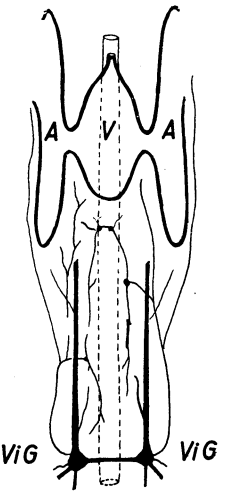


Abb. 13. Herznervenversorgung bei *Mytilus californianus* nach CARLSON (1). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, die von dem Enddarm durchbohrt ist. Die Herznerven entstammen vorzugsweise den Visceralganglien *ViG*.

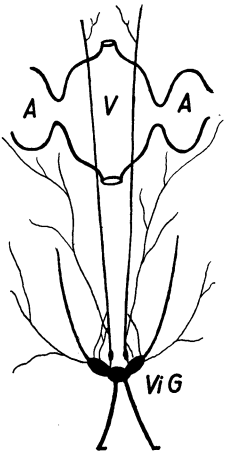


Abb. 14. Herznervenversorgung bei *Mya arenaria* nach CARLSON (1). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, die von dem Enddarm durchbohrt ist. Die Herznerven entstammen vorzugsweise dem Visceralganglion *ViG*.

allerdings nicht in der Lage festzustellen (s. Abb. 13), ob diese feinen Nervenzweige tatsächlich in die Vorhofmuskulatur eintreten. Er fand eine ganze Anzahl weiterer Nervenäste, die sich in die Nähe der Kammer begeben[1]. Es konnte aber auch da nicht mit Sicherheit ermittelt werden, ob eine Verbindung zwischen diesen Nervenfasern und der Kammermuskulatur besteht. Ähnlich liegen die Verhältnisse für *Mya*. Von besonderem Interesse ist es, daß CARLSON bei dieser Tierart (s. Abb. 14) Nervenstämme fand, die zu der Niere, sowie zu dem Rectum, aber auch zu der Aorta ziehen. In diesem Nervenzweig sieht CARLSON ein Homologon zu dem dorsalen Mantelnerven bei *Mytilus*. Auch bei anderen Muschelarten (Pecten, Tapes, Venus, Cardium, Mya und Hennites) erweist sich das Herz mit Nervenfasern versorgt, die entweder von dem Visceralganglion ihren Ausgang nehmen oder aber von der Längsverbindung zwischen Cerebral- und Visceralganglion.

Des Interesses wegen sei erwähnt, daß Nervenelemente im Herzen der Muschel nicht immer nachgewiesen werden konnten [vgl. ESSER sowie

[1] Zu ähnlichen Ergebnissen wie CARLSON kam in neuerer Zeit auch SUZUKI (2) beim Herzen der Muschel *Lutraria maxima*. Die Herznervenfasern stammen aus der Cerebrovisceralconnective und begeben sich sowohl zu den Vorhöfen als auch zu der Kammer.

MOTLEY (1)]. Allerdings darf daraus nicht der Schluß gezogen werden, daß es darin keine Nervenfasern gibt. Nach den Vorstellungen von MOTLEY (1) wird die Tätigkeit des Herzens vorzugsweise auf chemischem Wege geregelt, da sich in ihm Nervenfasern nicht nachweisen ließen.

C. Die Bauchfüßer.

Bei den Angehörigen der dritten Klasse der Weichtiere, den *Bauchfüßern*, ist (s. Abb. 2d—g) das Kreislaufsystem sehr verschieden gebaut. Größe und Zahl der Lakunen wechseln hier sehr stark. Im allgemeinen besteht der Motor für den Umlauf des Blutes aus *einem* Vorhof und *einer* Herzkammer. Nur bei den niedersten Bauchfüßern findet man *zwei* Vorhöfe, die in eine Kammer einmünden, an Stellen, die einander gegenüberstehen. Die zwei Vorhöfe führen dann das Blut aus den beiden Kiemen der Herzkammer zu. Bei denjenigen Ordnungen, bei denen nur eine Kieme erhalten blieb, ist nur ein Vorhof gegeben. Wenn sich aber bei diesen Tieren noch ein kleiner rudimentärer rechter Vorhof befindet, so mündet hier keine Kiemenvene mehr ein, da sie ja gemeinsam mit der einen Kieme verschwunden ist. Bei den Zweikiemern *(Zygobranchiern)*, einer Gruppe von Vorderkiemerschnecken, ist die Herzkammer in der Längsrichtung des Enddarms angeordnet und wird von diesem der Länge nach durchbohrt. Bei den Einkiemern *(Azygobranchiern)*, einer anderen Gruppe von Vorderkiemerschnecken, die über eine mächtige links gelegene Kieme verfügen, wird der Herzschlauch quer von dem Enddarm durchbohrt. In diesem Falle liegt der linke Vorhof vor, der rechte hinter der Kammer. In den vorn gelegenen Vorhof mündet das linke, in den hinten gelegenen das rechte abführende Kiemengefäß. Denkt man sich die hintere Vorkammer geschwunden, wie dies bei vielen Bauchfüßern der Fall ist, so setzt sich das Herz aus einer Kammer und einem vor ihr gelegenen Vorhof zusammen, der das Blut aus einer Kiemen- bzw. Lungenvene erhält. Während bei den zygobranchen *Fächerzünglern* Herzkammer und Vorhöfe im Körper annähernd median (bilateral symmetrisch) angeordnet sind, ist bei den *Balkenzünglern* das gesamte Herz ganz nach links verschoben. Der *eine* Vorhof liegt dann vor der Herzkammer. Bei den *Lungenschnecken* und den *Hinterkiemern* liegt der Vorhof hinter der Herzkammer. Es empfiehlt sich, das Kreislaufsystem und den zugehörigen Nervenapparat für die verschiedenen Ordnungen der Bauchfüßer gesondert zu besprechen, da von einer Einheitlichkeit im Aufbau nur sehr bedingt die Rede sein kann.

Der Aufbau des Herzens wurde bei den verschiedenen Ordnungen der *Bauchfüßer* vielfach untersucht. Wie das Herz im einzelnen gestaltet ist, soll im Anschluß an die Besprechung des Kreislaufsystems der verschiedenen Ordnungen der *Bauchfüßer* dargelegt werden. Vorerst sei nur das allgemeine hervorgehoben. Man kann sich hier wieder auf die Untersuchungen von MARCEAU (2, 3) stützen, der den Aufbau des Herzens bei einer großen Anzahl von *Bauchfüßern* makroskopisch und mikro-

skopisch anatomisch untersucht hat. Die Wände der Vorhöfe sind meist außerordentlich dünn. Die Wand der Kammer erreicht dagegen bei manchen *Bauchfüßern* eine recht beträchtliche Dicke. Das Myokard des Herzens ist auch bei den Bauchfüßern von außen mit einer Epithelschicht umgeben, die dem Perikardialraum zugekehrt ist. Das Myokard selbst besteht aus Muskelfasern, die sich in der mannigfachsten Richtung durchflechten. Sie werden durch Sarkoplasmasäulen dargestellt, die sich

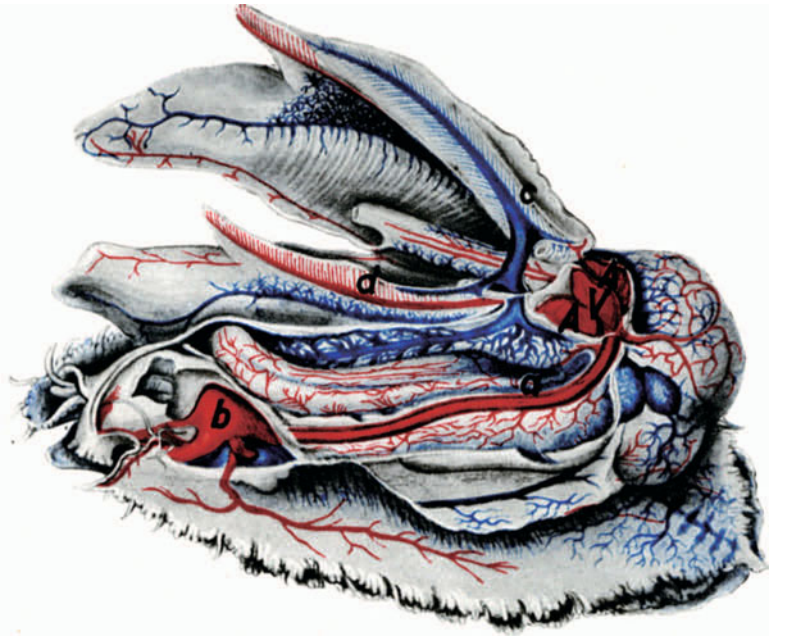


Abb. 15. Kreislaufsystem von *Haliotis tuberculata* L. nach MILNE-EDWARDS (4). Das Tier wurde auf den Rücken gelegt, die Hälfte des Fußes entfernt, ebenso ein Teil der unteren Baucheingeweide mit dem Magen. Der Kopfsinus und der vordere Anteil der Aorta sind eröffnet, um den Zungenapparat zur Darstellung zu bringen. Die abführenden Kiemengefäße, das Herz und die Arterien sind rot, das allgemeine Lakunensystem sowie die zuführenden Kiemengefäße blau gefärbt. Es bedeuten: *A* die Vorhöfe, *V* die Kammer, *a* die vordere Aorta, *b* den arteriellen Kopfsinus, *c* das zuführende, *d* das abführende Kiemengefäß.

durch einen hohen Gehalt an Sarkoplasmasubstanz auszeichnen. Die kontraktile Rinde ist verhältnismäßig dünn gestaltet. An den Muskelfibrillen kann man mehr oder minder deutlich ausgesprochen die Querstreifung erkennen. Die Muskelfasern selbst lassen sich in zwei Typen sondern; es handelt sich um jene beiden ersten Systeme, die bei der Klasse der *Kopffüßer* besprochen wurde. Die endokardiale Schicht ist bei den *Bauchfüßern* ähnlich ausgebildet wie bei den Muscheln.

1. Kreislaufsystem der verschiedenen Ordnungen der Bauchfüßer.

a) Bei den **Vorderkiemern** geht (s. Abb. 15) aus der Herzkammer ein großes Gefäß, die Aorta, hervor, das sich bald in zwei Äste teilt, die *Aorta cephalica,* die nach vorn und die *Aorta visceralis,* die nach hinten zieht

(s. Abb. 16). An dem gemeinsamen Aortenstamm läßt sich (manchmal noch innerhalb der Perikardialhöhle) eine Anschwellung nachweisen, der Bulbus arteriosus. Die Aorta cephalica versorgt den vorderen Körperteil mit Blut, vor allem den Kopf, den Rachenraum, die Speiseröhre, den Magen sowie den Mantel. Die Aorta visceralis führt das Blut denjenigen Organen zu, die im Eingeweidesack liegen, vornehmlich der Verdauungsdrüse, der Geschlechtsdrüse und dem Mitteldarm. Die Gefäße, die aus den Aorten hervorgehen, verzweigen sich sehr stark. Diese Zweige gehen in das Lakunensystem über, das sich an allen Körperstellen nachweisen läßt. Das Blut sammelt sich dann

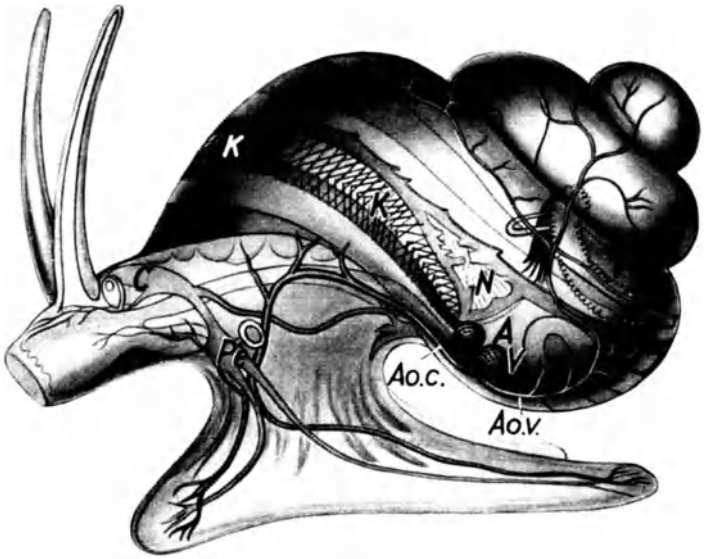


Abb. 16. Gefäßsystem von *Paludina vivipara* nach LEYDIG. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *Ao.c.* bzw. *Ao.v.* die Aorta cephalica bzw. die Aorta visceralis, *K* die Kiemen mit dem abführenden Kiemengefäß, *N* die Niere, *C* das Cerebral- und *Pe* das Pedalganglion.

in einem großen venösen Sinus, in welchem Magen, Speicheldrüsen, Darm, Verdauungsdrüsen und Geschlechtsorgane angeordnet sind (vgl. WEGMANN).

Der Rückstrom des Blutes aus diesem großen venösen Sinus zum Herzen geht auf verschiedenen Wegen vor sich. Ein großer Teil des Blutes fließt vorzugsweise durch Lakunen, weniger durch Kanäle, dem zuführenden Kiemengefäß zu. In den Kiemen wird das Blut arterialisiert und gelangt durch das abführende Kiemengefäß zum Vorhof des Herzens. Ein anderer Teil des venösen Blutes durchströmt die Niere und sammelt sich aus der Niere wieder in eigenen Hohlräumen oder Gefäßen, die zur Kieme führen. Ein weiterer Teil des venösen Blutes ergießt sich unmittelbar in das Kiemengefäß, das zum Vorhof führt. In diesem Fall wird also die Niere[1] und auch die Kieme umgangen. Demgemäß strömt der Herzkammer sowohl arterialisiertes als auch venöses Blut zu. Ganz besonders verwickelt sind die Verhältnisse im Kreislaufsystem der *Balkenzüngler*. Hier gelangt nur ein Teil des venösen Blutes in die Kiemen, der andere wird dem Mantelrand zugeleitet (der bei den Atmungsvorgängen eine große Rolle spielt). Von da aus sammelt sich das Blut nach Arterialisierung in einem großen Ringgefäß.

[1] Vgl. hier die Angaben von PERRIER.

Der Aufbau des Herzens wurde (s. Abb. 17, 18) bei verschiedenen *Vorderkiemern* untersucht, so durch MORIN und JULLIEN (3) bei *Murex trunculus*. In der überwiegenden Menge findet man in dem Muskelsyncytium längliche Fasern, die Muskelfibrillen von verhältnismäßig einfacher Gestaltung beherbergen. Die Querstreifung ist an ihnen sehr gut zu erkennen. [Vgl.

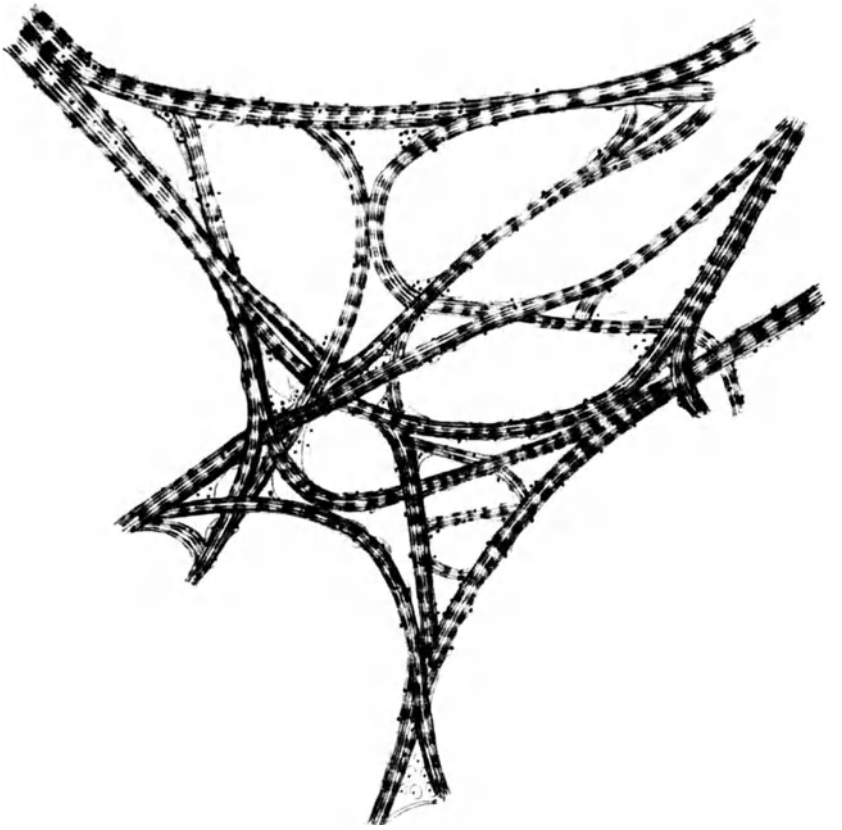


Abb. 17. Herzmuskelfasern von *Haliotis tuberculata* L. nach SPILLMANN bei etwa 360facher Vergrößerung.

BRUNET und JULLIEN (1, 3) sowie MORIN und JULLIEN (2, 5)]. Die Muskelfasern selbst enthalten sehr viele Kerne. Der Vorhof des Herzens von *Murex trunculus* ist verhältnismäßig einfach gebaut. In der Wand der Vorhöfe findet man eine Art von Syncytium, das sich vom Myokard sehr wesentlich unterscheidet. Es hat aber mit der „Vorhofsdrüse", die man bei *Paludina* gefunden hat, nichts gemein. Auf Grund seiner Anordnung und der Art seines Einbaues in den Vorhof kann man annehmen, daß dieses Gewebe etwas mit der Tätigkeitsweise des Herzens zu tun hat.

Von der Vorhof-Kammer-Grenze nehmen starke Faserzüge ihren Ausgang, die sich fächerförmig von der Basis der Kammer nach der Spitze zu ausbreiten. Die Muskelfasern der Kammer lassen sich in zwei Systeme gliedern, von denen das eine vorzugsweise aus longitudinal, das andere vorzugsweise aus zirkulär angeordneten Fasern zusammengesetzt ist. An der Basis der Kammer weist das Myokard einen „embryonalen" Typus auf.

Hier sind die Muskelfibrillen von primitiver Art und scheinen wenig geordnet. Dieses Gewebe empfängt die Erregung, die von dem Vorhofe kommt und überträgt sie vermittels der longitudinal angeordneten Fasern nach allen Teilen der Kammer. Dabei liegen nach Ansicht von MORIN und JULLIEN (2, 5) die Dinge so, daß die zirkulär angeordneten Fasern zuletzt von der Erregung ergriffen werden.

Im Herzen von *Murex* finden sich an den verschiedensten Stellen nervöse Zellelemente. MORIN und JULLIEN (2, 5) haben innerhalb des Gewebes eine ganze Anzahl von Ganglienzellen nachgewiesen, zum Teil in der Wand des Vorhofs, zum Teil in der der Kammer. In der letzteren befinden sich die nervösen Elemente hauptsächlich in der Basis und in der Spitze.

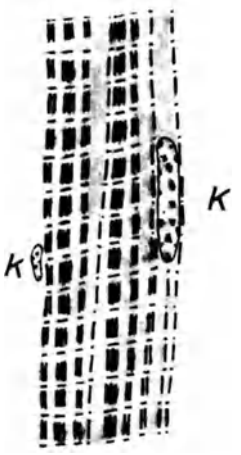


Abb. 18. Muskelfaser aus dem Herzen von *Haliotis tuberculata* L. nach MARCEAU bei etwa 1500facher Vergrößerung. Es bedeuten: *K* den Zellkern der Muskelfaser, *k* den Kern einer Endothelialzelle.

b) Das Kreislaufsystem der **Lungenschnecken** ist im großen ganzen ähnlich gebaut wie das Kreislaufsystem derjenigen Arten von Bauchfüßern, die mit Rücksicht auf den einen Vorhof als *Monotocardier* bezeichnet werden. Eine wesentliche Abweichung ist allerdings dadurch gegeben, daß die Tiere nicht mehr durch *Kiemen*, sondern mit Hilfe von *Lungen* atmen. Das Herz besteht (s. Abb. 19, 20) aus zwei Abteilungen (einem Vorhof und einer Kammer), die hintereinander geschaltet im Perikardialraum untergebracht sind. Aus der Kammer geht ein großes arterielles Gefäß hervor, die *Aorta*, die sich zumeist sehr bald in zwei größere arterielle Gefäße teilt, von denen das eine den Kopfteil, das andere den hinteren Anteil des Tieres mit Blut versorgt. Bei verschiedenen Lungenschnecken (z. B. *Testacella*) ist die vordere Aorta sehr stark, die hintere dagegen schwach entwickelt. Hier fällt der vorderen Aorta, auch Aorta ascendens genannt, die Aufgabe zu, einen Teil derjenigen Organe mit Blut zu versorgen, welche in allen anderen Fällen ihr Blut durch das Verbreitungsgebiet der hinteren Aorta beziehen. Bei der Art *Oncidium* gibt die Aorta erst ziemlich weit entfernt vom Herzen einen größeren Zweig ab, die Arteria visceralis, die allerdings nicht ohne weiteres mit der Aorta posterior anderer Formen verglichen werden kann, da sie wohl die Verdauungsdrüse, den Magen und bestimmte Anteile des Darms, nicht aber die Geschlechtswerkzeuge mit Blut versorgt.

Aus den Arterien gelangt das Blut bei den *Lungenschnecken* in die großen Leibessinus und das Lakunensystem. Von hier wird es in verschiedene Venen gesammelt, die sich zu einem großen venösen Zweig vereinigen, der dem Enddarm angeschlossen ist und als Vena circularis zum Mantelrand zieht. Aus dieser Vena circularis gehen zahlreiche venöse Gefäße hervor, die sich an der Unterseite des Mantels ausbreiten und ein Gefäßnetz bilden, das Atmungszwecken dient und in dem das venöse Blut arterialisiert wird. Zuletzt gelangt es durch zahlreiche Gefäße in die große Lungenvene (Vena pulmonalis), die dem Enddarm annähernd parallel verläuft[1]. Aus der Vena pulmonalis wird es dem Vorhof des Herzens zugeführt.

[1] Hier sei darauf hingewiesen, daß GIROD den Kreislauf in dem BOJANUSschen Organ von *Helix pomatia* L. beschrieben hat. Die *Arteria bojania* dient bloß zur Ernährung der Zellen des Organs. Die große Vene und die Nieren-Lungen-Gefäße spielen die Rolle der zuführenden Gefäße, die Vena pulmonalis empfängt die abführenden Zweige der Drüse durch Vermittlung von Lakunen, die in die Lamellen des Organs eingeschaltet sind.

Bemerkenswert ist es, daß es nach den Angaben von HESCHELER bei den *Vaginuliden* und auch bei der Art *Atopos* an den Blutgefäßen muskulöse Sphinkteren gibt, die sehr dicht angeordnet sind. Offenbar dienen diese dazu, das Blut in den Gefäßen zu stapeln und auf diese Weise Anteile des Körpers zur Schwellung zu bringen.

Gerade bei den Lungenschnecken wurde eine ganze Anzahl von Untersuchungen darüber angestellt, in welcher Weise das Herz aus Muskelfasern

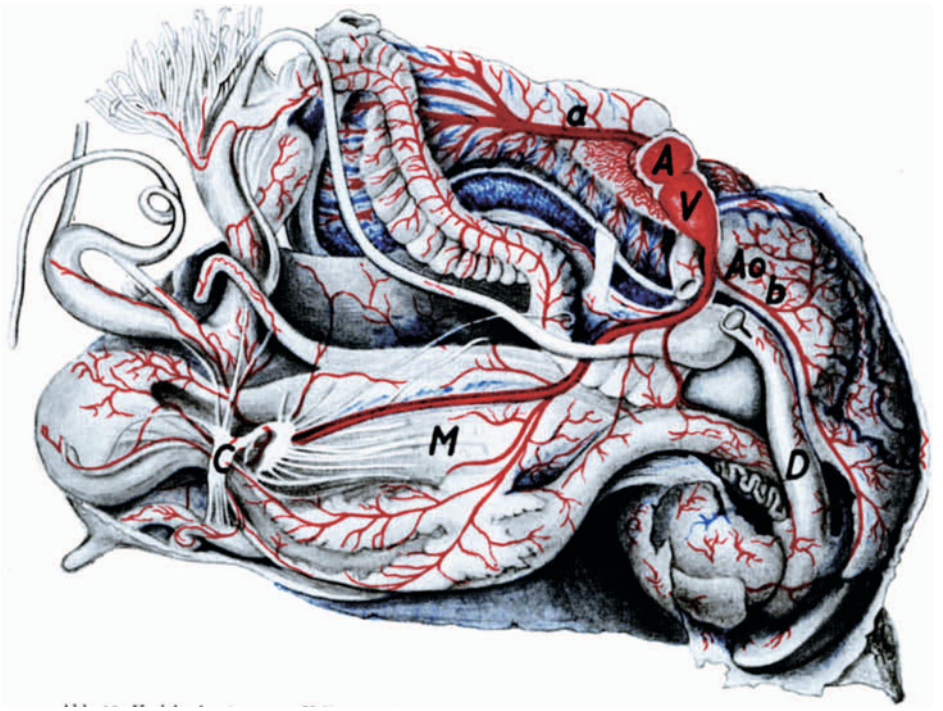


Abb. 19. Kreislaufsystem von *Helix pomatia* L. nach MILNE-EDWARDS (5). Der Körper des Tieres wurde der ganzen Länge nach gespalten, der größte Teil der Eingeweide ist ein wenig nach rechts verlagert. Die Vena pulmonalis, das Herz und die Arterien sind rot, das allgemeine Lakunensystem sowie das zuführende Lungengefäß blau gefärbt. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *Ao* den Aortenanfangsteil, *M* den Magen, *D* den Darm, *C* das Cerebralganglion, *a* die Vena pulmonalis, *b* die Arteria abdominalis.

zusammengesetzt ist (s. Abb. 21, 22, 23). Bei dieser Gelegenheit hat es sich auch gezeigt, von welcher Bedeutung es ist, eine geeignete Fixierungsflüssigkeit für die Herzen zu verwenden. Bringt man die Herzen der *Weichtiere* in die üblichen Fixierungsflüssigkeiten ein, wie z. B. in 10%ige Formollösung, so arbeiten sie darin im gefüllten Zustande noch eine Zeitlang weiter. Sie werden aber in der Regel nicht im erschlafften, sondern im stark zusammengezogenen Zustande fixiert. Dann ist es jedoch schwer, den Verlauf der Fasern bei der histologischen Untersuchung zu erkennen. Hier hat man aus der Beobachtung von CARDOT (3) Nutzen gezogen, der festgestellt hat, daß das Eintauchen des Herzens von *Helix pomatia* in eine hypertonische Lösung, und zwar bis zur doppelten Konzentration der üblichen Warmblüter-RINGER-Lösung ohne Zusatz von Natriumbikarbonat von Vorteil ist. In einer solchen Lösung stellt das Herz nach Verlauf von wenigen Minuten seine Tätigkeit ein und bleibt in Diastole still stehen; infolgedessen gelingt es bei Anwendung

hypertonischer Lösungen leicht, das Herz im ausgedehnten Zustande zu fixieren. Wünscht man dagegen die Fixierung des Herzens in Systole vorzunehmen, so wird man hypo- oder isotonische RINGER-Lösung verwenden. Bei Benutzung der üblichen Fixierungsflüssigkeiten, z. B. der ZENKERschen, ist man dagegen nicht in der Lage, vorherzusagen, in welchem Zustand das Herz fixiert wird.

Abb. 20. Gefäßsystem von *Limax*, modifiziert von HESCHELER. Die Gefäße, die das venöse Blut aus dem Körper zur Lunge führen, sind schwarz gehalten. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *Ao.c.* bzw. *Ao.v.* die Aorta cephalica bzw. die Aorta ventralis, *M* den Magen, *D* den Darm, *VD* die Verdauungsdrüsen und *Z* die Zwitterdrüse.

MORIN und JULLIEN (1) haben nun das Herz von *Helix pomatia*, BRUNET und JULLIEN (2) das Herz von weiteren Lungenschnecken (*Limnaea* und *Arion*) auf seinen Aufbau hin untersucht. Der Vorhof des Herzens dieser Tiere weist nach ihren Angaben genau so wenig einen einheitlichen Bauplan auf wie das Herz von *Murex trunculus*. Die Kammer ist dagegen bei den Lungenschnecken in ganz bestimmter Weise aufgebaut, offenbar mit Rücksicht auf ihre besondere Beanspruchung im Tierkörper.

JULLIEN und VAIREL-BLANC (1, 3, 4) haben nun an Herzen von *Helix pomatia*, die in einer isotonischen $MgCl_2$-haltigen Lösung zu weitgehen der Erschlaffung gebracht und dann fixiert worden waren[1], den Faserverlauf sowohl im Vorhof als auch in der Kammer sehr gut dargestellt. Man kann in erster Linie erkennen, daß sich die Faserzüge von der Atrioventrikulargrenze aus sowohl nach der Kammer als in einem gewissen Umfange auch nach dem Vorhof hin ausbreiten und daß sie hauptsächlich in longitudinaler Richtung verlaufen. Sie treten natürlich durch quer angeordnete Faserzüge untereinander in Verbindung.

In bezug auf die Nervenversorgung des Herzens der Lungenschnecken gehen die Angaben der einzelnen Autoren noch stark auseinander. ARGAUD und MOUGEOT kamen zu der Feststellung, daß die Muskelfasern des Herzens der *Weinbergschnecke* überall von Geflechten nervöser Fibrillen umsponnen sind[2].

[1] Siehe auch die Angaben von ARVANITAKI, CARDOT und JULLIEN.

[2] Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß *Pompilian* im Herzen von *Helix pomatia* mit Hilfe färberischer Methoden Gebilde dargestellt hat, die er

Doch scheint nach ihren Angaben der Herzmuskel dieser Tiere die Befähigung zu besitzen, sich schon zu einer Zeit zusammenzuziehen, da die nervösen Fibrillen noch nicht richtig ausgebildet sind. Danach macht es den Eindruck, als ob im Herzen von *Helix pomatia* L. den Muskeln die Befähigung zukomme, automatisch zu arbeiten, die Nerven dagegen hätten die Aufgabe, die Tätigkeitsweise der Herzmuskeln zu regeln, entsprechend den Bedürfnissen, die im ganzen Tierkörper vorliegen. Den Befunden von ARGAUD und MOUGEOT widersprechen die von ZUBKOV (1). Er vermochte weder epi- noch intrakardial gelagerte Ganglienzellen festzustellen und auch kein spezifisch gebautes Erregungsleitungssystem zwischen Vorhof und Kammer.

Abb. 21.

Abb. 22.

Abb. 23.

Abb. 21. Muskelgeflecht aus der Herzkammer von *Helix pomatia* L. nach NOLD bei etwa 90facher Vergrößerung.

Abb. 22. Muskelfaser aus dem Herzen von *Helix pomatia* L. nach MARCEAU bei etwa 1200facher Vergrößerung.

Abb. 23. Herzbeutelepithel von *Helix pomatia* L. nach MARCEAU bei etwa 1700facher Vergrößerung.

In der Wandung der Aorta und der größeren Arterien hat NALEPA bei *Zonnites Algirus* mittels des Goldchloridverfahrens ein Nervengeflecht nachgewiesen. Die Nerven selbst erscheinen sehr blaß und verlaufen mehr oder weniger in gleicher Richtung. Ganglienzellen sind in sie nur selten eingelagert. Wo sie aber gegeben sind, liegen sie in unmittelbarer Nähe der Nerven.

c) Bei den **Hinterkiemern** (s. Abb. 24) liegen die Verhältnisse ähnlich wie bei den Vorderkiemern, doch ergeben sich eine ganze Anzahl von Abweichungen bemerkenswerter Art. Bei *Gasteropteron* ist das Herz in einen großen Perikardialraum eingeschlossen. Es ist rechts gelagert, zum Teil vor, zum Teil über der Basis der Kiemen. Im Körper ist es quer angeordnet, der Vorhof befindet sich rechts, die Kammer, die mit Muskulatur gut ausgestattet ist, links. Aus der Kammer geht die Aorta hervor, die sich nach ganz kurzem Verlauf in zwei Äste teilt, die vordere bzw. hintere Aorta. Aus allen Teilen des Körpers strömt das venöse Blut in zwei große venöse Sinus zurück, von denen sich der eine im Kopfe, der andere im Rumpf befindet. Aus diesen Sinus wird das Blut der Niere zugeleitet, die über ein wohlausgebildetes Lakunensystem verfügt. Aus der Niere tritt das Blut in das zuführende Kiemengefäß über, wird in der Kieme arterialisiert und von hier durch das abführende

für Ganglienzellen und Nervenfasern hielt. Er kam zu diesem Schluß vorzugsweise durch Vergleich dieser Zellen mit den Ganglienzellen, welche sich im Cerebral- und Visceralganglion der Tiere befinden.

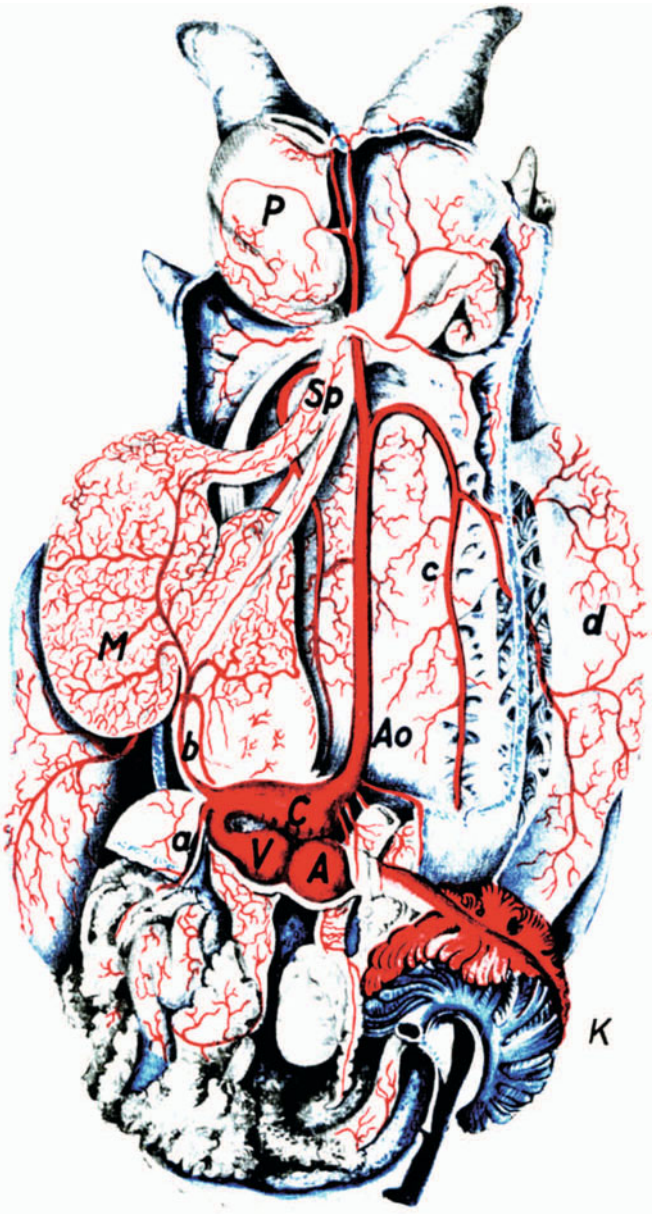


Abb. 24. Kreislaufapparat von *Aplysia* nach MILNE-EDWARDS (5). Das Tier ist der Länge nach eröffnet worden, so daß die großen venösen Sinus sichtbar sind, die von der Bauchhöhle gebildet werden, sowie die lakunären Gefäße, die hier von allen Seiten einmünden. Das arterielle System wurde von dem abführenden Kiemengefäß aus rot, die Lakunen wurden, genau so wie das zuführende Kiemengefäß, blau gefärbt. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *C* die Crista aortae, *Ao* die Aorta, *K* die Kieme, *M* den Magen, *P* den Pharynx, *Sp* die Speiseröhre, *a* die Arteria intestinalis, die auch die Leber versorgt, *b* die Arteria gastrica, *c* die Fußarterie, *d* die Mantelarterie.

Kiemengefäß dem Vorhof des Herzens zugeleitet. In diesem Falle wird das Herz nur von arterialisiertem Blut durchströmt. Alles venöse Blut geht bei dem Rückstrom zum Herzen zuerst durch die Niere und dann durch die Kieme.

Anders liegen die Dinge bei der Art *Aplysia*. Aus der Herzkammer geht (s. Abb. 25) die Aorta hervor, die eine sehr beträchtliche Anschwellung aufweist, welche als Crista Aortae angesprochen wird. Aus dieser gehen eine Anzahl von Gefäßen hervor, eine *Arteria abdominalis* für die Verdauungsdrüse und den Mitteldarm, eine *Arteria gastrooesophagica* zum Enddarm und Magen und endlich als ein besonders wichtiger Stamm, die Aorta anterior, von der Äste zu den Geschlechtswerkzeugen und den übrigen Anteilen des Körpers abgegeben werden. Das venöse Blut sammelt sich in einem großen venösen Sinus, der es durch das zuführende Keimengefäß der Kieme zuleitet. Hier wird das Blut arterialisiert und gelangt dann durch das abführende Kiemengefäß in den Vorhof des Herzens. Ein Teil des venösen Blutes allerdings wird aus dem venösen Sinus der Niere und von hier unmittelbar dem Vorhof zugeleitet, ohne daß es dabei zu einer Beanspruchung der Kieme kommt. In das Herz gelangt also sowohl arterielles als auch venöses Blut.

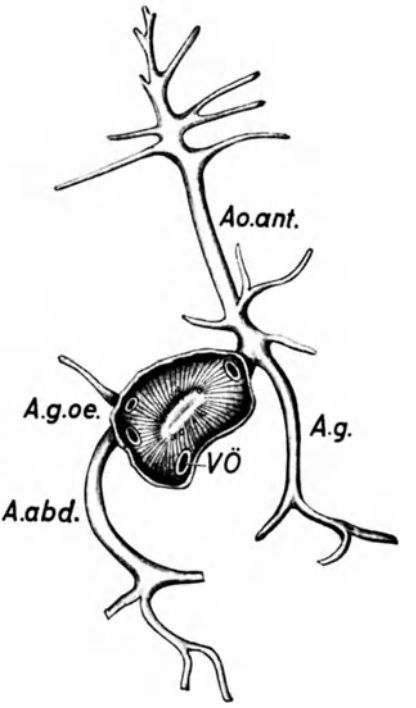


Abb. 25. Crista aortae mit dem angeschlossenen Arteriensystem bei *Aplysia depilans* nach Mazzarelli. Es bedeuten: *VÖ* die Mündungsstelle der Herzkammer, *Ao.ant.* die Aorta anterior, *A.g.* die Arteria genitalis, *A.abd.* die Arteria abdominalis und *A.g.oe.* die Arteria gastrooesophagica.

So liegen die Verhältnisse bei den *Bedecktkiemern*. Bei den *Nacktkiemern* ist das Herz im Herzbeutelraum eingeschlossen im Körper median gelagert. Aus der Herzkammer geht die Aorta hervor, die sich in eine vordere und hintere Aorta verzweigt. Beide Gefäße geben eine große Anzahl von Arterienästen ab, die in das Lakunensystem des Körpers übergehen. Aus diesem wird das Blut in Venen gesammelt, die mit einer eigenen Wandung ausgestattet sind. Diese führen dann das Blut, das bereits arterialisiert wurde, dem Vorhof des Herzens zu.

Abb. 26. Querschnitt durch Herzmuskelfasern von *Aplysia depilans* nach Marceau bei etwa 1700facher Vergrößerung.

Jullien (11, 12) hat den Aufbau des Herzens von *Aplysia fasciata* untersucht. Die völlig erschlaffte Kammer wurde mit Flüssigkeit gefüllt und in diesem Zustande fixiert. An solchen Präparaten kann man sehr gut den Faserverlauf des Herzens verfolgen. Die Ventralfläche der Kammer erweist sich verwickelter aufgebaut als die Dorsalfläche. Auf beiden Flächen, der ventralen sowohl wie der dorsalen, gehen die Fasern von der Atrioventrikulargrenze fächerförmig auseinander und sind

in der mannigfachsten Weise untereinander verflochten. Im allgemeinen überwiegen die längsgestellten Fasern die quergestellten an Zahl und Menge. JULLIEN bringt diese Tatsache mit der Erscheinung in Zusammenhang, daß Längsstreifen aus der Herzkammer leichter zum automatischen Arbeiten zu bringen sind als Querstreifen (s. S. 240). Über den Aufbau der Muskelfasern im Herzen von *Aplysia* unterrichtet Abb. 26.

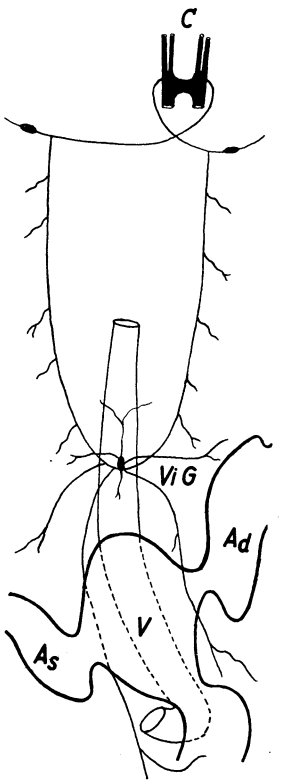


Abb. 27. Herznervenversorgung bei *Haliotis cracherodii* nach CARLSON (1). Es bedeuten: A_s bzw. A_d den linken bzw. rechten Vorhof, *V* die Kammer, die von dem Enddarm durchbohrt wird. Die Herznerven entstammen vorzugsweise dem Visceralganglion *ViG*, das durch weitere Nervenfasern mit höher gelegenen Ganglienzellenanteilen, vor allem dem Cerebralganglion *C*, in Verbindung tritt.

2. Herznervenapparat der verschiedenen Ordnungen der Bauchfüßer.

Auch bei den *Bauchfüßern* gibt es einen Herznervenapparat, der entsprechend den drei Ordnungen (Vorderkiemer, Lungenschnecken und Hinterkiemer) gesondert für sich besprochen werden soll.

a) Bei denjenigen **Vorderkiemern,** welche über *zwei* Vorhöfe verfügen, hatte als erster LACAZE-DUTHIERS Nervenfasern gesehen, die von dem Visceralganglion bzw. der Pleurovisceralläng sverbindung ihren Ausgang nehmen und zum Perikardialsack ziehen. Er bezeichnete diese Nervenstränge wohl als Herznerven, war aber nicht in der Lage, richtige Verbindungen dieser Nervenfasern mit den Vorhöfen oder der Kammer nachzuweisen. Nach den Angaben von HALLER (2, 3, 4) wird das Herz von FISSURELLA, TURBO und TROCHUS von zwei verschiedenen Ganglienzellenhaufen innerviert. Von den Branchialganglien nehmen Zweige ihren Ursprung, die zu den Vorhöfen ziehen, während die Kammer vom Visceralganglion aus versorgt wird, und zwar durch einen Nerven, der entlang der Aorta zu ihr zieht. BOUVIER (1) beschreibt ähnliche Nervenzweige für *Patella* und *Nerita*.

Auch auf diesem Gebiete hat CARLSON (1) mit seinen Forschungen Wesentliches beigetragen. Seine Untersuchungen wurden vor allem an *Lucapina crenula* und *Haliotis* angestellt. Von dem Visceralganglion oder von der Pleurovisceralverbindung nehmen (s. Abb. 27) Nervenfasern ihren Ausgang, die zu der Niere und zu der Basis der Vorhöfe ziehen. Histologisch ließen sich diese Nerven nicht so weit verfolgen, daß eine richtige Verbindung zwischen ihnen und den Muskelfasern der Vorhöfe hätte festgestellt werden können. Interessant ist die Versorgung der Herzkammer mit Nervenfasern. Dies geschieht auf dem Wege über die *Aorta*.

Bei denjenigen *Vorderkiemern,* die nur *einen* Vorhof haben, haben vor allem HALLER und BOUVIER Herznervenfasern beschrieben. HALLER arbeitete an *Murex trunculus*, einer Schneckenart, die drei Visceralganglienzellenhaufen besitzt. Von dem mittleren Ganglienzellenhaufen, der auch der größte ist, nehmen Fasern ihren Ursprung, die entlang der Aorta zur Kammer ziehen. Die Vorhöfe sind in ähnlicher Weise mit Nervenästen versehen wie dies bei

Fissurella der Fall ist. CARLSON (1) hat vorzugsweise an *Natica* und *Sycotypus* gearbeitet. Bei *Natica* nehmen die Herznervenfasern hauptsächlich von der rechten Pleurovisceralverbindung ihren Ausgang. Im Verlaufe der Nervenzweige ist ein kleines Ganglion eingeschaltet, von dem eine dünne Nervenfaser ausgeht, die zu der ventralen Wand des Perikardialsackes zieht. Feine Zweige dieser Perikardialnerven können bis zur Basis des Vorhofs verfolgt werden, ebenso bis zur Aorta und über diese zur Kammer.

SUZUKI (1, 2) hat die Innervation des Herzens einer Anzahl von *Vorderkiemern* untersucht. Bei *Janthina* und *Hipponyx* stammt der Herznerv vom Visceralganglion, bei *Lementina* von einer Anschwellung der Pleurovisceralconnective und bei *Cypraea* von dem N. visceralis. Bei all diesen Vorderkiemern werden sowohl der Vorhof als auch die Kammer von demselben Nerv versorgt. Bei *Janthina, Lementina* und *Cypraea* befinden sich zahlreiche uni- und bipolare Ganglienzellen innerhalb des Herzens.

Abb. 28. Herznervenversorgung bei *Helix pomatia* L. nach CARLSON (1). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *N* die Nieren, *C* das Cerebralganglion. Die Herznerven entstammen vorzugsweise Zweigen, die von dem Pedalganglion *Pe* herkommen.

b) Bei den **Lungenschnecken** hat als erster RANSOM Herznervenfasern beschrieben. Bei *Helix* gibt es nach seinen Angaben einen Zweig, der von dem oesophagealen Ganglion seinen Ursprung nimmt und entlang der Aorta in die Kammer übertritt. Einzelne Zweige dieses Nerven sollen sich auch zu dem Vorhof begeben. PLATE (5) hat bei den *Janneliden* vier Nerven gesehen, die von dem visceralen Ganglion ihren Ursprung nehmen. Einer von diesen versorgt die Niere, den Herzbeutel und wahrscheinlich auch das Herz selbst. CARLSON (1) hat Untersuchungen an *Helix, Limax* und *Ariolimax* angestellt [vgl. auch BOUVIER (1, 2)]. Nach dem Bild, das er von der Innervation des Herzens von *Helix* gibt (s. Abb. 28), stammt der Aortenzweig, der auch Äste nach der Niere entsendet, von einer Nervenfaser ab, die von dem Pleurovisceralganglion ihren Ausgang nimmt[1]. Bei *Limax* fand er hauptsächlich Nervenfasern für die Aorta, daneben noch Zweige für den Perikardialsack. Ob diese letzteren auch noch die Vorhof- und Kammermuskulatur versorgen, vermochte er nicht festzustellen.

c) Bei den **Bedecktkiemern** hat LACAZE-DUTHIERS innerhalb der Vorhöfe eine große Anzahl von Nervenfasern gesehen. DOGIEL beschreibt bei *Aplysia* einen Nervenzweig für den Vorhof, der von dem linken hinteren Anteil des Visceralganglions kommt. An *Aplysia* wurde von RANSOM sowie von BOTTAZZI in Zusammenarbeit mit ENRIQUES Ähnliches beobachtet. Die letzteren Autoren erwähnen in erster Linie einen Nervenzweig, der von dem

[1] Nach den Beobachtungen von *Nalepa* wird der Vorhof des Herzens von *Zonnites algirus* durch einen Nervenzweig versorgt, der von der Lunge seinen Ausgang nimmt; zu der Kammer begeben sich Nervenzweige über die Aorta. Nach neueren Angaben von VAN TIEL entspringen bei *Helix pomatia* L. aus den subösophagealen Ganglienzellenhaufen vier Nerven, die nicht zum System des Pedalganglions gehören. Aus dem Parietalganglion stammen zwei Nerven, der *n. pallialis dexter* bzw. *sinister*, aus dem Visceralganglion ebenfalls zwei Nerven, der *n. analis* bzw. *intestinalis*. Der letztere Nerv ist es, in dem diejenigen Fasern verlaufen, durch deren Erregung das Herz stillgestellt wird.

Visceralganglion nach der Aorta zieht. CARLSON (1) hat an *Aplysia, Bulla* und *Pleurobranchaea* gearbeitet. Vom Visceralganglion nehmen bei *Aplysia* Nervenzweige ihren Ausgang, die zum Teil zur Crista Aortae, zum Teil zum Vorhof ziehen und sich in deren Muskelschicht verzweigen (s. Abb. 29).

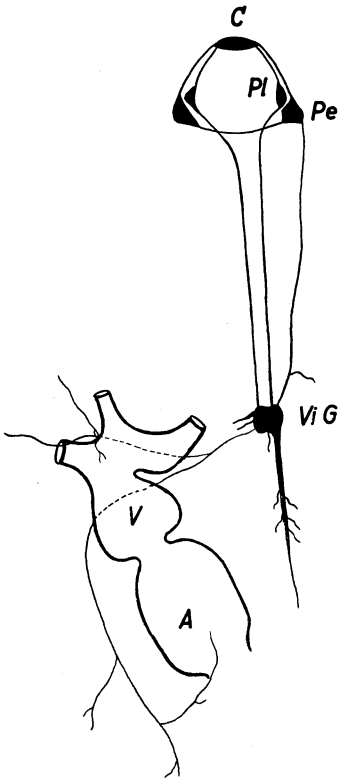


Abb. 29. Herznervenversorgung bei *Aplysia californica* nach CARLSON (1). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer. Die Herznerven entstammen vorzugsweise dem Visceralganglion *ViG*, das durch weitere Nervenfasern mit dem Cerebralganglion *C*, dem Pleuralganglion *Pl* und dem Pedalganglion *Pe* in Verbindung steht.

Die ersten Untersuchungen über die Herzinnervation der *Nacktkiemer* stammen von HANCOCK und EMBLETON sowie PELSENEER an *Doris*. CARLSON (1) fand bei *Montereina* Nervenfasern, die den Visceralnerven entspringen und zum Vorhof bzw. zur Kammer auf dem Wege über die Aorta ziehen. Ähnlich sollen die Verhältnisse auch bei *Triopa* liegen.

Über das Kreislaufsystem der 4. Ordnung der *Bauchfüßer*, nämlich das der *Flossenfüßer* bzw. *Ruderschnecken* ist meines Wissens bisher nichts bekannt geworden. Ebenso fehlen Angaben über die Innervation dieses Kreislaufsystems im allgemeinen bzw. des Herzens im besonderen. Auf diesem Gebiete bestehen nur einige wenige Angaben über *Tiedemannia* (s. den physiologischen Teil).

D. Die Grabfüßer.

Das Kreislaufsystem der *Grabfüßer* steht nach PLATE (1, 2) auf einer außerordentlich niedrigen Entwicklungsstufe. Das Herz selbst stellt eine Einstülpung der Perikardialdrüse dar, die nicht weiter unterteilt ist. Es liegt an der Hinterseite des Körpers dorsalwärts vom Enddarm. Aus diesem „Herzen" wird das Blut in die Lakunen des Körpers getrieben. Von Vorhöfen ist nichts festzustellen. In das Herz strömt das Blut durch feine Spalten. Für die Blutbewegung scheint hier nicht nur das Herz eine Rolle zu spielen, sondern auch der sog. „Analsinus". Dieser führt selbständige Zusammenziehungen aus; die Flüssigkeit in ihm wird aber auch durch die rhythmischen Bewegungen des Enddarms in eine Art von Pulsation versetzt.

Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen über die einzelnen Anteile des Kreislaufsystems bei den Grabfüßern bestehen meines Wissens nicht. Ebensowenig ist etwas über die Versorgung des Herzens dieser Tiere mit Nerven bekannt geworden.

E. Die Wurmmollusken.

Bei den *Käferschnecken (Placophora)* befindet sich das Herz im hinteren Teil des Körpers in einem Perikardialsack eingelagert. Es setzt

sich aus einer median gelegenen Herzkammer von beträchtlichem Querdurchmesser zusammen, in die zu beiden Seiten Vorhöfe einmünden, die wie längliche Schläuche geformt sind. Sehr eigenartig ist die Verbindung der Vorhöfe mit dieser Herzkammer. Jeder Vorhof ergießt sein Blut (s. Abb. 2h) in die Herzkammer durch *zwei* Öffnungen, von denen die eine am vorderen Ende, die andere ungefähr in der Mitte der Herzkammer liegt. Der rückwärtige Anteil der Herzkammer ist geschlossen. Die Vorhöfe stehen hinter der Kammer untereinander in Verbindung (PLATE 3, 4).

Aus der Herzkammer, die durch eine Endothelwand an der Rückseite des Perikards befestigt ist, nimmt nach vorn eine Aorta ihren Ausgang, die mit einer muskulösen Wand ausgestattet ist und in ihrem Verlauf eine Reihe von Gefäßen abgibt. Diese werden zum Teil als *Arteriae intersegmentales* bezeichnet, und zwar wegen ihrer Beziehungen zu den einzelnen Schalenstücken. Unterhalb des zweiten Schalenstückes befindet sich ein geräumiger *Kopfsinus*, der gegen die übrige Körperhöhle zu durch eine Art Zwerchfell abgeschlossen ist. Hier endigt die Aorta. Von diesem Kopfsinus geht nach hinten eine Arteria visceralis ab, die hauptsächlich die Leber, den Magen und die Darmschlinge versorgt.

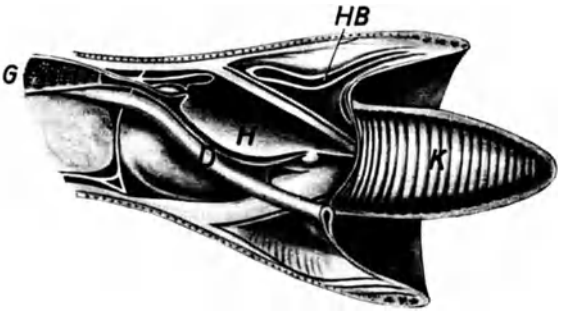


Abb. 30. Lage des Herzens im hinteren Ende von *Chaetoderma nitidulum* nach WIRÉN. Es bedeuten: *H* die Herzkammer, *HB* den Herzbeutel, *K* die Kieme, *D* den Darm, *G* die Gonade.

Das sind die Hauptanteile des Kreislaufsystems, die gesondert festzustellen sind. Die übrigen werden durch Lakunen dargestellt, in denen sich das Blut zwischen den verschiedenen Organen bewegt. Das venöse Blut sammelt sich in drei Hauptkanälen des Fußes, dem *Sinus medianus* und den beiden *Sinus laterales*. Diese drei Sinus treten nach den Angaben von PLATE vorn durch einen breiten Quersinus untereinander in Verbindung. Von hier wird das Blut durch die zuführenden Kiemengefäße den Kiemen zugeleitet. Nach Arterialisierung gelangt es durch die abführenden Kiemengefäße zu den Vorhöfen des Herzens. Eine bestimmte Menge Blutes wird den *Vorhöfen* auch unter Umgehung der Kiemen zugeführt, entweder unmittelbar oder über das abführende Kiemengefäß. Das Blut, das von den Kiemen und vom Mantel kommt, tritt bei einer Anzahl von Arten in die Vorkammern durch eine Reihe von Öffnungen ein, die nach Zahl und Lage wechseln. Von diesem Verhalten, das sehr häufig festzustellen ist, weichen auf der einen Seite diejenigen Formen ab, die nur ein Paar solcher Öffnungen besitzen. Die beiden abführenden Kiemengefäße gehen dann am hinteren Körperpole ineinander über. Jedes von ihnen tritt mit dem zugehörigen Vorhof durch ein querverlaufendes Gefäß in Verbindung, das in der vorderen äußeren Ecke der Vorkammer einmündet. Bei diesen Arten sind Perikardialhöhle und Herz auf einen kleinen Raum eingeschränkt. Auf der anderen Seite gibt es aber auch Formen, bei denen die Ostienzahl der Vorhöfe bis auf 4 Paare vermehrt ist (HESCHELER). Bei manchen *Käferschnecken*[1], z. B. bei *Nuttalochiton*, fehlt

[1] Über die Organisation dieser Tiere vgl. HALLER (1) sowie v. MIDDENDORF.

ein arterielles Blutgegefäßsystem mit eigener Wandung völlig. In diesem Falle ist nur das Herz mit einer selbständigen Wand ausgerüstet. Das Blut gelangt aus dem Herzen unmittelbar in die Leibeshöhle.

Abb. 31. Querschnitt durch Herzmuskelfasern von *Acanthochiton fascicularis* nach MARCEAU bei etwa 1700facher Vergrößerung.

Bei den *Wurmmollusken* im engeren Sinne, den *Aplacophora*, ist das Kreislaufsystem noch weniger gut entwickelt als bei den *Chitonen*. Eine etwas höhere Ausbildung weist es nur bei denjenigen Arten auf, bei denen Kiemen festzustellen sind, wie z. B. bei *Chaetoderma* oder *Neomenia*. Bei allen diesen Tieren läßt sich (s. Abb. 30) ein „Herz" nachweisen, das allerdings sehr dürftig entwickelt ist. Es handelt sich bei ihm im wesentlichen um eine Einstülpung der Rückwand des Herzbeutels. Die Höhlung des Herzens wird häufig von Muskelfasern durchzogen; bei *Chaetoderma* handelt es sich in ihnen um die Kiemenretraktoren. Auf der Rückseite münden in das Herz ein bis zwei Gefäße ein, die von den Kiemen kommen. Derjenige Teil dieser Gefäße, der dem Herzen zunächst gelegen ist, kann auch als *Vorhof* angesprochen werden. Nach vorn zu geht das Herz in ein Rückengefäß über, das bis in die Gegend des Gehirnganglions zu verfolgen ist. Durch dieses Gefäß, das keine eigene Wandung besitzt, wird das Blut den Lakunen zugeleitet. Man kann dieses Gefäß mit der Aorta der *Käferschnecken* vergleichen. Der übrige Anteil des Kreislaufsystems wird vorzugsweise durch Lakunen dargestellt.

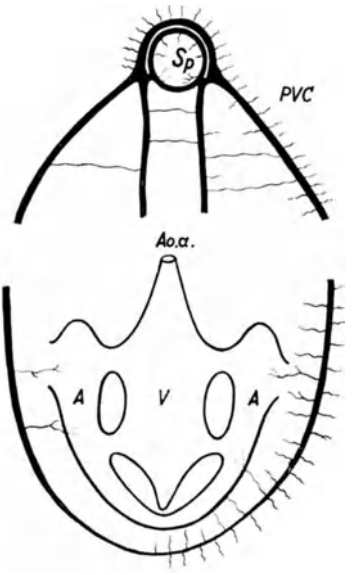


Abb. 32. Herznervenversorgung bei *Cryptochiton stelleri* nach CARLSON (1). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *Ao.a.* die vordere Aorta. Die Herznerven entstammen vorzugsweise den Ganglienzellenhaufen um die Speiseröhre *Sp* und ziehen zum Herzen auf dem Wege der Pleurovisceralconnective *PVC*.

Bei den *Wurmmollusken (Amphineuren)* sind nach MARCEAU (3) die Muskelfasern sehr wenig charakteristisch ausgebildet. Es gibt verhältnismäßig wenige Muskelsäulchen in ihnen; die Kerne befinden sich in einem Sarkoplasma, das merkwürdige Granulationen aufweist. Die Muskelsäulchen enthalten quergestreifte Fibrillen. Über eine Epikard- oder Endokardschicht ist bisher bei diesen Tieren nichts bekannt geworden. Nach den Beobachtungen von VIGIER und VLÈS besteht die Muskulatur des *Chitonen*herzens aus einem Plexus von fibrillären Bündeln, unter denen man richtige Muskelfasern individueller Art nicht zu unterscheiden vermag. Die Fibrillen selbst verlaufen vollkommen getrennt voneinander. Auch überkreuzen sie sich in der gleichen Weise. Am häufigsten ist ein paralleler Verlauf der Muskelfibrillen festzustellen (s. Abb. 31). Dann bieten sie den Anblick von dünnen Säulchen. Der Durchmesser wechselt außerordentlich stark. Eine Querstreifung der Muskelfibrillen konnte bei den *Chitonen*herzen nicht nachgewiesen werden.

Bei bestimmten Arten der *Wurmmollusken*, vor allem den *Käferschnecken*, wurde durch CARLSON (1) ein *Herznervenapparat* beschrieben. Bei *Cryptochiton* nehmen von der lateralen und ventralen Seite des oesophagealen Nervenringes zwei Paare von Nervensträngen ihren Ursprung (s. Abb. 32). Das

mittlere Paar begibt sich zum Fuße, das laterale verläuft in einem Sinus in der Nähe der Kiemen. Von den letzteren nehmen zahlreiche Nerven ihren Ausgang, von denen offenbar auch einige für das Herz bestimmt sind. In der Abb. 32 kann man diese Nervenfasern erkennen, die sich in beträchtlichen Mengen zu der Wandung der Vorhöfe begeben.

Über die Nervenversorgung des Kreislaufsystems der *Wurmmollusken* im engeren Sinne *(Aplacophora)* ist bisher nichts bekannt geworden.

II. Physiologisch-chemische Bemerkungen über den Gehalt des Blutes und des Herzens verschiedener Weichtiere an Cholinesterase und Cholinestern.

In neuerer Zeit sind von verschiedenen Forschern physiologisch-chemische Untersuchungen über die Beschaffenheit des *Blutes* (der Hämolymphe) sowie des *Herzmuskels* verschiedener *Weichtierklassen* angestellt worden, die wegen ihrer Orientierung in ganz bestimmter Richtung am besten in einem gemeinsamen Überblick besprochen werden. Sie betreffen den *Cholinesterasegehalt* der *Hämolymphe* sowie den des *Herzmuskels*. Dazu kam noch die Bestimmung des *Cholingehaltes* von Herzmuskelauszügen. Der Cholinesterasegehalt der Hämolymphe bzw. des Herzens ist von einer gewissen physiologischen Bedeutung, seit man weiß, daß die Hemmungswirkung von Nerven auf das Herz durch das Acetylcholin vermittelt wird.

Es gibt *zwei* Verfahrungsweisen, die es gestatten, die Cholinesterasemenge in einer Flüssigkeit zu bestimmen, also nicht nur in der *Hämolymphe*, sondern auch in *wäßrigen Herzextrakten*. Als Indikator kann einmal ein *Herz* benutzt werden, das mittels Acetylcholins in entsprechender Dosierung stillgestellt wurde. Fügt man zu der Lösung, in der sich das Herz befindet, eine Flüssigkeit hinzu, die Cholinesterase enthält, so nimmt das Herz nach einiger Zeit seine Tätigkeit infolge der Zerstörung des Acetylcholins wieder auf. Aus der Zeit, die von dem Hinzufügen der cholinesterasehaltigen Lösung bis zur Wiederaufnahme der Herztätigkeit vergeht, kann man einen Schluß auf deren Cholinesterasegehalt ziehen. Als Indikator kann man weiter auch den eserinisierten *Blutegelmuskel* verwenden. Man bringt die Flüssigkeiten oder Extrakte, die auf ihren Cholinesterasegehalt zu prüfen sind, mit Lösungen von Actylcholin zusammen und ermißt aus der Wirksamkeit dieser Gemische auf den eserinisierten Muskel die Menge des zerstörten Acetylcholins.

Mit Hilfe des zweiten Verfahrens haben nun VINCENT und JULLIEN (2, 3) den Cholinesterasegehalt der Hämolymphe verschiedener *Weichtiere* bestimmt. Sie benutzten stets die gleiche Menge einer verdünnten Acetylcholinlösung ($1 : 10^7$) und zwar jeweils 10 ccm bei einer Temperatur von 37° C. Dieser Lösung wurde Hämolymphe in abnehmender Konzentration hinzugesetzt. Die Wirksamkeit der Cholinesterase wird an Hand der Schwellenverdünnung bestimmt, bei der nämlich das in dem Gemisch vorhandene Acetylcholin noch vollständig zerstört wird. Daß dieser Zustand erreicht ist, kann man aus der Unwirksamkeit solcher Gemische auf den mit Eserin vorbehandelten Blutegelmuskel ermessen.

Die Ergebnisse sind aus Tabelle 1 zu entnehmen, doch sind die Zahlenwerte *nicht* als absolute zu betrachten, sondern nur *vergleichsweise* zu benutzen. Je niedriger sie sind, um so geringer ist die Menge der Cholinesterase in der betreffenden Hämolymphe. Aus den Werten geht hervor, daß die *Bauchfüßer* über die meiste, die *Muscheln* über die geringste Cholinesterasemenge im Blute verfügen. Es ergeben sich aber auch zwischen den Angehörigen einer und derselben Weichtierklasse sehr große Unterschiede in bezug auf den Cholinesterasegehalt des Blutes.

Tabelle 1.
Cholinesterasegehalt im Blute verschiedener Weichtiere.

Tierklasse	Tierart	Cholinesterasemenge
Kopffüßer	*Polypus vulgaris*	1000— 5000
	Sepia officinalis	1000— 2000
Muscheln	*Mytilus galloprovincialis*	500— 1000
	Pinna nobilis	500— 1000
	Unio batavus	500— 1000
	Anodonta cygnea	100
	Ostrea edulis	10
	Venus verrucosa	> 5000
	Gryphaea angulata	10
Vorderkiemer	*Murex trunculus*	20000—50000
Lungenschnecken . . .	*Limnaea stagnalis*	5000—10000
	Helix lucorum	5000—10000
	Helix nemoralis	2000— 4000
	Helix pomatia	10000—20000
Hinterkiemer	*Aplysia depilans*	> 5000
	Aplysia fasciata	200— 500

JULLIEN, VINCENT, BOUCHER und VUILLET (2) haben in ähnlicher Weise den *Cholinesterasegehalt* des *Herzmuskels* verschiedener *Weichtierklassen* nach Zermalmen des Gewebes bestimmt. Die wäßrigen Auszüge wurden nach Filtrieren in abnehmender Konzentration zu je 10 ccm einer Acetylcholinlösung (verdünnt in Ringer $1 : 10^7$) hinzufügt, und das Gemisch 24 Stunden lang bei 37° C stehen gelassen. Die völlige Zerstörung des Acetylcholins wurde aus der Unwirksamkeit der Gemische auf den eserinisierten Blutegelmuskel ermessen. Zur systematischen Bestimmung des *Cholingehaltes* des *Herzmuskels* verschiedener *Weichtiere* wurden zwei Verfahren benutzt [vgl. auch VINCENT und JULLIEN (1, 4) sowie BACQ (2)]. Zu dem *einen* braucht man nur kleine Mengen Organ, das sorgfältig zerrieben in eserinisierter RINGER-LOCKE-Lösung aufgenommen wird. Nach 1—2 Stunden filtriert man das Gemisch. Beim *zweiten* wird das zerriebene Gewebe mit 10%iger Trichloressigsäurelösung behandelt und das Gemenge mehrfach mit Äther gewaschen. Zuletzt wird der Äther durch Verdampfen entfernt und die Lösung neutral gemacht. In beiden Fällen wird der eserinisierte Rückenmuskel des Blutegels als Indikator benutzt.

Die Werte für den Cholinesterasegehalt des Herzens sind natürlich nur im Vergleiche zu benutzen, während die für den Cholingehalt absolute sind. Sie finden sich in Tabelle 2 zusammengetragen.

Tabelle 2. Cholinesterase- (Ch.E.) bzw. Cholin- (Ch.)-Gehalt des Herzmuskels, der letztere in Mikrogramm für das ganze Herz, bei verschiedenen Weichtieren.

Tierklasse	Tierart	Ch.E.	Ch.
Kopffüßer	*Polypus vulgaris*	—	0,1
	Sepia officinalis	2000	0,1
Muscheln	*Mytilus galloprovincialis*	—	0,12
	Pecten jacobaeus	—	0,2
	Pinna nobilis	—	0,7
	Unio batavus	—	0,2
	Anodonta cygnea	2000— 5000	0,3—0,4
	Ostrea edulis	500— 1000	0,7
	Venus verrucosa	2500	—
	Gryphaea angulata	—	0,4
Vorderkiemer	*Cerithium vulgatum*	2000— 5000	1,6
	Murex brandaris	20000—50000	21
	Murex trunculus	50000	23—35
Lungenschnecken . .	*Limnaea stagnalis*	2000— 5000	5,5
	Helix lucorum	—	1,3
	Helix nemoralis	—	7,5
	Helix pomatia	2000— 5000	2,5—5,0
Hinterkiemer	*Aplysia depilans*	2000	0,2
	Aplysia fasciata	—	0,1

Die Zahlenwerte der Tabelle 2 lehren, daß der *Cholinesterasegehalt* des Herzens bei verschiedenen *Weichtieren* großen Schwankungen unterworfen ist. Am größten ist er wieder bei den *Bauchfüßern* und unter diesen am beträchtlichsten bei den *Vorderkiemern*. Im allgemeinen läuft der Cholinesterasegehalt des Herzens dem der Hämolymphe parallel. Doch ergeben sich auch da nicht unbeträchtliche Abweichungen. So ist z. B. der Cholinesterasegehalt des Blutes von *Anodonta cygnea* sehr gering, während sich, wenn auch nur vergleichsweise, im Herzen dieses Tieres viel von der Cholinesterase findet.

Bemerkenswert ist der *Cholinestergehalt* des ganzen Herzens. Er beträgt im allgemeinen noch nicht 1 μg. Recht beträchtlich ist er bei den Lungenschnecken (bis zu 7,5 μg). Am allergrößten wurde er bei den Vorderkiemern *Murex* gefunden, schwankend zwischen 20 und 30 μg. Nach den Erfahrungen von VINCENT und JULLIEN (1—4) entspricht die Cholinesterasewirksamkeit des Herzens dessen Gehalt an Cholinestern. Die letzteren sollen sich im Herzen im freien, also ungebundenen Zustand befinden; die anatomische Beschaffenheit der Herzen verhindert aber ein Zusammenkommen von Cholinestern und Cholinesterase. Diese Befunde

sind nicht unwichtig für die Beurteilung der *Hemmungswirkung* erregter Nervenfasern auf das Herz. Das Vorhandensein der Cholinesterase im Herzen erklärt vor allem in ganz einfacher Weise, warum diese Hemmungswirkung auch einmal ihr Ende findet. Die ausgeschütteten Cholinester werden durch die Esterase zerlegt. Damit findet aber ihre Wirkung ein Ende und zwar um so schneller, je mehr Cholinesterase in das Geschehen eingreifen kann.

III. Physiologie des Kreislaufsystems der Weichtiere.

A. Die Kopffüßer.

Die Schwierigkeiten, *physiologische Untersuchungen* an dem Kreislaufsystem der Kopffüßer vorzunehmen, sind sehr groß (vgl. WILLEM). Das liegt in erster Linie daran, daß die Tiere sehr beweglich sind. Man muß sie fesseln, damit man an ihnen experimentieren kann. Jede Fesselung der Tiere setzt aber Veränderungen an den Vorgängen im Kreislaufsystem, die durchaus nicht gleichgültig sind. Bei den Abwehrbewegungen der gefesselten Tiere kommt es auch zu Zusammenziehungen von Muskeln, die nicht in das Kreislaufsystem eingebaut sind, dieses aber von außen umgeben und zu beeinflussen vermögen. Auf diese Weise wird der Kreislaufapparat in seiner Tätigkeit wesentlich beeinträchtigt, ohne daß man ihn zu Gesicht bekommen hat. Wünscht man die einzelnen Kreislauforgane in Tätigkeit zu sehen, so muß man den Mantel der Tiere eröffnen. Das ist gerade bei diesen Arten ein außerordentlich schwerwiegender Eingriff, da dadurch die normale Atmung sofort aufgehoben wird. Man kann sich dann behelfen, indem man die Kiemen fortwährend mit Seewasser berieselt, das sehr gut durchlüftet ist, also ausreichende Mengen von Sauerstoff enthält. Doch ist dies nur als Notbehelf anzusehen, da bei den *Kopffüßern* Kreislauf- und Atemtätigkeit zwangsläufig miteinander verbunden sind. Stört man die Atmung, so stört man auch die Kreislauftätigkeit und umgekehrt.

Aber selbst wenn man aller dieser Schwierigkeiten einigermaßen Herr wird, so ergeben sich neue Mißstände in dem Augenblick, da man daran geht, die Tätigkeit der einzelnen Anteile des Kreislaufsystems graphisch aufzunehmen. Wenn man die Kreislauforgane freilegen will, so müssen die muskulösen Hüllen, die sie umgeben, gespalten werden. Das bedingt aber sofort eine Änderung der normalen Verhältnisse im Kreislaufsystem. Die Hüllen sind auf der einen Seite dazu da, einer Überdehnung der Organe infolge starken Zustromes von Blut entgegenzuwirken. Das gilt in erster Linie für die zartwandigen Gefäße sowie für die *Vorhöfe*. Auf der anderen Seite sind die Hüllen mit ihren Muskeln dazu da, einen Druck bzw. Zug auf die Kreislauforgane auszuüben und so einen Abstrom von Blut zu ermöglichen. Beide Wirkungen werden ausgeschaltet, sowie man die Hüllen durchschneidet.

Verbindet man nun weiter einzelne Anteile des Kreislaufsystems mit Registrierhebeln zur Verzeichnung der Tätigkeit, so erfährt dadurch die Wandung dieser Gebilde eine Dehnung, durch die das automatische Arbeiten vielfach angeregt und in Gang gebracht wird. Man verzeichnet also auf diese Weise nicht immer die *normale* Tätigkeit dieser Kreislaufanteile, sondern diejenige, die unter den neuen Bedingungen bei Belastung durch den Hebel zustande kommt. So versteht man, daß die bisherigen Versuche, die Tätigkeit der verschiedenen Kreislaufanteile bei den *Kopffüßern* graphisch zu registrieren, vielfach fehlgeschlagen sind. Es ist dann nicht weiter befremdlich, daß sich die Forscher, die auf diesem Gebiete tätig waren, vielfach in anderer Weise behalfen, um zu brauchbaren Ergebnissen von allgemeiner Bedeutung zu gelangen. Dies geschah vor allem so, daß an freigelegten, aus ihrer Umgebung losgelösten Anteilen des Kreislaufsystems der Kopffüßer gearbeitet wurde. Dadurch werden aber wieder Bedingungen für deren Tätigkeit geschaffen, die ganz andere sind als im Tierkörper.

Das Kreislaufsystem der *Kopffüßer* stellt physiologisch eines der verwickeltesten dar, das wir in der Tierreihe überhaupt kennen. Man kann mit aller Sicherheit sagen, daß es sich darin um etwas ganz einzigartiges handelt. Das Blut wird in erster Linie durch die Tätigkeit des *arteriellen Herzens* in Umlauf gehalten. Aber es ist nicht das Herz allein, das für das Vorantreiben des Blutes verantwortlich ist, sondern alle anderen Anteile des Kreislaufsystems wirken aktiv durchaus im gleichen Sinne. L. Fredericq (1) hat an *Polypus* Lam., P. Bert an *Sepia elegans* die Bewegungen der einzelnen Anteile des Kreislaufapparates in ihrer Aufeinanderfolge sorgfältig verfolgt und genau beschrieben. Zuerst ziehen sich (vgl. Abb. 4) die großen Venen, vor allem die Vena cava, zusammen. Im Anschluß daran ergreift die peristaltische Kontraktion stufenweise die Verzweigungsstellen der Vena cava sowie jedes der beiden Gefäße, die aus diesem Gefäß hervorgehen und mit Drüsenanhängen versehen sind. Nunmehr kommen nahezu gleichzeitig die beiden Venen- oder Kiemenherzen in Tätigkeit, die an der Basis der Kiemen gelegen sind. Es folgt dann die Kontraktion der zuführenden, weiter die der abführenden Kiemengefäße, anschließend die der beiden Vorhöfe. Zuletzt — wenn man es so ausdrücken will — ergreift die Zusammenziehung das arterielle Herz. Da der Kreislaufapparat eine nicht unbeträchtliche Ausdehnung aufweist, besonders bei größeren Exemplaren der genannten Arten, so findet eine neue Zusammenziehung der Vena cava und der Peritonaealtuben in der Regel in demjenigen Augenblick statt, da die vorangegangene peristaltische Bewegung das zuführende Kiemengefäß ergriffen hat, also zu einer Zeit, da das arterielle Herz noch in Ruhe verharrt.

Wie aus dieser Beschreibung hervorgeht, beteiligt sich an der Beförderung des Blutes nahezu der gesamte Kreislaufapparat aktiv. L. Fredericq (1) hat ja schon beobachtet, daß die Zusammenziehungen nicht allein auf die vorhin beschriebenen Hauptanteile beschränkt sind, sondern

daß sich auch die feineren Venen, wie z. B. die der Arme, an dem ganzen Geschehen aktiv beteiligen. Bei *Sepia officinalis* L. kann man sehr gut völlig in richtiger Zusammenarbeit mit den übrigen Kreislaufanteilen Zusammenziehungen selbst an den feinsten Kiemengefäßen feststellen [v. SKRAMLIK (1, 2)].

Hier ist der Ort, auf jene merkwürdigen Organe die Sprache zu bringen, die an den Kiemenherzen angehängt sind und von denen schon S. 105 die Rede war. MITOLO hat festgestellt, daß sich die Perikardialdrüsen oder die Kiemenherzanhänge *rhythmisch zusammenziehen* im Zusammenhang mit der Tätigkeit der übrigen Kreislaufanteile der *Kopffüßer*. Unter normalen Bedingungen soll die Blutwelle, die durch die Gefäße der Perikardialdrüse hindurchgeht, den adäquaten Reiz zur Herbeiführung der Tätigkeit dieses Organs bilden. Die Blutwelle wirkt sich seiner Ansicht nach an nervösen Endigungen in den Wänden der Gefäße dieser Organe aus. Die Gefäßwände hätten demnach die Bedeutung einer „reflexauslösenden" Zone. Die Erregung soll über afferente Nervenfasern voranschreiten, die über oder zwischen dem Fuß der Perikardialdrüse abgehen und zum 2. oder 1. Herzganglion ziehen. In dem 1. Herzganglion befindet sich aller Wahrscheinlichkeit nach das Reflexzentrum (s. Abb. 33). Die afferent geleiteten Antriebe werden hier auf Bahnen übertragen, die nach dem Kiemenherzen der gleichen, aber auch der Gegenseite, ferner aber auch zum arteriellen Herzen und zu der Nierenvene ziehen. Unterbricht man diesen Reflexbogen an irgendeiner Stelle, so machen sich Hemmungswirkungen im gesamten Kreislaufsystem bemerkbar. Das ist nach MITOLO der Grund, warum die Tiere nach wenigen, 2 bis maximal 4 Tagen zugrunde gehen, wenn man bei ihnen die Perikardialdrüsen abbindet.

Der Ansicht von MITOLO, die mir experimentell nicht genügend gestützt erscheint, stehen die völlig abweichenden Angaben von O. KESTNER gegenüber. KESTNER hat wohl festgestellt, daß die *Kopffüßer* nach beidseitiger Entfernung der Perikardialdrüse zugrunde gehen, die Grundlage dieser Erscheinung wurde von ihm aber in einer ganz anderen Weise gedeutet. KESTNER hält die Perikardialdrüse nicht für einen Förderungsmechanismus des Kreislaufapparates wie MITOLO, sondern für ein innersekretorisches Organ. So hat er gefunden, daß eine Injektion von Extrakten der Perikardialdrüse Tieren, denen zuvor dieses Organ entfernt worden war, nützlich ist. Weitere Untersuchungen müssen Klarheit erbringen, von welcher Bedeutung die Perikardialdrüsen oder die Kiemenherzanhänge sind. Vor allem wird zu entscheiden sein, ob es sich in ihnen um Kreislaufapparate handelt oder aber um innersekretorisch tätige Drüsen.

Von H. FREDERICQ (1) wurde die Funktionsweise der Klappen untersucht, die sich im *arteriellen Herzen* befinden, also sowohl der Klappen an den Übergangsstellen der Vorhöfe in die Kammer, wie auch der Klappen

an der Übergangsstelle der Kammer in die angeschlossenen großen arteriellen Gefäße. Bei dieser Gelegenheit wurde auch untersucht, in welcher Weise der Übergang des Blutes aus der Kammer in die A. genitalis stattfindet bzw. wie der Rückstrom des Blutes aus dieser Arterie nach der Kammer zu verhütet wird. Zu diesem Zwecke wurde die Herzkammer von *Polypus*

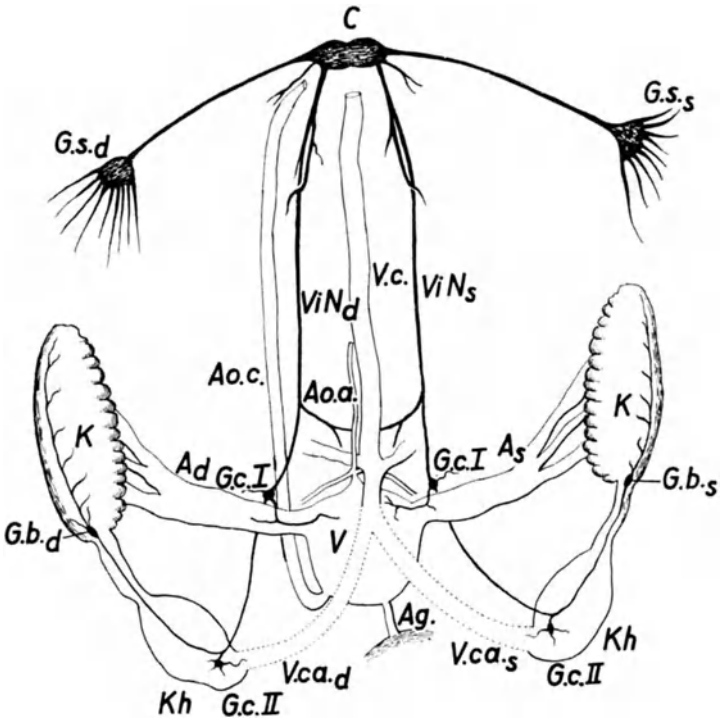


Abb. 33. Innervation des Herzens von *Polypus vulgaris* nach Fuchs. Es bedeuten: A_d bzw. A_s den rechten bzw. linken Vorhof, *V* die Kammer, *Ao.a.* die Aorta anterior, *Ao.c.* die Aorta cephalica, *Ag.* die Arteria genitalis, *V.c.* die Vena cephalica, $V.ca._d$ bzw. $V.ca._s$ die rechte bzw. linke Hohlvene, *Kh* die Kiemenherzen, *K* die Kiemen, ViN_d bzw. ViN_s den rechten bzw. linken Visceralnerven, die vom Cerebralganglion *C* herstammen, *G.c.*I bzw. *G.c.II* das erste bzw. zweite Herzganglion, $G.b._d$ bzw. $G.b._s$ das rechte bzw. linke Kiemenganglion, $G.s._d$ bzw. $G.s._s$ das rechte bzw. linke Stellarganglion, die mittels des rechten bzw. linken Mantelnerven mit dem Cerebralganglion in Verbindung treten.

von ihren Hüllen befreit. Kleine Glaskanülen kamen nun in den einen Vorhof und in die Aorta anterior; die übrigen Gefäße, die aus der Kammer hervorgehen, sowie der andere Vorhof waren abgebunden. Führt man nun von dem einen Vorhof aus Flüssigkeit in die Kammer ein, so geht diese auch ohne Eingreifen der Kammer glatt in die Aorta anterior über. Versucht man dagegen Flüssigkeit durch die Aortenkanüle in die Herzkammer einzuführen, so schwillt wohl die Aorta an, aber nur bis zu derjenigen Stelle, an der sich die Klappen befinden. Die Kammer dagegen bleibt leer und zieht sich auch nicht zusammen. Infolgedessen fließt auch nicht ein Tropfen Flüssigkeit aus derjenigen Kanüle ab, die in den Vorhof

eingebunden ist. Wenn man in einem weiteren Versuch unter Benutzung der Aortenkanüle durch die Klappen zwischen Herzkammer und Aorta Flüssigkeit in die Herzkammer einführt, so beobachtet man wohl eine Anschwellung der Kammer; aber auch in diesem Falle fließt kein Tropfen aus dem Vorhof ab. H. FREDERICQ (1) hat aus diesen Versuchen mit Recht geschlossen, daß der Klappenapparat in der Herzkammer von *Polypus* einfach passiv tätig ist, aber so, daß durch ihn jeweils eine Asymmetrie des Widerstandes geschaffen wird. Es kann also durch Eingreifen von Muskelkräften die Flüssigkeit bei der Tätigkeit der Herzkammer nur in die angeschlossenen arteriellen Gefäße übertreten, nicht aber etwa rückläufig nach den Vorhöfen. Wir kennen infolge der Einschaltung von Klappen normalerweise nur eine *Peristaltik* des Kreislaufapparates der *Kopffüßer*, die von der Vena cava aus über die Kiemenherzen und die Kiemen nach den Vorhöfen und der Kammer vor sich geht, nicht aber eine *Antiperistaltik* in der umgekehrten Richtung zu derjenigen, die eben angegeben wurde.

Jeder, der Gelegenheit hatte, den Kreislaufapparat der *Kopffüßer* in Tätigkeit zu sehen, wird sich die Frage vorgelegt haben, auf welche Weise die ganz präzise Zusammenarbeit der einzelnen Kreislaufanteile zustandekommt. Die ersten Untersucher haben an die Wirkung von *Nerven* gedacht, vor allem solcher, die außerhalb des Kreislaufapparates ihren Ursprung haben, diesen aber versorgen. Schon L. FREDERICQ (1) hat indessen die Beobachtung gemacht, daß die Zusammenziehungen der einzelnen Anteile dieses Kreislaufapparates nichts mit dem Eingreifen der nervösen Zentren zu tun haben, die in der Umgebung der Speiseröhre gelagert sind. Entfernt man die genannten Ganglienzellenhaufen oder aber die großen Mantelganglien oder durchschneidet man die Mantelnerven, so kommt es wohl zu einem *Stillstand* der *Atmung*, nicht aber zu einer Aufhebung der Tätigkeit des Kreislaufapparates, vor allem nicht zu einer Aufhebung der Tätigkeit des Herzens. Offenbar tragen die einzelnen Anteile des Kreislaufapparates die Bedingungen zur automatischen Tätigkeit in sich. Das ist eine Eigentümlichkeit, die wir auch von den Motoren im Kreislaufsystem der *Chordaten*, von den Rundmäulern einschließlich aufwärts, sehr gut kennen.

Es ist jetzt am Platze, auf den tiefgreifenden Unterschied hinzuweisen, der zwischen dem Kreislaufsystem der vorhin erwähnten *Chordaten* und dem der *Kopffüßer* besteht. Im Kreislaufsystem der *Chordaten*, von den Rundmäulern einschließlich aufwärts, wird das Blut im Körper in erster Linie durch die Tätigkeit des Herzens umgetrieben. Dazu kommen Hilfskräfte von seiten der peripheren Kreislaufanteile, vor allem durch Betätigung der Wand der großen arteriellen Gefäße, die allerdings weniger aktiv vor sich geht, als vielmehr durch die Elastizität bedingt ist, mit der die Gefäßwandung ausgestattet ist. Diese wird in dem Augenblick geweckt, da Blut in größeren Mengen in das Kreislaufsystem strömt. Als weitere Hilfskräfte für den Umlauf des Blutes bei den vorhin

erwähnten *Chordaten* sind die Druckverhältnisse im Herzbeutel, im Mediastinalraum und im Brustkorb (bzw. in der Leibeshöhle) anzusehen, durch die der Rückstrom des Blutes zum Herzen begünstigt wird. Doch kommt in diesem Kreislaufsystem die Hauptarbeit dem Herzen zu.

Bei den *Kopffüßern* liegen die Dinge ganz anders. Hier leistet jeder Anteil des Kreislaufsystems das seinige für den Umlauf des Blutes. Es sind demgemäß zur Klärung der Kreislaufvorgänge bei den *Kopffüßern* vor allem zwei Fragen zu beantworten. *Erstens* die, unter welchen Bedingungen die verschiedenartigen Kreislaufanteile, vor allem die Herzen, das arterielle und die Kiemenherzen, losgelöst von ihrer Umgebung spontan arbeiten, *zweitens*, auf welche Weise die *koordinierte Tätigkeit* zwischen den einzelnen Kreislaufanteilen zustande kommt. Es handelt sich hier um zwei Fragen, die auch für die Herzen der *Chordaten*, die aus mehreren Abteilungen zusammengesetzt sind, besonders in den letzten Jahrzehnten gestellt und aufs genaueste bearbeitet wurden. Zur Beantwortung dieser beiden Fragen, geht man am besten in der gleichen Weise vor, wie bei den Wirbeltierherzen: Man sucht vor allem nach *Automatiezentren*, also nach Stellen, die mit der Befähigung zum rhythmischen Schlagen in besonderer Weise ausgerüstet sind.

Zur Auffindung von Automatiezentren eignen sich, wie ich entwickelt habe [v. SKRAMLIK (1)], vor allem drei Verfahren: Die STANNIUSschen Ligaturen, die örtlich ungleiche Erwärmung und Abkühlung der einzelnen Kreislaufanteile, endlich deren elektrische Reizung zur Auslösung von Extrasystolen. Systematische Untersuchungen in der angegebenen Richtung fehlen auf dem Gebiete der *Kopffüßer* meines Wissens bisher völlig. Wohl aber hat schon L. FREDERICQ (1) eine Anzahl von Versuchen mit Abbindung einzelner Kreislaufanteile bei den *Kopffüßern* angestellt, die darauf hinweisen, daß diese in einer ganz anderen Weise zur Tätigkeit gebracht werden als bei den Wirbeltieren.

Soweit meine bisherigen Versuche zu dieser Aussage berechtigen, kann mit *Automatiezentren* im Kreislaufsystem der *Weichtiere* ganz allgemein und der *Kopffüßer* im besonderen, wenn überhaupt, so doch nur in den seltensten Fällen gerechnet werden [vgl. v. SKRAMLIK (1, 2, 4)]. Die Befähigung zum automatischen Arbeiten beruht natürlich bei den Kreislaufanteilen der *Weichtiere* (also auch der *Kopffüßer*) in der besonderen Beschaffenheit und Leistungsfähigkeit der kontraktilen Herz- und Gefäßwandung. Ohne eine solche besondere Befähigung ist ein rhythmisches Arbeiten gar nicht denkbar. Es verhalten sich aber die Kreislaufanteile der *Kopffüßer* ganz anders als die der *Chordaten*. Sie können wohl leicht zu einer *Zusammenziehung*, doch nur unter bestimmten Bedingungen zu einer Erschlaffung gebracht werden. Die Wiederausdehnung nach erfolgter Zusammenziehung ist aber für das Zustandekommen einer neuen Zusammenziehung ganz unerläßlich. Ist die Erschlaffung nur unvollkommen, so wird sehr bald ein Zustand herbeigeführt, in dem eine weitere Zusammenziehung nicht mehr möglich ist. Dann wird man auch an ausgeschnittenen Kreislaufanteilen gar keine

rhythmischen Kontraktionen mehr beobachten[1]. Bei den *Wirbeltier*herzen sind Systole und Diastole zwangsläufig miteinander verbunden. An jede Systole schließt sich „automatisch" die Diastole an, wenigstens unter normalen Bedingungen. Bei den Kreislaufanteilen der Weichtiere liegen die Dinge anders. An die Systole schließt sich nicht immer eine vollkommene Diastole, also eine vollkommene Erschlaffung an. Aber nur unter dieser Bedingung, nämlich nach vollkommener Erschlaffung, ist eine neue Tätigkeit, eine neue Zusammenziehung im früheren Umfange möglich.

Löst man nun die einzelnen Kreislaufanteile der *Kopffüßer* aus ihrem natürlichen Zusammenhang, so kann man rhythmische Zusammenziehungen an ihnen beobachten. Freilich ist die Frequenz, in der dann die einzelnen Teile eines solchen Kreislaufsystems arbeiten, nicht etwa die gleiche. Die einen ziehen sich in einer etwas schnelleren, die anderen in einer etwas langsameren Folge zusammen. Dazu kommt weiter, daß selbst bei langsamem Arbeiten nicht mehr von einer rhythmischen Tätigkeit gesprochen werden kann. Das war es ja auch, was L. FREDERICQ (1) nach Injektion von Farbstofflösungen an den abgeschnittenen Armvenen beobachtet hat.

In erster Linie ist für die geregelte Tätigkeit der Kreislaufanteile eine gewisse *Wandspannung* notwendig. Wird diese immer wieder von neuem in gleicher Weise erzeugt, z. B. so, daß die Flüssigkeit, die bei einem Schlag entleert wird, bei der Diastole wieder an die gleiche Stelle zurückgelangt, so kann ein solcher Kreislaufanteil über lange Zeit in rhythmischer Folge tätig sein. Wechselt dagegen die Wandspannung, nimmt sie in erster Linie bei der Diastole fortlaufend ab, so hört die Tätigkeit des Stückes sehr bald auf.

H. FREDERICQ (1) hat die Abhängigkeit untersucht, die zwischen dem Füllungsdruck (also der Wandspannung) und der Frequenz besteht, in der die Herzkammer von *Polypus* zu arbeiten vermag. Es hat sich dabei herausgestellt, daß eine ganz strenge Beziehung zwischen diesen beiden Größen gegeben ist, und zwar in dem Sinne (s. Tabelle 3), daß mit zunehmendem Druck die Frequenz in die Höhe geht, in der die Kammer arbeitet. Eine Beziehung zwischen der Geschwindigkeit, mit der die Herzkammer durchströmt wird, und deren Frequenz besteht dagegen nicht. Das ist auch nicht zu erwarten. Ebenso konnte er keine Abhängigkeit

Tabelle 3. Abhängigkeit der Frequenz f von dem Druck p_i in cm H_2O in der Herzkammer von *Polypus vulgaris*.

p_i	f	p_i	f
85	59	45	53
45	52	85	58
85	58	45	52

[1] Damit steht in voller Übereinstimmung, daß eine leere Herzkammer von *Polypus vulgaris* nach den Befunden von H. FREDERICQ (1) sich *spontan nicht* zusammenzieht. Der Mindestdruck im Innern der Herzkammer muß 2 cm H_2O betragen, wenn das Organ automatisch arbeiten soll.

zwischen der *Amplitude* der Pulsation und dem *Innendruck* feststellen, der in der Herzkammer herrscht. Unter Amplitude der Pulsation wird von ihm der Unterschied zwischen systolischem und diastolischem Blutdruck verstanden. Ob der diastolische Druck in der Kammer 2 cm oder 45,5 cm H_2O betrug: die Amplitude der Kontraktion blieb gleich, schwankend zwischen 1,5 und 2,0 cm H_2O.

Man kann demgemäß sagen, daß es hauptsächlich die *Wandspannung* ist, die für das rhythmische Arbeiten verantwortlich gemacht werden muß[1]. Diese Spannung der Wand kann in verschiedener Weise hervorgerufen werden, entweder durch den Zustrom von Flüssigkeit oder aber durch die Einwirkung eines benachbarten Teiles. Der Zustrom von Flüssigkeit ist es vornehmlich, durch den die einzelnen Kreislaufanteile bei den *Kopffüßern* zur Tätigkeit kommen und nacheinander arbeiten. Denn wenn sich ein Kreislaufanteil zusammenzieht, so treibt er das in ihm befindliche Blut in der normalen Strömungsrichtung nach dem zunächst gelegenen. Dadurch wird aber dessen Wandspannung erhöht. Auf diese Weise kommt es zu einer Auslösung der Tätigkeit des benachbarten Kreislaufanteils. Die Wandspannung kann aber auch, wie vorhin erwähnt wurde, durch Einwirkung von benachbarten Teilen des Kreislaufapparates zustande kommen, die nicht unmittelbar zusammenhängen. Dieses Geschehen kann man im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* am besten durch Beobachtung derjenigen bindegewebigen Verbindungen verfolgen, die zwischen dem Kiemenherzen und dem benachbarten gleichseitig gelegenen Vorhof bestehen. Zieht sich das Kiemenherz zusammen, so wird durch den Zug der hier befindlichen „Bänder" die Vorhofswand gleichzeitig gedehnt [v. Skramlik (1, 2)]. Auf diese Weise wird zweierlei erreicht. Erstens einmal wird für eine leichtere Einfüllung des Vorhofs mit Blut Sorge getragen, das ihm aus dem Kiemenherzen über das zu- und abführende Kiemengefäß zuströmt. Weiter wird durch Erhöhung der Wandspannung der Vorhöfe die Möglichkeit zu einer Zusammenziehung gegeben.

Wir verstehen auf diese Weise sehr leicht nicht nur das automatische Arbeiten der einzelnen Anteile des Kreislaufsystems bei den *Kopffüßern*, sondern in erster Linie deren *koordinierte Tätigkeit*. Wie wäre es denn sonst möglich, daß sich die beiden Kiemenherzen oder aber die beiden Vorhöfe gleichzeitig bzw. annähernd gleichzeitig zusammenziehen! Automatiezentren können bei diesem Geschehen keine Rolle spielen, denn wenn sich selbst solche in den Kiemenherzen oder in den Vorhöfen befänden, so könnten sie niemals so abgestimmt sein, daß sie gleichzeitig Antriebe zur Tätigkeit der betreffenden Kreislaufanteile aussenden. Sowohl die Kiemenherzen als auch die Vorhöfe sind ja im Tierkörper einander diametral

[1] Jullien und Morin (2) haben an der Herzkammer von *Kopffüßern*, vor allem von *Polypus vulgaris*, die Feststellung gemacht, daß jegliche Verbindung dieses Herzteils mit einem Registrierhebel zu einer Anregung der rhythmischen Tätigkeit Anlaß gibt. Selbst stillstehende Herzkammern können auf diese Weise von neuem zum Schlagen gebracht werden.

gegenüber gelagert. Man könnte dann höchstens daran denken, daß es noch irgendwelche nervösen Einrichtungen sind, durch die dieses „gleichzeitige Schlagen" einander entgegengesetzt gelagerter Kreislaufanteile herbeigeführt wird. Diese Möglichkeit ist aber schon durch die ersten Versuche von L. FREDERICQ (1) als ausgeschlossen zu betrachten. Denn eine Durchschneidung der Visceralnerven hebt die koordinierte Tätigkeit der Kreislaufanteile bei den Kopffüßern nicht auf.

An eine Koordination auf dem Wege der Nerven hat auch RANSOM auf Grund einiger Versuche gedacht. Durchtrennt man nämlich doppelseitig die Querverbindungen zwischen dem sog. 1. und 2. Herzganglion, so wird der normale Ablauf der Vorgänge im Kreislaufsystem von *Polypus vulgaris* ganz erheblich gestört. Die Kiemenherzen stellen dann entweder ihre Tätigkeit überhaupt ein oder sie arbeiten nur in ganz langsamer Folge. Infolgedessen staut sich das Blut in den Kiemen und in den Venen an. RANSOM hat zur Deutung dieser Erscheinung daran gedacht, daß die Tätigkeit der Kiemenherzen auf reflektorischem Wege geregelt wird, und zwar durch Fasern, die von der Kammer ihren Ausgang nehmen und in dem sog. 1. Herzganglion ihr Zentrum besitzen. Von hier aus sollen die Antriebe zur Tätigkeit auf dem Wege über das 2. Herzganglion nach dem Kiemenherzen übertragen werden. Ähnliche Wirkungen wurden von ihm auch in bezug auf die Kammer beobachtet. Die Querverbindung zwischen dem 2. Herzganglion und dem sog. Kiemenganglion dient nach seinen Angaben dazu, auf reflektorischem Wege über das 1. Herzganglion einen hemmenden Einfluß auf die Kammer auszuüben.

Zu einem ähnlichen Ergebnis kam später auch H. FREDERICQ (1), der wohl die *Koordination* zwischen den *Vorhöfen* und der *Kammer* auf den Innendruck zurückführt, dagegen die Koordination zwischen den Nierenvenen, den Kiemenherzen und den Vorhöfen auf reflektorischem Wege durch Nerven bedingt und geregelt sieht. H. FREDERICQ (1) hat einen der beiden Vorhöfe von *Polypus* zu beiden Seiten abgebunden. Daraufhin arbeitete auch dieser Vorhof völlig in Koordination mit den benachbarten Herzanteilen. Er nimmt an, daß unter diesen Bedingungen irgendeine Zugwirkung oder eine Dehnung bei dem Zustandekommen der Tätigkeit des Vorhofs gar keine Rolle spielt. Er fühlt sich genötigt, die Zusammenarbeit des Vorhofs mit den benachbarten Gebilden auf eine Reflexwirkung zurückzuführen.

Man kann meines Erachtens diese Versuche von RANSOM und H. FREDERICQ (1) nicht als einen Beweis dafür ansehen, daß die Koordination zwischen den einzelnen Kreislaufanteilen bei den *Kopffüßern* auf nervösem Wege vermittelt wird. Es ist nämlich sehr wahrscheinlich, daß RANSOM bei seinen Durchschneidungsversuchen, die an den Nerven vorgenommen wurden, auch derartige Verletzungen an den bindegewebigen Verbindungen zwischen den einzelnen Kreislaufanteilen dieser Gegend gesetzt hat, daß es dadurch zu einer Aufhebung der Koordination gekommen ist und nicht durch eine Störung reflektorischer Vorgänge. Gegen

die Versuche von H. FREDERICQ (1) ist einzuwenden, daß durch Unterbindung des Vorhofs an seinem Anfangs- und Endteil die Möglichkeit einer Dehnung der Vorhofswand durch das benachbarte Kiemenherz nicht aufgehoben wird. Das Eingreifen der Bänder ist dadurch nicht beeinträchtigt. Jedenfalls kann man diesen Versuch von H. FREDERICQ (1) nicht als einen Beweis für das Eingreifen reflektorischer Vorgänge ansehen. Wie sollten auch die Nerven verlaufen, die diesen Reflex bedingen. H. FREDERICQ (1) behilft sich so, daß er sagt: Die maßgebenden Nerven verlaufen nicht in der Wand des Vorhofs selbst, sondern gesondert davon. Das ist aber eine reine Hilfshypothese, die durch keine anatomischen oder experimentellen Befunde gestützt ist. Meine Anschauung, daß die Zusammenarbeit der einzelnen Kreislaufanteile durch gegenseitige Beeinflussung im Sinne von Zug und Dehnung, weiter durch den Strom des Blutes zustande kommt, wird also dadurch nicht erschüttert.

Für die Richtigkeit dieser Annahme sprechen vor allem Versuche, die ich an *Sepia officinalis* L. im Herbst 1928 in Neapel angestellt habe. Eröffnet man den Mantel der Tiere zur Freilegung des Kreislaufapparates, so hält die normale Tätigkeit nicht lange an, auch dann nicht, wenn man die Tiere unter den günstigsten Bedingungen hält, also in einem Becken, das mit Seewasser gefüllt ist, welches man ständig erneuert und gut durchlüftet. Die Koordination zwischen den einzelnen Kreislaufanteilen erfährt auch unter diesen Bedingungen sehr bald eine Störung. Vorhöfe und Herzkammer, Kiemenherzen und Vorhöfe arbeiten nach kurzer Zeit unabhängig voneinander. Man kann aber die normale Kreislauftätigkeit wieder in Gang bringen, wenn man in das Kreislaufsystem Seewasser einführt, und zwar von der Vena cava aus unter Vermittlung einer Kanüle, die mit einer MARIOTTEschen Flasche in Verbindung steht. Der Durchströmungsdruck beträgt zweckmäßig 20 cm H_2O. Die Vena cava nimmt daraufhin sofort ihre Tätigkeit auf. Diese Tätigkeit überträgt sich auf die beiden Äste der Vena cava, die Peritonaealtuben, die Kiemenherzen, die zu- und abführenden Kiemengefäße, die Vorhöfe sowie die Herzkammer in entsprechender Reihenfolge. Die Durchströmungsflüssigkeit gelangt durch die Tätigkeit der Kammer in die angeschlossenen großen arteriellen Gefäße und aus diesen durch die Kapillaren bis in das Venensystem. Zentral von derjenigen Stelle, wo die Kanüle eingebunden ist, fließt die Flüssigkeit aber ab. Sie geht also dem Kreislaufsystem verloren.

Unter diesen Bedingungen kann man die Tätigkeit des gesamten Kreislaufapparates von *Sepia officinalis* L. längere Zeit hindurch — 30 bis 50 Min. — aufrechterhalten. Besonders interessant ist es, daß man sie auch in Gang bringen kann, nachdem sie zuvor von selbst erloschen war. Das spricht natürlich nur für die „mechanische Theorie" der koordinierten Tätigkeit der einzelnen Kreislaufanteile der *Kopffüßer*. Eine Beteiligung von Nerven an diesem Geschehen kommt nicht in Frage.

Wir müssen also daran denken, daß es einfach mechanische Faktoren sind, durch die der Umlauf des Blutes in dem verwickelten Kreislauf-

system der *Kopffüßer* unterhalten wird und wir verstehen, warum es so viele kontraktile Anteile in diesem Kreislaufsystem gibt. Durch die Tätigkeit der Kammer wird das Blut in die angeschlossenen arteriellen Gefäße und über diese nach den Kapillaren bzw. Venen getrieben. Durch Dehnung dieser Gebilde, vor allem der Venen, wird deren automatische Tätigkeit ausgelöst, so daß das Blut durch die verschiedenen Körpervenen unter dem Einfluß eigener Kräfte in der Venenwandung nach der Vena cava und von dort über die Kiemenherzen und die Kiemen nach den Vorhöfen zu getrieben wird. Die Vorherrschaft in einem solchen Kreislaufsystem kommt dem arteriellen Herzen zu. Es ist also vorzugsweise die „*vis a tergo*", durch die das Blut aus dem Herzen nach den Venen zu gelangt.

Natürlich werden bei einem solchen Kreislaufsystem auch noch andere Faktoren eine Rolle spielen, z. B. die *Atembewegungen* sowie die *Willkürbetätigung* von *Muskeln* ganz allgemein. So verstehen wir, daß ein bestimmter Zusammenhang zwischen den Kreislauf- und Atmungsvorgängen im Körper der *Kopffüßer* gegeben ist. Freilich kann der Kreislauf auch nach Einstellung der Atmung noch eine Zeitlang weitergehen. Die Einstellung der Atmung bedeutet noch lange nicht die Aufhebung der Tätigkeit der einzelnen Kreislaufanteile, die auf dem Prinzip der „Dehnung" beruht, wie ich es entwickelt habe. Wohl aber kann man beobachten, daß die Kreislauftätigkeit träger vor sich geht, sowie die Atmung eingestellt ist und daß sie zuletzt vollkommen erlischt. Wir werden also niemals für lange Zeit die Kreislauftätigkeit bei den *Kopffüßern* nach Aufhebung der Atemtätigkeit in Gang halten können.

Allerdings zeigen sich in bezug darauf die einzelnen *Kopffüßer* ungleich empfindlich. Ganz besonders empfindlich ist *Loligo*. *Polypus* und *Sepia* erweisen sich in dieser Beziehung als relativ widerstandsfähig. Bei *Moschites* habe ich den Kreislauf nach Aufhören der Atmung niemals lange in Gang gesehen, höchstens etwa 1 Stunde. Man kann die Verhältnisse etwas bessern, wenn man den Tieren fortlaufend frisches, mit Sauerstoff gesättigtes Seewasser zuführt. Setzt man aber damit auch nur kurze Zeit aus, so erfährt die Kreislauftätigkeit unausgesetzt eine Verschlechterung. Als ein vorstechendes Zeichen dafür ist die Tatsache anzusehen, daß die einzelnen Kreislaufanteile dann nicht mehr koordiniert arbeiten, sondern völlig unabhängig voneinander zu schlagen beginnen. Die beiden Kiemenherzen oder Vorhöfe ziehen sich nicht mehr gleichzeitig zusammen, die Kammer schlägt in einer langsameren Frequenz als die Vorhöfe usw. Zur Aufrechterhaltung der normalen Kreislauftätigkeit bei den *Kopffüßern* dürfen die Atembewegungen nicht gestört oder gar ausgeschaltet sein. Das ist aber stets der Fall, sowie man das Kreislaufsystem zu Gesicht bekommen will, sowie man also genötigt ist, den Mantel der Tiere zu öffnen.

Man versteht demgemäß sehr gut, daß von L. FREDERICQ (1) eigens darauf hingewiesen wurde, daß Herzschläge und Atembewegungen bei

Polypus nahezu synchron vor sich gehen. Dieser strenge Zusammenhang zwischen Kreislauf und Atemtätigkeit wurde später von FUCHS bestritten, nach dessen Angaben die Atemfrequenz immer etwas niedriger sein soll als die des Herzens. Doch hat schon CARLSON (3) daraufhin gewiesen, daß bei *Loligo* die Zusammenziehungen der Vena cava im Rhythmus der Atembewegungen des Mantels erfolgen. VON UEXKÜLL (1) hat diesen Zusammenhang zwischen Kreislauf- und Atemtätigkeit ursprünglich auch geleugnet, ihn aber später (2) zugegeben. Es wurde von ihm darauf hingedeutet, daß möglicherweise die Blutdrucksteigerung in den Kiemen bei jeder Systole zu einer Einatmung Anlaß gibt, und zwar auf reflektorischem Wege. Das würde der Tatsache entsprechen, daß man bei den *Kopffüßern* durch mechanische Reizung der Kiemen, also z. B. durch deren Dehnung oder Zerrung Einatmungsbewegungen hervorrufen kann.

Von hohem Interesse ist es, etwas darüber zu erfahren, in welcher *Frequenz* das Kreislaufsystem der *Kopffüßer* tätig ist. Die im Schrifttum niedergelegten Angaben weisen (s. Tabelle 4) für dieselbe Art außerordentlich große Schwankungen auf. Nach L. FREDERICQ (1) erfolgen bei *Polypus* in der Regel etwa 33 Tätigkeiten in der Minute. Zu annähernd denselben Zahlenwerten gelangten auch BOTTAZZI und ENRIQUES mit im Mittel 35, sowie FUCHS mit etwa 35—38 Schlägen je Minute. Das Herz von *Sepia* schlägt nach BERT etwa 40mal in der Minute, das von *Loligo* erheblich rascher. Für die letztere Tierart gibt CARLSON (4), allerdings nur für die Kiemenherzen, 70—80 Schläge in der Minute an. Auf diese Frequenzunterschiede selbst bei der gleichen Art sind auch die verschiedenen Werte zurückzuführen, die als Zeitdauer für die einzelne Kammerzusammenziehung angegeben wurden. Nach CARLSON (5) dauert eine Zusammenziehung der Kammer bei *Polypus* etwa 2—3 sec. Sie soll um so langsamer vor sich gehen, je mehr die Kammer entleert ist. Bei *Loligo* nimmt nach den Angaben desselben Verfassers die Zusammenziehung der Kammer nur etwa 0,25 sec in Anspruch.

Tabelle 4. Mittlere Frequenz f_m des Kreislaufsystems verschiedener Kopffüßer bei Zimmertemperatur.

Tierart	f_m	Beobachter
Polypus vulgaris LAM.	33	L. FREDERICQ (1)
Polypus vulgaris LAM.	35	BOTTAZZI und ENRIQUES
Polypus vulgaris LAM.	35—38	FUCHS
Moschites moschata LAM.	25—30	v. SKRAMLIK
Sepia elegans ORB	40	P. BERT
Loligo vulgaris LAM.	70—80	CARLSON (4)

H. FREDERICQ (1) hat die Einwirkung der Temperatur auf die isolierte Herzkammer von *Polypus vulgaris* L. untersucht. Nach seinen Angaben arbeitet sie nur zwischen $+5{,}0$ und $+33{,}0°$ C. Unter $+5{,}0°$ C hört die Kammer zu arbeiten auf. Man kann sie aber wieder zur Tätigkeit bringen,

wenn man die Durchströmungsflüssigkeit auf eine höhere Temperatur bringt. Bei einer Temperatur von über $+33°$ C kommt es endgültig zu einem Stillstand der Kammer. Die Herzmuskelfasern verlieren da ihre Befähigung zum automatischen Arbeiten. Auch erweisen sie sich auf Reizung hin (mechanische sowohl wie elektrische) unerregbar. Innerhalb der genannten Temperaturgrenze liegen nach den Erfahrungen von H. FREDERICQ (1) die Dinge so, daß die Frequenz, in der die Kammer arbeitet, unter sonst gleichbleibenden Bedingungen, vor allem gleichbleibendem Innendruck, mit steigender Temperatur in die Höhe geht. Es wurde von ihm ein Q_{10} von 2,0 bestimmt.

In bezug auf die *Ernährung* scheinen die einzelnen Anteile des Kreislaufapparates der *Kopffüßer* sehr wenig anspruchsvoll zu sein. So weiß man aus den Untersuchungen von H. FREDERCQ (1), daß die Herzkammer von *Polypus* bei Füllung mit Seewasser im entsprechenden Ausmaß stundenlang arbeiten kann. FRY verwendete als Nährlösung für die losgelöste Herzkammer von *Eledone* eine Lösung, die aus gleichen Teilen Seewasser und einer Salzlösung bestand, die in 1000 g Wasser 34,5 g NaCl, 0,1 g KCl, 0,1 g $NaHCO_3$ und 0,2 g $CaCl_2$ enthielt. Nach den Erfahrungen von H. FREDERICQ (1) arbeitete die Herzkammer von *Polypus vulgaris* L. nicht nur in natürlichem, sondern auch in künstlichem Meerwasser, das in folgender Weise zusammengesetzt war: NaCl 25,685; K_2SO_4 0,83; $CaSO_4$ 1,33; $CaCO_3$ 0,117; $MgCl_2$ 3,66; $MgBr_2$ 0,723; $MgSO_4$ 1,66; Süßwasser 1000.

Schon H. FREDERICQ (1) hat Untersuchungen darüber angestellt, welches die Bedeutung der einzelnen Ionen für die Tätigkeitsweise des arteriellen Herzens der *Kopffüßer* ist. Die Na-Ionen sind natürlich unentbehrlich; sie sind es, durch die in erster Linie der notwendige osmotische Druck der Nährlösung erzeugt wird. Auf der anderen Seite langen sie nicht aus, die Herztätigkeit längere Zeit zu unterhalten. In einer isotonischen, etwa 3,4 %igen = 0,58 m NaCl-Lösung hört die Herzkammer von *Polypus vulgaris* LAM. nach kurzer Zeit zu schlagen auf. Die K-Ionen erweisen sich als unentbehrlich, ebenso die Ca-Ionen. Bei Fehlen eines dieser beiden Ionen stellt das Herz seine Tätigkeit bald ein, allerdings bei Mangel an Ca früher als bei Mangel an K. Insoweit decken sich die Befunde von H. FREDERICQ (1) mit denen neuerer Forscher [JULLIEN (8), JULLIEN und MORIN (2) sowie ZOOND und SLOME] völlig. H. FREDERICQ (1) hebt nun weiter hervor, daß man aus dem künstlichen Seewasser Magnesium und Br weglassen kann, ohne daß dadurch die Tätigkeitsweise des Herzens eine Beeinträchtigung erfährt. Unter diesen Bedingungen schlug die Herzkammer, eingeschlossen in einen künstlichen Kreislauf, über 5 Stunden. Diesem Befunde von H. FREDERICQ (1) widersprechen allerdings die Angaben von JULLIEN (8), JULLIEN und MORIN (2) sowie ZOOND und SLOME. Nach diesen Forschern ist das Magnesium in der Nährlösung für den Herzschlag völlig unentbehrlich.

JULLIEN und MORIN (2) haben für die isolierte Herzkammer von *Polypus vulgaris* und *Sepia officinalis* eine solche verwendet, die für NaCl 0,482 m, für KCl 0,005 m, für $CaCl_2$ 0,005 m und für $MgCl_2$ 0,07 m war. Mit Hilfe dieser Nährlösung kann man die Tätigkeit der Herzkammer über *einen Tag* aufrecht erhalten. Sie erweist sich genau so günstig wie die *Hämolymphe* des Tieres. Die vier Ionen, die beiden *Alkaliionen* Na und K sowie die beiden

Erdalkaliionen Ca und Mg müssen in der Nährlösung vertreten sein, und zwar in ganz bestimmten Mengen, wenn das Herz richtig arbeiten soll. Calcium und Magnesium können sich nicht etwa wechselseitig vertreten. Verwendet man Magnesium an Stelle von Calcium, so bleibt das Herz in *Diastole stillstehen,* während es seine Tätigkeit in *Systole* einstellt, wenn man das *fehlende Magnesium* durch einen Überschuß an Calcium zu ersetzen trachtet (ZOOND und SLOME). Natrium und Calcium müssen in der Nährlösung im Verhältnis von 20:1 vertreten sein, wenn das Herz längere Zeit arbeiten soll. Erhöht man [JULLIEN (8) sowie JULLIEN und MORIN (2)] die Menge der *Alkaliionen* gegenüber der Norm, so beginnt das Herz *rascher* zu arbeiten, und zwar um so schneller, je mehr Na- und K-Ionen in der Nährlösung enthalten sind. Vermehrt man die Menge der *Erdalkaliionen* gegenüber der Norm, so kommt es zu einer *Verlangsamung* der Herztätigkeit, gleichzeitig zu einer Vergrößerung der Amplitude der einzelnen Zusammenziehung. Zuletzt bleibt das Herz in *Diastole* stillstehen. Gegenüber Schwankungen des p_H der Nährlösung scheint das Herz der *Kopffüßer* nicht sehr empfindlich zu sein. So arbeitete die Herzkammer von *Polypus vulgaris* LAM. bei einem p_H zwischen 5,0 und 8,4 ganz regelmäßig.

Von großer Bedeutung für das Überlebenderhalten der Kreislaufanteile von *Kopffüßern* scheint die *Durchlüftung* der Lösung zu sein. Je mehr Sauerstoff zugeführt wird und zugeführt werden kann, um so besser arbeitet die Herzkammer. Soweit man aus den bisher vorliegenden Untersuchungen zu entnehmen vermag, hält auch unter den günstigsten Bedingungen der Ernährung die Tätigkeit der Kreislaufanteile der *Kopffüßer,* vor allem die des arteriellen Herzens, niemals so lange an, wie z. B. die Tätigkeit der *Frosch*herzkammer.

Von BACQ und KRUTA wurde die Wirkung der *Hämolymphe* verschiedener Weichtiere auf die isolierte Kammer von Kopffüßern, vor allem *Polypus vulgaris, Sepia officinalis, Eledone moschata* sowie *Loligo Pealii* untersucht, und zwar in der Weise, daß man durch sie unter konstantem Druck sauerstoffhaltiges Meereswasser hindurchleitete. Wenn man der Durchströmungsflüssigkeit ein wenig Hämolymphe zufügt, die demjenigen Tiere entstammt, dem auch das Herz entnommen worden war, so bewirkte man dadurch für längere Zeit eine Steigerung der Frequenz und der Kraft der Zusammenziehungen sowie des Tonus der Kammer. Diese Wirkung der Hämolymphe kann bei bestimmten Dosen einen derartigen Umfang annehmen, daß die Kammer binnen wenigen Schlägen das Maximum ihrer Zusammenziehbarkeit erreicht, und zwar dadurch, daß die Erschlaffung immer weniger vollkommen wird. Zuletzt verharrt die Kammer eine Zeitlang stark zusammengezogen und kehrt nur ganz langsam in ihren ursprünglichen Zustand zurück. Die vorhin erwähnte „anregende" Wirkung auf die Tätigkeit der *Kopffüßer*herzkammer kann auch durch die Hämolymphe anderer *Weichtiere* sowie durch die der *Stachelhäuter, Krebstiere* und *Ascidien* herbeigeführt werden. Die wirksamen Stoffe sind bisher nicht isoliert worden, sollen aber nichts mit Adrenalin zu tun haben.

Die einzelnen Kreislaufanteile der *Kopffüßer* können auch durch elektrische Reizung in Tätigkeit gebracht werden. Die ersten Versuche dieser Art stellte RANSOM an, und zwar an der Kammer von *Polypus.* Er verwendete vor allem konstante auf- und absteigende Ströme. Befindet sich der positive Pol in der Nähe der Vorhof-Kammergrenze, der negative in der Umgebung der Aorta, so spricht RANSOM von *absteigendem,* befindet sich umgekehrt der positive Pol in der Nähe der Aorta und der negative in der Nähe der Vorhof-Kammergrenze, von *aufsteigendem* Strom. Bei Verwendung schwacher absteigender Ströme beobachtete

RANSOM eine Tätigkeit der Kammer besonders leicht bei der Öffnung, bei Verwendung aufsteigender Ströme besonders leicht bei der Schließung. RANSOM bringt diese Erscheinungen mit der Erregbarkeit der Herzkammermuskulatur zusammen, die an verschiedenen Stellen ungleich ist. So soll sie in der Umgebung der *Vorhof-Kammergrenze größer* sein als in der Gegend der Abgangsstelle der Aorta. Geht man davon aus, daß der Reiz sich hauptsächlich an derjenigen Stelle auswirkt, die sich durch die größere Erregbarkeit auszeichnet, so kann man (s. Abb. 34) verstehen, daß bei Verwendung von absteigendem Strom die Öffnung, bei Verwendung von aufsteigendem Strom die Schließung sich als wirksamer erweist. Bei absteigendem Strom liegt die Anode, bei aufsteigendem aber die Kathode der empfindlicheren, also leistungsfähigeren Stelle, nämlich der Vorhof-Kammergrenze an. Mittelstarke Ströme führen sowohl bei der Schließung als auch bei der Öffnung eine Tätigkeit der Herzkammer herbei. Verwendet man ganz starke absteigende Ströme, so bewirken sie während der Dauer der Durchströmung einen *Herzstillstand*. Dieser kann mit einer Hemmungswirkung von seiten der Anode in Zusammenhang gebracht werden. Ob das aber tatsächlich der Fall ist, muß dahingestellt bleiben, denn es kommt nicht immer zu einem Herzstillstand, sondern vielfach auch zu einer Art von „Kontraktur" der Herzmuskulatur. Nach Unterbrechung zuvor angewandter stärkerer absteigender Ströme beginnt das Herz, das zuvor nicht tätig war, längere Zeit hindurch einigermaßen rhythmisch zu arbeiten. Stärkere *aufsteigende* Ströme bewirken vielfach noch eine viel größere Hemmung als die absteigenden. RANSOM führt dies auf eine Erregung hemmender Nervenfasern zurück, die vom Vorhof nach der Kammer ziehen.

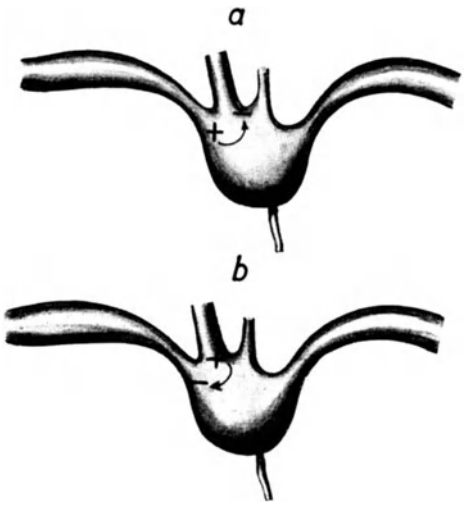


Abb. 34. Schematische Zeichnung eines *Kopffüßerherzens* mit den eingezeichneten Polen zur Reizung. *a* Anordnung für ab-, *b* Anordnung für aufsteigenden Strom. Die besonders empfindliche Stelle des Herzens befindet sich an der Atrioventrikulargrenze.

Eine elektrische Reizung der Kiemenherzen hat CARLSON (4, s. S. 60) vorgenommen. Doch führten diese Versuche zu keinem einheitlichen Ergebnis. CARLSON weist darauf hin, daß man zur Freilegung der Kiemenherzen die Hüllen dieser Organe, die vorzugsweise aus Bindegewebe bestehen, entfernen muß. Wenn man diese Präparation auch noch so sorgfältig durchführt, so kommt es sehr leicht zu einer Verletzung der Kiemenherzen, die dann nur noch unregelmäßig schlagen.

H. FREDERICQ (2, 3) hat in neuerer Zeit die *Chronaxie* verschiedener Kreislaufanteile bei *Polypus vulgaris* ermittelt. Bei der Erzeugung von Kammerextrasystolen ergab sich im Ruhezustand der Visceralnerven im Durchschnitt für die Chronaxie ein Wert von 30 msec, der auf 20 msec herabging, sowie man die beiden Visceralnerven faradisch reizte. Die Chronaxie der Nierenanhänge schwankte zwischen 2 und 11, die der Kiemenherzen zwischen 2 und 9 und die der abführenden Kiemengefäße zwischen 1 und 1,5 msec. Bemerkenswert ist es, daß die Chronaxie der Herzkammer unter allen Umständen sehr viel höher ist als die der übrigen Kreislaufanteile. Auch ergaben sich bei den Versuchen von H. FREDERICQ (2, 3) eigenartige Unterschiede in der Chronaxie der Herzkammer bei verschiedenen Kopffüßerarten. So schwankte die Chronaxie der Herzkammer von *Sepia officinalis* zwischen 1 und 2 msec. Das ist ein Wert, der 10- bis 20mal geringer ist als derjenige, der für die Herzkammer von *Polypus* gefunden wurde.

RANSOM verwendete zur Reizung der Kammer von *Polypus* auch Induktionsströme. Bei dieser Gelegenheit hat es sich herausgestellt, daß die Herzkammer, genau so wie die übrigen Kreislaufanteile der *Kopffüßer*, eine *refraktäre Phase* hat. Trifft nämlich der Reiz die Herzkammer während ihrer Zusammenziehung, so erweist er sich als wirkungslos. H. FREDERICQ (1) ist allerdings zu der Vorstellung gelangt, daß die leere Herzkammer von *Polypus* keine refraktäre Phase besitzt. Worauf diese Widersprüche in den Befunden verschiedener Forscher zurückzuführen sind, ist mir vorerst nicht klar.

Reizt man die Kammer von *Polypus* während der Diastole, so kommt es bei entsprechender Reizstärke zu einer Extrazusammenziehung, die von einer Pause gefolgt ist, aber von *keiner kompensatorischen*. Prinzipiell müßten die Verhältnisse bei einer spontan schlagenden losgelösten Herzkammer so liegen, daß die der Extrazusammenziehung folgende normale Zusammenziehung in dem gleichen zeitlichen Abstand eintrifft wie die normalen Zusammenziehungen der Kammer. Ich habe daraufhin die Kurven, die RANSOM auf Tafel 9 seiner Arbeit bringt, ausgemessen. Auf Grund der Meßergebnisse kann ich sagen, daß die Dinge den Erwartungen gemäß liegen. Es verhält sich also die Herzkammer von *Polypus* in diesen Fällen genau so, wie der *Sinus* des *Frosch*herzens oder ganz allgemein wie ein führendes Automatiezentrum nach einer künstlich bewirkten Extrasystole [vgl. v. SKRAMLIK (7)].

Reizt man dagegen eine Kammer, die spontan nicht arbeitet, mehrmals in entsprechender Reizfolge und unter Verwendung von wirksamen Reizen, so kommt es zu mehreren Zusammenziehungen, an denen RANSOM keine „*Treppe*" feststellen konnte[1]. Reizt man eine curaresierte Herzkammer von *Polypus* tetanisch, so wird eine Art von anhaltender

[1] H. FREDERICQ (1) hat allerdings darauf hingewiesen, daß es unter bestimmten Bedingungen an der Kammer zu der Erscheinung der Treppe kommen kann.

Zusammenziehung herbeigeführt, an der sich allerdings einzelne Zacken ohne weiteres feststellen lassen, wie dies von einem unvollkommenen Tetanus des Skeletmuskels her bekannt ist. Macht man denselben Eingriff bei einer nicht curaresierten Kammer, so kommt es zu einem Stillstand des Herzens in Diastole. RANSOM führt diese Wirkung auf eine Erregung von *Hemmungsnerven* zurück, die in der Kammermuskulatur verlaufen und durch *Curare* ausgeschaltet werden können. H. FREDERICQ (1) spricht allerdings davon, daß die Herzkammer von *Polypus* infolge des von ihm festgestellten Fehlens der refraktären Phase zur tetanischen Zusammenziehung gebracht werden kann. Nach RANSOM und H. FREDERICQ (1) gilt für die Herzkammer von *Polypus* das *Alles-oder-Nichts-Gesetz.*

Es wurden auch die elektrischen Erscheinungen bei der Tätigkeit der einzelnen Kreislaufanteile der *Kopffüßer* verfolgt. Als erster hat P. HOFFMANN (2, 3) die Tätigkeitsströme der arteriellen Kammer von *Polypus* und *Eledone* untersucht, und zwar bei Ableitung von der Gegend der Aorta und dem hinteren Ende der Kammer. Auffällig war die außerordentlich geringe Stärke der abgeleiteten Ströme. Das Elektrokardiogramm zeigt zuerst (s. Abb. 35) eine schnelle Zacke, die doppelphasisch ist und etwa $^1/_{35}$ sec anhält. Sie wird von einem sehr langen elektrischen Ausschlag gefolgt, der in seiner Amplitude meist bedeutend kleiner ist als der erste. Die erste Zacke des Elektrokardiogramms setzt etwas früher ein als die mechanische Tätigkeit. HOFFMANN hat diese „Latenz" zu etwa 0,05 sec bestimmt.

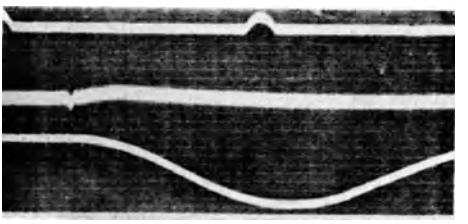


Abb. 35. Elektrokardiogramm des Herzens von *Polypus vulgaris* nach P. HOFFMANN. Registrierung von oben nach unten: Zeit in $^1/_1$ sec, Elektrokardiogramm, Mechanogramm.

In neuerer Zeit wurden die elektrischen Erscheinungen bei der Tätigkeit verschiedener Kreislaufanteile von *Kopffüßern* durch LUISADA (1, 2) untersucht, und zwar ebenfalls bei *Polypus vulgaris*. LUISADA verzeichnete die Tätigkeitsströme der Vena cava, der Nierenvenen, der Kiemen sowie der Vorhöfe. Sie bestehen nach seinen Angaben aus einer kurzen negativen Schwankung, die in eine langgezogene positive Schwankung übergeht. LUISADA schließt daraus, daß sich die Tätigkeit dieser Gebilde aus schnellen „klonischen" Zusammenziehungen zusammensetzt, an die sich eine langsamere tonische Zusammenziehung anschließt. Von der Aorta wurden langsame rhythmische, diphasische Tätigkeitsströme abgeleitet, die auch dann unverändert bestehen blieben, wenn man dieses Gefäß unterband oder aber wenn man es anschnitt. LUISADA hat auch die Tätigkeitsströme der arteriellen Herzkammer aufgenommen. Sie bestehen nach ihm in einer kurzen diphasischen Schwankung, die er mit dem QRS-

Komplex des Elektrokardiogramms der Wirbeltiere vergleicht. Diesem Komplex folgt in einem Intervall von ungefähr 0,1 sec eine positive T-Zacke nach, an die sich eine schwache, langgezogene negative Schwankung anschließt. Im Mittel nimmt der QRS-Komplex 0,07 sec, die T-Zacke 0,02 sec in Anspruch. Verwendet man bei der Aufnahme des Elektrokardiogramms Verstärker, so kann man die Tätigkeitsströme an der normalen Kammer auch dann feststellen, wenn sie aus dem Zustand der Systole bereits in den der Diastole übergegangen ist. LUISADA nimmt an, daß sich die quergestreiften Muskeln der Herzkammer von *Polypus* während der Systole nahezu alle gleichzeitig zusammenziehen.

YUNG (2) hat eine Anzahl von Versuchen darüber angestellt, wie sich die Kopffüßer *Polypus vulgaris* und *macropus, Moschites moschata, Sepia officinalis* und *Loligo vulgaris* Giften gegenüber verhalten, vor allem gegenüber *Curare, Strychnin, Atropin, Muskarin, Nikotin* und *Veratrin*. Bei dieser Gelegenheit wurden auch einige Beobachtungen über das Verhalten des *arteriellen Herzens* gemacht. Doch sind diese viel zu allgemeiner Natur, als daß man aus ihnen irgendwelche Schlüsse auf die Art der Beeinflussung der Herztätigkeit durch die genannten Gifte ziehen könnte [vgl. auch BACQ (1)].

Zahlreiche Untersuchungen wurden über die *Innervation* der einzelnen Kreislaufanteile der *Kopffüßer* angestellt (über den anatomischen Verlauf der Nerven s. S. 108). Das Herznervensystem ist bei den Kopffüßern in erster Linie als ein Hemmungsapparat anzusehen. P. BERT hat wohl als erster gefunden, daß die Reizung der sog. Visceralnerven bei *Sepia* einen Stillstand der Kammer herbeiführt. Diese ersten Beobachtungen sind durch fast alle späteren Untersuchungen bestätigt worden [L. FREDERICQ (1), RANSOM, FUCHS, BOTTAZZI und ENRIQUES, CARLSON (3), FRY sowie H. FREDERICQ (1)][1]. Interessant ist es, die Wirkung zu verfolgen, die bei Reizung des rechts bzw. links gelegenen Nervensystems am Kreislaufapparat der *Kopffüßer* zu beobachten ist. Bei *weiblichen* Tieren wird nach FRY durch jeden der beiden Visceralnerven eine Hemmung der ganzen Kammer herbeigeführt, sowie eine Hemmung der Vorhöfe, des Kiemenherzens und der Nierenvene der gleichen Seite. Bei *männlichen* Tieren erwies sich nach den Angaben von FRY nur der linke dicke Visceralnerv als wirksam. Ein Spasmus der Nierenvene, des Kiemenherzens und

[1] Die Kurven, die bisher aufgenommen wurden, um die Einwirkung *hemmender Nervenfasern* auf das Kreislaufsystem der *Kopffüßer* darzutun, sind alle wenig befriedigend. Es machen sich in ihnen stets störende Nebenerscheinungen bemerkbar, die darauf beruhen, daß bei Reizung der Visceralnerven ja nicht nur der Hemmungsapparat für das Kreislaufsystem in Tätigkeit gebracht wird, sondern auch eine ganze Anzahl von Nervenfasern für Muskeln, die einzelne Anteile des Kreislaufapparates umhüllen. So kann man sehr gut verstehen, daß sich vielfach eine *tetanische Zusammenziehung* der *Vorhöfe* sowie der *Kiemenherzen* bei Reizung des herzhemmenden Apparates bemerkbar macht, nicht im Zusammenhang mit einer Änderung der Tätigkeitsweise dieser Organe, sondern im Zusammenhang mit dem großen Druck, der bei Kontraktion der Muskelfasern in den Hüllen auf diese Organe ausgeübt wird. Das geht z. B. mit aller Deutlichkeit aus den Kurven hervor, die FRY in seiner Arbeit beigebracht hat.

der Kieme der gleichen Seite, wie dies vor allem RANSOM sowie BOTTAZZI und ENRIQUES nach Reizung der Visceralnerven bei *Polypus* beobachtet haben, ist hauptsächlich auf ein Zusammendrücken dieser Organe zurückzuführen durch das Eingreifen der Muskulatur der Hüllen dieser Organe, die bei Erregung der genannten Nerven in Tätigkeit gebracht werden [CARLSON (3)]. Durch *Curare* werden die herzhemmenden Visceralnervenfasern gelähmt, während sich *Atropin* ohne Einfluß erweist.

Bemerkenswert ist es, daß die Herznervenfasern *ständig tonisch* innerviert sind. Durchschneidet man sie nämlich oder schaltet man sie mittels *Curare* aus, so kommt es zu einer *länger anhaltenden Beschleunigung* der *Herztätigkeit*. Dies hat zuerst RANSOM gesehen; seine Erfahrungen wurden von FUCHS bestätigt. Die Hemmungsnerven können auch auf *reflektorischem Wege* in Tätigkeit gebracht werden. RANSOM beobachtete eine Hemmungswirkung bei Durchschneidung des Mantelnerven, CARLSON (3) beim Spalten des Mantels der Tiere. Das *Kiemenherz* kann von der Kieme aus auf reflektorischem Wege in seiner Tätigkeit gehemmt werden.

Nach den Angaben von H. FREDERICQ (1) befindet sich der *linke* Visceralnerv der *Kopffüßer* bei beiden Geschlechtern zwischen dem linken Ductus genitalis und der V. cava. Der *rechte* Nerv ist bei weiblichen Tieren zwischen dem Darm und dem rechten Eileiter gelagert, bei männlichen Tieren verläuft er entlang dem Darm nach rechts. Man kann diese beiden Nerven außerordentlich leicht operativ freilegen und auf Elektroden lagern. Durch Reizung *eines* dieser Visceralnerven mittels Wechselstroms kommt es zu einem Stillstand der Kammer, der beiden Kiemenherzen und der beiden Vorhöfe in Diastole; er tritt in der genannten Reihenfolge ein. Es sind, worauf mit Nachdruck hingewiesen sein soll, die *Vorhöfe*, die sich als letzter Kreislaufanteil zusammenziehen. Das kann ohne Schwierigkeit mit der Tatsache in Einklang gebracht werden, daß sich die letzte Blutwelle, die vor Einsetzen der Erregung der Hemmungsnerven von der Kammer ihren Ausgang genommen hat, noch an den Vorhöfen auswirkt und auswirken kann.

Nach H. FREDERICQ (1) übt die Reizung der Visceralnerven keinen Einfluß auf die Tätigkeitsweise der Nierenvenen aus. Diese arbeiten vielmehr in dem früheren Rhythmus weiter. Nur in seltenen Fällen konnte er einen Stillstand auch dieser Kreislaufanteile feststellen. Diese Beobachtung von H. FREDERICQ steht allerdings in Widerspruch zu den Erfahrungen von RANSOM, BOTTAZZI und ENRIQUES sowie CARLSON (3), von denen berichtet wird, daß die Reizung *eines* der Visceralnerven wohl einen Stillstand der Kammer und des Vorhofs der gleichen Seite in Diastole herbeiführt, daß dagegen das Kiemenherz und die Kiemengefäße, das zuführende, sowohl wie das abführende, in *Systole* ihre Tätigkeit einstellen. Eine Übereinstimmung zwischen den Angaben von H. FREDERICQ (1) und den früher genannten Forschern ist allerdings wieder insofern gegeben, als es im Gefolge eines Stillstandes durch Nervenreizung stets die *Herzkammer* sein soll, die zuerst ihre Tätigkeit aufnimmt. *Gleichzeitig* beginnen

die Nierenvenen zu arbeiten, *danach* erst die beiden Kiemenherzen sowie die Vorhöfe und endlich von neuem die Kammer.

Bei seinen Reizungsversuchen hat H. FREDERICQ (1) die Visceralnerven nicht durchschnitten. Wenn es daraufhin zu einem Stillstand der meisten Kreislaufanteile bei *Polypus* kam, so führte er dies auf eine *direkte Wirkung* der Nerven auf die Kammer und auf die übrigen Kreislaufanteile der gleichen Seite zurück. Die Kreislaufanteile der linken Seite sollen nach seinen Vorstellungen nur auf reflektorischem Wege zur Ruhe gebracht werden.

Wie man aus diesen Bemerkungen entnehmen kann, herrscht noch keine Einheitlichkeit in der Auffassung über die Hemmung des Kreislaufapparates der *Kopffüßer*, wie sie durch Nerven herbeigeführt wird. Die meisten der Beobachtungen von H. FREDERICQ (1) (vgl. auch KRUTA) haben indessen sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich. Im allgemeinen müßte es zur Herbeiführung einer Aufhebung des Blutkreislaufes im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* genügen, wenn die Herzkammer ihre Tätigkeit einstellte, da sie es ist, die an dem Umlauf des Blutes im Tierkörper hervorragend beteiligt ist.

Des Interesses wegen sei erwähnt, daß die herzhemmenden Fasern in den Visceralnerven bei *Eledone* nicht bloß durch Wechselstrom, sondern auch durch einen einzelnen Induktionsschlag in Erregungszustand versetzt werden können (FRY). Das ist als ein Ausdruck für die Tatsache anzusehen, daß diese Nervenfasern außerordentlich empfindlich sind. Im Zusammenhang mit dieser Feststellung sind die Versuche von H. FREDERICQ (5—8) zu erwähnen, der die Chronaxie der Visceralnerven bei *Eledone moschata* unter bestimmten Bedingungen gemessen hat. Als Kriterium wurde dabei die negativ chronotrope Wirkung des linksseitig gelegenen Nerven auf die arterielle Herzkammer untersucht, die in situ belassen worden war und mittels Seewassers unter völlig gleichbleibendem Druck durchspült wurde. Bei Anwendung von rhythmischen Kondensatorentladungen hat es sich herausgestellt, daß die *Chronaxie* dieses Nerven, gemessen in Mikrofarad, merklich *größer* ist, wenn er sich im unversehrten Zustand befindet, also mit dem Zentralnervensystem noch zusammenhängt, als nach seiner Abbindung oder Durchschneidung. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die höheren Nervenzentren auf diesen „vegetativen" Nerven normalerweise einen *hemmenden Einfluß* ausüben.

Das Ausmaß der Chronaxie dieses Nerven hängt indessen nicht allein vom Zentralnervensystem ab, sondern auch von dem Zustand des arteriellen Herzens. Bei Verwendung von Einzelreizen erweist sich die Chronaxie dieses Nerven während der Systole der Kammer länger als während deren Diastole. Dieser Unterschied bleibt bestehen, auch wenn man die isolierten Nerven durch Abbinden dem Einfluß der höher gelegenen Zentren entzieht. Die *Chronaxie* des Visceralnerven hängt aber auch von dem Ausmaß der *Dehnung* der *Herzkammer* ab. Wenn man

diese durch Steigerung des Flüssigkeitsinnendruckes sehr stark erhöht, so erfährt die Wirkung dieses Nerven auf den Herzmuskel eine starke Herabsetzung, ja es kann sogar soweit kommen, daß die Beeinflußbarkeit des Herzens durch diesen Nerven endgültig aufgehoben wird. Ist die Wandspannung der Kammer in geringem Ausmaße erhöht worden, so erfährt die Chronaxie des Nerven, geprüft mittels rhythmischer Kondensatorentladungen, bloß eine *Verlängerung*. Diese Wirkung kann rückgängig gemacht werden, wenn der Flüssigkeitsdruck auf die Kammermuskulatur kein zu hoher war und auch nicht zu lange auf das Herz einwirkte.

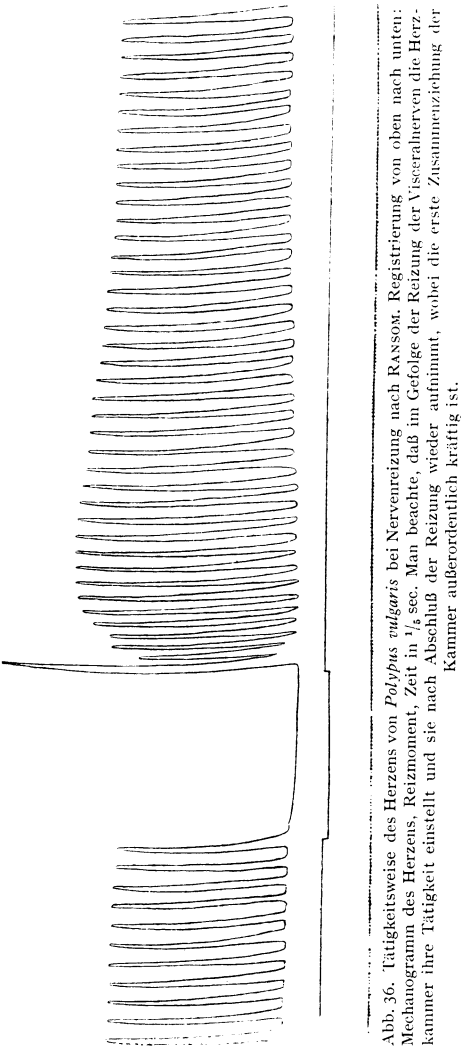


Abb. 36. Tätigkeitsweise des Herzens von *Polypus vulgaris* bei Nervenreizung nach RANSOM. Registrierung von oben nach unten: Mechanogramm des Herzens, Reizmoment, Zeit in 1/5 sec. Man beachte, daß im Gefolge der Reizung der Visceralnerven die Herzkammer ihre Tätigkeit einstellt und sie nach Abschluß der Reizung wieder aufnimmt, wobei die erste Zusammenziehung der Kammer außerordentlich kräftig ist.

H. FREDERICQ (4) hat die *Chronaxie* des Visceralnerven bei direkter Reizung seines peripheren Endes mit derjenigen verglichen, die bei reflektorischer Erregung festzustellen ist. Im letzteren Falle hat sich die Chronaxie stets als *länger* erwiesen. Er zieht aus dieser Beobachtung den Schluß, daß die *Erregungswellen* in den afferenten Fasern des Visceralnerven *langsamer* übertragen werden als in den efferenten.

Nach einer Stillegung des Kreislaufapparates, herbeigeführt durch Erregung von Hemmungsnerven, zieht sich die Kammer (s. Abb. 36) sehr viel stärker zusammen, als dies vor der Reizung der Fall war. Manchmal ist allerdings nur der erste Schlag kräftiger, während die nachfolgenden schwächer sind und erst allmählich an Amplitude zunehmen in Form einer Treppe.

Man wird sich mit Recht fragen, welches die Teilwirkungen der Herznervenfasern sind, die ja gerade beim *Froschherzen* sehr genau untersucht wurden, vor allem durch ENGELMANN. Reizt man die Visceralnerven

von *Polypus*, so kommt es sehr leicht zu einer Verlangsamung und Aufhebung der Tätigkeit. Eine Wirkung auf die Kraft der Zusammenziehung ist dagegen nicht so einfach festzustellen. An den Kiemenherzen von *Polypus* läßt sich nach CARLSON (3) durch schwache Reizung der Visceralnerven eine Herabsetzung der Kraft der Zusammenziehung bewirken, bei Verstärkung der Reizung eine völlige Aufhebung der Tätigkeit.

Während der Hemmung, die der Kreislaufapparat durch Reizung der Visceralnervenfasern mittels eines Einzelinduktionsschlages erfährt, scheint die Erregbarkeit der Herzmuskulatur, soweit aus den bisherigen Versuchen geschlossen werden kann (vgl. FRY), *keine Einbuße* zu erleiden.

Bei Reizung der Visceralnerven hat man auch eine *Beeinflussung* des *Tonus* des Herzens feststellen können, hauptsächlich dann, wenn dieser (bei sonst normaler Tätigkeit) recht beträchtlich war. Man muß aber mit der Deutung dieses Versuches sehr vorsichtig sein. Jedenfalls wäre es nicht berechtigt, daraus den Schluß zu ziehen, daß in den Visceralnerven Fasern verlaufen, durch die der Tonus des Herzens herabgesetzt wird. Diese Wirkung ist offenbar nicht auf das Eingreifen von besonderen Nerven zurückzuführen, sondern auf die Verlangsamung oder Aufhebung der Herztätigkeit.

Die Hemmung des Kreislaufapparates der *Kopffüßer* durch äußere Nerven ist zum geringen Teil auf die Ausscheidung von *Acetylcholin* oder eines ähnlichen Stoffes zurückzuführen. Genauere Untersuchungen darüber, wie sie bei Wirbeltieren so vielfach angestellt wurden, stehen hier allerdings noch aus. Einen Anfang in dieser Richtung haben in neuerer Zeit VINCENT und JULLIEN (1, 4) gemacht, die den Gehalt des Herzmuskels von Weichtieren an *Acetylcholin* bestimmten. Bei den *Kopffüßern* fanden sie je Gramm Herzmuskel weniger als 1 µg *Acetylcholin*.

Es ist noch nicht mit aller Sicherheit entschieden, ob in den Visceralnerven neben den herzhemmenden Fasern auch solche verlaufen, durch die die Kreislauftätigkeit beschleunigt wird. Es war L. FREDERICQ (1), der für *Polypus* solche beschleunigenden Nervenfasern annahm, die nach ihm in der Wand der Vena cava verlaufen sollen. RANSOM hat aber darauf hingewiesen, daß in diesem Falle offenbar gar nicht irgendwelche fördernden Fasern in Erregungszustand versetzt wurden, sondern daß es unter dem Einfluß der frequenten Reizung zu einer unmittelbaren Erregung der Muskelfasern in der Vena cava kam [vgl. auch die neueren Untersuchungen von H. FREDERICQ und BACQ (1, 2)].

Bei *Loligo* scheint CARLSON (3) durch Reizung von Nervenfasern eine *Beschleunigung* der *Kammertätigkeit* erzielt zu haben. BOTTAZZI und ENRIQUES stehen auf dem Standpunkt, daß es auch bei *Polypus beschleunigende Herznerven* gibt. Sie beobachteten nämlich bei Reizung des Magenganglions, der Speiseröhre sowie auch der Aorta cephalica eine Steigerung der Frequenz des Herzens von durchschnittlich 26—28 Schlägen auf 33—35 Schläge je Minute. Für die Anwesenheit solcher fördernder Fasern scheint auch die Tatsache zu sprechen, daß durch Reizung des Magen-

ganglions ein *Kopffüßerherz*, das bereits nicht mehr arbeitet, erneut wieder zur Tätigkeit gebracht werden kann. CARLSON (3) vermochte allerdings diese Befunde in Versuchen bei *Loligo* nicht zu bestätigen.

Hier ist auch der Beobachtung von FRY zu gedenken, daß sich beim absterbenden Herzen die Hemmungswirkung durch Erregung der Visceralnerven in eine Förderung verwandeln kann. Durch Reizung derselben Nervenfasern, die ursprünglich eine deutliche Hemmungswirkung des Kreislaufapparates hervorgerufen hatten, kommt es in späteren Stadien des Absterbens des Herzens zu einer erheblichen Tonussteigerung der Kammer, die den Eindruck eines Tetanus hervorruft. Erregte man unter diesen Bedingungen die Visceralnerven mit Hilfe einzelner Reize, so waren auch bei den Vorhöfen mehrere Tätigkeiten zu verzeichnen. Es ist allerdings fraglich, ob man aus diesen Befunden am absterbenden Herzen einen Schluß auf das normale Herz ziehen darf.

Wiederholt ist im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* der Blutdruck gemessen worden, vor allem durch L. FREDERICQ (1) und FUCHS. L. FREDERICQ (1) bestimmte den Druck in der Aorta cephalica bei *Polypus* zu 62—78 cm Blutes (= 47,6—60,0 mm Hg). Bei seitenständiger Messung des Druckes in der Aorta wurde bei einem sehr großen Exemplar von *Polypus vulgaris* LAM. ein arterieller Druck von 88 mm Hg bestimmt. In den zuführenden Kiemengefäßen betrug dieser Druck noch 7—8 cm Blutes (= 5,4—6,1 mm Hg). Die pulsatorischen Schwankungen hatten hier einen Umfang von etwa 1 cm Blutsäule (= 0,8 mm Hg). Der Umrechnung wegen sei erwähnt, daß das spezifische Gewicht des Blutes der *Kopffüßer* etwa 1047 beträgt.

FUCHS bestimmte den arteriellen Blutdruck bei *Polypus* durch Einbinden einer Kanüle in die Aorta cephalica, die in der hinteren Hälfte der Rückenfläche des Tieres in Herznähe bloßgelegt und mit einer T-förmigen Kanüle versehen worden war. Die Werte, die der arterielle Blutdruck erreichen kann, sind nach seinen Angaben sehr hoch. Maximal wurden etwa 88 mm, minimal etwa 25 mm Hg gemessen. Im Mittel liegen die Werte um 40 mm Hg. Offenbar handelt es sich bei diesen Werten um den sog. mittleren Blutdruck. Die systolischen Druckschwankungen bewegen sich um 10 mm Hg, können aber bis 25 mm Hg erreichen.

In der Blutdruckkurve, die FUCHS verzeichnet hat, sind aber nicht nur Schwankungen festzustellen, die mit der Herztätigkeit zusammenhängen, sondern auch solche, die mit einem anderen Geschehen etwas zu tun haben. FUCHS hat nämlich eine eigenartige Periodik beobachtet. Das lehrt die Abb. 37. Eine solche Periode setzt sich aus etwa vier Herzschlägen zusammen. Die ersten beiden zeigen eine Erhebung des Fußpunktes, von dem die systolische Blutdruckschwankung ihren Ausgang nimmt, und einen treppenförmigen Anstieg des Blutdruckes. Bei dem dritten Herzschlag der Periode ist die systolische Druckschwankung groß, während der Blutdruck in Diastole gegenüber den beiden vorangegangenen Tätigkeiten bereits stark abnimmt. Der vierte Herzschlag führt wieder

zu einer geringeren Blutdrucksteigerung und zu einem weiteren Abfall des Blutdruckes in Diastole. Von da ab wiederholt sich das Spiel öfters. Eine Erklärung dieser Erscheinung ist von FUCHS nicht gegeben worden. Es wäre ganz gut denkbar, daß es sich bei diesen Wellenzügen um sog. Druckschwankungen zweiter Ordnung handelt, die mit der Atmung einhergehen und vielfach auch als TRAUBE-HERING- oder SIGMUND-MAYER-Wellen bezeichnet wurden[1]. Dem widerspricht nicht, daß bei den *Kopffüßern normalerweise* Atmung und Herztätigkeit in gleicher Frequenz vor sich gehen. Die Verhältnisse könnten ja bei der Registrierung des Blutdruckes schon mit Rücksicht auf die unvermeidlichen Blutverluste anders gelegen haben, so daß das Tier weniger oft atmete oder die Herztätigkeit rascher vor sich ging als in der Norm. Weitere Untersuchungen werden Klarheit zu bringen haben, ob die hier vertretene Anschauung das Richtige trifft.

FUCHS hat mit Nachdruck darauf hingewiesen, daß für die Höhe des Blutdruckes die Haltung des Tieres bei dem unvermeidlichen operativen Eingriff ausschlaggebend ist. Je mehr Blut es dabei verloren hat, um so geringer ist der Blutdruck. Von Wichtigkeit ist aber auch die *Arterialisierung* des Blutes. Je besser die Atmung des Tieres unterhalten wird, je mehr Sauerstoff dem Blute also zugeführt wird, um so höher erweist sich der Blutdruck.

Durch Reizung der Nn. viscerales kommt es zu einer starken Herabsetzung des Blutdruckes. Ob dies allein auf die hemmende Wirkung zurückzuführen ist, die diese Nerven auf das Herz ausüben, oder aber ob nicht auch noch Gefäß-

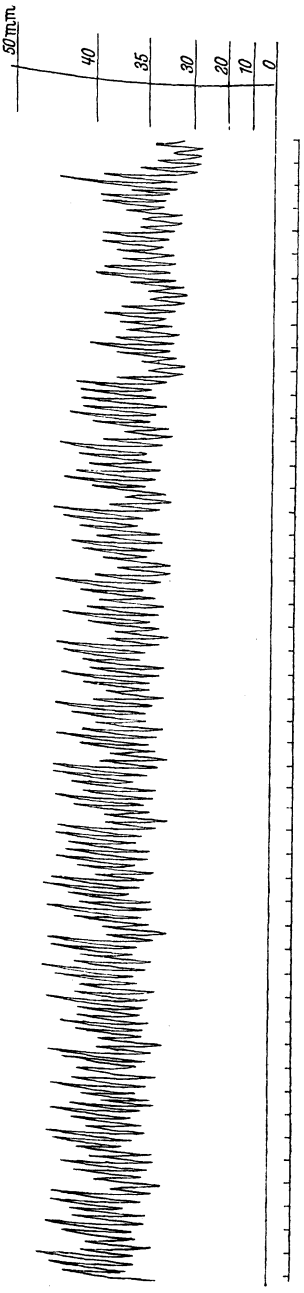


Abb. 37. Blutdruckkurve von *Polypus vulgaris* nach FUCHS. Registrierung von oben nach unten: Blutdruck (in der Ordinate sind die Drucke in Millimeter Hg verzeichnet), Zeit in $^5/_1$ sec. Man beachte, daß der Blutdruck im Laufe mehrerer Tätigkeiten des Herzens periodisch anschwillt und dann wieder nachläßt.

[1] Wer sich für diese Beziehungen interessiert, den verweise ich auf den Aufsatz von A. FLEISCH: Der normale Blutdruck. BETHES Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 7, 2. Hälfte, S. 1285. Berlin 1927.

erweiterer bei diesem Geschehen eine Rolle spielen, muß vorerst dahingestellt bleiben. FUCHS hat aber in den Nn. viscerales auch Fasern gefunden, durch die der Blutdruck gesteigert wird. Dies könnte als ein Ausdruck für die Anfachung der Herztätigkeit durch beschleunigende Nerven angesehen werden, aber auch als ein Ausdruck für das Eingreifen von Gefäßverengerern.

Sehr eigenartig sind die Erscheinungen, die sich bei Durchschneidung bzw. Reizung der *Visceralnerven* abspielen. Nach Durchschneidung *eines* Visceralnerven kommt es offenbar infolge einer Erregung der hemmenden Fasern zu einem vorübergehenden beträchtlichen Absinken der Pulsfrequenz. Trotzdem hält sich da der Blutdruck noch auf der gleichen Höhe, ja es kommt sogar vor, daß er etwas ansteigt. Durchschneidet man *beide Visceralnerven*, so sinkt der Blutdruck auf ganz niedrige Werte ab. Reizt man nur die peripheren Stümpfe dieser Nerven, so kommt es zu einer sehr ausgeprägten Blutdrucksteigerung, die indessen nur kurz anhält. Auch diese Erscheinung könnte man mit dem Eingreifen von Gefäßverengerern erklären. CARLSON (3) hat indessen dieser Deutung widersprochen und darauf hingewiesen, daß diese Blutdrucksteigerung bloß vorgetäuscht wird, und zwar durch eine Zusammenziehung der Hüllen der Kiemen, die zum Teil Muskeln enthalten und von den Visceralnerven versorgt werden. Jedenfalls wäre es sehr am Platze, die ganzen Erscheinungen mit einer einwandfreien Methodik noch einmal genau zu verfolgen, wie schon VON BRÜCKE (2) angeregt hat. Vor allem müßte dabei auch mit Sicherheit festgestellt werden, ob es im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* neben Nerven, durch die die Herztätigkeit beeinflußt wird, auch solche gibt, durch die die Weite der Gefäße eine Regelung erfährt.

Im Anschluß an diese Feststellungen ergibt sich die Frage, in welcher Weise der Umlauf des Blutes in dem Kreislaufsystem der *Kopffüßer* vor sich geht. Als allgemeingültiges Prinzip ist da in erster Linie anzusehen, daß sich die Flüssigkeiten von selbst nur von Stellen höheren zu Stellen niedrigeren Drucks begeben. Diese Gesetzmäßigkeit gilt für alle Kreislaufsysteme. Es fragt sich nur, in welcher Weise das Druckgefälle erzeugt wird und wie die einzelnen Anteile des Kreislaufsystems zusammenarbeiten. Zur Erzeugung der Druckkräfte sind die Motoren da, zur Fortleitung des Blutes die Gefäße der Peripherie, die allerdings diesem Geschehen einen beträchtlichen Widerstand entgegensetzen können.

Zentrale und periphere Faktoren greifen nun zur Beförderung des Blutes bei den *Kopffüßern* in einer ganz anderen Weise ein, als wir dies bei den *Wirbeltieren* zu sehen gewohnt sind. Bei den letzteren kommt den Motoren der Hauptanteil an der Kreislauftätigkeit zu, während die Peripherie eine etwas untergeordnete Rolle spielt. Bei den *Kopffüßern* dagegen sehen wir, daß zentrale *und* periphere Anteile an der Beförderung des Blutes weitgehend beteiligt sind, offenbar im Zusammenhang damit, daß die Druckkräfte, die das arterielle Herz aufbringt, trotz ihrer beträcht-

lichen Höhe nicht etwa auslangen, um das Blut zum Herzen zurückzutreiben[1].

Von den *Wirbeltieren*, vor allem den Säugetieren her wissen wir, daß überall dort, wo ein peripherer Widerstand auftaucht, der hauptsächlich in Form von Kapillarsystemen gegeben ist, auch ein *neuer Motor* eingreift. Am allerdeutlichsten geht dies aus der Betrachtung der Anordnung der Motoren im Kreislaufsystem dieser Tiere hervor. Der Hauptmotor ist die linke Herzkammer. Die Druckkräfte, die hier aufgebracht werden, langen aus, um das Blut über die Körperkapillaren bis in die Gegend des rechten Vorhofs zu bringen. Die linke Herzkammer wäre aber trotz beträchtlicher Entwicklung ihrer Muskulatur nicht in der Lage, dem Blut eine derartige Beschleunigung zu erteilen, daß es nicht nur die *Körper-*, sondern auch die *Lungenkapillaren* passiert. Um das zu ermöglichen, ist die *rechte Herzkammer* da, welche vermittels der Kraft ihrer Zusammenziehung das Blut unter einen solchen Druck setzt, daß es durch die Lungenkapillaren hindurch bis zum linken Vorhof gelangen kann. Es liegen also die Dinge so, daß überall dort, wo sich ein erhöhter Widerstand für den Blutdurchgang in Form von Kapillarsystemen ergibt, ein neuer Motor vorgeschaltet wird. Eine scheinbare Ausnahme von dieser Gesetzmäßigkeit bildet das Kapillarsystem der *Leber*, vor dem bereits andere Kapillarsysteme verschiedener innerer Organe gelagert sind. An dieser Stelle befindet sich wohl kein Motor, der regelmäßig arbeitet, so wie die linke bzw. rechte Herzkammer. Immerhin ist aber hier die *Milz* gegeben, die dem Kapillarsystem der Vena portae als eine Art von Motor vorgeschaltet ist, der sich, wenn auch nicht regelmäßig, so doch gelegentlich zusammenzieht und infolgedessen zur Blutbeförderung Anlaß gibt.

Diesen Grundbedingungen für den Umlauf des Blutes wird auch das Kreislaufsystem der *Kopffüßer* gerecht. Überall dort, wo sich neue Widerstände ergeben, ist auch ein neuer Motor eingeschaltet. Die Kraft der arteriellen Herzkammer reicht wohl aus, das Blut durch die Körperkapillaren hindurchzubringen. Weiter kann aber das Blut offenbar nicht getrieben werden, trotzdem ja der periphere Widerstand in den Venen nicht mehr sehr groß ist. Nach Passieren der Körperkapillaren sind also die Druckkräfte erschöpft, die von der arteriellen Herzkammer aufgebracht wurden. Da greifen nun die *Venen* selbst ein, um den weiteren Umlauf des Blutes zu ermöglichen. Diese sind, im Zusammenhang mit anderen kontraktilen Gebilden in dieser Umgebung, als ein *weiterer Motor* anzusehen, der das Blut bis zu den *Kiemenherzen* zu treiben vermag. Die Einschaltung der Kiemenherzen ist aber unerläßlich, weil das Blut durch die verhältnismäßig geringen Druckkräfte, die von seiten der Muskelwand der Venen aufgebracht werden können, nicht durch die Kiemen-

[1] Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß es SERENI gelungen ist, Exemplare von *Polypus* auf dem Blutwege miteinander zu vereinigen, zum Zwecke von sog. Parabioseversuchen. Es zeigte sich dabei, daß man mit den Gefäßen dieser Tiere genau so arbeiten kann wie beim Wirbeltier.

kapillaren bis zu den Vorhöfen getrieben werden könnte. Die Kiemenherzen greifen also hier sehr günstig zum Zwecke der Blutbeförderung ein. Ja, es kann sogar bei manchen *Kopffüßern* geschehen, daß die Beförderung des Blutes durch die Kiemenkapillaren nicht allein durch die *Kiemenherzen*, sondern auch durch die Kiemengefäße selbst herbeigeführt wird. Der Widerstand auf der Strecke Kiemenherz bis Vorhof kann dann also nur durch das Eingreifen neuer Motoren überwunden werden. Sowie aber das Blut durch die Kiemenkapillaren hindurchgelangt ist, nimmt der periphere Widerstand wieder ab. Es braucht ja das Blut nur noch bis in die Vorhöfe zu gelangen.

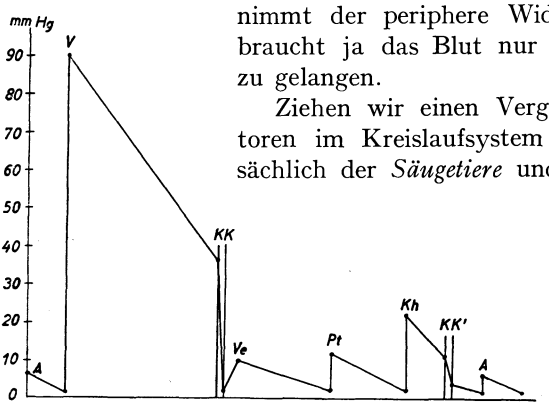


Abb. 38. Mutmaßliches Druckgefälle im Kreislaufsystem von *Polypus vulgaris* nach V. SKRAMLIK. In der Ordinate sind die Druckwerte in Millimeter Hg, in der Abszisse die Örtlichkeiten dargestellt. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *KK* bzw. *KK'* die Körper- bzw. Kiemenkapillaren, *Ve* die Venen, die das Blut zu den Peritoneaealtuben *Pt* leiten, *Kh* das Kiemenherz. Die Zeichnung ist nur als schematische anzusehen; die absoluten Werte stimmen natürlich nicht, da bisher experimentelle Unterlagen dafür fehlen. Es soll nur dargestellt werden, wie der Druck in dem Kreislaufsystem der *Kopffüßer* durch das Eingreifen weiterer Motoren von neuem einen Anstieg erfährt, nachdem er bereits stark abgesunken war.

Ziehen wir einen Vergleich zwischen den Motoren im Kreislaufsystem der *Wirbeltiere*, hauptsächlich der *Säugetiere* und dem der *Kopffüßer*, so ergeben sich folgende Beziehungen:

Die *linke* Herzkammer der *Wirbeltiere* entspricht der *arteriellen* Herzkammer der *Kopffüßer*, die *rechte* Herzkammer der Wirbeltiere entspricht den beiden *Kiemenherzen*. Infolge der ganzen Lagerung der Kiemen auf der rechten bzw. linken Körperseite braucht man hier zwei Motoren, während der Kreislauf durch die Lungen der Wirbeltiere nur durch einen einzigen bestritten werden kann.

Der Druckablauf im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* ist also in einer anderen Weise gestaltet, als das bei den *Wirbeltieren* der Fall ist. Man kann ihn darstellen, wie dies in Abb. 38 geschehen ist. Infolge der Einschaltung zahlreicher Motoren ergibt sich da nicht ein einfaches Druckgefälle, sondern dieses ist überall dort durch einen erneuten Druckanstieg unterbrochen, wo ein neuer Motor eingeschaltet ist.

Freilich sind wir auf Grund der bisher vorliegenden Untersuchungen nicht in der Lage, genauen Aufschluß über das Ausmaß der Druckkräfte zu geben, die von den einzelnen Motoren im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* aufgebracht werden. Ebensowenig besitzen wir Erfahrungen über die *Strömung* des Blutes in diesem Kreislaufsystem. Das Blut kann aber im Körper dieser Tiere nur dann richtig umgetrieben werden, wenn die einzelnen Motoren in *richtiger Folge* nacheinander tätig sind. Gerade wenn man an dieses Geschehen denkt, wird man auf die Bedeutung der

Dehnung für das Zustandekommen der rhythmischen Tätigkeit der einzelnen Kreislaufanteile aufmerksam gemacht. Wenn jeder Motor mit einem *Automatiezentrum* ausgerüstet wäre, so würde das keinen Nutzen bringen, sondern höchstens Schaden stiften. Die Motoren wären rhythmisch tätig, unabhängig davon, ob sie mit Blut gefüllt sind oder nicht. Auf diese Weise könnte es aber auch geschehen, daß ein solches Gebilde sich zu einer Zeit zusammenzieht, da ihm kein Blut zur Verfügung steht. Dann aber würde nicht nur die Beförderung von Blut Schaden leiden, sondern es würde auch zu einer Stauung von Blut in denjenigen Anteilen des Kreislaufsystems kommen, die dem betreffenden Motor vorgeschaltet sind. Dadurch käme es aber zu einer schweren Beeinträchtigung des Blutumlaufes. Es ist demgemäß sehr viel zweckmäßiger, daß die Motoren im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* in erster Linie durch die *Blutfüllung* zur Tätigkeit gebracht werden und nicht etwa über Automatiezentren verfügen. Nur so ist ein richtiges Ineinandergreifen der einzelnen Teilapparate zum Zwecke einer geordneten Blutbeförderung denkbar.

B. Die Muscheln.

Das Kreislaufsystem der *Muscheln* zu untersuchen, stößt auf ähnliche Schwierigkeiten, wie sie bereits für die *Kopffüßer* hervorgehoben wurden. Hierbei ist schon zu berücksichtigen, daß die Herztätigkeit in einer *Muschel* nach *Willkürschluß* der Schalen ganz anders vor sich geht, als wenn diese geöffnet sind (vgl. KOCH). Wenn man nicht gerade die Möglichkeit hat, an jungen durchsichtigen *Muscheln* zu arbeiten, bei denen der Herzschlag durch die Schalen hindurch verfolgt werden kann, so ist man genötigt, die Schalen künstlich zu eröffnen. Dies geschieht am besten über derjenigen Stelle, an der sich das Herz befindet, also auf dem Rücken. Jede Entfernung der Schalen bedeutet aber eine schwere Beeinträchtigung der Kreislaufvorgänge, weil durch diesen Eingriff die ganzen Druckverhältnisse im Tierkörper eine tiefgreifende Veränderung erfahren. Unfehlbar werden dabei, wenigstens zum Teil, die *Bänder* durchtrennt, mit deren Hilfe der Perikardialsack an den Muschelschalen festgehalten wird. Dadurch läßt natürlich dessen Spannung nach und damit die Weite des Perikardialraumes, der für die geordnete Tätigkeit des Herzens, vor allem für dessen Füllungszustand, maßgeblich ist. Eröffnet man aber zur Sichtbarmachung des Herzens den Perikardialsack, so sind die Veränderungen, die dadurch im gesamten Kreislaufsystem geschaffen werden, so weitgehend, daß sich das Tier von den Schäden zumeist nur schwer erholt. Wenn auf dem Gebiete der Kreislauftätigkeit bei den *Muscheln* vielfach widersprechende Angaben bestehen, so ist dies zum nicht geringen Teil darauf zurückzuführen, daß man an Herzen von Tieren gearbeitet hat, die sich nicht mehr in einwandfreiem Zustand befanden.

Normalerweise arbeitet der Motor im Kreislaufsystem der *Muscheln* so, daß sich die *beiden Vorhöfe* gleichzeitig oder annähernd gleichzeitig

zusammenziehen und daß in einem bestimmten zeitlichen Anschluß daran die *Kammer* in Tätigkeit kommt, die bei ihrer Zusammenziehung das Blut sowohl in die vordere als auch die hintere Aorta treibt[1]. Es ist außerordentlich anziehend, dieses Wechselspiel zwischen Vorhof- und Kammertätigkeit zu beobachten, besonders bei denjenigen Muscheln, bei denen die Vorhöfe in die Kammer an Stellen einmünden, die einander diametral gegenüber liegen, wie z. B. bei *Mytilus edulis*. Man sieht zuerst die Zusammenziehung der beiden Vorhöfe, die in einer Richtung senkrecht zur Längsachse der Kammer vor sich geht. Da die Kräfte des rechten bzw. linken Vorhofs einander entgegenwirken, wird bei der Zusammenziehung der Vorhöfe hauptsächlich der *Mittelteil* der Kammer gedehnt.

Dadurch wird zweierlei erreicht. *Erstens* einmal wird die Einfüllung der Kammer mit Blut aus den Vorhöfen erleichtert. *Zweitens* wird durch den Zug der Vorhofsfasern eine Dehnung der Kammermuskulatur herbeigeführt. Beides, also sowohl die Einfüllung als auch der Zug der Vorhofsfasern wirkt sich im gleichen Sinne an der Kammer aus. Ihre Muskelfasern werden auf diese Weise gedehnt und zur weiteren automatischen Tätigkeit angeregt. In dem Augenblick, da Vorhöfe und Kammer nicht mehr koordiniert arbeiten, kann man mit Sicherheit sagen, daß der Blutumlauf in dem Kreislaufsystem des betreffenden Tieres nicht mehr richtig vor sich geht. Eine unregelmäßige Tätigkeit ist hauptsächlich dann zu verzeichnen, wenn der Füllungsdruck der Vorhöfe nachgelassen hat. Das aber ist darauf zurückzuführen, daß den Vorhöfen aus den Kiemen nicht mehr genügend Blut zuströmt. Die Vorhöfe werden unzureichend eingefüllt, entleeren also nicht mehr ausreichend Blut in die Kammer. Da sie überdies im leeren oder wenig gefüllten Zustand nicht mehr so kräftig arbeiten können wie in der Norm, ist der Zug der Vorhofsfasern an der Kammermuskulatur herabgesetzt und die Kammer zieht sich dann entweder überhaupt nicht oder nur unvollständig zusammen. Dadurch gerät das Kreislaufsystem der *Muscheln* in einen „circulus vitiosus". Solange die Kammer genügend Blut aus ihrem Innern in die angeschlossenen arteriellen Gefäße treibt, solange wird durch diese *vis a tergo* auch Blut in die Lakunen befördert und aus den Lakunen über das Venensystem nach den Vorhöfen zurückgeleitet. In dem Augenblick, wo die Kammer nur noch schwach arbeitet, sinkt auch der Rückstrom des Blutes zu den Vorhöfen ab. Das aber wirkt sich sehr ungünstig an der Tätigkeitsweise der Vorhöfe und weiter an der Kammer aus.

[1] Nicht recht verständlich ist mir die Angabe von NAVEZ über die Herztätigkeit bei der durchsichtigen Sattelmuschel *Anomia simplex*. Sie soll aus der Zusammenziehung der kräftigen Kammer bestehen, der die gleichzeitige Zusammenziehung der beiden Vorhöfe nachfolgt. Sollte diese merkwürdige zeitliche Folge in der Tätigkeit der Herzabteilungen nicht auf einer falschen Einschätzung der Intervalle A_{s1}—V_s und V_s—A_{s2} beruhen, wobei das Intervall A_{s1}—A_{s2} der Dauer einer normalen Herzperiode entspricht? Bei richtiger Tätigkeit des Herzens müßte allerdings A_{s1}—V_s kürzer sein als V_s—A_{s2}.

Schon aus diesen einleitenden Bemerkungen kann man entnehmen, welche Bedeutung eine geregelte Tätigkeit beim Umlauf des Blutes die Kammer als Hauptmotor im Kreislaufsystem der *Muscheln* hat. Dazu kommt noch, daß die Kammer bei den meisten Muscheln ja nicht nur als eine Vorrichtung für den *Umlauf* des *Blutes* arbeitet, sondern auch — wenigstens in einem gewissen Umfang — als eine solche für die Durchmischung, ja vielleicht auch für die Entleerung des Enddarms. Es sind also in ihr *zwei Funktionen* zugleich vereinigt.

Wenn man physiologische Untersuchungen an den *Muscheln* anstellen will, so muß in erster Linie dafür Sorge getragen sein, daß das Herz unter solchen Bedingungen gehalten wird, daß es den Blutumlauf richtig zu bewirken vermag[1]. Ist das nicht mehr der Fall, so kann man auch von keiner normalen Herztätigkeit mehr reden, und es werden auf diese Weise nicht mehr die *allgemeinen* Funktionen der Herzmuskelfasern untersucht, sondern nur noch sozusagen Teile herausgegriffen.

Die Richtung, in der das Blut im Kreislaufsystem der *Muscheln* strömt, ist unter normalen Bedingungen geregelt, und zwar so, daß das Blut aus der Kammer nach den angeschlossenen arteriellen Gefäßen und von hier nach den Sinus, dem Venensystem und zurück zu den Vorhöfen getrieben wird, von wo aus es in die Kammer gelangt. Diese Strömungsrichtung wird durch *Klappen* herbeigeführt, die in die Kammer eingeschaltet sind, und zwar als Klappen zwischen den *Vorhöfen* und der *Kammer* und als Klappen zwischen der *Kammer* und den *angeschlossenen großen arteriellen Gefäßen*. Die *ersteren* arbeiten in der Norm so, daß das Blut aus den Vorhöfen nach der Kammer, nicht aber umgekehrt aus der Kammer nach den Vorhöfen getrieben wird. Die *letzteren* arbeiten so, daß das Blut in der Norm aus der Kammer nach den angeschlossenen großen arteriellen Gefäßen, nicht aber umgekehrt aus den großen arteriellen Gefäßen nach der Kammer zu gelangt.

Bei jungen durchsichtigen Exemplaren von *Cyclas cornea* kann man nach WILLEM und MINNE das Spiel der Aortenklappen unter dem Mikroskop gut verfolgen. Dasselbe gelingt nach den Angaben von KOCH auch bei *Anodonta* in einem Alter der Tiere von etwa 1 Jahr. Bei guter Beleuchtung kann man hier das Herz unmittelbar durch die dünnen Schalen sehen. Bei 2jährigen Tieren gelingt dies nicht mehr. Um das Herz sichtbar zu machen, behalf sich KOCH in der Weise, daß er die beiden Schalen über dem Herzen vorsichtig mittels eines Messers anbohrte und dann mit einer kräftigen Schere die beiden Löcher zu Rechtecken erweiterte. Um im Innern des Tieres wieder normale Druckverhältnisse herzustellen, verklebte er die Öffnungen. Damit das Klebemittel richtig „saß", mußten die *Muschel*schalen vor dem Eingriff erst getrocknet werden. Gelang dies, so wurden die Schalenränder in der Nähe der Wundöffnung mit dem Kitt bestrichen und über der Öffnung ein dünnes Blättchen von Zelluloid

[1] Vgl. hier auch BRANDT.

angebracht[1]. Luftblasen, die sich unter dem Deckblättchen angesammelt hatten, entfernte er in der Weise, daß er das Blättchen anstach und das Tier unter Wasser mehrmals leicht zusammendrückte.

KOCH erwähnt ausdrücklich, daß dieser Eingriff bei *Anodonta* sehr leicht auszuführen ist, daß sich dagegen *Unio pictorum* zu solchen Versuchen nicht eignet. Die Schale soll bei dieser Muschel so brüchig sein, daß das Schloß der Muschel beim Aufbrechen in der Regel zerspringt. Auch liegt bei *Unio* das Herz sehr viel „höher" und wird vom Schloß zum größten Teil verdeckt. Das Herz arbeitet nach dem Sichtbarmachen zuerst außerordentlich unregelmäßig. Zwischen die einzelnen Tätigkeiten schieben sich lange Pausen ein. Erst einige Zeit später beginnt es kräftig und regelmäßig zu schlagen. Die operierten Tiere hielten sich in einem Becken mit fließendem Wasser sehr gut. Einige dieser Exemplare vermochte KOCH bis zu 120 Tagen zu beobachten.

Die Erfahrungen von KOCH decken sich vielfach mit denjenigen, die MOTLEY (2) über die Herztätigkeit einer Anzahl von *amerikanischen Süßwassermuscheln* zu sammeln Gelegenheit hatte, allerdings unter zum Teil ganz anderen Bedingungen. Die Tätigkeitsweise der *freigelegten* Herzen wies periodische Schwankungen auf, die regelmäßig bei allen untersuchten Exemplaren auftraten. Freilich ergaben sich nicht selten recht beträchtliche Unterschiede in der *Dauer* dieser Perioden. Unmittelbar nach Eröffnung der Schalen schlug das Herz einige Minuten lang regelmäßig und rhythmisch. Es folgte dann eine Periode unregelmäßiger Tätigkeit, die bis 24 Stunden anhielt, und offenbar mit dem Blutverlust der Tiere, auch nach abgeschlossenem Eingriff, zusammenhing. Eine gewisse Rolle spielte dabei sicher auch die Umstellung des Herzens auf die ungewohnten äußeren Bedingungen. Dann ging die Tätigkeit des Herzens durch 2 bis 93 weitere Stunden wieder regelmäßig vor sich. Die Beobachtung, daß die freigelegten Herzen bestimmter *Muscheln* nach einer länger dauernden Periode unregelmäßigen Arbeitens wieder rhythmisch zu schlagen beginnen, deckt sich mit den Erfahrungen von TEN CATE (1, 2) bei *Anodonta*. Das vierte und letzte Stadium nach MOTLEY (2) ist dadurch gekennzeichnet, daß die Leistungsfähigkeit des Herzens fortlaufend nachläßt. Seine Frequenz und die Amplitude seiner Zusammenziehung sinken andauernd ab. Das Herz schlägt arhythmisch und bleibt zuletzt stillstehen. Im allgemeinen blieben die Herzen der *amerikanischen Süßwassermuscheln* in feuchter Umgebung, also ohne besondere Haltung der Tiere, durch 1 bis 4 Tage leistungsfähig.

Wer auch nur einmal Gelegenheit hatte, die Tätigkeitsweise der einzelnen Abteilungen eines *Muschel*herzens durch die durchsichtigen

[1] Leider hat KOCH nicht angegeben, unter welchen Bedingungen das Zukitten der geöffneten Schale möglich war. Beim Lesen der betreffenden Stelle in KOCHs Abhandlung steigt natürlich der Verdacht auf, daß sich diejenigen Tiere, bei denen der genannte Eingriff gelungen war, infolge des großen Wasser- und Hämolympheverlustes in einem elenden körperlichen Zustand befanden.

Schalen eines unversehrten Tieres zu verfolgen, wird sehr verwundert gewesen sein, daß dieses erstaunlich genaue Geschehen ein Ende findet, sowie man den Perikardialraum eröffnet oder gar das Herz aus dem Körper herausschneidet. Nach einem solchen Eingriff, der stets von einem größeren Verlust an Hämolymphe gefolgt ist, beginnen die einzelnen Herzabteilungen zu *schrumpfen*[1]; sie ziehen sich dann zumeist nur noch gelegentlich zusammen, wobei die Koordination zwischen ihnen aufgehoben ist, und zuletzt bleiben sie stillstehen. Sie können aber erneut zur Tätigkeit gebracht werden, sowie man sie mit Körperflüssigkeit füllt. Schon KOCH hat an *Anodonta* die Beobachtung gemacht, daß ein *leeres* Herz seine geordnete Tätigkeit einstellt, ja sogar auf die Dauer untätig verharrt. Wenn die Richtigkeit dieser Beobachtungen in neuerer Zeit durch DIEDERICHS bezweifelt wurde, so ist das nicht etwa ein Hinweis auf Ungenauigkeiten in den Feststellungen früherer Untersucher. Vielmehr hätte DIEDERICHS auffallen müssen, daß auch bei seinen Versuchen viele Herzen von *Mytilus* nach Herausschneiden aus dem Tierkörper ihre Tätigkeit nicht wieder aufnahmen. So arbeiteten in 5 von 12 ausgesuchten Fällen die Herzen nicht. Diese Beobachtung darf man nicht etwa vernachlässigen. Sie lehrt, daß sich ein ausgeschnittetenes *Muschel*herz doch ganz anders verhält als ein ausgeschnittenes *Frosch*herz!

Offenbar spielt die *Anordnung* des *Herzens* im *Tierkörper* für die Unterhaltung seiner Arbeitsweise eine sehr wichtige Rolle. Man wird beim *Muschel*herzen an den Einfluß der Dehnung für die Tätigkeit gemahnt, die sich ja auch im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* als ausschlaggebend erwiesen hat. Wie diese Dehnung zustande kommt, ob durch mechanische Faktoren[2] oder aber durch Erleichterung der Erschlaffung des Herzens infolge von chemischen Einflüssen, ist für das Ergebnis gleichgültig. Auf das verschiedene Verhalten der einzelnen Muskelfasern und auf die Unterschiede in der Zusammensetzung der Ernährungsflüssigkeit ist es wohl in erster Linie zurückzuführen, daß das *Muschelherz* in manchen Fällen nach Herausschneiden seine Tätigkeit aufnahm, in anderen Fällen nicht wieder zum Schlagen gebracht werden konnte. JULLIEN und MORIN (7) haben das ausgeschnittene Herz der *Auster* in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle automatisch arbeiten gesehen, ohne daß es nach ihren Angaben irgendeiner mechanischen Einwirkung ausgesetzt war. Von einer normalen Tätigkeit war aber dabei sicher nicht die Rede. Vorhöfe und Kammer schlugen entweder *gleichzeitig* oder es arbeiteten diese drei Herzabteilungen völlig unabhängig voneinander. Dabei erwies

[1] Nach den Messungen von DIEDERICHS kann diese Schrumpfung bei der Herzkammer von *Mytilus* bis zu 60% betragen. Die Bestimmungen fanden bei einer Temperatur von + 18,5° C statt. Sie besagen, daß die Länge der Herzkammer nach Ablauf kurzer Zeit nur noch 40% der anfänglichen ist.

[2] So kann schon, wie ich oft beobachtet habe, eine bloße Lageänderung des Tieres (verwendet wurde *Mytilus*) zu einer vermehrten Füllung des Herzens führen. Darauf beginnt das Herz für eine Zeitlang automatisch zu arbeiten.

sich die Zahl der Schläge der Vorhöfe je Minute im allgemeinen *größer* als die der Kammer. Damit sind auch die Erfahrungen von BERTHE und PETITFRÈRE (1) in Einklang zu bringen, die darauf hinwiesen, daß das Herz von *Anodonta* auch ohne mechanische Dehnung zu arbeiten vermag. Allerdings bemerken sie ausdrücklich, daß ein solches Herz, das arhythmisch tätig ist, durch Dehnung zu einer regelmäßigen Schlagfolge veranlaßt werden kann (vgl. auch PETITFRÈRE und BERTHE).

Die Verzeichnung der Tätigkeit des *Muschelherzens* mittels Hebeln (vgl. hier auch das Verfahren von NENIUKOFF) stößt auf die größten Schwierigkeiten, gleichgültig, ob sich das Herz noch im Tierkörper befindet oder aber ausgeschnitten ist. Diese Schwierigkeiten sind weniger durch die Zartheit der Gewebe bedingt, die ja ganz besonders groß bei den Vorhöfen ist. Die Tätigkeit des Herzmuskels erfährt durch den Zug der Hebel eine tiefgreifende Störung, auch dann, wenn diese Hebel ein sehr geringes Trägheitsmoment besitzen. So hat schon HENDRICKX die Beobachtung gemacht, daß jeder Herzanteil daraufhin in seinem *eigenen Rhythmus* arbeitet, offenbar in Abhängigkeit von dem Grad der Dehnung, die er durch den Hebel erfährt, mit dem er in Verbindung steht. Unter diesen Bedingungen gelingt es jedenfalls niemals, eine *normale* Herztätigkeit herbeizuführen.

Genau so wie das ganze Herz vermögen natürlich auch Teile des *Muschelherzens* automatisch zu arbeiten, also z. B. die Vorhöfe oder die Kammer. Wieweit man unter diesen Bedingungen zu einem Erfolg kommt, hängt wieder von der verwendeten Tierart ab. Das hat schon CARLSON (4) in Versuchen an *Cardium*, *Mya* und *Hennites* festgestellt. Meist arbeiteten die Herzen dieser *Muscheln* nur ganz kurze Zeit und zudem höchst unregelmäßig. Diese Erfahrungen stehen mit den früheren Beobachtungen von R. DUBOIS in Übereinstimmung, der die Herztätigkeit von *Pholas dactylus* aufgenommen hat. Aus den Kurven, die DUBOIS in seiner Arbeit bringt, kann man entnehmen, daß das Herz in Gruppen von 2—3 Schlägen arbeitete. Anders scheint sich die Herzkammer von *Mytilus* zu verhalten. CARLSON (4) erwähnt, daß sie nach Verbindung mit einem Schreibhebel stundenlang rhythmisch tätig war. Allerdings verfällt auch die Herzkammer von *Mytilus* allmählich in eine tonische Kontraktur, was mit einer Weiterarbeit unvereinbar ist.

In neuerer Zeit haben DE BOER (1—4) und TEN CATE (1, 2, 4) die Tätigkeit der Herzkammer von *Anodonta* bzw. *Unio pictorum* lange Stunden hindurch graphisch aufgenommen (s. Abb. 39). DE BOER erwähnt ausdrücklich, daß das *Muschelherz* selbst beim bloßen Halten in Luft über 50 Stunden mit unverminderter Kraft arbeitete. Diese Feststellungen sind als ein Ausdruck für die Tatsache anzusehen, daß die Kammer mancher *Muschelherzen* auf den mechanischen Reiz hin, der durch die Belastung mittels des Hebels gesetzt wird, automatisch-rhythmisch zu arbeiten beginnt. Auch hier spielt die *Dehnung* für die Wiederaufnahme der Tätigkeit eine ausschlaggebende Rolle!

Für das *Muschelherz* gilt in erster Linie die Tatsache, daß es sich wohl sehr leicht zusammenzuziehen, nicht aber ohne weiteres zu erschlaffen vermag. Wenn nicht eigens dafür Sorge getragen wird, daß ein Herzanteil der Muschel nach erfolgter Zusammenziehung richtig zur Erschlaffung gebracht wird, so kommt es infolge der unvollkommenen Erschlaffung zu sog. Kontraktionsrückständen. Erreichen diese aber ein bestimmtes Maß, so kann sich der betreffende Herzteil überhaupt nicht mehr zusammenziehen. Damit steht völlig in Einklang, daß die Tätigkeitsweise des *Muschelherzens* in nicht geringem Umfange von dem Dehnungszustand seiner Muskelfasern abhängt. Je größer dieser ist, um so rascher arbeitet das ganze Herz oder die betreffende Herzabteilung. Dieser Dehnungszustand kann in *zweierlei Weise* herbeigeführt werden, entweder mit Hilfe des Zuges eines Registrierhebels oder aber mit Hilfe des Füllungsdruckes. Alles muß also darauf hinausarbeiten, daß der Herzmuskel durch irgendwelche Umstände eine Dehnung während der Diastole erfährt. Dann kann er auch lange Zeit hindurch rhythmisch tätig sein.

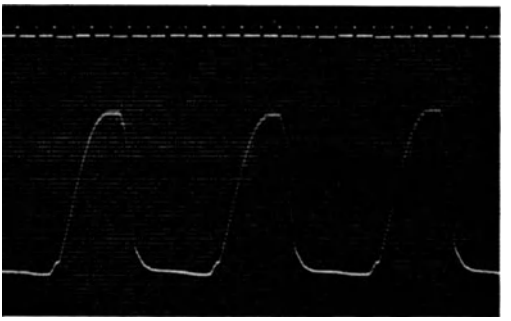


Abb. 39. Zusammenziehungen der *Muschelherzkammer* nach TEN CATE. Registrierung von oben nach unten: Zeit in $^1/_1$ sec, Mechanogramm.

Das ausgeschnittene *Muschelherz* unterscheidet sich in seiner Tätigkeitsweise sehr wesentlich von dem ausgeschnittenen *Froschherzen*. Darauf habe ich wiederholt mit Nachdruck hingewiesen. Beim *Froschherzen* sind Systole und Diastole zwangsläufig miteinander gekoppelt. Bei den *Weichtierherzen* im allgemeinen und bei den *Muschelherzen* im besonderen ist dies nicht der Fall. Da muß durch irgendwelche Hilfskräfte, die auch im Tierkörper gegeben sind, die Erschlaffung des zusammengezogenen Herzanteiles eigens herbeigeführt werden.

Im Zusammenhang mit diesen Tatsachen ergibt sich die Frage, ob sich im *Muschelherzen* Automatiezentren finden. An ein Eingreifen von Automatiezentren ist hier genau so wenig zu denken wie bei dem Kreislaufapparat der *Kopffüßer*. Es müßten zwei Automatiezentren für das *Muschelherz* gegeben sein, und zwar für jeden Vorhof eins, da die beiden Vorhöfe nicht zu einem anatomisch einheitlichen Ganzen verschmolzen sind wie bei den Wirbeltieren, von den Amphibien einschließlich aufwärts. Diese Automatiezentren müßten ihren Sitz an der Übergangsstelle der abführenden Kiemengefäße in die Vorhöfe haben. Wenn nun auch tatsächlich zwei solche Automatiezentren vorhanden wären, wie sollte das *gleichzeitige* Schlagen der beiden Vorhöfe ohne umständliche Hilfseinrichtungen vor sich gehen! Man müßte einfach annehmen, daß diese beiden voneinander

völlig unabhängigen Automatiezentren so aufeinander abgestimmt sind, daß sie gleichzeitig ihre Antriebe aussenden. Das ist aber ganz unwahrscheinlich. Es ist demgemäß nicht weiter überraschend, daß HENDRICKX keine solchen Zentren im Herzen von *Anodonta* fand.

DE BOER (1) scheint — bisher als Einziger — ein Automatiezentrum im *hinteren* Pol der Herzkammer von *Anodonta* nachgewiesen zu haben, und zwar mit Hilfe des Verfahrens der örtlich ungleichen Temperierung des Herzens. In seinen Versuchen wurde die Tätigkeit zweier Anteile der *Muschel*herzkammer verzeichnet, und zwar die des vorderen und hinteren Pols. DE BOER (1) hat nun beobachtet, daß jede örtlich eng umgrenzte Erwärmung des *hinteren* Pols der Kammer zu einer Frequenzerhöhung der gesamten Herzkammer Anlaß gibt, während dies bei örtlich streng umgrenzter Erwärmung des vorderen Pols nicht der Fall ist. Er bringt von diesem Geschehen eine Kurve, aus der man bei unbefangener Betrachtung allerdings nur das eine entnehmen kann, daß jeweils das erwärmte Herzende durch diesen Eingriff zu einer gehäuften, aber unregelmäßigen Tätigkeit veranlaßt wird. Davon, daß diese gehäufte Tätigkeit auf das andere Herzende übertragen wird, ist in den Kurvenzügen nicht das geringste zu sehen. Es besteht also vorerst auf Grund der bisherigen Versuche *keine Berechtigung*, die Anwesenheit von Automatiezentren im Herzen der *Muscheln* im allgemeinen und von *Anodonta* oder *Unio pictorum* im besonderen anzunehmen.

Bei Gelegenheit dieser Versuche hat DE BOER (1) auch den Vorgang der Erregungsausbreitung in der Muschelherzkammer verfolgt. Auf Grund seiner Versuche breitet sich die Erregung in der Kammer vom hinteren zum vorderen Pol aus[1]. Sie erfolgt nach seinen Messungen mit einer Geschwindigkeit von 1,3 cm je Sekunde. Man muß sich indessen vor einer Verallgemeinerung dieser Befunde hüten und darf daraus nicht etwa den Schluß ziehen, daß auch unter normalen Bedingungen die Erregungsleitung in der Herzkammer vom hinteren zum vorderen Pol vor sich geht. Wenn die Herzkammer in den Versuchen von DE BOER (1) regelmäßig schlug, so war dies in erster Linie darauf zurückzuführen, daß die Herzenden mit Registrierhebeln versehen waren. Wenn aber die Tätigkeit des einen Herzendes dem anderen voranging, so braucht dies nicht als ein Ausdruck dafür angesehen zu werden, daß die Erregungsleitung normalerweise und unter allen Umständen vom hinteren zum vorderen Pol in der Herzkammer erfolgt. Jede Ungleichheit in der Belastung der beiden Herzenden kann für diese Art von Erregungsleitung verantwortlich gemacht werden, denn es wird stets dasjenige Stück Herz rascher arbeiten, das stärker gedehnt ist. Dafür spricht auch die Erscheinung, die DE BOER eigens erwähnt, daß sich die Erregungswelle zeitweise auch in der umgekehrten Richtung fortpflanzt. Es wurde infolgedessen von ihm die Erregungsleitung im *Muschelherzen* nur unter ganz bestimmten Bedingungen untersucht, die eine Verallgemeinerung der Ergebnisse nicht gestatten.

So hat schon TEN CATE (3) darauf hingewiesen, daß die Erregungsleitung normalerweise gar nicht vom hinteren nach dem vorderen Pol der Herzkammer vor sich geht, sondern gerade umgekehrt vom vorderen nach dem hinteren Pol, was auch schon WILLEM und MINNE sowie KOCH gesehen hatten. TEN CATE bringt diese Erscheinung damit zusammen, daß das Herz nicht nur der Motor für das Blut ist, sondern auch der Motor für die Beförderung des Darminhaltes sein soll. Nur dann, wenn die Erregungsleitung in der Kammer vom vorderen zum hinteren Pol vor sich geht, kann aber der Nahrungsmittelbrei richtig befördert werden, und zwar in der Richtung gegen die Analöffnung zu.

[1] Ähnliches will auch DIEDERICHS beim Herzen von *Mytilus* gesehen haben.

Wenn eine Erregungsausbreitung in der Herzkammer von *Muscheln* unter normalen Bedingungen tatsächlich statthat, so kann man nur annehmen, daß sie jeweils von der *Mitte* der Herzkammer nach den Enden vor sich geht. Denn es werden stets diejenigen Teile der Herzkammer zuerst in Tätigkeit kommen, welche als erste eine Dehnung erfahren. Das sind auf Grund der anatomischen Anordnung der Vorhöfe die mittleren Anteile der Kammer. Für die Beförderung von Blut aus der Kammer in die angeschlossenen großen arteriellen Gefäße ist es zweifellos auch von größerem Vorteil, wenn sich die mittleren Anteile der Kammer als erste zusammenziehen und so das Blut nach den zugespitzten Enden der Kammer treiben, also denjenigen Anteilen, an denen die großen arteriellen Gefäße, die *Aorta anterior* bzw. *posterior* ansetzen. Daß unter experimentellen Bedingungen die Erregungsausbreitung der Kammer auch in einer anderen Weise vor sich gehen kann, wird durch diese Vorstellungen nicht ausgeschlossen.

Sowohl beim automatischen Arbeiten des ganzen Herzens oder einzelner Herzanteile als auch beim koordinierten Zusammenarbeiten der einzelnen Herzabteilungen spielen nach den bisherigen Erfahrungen Dehnungszustände eine sehr wichtige Rolle. Es ist also — worauf ich [v. SKRAMLIK (2)] als erster auf Grund von Versuchen an *Mytilus edulis* L. und *Ostrea edulis* L. hingewiesen habe — der Einfluß von Dehnungen, durch den die Vorhöfe zur Tätigkeit gebracht werden, und zwar infolge des Zustroms von Blut aus den abführenden Kiemengefäßen rechts bzw. links. Ziehen sich aber erst die Vorhöfe zusammen, so folgt ihnen die Kammer in der Tätigkeit nach, da sie durch das einströmende Blut und den Zug der Vorhofsfasern gedehnt wird. Dieselben Vorstellungen teilen HENDRICKX sowie DUBUISSON (2—5). Wenn gelegentlich andere Vorstellungen entwickelt wurden [vgl. JULLIEN und MORIN (7) sowie BERTHE und PETITFRÈRE (2)], so hat dies nicht sehr viel zu besagen. Denn auch von diesen Autoren wird unzweideutig zugegeben, daß diese Herzen, wenn sie überhaupt arbeiten, arhythmisch tätig sind und daß von einer koordinierten Tätigkeit der einzelnen Herzabteilungen nicht die Rede sein kann.

Von Wichtigkeit ist die Frage nach der *Frequenz*, in der das *Muschelherz* arbeitet. Die Angaben der Forscher gehen auf diesem Gebiete zum Teil außerordentlich stark auseinander. Selbst bei der gleichen Tierart — *Anodonta* — und, soweit zu beurteilen ist, unter gleichen äußeren Bedingungen, wurden schwankende Werte gefunden, offenbar im Zusammenhang damit, in welcher Weise die Freilegung des Herzens erfolgte und wie sich die Tiere von diesem Eingriff erholten. Aus Tabelle 5 geht dies mit aller Deutlichkeit hervor. Die höchsten Werte, die bisher festgestellt wurden, stammen von BAKER. Für verschiedene *Anodontenarten* wurden Frequenzwerte gefunden, die sich zwischen 16 und 29 Schlägen je Minute bewegten. Diese Werte sind allerdings als erstaunlich hoch aufzufassen, wenn man ihnen diejenigen gegenüberstellt, die von WILLEM und MINNE, KOCH sowie TEN CATE (1) für *Anodonta* gefunden wurden. Diese niedrigen Frequenzwerte (zwischen 2 und 6 je Minute) erinnern nahezu an die Zahlen, die von mir (13—15) für die Tätigkeit der Gefäße

von *Amphioxus lanceolatus* Y. festgestellt worden sind und die sich um *eine* Tätigkeit je Minute bewegen.

Tabelle 5. Mittlere Frequenz (f_m) beim Herzen verschiedener Muschelarten bei Zimmertemperatur.

Tierart	f_m	Beobachter
Anomia simplex D'ORBIGNY . . .	52	NAVEZ
Mytilus edulis L.	10—15	CARLSON (4)
Mytilus edulis L.	15—25	v. SKRAMLIK (2)
Pecten jacobaeus L.	50	DOGIEL
Pecten jacobaeus L.	22	A. J. CLARK
Dreyssensia polymorpha (0,1 bis 0,2 cm lang)	54—60	LUDWIG (1)
Dreyssensia polymorpha (2,0 cm lang)	30—35	LUDWIG (1)
Pisidium PFR.	60—75	LUDWIG (1)
Cyclas cornea L. (Wachzustand) .	40—50	GARTKIEWICZ (2)
Anodonta cygnea	12—15	YUNG (1)
Anodonta cygnea	26—29	BAKER
Anodonta cygnea	4— 6	WILLEM und MINNE
Anodonta cygnea	1,6—3,5	KOCH
Anodonta cygnea	3— 6	TEN CATE (1)
Ostrea edulis L.	25—30	v. SKRAMLIK (2)
Cardium echinatum L.	15—17	CARLSON (4)
Mya arenaria L.	14	YUNG (1)
Mya arenaria L.	5—10	CARLSON (4)

Nach den sorgfältigen Messungen von KOCH, die sich zumeist über längere Zeit erstreckten, schwankt die Schlagfrequenz des Herzens von *Anodonta* auch bei dem gleichen Tier sehr stark. Worauf diese Schwankungen zurückzuführen sind, ließ sich nicht ermitteln. Sie sind aber in Einklang zu bringen mit den Beobachtungen von NAVEZ am Herzen von *Anomia*. Die Tätigkeit dieses Herzens soll in der Regel außerordentlich gleichmäßig vor sich gehen. Nicht selten kommt es aber vor, daß sich bei dem gleichen Tier in die geregelte Tätigkeit plötzlich Pausen einschieben, deren Länge das 1—25fache der Dauer einer normalen Herzrevolution beträgt. Das Herz stellt in diesen Fällen seine Tätigkeit in *Systole* ein und nimmt sie am Ende der Pause natürlich dadurch auf, daß es zuerst in Diastole übergeht. NAVEZ hat darüber sehr genaue Untersuchungen angestellt.

Von besonderem Interesse ist die Feststellung von KOCH, daß das Herz von *Anodonta* bei *geschlossenen* Schalen viel *langsamer* schlägt als bei geöffneten. Der Unterschied ist recht beträchtlich. Im allgemeinen arbeitet das Herz bei geöffneten Schalen 4—5mal so häufig als bei geschlossenen. Diese Befunde wurden später durch WOORTMANN am Herzen von *Mytilus edulis* bestätigt. Das Herz dieser Tiere arbeitet bei geschlossenen Schalen etwa 50, bei geöffneten etwa 90mal je Minute. Dabei ist allerdings zu berücksichtigen, daß die Temperatur des Wassers, in dem

das Tier gehalten wurde, beinahe + 30° C betrug. Nach WOORTMANN kommt diese eigenartige Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz auf *reflektorischem Wege* zustande. Sowie die Schalen geschlossen sind, soll nach ihm die Wirkung der Außenreize auf den Tierkörper, die zur Erhöhung der Herzschlagfrequenz Anlaß geben, allmählich zum Abklingen kommen.

Interessant ist die Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz von der Betätigung des Fußes. WILLEM und MINNE haben an jungen durchsichtigen Exemplaren von *Cyclas cornea* unter dem Mikroskop gesehen, daß das Herz der Tiere bei + 14° C etwa 26mal je Minute schlägt, *während* der Fuß ausgestreckt wird. Diese Herzschlagfrequenz beginnt fortlaufend abzusinken, sowie der Fuß maximal ausgestreckt ist. Sie fällt auf etwa 8 je Minute herab, nachdem die Tiere den Fuß in die Schale zurückgezogen haben. Auf die Bedeutung dieser Feststellung soll noch die Sprache gebracht werden, und zwar bei Behandlung der Leistung der KEBERschen *Klappe,* deren Eingreifen für das Vorstrecken des Fußes unbedingt erforderlich ist.

NAVEZ hat bei *Anomia,* MOTLEY (2) bei einer Anzahl von amerikanischen *Süßwassermuscheln* festgestellt, daß die Herzfrequenz von dem Alter der Tiere abhängt. Bei jüngeren Tieren derselben Art ist sie höher als bei älteren. Das geht mit aller Deutlichkeit aus den Zahlenwerten der Tabelle 6 hervor.

Tabelle 6. Abhängigkeit der mittleren Herzfrequenz (f_m) vom Alter der Tiere in Tagen (A) bei *Anomia simplex* d'ORBIGNY nach NAVEZ.

A	f_m	A	f_m
8	66,1	40	40,2
13	57,2	54	40,6
23	45,6	71	40,0
33	43,2		

Nach MOTLEY (2) ist die Herzfrequenz auch von der *Größe* der Tiere abhängig, und zwar ist sie bei Angehörigen kleinerer Arten höher als bei Angehörigen größerer. Es handelt sich hier um jene Abhängigkeit der Herzschläge von dem Alter und der Größe der Tiere, die bei den Wirbeltieren so sehr ausgeprägt ist. Zu ähnlichen Ergebnissen kam auch LUDWIG (1, 2) bei Untersuchung einer Anzahl von *Eulamellibranchiern* (*Dreyssensia polymorpha* und *Pisidium* PFR.). Freilich kann von einer richtigen Proportionalität zwischen Körpergröße und Herzfrequenz nicht geredet werden. Wenn ein Tier etwa das 100000fache eines anderen wiegt, so weist es eine Herzfrequenz auf, die nur die Hälfte des ersten beträgt (s. dazu auch die Zahlenwerte in Tabelle 5). Im Winterschlaf geht die Tätigkeit des *Muschelherzens* anders vor sich als im Wachzustand der Tiere. Nach den Beobachtungen von GARTKIEWICZ (2) beträgt die Herzschlagfrequenz im Winterschlaf 1,5, im Wachzustande 40—50 Schläge je Minute, und zwar bei der gleichen Wassertemperatur von + 20° C.

Bei zahlreichen *Muscheln* wurde die Beobachtung des sog. *„Kiemenschlages"* gemacht. Sie besteht darin, daß die äußeren und inneren Kiemen sich als Ganzes einander nähern und voneinander wieder

entfernen, ein Geschehen, das sich rhythmisch abspielt (vgl. KEBER und WOORTMANN). Diese Tatsache hat die Aufmerksamkeit auf die Frage gelenkt, ob eine Beziehung zwischen der Herztätigkeit und dem Kiemenschlag — als einem Ausdruck der Atemtätigkeit — besteht. Nach gelegentlichen Beobachtungen von WOORTMANN scheint dies der Fall zu sein. In einem Versuche betrug die Herzschlagfrequenz 42, die Frequenz des Kiemenschlages etwa 45 bei einer Temperatur von 21° C. Durch Steigerung der Temperatur erfährt nicht nur die Herzschlagfrequenz eine Erhöhung, sondern auch die Frequenz des Kiemenschlages. Wieweit diese beiden Vorgänge richtig miteinander gekoppelt sind, bedarf allerdings erst einer genauen Untersuchung.

Die Herztätigkeit besteht beim *Muschelherzen* wie bei den Herzen der *Wirbeltiere* aus drei Anteilen, Systole, Diastole und Ruhepause. Während nun beim *Wirbeltierherzen* diese drei Phasen der Herztätigkeit ungefähr die gleiche Zeit beanspruchen, scheinen die Dinge bei den *Muscheln* etwas anders zu liegen. Allgemein fällt auf, daß die Zusammenziehung rascher erfolgt als die Erschlaffung. Ganz besonders ausgeprägt ist dieser Unterschied nach den Angaben von NAVEZ bei der *Sattelmuschel*. Die Dauer der Systole verhält sich zu der Dauer der Diastole hier wie ungefähr 1 : 2. Die Erschlaffung geht also außerordentlich langsam vor sich.

Wie bei allen anderen Tierarten hat man auch bei dem *Muschelherzen* eine Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz von der *Temperatur* festgestellt, und zwar in dem Sinne, daß mit steigender Temperatur die Herzfrequenz in die Höhe geht, während die Amplitude der Zuckung abnimmt, wenn auch nur sehr allmählich. Dabei soll nach den Angaben von KOCH der Temperaturkoeffizient für das Herz von *Anodonta* im Bereiche von 0 bis +30° C fortlaufend geringer werden. Am wenigsten ausgeprägt sind diese Schwankungen in dem Temperaturbereich von + 8 bis + 24° C. YUNG (1) hat ermittelt, daß das Herz von *Anodonta* bei einer Temperatur von + 20° C etwa 15mal, bei + 30° etwa 35mal und bei + 40° etwa 48mal schlägt. Daraus würde sich in dem Temperaturbereich zwischen + 20 und + 30° ein Q_{10} von 2,3, in dem Temperaturbereich zwischen 30 und 40° ein solcher von etwa 1,4 ergeben. Es dürften also die Annahmen von KOCH schon richtig sein, daß der Q_{10} mit steigender Temperatur abnimmt.

Die Abhängigkeit der Herztätigkeit von der Temperatur kann man auch nach demjenigen Gesetz bestimmen, das von ARRHENIUS aufgestellt wurde. Es wird durch die Gleichung

$$\ln \frac{K_1}{K_0} = \frac{\mu}{R}\left[\frac{1}{T_0} - \frac{1}{T_1}\right]$$

ausgedrückt. Darin bedeuten K_0 und K_1 die Reaktionszeiten für die absoluten Temperaturen T_0 bzw. T_1, R die Gaskonstante und μ eine Konstante, die für jede einzelne chemische Reaktion charakteristisch ist[1]. NAVEZ hat

[1] Die Konstante μ wird in letzter Zeit vorzugsweise von amerikanischen Autoren benutzt, um über die Temperaturabhängigkeit von biologischen Reaktionen Nachricht zu erhalten. Sie hat die Dimension von *cal*. Auf diese Weise wird die *Aktivierungswärme* bei dem betreffenden Vorgang

nun für *Anomia* dieses μ bei einer Temperatur von $+22°$ C zu 16300 bestimmt. Diese Größe erwies sich von dem Alter der Tiere völlig unabhängig. Allerdings erwähnt er, daß das μ auch bei dem gleichen Tier sehr stark schwanken kann, so daß sich als Grenzwerte für μ bei über 80 Bestimmungen an Tieren verschiedenen Alters und bei verschiedener Temperatur Werte von 7700—22800 ergaben. Auf Grund der Beobachtungen von KOCH haben CROZIER und STIER für das Herz von *Anodonta* ein μ von 11200 berechnet.

Das Herz der *Muscheln* schlägt in einem Temperaturbereich von etwa 0 bis $+42°$ C. Das haben YUNG (1), WILLEM und MINNE sowie KOCH für *Anodonta*, PIÉRI für *Tapes decussata* ermittelt. Nach MOTLEY (2) arbeiten die Herzen von *amerikanischen Süßwassermuscheln* in einem Temperaturbereich zwischen $+4$ und $+40°$ C. Unter- bzw. überhalb der genannten Grenzwerte stellen sie ihre Tätigkeit ein. Am besten und kräftigsten geht die Herztätigkeit bei etwa $+30°$ C vor sich, einem Temperaturwert, der auffällig hoch liegt. KOCH hebt ausdrücklich hervor, daß das Herz der *Teichmuschel* auch noch bei Halten des Tieres in Wasser von 0° C vollkommen regelmäßig arbeitet, allerdings in sehr langsamer Schlagfolge. Das Intervall zwischen zwei Schlägen betrug bei dieser Temperatur 137 sec, woraus sich ein Frequenzwert von etwa 0,45 ergeben würde.

TAKATSUKI (1) hat die Tätigkeit eines Vorhofs und der Kammer des Herzens von *Ostrea circumpicta* bzw. *gigas* gesondert für sich verzeichnet und den Einfluß verschiedener Temperaturen auf die Herztätigkeit genau verfolgt. Der *Vorhof* arbeitete in einem Temperaturbereich zwischen $+3{,}3$ und $+43{,}5°$ C. Die Wärmestarre trat erst bei $+47{,}4°$ C auf. Die *Kammer* arbeitete in einem Temperaturbereich zwischen $+6{,}3$ und $+38{,}5°$ C. Die Wärmestarre setzte bei der Kammer bei etwa $+44{,}4°$ C ein. Das Herz arbeitete bei einer Temperatur von $+15°$ C am kräftigsten. Der Vorhof war in der größten Frequenz bei einer Temperatur von $+37°$C, die Kammer bei $+35°$ C tätig.

Nach GARTKIEWICZ (3) kann das Herz von *Anodonta* in den Zustand einer Wärmestarre auf *zweierlei* Weise übergehen. Durch Erwärmung kommt es *in vielen Fällen* zu einer Beschleunigung der Herzschlagfrequenz, bei der die Zusammenziehungen an Umfang immer mehr abnehmen. Bei $+35°$ C gehen diese Herzen in den Zustand des Wärmestillstands über. Erwärmt man dann noch weiter, so beginnt das Herz bei einer Temperatur von zwischen $+43$ bis $+47°$ C von neuem zu schlagen, ein

gemessen, jene Energiegröße, die erforderlich ist, an und für sich reaktionsfähige Moleküle zum Umsatz zu bringen. Die Aktivierungswärme kommt nur bei *Kreisprozessen* in Frage. Man muß sie von *Wärmetönung* sehr wohl unterscheiden, also jener Größe, die beim Umsatz der Moleküle auftritt. μ wird am besten nicht zahlenmäßig in einer Tabelle, sondern kurvenmäßig in einem Diagramm zur Darstellung gebracht, in dem man die Abhängigkeit des Logarithmus der mittleren Frequenz von dem reziproken Werte der absoluten Temperatur aufstellt. Wegen Einzelheiten verweise ich auf die Arbeit meines Schülers H. WOLF (2).

Geschehen, das von GARTKIEWICZ als paradoxe Pulsation bezeichnet wurde. Erwärmt man über $+47°$ C, so geht das Herz in Wärmestarre über, die sich natürlich nicht rückgängig machen läßt. *In anderen Fällen* bewirkt die Erwärmung neben der üblichen Beschleunigung der Herzfrequenz auch noch eine *Verstärkung* der Zusammenziehung. Das Herz geht dann allmählich in Wärmestillstand über, nimmt aber bei weiterer Erwärmung seine Tätigkeit nicht wieder auf. GARTKIEWICZ (3) nimmt an, daß das erneute Arbeiten des Herzens bei der vorhin erwähnten hohen Temperatur auf eine Reizwirkung zurückzuführen ist, durch die der „ermüdete" Herzmuskel wieder zur Tätigkeit veranlaßt wird.

In bezug auf die *Ernährung* scheint das Herz der Muscheln sehr wenig anspruchsvoll zu sein. Das geht schon aus der einfachen Tatsache hervor, daß die Herzen dieser Tiere in Fluß- bzw. Seewasser arbeiten, je nachdem, ob es sich um Fluß- oder aber um Meeresmuscheln handelt. Wie anspruchslos das Herz der *Süßwassermuschel* ist, geht aus der Beobachtung von KOCH hervor, daß es auch im destillierten Wasser zu arbeiten vermag, und zwar recht beträchtlich lange Zeit, bis zu 5 Stunden. Es wäre indessen verfehlt, daraus den Schluß zu ziehen, daß das schon die geeignete Nährlösung für das Herz ist. Aus der Tatsache, daß das Herz der *Süßwassermuschel* auch im destillierten Wasser zu schlagen vermag, könnte man mit der gleichen Berechtigung den Schluß ziehen, daß es sich bei dem destillierten Wasser um ein Reizmittel handelt, durch das die automatische Tätigkeit des Muschelherzens angeregt wird.

Genauere Untersuchungen über die Abhängigkeit der Tätigkeit des freigelegten Herzens von *Anodonta* von der Ernährungsflüssigkeit hat KOCH angestellt. Bringt man das Herz aus Süßwasser in eine etwa 0,018 m NaCl-Lösung, so steigt seine Schlagfrequenz sehr stark an. Das Herz arbeitet dabei sehr kräftig. Man kann die Konzentration des NaCl bis auf etwa das 10fache des vorhin erwähnten Wertes steigern, ohne daß sich die Frequenz des Herzens wesentlich ändert. Es macht sich einzig und allein eine Abnahme der Amplitude seiner Zusammenziehung bemerkbar. Läßt man aber eine 0,18 m Kochsalzlösung längere Zeit — etwa 40 Min. — auf das Herz einwirken, so stellt es seine Tätigkeit in *Diastole* ein. Zur Unterhaltung der Arbeitsweise des *Muschelherzens* scheinen *Kalium* und *Calcium* unentbehrlich zu sein. Bei der Verwendung von Kalium muß man allerdings sehr vorsichtig sein, weil dieses Ion schon in sehr geringer Konzentration leicht einen Stillstand des Herzens in Systole herbeiführt. Ähnlich wie *Kalium* wirkt auch *Calcium*. Freilich macht sich dessen schädigende Wirkung erst in einer Konzentration bemerkbar, die etwa das 10fache derjenigen beträgt, bei der sich das Kalium schon giftig erweist. Ähnlich wie *Calcium* soll auch *Magnesium* wirken.

KOCH hat ferner gefunden, daß RINGER-Lösung vom *Muschelherzen* sehr schlecht vertragen wird. Das gleiche hat auch TEN CATE (2) gesehen, der darauf aufmerksam macht, daß man ein *Anodontaherz* längere Zeit hindurch gut arbeiten sieht, wenn man es in eine Nährlösung tut, die einer mit destilliertem Wasser im Verhältnis 1 : 1 verdünnten RINGER-Lösung entspricht. Über das Verhalten des *Muschelherzens* gegenüber richtigen Nahrungsstoffen, z. B. Kohlenhydraten, bestehen bisher keine Angaben. Mit der Feststellung von KOCH, daß das Herz von *Anodonta* in einer 0,4 m

Rohrzuckerlösung seine Tätigkeit einstellt, kann man nicht viel anfangen. Auffällig ist es, daß das *Anodontaherz* gegenüber einem Sauerstoffmangel in der Nährlösung außerordentlich unempfindlich ist. KOCH hebt hervor, daß *Anodonta* in sauerstofffreiem Wasser etwa 7 Tage leben kann, woraus zwangsläufig der Schluß gezogen werden muß, daß auch das Herz seine Tätigkeit ebenso lang aufrecht erhält. Auch für das freigelegte Herz scheint es gleichgültig zu sein, ob die umspülende Flüssigkeit Sauerstoff enthält oder aber nicht.

Diese Erfahrungen fanden ihre Bestätigung durch GARTKIEWICZ (1), der gefunden hat, daß das O_2-Bedürfnis der *Teichmuschel* außerordentlich gering ist, besonders gering im *Schlafzustande*. So kann man verstehen, daß auch das Herz zur Unterhaltung seiner Tätigkeit mit ganz kleinen Mengen von Sauerstoff auskommen kann. Treibt man aber sehr viel Sauerstoff durch die Nährlösung, so wird dadurch die Frequenz des Herzens ganz erheblich *gesteigert*, auf etwa das Doppelte, ja sogar noch mehr. Nun darf man allerdings nicht vergessen, daß die Herzen der *Anodonten* in den Versuchen von KOCH und GARTKIEWICZ (2) außerordentlich langsam arbeiteten.

MOTLEY (2) hat genauer untersucht, unter welchen Ernährungsbedingungen das freigelegte Herz einiger amerikanischer *Süßwassermuscheln* arbeitet. Bei Bespülung des Herzens von *außen* erwies sich eine Lösung als vorteilhaft, die NaCl in einer 0,021 m, KCl in einer 0,002 m und $CaCl_2$ in einer 0,0011 m Konzentration enthält und deren p_H 7,8 ist. MOTLEY bezeichnete diese Lösung als *Muschel*-RINGER-*Lösung*. Von den drei in ihr enthaltenen Salzen ist das NaCl das unschädlichste. Das Herz arbeitet rhythmisch auch in einer Lösung von NaCl, deren Gehalt weitgehend verändert werden kann, zwischen 0,034 m und 0,342 m. Es beginnt allerdings nach Ablauf von einigen Stunden unregelmäßig zu schlagen. *Kalium* wirkt sich erst in verhältnismäßig großen Mengen schädlich aus. Bei einer Konzentration des *Kaliums* von 0,021 m bleibt das Herz in Diastole stillstehen. *Calcium* wirkt als ein Antagonist des Kaliums. Erhöht man den Calciumgehalt der Lösung, so ändert sich die Herztätigkeit insofern, als es zu einer Verkleinerung der Amplitude der Zusammenziehung kommt. Eine Änderung der Frequenz ist erst allmählich zu verzeichnen. Das Herz bleibt aber zuletzt in *Diastole* stillstehen. Steigert man die Konzentration der drei Salze NaCl, KCl und $CaCl_2$ in der Nährlösung *allmählich*, so wird dies vom Herzen ohne besondere Einbuße seiner Leistungsfähigkeit vertragen. Das ist natürlich nicht der Fall, wenn man die Salze von vornherein in derselben hohen Konzentration von *außen* auf das Herz einwirken läßt. Gegenüber einer Änderung des p_H der umspülenden Lösung erwiesen sich die Herzen verhältnismäßig unempfindlich. Der p_H kann zwischen 6,15 und 9,0 schwanken, ohne daß das Herz dadurch geschädigt wird. Ist der p_H aber kleiner bzw. größer als diesen Grenzwerten entspricht, so bleibt das Herz in Systole stillstehen[1].

[1] Mit größter Vorsicht sind die Angaben von DUBUISSON (1) über die Wirkungen von *Säuren* und *sauren Alkalisalzen* auf den Herzmuskel von *Anodonta cygnea* aufzunehmen. Bei Anwendung einer 0,1 n-HCl-Lösung soll es zu einer Verstärkung der Zusammenziehung des Herzens kommen. $NaHCO_3$ bewirkt in *10%iger* (!!) Lösung nach kurzer Zeit eine Verminderung der Kraft der Zusammenziehung und einen Stillstand des Herzens in Diastole. Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß sich $NaHCO_3$ erst bei $+30°$ C zu 9,96% löst!

MOTLEY hat das Herz der amerikanischen *Süßwassermuschel* auch von *innen* durchspült, und zwar mittels einer feinen Kanüle, die in die Kammer eingestochen war und durch die je Minute 2—3 Tropfen hindurchflossen. Eine *Muschel*-RINGER-*Lösung* von derjenigen Zusammensetzung, die sich für die Bespülung des Herzens von außen ohne weiteres eignet, kann jetzt nicht benutzt werden. Als zweckmäßigste Lösung für die Durchspülung des Herzens erwies sich eine solche, die NaCl in einer 0,021 m, KCl in einer 0,0004 m und $CaCl_2$ in einer 0,00054 m Konzentration enthielt und deren p_H zwischen 7,5 und 7,8 schwankte. Diese Lösung kann in ihrer Zusammensetzung nur wenig verändert werden, ohne daß das Herz geschädigt wird. Das Mengenverhältnis Ca : K muß etwa 2 betragen. Läßt man das Calcium aus der Lösung weg, so stellt das Herz seine Tätigkeit ein.

Das sind die wesentlichen Angaben über die Bedeutung der einzelnen Bestandteile einer Nährlösung für die Herzen von *Süßwassermuscheln*. Es fragt sich nun, welche Beschaffenheit eine Nährlösung haben muß, um sich für das Herz von *Seewassermuscheln* als nützlich zu erweisen.

NAVEZ hat für das Herz von *Anomia* eine Nährlösung als geeignet gefunden, die für NaCl 0,394 m, für KCl 0,016 m, für $CaCl_2$ 0,008 m und für $MgCl_2$ 0,078 m war. Läßt man das Kalium aus der Nährlösung weg, so stellt das Herz seine Tätigkeit in Systole ein. Ohne Calcium vermag das Herz auf die Dauer nicht zu arbeiten. Magnesium ist ebenso unentbehrlich wie Calcium. Läßt man das Magnesium aus der Nährlösung weg, so stellt das Herz seine Tätigkeit in *Systole* ein. Es kann dann nicht mehr erschlaffen, wie auch DIEDERICHS bei *Mytilus* gesehen hat. Ein Zusatz von Traubenzucker zu dieser Nährlösung in einer Konzentration von etwa 0,01 m hat sich für die Herztätigkeit als zweckmäßig herausgestellt.

JULLIEN und MORIN (3) haben eine ganze Anzahl von Versuchen darüber angestellt, wieweit die einzelnen Bestandteile des Seewassers für die Unterhaltung der Tätigkeit der *Austernherzkammer* unentbehrlich sind. Als zweckmäßig erwies sich eine Lösung, die gleichzeitig 0,482 m für NaCl, 0,005 m für KCl, 0,005 m für $CaCl_2$ und 0,007 m für $MgCl_2$ ist. In einer solchen Lösung kann man allerdings mannigfache Umstellungen in der Konzentration der einzelnen Ionen vornehmen. WALZL (1) hat beim *Austernherzen* recht gute Erfahrungen mit der sog. VAN'T HOFFschen Lösung gemacht, die gleichzeitig 0,36 m für NaCl, 0,008 m für KCl, 0,011 m für $CaCl_2$, 0,028 m für $MgCl_2$ und 0,014 m für $MgSO_4$ ist. Man kann nach seinen Erfahrungen die Zusammensetzung dieser Lösung quantitativ weitgehend ändern, ohne daß sich Störungen in der Herztätigkeit bemerkbar machen. Freilich muß dafür Sorge getragen sein, daß der *osmotische Druck* der Nährlösung gleich bleibt. Im Bedarfsfalle setzt man der Nährlösung in entsprechenden Mengen Traubenzucker zu.

JULLIEN (1, 2, 7, 9) hat in Fortsetzung der Untersuchungen, die er zum Teil mit BERRIER, zum Teil mit MORIN (3, 4) angestellt hatte, bei der *Auster* die Änderungen in der Tätigkeitsweise der isolierten Herzkammer genauer verfolgt, die durch eine wechselnde Zusammensetzung der Nährlösung bedingt sind. Diese war stets mit dem Meereswasser isotonisch, aber es wurden nun bestimmte Ionen aus ihr fern gehalten. Na- und K-Ionen wirken sich ähnlich aus. Freilich wird durch das Na-Ion der Einfluß des K-Ions auf das Zustandekommen einer Systole sehr stark gebremst. Hat man mit Hilfe eines Überschusses von Na in der Nährlösung eine Arhythmie des Herzens herbeigeführt, so kann diese durch Kalium in entsprechender Konzentration beseitigt werden. Das K-Ion steigert die Befähigung des Herzens zum Aussenden von *automatischen Antrieben* und erhöht den *Tonus* des Herzens während der Diastole. Durch Calcium erfährt die automatische Tätigkeit des

Herzens eine Beeinträchtigung. Das Ca- und das Mg-Ion sind beide unentbehrlich. Eine Lösung, die nur ein einziges Erdalkaliion enthält, also entweder Ca oder Mg, ist nicht imstande, den Herzschlag längere Zeit zu unterhalten[1]. Die Ca- und Mg-Ionen führen leicht eine Herabsetzung der *Frequenz* des Herzens sowie seines *Tonus* herbei (vgl. auch DIEDERICHS). Unter diesen Umständen kommt es zu einer Steigerung der Amplitude der Zusammenziehung. Bei einem Überschuß von Ca-Ionen in der Nährlösung bilden sich leicht Arhythmien aus, die sich indessen durch entsprechende Mengen von Mg-Ionen leicht beseitigen lassen. Die Menge der beiden Erdalkaliionen kann man in der Durchspülungsflüssigkeit weitgehend verändern, ohne daß dadurch irgendwelche Störungen der Herztätigkeit herbeigeführt werden.

Ein Überschuß der *Alkali-* über die *Erdalkaliionen* bewirkt eine Erhöhung der Frequenz und des Tonus des Herzens bei gleichzeitiger Abnahme der Amplitude der Zusammenziehung. Zuletzt bleibt das Herz in Systole stillstehen [vgl. auch WALZL (1)]. Ein Überschuß der *Erdalkali-* über die *Alkaliionen* führt eine Verlangsamung der Herztätigkeit, eine Herabsetzung des Tonus sowie eine Erhöhung der Amplitude der Zuckung herbei. Nach einiger Zeit machen sich Erscheinungen von Block zwischen Vorhöfen und Kammer bemerkbar und das Herz stellt seine Tätigkeit in Diastole ein. Aus diesen Ausführungen geht hervor, daß zwischen den *Alkali-* und *Erdalkaliionen* beim *Austernherzen* ein strenger Antagonismus besteht[2].

In langwierigen Versuchen hat es sich gezeigt, daß eine Lösung, in der sich $Na : K = 50$, $Mg : Ca = 5$ und endlich $\frac{Na + K}{Ca + Mg} = 7$ verhalten, am besten allen Anforderungen entspricht. In einer solchen Lösung arbeitet das Austernherz bis zu 7 Tagen normal; freilich muß man die Ernährungsflüssigkeit täglich wechseln und auf diese Weise für eine Entfernung der Stoffwechselendprodukte Sorge tragen.

Auch für die Tätigkeitsweise der *Seewassermuscheln* ist die Gegenwart von Sauerstoff, wenigstens auf die Dauer, unentbehrlich. So hat NAVEZ am *Anomiaherzen* festgestellt, daß das Herz bei Fehlen von Sauerstoff in der Nährlösung nach einigen Stunden seine Tätigkeit einstellt. Bei reichlichen Mengen von Sauerstoff arbeitet es dagegen sehr rasch. Diese Versuchsergebnisse stehen in völliger Übereinstimmung zu den Erfahrungen von KOCH am Herzen von *Anodonta cygnea*.

Es ist wiederholt davon die Rede gewesen, welchen p_H die Lösungen haben müssen, die man mit Vorteil für die Herzen von *Muscheln* verwenden will. Sie schwanken zwischen 7,5 und 7,8. MINES hat nun beim Herzen von *Pecten* die Grenzwerte für den p_H bestimmt. Als geeignete Größe findet er einen p_H von 7,0. Betrug der p_H 8,0, so stellte das Herz seine Tätigkeit in Systole, betrug er 6,0, in Diastole ein.

Eine eigenartige Abhängigkeit scheint zwischen der Tätigkeitsweise des *Austernherzens* und den Befruchtungsvorgängen zu bestehen. HAMADA (1, 2) hat darüber einige merkwürdige Beobachtungen gemacht, und zwar an *Ostrea circumpicta* und *Ostrea rivularis*. Die Eier wurden in der üblichen Weise künstlich befruchtet. Sodann erfolgte auf Grund von eigenen Messungen die Aufstellung einer rechnerischen Größe, nämlich des sog. „*Befruchtungs-*

[1] MINES hat sich beim Herzen von *Pecten* überzeugt, daß das Calcium nicht etwa durch Strontium oder Barium, auch nicht durch Magnesium ersetzt werden kann (vgl. hier auch HOGBEN).

[2] Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß auch HAMADA (2) bei Untersuchungen am *Austernherzen* zu ähnlichen Ergebnissen gekommen ist. Er hat dabei vorzugsweise diejenigen Lösungen benutzt, die von BERGER angegeben wurden.

koeffizienten", der die Beziehung zwischen der Befruchtungsmöglichkeit im künstlichen Medium gegenüber derjenigen ausdrückt, die im natürlichen Seewasser gegeben ist. Bei den Tieren wurde außerdem die Herztätigkeit auf graphischem Wege verfolgt. Das Herz wurde zuerst solange im normalen Seewasser gehalten, bis seine Tätigkeit einigermaßen gleichmäßig vor sich ging. Dann wurde die neue Lösung eingebracht und die Änderung der Frequenz des Herzens sowie der Amplitude der Kontraktion bestimmt. Eine Verdünnung des natürlichen Seewassers, das ein spezifisches Gewicht von etwa 1023 besaß, bis auf ein solches von 1014 änderte *nichts* an der Befruchtungsprozentzahl der *Austern* und auch nichts an der Art der Herztätigkeit. Sinkt aber das spezifische Gewicht des verdünnten Seewassers unter 1014 ab, so läßt die Befruchtungsprozentzahl nach, ebenso die Herztätigkeit, und zwar um so mehr, je mehr das Seewasser verdünnt ist. Im allgemeinen liegen die Dinge so, daß die Amplitude der Herztätigkeit mit der Befruchtungsprozentzahl völlig parallel geht, während sich die Frequenz nicht etwa gleichsinnig ändert. Mit Absinken des Salzgehaltes der verwendeten Nährlösung für die Tiere steigt sie zuerst an und beginnt erst später stark abzusinken, wenn der Salzgehalt der Ernährungsflüssigkeit bereits erheblich nachgelassen hat.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß SAWANO und MITSUGI die Wirkung von Magenextrakten von *Seesternen* auf das *Austernherz* untersucht haben. Ebenso gelangten Extrakte aus verschiedenen Organen der *Auster* selbst zur Anwendung, z. B. aus dem Magen und aus dem *Herzen* der Tiere. Die Erfolge waren, wie man sich denken kann, außerordentlich schwankend.

Verfolgt man den Tätigkeitsablauf einer *Muschelherzkammer* über längere Zeit mittels Registrierung, so ergeben sich eigenartige Erscheinungen, die man in zweierlei Weise gliedern kann. Bei der einen handelt es sich um periodische Schwankungen in der Amplitude der Kontraktion. TEN CATE (2) hat bei *Anodonta* die Beobachtung gemacht, daß die Amplitude treppenförmig ansteigt und nach Erreichen eines Maximums treppenförmig wieder absinkt (s. Abb. 40). Daneben gibt es aber auch noch rhythmische Schwankungen des *Tonus* des *Muschelherzens*, die ebenfalls TEN CATE (2) als erster beobachtet hat (s. Abb. 41). Diese Tonusschwankungen sind in Analogie zu setzen zu denjenigen, die FANO an den Vorhöfen bestimmter *Schildkrötenarten* festgestellt hat und die dann von BOTTAZZI näher untersucht worden sind. Wieweit diese Tonusschwankungen beim Muschelherzen mit einer Änderung des Druckes im Innern der Kammer zu tun haben, oder mit einer Änderung des Zuges des Hebels bei der Registrierung der Tätigkeit, muß vorerst dahingestellt bleiben. An und für sich ist es nicht überraschend, daß Herzmuskelfasern, die außerordentlich leicht auf Zug ansprechen, solche Tonusschwankungen aufweisen. Weiß man ja doch vom Schildkrötenherzen her, daß es gerade die *glatten Muskelfasern* im Innern der Vorhöfe sind, durch deren Eingreifen die rhythmischen Tonusschwankungen dieser Herzanteile hervorgerufen werden.

Der Herzmuskel von *Muscheln* ist natürlich reizbar und wird durch Reize entsprechender Größe in Erregungszustand versetzt. Das leichte Ansprechen der Herzkammer der *Muscheln* auf *mechanische Reize* ist schon CARLSON (4) aufgefallen. Jede anhaltende Berührung der Herzkammer von *Mytilus edulis* L. mit einem stumpfen Finder bewirkt nach

Abb. 40. Tätigkeitsweise des Herzens von *Anodonta* nach TEN CATE. Registrierung von oben nach unten: Mechanogramm, Zeit in 1/1 sec. Man beachte die spontanen Schwankungen in der Amplitude der Zusammenziehungen.

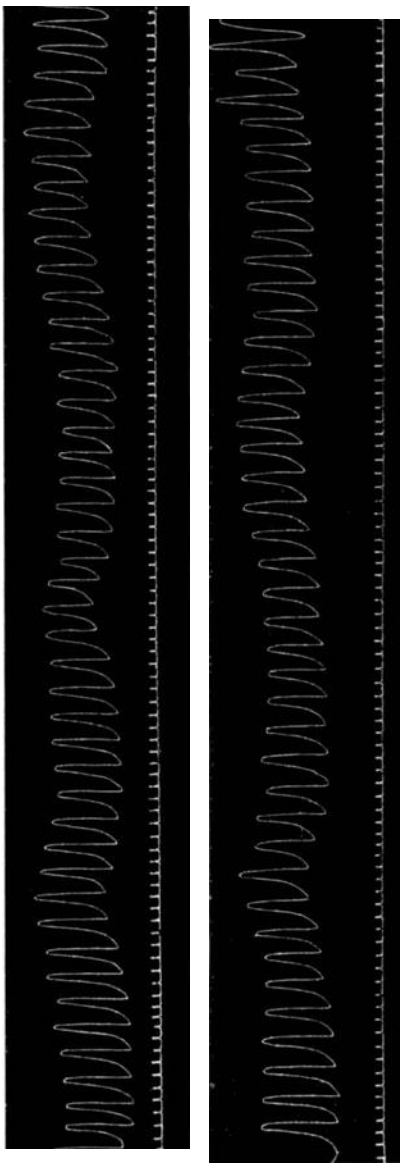


Abb. 41. Verzeichnung der Herztätigkeit von *Anodonta* nach TEN CATE. Registrierung von oben nach unten in beiden Kurvenzügen: Mechanogramm, Zeit in 1/1 sec. Periodische Veränderungen des Tonus der Herzkammer. Die Aufnahmen fanden bei einer Temperatur von 16° C statt.

meinen Erfahrungen eine beträchtliche Erhöhung der Frequenz, oft bis auf das Doppelte. So schlug ein freigelegtes *Mytilusherz* vor dem Eingriff 40mal je Minute. Sowie man den Finder anlegte, steigerte sich die Frequenz des Herzens auf 72 Schläge und blieb solange auf der zuletzt erreichten Höhe, als der Finder dem Herzmuskel anlag. Ich vermochte auf diese Weise auch stillstehende Herzen für eine Zeitlang zum Schlagen zu bringen. Die einzelnen Anteile der Kammer erweisen sich auf mechanische Reizung hin nicht im gleichen Maße empfindlich. Am empfindlichsten war in meinen Versuchen ein Gebiet der Herzkammer in der Umgebung der Abgangsstelle der *Aorta posterior*. Die Vorhöfe des *Mytilusherzens* sprechen nach meinen Erfahrungen nicht so leicht auf mechanische Reize an wie die Kammer.

Die beschriebenen Erscheinungen sind als ein Beweis für die Tatsache anzusehen, daß die Herzmuskelfasern der *Muscheln* auf *Dehnung* mit einer Steigerung ihrer *automatischen Tätigkeit* antworten. Dabei ist bemerkenswert, daß sich die gesteigerte Tätigkeit einiger weniger Muskelfasern auf eine ganze Herzabteilung übertragen kann. An und für sich ist das nicht überraschend, da ja auch im *Muschelherzen* alles mit allem in leitender Verbindung steht. Genau so wie sich die Tätigkeit einer Herzabteilung auf die benachbarte durch Zug zu übertragen vermag, genau so wirkt ein Stück Herzmuskel auf die Nachbarschaft. Daraufhin mit BERTHE und PETITFRÈRE (1) anzunehmen, daß jedes Stück Herz ein „Automatiezentrum" darstellt, ist aber völlig verfehlt. Unter einem Automatiezentrum ist etwas ganz anderes zu verstehen. Wenn die Vorhöfe des *Muschelherzens* sich mechanischen Reizen gegenüber weniger empfindlich erweisen als die Herzkammer, so ist dies offenbar darauf zurückzuführen, daß in ihnen das Geflecht der Muskelfasern sehr viel weitmaschiger ist. Bei der Kammer ist man überall sicher, mit einer abgestumpften Spitze auf Muskelfasern zu stoßen, bei den Vorhöfen dagegen nicht.

Die Reizbarkeit des Herzens wurde wiederholt auch unter Anwendung des elektrischen Stromes untersucht. So haben JULLIEN und MARDUEL (1, 2) (vgl. auch MARDUEL und JULLIEN) das Verhalten des schlagenden Herzens von *Mytilus galloprovincialis* bei Durchleitung des konstanten Stromes geprüft. Eine *breite* Elektrode lag dem Herzen in der Nährlösung an, eine *schmale* befand sich an demjenigen Ende des Herzens, das aus der Nährlösung herausragte und mit dem Registrierhebel in Verbindung stand. Ist die breite Elektrode die *Anode*, so kommt es bei Stromschluß zu einer *Hemmung* des Kammerschlages, die sich meist sofort bemerkbar macht. In diesem Zustande sinkt der Tonus des Herzens ab. Beendigt man die Durchleitung des elektrischen Stromes, so nimmt das Herz seine Tätigkeit alsbald wieder auf. Ist die breite Elektrode die *Kathode*, so kommt es bei Durchleitung des elektrischen Stromes zu einer *Beschleunigung* der Kammertätigkeit und zu einer Steigerung des Tonus Beide Erscheinungen klingen ab, sowie man den Strom ausschaltet.

JULLIEN und MARDUEL (1, 2) prüften weiter das Verhalten von Herzen, die stillstanden. Auf Grund ihres Zustandes konnte man sie in zwei Gruppen sondern; solche, die sich bei Untätigkeit als erschlafft, und solche, die sich bei Untätigkeit als zusammengezogen erwiesen. Bei *erschlafften Herzen* kommt es infolge Durchleitung des elektrischen Stromes zu einer Herabsetzung des Tonus, und zwar dann, wenn die *breite Elektrode* die *Anode* ist. Nach Unterbrechung des Stromes beginnt das Herz einige wenige Male zu arbeiten und erfährt dabei eine Verstärkung seines Tonus. Erfolgt die Durchströmung in der Weise, daß die *breite Elektrode* die *Kathode* ist, so kommt es zu einer Steigerung des Tonus des Herzens und zu einer rhythmischen Tätigkeit während der Dauer der Durchströmung. Bei Ausschaltung des Stromes stellt die Kammer ihre Tätigkeit ein. Ihr Tonus ist dann der gleiche wie bei Beginn des Versuchs. Im ersten Fall hängt das Ausmaß der Wirkung auf den Tonus von der Stärke des Stromes ab, im zweiten Falle ist eine solche Abhängigkeit nicht festzustellen. Macht man die gleichen Versuche an einem Herzen, das

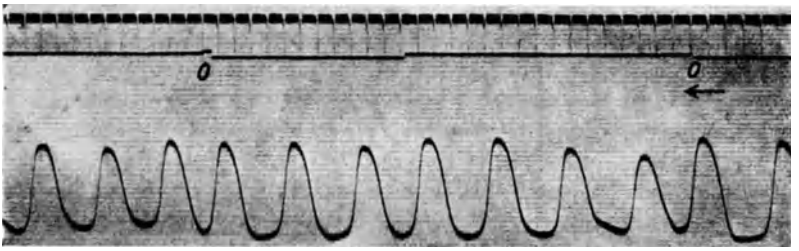


Abb. 42. Elektrische Reizung der Herzkammer von *Anodonta* mittels Öffnungsinduktionsschlägen nach TEN CATE. Registrierung von oben nach unten: Zeit in $^1/_1$ sec, Reizmoment, Mechanogramm. Die Kurve muß von rechts nach links gelesen werden. Man beachte, daß es infolge von wirksamen Extrareizen zu einer Extrasystole der Herzkammer kommt, die von keiner kompensatorischen Pause gefolgt ist.

sich in *Kontraktur* befindet, so kommt es infolge einer Durchströmung unter Verwendung der breiten Elektrode als *Anode* bei Schließung des Stromes zu einer Tonussenkung; bei Öffnung des Stromes zu einer Steigerung des Tonus. Macht man die breite Elektrode zur *Kathode*, so kommt es bei Schließung des Stromes zu einer Steigerung, bei der Öffnung zu einer Senkung des Tonus, die meist sehr ausgeprägt ist.

Bei Verwendung von Einzelinduktionsschlägen hat sich als erstes die Tatsache herausgestellt, daß das Herz der *Muscheln* eine *refraktäre Phase* besitzt [TEN CATE (1) und DE BOER (1)], die annähernd so lang dauert wie die Systole. Außerhalb der refraktären Phase kommt es bei Anwendung von Einzelreizen zur Auslösung von Extrasystolen. An der spontan schlagenden Herzkammer sind diese Extrasystolen von keiner kompensatorischen Pause gefolgt (vgl. auch DIEDERICHS). Die nächste normale Systole setzt sich (s. Abb. 42) an die vorangegangene Extrasystole annähernd in dem gleichen zeitlichen Abstand an, der auch zwischen zwei normalen Zusammenziehungen gegeben ist. Läßt man auf den Herzmuskel der *Muscheln Wechselstrom* einwirken, so sind die Erfolge schwankend, offenbar in Abhängigkeit von der Stärke des Stromes. Bei Anwendung von schwachem Wechselstrom beobachtet man einen Stillstand deş Herzens in Diastole, der mehr oder minder lange Zeit

dauert[1]. Manchmal arbeitet aber das Herz auch unter diesen Bedingungen weiter. Es macht sich dann eine sehr stark ausgeprägte Tonussenkung bemerkbar. Bei Anwendung von starkem Wechselstrom beobachtete TEN CATE (1) das Auftreten einer langanhaltenden Zusammenziehung, die an eine tetanische erinnert [vgl. MOTLEY (2)]. Natürlich kann nicht an einen richtigen Tetanus gedacht werden, solange man von der Vorstellung ausgeht, daß das *Muschelherz* eine refraktäre Phase aufweist. Daran wird man aber nicht zweifeln können, bevor nicht einwandfreie Beweise für das Gegenteil vorliegen. DE BOER (1) hat darauf hingewiesen, daß durch faradische Reizung eine starke Tonuserhöhung der Kammer bewirkt wird, auf der sich die Systolen sozusagen aufbauen. Ist aber die Tonuserhöhung sehr stark, so machen sich die systolischen Schwankungen in den Kurven nicht mehr bemerkbar. Bei faradischer Reizung der Kammer wird also nicht ein Tetanus erzeugt, sondern nur eine starke Tonuserhöhung.

Das Elektrogramm des *Muschelherzens* wurde zuerst von EIGER aufgenommen, und zwar bei der *Auster* unter Ableitung von Vorhof und Kammer. Im großen ganzen lassen sich in ihm dieselben Zacken erkennen, die auch dem Elektrokardiogramm des Wirbeltierherzens eigentümlich sind, in erster Linie die P-Zacke, die auf die Tätigkeit des Vorhofs, sowie der QRS-Komplex, der auf die Tätigkeit der Kammer zurückzuführen ist. Die T-Zacke hebt sich nicht eigens ab, sondern geht unmittelbar aus der S-Zacke hervor. Beachtenswert ist die lange „Überleitungszeit" für die Übertragung der Zusammenziehung von den Vorhöfen auf die Kammer, die sich durch das Intervall zwischen P- und Q-Zacke bemerkbar macht.

Es wurde wiederholt der Versuch gemacht, über die Wirkung von Giften auf den Herzmuskel von *Muscheln* Aufschluß zu bekommen. Nach den Erfahrungen von TEN CATE (1) am Herzen von *Anodonta* führt *Bariumchlorid* in schwachen Dosen eine Verstärkung der Zusammenziehung des Herzmuskels, in starken Dosen einen Stillstand des Herzens in Systole herbei. *Chloralhydrat* wirkt etwas anders, und zwar in der Weise, daß die Befähigung des Herzmuskels zum automatischen Arbeiten dadurch unterdrückt wird. Dabei kann dieser aber noch durch künstliche Reize in Erregungszustand versetzt werden und es verbleibt die Möglichkeit, daß die ausgelösten Erregungen bzw. Tätigkeiten auf ferner gelegene Stellen übertragen werden.

Auch die Wirkung von *Adrenalin* auf das isolierte Herz von *Muscheln* ist häufig untersucht worden; von NAVEZ am Herzen von *Anomia*, von HOGBEN und HOBSON bei *Pecten*, von TEN CATE (1) am Herzen von *Anodonta*, von MOTLEY (2) am Herzen einer Anzahl von amerikanischen *Süßwassermuscheln*, von JULLIEN (4, 6, 8, 9) sowie von TAKATSUKI (2) am *Austernherzen*. Am genauesten sind die Untersuchungen von JULLIEN, der mit einer ionenäquilibrierten Lösung arbeitete bei einem p_H von 7,8. In schwachen Dosen, etwa 1×10^{-8}, bewirkt *Adrenalin* eine Vermehrung der Frequenz sowie eine Steigerung der Kraft der Zusammenziehung des Herzens. Der Tonus des Herzens bleibt dabei unverändert. In starken Dosen läßt die Herzschlagfrequenz nach und es kommt zu einer „Lähmung" der Herzmuskulatur. Von

[1] Über ähnliche Erfolge beim *Austernherzen* berichtet WALZL (2). Sie sind auch mittels Kondensatorentladungen zu erzielen.

Interesse ist die Beobachtung von JULLIEN, daß sich die Herzmuskelfasern der *Auster* in einem gewissen Umfange an *Adrenalin* gewöhnen können. Wenn man z. B. ein *Austernherz* in eine *Adrenalinlösung* von einer Konzentration von 1×10^{-6} einbringt, so stellt es seine Tätigkeit sofort ein. Steigert man aber die Konzentration des Adrenalins ganz allmählich, so kann es noch bei einer Menge dieses Stoffes arbeiten, die für gewöhnlich längst einen Stillstand des Herzens herbeigeführt hätte. Durch *Coffein* in nicht zu starker Konzentration wird bei *Anomia* und *Anodonta* eine Verstärkung der Amplitude der Zusammenziehung herbeigeführt. Der Einfluß von *Curare* macht sich beim *Austernherzen* erst bei stärkeren Konzentrationen bemerkbar. Bei einer solchen von $0{,}5 \times 10^{-2}$ kommt es zu einer Steigerung des Tonus des ganzen Herzens. *Strychnin* bewirkt nach NAVEZ bei *Anomia* eine Herabsetzung der Frequenz und der Amplitude der Zusammenziehung des Herzens. *Kokain* übt nach den Erfahrungen von TEN CATE (1) an *Anodonta* in schwachen Dosen keinen Einfluß auf die Herztätigkeit aus, in starken Dosen dagegen lähmt es den Herzmuskel.

Atropin gelangte durch NAVEZ an *Anomia*, durch DIEDERICHS an *Mytilus*, durch TEN CATE am Herzen von *Anodonta* und durch MOTLEY (2) am Herzen einer Anzahl von amerikanischen *Süßwassermuscheln* zur Anwendung. In schwachen Dosen bewirkt es eine Beschleunigung der Herzschlagfrequenz. Nach JULLIEN und MORIN (7) kann man ein *Austernherz*, das seine Tätigkeit eingestellt hatte, dadurch von neuem zum rhythmischen Schlagen bringen, daß man dem Seewasser *Atropin* in einem Verhältnis von 1 : 1000 zusetzt. Aus dieser Erscheinung muß der Schluß gezogen werden, daß das Herz infolge des Einflusses hemmender Fasern seine Tätigkeit eingestellt hatte. *Muscarin* und *Pilocarpin* wirken beim Herzen von *Anomia* bzw. *Anodonta* ähnlich wie *Nikotin*. *Nikotin* schädigt nämlich in stärkeren Dosen entsprechend den Erfahrungen von NAVEZ an *Anomia* und TEN CATE (1) an *Anodonta* den Herzmuskel leicht. *Veratrin* wirkt beim Herzen der *Auster* ähnlich wie *Curare*. *Cicutin* bewirkt in schwacher Konzentration bei *Ostrea* eine Schwächung der Kraft der Zusammenziehung und eine Herabsetzung des Tonus des Herzens. Bei Verwendung einer höheren Konzentration bleibt das Herz in Diastole stillstehen. *Pelletierin* steigert in schwachen Dosen die Frequenz sowie die Kraft der Zusammenziehung des Herzens. Bei Anwendung in höherer Konzentration läßt die Herzschlagfrequenz allmählich nach. Durch *Digitalis* wird die Kraft der Zusammenziehung des Herzens von *Anodonta* und anderer Süßwassermuscheln verstärkt, doch läßt die Frequenz, in der das Herz arbeitet, nach. NIERSTRASS hat am Herzen von *Anodonta* Versuche über die Wirkung von *Rauwolfiaextrakt* gemacht. Vor der Vergiftung arbeitete das Herz in einer Frequenz von 5—12 Schlägen je Minute. In den ersten Stadien der Vergiftung kam es zu einer Beschleunigung des Herzschlags. Allmählich arbeitete das Herz aber immer langsamer, bis es zuletzt in Systole stillstehen blieb. HOGBEN und HOBSON untersuchten auch die Wirkung von *Hypophysenextrakten* auf das durchströmte Herz von *Pecten*. In Mengen, in denen diese Extrakte eine deutliche Wirkung auf die Gebärmutter von *Säugetieren* ausüben, machten sich keine Erfolge bei den *Muschelherzen* bemerkbar.

Es wurden natürlich auch die Wirkungen der äußeren Nerven auf die Herztätigkeit der *Muscheln* untersucht. BUDDINGTON fand herzhemmende Fasern bei der *Venusmuschel*, CARLSON (2) solche bei *Pecten, Tapes, Cardium, Mya, Platidon* und *Hennites*, YUNG (1) bei *Anodonta, Mya* und *Solen*, NAVEZ bei *Anomia*, DIEDERICHS bei *Mytilus*, OKA bei *Ostrea*. Am häufigsten wurde die Herznervenwirkung bei der *Klaffmuschel (Mya arenaria)* untersucht, die nahezu in allen Meeren vorkommt. Sie

bietet den Vorteil, daß man nach Entfernung der Schalen und des Siphons sowie nach Wegschneiden eines Teiles des Mantels und der Kiemen die Tätigkeit der Vorhöfe durch die ventrale Wand der Nieren verfolgen kann. Bei Reizung des Visceralganglions kommt es zu einem *Stillstand* der *Vorhöfe* und der *Kammer* in *Diastole*. Diese Untätigkeit des Herzens hält im allgemeinen solange an, als man die Reizung des Visceralganglions durchführt. Freilich darf diese nicht zu lange dauern. Im zeitlichen Anschluß an die Beendigung der Reizung der herzhemmenden Fasern kommt es meist zu einer starken *Beschleunigung* der Herztätigkeit. Die Hemmungswirkung kann man durch unmittelbare Reizung des Visceralganglions oder der Visceralnerven hervorrufen. Sie läßt sich aber auch auf *reflektorischem Wege* herbeiführen, hauptsächlich durch Erregung derjenigen Nerven, die bei *Mya arenaria* von dem Siphon ihren Ausgang nehmen.

Die herzhemmenden Nerven erreichen die Kammer von *Mya* über die Vorhöfe. Das geht wohl mit Sicherheit aus der Tatsache hervor, daß auch nach Durchschneidung der Aorta eine Hemmungswirkung an der Kammer zu verzeichnen ist, wenn man das Visceralganglion reizt. Die Hemmungsnerven entstammen dem Visceralganglion und erreichen das Herz auf dem Wege über die Nierennerven. Schneidet man nämlich alle übrigen Äste durch, die vorzugsweise von den dorsalen Anteilen des Visceralganglions ihren Ausgang nehmen, so wird dadurch die Hemmungswirkung auf das Herz bei Reizung des Ganglions nicht aufgehoben.

Bei der *Auster* scheinen nach neueren Befunden von OKA die Nerven den Weg zu den einzelnen Herzabteilungen in anderer Weise zu nehmen. Die Verbindung der Herzkammer mit dem Zentralnervensystem wird hier offenbar über die Aorten hergestellt. Zu diesem Ergebnis kam OKA bei Versuchen, in denen die Vorhöfe beidseitig an der Atrioventrikulargrenze von der Kammer losgetrennt waren. Reizte er nun die Visceralnerven der rechten und linken Seite des Tieres, so stellten die Vorhöfe ihre Tätigkeit ein. Nach Beendigung der Reizung nahmen sie die Tätigkeit wieder auf, meist in einer Frequenz, die höher war als vor der Reizung. Bei solchen Präparaten kann durch Reizung des Visceralganglions auch die *Kammer* stillgestellt werden. Das weist mit aller Eindringlichkeit darauf hin, daß die Nervenzweige die Kammer über die *arteriellen Gefäße* erreichen, die aus ihr hervorgehen, sonst wäre dieser Erfolg nicht zu verstehen, da ja die Verbindung der Kammer mit jedem der beiden Vorhöfe unterbrochen war.

Zu gleichen Ergebnissen, wie man sie bei *Mya* festgestellt hatte, gelangte man auch bei Untersuchung aller anderen Muschelarten. Eine Ausnahme scheint *Mytilus* zu bilden. Bei Reizung des Visceralganglions ergab sich bei dieser Muschel nicht eine Hemmung der Herztätigkeit, sondern im Gegenteil eine *Förderung*. CARLSON (2) erwähnt allerdings ausdrücklich, daß diese Versuche nicht als ganz einwandfrei anzusehen sind, weil hier die Freilegung der Nerven auf große Schwierigkeiten stößt.

Indessen wäre es ganz gut möglich, daß eine Reizung des Visceralganglions bei dieser Muschel eine Beschleunigung der Herztätigkeit herbeiführt, im Zusammenhang damit, daß von hier neben hemmenden auch fördernde Fasern ihren Ausgang nehmen, und daß die letzteren unter normalen Bedingungen in bezug auf ihre Menge und Wirkung überwiegen. Diese Annahme ist mit neueren Befunden von DIEDERICHS über die äußere Innervation des Herzens von *Mytilus edulis* L. in Einklang zu bringen. Er stellte bei Reizung des Visceralganglions in manchen Fällen eine *Hemmung*, in anderen eine ausgeprägte *Förderung* der Herztätigkeit fest. Diese Wirkung konnte nicht allein vom *Visceralganglion* aus erzielt werden, sondern auch vom *Cerebral-* und *Pedalganglion*. DIEDERICHS nimmt an, daß die Erfolge, die nach Reizung der beiden zuletzt genannten Ganglien zu erzielen sind, sozusagen auf reflektorischem Wege über das Visceralganglion zustande kommen[1].

Es unterliegt wohl keinem Zweifel, daß es bei den *Muscheln* nicht nur *herzhemmende*, sondern auch *herzfördernde* Fasern gibt. Solche hatte schon YUNG (1) bei *Anodonta*, *Mya* und *Solen* vermutet, und zwar mit Rücksicht darauf, daß sich bei einer Reizung des Visceral- oder Branchialganglions im Anschluß an einen Herzstillstand eine Beschleunigung der Herztätigkeit ergibt. Wie weit allerdings diese Versuchsergebnisse im Sinne des Vorhandenseins richtiger fördernder Nerven für das Herz gewertet werden können, muß vorerst dahingestellt bleiben. Jedenfalls ist es nicht ganz abzulehnen, daß diese Versuchsergebnisse für die Anwesenheit von fördernden Fasern bei den *Muscheln* sprechen. Ähnliche Wirkungen kennt man ja bei Reizung des gemeinsamen Vagosympathicus auch beim *Froschherzen*. Neuerdings ist auch DE BOER (2) dafür eingetreten, daß es Nervenfasern gibt, die die Herztätigkeit der *Muscheln* beschleunigen.

Im Anschluß an die Besprechung der Leistungen der Herznervenfasern ist es am Platze, auch etwas auf diejenigen zum Teil physiologischen, zum Teil pharmakologischen Stoffe die Rede zu bringen, die im ähnlichen Sinne auf das Herz einwirken, oder aber die Wirkung der Nervenfasern auf das Herz zu beeinflussen vermögen. So haben JULLIEN und VINCENT gefunden, daß durch *Acetylcholinlösungen* in einer Verdünnung von $1 : 10^3$ bis $1 : 10^5$ eine starke *Kontraktur* des Herzens von *Mytilus galloprovincialis* herbeigeführt wird, die nicht lange anhält. Das Herz nimmt nach Abklingen dieser Erscheinung seine automatische Tätigkeit wieder auf. *Acetylcholin* wirkt also bei diesem Herzen durchaus nicht hemmend, wie man dies von anderen Herzen zu sehen gewohnt ist, und wie man dies auch der Natur des Stoffes nach erwartet. Ist ja doch das Acetylcholin der Körper, der bei der Reizung parasympathischer Nerven freigemacht

[1] DIEDERICHS hat *Hemmungswirkungen* am Herzen auch bei Auslösung von Extrasystolen beobachtet, ein Zeichen, daß der intrakardiale Hemmungsapparat leicht anspricht.

und ins Herzinnere abgesondert wird[1]. Bemerkenswert ist es, daß sich *Acetylcholin* und *Curare* beim Herzen von *Mytilus* nicht als Antagonisten erweisen.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß die hemmenden Nervenfaserendigungen im Herzen nach den Untersuchungen von TEN CATE (1) an *Anodonta* sowie DIEDERICHS an *Mytilus* durch *Atropin*[2] ausgeschaltet, durch *Pilocarpin* erregt werden. Im gleichen Sinne wie *Pilocarpin* wirken nach den Erfahrungen von TEN CATE (1) auch *Muscarin* und *Nikotin*.

Es fragt sich nunmehr, in welcher Weise der Kreislauf im Körper der *Muscheln* vor sich geht. Da das Herz außerordentlich zartwandig ist, so wird man von der Vorstellung ausgehen können, daß der Druck, der innen bei der Tätigkeit erzeugt wird, kein hohes Ausmaß erreicht. Das ist auch mit den bisherigen Feststellungen durchaus in Einklang zu bringen. WILLEM und MINNE haben den Blutdruck im Herzen von *Anodonta* bestimmt, und zwar in der Weise, daß sie die gröbere Nadel einer PRAVAZschen Spritze durch die Schale des Tieres und dessen dorsale Mantelanteile in die Herzkammer einstachen. Dadurch, daß sich der Herzmuskel um die Nadel legte und zusammenzog, wurde jeglicher stärkere Blutabfluß aus dem Herzen verhütet. Der Blutdruck im Herzen betrug während der Diastole im Durchschnitt etwa 1 cm H_2O, wie man bei Verbindung der Nadel mit einem empfindlichen Manometer (vgl. ADAMÜK) feststellen konnte. Der systolische Druck erreichte einen Wert von *maximal* 3,5 cm H_2O. In der *Aorta* soll zur Zeit der Diastole der Herzkammer der gleiche Druck herrschen wie in der Kammer, nämlich von 1,0 cm H_2O. Dieser Druck steigt auf etwa 3,0 cm H_2O an, wenn sich die Herzkammer zusammenzieht. Der diastolische Druck in den Vorhöfen ist noch kleiner als in der Kammer während der gleichen Phase. Er beträgt nach den Messungen von WILLEM und MINNE 0,5 cm H_2O.

Es fragt sich nun, ob diese geringen Druckschwankungen — von etwa 2,5 cm H_2O — ausreichen, einen Kreislauf des Blutes im Tierkörper zu unterhalten. Hier ist in erster Linie darauf hinzuweisen, daß der Blutdruck ja nicht allein von der *Leistung* des *Herzens,* von dem Ausmaß seiner Füllung und den Kräften abhängt, die bei der Zusammenziehung aufgebracht werden, sondern daß hier auch das angeschlossene Kreislaufsystem von ausschlaggebender Bedeutung ist. Ohne irgendwelche engeren Gefäße, die sich an das Herz anschließen, kann ja kein *peripherer Widerstand* erzeugt werden und infolgedessen auch kein entsprechender Blutdruck [vgl. v. SKRAMLIK (8, 9)]. Nun liegen ja die Dinge bei den meisten

[1] Diesen Angaben widersprechen allerdings die Befunde von PROSSER an *Venus mercenaria*. Bei dieser Muschel kann durch Acetylcholinlösungen selbst in stärkeren Verdünnungen (sogar $1 : 10^{12}$) eine Verminderung der Amplitude der Zusammenziehung und eine Herabsetzung der Frequenz des Herzens herbeigeführt werden. Bei Anwendung höherer Konzentrationen stellt das Herz seine Tätigkeit in Diastole ein.

[2] Über die Wirkung von *Acetylcholin* bzw. *Atropin* auf das *Austernherz* berichtet JULLIEN (3).

Weichtieren im allgemeinen und bei den *Muscheln* im besonderen so, daß die Arterienzweige sehr bald in die Hohlräume des Körpers übergehen, in denen das Blut in großen Mengen angesammelt werden kann. Der *Widerstand* für die Strömung ist in diesen Fällen außerordentlich gering. Dementsprechend ist auch der Bedarf an Kräften für das Vorantreiben des Blutes von seiten des Herzens als gering zu veranschlagen. Die Arbeit des Herzens wird aber sicher auch dadurch sehr erleichtert, daß der Bedarf der Organe an Blut im allgemeinen kein großer ist. Dafür spricht schon die Tatsache, daß die Schlagfrequenz des *Muschelherzens* unter normalen Verhältnissen sehr gering ist. Jedenfalls ist sie sehr viel geringer, als man sie unter sonst gleichen Bedingungen bei anderen Tierherzen beobachtet. Daraus läßt sich aber wieder herleiten, daß der Umlauf des Blutes im Muschelkörper sehr *träge* vor sich geht.

Abb. 43. *Bulbus arteriosus* des *Muschelherzens* nach GROBBEN (2). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *B.a.* den aufgeschnittenen Bulbus arteriosus zu beiden Seiten des Anfangsteils der Aorta, *D* den Darm, *Kl* die Klappe in der Aorta.

Nun sind sicher für die Strömung des Blutes in den Gefäßen und „Lakunen" der *Muschel* neben dem Herzen auch noch andere Faktoren verantwortlich zu machen. Eine wesentliche Unterstützung erfährt das Herz der *Muscheln* durch den *Bulbus arteriosus* [vgl. GROBBEN (2)], der an die Kammer angeschlossen ist und offenbar als eine Art von Windkessel wirkt (s. Abb. 43). Zu der Zeit, da sich die Kammer in Diastole befindet, kann das Blut unter dem Einfluß der elastischen Kräfte der Wand des *Bulbus* weiter in das Kreislaufsystem getrieben werden. Als Hilfskräfte für den Blutumlauf kommen im Muschelkörper auch *akzessorische Herzen* in Frage, die bisher allerdings nur vereinzelt nachgewiesen wurden. HOPKINS beschrieb solche Hilfsherzen bei *Ostrea gigas* sowie *Ostrea virginica* bzw. *lurida* in der Umgebung der Kloake rechts und links. Sie ziehen sich bei einer Temperatur von etwa $+18°$ C mit einer Frequenz von 3—9 in der Minute zusammen und sollen das Blut, das sich in ihnen angesammelt hat, zum Teil in den Mantel, zum Teil in die Kiemen pumpen. Sie arbeiten nur dann, wenn sie mit Blut gefüllt sind (Dehnungsreiz).

Als Hilfe für den Umlauf des Blutes im *Muschelkörper* kommen auch *Zusammenziehungen* des *ganzen Tieres* in Frage, die zu einem *Verschluß* seiner *Schalen* Anlaß geben. Unter dem Einfluß einer solchen Zusammenziehung kann der Druck im Kreislaufsystem der *Muscheln* sehr stark in die Höhe gehen, worauf schon WILLEM und MINNE aufmerksam gemacht haben. Diese Drucksteigerung im Körper wird sich in zweierlei Weise an dem Blutumlauf auswirken: Einmal wird dadurch der Rückstrom des Blutes zum Herzen, vor allem zu den dehnbaren Vorhöfen, erleichtert,

sodann wird die erhöhte Wandspannung der Vorhöfe infolge des Blutzuflusses zu einer erhöhten Tätigkeit des Herzens (Frequenzvermehrung) Anlaß geben.

Es fragt sich nunmehr, wie auf der anderen Seite bei zu starkem Blutzustrom einer Überdehnung des Herzens entgegengearbeitet wird. Diese Gefahr besteht insbesondere für die zartwandigen Vorhöfe. Hier spielt der Einbau des Herzens in den Perikardialraum eine sehr wichtige Rolle. Dieser Raum ist stets mit Flüssigkeit gefüllt, die als eine Art von „Polster" arbeitet und einer zu starken Dehnung der Vorhöfe entgegenwirkt. Die Wände des Perikardialraumes selbst können nur im geringen Grade ausweichen, schon darum, weil sie zum großen Teil den Schalen des Tieres anliegen. Demgemäß kann die Wand der Vorhöfe und auch der Kammer keine Überdehnung erfahren, auch wenn der Blutzustrom zum Herzen noch so groß ist. Diese Gefahr tritt erst ein, sowie der Perikardialraum eröffnet wird.

Die Perikardialhöhle kann aber auch unter einem anderen Gesichtspunkt für den Umlauf des Blutes von Vorteil sein. Die Wände der Perikardialhöhle werden bei einem unversehrten Tier von seiten der umgebenden Organe in einer gewissen Spannung gehalten, vor allem durch die *Schalen* und die Bänder, die von hier ihren Ausgang nehmen und zum Perikardialsack ziehen. Solange dies der Fall ist, solange wird bei jeglicher Zusammenziehung der Vorhöfe in der Perikardialhöhle Platz geschaffen für eine Füllung der Kammer mit Blut. Umgekehrt wird bei jeder Zusammenziehung der Kammer Platz geschaffen zu einer Anfüllung der Vorhöfe. Ohne daß hier ein besonderes „Ansaugen" von Flüssigkeit in Frage kommt, an das WILLEM und MINNE in erster Linie gedacht hatten, werden zweifellos durch diese Einrichtung bei „starrem" Perikardialsack die Vorgänge im Kreislaufsystem sehr wesentlich unterstützt.

Die Untersuchungen von WILLEM und MINNE stellen auf diesem Gebiete indessen nur einen *Anfang* dar. Es wird neuer Messungen bedürfen, um genauestens darüber Aufschluß zu bekommen, welches die Druckverhältnisse an verschiedenen Stellen des Kreislaufsystems der *Muscheln* sind und wie sie von außen beeinflußt werden können. Auf Grund der bisher vorliegenden Befunde kann man sich keine rechte Vorstellung davon machen, welches der normale Blutdruck in der *Aorta* ist und wie er in der Richtung zum Herzen über das Lakunensystem abfällt. Ebensowenig, wie man sich über die Druckschwankungen in den verschiedenen Anteilen des Herzens bei der Tätigkeit bisher eine richtige Vorstellung machen kann, ebensowenig vermag man einen Aufschluß darüber zu geben, in welcher Weise sich die Herztätigkeit in Druckschwankungen im Perikardialraum der Tiere äußert. Auch hier müssen sorgfältige Untersuchungen mit Meßvorrichtungen gemacht werden, die einwandfrei arbeiten und empfindlich genug sind, die feinen Druckschwankungen, die in Frage kommen, graphisch zu verzeichnen [vgl. MÉNÉGAUX (3)].

Besonderes Interesse beansprucht bei den *Muscheln* auch diejenige Einrichtung, die als KEBERsche *Klappe* bezeichnet wird. Ihre Bedeutung liegt darin, daß sie den Sinus venosus abzuschließen gestattet und dadurch eine Stauung des Blutes im Fuße des Tieres erleichtert, der infolge abwechselnder Füllung und Entleerung vom Tiere zu Ortsveränderungen benutzt werden kann. Nach den Vorstellungen von KEBER bzw. von MÉNÉGAUX erfahren die longitudinal verlaufenden Fasern des Fußmuskels zum Zwecke seines Ausstreckens eine Erschlaffung, während sich gleichzeitig die transversal verlaufenden zusammenziehen. Wenn überdies noch der Ringmuskel und auch der schräge Hilfsmuskel im Sinne einer Zusammenziehung tätig werden, so kommt es durch Verschluß der „Venenklappe" bei anhaltendem Blutzufluß aus der *A. pedalis* zu einer Füllung der Lakunen des Fußes, der infolge der Erschlaffung eines großen Teiles seiner Muskelfasern viel Blut aufzunehmen vermag (vgl. auch WILLEM und MINNE). Er erfährt auf diese Weise eine starke Vergrößerung und wird dann aus den Schalen vorgetrieben.

Es ist viel darüber nachgedacht und geschrieben worden, wie dieses Geschehen vor sich geht. Im Vordergrund stand die Frage, welche Bedeutung dabei dem Herzen zukommt. Wenn von verschiedenen Forschern, vor allem von FLEISCHMANN (1, 2) und von MÉNÉGAUX (1, 2) darauf hingewiesen wurde, daß zur Füllung des Fußsinus ein größerer Kraftaufwand von seiten des Herzens erforderlich ist, so trifft dies nicht das Richtige. WILLEM und MINNE haben nämlich die Druckverhältnisse im Kreislaufsystem des Tieres beim Ausstrecken des Fußes näher untersucht. Sie kamen dabei zu dem Ergebnis, daß das Herz bei diesem Geschehen wahrscheinlich nur eine untergeordnete Rolle spielt, denn es soll vor allem nach erfolgtem Ausstrecken des Fußes (vgl. die Angaben S. 171) genau so häufig und kräftig arbeiten wie in der Norm. Diese Feststellung steht völlig in Widerspruch zu den Angaben von FLEISCHMANN und MÉNÉGAUX.

Auch soll nach den Angaben von WILLEM und MINNE die Kraft des Herzens nicht ausreichen, Blut in die Lakunen des Fußes zu treiben, wenn der Ringmuskel — die KEBERsche Klappe — zusammengezogen ist. WILLEM und MINNE gingen dabei allerdings von der Vorstellung aus, daß der Druck in den Lakunen des Fußes nach Maßgabe des Zustromes von Blut ansteigen muß. Daß würde nur dann gelten, wenn das *Volumen* des Fußes das *gleiche* bliebe. In Wirklichkeit ist dies nicht der Fall, da ja durch Erschlaffung einer großen Anzahl von Muskelfasern das Volumen des Fußes sich vergrößert. Ist dies geschehen, so kann ohne besonderen Kraftaufwand noch weiter Blut aus dem Herzen durch Vermittlung der Fußarterie den Fußlakunen zugeführt und hier angesammelt werden, nachdem sich der Ringmuskel zusammengezogen hat. In diesem Falle sind die Fußlakunen als eine Art *Behälter* anzusehen, der sich nach Maßgabe seiner Füllung *erweitert* und infolgedessen Blut aufzunehmen und zu stapeln vermag, ohne daß der Druck in seinem Innern ansteigt.

Demgemäß ist zur Füllung des Behälters keine besondere Blutdrucksteigerung im Kreislaufsystem, also auch keine Steigerung der Herztätigkeit erforderlich. Ähnlich liegen ja die Verhältnisse auch im *Magen*, in dem der Druck trotz Anhäufung von Speisen nicht über das normale Maß von 6—8 cm H_2O zu steigen braucht. Mit Zunahme seiner Füllung läßt nämlich der Tonus seiner Muskulatur nach.

Durch Füllung der Fußlakunen wird dem Kreislaufsystem im *Muschelkörper* eine größere Menge von Blut entzogen. Man könnte nun annehmen, daß der Blutdruck dadurch zum Absinken gebracht wird. Auch das braucht indessen nicht einzutreten. In diesem Falle können die Lakunen des Sinus mit der *Milz* verglichen werden, wenn in ihr infolge einer Erschlaffung ihrer Muskulatur eine größere Menge Blut gestapelt wird. Der Kreislauf im Körper wird dadurch in keiner Weise betroffen, vor allem wird dadurch der Blutdruck im restlichen Kreislaufsystem nicht etwa zum Absinken gebracht. Es kann ja infolge der Anpassung der Gefäßweite jedem Kreislaufsystem eine größere Menge Blut zugeführt, aber auch entzogen werden, ohne daß dadurch der Blutdruck eine Änderung erfährt.

Durch Verschluß der Venenschleuse erklärt sich nicht allein die Anschwellung des Fußes, sondern auch die des *Mantels*, die gleichzeitig statthat. KEBER hat nämlich (s. S. 50ff. seiner Abhandlung) festgestellt, daß sämtliche Venen des Mantels mit einer einzigen Ausnahme aus der Manteloberfläche in die Tiefe des Fußes dringen und demgemäß ihr Blut in die großen Venen des Fußes ergießen. Die Ausnahme wird durch ein Gefäß dargestellt, das von ihm als *Kranzvene* bezeichnet wurde, und das sein Blut in den Venenbehälter in der Umgebung des hinteren Schließmuskels abgibt. Wenn nun die Mantelvenen, wenigstens zum großen Teil, in die großen Venen des Fußes übergehen, so erklärt es sich ohne Schwierigkeit, daß sie bei Verschluß des Venenbehälters gleichzeitig auch mit abgeriegelt werden. Dadurch kommt es dann zu einer Anschwellung des Mantels.

Man wird sich mit Recht die Frage vorlegen, in welcher Weise das *Zurückziehen* des Fußes bei den *Muscheln* zum Zwecke des Schlusses der Schalen erfolgt. In erster Linie wird dazu erforderlich sein, daß die Muskeln des KEBERschen Ringes und der schräge Hilfsmuskel erschlaffen[1], dann kann sich ein Zusammenziehen der Längsmuskeln des Fußes in dem erwünschten Sinne auswirken, indem dadurch bei gleichzeitiger Erschlaffung der Quermuskeln das aufgestapelte Blut nach dem Herzen zu getrieben wird. Das Geschehen dürfte sich also entgegengesetzt abspielen zu dem bei Füllung des Muschelfußes. In erster Linie müssen stets die KEBERsche *Klappe* und der schräge Hilfsmuskel betätigt werden, zur *Füllung* des Fußes im Sinne einer Zusammenziehung, zur *Entleerung* des Fußes im Sinne einer Erschlaffung. Im ersten Falle erschlaffen die

[1] Auf diese Weise entsteht eine ovale Öffnung von etwa 2—3 mm Durchmesser, wie RANKIN angibt.

Längsmuskeln des Fußes, während sich dessen Quermuskeln zusammenziehen, im zweiten Falle müssen sich die Längsmuskeln des Fußes zusammenziehen und seine Quermuskeln erschlaffen. Die Längs- und Quermuskulatur des Fußes wird also jeweils im antagonistischen Sinne betätigt.

Freilich ist mit diesen Ausführungen nur *angedeutet* worden, wie man sich das Geschehen bei der Füllung bzw. Entleerung des Muschelfußes zu denken hat. Weitere Untersuchungen werden Klarheit zu bringen haben, von welchen nervösen Zentren aus die gesamten Vorgänge in Gang gebracht und geregelt werden, vor allem in welcher Folge die Teilapparate arbeiten und ineinandergreifen müssen, damit das Vorstrecken bzw. Zurückziehen des Fußes der *Muschel* ermöglicht wird.

Es ist hier noch am Platze, auf die eigenartigen Beziehungen die Rede zu bringen, die in dynamischem Sinne zwischen dem *Enddarm* auf der einen und der *Herzkammer* auf der anderen Seite bestehen, und zwar für diejenigen Fälle, in denen der Enddarm die Herzkammer in der Längsrichtung durchzieht. Man ist vielfach von der Vorstellung ausgegangen, daß die Beförderung des Darminhaltes nach dem Enddarm, wenn auch nicht etwa ausschließlich durch die Tätigkeit der Herzkammer bewirkt, so doch durch sie weitgehend gefördert wird. Die Verhältnisse, die hier vorliegen, sind noch nicht völlig klargestellt. Sicher ist das eine, daß der Darminhalt nicht etwa vermittels einer richtigen Peristaltik durch den Enddarm getrieben wird. Dazu ist die Muskulatur des Enddarmes zu schwach. Die ausschlaggebende Rolle für die Beförderung des Nahrungsmittelbreies spielt hier die *Ciliarbewegung*.

Bei der Beurteilung der Beziehungen, die zwischen der Herzkammer und dem Enddarm bestehen, hat man bisher immer zugrunde gelegt, daß sich die Kammer in der Richtung vom hinteren nach dem vorderen Ende zu zusammenzieht [vgl. DE BOER (1) sowie DIEDERICHS]. Diese „Antiperistaltik" müßte sich aber, wenn sie hier tatsächlich in der Norm gegeben wäre, gerade im entgegengesetzten Sinne auswirken als es notwendig und vorteilhaft ist. Denn wenn sich die Kammer vom hinteren nach dem vorderen Ende zu zusammenzieht, so wird auf diese Weise der Nahrungsmittelbrei nicht zum Enddarm hinausbefördert, sondern in ihm zumindest zurückbehalten, wenn nicht geradezu zurückgeschoben. Ich habe schon darauf hingewiesen (s. S. 168), daß die Versuche, die diese Antiperistaltik beweisen sollen, sehr angreifbar sind, und man versteht, daß TEN CATE (3) diesen Anschauungen entgegengetreten ist. Auf Grund seiner Versuche breitet sich die Kontraktionswelle in der Kammer nicht vom hinteren nach dem vorderen Ende zu, sondern gerade umgekehrt vom vorderen nach dem hinteren Ende zu aus. In diesem Falle würde sich also die Kontraktionswelle, die über die Herzkammer hinwegzieht, zum Zwecke der Beförderung des Nahrungsmittels *günstig* auswirken.

Es ist aber doch sehr fraglich, ob der Darm mit seinen Cilien und seinen Muskelfasern überhaupt solcher äußeren Hilfskräfte bedarf. Von vornherein ist dies schon auf Grund der Tatsache zu verneinen, daß es ja

zahlreiche *Weichtiere* (auch *Muscheln*) gibt, die über die Einrichtung des Einbaues des Enddarmes in die Herzkammer gar nicht verfügen. Nimmt man aber trotzdem an, daß die Herzkammer das Hinaustreiben des Nahrungsmittelbreies aus dem Körper begünstigt, so kann diese begünstigende Wirkung höchstens innerhalb der *Anspannungszeit* der Kammer in Erscheinung treten, also in der Zeit vom Schluß der *Atrioventrikular-* bis zur Eröffnung der *Aortenklappen*. Nach den Erfahrungen von WILLEM und MINNE ist es allerdings sehr fraglich, ob der Druck, der von der Kammer in dieser Zeit aufgebracht wird, überhaupt auslangt, die Darmwand zum Kollabieren zu bringen. Nach meinen Beobachtungen ist ein Zusammendrücken des Nahrungsmittelbreies im Enddarm bei der Herztätigkeit ebensowenig zu beobachten wie etwa sein Ausweichen. Es darf hier nämlich nicht übersehen werden, daß der Darm zu Beginn der Anspannungszeit genau so mit Flüssigkeit gefüllt ist wie die Herzkammer. Nach einer Richtung müßte die Flüssigkeit, die sich in ihm befindet, ausweichen, wenn tatsächlich die Kräfte der Kammer zu einer Kompression des Darmes ausreichen sollten. Das müßte dann aber auch mit dem Auge festzustellen sein.

Während der Zusammenziehung der Kammer ist also eine *Kompression* des Darmes nicht festzustellen. Es gelang aber TEN CATE (3) eine gewisse Einwirkung der Herzkammer auf den Darminhalt nachzuweisen, und zwar durch Einbringen eines Flüssigkeitsmanometers in die Analöffnung von *Anodonta*. Dieses Flüssigkeitsmanometer wies dann rhythmische Schwankungen der Wassersäule auf, die etwa 0,1—0,2 cm H_2O betrugen und offenbar mit der Herztätigkeit zusammenhingen. Nach den Messungen von TEN CATE erfolgen sie etwa 12—16mal je Min., also in einer Frequenz, die der des Herzens entspricht.

Die Tatsache, daß sich rhythmische Schwankungen des Druckes im Enddarm im Zusammenhang mit der Herztätigkeit bemerkbar machen, bedeutet aber meines Erachtens noch lange nicht, daß die Beförderung des Nahrungsmittelbreies durch den Enddarm vermittels der Herztätigkeit herbeigeführt wird. Deswegen ist es zu begrüßen, daß sich TEN CATE vorsichtig ausdrückt, indem er bloß von einer „begünstigenden" Wirkung der Herzkammer auf die Voranbewegung des Nahrungsmittelbreies im Enddarm berichtet. Neue Versuche werden erforderlich sein, um auf diesem Gebiete völlige Klarheit zu schaffen, welchen Anteil die Herzkammer an dem Vorantreiben des Nahrungsmittelbreies im Enddarm bei bestimmten *Muscheln* hat.

C. Die Bauchfüßer.

Mit Rücksicht darauf, daß die *Klasse* der *Bauchfüßer* eine große Anzahl von Ordnungen umfaßt, empfiehlt es sich, die Vorgänge im Kreislaufsystem der verschiedenen Ordnungen gesondert zur Darstellung zu bringen.

1. Die Vorderkiemer.

Die meisten Untersuchungen physiologischer Art sind bisher an *Haliotis tuberculata* L., *Pterotrachea* sowie *Murex* angestellt worden. Dazu kommen noch einige Beobachtungen an anderen Vorderkiemern, u. a. an *Lucapina, Natica* und *Sycotypus*. *Haliotis* eignet sich deswegen im besonderen Maße zu physiologischen Untersuchungen, weil man durch Fensterung der Schale über dem Herzen ohne besondere Schwierigkeiten das Herz im Perikardialsack zu Gesicht bekommen kann. Es besteht (s. Abb. 44) aus zwei Vorhöfen, die zu beiden Seiten der Kammer angeordnet sind, welche vom Enddarm durchbohrt ist. *Pterotrachea* ist eine pelagische Schneckenart, die sich infolge ihrer Durchsichtigkeit ganz besonders gut zu physiologischen Untersuchungen eignet. Ihr Herz besteht aus einem Vorhof und einer Kammer. *Haliotis tuberculata* L. hält sich in Aquarien längere Zeit sehr gut, während sich bei *Pterotrachea* Schwierigkeiten ergeben. Nach den Erfahrungen von RYWOSCH bleiben die Tiere im Aquarium höchstens 5 Tage am Leben. Bereits am 2. Tage machen sich Unregelmäßigkeiten in der Herztätigkeit bemerkbar, das Herz schlägt langsamer als in der Norm, auch tritt sehr bald ein Bigeminus auf.

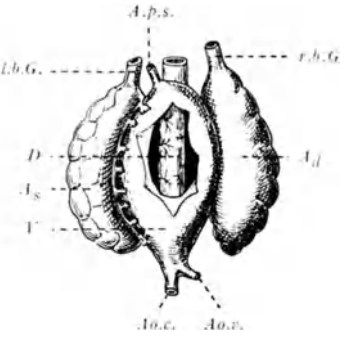


Abb. 44. Herz von *Haliotis tuberculata* L. 2mal linear vergrößert. Es bedeuten: A_d bzw. A_s den rechten bzw. linken Vorhof, *V* die Kammer, *Ao.c.* bzw. *Ao.v.* die Aorta cephalica bzw. die Aorta visceralis, *A.p.s.* die obere Mantelarterie, *D* den Darm, *r.b.G.* bzw. *l.b.G.* das rechte bzw. linke abführende Kiemengefäß.

In dem Herzen von *Haliotis* befinden sich Klappen zwischen Vorhöfen und Kammer sowie zwischen Kammer und den angeschlossenen arteriellen Gefäßen. Bei diesen Klappen handelt es sich um taschenförmige Gebilde, die offenbar rein passiv zum Schluß und zur Öffnung gebracht werden. Das Spiel der Atrioventrikularklappen läßt sich bei kleineren Exemplaren von *Haliotis* durch den Herzbeutel hindurch beobachten. Wenn die Klappen nicht richtig „spielen", so ist dies gleichzeitig ein Beweis dafür, daß die Herztätigkeit nicht mehr normal vor sich geht. Bei *Pterotrachea* befinden sich Klappen zwischen Vorhof und Kammer auf der einen und zwischen Kammer und den angeschlossenen großen arteriellen Gefäßen auf der anderen Seite.

Eine Frage, die als erste bei der Besprechung der Tätigkeitsweise der *Vorderkiemer*herzen beantwortet werden muß, ist die nach der Frequenz, in der diese Herzen tätig sind. Wie aus Tabelle 4 hervorgeht, schlagen die Herzen der Vorderkiemer, gleichgültig, ob es sich um die *Diotocardier* oder die *Monotocardier* handelt, in einer recht beträchtlichen Frequenz. VON SKRAMLIK (4) (s. Tabelle 7) hat für *Haliotis tuberculata* L. eine Durchschnittsfrequenz von etwa 40—45, RYWOSCH für *Pterotrachea* eine solche von etwa 50 Schlägen je Min. ermittelt.

Tabelle 7. Mittlere Frequenz (f_m) der Herzen verschiedener Vorderkiemer bei Zimmertemperatur.

Tierart	f_m	Beobachter
Haliotis tuberculata L.	40—45	v. SKRAMLIK (1, 2, 4)
Valvata piscinalis	100	LUDWIG (1, 2)
Pterotrachea	50—80	KNOLL (3)
Pterotrachea	50	RYWOSCH
Pterotrachea	50	GLASER
Natica	5—7	CARLSON (4)[1]
Sycotypus	5—8	CARLSON (2)
Lucapina	12—20	CARLSON (4)

Die Frequenz, in der das Herz der *Vorderkiemer* arbeitet, hängt in erster Linie von der Größe der Tiere, mit anderen Worten von deren Alter ab. Es handelt sich hier um die Abhängigkeit, die von den Wirbeltieren her wohlbekannt ist. Bei großen Exemplaren von *Pterotrachea coronata* fand RYWOSCH eine Herzschlagfrequenz von 42, bei kleinen eine solche von 60 Schlägen je Minute, beides bei einer Wassertemperatur von 14° C. Völlig in Übereinstimmung damit hat LUDWIG (1, 2) für *Valvata piscinalis* festgestellt, daß die Herzschlagfrequenz der Körpergröße indirekt proportional ist. Die Frequenz des Herzens hängt auch von dem Bewegungszustand ab in dem Sinne, daß sie um so höher ist, je mehr sich das Tier bewegt. Merkwürdig ist die Abhängigkeit vom *Geschlecht*, die RYWOSCH aus seinen zahlreichen Protokollen herleitete. Dabei ergab es sich, daß die Herzen der Männchen 2—4 Schläge je Minute mehr ausführten als die der Weibchen. RYWOSCH bringt das damit in Zusammenhang, daß die Weibchen durchschnittlich länger und dicker sind als die Männchen. Es brauchte sich also bei diesem Geschehen nicht um den Einfluß des Geschlechtes, sondern um den der Größe der Tiere zu handeln.

Die Herzschlagfrequenz hängt auch von der *Temperatur* ab. RYWOSCH stellte bei einem Exemplar von *Pterotrachea* bei +13,5° C 50, bei +25° C 120 und bei +32° C 160 Schläge je Minute fest. Daraus würde sich ein Q_{10} von 2,22 bzw. 1,48 ergeben. Man kann natürlich die Abhängigkeit der Frequenz des Herzens von der Temperatur auch nach dem Gesetz bestimmen, das von *Arrhenius* aufgestellt wurde (vgl. S. 172). GLASER hat für *Pterotrachea* die Konstante dieses Gesetzes bestimmt, und zwar betrug sie für mittlere Temperaturen 11200, für höhere Temperaturen (+27° C) 7300 und für tiefe Temperaturen (+ 4° C) 22000. GLASER zieht aus seinen Messungen den Schluß, daß bei der Tätigkeit des Herzens der Kohlehydratstoffwechsel eine sehr große Rolle spielt.

Die *Temperaturgrenzen*, innerhalb deren das Herz zu arbeiten vermag, hat RYWOSCH bestimmt, allerdings mit keiner großen Genauigkeit. Er erwähnt, daß das Herz der Tiere bei einer Temperatur von + 4° C sehr langsam arbeitet. Bei einem Exemplar schlug es 14mal je Minute.

[1] CARLSON (4) bemerkt hierzu, daß sich die Herzen der Tiere nach Freilegung in keinem guten Zustande mehr befanden.

Bei einer Temperatur von + 40° C geht das Herz in einen Starrezustand über. Beläßt man es bei dieser Temperatur durch etwa 5 Min., so erholt es sich nicht mehr. Kühlt man das Tier rechtzeitig ab, so nimmt das Herz seine Tätigkeit von neuem auf. Es würde sich also hier um den Fall handeln, daß der Wärmestillstand des Herzens, wenn er bei einer verhältnismäßig hohen Temperatur eintritt, sehr bald der Wärmestarre weicht. Ein Tier, das wiederholt stark erwärmt wurde, weist starke Unregelmäßigkeiten der Herztätigkeit auf, die sich vor allem in einem Bigeminus, manchmal auch im Gruppenschlagen äußern.

Durch die Beobachtungen von RYWOSCH haben die früheren Untersuchungen von KNOLL (3) im großen ganzen eine Bestätigung erfahren. Nach den Beobachtungen von KNOLL bleibt das Herz von *Pterotrachea* bei einer Temperatur zwischen + 39 und + 40° C stillstehen. KNOLL maß als höchste Frequenz bei etwa + 30° C 160—180 Schläge in der Minute.

Das Herz vieler *Vorderkiemer* erweist sich gegenüber der Ernährungsflüssigkeit als außerordentlich unempfindlich. Bei meinen Versuchen an *Haliotis tuberculata* L. konnte ich durch die eine Kiemenvene aus einer MARIOTTEschen Flasche ohne weiteres Seewasser in das Herz und damit in den Körper einleiten, ohne daß sich dadurch etwa die Tätigkeitsweise des Herzens änderte. Unter diesen Bedingungen arbeitete das Herz ohne Anzeichen irgendeiner Schädigung durch etwa 2 Stunden. Um das Herz noch länger leistungsfähig zu erhalten, habe ich dem Meereswasser die Körperflüssigkeit des Tieres zugesetzt, die allmählich bei der Durchspülung aus dem peripheren Ende des durchschnittenen Kiemengefäßes abfloß. Die Beimischung von Körperflüssigkeit zu dem Seewasser hat sich zur Unterhaltung der Herztätigkeit als sehr günstig erwiesen. Auch in den Versuchen von RANSOM und RYWOSCH an *Pterotrachea* zeigte sich das Herz in seiner Leistungsfähigkeit von der Ernährungsflüssigkeit weitgehend unabhängig. Nach RANSOM schlägt es lange Zeit koordiniert bei Halten in Seewasser, dem Körperflüssigkeit beigemengt ist.

Das Herz von *Murex trunculus* verhält sich in bezug auf seine Leistungen etwas anders als die Herzen anderer Vorderkiemer, indem es seine Tätigkeitsweise ganz auf Änderungen in der Konzentration und Zusammensetzung der Ernährungsflüssigkeit einstellt [vgl. MORIN und JULLIEN (5)][1]. Zur Ernährung des Herzens von *Murex trunculus* muß man nach den Angaben von MORIN und JULLIEN (5) eine Lösung verwenden, die in bezug auf NaCl 0,482 m, in bezug auf KCl 0,005 m, in bezug auf $CaCl_2$ 0,005 m und in bezug auf $MgCl_2$ 0,07 m ist. Das Na muß gegenüber dem K, das Ca gegenüber dem Mg, und alle vier müssen richtig gegeneinander abgestuft sein, wie sich das durch die Beziehung $\frac{Na + K}{Ca + Mg}$ ausdrücken läßt[2]. Mit Hilfe einer solchen Nähr-

[1] Für die Auslösung der rhythmischen Tätigkeit des Herzens von *Murex* ist allerdings neben der Beschaffenheit der Nährlösung der Dehnungszustand seiner Fasern von Bedeutung.

[2] CARDOT, JULLIEN und MORIN beobachteten am Herzen von *Murex trunculus* sofort eine *Verlangsamung* der Herzschlagfolge, sowie sie als Ernährungsflüssigkeit eine solche anwandten, die dem Natrium gegenüber verhältnismäßig viel Kalium enthielt.

lösung kann man bei gleichzeitiger leichter Dehnung die ryhthmische Tätigkeit des Herzens längere Zeit hindurch unterhalten. Es kann indessen geschehen, daß das Herz auch unter den besten Ernährungsbedingungen *nicht* arbeitet. Man darf sich dann aber nicht etwa dazu bewegen lassen, ein solches Präparat als unbrauchbar wegzuwerfen. MORIN und JULLIEN (5) haben nämlich die Beobachtung gemacht, daß solche „gealterten" Herzen — wie sie es bezeichnen — plötzlich ihre Tätigkeit wieder aufnehmen, und zwar durchaus rhythmisch. Ein solches Herz schlägt anfänglich sehr langsam, später allerdings nicht selten in einer ganz beachtenswert hohen Frequenz.

RANSOM hat einige Untersuchungen über die Leistungen des losgelösten Vorhofs und der losgelösten Kammer bei *Pterotrachea* angestellt. Er vermochte zu zeigen, daß diese Herzabteilungen auch für sich noch weiter arbeiten. Sie brauchen bloß in einer Schale gehalten zu werden, die Meereswasser oder das eigene Blut des Tieres enthält. Auch wenn man das ganze Herz ausschneidet, geht seine Tätigkeit noch weiter, manchmal so, daß beide Abteilungen schlagen und dann zumeist koordiniert. Es geschieht aber nicht selten, daß die beiden Abteilungen entweder unabhängig voneinander arbeiten oder daß nur die eine tätig ist, *während die andere ruht.*

CARDOT, JULLIEN und MORIN haben das Verhalten von Streifen aus der Kammermuskulatur des Herzens von *Murex trunculus* in Meereswasser untersucht. Dabei hat es sich herausgestellt, daß sich die Muskelfasern bei ihrer Tätigkeit ganz anders verhalten, wenn ein Präparat in Frage kommt, das nur aus der Kammermuskulatur allein besteht, als wenn es sich um eine Kammer handelt, an der noch Teile der Atrioventrikularverbindung hängen. Im ersten Falle schlägt das Herz rhythmisch, aber langsam, im zweiten Falle schlägt es zuerst außerordentlich schnell, läßt aber in seiner Tätigkeit allmählich nach. Es machen sich auch Blockerscheinungen bemerkbar. Dies alles weist darauf hin, daß die einzelnen Faserzüge des Herzens untereinander nicht ganz gleichwertig sind. Jedenfalls wird durch diese Untersuchungen auf den Unterschied aufmerksam gemacht, der zwischen den Vorhofsfasern auf der einen und den Kammerfasern auf der anderen Seite besteht, und der sich nicht nur im histologischen Bilde, sondern auch im physiologischen Versuche äußert.

JULLIEN und MORIN (6) haben bei ihren Untersuchungen an *Murex trunculus* festgestellt, daß aus dem tätigen Herzen Stoffe abgegeben werden, die imstande sind, stillgestellte Herzen der gleichen Art zu neuer Tätigkeit zu veranlassen (vgl. HABERLANDT). Es macht sich manchmal unter diesen Bedingungen sogar eine Art von Übererregbarkeit des Herzens bemerkbar. Diese Wirkung tritt besonders rasch bei frischen Herzen ein, also solchen, die noch nicht zur Tätigkeit gekommen waren. Sie macht sich aber auch an Herzen bemerkbar, die durch den Vorgang des „Alterns" (vgl. oben) ihre Tätigkeit bereits eingestellt hatten. In diesem Fall tritt die begünstigende Wirkung im Sinne einer Wiederaufnahme der Herztätigkeit allerdings nicht so rasch auf. Offenbar liegen, worauf JULLIEN und MORIN (8, 9) hingewiesen haben, die Dinge so, daß

die Stoffwechselendprodukte, die sich bei der Herztätigkeit bilden, das Erwachen der Befähigung des Herzens zum automatischen Arbeiten erleichtern.

Man wird sich auch für die *Vorderkiemer* mit Recht die Frage vorlegen, auf welchen Grundlagen die Tätigkeitsweise des Herzens beruht. Zweifellos spielt der im Innern des Herzens herrschende Druck für dessen Tätigkeitsweise eine sehr wichtige Rolle. Es handelt sich hier um die bekannte Abhängigkeit zwischen Innendruck und Frequenz des Herzens, die bei der Besprechung der Leistungen des Herzens der *Weinbergschnecke* noch ausführlich gebracht wird. Man kann sich sehr leicht, besonders bei *Haliotis*, davon überzeugen, daß jegliche Unterbrechung des Blutzustroms zum Herzen eine Störung in dessen Tätigkeit herbeiführt. Unterbricht man die Blutzufuhr zu *einem* Vorhof, etwa in der Weise, daß man einen Finder auf das abführende Kiemengefäß auflegt, wodurch der Blutzustrom aufgehoben wird, so zieht sich dieser meist noch einmal, seltener zweimal zusammen und bleibt dann in mäßig gefülltem Zustande stillstehen [vgl. VON SKRAMLIK (2, 4)].

Das übrige Herz arbeitet unter diesen Bedingungen noch weiter, und zwar genau in der früheren Frequenz und auch völlig koordiniert. Zuerst zieht sich der eine Vorhof zusammen, bei dem die Blutzufuhr nicht unterbrochen wurde und es folgt ihm in einem entsprechenden Intervall die Kammer nach. Unter diesen Bedingungen ist der stillgestellte Vorhof noch erregbar. Das läßt sich einmal durch mechanische Reizung erweisen, sodann geht dies aus der Erscheinung einer Art von rückläufiger Erregung hervor, die darin besteht, daß sich der stillgestellte Vorhof *gleichzeitig* mit der Kammer zusammenzieht. In diesem Falle nimmt aber die Kontraktion nicht wie gewöhnlich ihren Ursprung an den „Zotten des Herzohres", sondern an der Atrioventrikulargrenze. Sie schreitet also in einer Richtung voran, die der Norm gegenüber als umgekehrt bezeichnet werden muß.

Die Untätigkeit des Vorhofs hält so lange an, als die Zufuhr von Blut zu ihm abgestellt ist. Gibt man diese frei, so beginnt der Vorhof wieder zu arbeiten, und zwar im Gefolge der nächsten Kontraktion der Kammer. Der Vorhof, der bis dahin ruhte, erfährt während dieser Zeit eine Ausdehnung. Er zieht sich zusammen, und zwar annähernd gleichzeitig mit dem zweiten Vorhof, der dauernd in Tätigkeit geblieben ist. Von da ab arbeiten die beiden Vorhöfe wieder zusammen und es folgt ihnen die Kammer in der Tätigkeit nach. Im Durchschnitt vergehen von dem Abheben des Finders bis zu der ersten Vorhofszusammenziehung etwa 3 sec, wenn sich die Kammer im Augenblick der Freigabe der Blutzufuhr in Systole, dagegen etwa 4,5 sec, wenn sich die Kammer im gleichen Augenblick in Diastole befand. Aus diesem Verhalten kann man den Schluß ziehen, daß die Füllung und Tätigkeit des Vorhofs durch die Blutzufuhr infolge der Kammerzusammenziehung bedingt und herbeigeführt wird.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse, wenn man die Blutzufuhr *gleichzeitig* zu den *beiden Vorhöfen* unterbindet. Durch die Abklemmung des Blutzustromes zum Herzen wird dessen Tätigkeit nach ganz kurzer Zeit aufgehoben. Die beiden Vorhöfe stellen in einem solchen Falle ihr Schlagen sofort ein. Die Kammer zieht sich meist noch mehrmals zusammen und bleibt dann in mäßig gefülltem Zustand stillstehen. Nur ganz gelegentlich brechen schwache Kammerschläge durch. Das gesamte Herz ruht nun so lange, als die Abklemmung der abführenden Kiemengefäße dauert. Über 5 Min. kann ein solcher Stillstand gar nicht anhalten, da das Tier heftige Abwehrbewegungen macht. Diese bringen meist einen Erfolg insofern, als dadurch die Abklemmung der abführenden Kiemengefäße unterbrochen wird.

Sowie die Unterbrechung der Blutzufuhr aufgehoben ist, beginnt das Herz wieder zu arbeiten, und zwar ist es immer die *Kammer*, die als erste zu schlagen beginnt in einer *Frequenz*, die allmählich zunimmt, und mit einer *Kraft*, die ebenfalls fortlaufend eine Steigerung aufweist. Niemals sind es die Vorhöfe, die etwa als erste Herzteile zu schlagen beginnen. Anfangs folgen einander eine Anzahl von schwachen Kammerschlägen. Die Blutwellen, die dadurch erregt werden, verrinnen. Erst wenn die Vorhöfe infolge der wiedererwachten Kammertätigkeit eine starke Füllung erfahren, ziehen sie sich zusammen, und zwar annähernd gleichzeitig. Von diesem Augenblick an setzt die *geregelte koordinierte Tätigkeit* des gesamten Herzens ein.

Aus dieser Tatsache geht wohl unzweideutig hervor, daß es für die Vorhöfe von *Haliotis tuberculata* L. keine führenden Automatiezentren gibt, wie wir sie vom Wirbeltierherzen her kennen. Diese müßten sich an den Eingängen zum Herzen befinden, also an der Übergangsstelle der abführenden Kiemengefäße in die Vorhöfe. An dieser Stelle hätten aber Automatiezentren gar keinen Sinn. Wie sollten zwei Gebilde, die räumlich voneinander getrennt sind, derartig aufeinander abgestimmt sein, daß sie gleichzeitig oder nahezu gleichzeitig in Tätigkeit kommen. Demgemäß sind es auch gar nicht Automatiezentren, die die Tätigkeit der Vorhöfe veranlassen. Es ist vielmehr die Dehnung dieser Gebilde durch Einfüllung mit Blut. Die Füllung der Vorhöfe ist wieder auf das Eingreifen der Kammer zurückzuführen, die das Blut aus ihrem Innern in das angeschaltete System von Blutgefäßen treibt, hauptsächlich nach den Lakunen. Eine entsprechende Menge von Blut fließt dann aus diesen Hohlräumen nach den Kiemen bzw. nach den Vorhöfen zurück. Es handelt sich also um die *Vis a tergo*, der eine ausschlaggebende Rolle für die Tätigkeit des Herzens und damit für den Umlauf des Blutes zukommt.

Man kann den Abklemmungsversuch auch in einer anderen Weise machen, nämlich so, daß man nicht die abführenden Kiemengefäße abklemmt, sondern den Anfangsteil der *Aorta*. In diesem Falle ergeben sich sehr wechselvolle Erscheinungen. In der Regel arbeiten die Herzabteilungen dann noch weiter, zumeist aber völlig unabhängig von ein-

ander; weder schlagen die Vorhöfe gleichzeitig, noch folgt ihnen in einem entsprechenden Intervall die Kammer nach. Alle Abteilungen des Herzens erweisen sich mit Blut prall gefüllt. Offenbar beruht die Tätigkeit der Herzabteilungen nach Abklemmungen der *Aorta* auf der Füllung des Herzens, also auf der Dehnung der Muskelfasern. Vielfach beobachtet man, daß das Herz nach Ablauf einer bestimmten Zeit, in der es unregelmäßig und auch unkoordiniert gearbeitet hat, seine Tätigkeit völlig einstellt.

Auch diese Erfahrungen sprechen gegen die Lenkung des Herzens durch *Automatiezentren*. Man kann sich aber in sehr einfacher Weise durch eine örtlich ungleiche Temperierung der einzelnen Herzabteilungen überzeugen, daß solche führenden Zentren in den Vorhöfen des Herzens von *Haliotis* nicht gegeben sind. Weder durch eine Erwärmung noch durch eine Abkühlung eines der Vorhöfe wird die Schlagfrequenz des Herzens geändert. Welche Stelle dieser Herzabteilungen man auch immer der ungleichen Temperierung unterwirft, immer arbeitet das Herz in gleicher Weise weiter.

Anders liegen die Dinge, wenn man eine ungleiche Temperierung der *Kammer* vornimmt. Das führt zu Ergebnissen, die bei anderen Molluskenherzen nicht ohne weiteres festzustellen sind. Durch jedes auch nur kurz dauernde Aufsetzen einer erwärmten oder abgekühlten Thermode wird der Rhythmus des ganzen Herzens beeinflußt. Von jedem Teil der Kammer aus ist man in der Lage, durch Erwärmung die Frequenz des Herzabschnittes zu steigern. Zur Erzielung eines Erfolges erweist sich aber die Gegend um die beiden Einmündungsstellen der Vorhöfe in die Kammer am geeignetsten. Von dort aus sind die höchsten Frequenzsteigerungen zu erzielen. Das ist nicht weiter überraschend, da schon normalerweise die Erregung hier ihren Ursprung nimmt, wodurch die Beförderung des Blutes in der normalen Richtung am besten gewährleistet ist. Erwärmt man irgend eine andere Stelle der Kammer, so übernimmt diese wohl die Führung, auch breitet sich die Erregung von den getroffenen Fasern nach allen Richtungen aus. Für die Beförderung des Flüssigkeitsinhaltes des Herzens wird es aber günstiger sein, wenn sich die „führende Stelle" dem vorderen Ende des Herzens näher befindet. Sonst kommt es ja nicht zu einer Peristaltik, sondern zu einer Art von Antiperistaltik der Kammer. *Kühlt* man die Kammer streng örtlich ab, so macht sich ein Erfolg nur an denjenigen Stellen bemerkbar, an denen die Vorhöfe in die Kammer einmünden, und zwar im Sinne einer Herabsetzung der Frequenz. An allen anderen Stellen ist die Wirkung der Abkühlung in hohem Maße unsicher.

Man kann dieses Verhalten der Kammer ohne Schwierigkeiten verstehen. Stets wird nämlich diejenige Stelle der Kammer die Führung des Herzens innehaben, die am wärmsten ist. Kühlt man einen kleinen Teil der Muskelfasern der Kammer ab, so werden dann diesen „kalten" Stellen zahlreiche warme gegenüberstehen. Daß diese dann die Führung behalten,

ist nicht weiter befremdlich. Kühlt man dagegen die Einmündungsstelle der Vorhöfe in die Kammer ab, so wird die Frequenz, in der die Kammer arbeitet, vermindert. Man beeinflußt damit Stellen in ihrer Tätigkeit, die sich normalerweise gegenüber den anderen durch ihre besondere Leistungsfähigkeit auszeichnen.

Man kann also sagen, daß jede Temperaturbeeinflussung der Kammer auch von einer örtlich umgrenzten Stelle aus eine Änderung der Tätigkeitsweise dieses Herzanteils bewirkt, die sich in einer Frequenzänderung äußert. Besonders bedeutungsvoll für das Verständnis des Kreislaufmechanismus bei *Haliotis tuberculata* L. im besonderen und bei den *Weichtieren* im allgemeinen ist es nun, daß jede Frequenzsteigerung der Kammer zwangsläufig eine solche der Vorhöfe nach sich zieht. Die Herzabteilungen arbeiten auch unter diesen veränderten Bedingungen durchaus koordiniert. Darin ist ein neuer Beweis für die Tatsache zu erblicken, daß es die *Vis a tergo* ist, durch die die Vorhöfe zur Tätigkeit gebracht werden, und zwar infolge der Flüssigkeitsströmung durch die Lakunen und Gefäße nach den Vorhöfen, die durch das Eingreifen der Kammer zustande kommt.

Alle Teile des Herzens von *Haliotis tuberculata* L. sind reizbar und erregbar. Ein wirksamer Reiz ruft am Vorhofe im Zustand der Diastole eine Extrasystole hervor, die sich in der Regel an der Kammer nicht auswirkt. Der Vorhof selbst zieht sich dann unter dem Einfluß der gewöhnlichen Dehnung seiner Wand infolge der Tätigkeit der Kammer zusammen. Bei der üblichen Herzfrequenz von etwa 40 Schlägen je Minute ist bei ihm jedenfalls *keine kompensatorische Pause* festzustellen. Wenn die Vorhofsextrasystole nicht auf die Kammer übertragen wird, so hängt dies vorzugsweise von dem Phasenverhältnis ab, in dem die beiden Herzteile während der Tätigkeit zueinander stehen. Ein wirksamer Reiz an der Kammer in diastolischer Phase erzeugt hier gleichfalls eine Extrasystole, die auch von keiner kompensatorischen Pause gefolgt ist. Soweit bei bloßer Beobachtung des Herzens [vgl. VON SKRAMLIK (2, 4)] festgestellt werden konnte, tritt die nächste normale Systole der Kammer nach der künstlich erzeugten Extrasystole im gleichen Zeitabstande auf, wie die normalen Systolen untereinander. Die Tatsache, daß an der Kammer eine kompensatorische Pause nach einer Extrasystole fehlt, läßt den Schluß zu, daß dieser Abschnitt des *Haliotisherzens* ein „unabhängiger" Herzteil ist. Dieses Ergebnis läßt sich mit allen anderen Beobachtungen über die Funktionsweise der Herzkammer dieses Tieres ohne weiteres in Einklang bringen, hauptsächlich mit der Feststellung, daß die Kammer der maßgebende Anteil des Herzens ist.

JULLIEN und MARDUEL (3) haben sich in gleicher Weise, wie sie es beim Herzen der Miesmuschel getan haben, auch bei *Murex trunculus* mit der Wirkung des konstanten elektrischen Stromes auf das Herz beschäftigt. Eine breite Elektrode taucht in die Nährlösung ein, eine zweite kleinere liegt dem Herzen an. Wird die breite Elektrode zur

Kathode gemacht, so erzielt man bei Schließung des Stromes eine Steigerung der Frequenz des Herzens und im Zusammenhang damit eine Verminderung der Amplitude der Zusammenziehung, sowie eine Erhöhung des Tonus. Bei Öffnung eines solchen Stromes kommt es zu einem *Nachlassen* des Tonus und zu einem Stillstand des Herzens, der längere Zeit anhält. Macht man die breite Elektrode zur *Anode*, so bleibt das Herz bei Schließung des Stromes stillstehen. Bei seiner Öffnung ergeben sich merkwürdige Erscheinungen der Herztätigkeit, die sich vor allem in einem sehr langsamen Schlagen äußern (vgl. hierzu die Beobachtungen von MARDUEL und JULLIEN über die kathodische bzw. anodische Polarisation des Herzens von *Murex brandaris*).

Über das Elektrogramm des Herzens von *Vorderkiemern* bestehen ebenfalls einige Angaben, und zwar von DUBUISSON und MONNIER sowie von RIJLANT an *Fulgur carica* bzw. *canaliculatum*. Es machen sich in ihm vorzugsweise 2 Komplexe bemerkbar, ein rascher, der den sog. QRS-Zacken entspricht, und ein langsamer, der als T-Zacke gedeutet wurde und vielfach diphasischen Charakter aufweist. Der langsame Ablauf des Elektrogramms entspricht der langsamen Tätigkeitsweise dieses Herzens. Ausdrücklich sei bemerkt, daß die Schlüsse, die DUBUISSON und MONNIER bzw. RIJLANT aus den Versuchsergebnissen ziehen, durch die der Ablauf des Elektrokardiogramms mit der besonderen Art der Tätigkeitsweise der Herzmuskelfasern in Beziehung gebracht wird, außerordentlich anfechtbar sind.

Die Herzen der *Vorderkiemer* können durch äußere Nervenfasern in ihrer Tätigkeit beeinflußt werden. Es war in erster Linie CARLSON (2), der hier Untersuchungen anstellte. Bei *Haliotis tuberculata* L., *Lucapina*, *Natica* und *Sycotypus* ergab sich auf Reizung der Nervenfasern, die der Speiseröhre entlang verlaufen, sowie bei Erregung der palliovisceralen Connectiven eine fördernde Wirkung, und zwar sowohl an den Vorhöfen als auch an der Kammer. Nach den Angaben von CARLSON (2) begeben sich die fördernden Nerven zur Kammer über die Aorta. Arbeitet das Herz rhythmisch, so wird durch faradische Reizung dieser Nerven seine Frequenz erhöht. Steht das Herz zufälligerweise still, so löst eine solche Reizung eine Schlagreihe aus. Interessant ist die Beobachtung von CARLSON, daß das ruhende Herz durch eine einmalige Reizung dieser Nerven zu einer einzelnen Zusammenziehung veranlaßt wird. Reizt man die Nerven tetanisch, so wird dadurch eine Reihe von Herzschlägen ausgelöst, die unter Umständen den Charakter unvollständiger Tetani annimmt.

Über die äußere Innervation des Herzens von *Pterotrachea* hat RYWOSCH einige Beobachtungen angestellt. Entfernt man das Oesophagealganglion, so macht sich beim Herzen eine Schlagverlangsamung bemerkbar, die deutlich einige Zeit anhält. Das Herz zieht sich dann (offenbar im Zusammenhang mit der langsamen Schlagfolge) kräftiger zusammen. Dieser Herzschlagverlangsamung folgt eine Beschleunigung nach, die indessen

nicht sehr ausgeprägt ist. RYWOSCH hat darüber einige Messungen angestellt. Bei einem Exemplar von *Pterotrachea* betrug die Frequenz des Herzens vor dem Eingriff etwa 54 in der Minute, nach Exstirpation des Ganglions 49. Die Schlagfolge wurde während dieser Zeit unregelmäßig. Seine Frequenz stieg auf etwa 69 Pulse in der Minute an. Aus den Versuchen von RYWOSCH kann man in einem gewissen Umfange eine Bestätigung der Ergebnisse von CARLSON entnehmen, denn wenn nach Entfernung der Ganglienzellenhaufen, von denen die Herznerven ausgehen, eine Verlangsamung der Herzschlagfrequenz zu verzeichnen ist, so spricht dies im Sinne der Anwesenheit von fördernden Nerven. Nicht ganz in Einklang zu bringen mit den von CARLSON erhobenen Befunden ist allerdings die Tatsache, daß die ursprüngliche Verlangsamung der Herzschlagfrequenz nach Exstirpation des Ganglions in eine, wenn auch nur wenig ausgeprägte Herzschlagbeschleunigung übergeht. Offenbar wird man auf diesem Gebiete neue Untersuchungen anstellen müssen, um zu voller Klarheit zu gelangen.

Hier ist der Ort darauf hinzuweisen, daß von HALLER (3) bzw. von CARLSON (8) in der Kammeraortenverbindung des Herzens von *Fissurella*, *Murex* bzw. *Sycotypus* ein kleines Ganglion gefunden wurde, dessen Fortsätze sich zu der Kammermuskulatur begeben. Dieses Ganglion ist offenbar in die Nerven eingeschaltet, durch die die Herztätigkeit von außen her beeinflußt werden kann. Von ZUBKOV (1) wurde dieses Gebilde als „Schrittmacher" des Herzens, also als Automatiezentrum bezeichnet. Diese Anschauung ist irrig. Im Herzen der Weichtiere kommen Automatiezentren im allgemeinen nicht vor, und wenn sie gegeben sind, so müssen sie sich an den Eingängen zum Herzen befinden und nicht an seinem Ausgange. Demselben Irrtum wie ZUBKOV ist auch RIJLANT verfallen, der die Leistungen eines solchen Ganglions bei *Fulgur* mit Hilfe eines Röhrenverstärkeroszillographen aufgenommen hat. Es nehmen von hier Antriebe ihren Ausgang, die sich in 5—15 Stromschwankungen je Minute äußern. Man wird wohl nicht daran zweifeln können, daß von dem Ganglion Antriebe ausgehen, gegebenenfalls sogar im Rhythmus der Herztätigkeit, die ja normalerweise auch dasjenige Stück der Kammer erfaßt, das in die Aorta übergeht. Es ist aber vollkommen verfehlt, aus diesen Stromschwankungen den Schluß zu ziehen, daß das Ganglion den „Schrittmacher" des Herzens darstellt.

Bemerkenswert ist die Beeinflußbarkeit der Herzen von *Vorderkiemern* durch eine Anzahl von pharmakologischen Stoffen, vor allem solchen, von denen man weiß, daß sie auf die Herznerven einwirken bzw. bei deren Tätigkeit ausgeschieden werden. RYWOSCH hat an *Pterotrachea* auf Gaben von *Atropin* eine Beschleunigung der Schlagfrequenz gesehen. Es handelt sich hier um ein Geschehen, das auch von anderen Herzen sehr wohl bekannt ist und auf der Ausschaltung der hemmenden Nervenfasern beruht, die selbst ohne besondere Erregung die Herztätigkeit bremsen. Im gleichen Sinne wie Atropin wirken auch *Adrenalin* [vgl. HYKEŠ (1—3)] sowie *Strychnin* und *Kokain*. Durch Acetylcholin wird die Tätigkeitsweise des Herzens von

Murex trunculus gehemmt [MORIN und JULLIEN (5) sowie JULLIEN und VINCENT], selbst dann, wenn es im Verhältnis von 1 : 10^6 verdünnt wird[1].

Die Wirkungen des *Atropins* und *Acetylcholins* sprechen für das Vorhandensein *hemmender* Nervenfasern im Herzen der *Vorderkiemer*. Ebenso können die Versuche mit *Adrenalin* und *Kokain* zugunsten der Anwesenheit *fördernder Nervenfasern* gedeutet werden. Auf Grund der bisher vorliegenden experimentellen und pharmakologischen Versuche besteht also alle Berechtigung, einen äußeren Innervationsmechanismus für das Herz der *Vorderkiemer* anzunehmen, der sich sowohl aus hemmenden als auch aus fördernden Fasern zusammensetzt.

Es ist nunmehr am Platze, etwas über den Umlauf des Blutes im Tierkörper der *Vorderkiemer* zu sagen, wie er durch die Tätigkeit des Herzens zustande kommt. Die Verhältnisse werden bei den *Vorderkiemern* natürlich ähnlich liegen wie bei den *Muscheln*, vor allem wird der Blutdruck, der durch die Tätigkeit der Kammer erzeugt wird, sicher sehr klein sein. Von großer Bedeutung für die Füllung des Herzens mit Blut und für die Tätigkeit seiner einzelnen Abteilungen erweist sich der Einbau dieses Organs in den Perikardialraum. Bevor wir uns den einschlägigen Tatsachen zuwenden, sei auf die interessante Beobachtung aufmerksam gemacht, daß sich der Perikardialsack von *Haliotis tuberculata* L. allen äußeren Reizen gegenüber als außerordentlich empfindlich erweist. Jede Berührung löst lebhafte Abwehrbewegungen von seiten des Tieres aus, auch wenn sie ganz schwach ist [vgl. VON SKRAMLIK (16)]. Diese Tatsache ist um so bemerkenswerter, als ja normalerweise der Perikardialsack von der Schale des Tieres gedeckt, also der Umwelt gar nicht entgegengestreckt ist. Eröffnet man den Perikardialsack, so fließt die in ihm befindliche Flüssigkeit ab und das Herz hört bald *koordiniert* zu arbeiten auf. Die einzelnen Abteilungen schlagen unabhängig voneinander und das Herz bleibt zuletzt stillstehen. Unter diesen Bedingungen verhält sich das *Haliotis*-Herz anders als das der *Lungenschnecken*. Denn dieses arbeitet nach der Eröffnung des Perikardialsackes noch weiter, wenn auch in einer gegenüber der Norm abweichenden Art. Das *Haliotis*-Herz dagegen bewegt sich nach einigen unregelmäßigen Zusammenziehungen dann nicht mehr.

Nach Eröffnung des Perikardialraumes erweist sich das Herz binnen kurzem mit Flüssigkeit prall gefüllt. Das Einstellen der Tätigkeit ist also offenbar auf eine *Überdehnung* der Muskelfasern des Herzens zurück-

[1] Es muß hier allerdings darauf hingewiesen werden, daß nach JULLIEN und MORIN (5) ein ganz *frisches Herz* von *Murex trunculus* durch Lösungen von *Atropin* in seiner Tätigkeit gehemmt wird, unabhängig davon, ob es dabei gedehnt ist oder nicht. Anders als ein *frisches Herz* scheint sich ein „gealtertes" zu verhalten. Es nimmt auf Gaben von *Atropin* seine Tätigkeit auf, freilich in sehr unregelmäßiger Weise. Die Angaben von JULLIEN und MORIN (5) stehen, darauf sei mit Nachdruck hingewiesen, im völligen Widerspruch zu den Beobachtungen von RYWOSCH. Sie können auch nicht dadurch geklärt werden, daß man die Wirkung des *Atropins* mit dem Eingreifen von nervösen Elementen in Zusammenhang bringt, die im Myokard nachgewiesen wurden [MORIN und JULLIEN (2, 3)].

zuführen. Welche Bedeutung der Flüssigkeitsdruck im Perikardialsack für die Tätigkeitsweise des Herzens hat, geht schon aus der Tatsache hervor, daß sich der Vorhof nach bloßem Anstechen des Perikardialsackes mit einer feinen Nadel sofort in die geschaffene Lücke einschiebt.

Nach Anschneiden des Perikardialsackes ist also ein Weiterarbeiten des Herzens von *Haliotis tuberculata* L. auf die Dauer nicht möglich, weil durch Überdehnung der zarten Wand des Herzens infolge der starken Flüssigkeitszufuhr eine Zusammenziehung der Muskeln unmöglich gemacht wird. Der Perikardialraum beugt also einer Überdehnung des Herzens vor. Das erweist sich bedeutungsvoll, wenn infolge heftiger Muskelbewegungen der Zustrom von Flüssigkeit zum Herzen erheblich ansteigt. Der Perikardialraum erfüllt daneben noch eine weitere Aufgabe. Bei jeder Zusammenziehung der Vorhöfe wird in ihm Platz geschaffen für eine Erweiterung und Füllung der Kammer, bei jeder Zusammenziehung der Kammer wird Platz geschaffen für eine Erweiterung und Füllung der Vorhöfe. Dadurch wird die Zufuhr von Blutflüssigkeit zu den einzelnen Herzabteilungen wesentlich erleichtert. Solange das Herz normal arbeitet, solange beobachtet man beim Wechselspiel der Herzabteilungen keine Eindellung des Mantelsackes, der sich über dem Herzen befindet. Um so weniger ist eine solche zu erwarten, wenn der Mantelsack von der Schale des Tieres noch gedeckt ist und von dieser ständig in einem Spannungszustand gehalten wird. Das ist ein eindringlicher Beweis dafür, daß der Raum im Perikardialsack, der durch die Verkleinerung einer Herzabteilung bei deren Zusammenziehung frei geworden ist, sofort durch einen anderen Herzteil eingenommen wird. Durch diesen Hilfsmechanismus wird die Kreislauftätigkeit des zartwandigen Herzens sehr erleichtert. Dem Perikardialraum fällt also bei diesen Tieren die Aufgabe zu, einmal einer Überdehnung des Herzens vorzubeugen und sodann die Füllung der einzelnen Herzabteilungen zu erleichtern.

Die Perikardialflüssigkeit ist für die Unterhaltung einer geordneten Arbeitsweise des Herzens unentbehrlich. Bemerkenswert ist es, daß diese Flüssigkeit eine ständige Erneuerung erfährt. Sie geht durch Abtransport verloren und wird durch frische ersetzt. Für die Bildung der Perikardialflüssigkeit kommen, wie GROBBEN (3) hervorhebt, die Zotten der Vorhöfe in Frage, die von ihm auf Grund histologischer Untersuchungen bei *Haliotis, Fissurella, Parmophorus, Turbo* und *Trochus* als drüsige Organe aufgefaßt werden (s. Abb. 45). Jeder, der diese eigenartig geformten Gebilde gesehen hat, wird sich die Frage vorgelegt haben, welches ihre Leistung ist, die allerdings physiologisch noch sichergestellt werden muß.

Über den Druck, der von der Herzkammer bei der Zusammenziehung erzeugt wird, bestehen vorerst keine Angaben. Nach meinen Erfahrungen kann er nicht sehr groß sein. Steigt der Druck in den Vorhöfen stark an, so stellen diese ihre Tätigkeit ein. Ich habe die Erfahrung gemacht, daß sich die dünnwandigen Vorhöfe bei einem Innendruck von 8 cm H_2O nicht mehr zusammenziehen können. Daß dieser Druck normalerweise

nicht zustande kommt, dafür ist schon durch den Gegendruck im Perikardialraum Sorge getragen. In bezug auf die Strömung werden im Kreislaufsystem der *Vorderkiemer* die Dinge im großen ganzen ähnlich liegen wie bei den *Muscheln*. Doch wird es Aufgabe fernerer Forschung sein, hier weitere Erfahrungen beizubringen.

Dem Herzen kommt im Kreislaufsystem der *Vorderkiemer* zweifellos eine wichtige Bedeutung zu. Doch kann der Umlauf des Blutes, eine Zeitlang wenigstens, auch durch Hilfsmechanismen, vor allem durch Zusammenziehungen und Bewegungen des Tieres unterhalten werden. Das geht aus einer Beobachtung von RYWOSCH hervor. Er entfernte *Pterotracheen* das Herz und sah sie daraufhin nicht etwa unmittelbar zugrunde gehen. Sie lebten vielmehr 3—4 Tage ganz munter im Aquarium weiter und bewegten sich während dieser Zeit lebhaft wie normale Tiere, die ja wegen ihrer hohen Empfindlichkeit auch nicht viel länger im Aquarium gehalten werden können. RYWOSCH erwähnt weiter, daß dieses Experiment häufig durch Vorgänge in der Natur zustande kommt. Nicht selten fängt man im Meere Individuen, die verletzt sind und keinen Schwanz und auch kein Herz mehr besitzen. Trotzdem verhalten sich diese Tiere genau so wie gesunde. Das ist in erster Linie ein Beweis dafür, daß in dem offenen Kreislaufsystem, das durch Muskelkraft von außen beeinflußt werden kann, ein *Motor* für den Umlauf der Körpersäfte, wenigstens eine Zeitlang, entbehrt werden kann. Diese Tatsache stimmt mit meinen Erfahrungen (13—15) an *Amphioxus lanceolatus* Y. überein. Ich habe wiederholt bei diesen Tieren gesehen, daß sie weiter lebten und sich ganz normal bewegten, auch wenn sie keinen *Sinus venosus* mehr besaßen, ein Gebilde, das dem Herzen anderer Tiere entspricht.

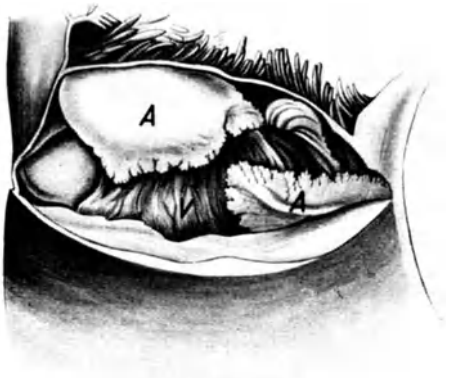


Abb. 45. Perikardialdrüse von *Turbo* nach GROBBEN (3). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer. Man beachte die Zotten, die an den Vorhöfen hängen und die der Perikardialdrüse entsprechen.

2. Die Lungenschnecken.

Über die Herzen der *Lungenschnecken*[1] sind bisher bei weitem die meisten Untersuchungen angestellt worden. Dies geschah hauptsächlich bei *Helix pomatia* L. Seit den ersten Untersuchungen von BIEDERMANN hat sich dieses Herz als ein außerordentlich geeignetes Objekt zur

[1] Hinverwiesen sei auf die sehr gute kurzgefaßte Zusammenstellung von H. HOFFMANN aus dem Jahre 1927.

Anstellung physiologischer Versuche über die Leistung dieses Organs bei den *Evertebraten* herausgestellt. Neben *Helix* sind vielfach auch *Arion* und *Limax* zu Versuchen herangezogen worden, gelegentlich *Zonnites algyrus*. Die Herzen setzen sich aus einem Vorhof und einer Kammer zusammen, die tätig sind[1]. Dem Vorhof wird das Blut durch die Vena pulmonalis zugeführt. NALEPA hat nun die Vena pulmonalis bei *Zonnites* mit ihrem ganzen Verzweigungsgebiet, vor allem den größeren Ästen, in Tätigkeit gesehen. Das Gefäß soll sich *gleichzeitig* mit dem Vorhof zusammenziehen.

Sehr interessant und lehrreich ist es, die abwechselnde Tätigkeit des Herzvorhofs und der -kammer bei den *Lungenschnecken* zu verfolgen. Es gibt ja eine ganze Anzahl von Lungenschnecken, wie z. B. *Helix hortensis* oder *Planorbis corneus*, deren Schale sehr gut Licht durchläßt. Man sieht dann das Herz mit seinen beiden Abteilungen im unversehrten Tierkörper arbeiten [VON SKRAMLIK (13)]. L. FREDERICQ (2) hat darauf aufmerksam gemacht, daß man bei *Helix fruticum* MÜLL. durch die weiße Schale die Herztätigkeit verfolgen kann. Das Tier hat eine Länge von ungefähr 0,2 cm, sein Herz erscheint unter dem Mikroskop als ein kleiner blauer „Fleck", der sich bei der Tätigkeit in seiner Größe verändert.

LOVATT EVANS hat das Herz von *Helix pomatia* L. im Tierkörper dadurch sichtbar gemacht, daß er die Schale an derjenigen Stelle, unter der sich das Herz befindet, bei Verwendung von Salzsäure dünn rieb. Auf meine Anregung hin hat W. EICHLER (vgl. TÜRK) ein Verfahren ausgearbeitet, das es gestattet, durch Fensterung der Schale von *Helix pomatia* über dem Herzen bei entsprechender Beleuchtung die Herztätigkeit im Tierkörper zu verfolgen. Zweckmäßig ist es, daß dabei der Mantel- oder Lungensack aufgebläht wird, indem man eine Kanüle in die Atemöffnung einführt oder einbindet und diese mit einer Gebläsevorrichtung in Verbindung setzt. Man sieht dann sehr schön die Bewegungen der beiden Herzabteilungen, vor allem die fortlaufende Verschiebung der Atrioventrikulargrenze bei deren abwechselnder Tätigkeit. Bei der Zusammenziehung des Vorhofs wird die *Atrioventrikulargrenze* in der Richtung gegen die *Vena pulmonalis*, bei der Zusammenziehung der Kammer in der Richtung gegen die *Aorta* verschoben. Dieses Verhalten des Herzens ist außerordentlich charakteristisch und wirft Licht auf die Unterlagen, die für die Unterhaltung einer koordinierten Tätigkeit des Herzens erforderlich sind. Ausdrücklich sei darauf aufmerksam gemacht, daß solche umfangreichen Verschiebungen der Atrioventrikulargrenze bei anderen *Weichtieren* nicht vorkommen, ebensowenig wie bei den *Wirbeltieren*.

Es ist wiederholt der Versuch gemacht worden, die Tätigkeitsweise des Herzens von *Helix pomatia* L. im Tierkörper oder nach Herausschneiden

[1] Der Vollständigkeit halber sei hervorgehoben, daß es KONÍČEK in neuerer Zeit gelungen ist, Herzgewebe von *Helix pomatia* L. zu züchten. Die Tätigkeit von Vorhofstücken hält vielfach bis zu 3 Wochen, die von Kammerstücken allerdings nur einige Stunden an.

graphisch zu verfolgen, entweder durch Aufnahme der mechanischen Tätigkeit oder durch Aufnahme des Elektrogramms. Das letztere Verfahren ist zweifellos vorzuziehen, weil durch jede Verbindung der Abteilungen des *Lungenschneckenherzens* mit Hebeln seine Tätigkeitsweise tiefgreifend verändert wird. Es kommt dann nämlich die Dehnung der Wand des Herzens nicht allein durch Blutzufluß zustande, sondern auch durch den Zug des angehängten Hebels. Immerhin kann man bei Verwendung entsprechender Registriervorrichtungen die Tätigkeitsweise des Herzens auch so lange Zeit hindurch verfolgen. Dies geschah beim

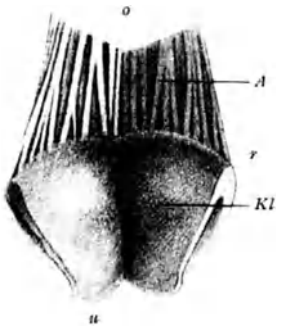


Abb. 46. Atrioventrikularklappe des Herzens von *Helix pomatia* L. nach NOLL, 18fach linear vergrößert. Es bedeuten: *A* den Vorhof, *Kl* die Klappe. Es sind zum Verständnis der Anordnung der Klappe im Herzen mit *o, u, l, r* (oben, unten, links, rechts) die Richtungsbezeichnungen in bezug auf den Tierkörper angeführt.

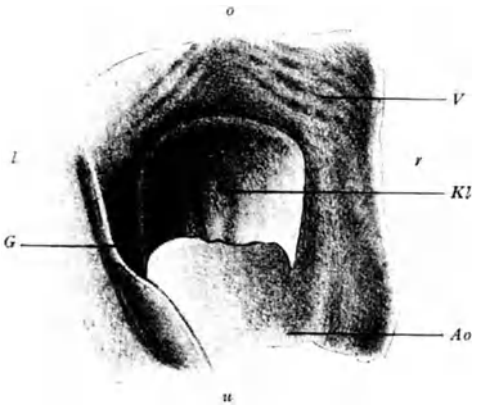


Abb. 47. Aortenklappe des Herzens von *Helix pomatia* L. nach NOLL, 18fach linear vergrößert. Es bedeuten: *V* die Kammer, *Ao* die Aorta, *Kl* die Klappe, *G* die Abgangsstelle eines Gefäßes, die sich hinter der Klappe befindet. Es sind zum Verständnis der Anordnung der Klappe im Herzen mit *o, u, l, r* (oben, unten, links, rechts) die Richtungsbezeichnungen in bezug auf den Tierkörper angeführt.

Herzen von *Helix pomatia* L. durch BEYNE, CARDOT (2), BIERING, VELOSO (1), BINET und PERLÈS sowie RAFFO, beim Herzen von *Arion* durch NIERSTRASS[1].

Im Herzen der *Lungenschnecken* befindet sich eine Klappe zwischen Vorhof und Kammer und eine zwischen Kammer und dem angeschlossenen arteriellen Gefäß eingeschaltet. Nach den Untersuchungen von NOLL (vgl. auch NOLD) (s. Abb. 46) handelt es sich bei der *Atrioventrikularklappe* um ein sagittal gestelltes muskulöses trichterartiges Gebilde, das sich bis zu etwa einem Viertel in das Kammerinnere einsenkt und an der Ventral- und Dorsalfläche der Kammer nahezu in der Mittellinie durch starke Muskelzüge befestigt ist. Der Klappenschluß wird vorzugsweise durch Zusammenziehung der Muskelfasern der Klappe selbst bedingt. Ihr Durchschlagen nach dem Vorhof zu bei der Zusammenziehung der Kammer wird durch die längs gestellten Muskelfasern der Kammerbasis verhütet, die sich an den Ansatzstellen der Klappe befinden. Bei der

[1] Vgl. hier auch die Angaben bei MAIRE, BINET und MAIRE, sowie BINET und QUERATTO.

Zusammenziehung der Kammer werden diese Gebilde sehr stark aufgebläht. Sie legen sich mit ihren freien Rändern einander an und werden dabei in beträchtlichem Umfange in den Vorhof getrieben.

Bei der *Aortenklappe* handelt es sich (s. Abb. 47) um eine mit Muskeln ausgestattete Taschenklappe, die in den Anfangsteilen der Aorta eingebaut ist. Ihre Lage und Anordnung kann man am besten erkennen, wenn man eine Herzkammer, die auf der Dorsalfläche liegt, ventral in der Mitte von oben nach unten aufschneidet, den Schnitt gegen die Aorta zu weiterführt und nun die klaffenden Ränder auseinander zieht. Man kann dann sehen, wie die Klappe oben rechts und links an der Dorsalseite der Aorta angeheftet ist. Es handelt sich bei ihr um ein taschenförmiges Gebilde. Der Abschluß der Aorta gegenüber der Kammer wird aber nicht allein durch diese Taschenklappe herbeigeführt, sondern auch durch die Muskulatur, die sich im Anfangsteil der Aorta befindet und zirkulär angeordnet ist. Zieht sich diese zusammen, so wird die Aorta gegenüber der Kammer abgeschnürt. Die Abdichtung wird noch erleichtert durch einen Muskelwulst, der sich in der Höhe der Klappe an der Vorderwand der Aorta befindet. Bei der Ausdehnung der Tasche der Aortenklappe, die mit Muskelfasern ausgerüstet ist, kommt es infolge des Druckes, der in dem Gefäß herrscht, zu einer starken Dehnung der Muskulatur, die in diese Klappe eingebaut ist. Dadurch wird sie zur Zusammenziehung angeregt. Die Folge davon ist, daß die Blutflüssigkeit durch diesen *Hilfsmechanismus* auch während der Diastole der Herzkammer in das Kreislaufsystem vorangetrieben werden kann.

Es fragt sich nunmehr, in welcher Frequenz das Herz der *Lungenschnecken* normalerweise tätig ist. Das hängt natürlich in erster Linie von den Bedingungen der Haltung der Tiere ab. Die Werte, die von verschiedenen Forschern für die Herzfrequenz von *Lungenschnecken* gefunden wurden, sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Die Frequenz, in der das

Tabelle 8. Mittlere Frequenz (f_m) des Herzens verschiedener Lungenschnecken bei Zimmertemperatur.

Tierart	f_m	Beobachter
Limnaea auricularia 0,1—0,2 cm .	100	LUDWIG (1, 2)
Limnaea auricularia 2,0 cm . . .	42,5—46,0	LUDWIG (1, 2)
Arion	20—36	NIERSTRASS
Ariolimax	35—40	CARLSON (4)
Helix pomatia L.	50—60	VON SKRAMLIK (18)
Helix pomatia L.	20—30	BLANC, JULLIEN u. MORIN (1, 2)
Helix hortensis	40	VON SKRAMLIK (18)
Planorbis corneus	40—45	VON SKRAMLIK (18)

Herz arbeitet, hängt in erster Linie von der Größe bzw. dem Alter der Tiere ab. 0,2 cm lange Exemplare von *Limnaea auricularia* haben eine

Herzfrequenz von etwa 100, 2,0 cm lange eine solche von etwa 45. Die Frequenz steht weiter in Abhängigkeit von dem *Bewegungszustand* der Tiere. Bei einem *kriechenden* Tier ist die Herzfrequenz sehr viel höher als bei einem ruhenden. Während die Durchschnittsfrequenz im Ruhezustand etwa 36 Zusammenziehungen je Minute beträgt, schlägt das Herz bei der gleichen Temperatur etwa 50mal je Minute, wenn die Tiere in lebhafte Bewegung geraten. Bei *Helix* ist die Herzschlagfrequenz im *Sommer* sehr viel höher als im Winter während des Schlafes. Das hängt natürlich in erster Linie mit der Umgebungstemperatur zusammen. Darauf soll noch die Rede gebracht werden, wenn die Beeinflussung der Herztätigkeit durch die Temperatur behandelt wird.

Hier ist auch noch darauf hinzuweisen, daß die Frequenz des *Helixherzens* im Tierkörper auch ohne jeglichen Eingriff ganz beträchtlich schwankt. BIERING hat auf meine Anregung hin darüber Untersuchungen angestellt. Es hat sich dabei ergeben, daß bei einer Beobachtungszeit von über 3 Stunden, bei der die Herzschlagzahl von 10 zu 10 Min. gemessen wurde, die Frequenz zwischen 25 und 50 Schlägen je Minute wechselte. Die Temperatur des Raumes, in dem das Tier, dessen Schale zum Zwecke der Beobachtung des Herzens gefenstert worden war, beobachtet wurde, betrug 18° C. Hohe Herzschlagfrequenzen sind in der Regel dann festzustellen, wenn sich das Tier stark zusammenzieht[1]. Jedenfalls besteht keine so strenge Rhythmik in der Tätigkeit des Herzens des unversehrten Tieres, wie wir sie vom Wirbeltierherzen her kennen und festzustellen gewohnt sind. Die Beobachtungen, die BIERING an *Helix pomatia* L. gemacht hat, konnten an *Helix hortensis* und *Planorbis corneus* bestätigt werden. Man sieht da sehr häufig, daß das Herz plötzlich sehr viel langsamer schlägt, ja sogar eine Zeitlang in Ruhe verharrt, ohne daß man einen äußeren Grund dafür festzustellen vermag. Offenbar hat dieses Geschehen mit den Druckverhältnissen im Tierkörper etwas zu tun, die sich natürlich von außen nicht ohne weiteres feststellen lassen. Jedenfalls deutet auch dieses Geschehen mit aller Entschiedenheit darauf hin, daß die Tätigkeit des Herzens bei den *Lungenschnecken* nicht von irgendwelchen Automatiezentren gelenkt wird. Denn sonst wären solche Schwankungen in der Herzfrequenz ganz unverständlich. Diese beobachtet man bei *Wirbeltierherzen* nur dann, wenn irgendwelche Nervenwirkungen ins Spiel kommen. Die merkwürdigen Schwankungen in der Frequenz des Herzens von völlig normalen *Weinbergschnecken* gehen am besten aus Tabelle 9 (S. 210) hervor.

Sehr häufig kann man am Herzen im Tierkörper die Feststellung machen, daß sich der Vorhof plötzlich etwas schwächer zusammenzieht und daß dann dieser schwachen Vorhofszusammenziehung keine Tätigkeit

[1] Diese Feststellung ist allerdings schlecht mit der Beobachtung von KOCH in Einklang zu bringen, danach bei *Muscheln* die Herzschlagfrequenz bei offenen Schalen erheblich höher ist als bei geschlossenen.

der Kammer nachfolgt (vgl. BIEDERMANN, BIERING). Es kann also offenbar der *Funktionszusammenhang* zwischen diesen beiden Herzabteilungen auch im Tierkörper sehr leicht gelöst werden.

Tabelle 9. Änderungen der Herzfrequenz bei einem unversehrten Exemplar von *Helix pomatia* L. bei Beobachtung von 10 zu 10 Min. Das Tier wurde bei Zimmertemperatur gehalten.

Zeit	f[1]	Zeit	f[1]
0	40	100 Min. später	50[2]
10 Min. später	45	110 ,, ,,	42
20 ,, ,,	40	120 ,, ,,	40
30 ,, ,,	35	130 ,, ,,	41
40 ,, ,,	26	140 ,, ,,	37
50 ,, ,,	32	150 ,, ,,	42
60 ,, ,,	39	160 ,, ,,	40
70 ,, ,,	25	170 ,, ,,	42
80 ,, ,,	39	180 ,, ,,	42
90 ,, ,,	41		

Es ist nunmehr am Platze, die Abhängigkeit zu besprechen, die zwischen der *Temperatur* des Raumes, in dem das Tier gehalten wird, und der Herzfrequenz besteht und zwar während des Winterschlafes und des Wachzustandes. YUNG (3) hat darüber als erster Beobachtungen angestellt, die in Tabelle 10 zusammengetragen sind. Bei gleicher Temperatur ist die Frequenz des Herzens von Tieren im Winterschlafe (vgl. die Werte von + 20° C Außentemperatur aufwärts) sehr viel höher als im Sommer während des Wachzustandes.

Tabelle 10. Abhängigkeit der Herzschlagfrequenz (f_m) bei *Helix pomatia* L. von der Temperatur (t) in °C im Winterschlaf (W) und im Wachzustand (S).

t	f_m	
	W	S
+ 1	2	—
+ 5	4	—
+ 10	12	—
+ 15	17	—
+ 20	26	36
+ 25	38	52
+ 30	54	67
+ 35	50	82
+ 40	Arhythmie	—
+ 50	—	Herzstillstand

Aus der Frequenzänderung kann man auch den Temperaturkoeffizienten bestimmen. Er beträgt bei Wintertieren zwischen 5 und 15° C 4,2, zwischen 10 und 20° C 2,2, zwischen 15 und 25° C 2,2 und zwischen 20 und 30° C 2,1. Er sinkt zwischen 25 und 35° C auf 1,3 herab. Bei den Sommertieren beträgt er in demselben Temperaturbereich nicht ganz 1,6. Dabei sind die Versuche von YUNG zugrunde gelegt. BIEDERMANN bestimmte bei Temperaturen zwischen + 38 und 40° C bei *Helix pomatia* L. 80—100 Schläge in der Minute. Selbst bei + 49° C sah er das Herz noch arbeiten. Damit ist aber zweifellos die obere Temperaturgrenze erreicht. Nach den bisher vorliegenden Beobachtungen kann man also sagen, daß das Herz von *Helix pomatia* L. zwischen 0 und + 50° C zu arbeiten

[1] Zahl der Herzschläge pro Minute.
[2] Das Tier hat sich stark zusammengezogen.

vermag[1]. Dieser Temperaturbereich, der an und für sich sehr groß ist, übersteigt denjenigen, in dem das *Froschherz* noch koordiniert zu arbeiten vermag, bei weitem.

Wie bei anderen Tierherzen wurde auch für eine Anzahl *Lungenschnecken* aus der ARRHENIUSschen Gleichung das μ berechnet. CROZIER und STIER bestimmten für das Herz von *Limax maximus* im Ruhezustande der Tiere zu Anfang des Frühjahres einen Wert von 16300, im Winter von 7900. Diese Befunde können mit Berechnungen in Einklang gebracht werden, deren Grundlage Versuche von LANG an *Helix pomatia* L. bilden. Das μ betrug im Januar 11300, im Februar 16000 und im Juni 7900. Auf Grund der Beobachtungen von BACHRACH und CARDOT ergibt sich für das Herz von *Arionembryonen* ein μ von 12700.

Hier ist auch eine merkwürdige Erscheinung zu besprechen, die von BACHRACH und CARDOT an der isolierten Kammer der *Weinbergschnecke* beobachtet wurde. Sie besteht darin, daß das Herz infolge einer *plötzlichen* Abkühlung seine Tätigkeit nicht auf die niedrige Temperatur einstellt, sondern in Diastole stehen bleibt. Es nimmt nach Ablauf einer bestimmten Zeit seine Tätigkeit wieder auf in einer Frequenz, die der niedrigen Temperatur entspricht. Diese Erscheinung wurde zuerst von LIBBRECHT am *Froschherzen* beobachtet und als *„thermisches Paradoxon"* bezeichnet[2]. Bemerkenswert ist es, daß das *Schneckenherz*, wenn es in einer Lösung gehalten wird, die eine größere Menge von *Kaliumionen* enthält, nach dem Stillstand seine Tätigkeit in auffallend hoher Frequenz aufnimmt. Das steht im Gegensatz zu dem langsamen Schlagen des Herzens, das ohne Gegenwart größerer Mengen von Kaliumionen in der Nährlösung als Folgeerscheinung der plötzlichen Abkühlung zu beobachten ist.

Es fragt sich nunmehr, welche Ernährungsflüssigkeit man zweckmäßig für das Herz der *Lungenschnecken* verwendet. Es ist nicht weiter überraschend, daß das Herz dieser Tiere am allerbesten arbeitet, solange es so ernährt wird wie in der Norm, also mit Hilfe seiner eigenen Körper-

[1] Nach den Angaben von VITA soll das Herz von *Helix aperta* BORN noch bei einer Temperatur von + 70° C weiter arbeiten! Wahrscheinlich lagen bei diesen Versuchen die Dinge so, daß wohl die Temperatur des Bades auf 70° gestiegen war, daß aber die Temperatur des Herzens diesen Grad noch nicht erreicht hatte. Es ist ganz unwahrscheinlich, daß ein Herz bei dieser hohen Temperatur tätig sein kann.

[2] Wahrscheinlich beruht das sog. *„thermische Paradoxon"* beim Froschherzen darauf, daß die Überleitungsgebilde zwischen den einzelnen Herzabteilungen infolge der plötzlichen Abkühlung versagen. Der Sinus wird arbeiten, und zwar in einer Frequenz, die der niedrigen Temperatur des Bades entspricht. Die Antriebe, die vom Sinus ihren Ausgang nehmen, werden aber eine Zeitlang nicht nach den Vorhöfen, vor allem aber nicht auf die Kammer übertragen, weil die Überleitungsgebilde gegenüber allen plötzlichen Änderungen der Temperatur außerordentlich empfindlich sind. Ob diese Annahme, die auf Grund meiner Beobachtungen [Über die Beziehungen zwischen der normalen und rückläufigen Erregungsleitung beim Froschherzen. Pflügers Arch. **184**, 1 (1920)] sehr viel Wahrscheinlichkeit für sich hat, das Richtige trifft, müssen indessen eigene Untersuchungen ergeben.

flüssigkeit. Freilich ist die Hämolymphe der *Lungenschnecken* nicht allein sehr verwickelt zusammengesetzt, sondern auch großen Schwankungen in der Zusammensetzung unterworfen, je nach der Jahreszeit. ARVANITAKI und CARDOT (5) haben die Beobachtung gemacht, daß die Konzentration der Hämolymphe der Tiere (es handelte sich um *Helix aspersa, aperta, vermiculata* und *pisana*) während des Winter- wie des Sommerschlafs bei großer Trockenheit allmählich zunimmt. Infolge von Regenfällen sinkt sie auf der anderen Seite innerhalb ganz kurzer Zeit ab. Manchmal betrugen die Schwankungen des Wasserhaushaltes der Tiere 30% und mehr. Die Verdünnung der Körpersäfte nach Regenfällen kommt allerdings nur dann zustande, wenn die Tiere Gelegenheit haben, Nahrung zu sich zu nehmen. Eine Wasseraufnahme durch die Haut spielt in all diesen Fällen eine untergeordnete Rolle.

Bemerkenswert ist es, daß sich die Körpersäfte der vier vorhin erwähnten Gattungen von *Helix* auch dann als verschieden zusammengesetzt erweisen, wenn man die Tiere unter völlig gleichartigen Bedingungen hält. Diese Feststellung ist offenbar mit den Lebensgewohnheiten der Tiere in Zusammenhang zu bringen. Für die vorliegenden Betrachtungen ist es aber nicht unwichtig hervorzuheben, daß die Herzen der Tiere selbst dann zu arbeiten vermögen, wenn die Ernährungsflüssigkeit in ihrer Zusammensetzung sehr stark schwankt[1]. Als besonders günstig für die Unterhaltung der Herztätigkeit erwiesen sich Salzlösungen, die für *Helix aperta* 0,102, für *Helix aspersa* und *vermiculata* 0,153 und für *Helix pisana* 0,205 n waren. Diese „optimalen" Lösungen sind leicht hypertonisch. Sie müssen die Ionen Na, K, Ca und Mg enthalten [vgl. hierzu ARVANITAKI und CARDOT (1)].

Interessant ist es, daß sich im Schneckenblut, das gegenüber Lackmuspapier deutlich alkalisch reagiert, nach den Angaben von COUVREUR auch Harnstoff befindet, und zwar in Mengen von 0,2—0,3%[2]. Der letztere Wert gilt für Tiere, die sich im Winterschlaf befinden. Ob man aber der Nährlösung für das Herz Harnstoff zusetzt oder nicht, spielt nach den Erfahrungen von LOVATT EVANS gar keine Rolle.

Zur Ernährung des Herzens von *Helix pomatia* L. benutzte LOVATT EVANS eine Frosch-Ringerlösung mit vermehrtem Calciumgehalt, zu der das Blut des Tieres in Mengen von etwa 10% zugesetzt wurde. In ähnlicher Weise behalf sich BIERING bei seinen Versuchen an herausgeschnittenen Herzen von *Helix pomatia* L. Als Durchspülungsflüssigkeit wurde die Hämolymphe anderer Tiere benutzt, entweder in reinem Zustande oder aber nach Verdünnung mit 0,6%iger NaCl-Lösung zu gleichen Teilen. Aus einem Tier

[1] Wie anspruchslos das Herz von *Helix pomatia* L. in bezug auf die Ernährung ist, geht auch aus den Beobachtungen von MOUGEOT und AUBERTOT hervor, die zu seiner Durchströmung *schwefelhaltige Mineralwässer* verwandten (vgl. hier auch VILLARET, BELTHOISE und JUSTIN-BESANÇON).

[2] Nach FLORKIN und RENWART (1) soll sich im Blute der *Wirbellosen* nur wenig freies Ammoniak befinden. Nach FLORKIN und HOUET sind in der Hämolymphe von *Anodonta* nur Spuren davon enthalten. Im Blute von *Helix pomatia* L. fanden FLORKIN und RENWART (2) 0,7—2,0 mg je 100 ccm (vgl. hier auch CHARNOT).

lassen sich etwa 2,0—2,5 ccm Körperflüssigkeit gewinnen. Man geht zu diesem Zwecke am besten so vor, daß man bei den Tieren nach Fensterung den Perikardialsack und den Vorhof anschneidet und das Blut, das austropft, auffängt. Der Abfluß von Blut wird erhöht, wenn man bei diesem Eingriff den Fuß des Tieres leicht massiert. Es muß aber vermieden werden, daß dadurch etwa die Schleimabsonderung in Gang gebracht wird, denn jede Beimengung von Schleim zur Durchspülungflüssigkeit erweist sich als ein starkes Herzgift. In Frosch-Ringerlösung oder in 0,6%iger NaCl-Lösung arbeitet das Herz auf die Dauer nicht. Die Kammer gerät unter dem Einfluß einer solchen Lösung in einen tonischen Kontraktionszustand.

Wichtig für die Unterhaltung der Tätigkeit des Herzens ist es, daß sich in der Durchspülungsflüssigkeit genügende Mengen von *Sauerstoff* befinden. Dadurch wird zweifellos die Leistungsfähigkeit des Herzens erhöht. Versenkt

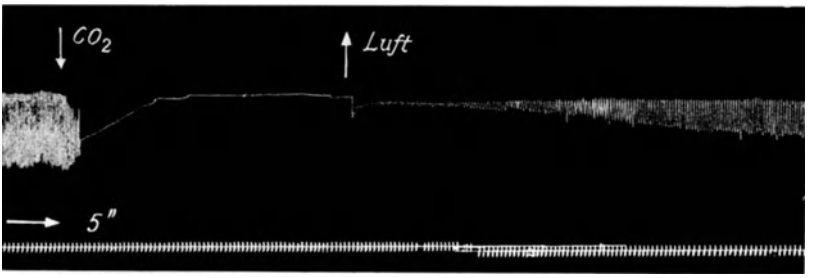


Abb. 48. Tonussteigerung der ausgeschnittenen und durchströmten Kammer des Herzens von *Helix pomatia* L. unter dem Einfluß von CO_2 nach Lovatt Evans. Registrierung von oben nach unten: Tätigkeit der Kammer. Zeit in $^5/_1$ sec. Beim ↓ wird der Inhalt der Kanüle durch Ringer-Lösung ersetzt, die mit CO_2 gesättigt ist. Beim ↑ wird das CO_2 mittels Durchleiten von Luft entfernt.

und hält man eine *Schnecke* unter Wasser, so erfährt infolge der Kohlenstoffdioxydanreicherung in der Hämolymphe der Herzschlag eine auffällige Verlangsamung. Das gleiche kann man erreichen, wenn man den Mantelsack mit Öl füllt. Zuletzt bleibt das Herz nach den Erfahrungen von Yung (3) in Diastole stillstehen. Unter dem Einfluß großer Mengen von Kohlenstoffdioxyd in der Ernährungsflüssigkeit gerät das Herz von *Helix pomatia* L. nach Lovatt Evans in eine tonische Kontraktion. Leitet man wieder Luft durch die Lösung hindurch, so nimmt es (s. Abb. 48) seine Tätigkeit von neuem auf.

Es ist natürlich stets mißlich, bei Durchspülungsversuchen am Herzen von *Helix pomatia* L. die Körperflüssigkeit der Tiere zu verwenden. Selbst wenn man sparsam damit umgeht, so wird zu jedem Versuche die Körperflüssigkeit von etwa 10 Tieren gebraucht. Es war daher erwünscht, eine Nährlösung in die Hand zu bekommen, in der das Herz von *Helix pomatia* L. längere Zeit zu arbeiten vermag, ohne daß sich irgendwelche Störungen bemerkbar machen. Eine solche Lösung wurde von Cardot (3) zusammengesetzt. Es handelt sich im Prinzip um eine Ringerlösung, die im Liter 0,54—0,67 g NaCl, 0,25—0,32 g KCl und 0,15—0,18 g $CaCl_2$ enthält. Sie entspricht, wie es Cardot ausgedrückt hat, einer 60—75%igen Warmblüter-Ringerlösung. Unter diesen Ernährungsbedingungen arbeitet das Herz von *Helix pomatia* L. nach den Angaben von Cardot (3) länger als 48 Stunden. Benutzt man die Warmblüter-Ringerlösung in einfacher oder doppelter Konzentration, so entwickelt sich nach einer vorübergehenden Arhythmie eine Herztätigkeit in sehr langsamer Frequenz, die aber sehr regelmäßig vor sich geht. Die Zusammenziehungen der Herzkammer weisen eine hohe Amplitude auf,

genau so wie man sie bei Verwendung der Körperflüssigkeit oder jener Nährlösung beobachtet, deren Zusammensetzung vorhin angegeben wurde. Der Tonus der Herzmuskulatur erweist sich unter diesen Bedingungen außerordentlich herabgesetzt. Bei Beeinflussung des Herzens durch eine normale oder hypertonische Warmblüter-Ringerlösung machen sich merkwürdige Rhythmusschwankungen am Herzen bemerkbar, die darin bestehen, daß der Herzmuskel eine Zeitlang sehr langsam und kräftig, im Anschluß daran wieder sehr rasch schlägt, allerdings mit schwacher Kraft. Zum Teil hängt dies mit den Schwankungen im *Tonus* zusammen, die durch den Wechsel in der Zusammensetzung der Lösung herbeigeführt werden.

BLANC, CHAMBON, JULLIEN und MORIN haben später eine Lösung hergestellt, die sich für die Herzkammer von *Helix pomatia* L. ganz besonders eignen soll. Sie enthält die vier Kationen Na, K[1], Ca und Mg, und zwar in den Chlorverbindungen. Die Mengenverhältnisse sind im Liter: Na 1,06 g, K 0,17 g, Ca 0,3 g und Mg 0,3 g. Bei Verwendung einer solchen Lösung kann das Herz von *Helix pomatia* L., das den Tieren in der Zeit von Anfang Oktober bis Mitte Februar entnommen wurde, während 9 Tagen regelmäßig arbeiten, zu anderen Jahreszeiten nur 2 Tage lang. Allerdings läßt die Frequenz, in der die Herzen tätig sind, allmählich stark nach. Hört die Herztätigkeit auf, so kann man sie wieder in Gang bringen, wenn man an Stelle der Mineralsalzlösung die *Körperflüssigkeit* der Tiere verwendet. Der Unterschied in dem Verhalten des Herzens von Winter- gegenüber Sommertieren wird dadurch erklärt, daß sich im Herzen zu Anfang der Winterzeit größere Mengen von Glykogen befinden, auf dessen Kosten die Tätigkeit durchgeführt werden kann.

ARVANITAKI und BLANC haben auch Untersuchungen über den Einfluß des p_H auf die Herztätigkeit von *Helix pomatia* L. angestellt. Sie verwendeten eine sog. äquilibrierte Ionenlösung, die Na, K, Ca und Mg enthielt, in demselben Mengenverhältnis, das vorhin angegeben wurde. Zu dieser Lösung wurde entweder eine $^1/_{100}$ n Salzsäure- oder eine $^1/_{100}$ n NaOH-Lösung hinzugefügt, um den gewünschten Wasserstoffexponenten zu erzielen. Das Herz arbeitet am besten und am längsten, wenn der p_H 7,6 beträgt. Wird er geändert, so kommt es meist vorübergehend zu einer Beschleunigung der Herztätigkeit, die von einer Vermehrung des Tonus begleitet ist. Die Streuungsbreite der Werte für den p_H, innerhalb deren die Herztätigkeit normal vor sich gehen kann, sind nach den Beobachtungen von ARVANITAKI und BLANC außerordentlich gering.

Nach den Untersuchungen von ARVANITAKI und CARDOT (1) liegen die Dinge für die Ernährung des Herzens von *Helix pisana* ähnlich wie für das Herz von *Helix pomatia* L. Das isolierte Herz des ersteren Tieres vermag nur dann richtig lange Zeit hindurch zu arbeiten, wenn sich in der Ernäh-

[1] Über das Verhalten des Herzens von *Helix pomatia* L. gegenüber Kalium gehen die Meinungen verschiedener Forscher noch etwas auseinander. LOVATT EVANS bemerkt, daß das Herz von *Helix pomatia* L. gegenüber einer Vermehrung des Kaliumgehaltes der Durchspülungsflüssigkeit bis auf 0,2% unempfindlich ist. HOGBEN stellte demgegenüber fest, daß das Herz dieser Tiere bei einem Überschuß von Kaliumionen in der Ernährungsflüssigkeit in Diastole stillstehen bleibt, während es einem Kaliummangel gegenüber unempfindlich ist. CARDOT, CHEVALLIER und FAYE (1, 2) bemerken (im Gegensatz dazu), daß das Herz von *Helix pomatia* L. entsprechend den Erfahrungen von ZWAARDEMAKER am *Froschherzen* seine Tätigkeit einstellt, wenn man das Kalium aus der Durchströmungsflüssigkeit entfernt. Über die Bedeutung des „Lichtfaktors" bei diesem Geschehen vgl. auch die Angaben von CARDOT (7, 8).

rungsflüssigkeit neben den Ionen Na und K auch noch Ca und Mg befinden. Allerdings müssen die letzteren beide in der Lösung vorhanden sein. Sie können sich nicht etwa wechselweise vertreten, wie das in einem gewissen Umfange für das Herz von *Helix pomatia* L. zutrifft. Freilich erweist sich für das Herz von *Helix pisana* der Mangel an Ca weniger ungünstig als der von Mg. Die Beziehung in dem Mengenverhältnis zwischen den Alkali- und Erdalkaliionen muß etwa 3 betragen. Auch das Mengenverhältnis zwischen Na- und K-Ionen muß ein bestimmtes sein. Man bekommt die günstigsten Bedingungen für die Tätigkeit des Herzens, wenn diese Beziehung 16,5 beträgt. Ca und Mg müssen in einem Mengenverhältnis von 0,4 in der Lösung vorhanden sein.

ARVANITAKI und CARDOT (1) haben nun die chemische Zusammensetzung der Körperflüssigkeit von *Helix pisana* verglichen. In dieser Körperflüssigkeit beträgt die Beziehung Na zu K 16,5, die Beziehung von $\frac{Na + K}{Ca}$ ist 12,3, während sie in den Versuchen von ARVANITAKI und CARDOT 10,5 betrug[1]. Man kann daraus schließen, daß die Zusammensetzung der Nährlösung für das Herz von *Helix pisana* in bezug auf die Ionen weitgehend der Zusammensetzung der Hämolymphe des Tieres entsprach. ARVANITAKI und CARDOT (2) haben noch eigens darauf hingewiesen, daß das Magnesium-Ion in einer Nährlösung für das *Schneckenherz* deswegen nicht fehlen darf, weil ausschließlich durch seine Gegenwart die Erregbarkeit der Kammer auf entsprechender Höhe gehalten wird. BLANC, JULLIEN und MORIN (2) haben auch die Tätigkeitsweise von Herzstreifen verfolgt, die in Lösungen verschiedener Zusammensetzung gehalten wurden. Der Vorhof scheint in bezug auf die Ernährungsflüssigkeit weniger anspruchsvoll zu sein als die Herzkammer. Für den Vorhof kann man mit den Ionen Na und K in der Nährlösung auskommen, die Kammer braucht daneben noch Ca und Mg.

CARDOT (3) hat die Tätigkeitsweise des *Helixherzens* auch beim Halten in hypertonischen Lösungen untersucht. Zuerst tritt, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, bei Verwendung einer solchen Ernährungsflüssigkeit ein *Stillstand* des Herzens in Diastole ein, der einige Minuten anhält. Dann beginnt das Herz von neuem zu arbeiten, und zwar zuerst schwach und unregelmäßig. Die Amplitude der Zusammenziehung erfährt aber fortlaufend eine Verstärkung, ebenso wie die Schlagfolge immer regelmäßiger wird, bis zuletzt das Herz besser arbeitet als in einer isotonischen Lösung. Manchmal kann es geschehen, daß das Herz nach Einbringen in eine stark hypertonische Lösung nicht stillstehen bleibt, sondern weiter arbeitet, wenn auch anfänglich mit einer sehr geringen Kraft. Ausnahmslos schlagen aber die Herzen einige Zeit nach Einbringen in hypertonische Lösungen sehr langsam, dann allerdings mit ganz beträchtlicher Kraft.

Interessant ist das Verhalten des *Helixherzens* gegenüber *Traubenzucker*. Verwendet man Lösungen geringer Konzentration, so beginnt das Herz in Gruppen zu arbeiten, die durch längere Pausen von einander getrennt sind. Der Tonus des Herzens nimmt dabei fortlaufend zu, bis es zuletzt (bei Verwendung einer 4%igen Traubenzuckerlösung) in einen Zustand von Kontraktur verfällt (ARVANITAKI und BONNAMOUR). Im Herzen von *Helix* findet sich auch eine gewisse Menge von *Glykogen*, der seine Leistung parallel geht. Auch sind die Herzen imstande, den Traubenzucker der Nährlösung zu Glykogen

[1] Dieser Quotient steht in Übereinstimmung mit den Erfahrungen von BERNARD und BONNET in bezug auf den Natrium- und Kaliumgehalt der Hämolymphe von *Helix pomatia* L. Er beträgt hier 10,5. Freilich muß man das Kalium als freies, nicht als Gesamtkalium rechnen (vgl. auch CARDOT und JULLIEN).

umzuwandeln und dieses in den Muskelfasern zu stapeln[1] [vgl. LOEPER, LEMAIRE und MOUGEOT (1—3)].

ARVANITAKI und CARDOT (7) haben auch noch die Wirkung von verschiedenen Extrakten aus den Herzen und Muskeln verschiedener *Helixarten* bzw. *Frösche* und auch von Hefeextrakten auf die Tätigkeitsweise der Herzkammer von *Helix pisana* untersucht. Die wärmebeständigen und dialysierbaren Körper aus diesen Extrakten üben die gleiche Wirkung aus: Stillgestellte Herzkammern nehmen daraufhin die Tätigkeit wieder auf, sie arbeiten kräftig und in rascher Folge. Jedenfalls kann mit allen diesen Stoffen eine *günstige* Wirkung auch bei Herzen erzielt werden, die bereits nicht mehr regelmäßig arbeiten (vgl. hierzu auch die Beobachtungen von ARVANITAKI und CARDOT (6, 7, 9) sowie von JULLIEN, VINCENT, BOUCHET und VUILLET (1, 4)].

Es wurde auch die Durchlässigkeit des Myokards von *Helix pomatia* L. gegenüber NaCl, KCl, $CaCl_2$ und $MgCl_2$ untersucht [JULLIEN und PEILLON (1—4)]. Dabei wurde die Kammer entweder von außen oder aber von innen von den betreffenden Lösungen umspült. Dieses Geschehen hängt von einer Anzahl von Faktoren ab: Von dem Zustand des Myokards, von dem hydrostatischen Druck, unter dem das Herz steht, sowie von dem osmotischen Druck der Ernährungsflüssigkeit. Auch das Ausmaß des Herzvolumens spielt eine Rolle. Je größer es ist, um so geringer ist die Schicht Herzmuskelsubstanz, die für den Durchgang der Ionen in Frage kommt, um so leichter wandern die Ionen durch. NaCl kann sowohl von außen nach innen als auch umgekehrt durch die Herzwand hindurchgehen. Im letzteren Fall erfolgt der Durchtritt allerdings leichter. KCl geht ganz langsam durch die Herzwand hindurch, und zwar stets bloß in der Richtung vom Herzinnern nach außen. Ein Durchgang von Kalium durch die Herzwand ist nur dann festzustellen, wenn im Innern des Herzens ein Druck herrscht, der erheblich größer ist als der Außendruck. 10—20 Min. nach Unterbringung in einer entsprechenden Lösung erscheint das Herz opak und erweist sich schwach zusammengezogen. Nach längerer Zeit, meist 5—8 Stunden, beginnt sich die Herzkammer wieder auszudehnen, hauptsächlich in ihren seitlichen Anteilen. Hand in Hand damit wird sie auch durchsichtiger. Zuletzt geht sie in einen Zustand von Erschlaffung über. Für $CaCl_2$ ist die Herzwand der Kammer von *Helix pomatia* L. in beiden Richtungen durchgängig. Erweist sich das Herz in dieser Nährlösung stark zusammengezogen, so geht dieses Salz durch die Herzwand außerordentlich langsam hindurch, offenbar infolge einer Veränderung der Oberflächenbeschaffenheit des Herzens. Ebenso wie für $CaCl_2$ ist die Herzwand von *Helix pomatia* L. auch für $MgCl_2$ durchlässig.

[1] In 100 g Frischsubstanz des Herzens von *Helix pomatia* L. fanden BIERRY und GOUZON Glykogen in Mengen von 1,6%. Auf Kosten dieses Bestandes kann das Herz lange Zeit hindurch arbeiten. Das ergibt sich u. a. aus der einfachen Tatsache, daß die Herzen von *Helix pomatia* L. auch nach Überwinterung der Tiere in einer Ernährungsflüssigkeit schlagen, die keinen Traubenzucker enthält.

Es fragt sich nunmehr, auf welche Faktoren die Tätigkeitsweise des Herzens von *Lungenschnecken* zurückzuführen ist. Es war schon BIEDERMANN, der auf diesem Gebiete eine grundlegende Erfahrung beigebracht hat, indem er zeigen konnte, daß der Füllungsdruck der Kammer für die Tätigkeit dieses Herzabschnittes von ausschlaggebender Bedeutung ist. Entleert man das Herz von *Helix* völlig, so stellt es seine Tätigkeit entweder überhaupt ein oder schlägt nur außerordentlich selten. Selbst bei einem Innendruck von 0,2 cm H_2O arbeitet es nur in großen Zwischenräumen. Erst wenn der Innendruck höhere Werte erreicht, beginnt das Herz rhythmisch zu arbeiten (s. Tabelle 11).

Tabelle 11. Abhängigkeit der mittleren Frequenz (f_m) der Kammer eines Herzens von *Helix pomatia* L. von dem in der Herzhöhle herrschenden Druck (p) in cm H_2O nach W. BIEDERMANN.

p	f_m	p	f_m
3,0	50	0,5	11
1,5	36	0,2	0
0,8	21	3,0	50

Die Beobachtungen von BIEDERMANN lehren unzweideutig die engen Beziehungen kennen, die zwischen der rhythmischen Tätigkeit der *Helix*-Kammer als Vertreter der *Weichtierherzen* und der Dehnung der Muskelfasern bestehen. Man kann sagen, daß innerhalb eines bestimmten Druckbereiches die Frequenz, in der das Herz arbeitet, dem Druck völlig parallel geht. Ist der Innendruck des Herzens gleich Null, so arbeitet das Herz nicht oder nur ganz selten. Wird der Innendruck stark gesteigert, erreicht er also einen Wert von über 5 cm H_2O, so arbeitet die Herzkammer schlecht und zwar infolge Überdehnung ihrer Muskelfasern.

Diese Erfahrungen von BIEDERMANN wurden durch die nachfolgenden Untersucher, vor allem FOSTER und DEW SMITH, CARLSON (4, 5) sowie RAFFO bestätigt. FOSTER und DEW SMITH haben auf die Bedeutung hingewiesen, die diese Abhängigkeit der Herztätigkeit vom Füllungsdruck für die Regelung des Blutkreislaufes besitzt. Je mehr Blut der Kammer zuströmt, desto häufiger wird sie arbeiten. Auf diese Weise wird eine Überdehnung des Herzens vermieden, denn an und für sich besteht sehr leicht die Möglichkeit zu einer Überfüllung des Herzens, besonders dann, wenn sich das Tier zusammenzieht. CARLSON (4, 5) hat gezeigt, daß man durch Verbindung des leeren Ventrikels mit einem Schreibhebel die Frequenz, in der dieser Herzteil arbeitet, mit Leichtigkeit in die Höhe treiben kann. Nach RAFFO bewirkt eine Steigerung der Spannung der Muskelwand eine Erhöhung der Schlagfrequenz, gleichzeitig allerdings auch eine Vergrößerung der Amplitude der Zuckung, wenigstens innerhalb eines bestimmten Bereiches. Setzt man die Wandspannung herab, so erweisen sich die Zusammenziehungen des Herzens kräftiger, als wenn dieselbe Spannung durch allmähliche *Dehnung* des zuvor völlig entspannten Herzens erreicht worden wäre.

Auf meine Anregung hin hat nun BIERING das Verhalten des *Helixherzens,* das in einen künstlichen Kreislauf eingeschlossen war, bei

Änderung des Durchströmungsdruckes untersucht. In die Vena pulmonalis war eine Kanüle eingebunden worden, die mit einer MARIOTTEschen Flasche in Verbindung stand. Bei diesem Durchströmungsversuchen war das Herz freigelegt. Zur Verzeichnung der Tätigkeit des Herzens waren sowohl der Vorhof als auch die Kammer mit Hebeln verbunden. Die Atrioventrikulargrenze wurde mittels kreuzweise gesteckten Nadeln so weit festgehalten, daß die Bewegungen des Vorhofs- die des Kammerhebels nur wenig beeinflußten, und daß die Hin- und Herbewegungen beider Herzteile möglich waren. Da es nicht gelang, in die Aorta eine Kanüle einzubinden, so war die Leber mit dem Herzen herausgeschnitten worden. Das Blut entströmte dem Herzen also durch die angeschnittenen Gefäße, die mit der Leber in einer Höhe von etwa 1 cm über dem Herzen gelagert waren.

Durch den Zug der Hebel wird natürlich die *Automatie* des Herzens geweckt. Solange der Füllungsdruck von der Vena pulmonalis aus gering ist, wird der Einfluß der Dehnung der Herzwand durch die Hebel überwiegen. Das ist im allgemeinen bei Drucken unter 2 cm H_2O der Fall und äußert sich darin, daß Vorhof und Kammer dann zumeist unabhängig voneinander arbeiten. In diesem Verhalten hat man mit Leichtigkeit ein Kriterium in der Hand, ob die Herztätigkeit allein auf den Füllungsdruck zurückzuführen ist oder auf den Zug der Hebel. Wenn die Herzabteilungen *koordiniert* arbeiten, ist es der Füllungsdruck, der als Anreger der Herztätigkeit in Frage kommt. Arbeiten sie *unkoordiniert*, so wirkt sich der schwache Zug der Hebel allein aus. Er ist es dann, der die automatische Tätigkeit des Herzens auslöst[1].

Bei diesen Versuchen hat es sich gezeigt, daß das Herz bei einem *venösen Druck* gleich *Null* nicht arbeitet. Das gilt freilich nur unter der Voraussetzung, daß dann seine Herzabteilungen mit den Hebeln noch nicht verbunden sind. Damit ein Herz in situ zur Tätigkeit gebracht

[1] In einigen Abhandlungen hat WILLEMS (1—3) im Anschluß an JORDAN bzw. WOLVEKAMP auseinandergesetzt, daß das automatische Arbeiten des Herzens von *Helix pomatia* L. auch ohne Dehnung zustandekommt, und mir gegenüber den Vorwurf erhoben, ich hätte diesen Herzen jegliche Automatie abgesprochen. WILLEMS war nicht in der Lage, den Begriff der Automatie von dem des Automatiezentrums zu unterscheiden. In Wirklichkeit kommt er zu den gleichen Ergebnissen wie ich bzw. meine Schüler BIERING und TÜRK. Seinen Angaben nach hat das *Schneckenherz* durch den von ihm verwendeten Hebel keine Dehnung erfahren. Darauf möchte ich nur hinweisen, daß ohne einen Zug eine Verzeichnung der Herztätigkeit gar nicht möglich gewesen wäre. Es ist eine bekannte Tatsache, daß selbst die Tätigkeitsweise des *Froschherzens* nur dann registriert werden kann, wenn man die betreffende Abteilung in irgendeiner Weise einem Zuge aussetzt, also dehnt. Das Entscheidende beim *Helixherzen* ist aber, daß es sich wohl leicht zusammenzieht, doch nicht ohne weiteres erschlafft (vgl. S. 256). Die Erschlaffung muß in irgendeiner Weise begünstigt werden, wenn das Herz wieder von neuem zur Tätigkeit gebracht werden soll. Die übrigen Ergebnisse von WILLEMS sind nichts anderes als Bestätigungen längst anerkannter Tatsachen aus dem Gebiete der Herzphysiologie.

wird, bedarf es eines Druckes von 1 cm H_2O. Da beginnt das Herz koordiniert. zu schlagen, d. h. es zieht sich zuerst der Vorhof zusammen und die Kammer folgt ihm nach. Bei einem Druck in der Vena pulmonalis von 2 cm H_2O arbeitet das ausgeschnittene Herz annähernd so wie im Tierkörper. Seine beiden Abteilungen erweisen sich dann so gefüllt wie in der Norm, ohne daß man etwa von einer Überdehnung reden kann.

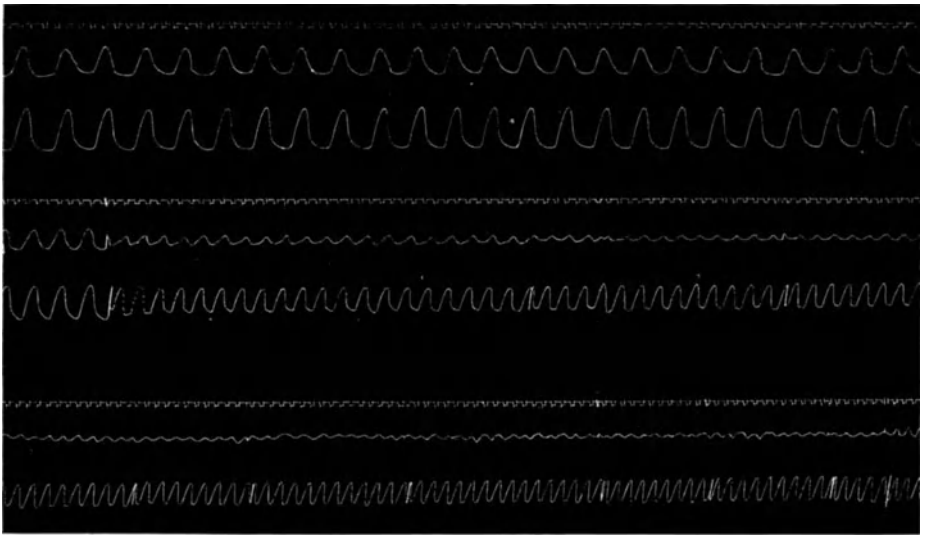


Abb. 49. Abhängigkeit der Herztätigkeit des ausgeschnittenen künstlich durchströmten Herzens von *Helix pomatia* L. von der Größe des venösen Druckes nach BIERING. Registrierung in jeder der drei Aufnahmen von oben nach unten: Zeit ⊓⊔ = 1/1 sec, Vorhofs-, Kammertätigkeit. Man beachte, daß mit zunehmendem venösen Druck die Frequenz des Herzens in die Höhe geht und daß das Intervall zwischen Vorhofs- und Kammertätigkeit immer kürzer wird. 1. Aufnahme: Venöser Druck = 2,0 cm H_2O. 2. Aufnahme: Venöser Druck = 3,0; 3,5; 4,0 und 4,5 cm H_2O (abgegrenzt durch die Haltestriche in den Kurvenzügen). 3. Aufnahme: Venöser Druck 5,0; 5,5; 6,0; 6,5; 7,0; 7,5; 8,0; 8,5 cm H_2O (abgegrenzt durch die Haltestriche in den Kurvenzügen).

Ist das Herz mit Hebeln verbunden, so schlägt es koordiniert erst dann, wenn der Druck in der Vena pulmonalis 2,0 cm H_2O erreicht. In strenger Übereinstimmung mit den Erfahrungen von BIEDERMANN, FOSTER und DEW SMITH sowie CARLSON (4) führt jede Steigerung des Druckes in der Vena pulmonalis zu einer Steigerung der Herzfrequenz (s. Abb. 49). Zugleich mit der Frequenz des Herzens ändern sich weitgehend auch die Art des Zuckungsablaufes, also Gipfelzeit, Amplitude und Dauer der Zuckung, und zwar, wie Tabelle 12 lehrt, im Sinne einer Verkleinerung. Das Intervall zwischen den beiden Herzabteilungen A_s—V_s wird mit steigender Frequenz immer kürzer. Bei einer Frequenz von 17 Schlägen je Minute beträgt es 3,10, bei einer Frequenz von 64 Schlägen je Minute 0,08 Sekunde.

Mit besonderem Nachdruck sei darauf hingewiesen, daß beim Wirbeltierherzen eine Abhängigkeit der Überleitungszeiten von der *Frequenz*,

in der das Herz tätig ist, nicht besteht. Wie rasch oder wie langsam das führende Zentrum arbeitet, stets sind die Überleitungszeiten zwischen den einzelnen Herzabteilungen *gleich*. Das setzt allerdings voraus, daß keine Temperatur- und auch keine Nervenwirkung ins Spiel kommt, durch die die Arbeitsweise der Überleitungsgebilde verändert werden kann.

Tabelle 12. Abhängigkeit der Herzfrequenz (f), des Intervalls A_s—V_s und der Größe der Ausschläge von Vorhof und Kammer von der Höhe des venösen Druckes p nach BIERING.

p in cm H_2O	f	A_s—V_s in sec	Amplitude	
			A in mm	V in mm
2,0	17,0	3,10	0,93	1,50
3,0	22,0	2,40	0,81	1,25
3,5	32,6	1,10	0,31	1,06
4,0	37,0	0,75	0,22	1,00
5,0	38,4	0,58	0,18	0,87
6,0	48,0	0,50	0,15	0,75
7,0	52,0	0,21	0,10	0,75
10,0	64,0	0,08	0,12	0,75

Der höchste Druck, bei dem das Herz unter den angegebenen Bedingungen noch zu arbeiten vermochte, betrug etwa 10,0 cm H_2O. Dieser kommt im allgemeinen im Tierkörper in dieser Höhe nicht vor. Wenn das Herz bei diesen hohen venösen Drucken noch tätig war, so beruhte dies in erster Linie darauf, daß der Widerstand im arteriellen Gefäßsystem nur etwa 1,0 bis höchstens 2,0 cm H_2O betrug. Ob die Kammer im Tierkörper ihren Inhalt gegen einen Druck im venösen System von 10,0 cm H_2O auswerfen kann, ist vorerst nicht zu entscheiden.

Hervorzuheben ist, daß das ausgeschnittene, in einen künstlichen Kreislauf eingeschlossene Herz von *Helis pomatia* L. außerordentlich genau arbeitet. Die Begutachtung der *Rhythmik* auf dem Wege über die mittleren Abweichungen der einzelnen Perioden vom Mittel durch H. WOLF (1) haben gelehrt, daß diese Größe in der Regel um $\pm$ 1% schwankt. Es handelt sich darin um den Ausdruck für eine Genauigkeit, die ganz erstaunlich ist, denn sie ist sehr viel größer als wir sie vom *Froschherzen* kennen und kommt sehr nahe an die des Herzens der *Rundmäuler* heran, das sich nach den bisherigen Messungen als das genauest arbeitende Herz unter allen Herzen innerhalb der Tierreihe erwiesen hat (mittlere Abweichungen vom Mittel von $\pm$ 0,7%).

Welche Bedeutung der Zustrom von Blut zum Herzen für dessen Tätigkeitsweise hat, geht auch aus einem einfachen Versuch hervor, den BIERING bei *Helix pomatia* L. angestellt hat. Klemmt man die Vena pulmonalis eines Herzens von *Helix pomatia* L., das im Tierkörper belassen ist und richtig im Perikardialraum arbeitet, mit Hilfe eines Finders ab, so sinkt die Frequenz, in der das Herz tätig ist, in ganz kurzer Zeit sehr stark herab, wie aus Tabelle 13 hervorgeht. Zumeist erniedrigt sie sich auf die Hälfte, vielfach auch auf $^1/_3$, ja noch weniger, der Norm.

Wenn das Herz nach Behinderung des Zustromes von Blut noch weiter arbeitet, so kann das auf zwei Ursachen beruhen. Einmal weil immer

noch eine gewisse Menge Blut in den Herzhöhlen verblieben ist, die zur Aufrechterhaltung einer gewissen Spannung der Wände ausreicht. Sodann ist man beim bloßen Abklemmen der Vena pulmonalis mit Hilfe eines Finders niemals ganz sicher, daß der Zustrom zum Herzen vollkommen unterbrochen ist, da das Tier natürlich Abwehrbewegungen macht, wenn man den Finder auflegt. Da sich aber die gleiche Senkung der Frequenz ergibt, wenn man die Pulmonalvene *unterbindet*, so liegen offenbar die Dinge so, daß die Tätigkeit der Herzabteilungen natürlich auch durch das ständige Hin- und Herschieben der Vorhof-Kammergrenze und die dadurch bedingten Dehnungen der Muskelwände von Vorhof und Kammer unterhalten wird. Jedenfalls lehrt der BIERINGsche Versuch unzweideutig, von welcher Bedeutung für die Tätigkeit des *Weichtierherzens* der Zustrom von Blutflüssigkeit ist. Beim *Froschherzen* liegen die Dinge ganz anders. Eine Abklemmung der Blutzufuhr zum Sinus ändert an der Frequenz des Herzens nichts.

Tabelle 13. Erfolg der Abklemmung der Vena pulmonalis beim Herzen von *Helix pomatia* L., das im Tierkörper belassen ist, nach BIERING.
Es bedeuten *f* die Frequenz des Herzens, o. Abkl. bzw. m. Abkl. ohne bzw. mit Abklemmung der Vena pulmonalis.

Zeit	*f*		Zeit	*f*	
	o. Abkl.	m. Abkl.		o. Abkl.	m. Abkl.
16^{08}	40	—	16^{55}	44	—
16^{09}	39	—	17^{05}	51	—
16^{11}	—	21	17^{06}	—	28
16^{12}	—	20	17^{16}	—	18
16^{16}	—	20	17^{20}	—	18
16^{18}	35	—	17^{21}	44	—
16^{52}	47	—	17^{25}	48	—

Klemmt man die *Aorta* des *Schneckenherzens* ab, so wird die Herztätigkeit in einer anderen Weise gestört. Nunmehr kann die Blutflüssigkeit aus der Kammer nicht mehr hinausbefördert werden. Infolgedessen beginnt die Kammer unter isometrischer Tätigkeit zu wogen und zu wühlen. Solange die Klappe zwischen Vorhof und Kammer dicht hält, arbeiten die beiden Herzabteilungen — Vorhof und Kammer — völlig unabhängig voneinander. Wird die Klappe aber undicht, wie dies zumeist der Fall ist, so kommt es bei der Zusammenziehung der Kammer nunmehr auch zur Rückbeförderung von Flüssigkeit nach dem Vorhof. Dann kann es geschehen, daß der Vorhof im Gefolge einer Kammerzusammenziehung arbeitet, also gewissermaßen rückläufig in Tätigkeitszustand versetzt wird. Jedenfalls wird die Arbeitsweise des Schneckenherzens durch Unterbinden der Aorta aufs Schwerste geschädigt. Die Koordination zwischen Vorhof und Kammer ist zumeist aufgehoben, auch arbeiten die Muskeln der einzelnen Abteilungen ganz regellos. Diese Erscheinungen, die im völligen Gegensatz zum Verhalten des *Froschherzens* unter gleichen Bedingungen stehen, sind sehr gut in einem Film zu sehen, den ich zu diesem Zwecke aufgenommen habe [vgl. VON SKRAMLIK (18)].

Die bisherigen Darlegungen lehren ganz unzweideutig, daß es der Druck in der Vena pulmonalis ist, der auf die Art der Tätigkeitsweise des Herzens von *Helix pomatia* L. einen entscheidenden Einfluß ausübt und sie in Gang bringt. Ob im Herzen von *Helix pomatia* L. Automatiezentren völlig fehlen, kann nun wieder am einfachsten durch örtlich ungleiche Temperierung der einzelnen Herzabteilungen entschieden werden, wie am Herzen von *Haliotis tuberculata* L. [VON SKRAMLIK (2, 4)]. BIERING konnte mit Hilfe dieses Verfahrens Automatiezentren im Herzen von *Helix pomatia* L. nicht feststellen. Nur ganz gelegentlich machte sich bei örtlich umschriebener Erwärmung der Kammerbasis (etwa 0,2 cm unterhalb der Vorhof-Kammergrenze) eine geringe Frequenzsteigerung der Kammer bemerkbar, auch dann, wenn die Thermode nur kurze Zeit auf der betreffenden Stelle belassen wurde. Hier könnte sich ein Automatiezentrum befinden, ähnlich demjenigen, das VON SKRAMLIK an gleicher Stelle im Herzen von *Haliotis tuberculata* L. festgestellt hat.

Es ist nun der Augenblick gekommen, auf die merkwürdigen Änderungen des Intervalls zwischen Vorhof- und Kammertätigkeit zurückzukommen, die BIERING in seinen Versuchen bei Steigerung der Herzfrequenz infolge Erhöhung des Durchströmungsdruckes in der Vena pulmonalis festgestellt hatte. Hier ist vor allem das eine zu bemerken, daß man beim *Wirbeltierherzen* Änderungen des Intervalls A_s—V_s im Zusammenhang mit einer Änderung des Durchströmungsdruckes nicht kennt. Es lag daher die Annahme nahe, daß die Koordination zwischen den beiden Abteilungen des *Helixherzens* doch auf ganz anderen Faktoren beruht als die im *Wirbeltierherzen*. Es muß hier hauptsächlich daran gedacht werden, daß die Koordination auf der *Dehnung* der Muskelfasern des einen Herzteiles durch die Tätigkeit des benachbarten beruht. Diese Dehnung wird aber auf zweierlei Weise herbeigeführt. Einmal durch den Zustrom von Blutflüssigkeit, der bei der Tätigkeit der Herzabteilungen zustande kommt, sodann durch den Zug, den die Herzabteilungen infolge ihrer Nachbarschaft aufeinander ausüben. Dieser wird schon durch die Anordnung der Herzabteilungen von *Helix pomatia* L. im Tierkörper außerordentlich begünstigt. Man darf nicht vergessen, daß die beiden Abteilungen, Vorhöfe und Kammer, im Tierkörper sozusagen *hintereinander geschaltet* sind. Die Ansatzstelle des Vorhofs an der Vena pulmonalis liegt der Ansatzstelle der Kammerspitze an der Aorta diametral gegenüber. Geht man nun von der Tatsache aus, daß der Perikardialraum bei Füllung mit Flüssigkeit im Tierkörper versteift ist, so wird beim Zuge der innen befindlichen Herzabteilungen durch deren Tätigkeit eine Verlagerung dieser Ansatzstelle kaum herbeigeführt. Unter diesen Bedingungen muß die Atrioventrikulargrenze bei der abwechselnden Tätigkeit der Herzabteilungen fortlaufend verschoben werden, was ja auch tatsächlich der Fall ist. Darauf wurde wiederholt mit Nachdruck hingewiesen. Über diese Frage hat schon JORDAN einige Versuche angestellt, bei denen das venöse und arterielle Ende des *Schneckenherzens* an den Spitzen einer Pinzette

befestigt war, die sich mit Hilfe einer Stellschraube nach Belieben voneinander entfernen ließen. Dabei hat es sich gezeigt, daß bei hinreichender Spannung des Herzens durch die Zusammenziehung des Vorhofs eine Dehnung der Kammer hervorgerufen wird und umgekehrt. In diesem Falle beginnen die beiden Herzabteilungen koordiniert zu schlagen. Die Koordination wurde nicht gestört, wenn man die Atrioventrikulargrenze abband[1].

Auf meine Anregung hin ist W. EICHLER diesen Erscheinungen näher nachgegangen, wobei die Herztätigkeit verzeichnet wurde und man es mit Hilfe einer eigenen Spannvorrichtung (s. Abb. 50) in der Hand hatte, die Entfernung: venöses — arterielles Ende des *Helixherzens* nach Belieben zu verändern. Nimmt man die Herztätigkeit unter den genannten Bedingungen mit Hilfe von Hebeln auf, so werden die Herzmuskelfasern auf *zweierlei* Weise in Spannungszustand versetzt. Einmal dadurch, daß das Herz in seiner Längsrichtung gedehnt ist, sodann durch den Zug der angehängten Hebel, der sich allerdings vorzugsweise in der Querrichtung der Herzabteilungen auswirkt. Von dem Grade der Dehnung in den genannten Richtungen wird es abhängen, unter welchem Einfluß das Herz arbeitet. Wieweit das Schlagen des Herzens unter diesen Bedingungen auf den Dehnungsreiz durch Anspannen der Haltefäden an dem venösen bzw. arteriellen Ende oder aber durch den Zug der Hebel in Tätigkeit gebracht wird, läßt sich mit einiger Sicherheit auf folgende Weise ermitteln. Im ersten Falle schlägt das Herz *koordiniert*, vorausgesetzt, daß die Vorhof-Kammergrenze nicht fixiert ist. Im zweiten Falle schlagen die beiden Herzabteilungen in ihrem eigenen Rhythmus, also *unkoordiniert*, selbst dann, wenn die Vorhof-Kammergrenze nicht fixiert ist.

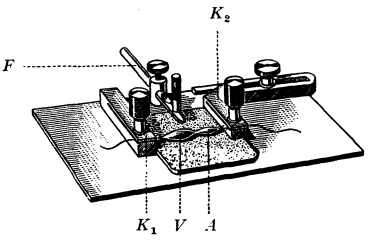


Abb. 50. Spannvorrichtung für das *Schneckenherz* in $^3/_8$ der wirklichen Größe nach EICHLER. Es bedeuten: K_1 die feststehende, K_2 die bewegliche Klemme, F die Fixiervorrichtung für die Vorhofkammergrenze, A den Vorhof, V die Kammer.

Bei diesen Versuchen hat es sich nun gezeigt, daß die Koordination zwischen den beiden Abteilungen des Herzens von *Helix pomatia* L. auf rein mechanischen Faktoren beruht, und zwar auf einer Art von Übertragung der Zusammenziehung infolge von Dehnung. Diese wird dadurch bewirkt, daß der tätige Herzanteil durch die Verkürzung seiner Fasern den benachbarten dehnt und ihn dadurch zur Zusammenziehung anregt. Ein solches Geschehen hat natürlich zur Voraussetzung, daß die einzelnen Anteile des Herzens beweglich und verschieblich sind. Solange die

[1] Einen derartigen Versuch hat schon LOVATT EVANS gemacht. Er hat festgestellt, daß die Unterbindung der Atrioventrikulargrenze beim Herzen von *Helix pomatia* L. an der Schlagfolge der Kammer nichts ändert. Er hat allerdings daraus nur den Schluß gezogen, daß das *Schneckenherz* durch kein Automatiezentrum gesteuert wird.

Vorhof-Kammergrenze hin- und hergeschoben werden kann, wird der Zusammenziehung des einen Herzteils die des anderen nachfolgen. Die Führung übernimmt jeweils derjenige Herzteil, der infolge der stärkeren Dehnung rascher automatisch rhythmisch arbeitet. Das kann einmal der Vorhof, ein anderes Mal die Kammer sein. Daß es sich bei dieser Art von Koordination um grundsätzlich ganz andere Vorgänge handelt als im *Wirbeltierherzen*, kann man daraus entnehmen, daß die Koordination zwischen den beiden Herzabteilungen von *Helix* sofort aufhört, sowie man die Vorhof-Kammergrenze fixiert und auf diese Weise deren Hin- und Herbewegungen unmöglich macht. In diesem Augenblick arbeiten die beiden Herzabteilungen, wenn überhaupt, völlig unabhängig von einander[1]. Auf der anderen Seite wird die Koordination zwischen den Herzabteilungen von *Helix* nicht gestört, wenn man an der Vorhof-Kammergrenze eine Ligatur anlegt und dadurch die Fasern zerquetscht. Doch hat dies immer zur Voraussetzung, daß auch unter diesen Bedingungen die Vorhof-Kammergrenze verschieblich bleibt[2]. In gleicher Weise können die Abteilungen zweier Herzen koordiniert arbeiten, die miteinander bloß durch einen Faden verknüpft sind. Bei einem solchen *„zusammengesetzten Herzen"*, das auch aus zwei Kammern bestehen kann, ist jeder anatomische und physiologische Zusammenhang zwischen den Abteilungen aufgehoben. Trotzdem arbeiten seine beiden Abschnitte koordiniert. Die Ergebnisse von EICHLER haben in neuerer Zeit durch BLANC, JULLIEN und MORIN (1, 2) eine Bestätigung erfahren[3].

Unter den genannten Bedingungen beobachtet man gelegentlich eine Tätigkeit der beiden Herzabteilungen, die darin besteht, daß einer Zusammenziehung des Vorhofs eine solche der Kammer nachfolgt, die von

[1] Das geht sehr schön aus einem Film hervor, den ich eigens zur Darlegung dieser Tatsache geschaffen habe. Vgl. E. VON SKRAMLIK: Tätigkeitsweise des Schneckenherzens. Veröff. d. Reichsstelle f. d. Unterrichtsfilm zu den Hochschulfilm Nr. C 314 (1939).

[2] ZUBKOV (2) nimmt an, daß die Koordination zwischen Vorhof und Kammer des *Schneckenherzens* nicht allein auf mechanischen Faktoren beruht, sondern auch durch das Eingreifen des Zentralnervensystems bedingt ist. Vorhof und Kammer sollen auch nach Durchschneidung der Vorhof-Kammergrenze koordiniert weiter arbeiten. Diese Angaben widersprechen den Erfahrungen anderer Forscher völlig; sie sind mit allergrößter Vorsicht aufzunehmen.

[3] JULLIEN und VAIREL-BLANC (2, 3) haben die Ausbreitung der Kontraktionswelle an der abgekühlten Herzkammer von *Helix pomatia* L. verfolgt. Bei niedriger Temperatur kriecht die Welle richtig über das Herz voran. Sie unterzogen im Anschluß daran die Erscheinungen einer Analyse, die sich bemerkbar machen, wenn man Einschnitte in die Kammer macht, sei es in transversaler, sei es in longitudinaler Richtung. Im *ersten* Fall erfährt die Ausbreitung der Kontraktionswelle eine erhebliche Erschwerung, im *zweiten* erweist sich dieser Vorgang nur wenig behindert. Dieses Ergebnis ist nicht weiter überraschend, da die Muskelfasern in der Kammer des *Schneckenherzens* vorzugsweise in der Längsrichtung angeordnet sind. Der Versuch von JULLIEN und VAIREL-BLANC entspricht dem bekannten *Zickzackversuch* von ENGELMANN.

neuem eine Vorhofszusammenziehung bewirkt. Es handelt sich um den sog. *A—V—A*-Rhythmus, der auch vom *Wirbeltierherzen* her bekannt ist. Dieses Geschehen wiederholt sich längere Zeit (s. Abb. 51), ohne daß

Abb. 51. *A-V-A*-Rhythmus des Herzens von *Helix pomatia* L. nach EICHLER. Registrierung von oben nach unten: Vorhofs-, Kammertätigkeit, Zeit (1 mm = 0,51 sec). Im oberen Teil der Kurve folgt jeder Zusammenziehung des Vorhofs eine solche der Kammer und dieser wieder eine Zusammenziehung des Vorhofs. Nach einer Pause beginnt das Herz in der gleichen Periodik zu arbeiten. Unterer Teil der Kurve: Es wurde die Vorhof-Kammer-Grenze fixiert. Darauf arbeiten Vorhof und Kammer unabhängig voneinander.

man vorerst die Ursache dafür angeben kann. Als ein Gegenstück dazu ist der sog. *V—A—V*-Rhythmus anzusehen (s. Abb. 52).

Aus den Untersuchungen von EICHLER geht mit Deutlichkeit hervor, daß es sich um einen richtigen *A—V—A*-Rhythmus und *V—A—V*-Rhythmus gehandelt hat und nicht etwa um eine *rationelle Dissoziation*

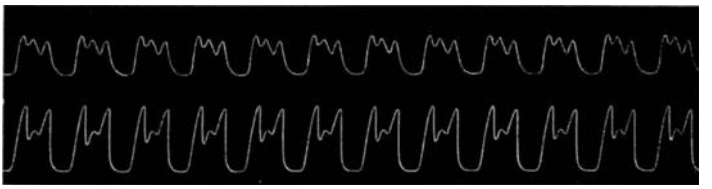


Abb. 52. *V-A-V*-Rhythmus des Herzens von *Helix pomatia* L. nach EICHLER. Registrierung von oben nach unten: Vorhofs-, Kammertätigkeit, Zeit (1 mm = 0,55 sec). In der Vorhofs-Kammerkurve kann man drei Zacken erkennen, von denen die 1. und 3. jeweils auf die Tätigkeit der Kammer, die 2. auf die des Vorhofs zurückzuführen ist.

in dem Sinne, daß im ersten Fall die Kammer auf jeden zweiten Vorhofschlag, im zweiten Fall der Vorhof auf jeden zweiten Kammerschlag antwortete. Das kann man im ersten Falle durch Ausmessung des Intervalls zwischen dem 1. und 2. Vorhofschlag und dem Intervall zwischen dem 2. Vorhofschlag und dem nächstfolgenden Vorhofschlag bestimmen. Im Falle einer rationalen Dissoziation müßten diese beiden Intervalle gleich sein. Das war aber nicht der Fall. In gleicher Weise konnte man auch für den *V—A—V*-Rhythmus eine rationale Dissoziation ausschließen. Die Periodik *A—V—A* spielte sich mit einer Frequenz von 10 ab, das Intervall $A_s \rightarrow V_s$ betrug stets 1,25 sec, das Intervall $V_s—A_s$ 1,35 sec. Die

Periodik V—A—V erfolgte mit einer Frequenz von 14,4. Dabei betrug das Intervall A_s—V_s 0,84 sec, das Intervall V_s—A_s 1,23 sec. Wie man aus diesen Zahlenwerten entnehmen kann, ist das Intervall um so kürzer, je höher die Frequenz ist. Dies steht in voller Übereinstimmung zu den Versuchen von BIERING (vgl. S. 219). Es zeigte sich aber auch, daß das Intervall A_s—V_s kleiner ist als das Intervall V_s—A_s.

Soweit man aus diesen Beobachtungen einen allgemeinen Schluß ziehen kann, nimmt die rückläufige Übertragung der Kontraktion im Herzen von *Helix pomatia* L. mehr Zeit in Anspruch als die rechtläufige. Es handelt sich darin um eine Tatsache, die vom *Wirbeltierherzen*, vor allem vom *Frosch-* und *Kriechtierherzen* her wohlbekannt ist. Gelegentlich beobachtete EICHLER an den Abteilungen des *Schneckenherzens* auch einen richtigen Alternans, so daß man sagen kann, daß auch in diesem Falle das *Helixherz* sich ähnlich verhält wie das *Wirbeltierherz*. Die Entwicklung eines Alternans bei der Kammer beobachteten später auch JULLIEN, MORIN und BLANC. CARDOT (4) hat darauf hingewiesen, daß dieser Alternans der Kammer zumeist dann auftritt, wenn sich in der Nährlösung zuviel Kalium befindet. JULLIEN und MORIN (1) waren in der Lage, durch Erhöhung des Kaliumgehaltes in der Ernährungsflüssigkeit innerhalb der Vorhofsmuskelfasern einen *Block* zu erzeugen. Ein eigenartiges *Gruppenschlagen* beobachteten FOSTER und DEW SMITH an ausgeschnittenen Herzen von *Helix pomatia* L. Innerhalb einer solchen Gruppe, die durch eine längere Pause von der anschließenden getrennt war, nahm die Stärke der Zusammenziehung des Herzens allmählich bis zu einem Maximum zu und sank dann treppenförmig wieder ab. Die Zahl der Schläge, die zu einer Gruppe gehörte, wechselte, ebenso die Länge der Pausen zwischen zwei Gruppen. Wie man sieht, wurde wiederholt eine Tätigkeitsweise des Herzens von *Helix pomatia* L. festgestellt, die von der Norm abweicht und mit Erscheinungen in Einklang gebracht werden kann, die man vom Wirbeltierherzen seit langem gut kennt.

Nach den Erfahrungen von ARVANITAKI und CARDOT (14) gibt es bei den Muskelfasern des Herzens von *Helix pomatia* L. auch einen echten Tonus, der nichts mit einer Restkontraktion zu tun hat. Bemerkenswert ist es, daß man diesen Tonus in mannigfacher Weise zu beeinflussen vermag. So wird er durch Magnesiumionen leicht zum Absinken gebracht, während ihn Kaliumionen wesentlich zu steigern vermögen. Nicht selten treten beim Herzen von *Helix pomatia* L. auch Tonusschwankungen auf. Diese wurden zuerst von CARLSON (3), später von VELOSO (2) beobachtet. Es gibt Tonusschwankungen, die nichts mit einer Veränderung der Amplitude der einzelnen Zusammenziehung zu tun haben, aber auch solche, bei denen Veränderungen in der Amplitude der einzelnen Zusammenziehung zu beobachten sind. VELOSO (2) weist darauf hin, daß das Auftreten der Tonusschwankungen durch Abkühlung des Herzens begünstigt wird.

Es ist natürlich wiederholt versucht worden, die Tätigkeitsweise des Herzens von *Helix pomatia* L. bei einer elektrischen Durchströmung zu untersuchen.

CARDOT (1) bediente sich bei seinen ersten Reizungsversuchen unter Verwendung des konstanten Stromes einer differenten Elektrode, die aus Silberdraht bestand, und einer indifferenten, die in physiologische Kochsalzlösung eintauchte, von der das Herz zum größten Teil bedeckt war. Später hat diese Anordnung eine Umgestaltung erfahren, indem sowohl an der Innen- als auch an der Außenfläche des Herzens Metallelektroden angelegt wurden. Bei seinen ersten Versuchen, die dann später eine Modifikation erfahren haben, stellte er fest, daß es, wenn die differente Elektrode der Kathode entsprach, bei der Schließung des Stromes zu einer Hemmungswirkung am Herzen kam, die sich vorzugsweise in einer Frequenzverlangsamung und einer Verlängerung der Diastole und Ruhepause des Herzens äußerte. Bei der Öffnung dieses Stromes kam es zu einer Erregungswirkung in Form von Extrasystolen. Drehte man die Stromrichtung um, so war auch eine Änderung der Wirkung zu verzeichnen, nämlich bei der Schließung des Stromes eine Förderung, bei der Öffnung eine Hemmung der Herztätigkeit. Diese ersten Erfahrungen von CARDOT stehen völlig im Gegensatz zum PFLÜGERschen Erregungsgesetz und auch zu den Erfahrungen von BIEDERMANN am *Helixherzen*. Tatsächlich hat CARDOT später, vorzugsweise in Zusammenarbeit mit ARVANITAKI andere Wirkungen festgestellt. Er erwähnt, daß man die Wirkungen des elektrischen Stromes am Herzen vielfach nur unter der Binokularlupe beobachten kann, so daß die früheren Befunde auf irrtümlichen Feststellungen beruhen (vgl. auch LAPICQUE und CARDOT).

Durch diese erneuten Versuche erfuhren die ersten Beobachtungen von FOSTER und DEW SMITH in einem gewissen Umfange eine Bestätigung. Die Schließung und Öffnung schwacher Ströme bewirkt am Herzen von *Helix pomatia* L. nach einer bestimmten Latenzzeit Extrasystolen, und zwar setzt bei Schließung des Stromes die Tätigkeit der Herzmuskelfasern an der Kathode ein, bei der Öffnung des Stromes an der Anode. Legt man die Kathode dem Vorhofsteil der Kammer an, die Anode dem Aortenende, so arbeitet die Kammer, die zuvor geruht hat, während der ganzen Dauer der Durchströmung. In diesem Falle gehen die Erregungswellen stets von der Kathode aus. Legt man die Anode dem Vorhofsteil der Kammer an, die Kathode dem Aortenende, so bleibt die Kammer stillstehen, offenbar im Zusammenhang damit, daß die Kammer am Vorhofsende eine höhere Erregbarkeit aufweist als am Aortenende.

Es ist vorerst nicht ganz klar, wie weit diese verschiedenartigen Wirkungen auch auf das Eingreifen von Nerven zurückzuführen sind, wie RANSOM angenommen hat, der darauf hinwies, daß Nervenfasern die Kammer von *Helix pomatia* L. vielfach auf dem Wege über die Aorta erreichen. Nun ist allerdings auch zu berücksichtigen, daß es bei der Tätigkeitsweise der Herzkammer von *Helix pomatia* L. nicht nur ein automatisches Arbeiten gibt. Zu der Befähigung zur Zusammenziehung kommt ja noch die tonische Funktion, die durch die Wirkung von Strömen in eigenartiger Weise beeinflußt werden kann. Davon haben sich ARVANITAKI und CARDOT in zahlreichen Arbeiten überzeugt, wobei das Herz

elektrisch gereizt wurde, unter verschiedenen Bedingungen der Haltung, vor allem in Nährlösungen wechselnder Zusammensetzung.

Reizten sie das Herz in der Weise, daß sich die eine Elektrode in seinem Innern, die andere an seiner Oberfläche befand, so konnte vor allem festgestellt werden, daß die *polaren Gesetze* der Erregung sowie auch die Gesetze des Elektrotonus für das Herz von *Helix pomatia* L. volle Gültigkeit haben. Um das mit Sicherheit festzustellen, wurde das Herz unter der Binokularlupe genau beobachtet. Auch aus den Ergebnissen der elektrischen Untersuchung des Herzens geht mit großer Sicherheit hervor, daß bei seiner Tätigkeit zwei besondere Arten des Geschehens zu unterscheiden sind, auf der einen Seite das automatische, auf der anderen Seite das tonische. Beide können in direkte Abhängigkeit zu der Oberflächenpolarisation gebracht werden [ARVANITAKI und CARDOT (15)]. Abgesehen von den Extrasystolen, die bei der Öffnung bzw. Schließung des Stromes am Herzen hervorzurufen sind [vgl. ARVANITAKI und CARDOT (18)] ergeben sich auch eigenartige Erscheinungen am Herzen während des Durchganges des elektrischen Stromes. Sie bestehen im wesentlichen in einer Änderung der Frequenz der Herztätigkeit, die gesteigert, aber auch herabgesetzt werden kann, je nach der Vorgeschichte des Herzens. Dazu kommen noch Änderungen des Tonus, die sich zum Teil im Sinne einer Steigerung, zum Teil im Sinne eines Nachlassens äußern. Durch einen *Anelektrotonus* kann man die Dauer der Herzrevolution verlängern, und zwar so weit, daß es unter Umständen zu einem Stillstand des Herzens in Diastole kommt. Durch einen mäßigen *Katelektrotonus* kommt es demgegenüber zu einer Verkürzung der Herzrevolution. Ist der Katelektrotonus aber sehr stark, so wird wieder eine Verlangsamung des Herzschlages herbeigeführt, gegebenenfalls sogar ein Stillstand des Herzens, jetzt aber nicht in Diastole, sondern in Systole. Gleichzeitig mit diesen Veränderungen in der Dauer der Herzrevolution machen sich auch solche des Tonus bemerkbar. Durch jeglichen Katelektrotonus erfährt der Tonus des Herzens eine Steigerung, durch jeglichen Anelektrotonus ein Absinken. Aus den Befunden von ARVANITAKI und CARDOT (18) geht also unzweideutig hervor, daß die automatische und auch die tonische Tätigkeit des Herzens in gleicher Weise von der Polarisation abhängen.

ARVANITAKI und CARDOT (19) haben später die Reaktionsweise des Herzens bei galvanischer Reizung genau beschrieben. Die Dinge können im Versuche so liegen, daß dem Herzen die Kathode oder aber die Anode anliegt. Im ersten Fall kann von ab-, im zweiten Fall von aufsteigendem Strom gesprochen werden. Sie beobachteten nun in erster Linie eine Tätigkeit des Herzens bei der Schließung des ab- und bei Öffnung des aufsteigenden Stromes, ein Verhalten, das mit dem klassischen Gesetz von PFLÜGER ohne weiteres in Einklang gebracht werden kann. Daneben machen sich aber paradoxe Vorgänge insofern bemerkbar, als auch Erregungswellen bei der Öffnung des absteigenden und bei der Schließung des aufsteigenden Stromes zu verzeichnen sind. Diese Kontraktionswellen nehmen in der Regel von derjenigen Stelle ihren Ausgang, an der die Elektrode angelegt ist. Durch diese Reaktionsweise wird die Gültigkeit des PFLÜGERschen Gesetzes für das *Schneckenherz* in keiner Weise in Frage gestellt. Es wird so nur aufgezeigt, daß sich das Schneckenherz doch etwas anders verhält als der Nerv. Unter bestimmten Bedingungen handelt es sich aber gar nicht um örtlich begrenzte Erregungs-

wellen, sondern man kann die Ausbreitung dieser Erregungen über das gesamte Herz verfolgen.

ARVANITAKI und CARDOT (15) waren auch in der Lage, die Wirkung der verschiedenen Ionen mit den Erscheinungen des Elektrotonus in Einklang zu bringen. Unter dem Einfluß von Alkalimetallen kommt es zu einer starken tonischen *Zusammenziehung* des Herzens. Beeinflußt man ein solches Herz durch den *Anelektrotonus,* so kommt es zu einem Wiedererwachen der Tätigkeit. Unter dem Einfluß von Erdalkalimetallen geht das Herz in maximale Erschlaffung über und kann infolgedessen nicht tätig sein. Beeinflußt man nun ein solches Herz durch den *Katelektrotonus,* so nimmt es seine Tätigkeit von neuem auf. Der *Anelektrotonus,* der normalerweise zu einer Erschlaffung des Herzens Anlaß gibt, kann also die Tätigkeit eines zusammengezogenen Herzens erleichtern. Der *Katelektrotonus,* der normalerweise eine Steigerung des Tonus herbeigeführt, kann die Tätigkeit eines maximal erschlafften Herzens erleichtern.

Es wurde auch die Wirkung von Einzelinduktionsschlägen auf die Herzkammer geprüft. Daß das schlagende Herz von *Helix pomatia* L. in bestimmten Phasen seiner Tätigkeit (also außerhalb seiner refraktären Phase) elektrisch gereizt werden kann und daraufhin in Erregungszustand gerät, lehrten schon die Untersuchungen von BIEDERMANN sowie FOSTER und DEW SMITH (1, 2). BIERING hat nun die einzelnen Abteilungen des *Helixherzens,* das in einen künstlichen Kreislauf eingeschlossen war, elektrisch gereizt. Reizt man den Vorhof mittels eines nicht sehr kräftigen Öffnungsinduktionsschlages, so kommt es zu einer Extrasystole, die von keiner kompensatorischen Pause gefolgt ist. Seine nächste normale Tätigkeit setzt sich an die Extrazusammenziehung annähernd in dem gleichen zeitlichen Abstand an, wie die normalen Zusammenziehungen untereinander. Unter diesen Bedingungen erweist sich der Vorhof als ein „führender Herzteil". Schlägt das *Helixherz* sehr langsam, so wird eine solche Extrasystole des Vorhofs auch auf die Kammer übertragen. Dadurch wird das Intervall zwischen den nachfolgenden Kammerschlägen verlängert. Ein *starker* Induktionsschlag, der den Vorhof trifft, führt eine derartig starke Beeinflussung des Herzens herbei, daß der Vorhof keine Extrasystole ausführt, sondern im Anschluß daran kurze Zeit stehenbleibt. In diesem Falle arbeitet aber die Kammer für sich allein. Die Hemmungswirkung am Vorhof ist offenbar auf die Reizung des hemmenden nervösen Apparates zurückzuführen. Wenn die Kammer für sich arbeitet, so ist dies als ein Ausdruck dafür anzusehen, daß Dehnungswirkungen immer noch ins Spiel kommen. Erst nach einigen neu einsetzenden Vorhofschlägen gerät die Kammer wieder in Funktionsabhängigkeit zum Vorhof, der eine Zeitlang nach Einwirkung des starken Induktionsschlages stillgestanden hat und erst allmählich seine Tätigkeit wieder aufnimmt.

Reizt man die Kammer künstlich, so kommt es zu einer Extrasystole (s. Abb. 53), die von einer Pause gefolgt ist. Wieweit hier das Gesetz der Erhaltung der physiologischen Reizperiode von ENGELMANN [vgl. VON SKRAMLIK (7)] Gültigkeit hat oder nicht läßt sich auf Grund der

Versuche von BIERING nicht entscheiden. Manchmal macht es den Eindruck, als ob dieses Gesetz gelten würde. Dann würde sich der Vorhof als der führende und die Kammer als der abhängige Herzanteil erweisen. Es ist indessen allerdings noch fraglich, ob man das ganze Geschehen allgemein auf diese Formel bringen kann oder ob es nur unter den besonderen Bedingungen gilt, unter denen BIERING am *Helixherzen* gearbeitet hat. Für die Herzen der *Weichtiere* ergeben sich auf diesem Gebiete außerordentlich große Schwierigkeiten zur Herbeiführung einer Klarstellung, weil ja Dehnungszustände die ganze Tätigkeit des Herzens in hohem Maße zu beeinflussen vermögen. Diese lassen sich nicht ohne

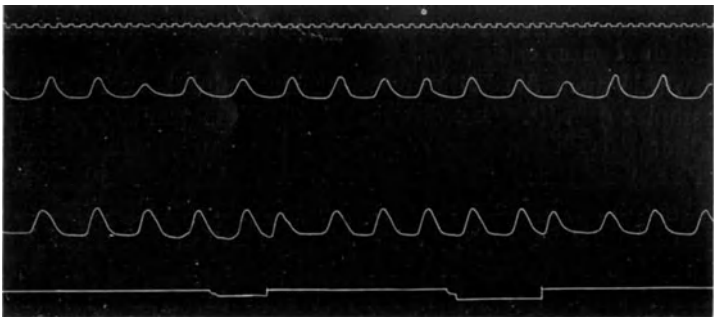


Abb. 53. Wirkung von Öffnungsinduktionsschlägen auf die Kammer des ausgeschnittenen künstlich durchströmten Herzens von *Helix pomatia* L. nach BIERING. Registrierung von oben nach unten: Zeit ⌊⌐ = 1/1 sec, Vorhofs-, Kammertätigkeit, künstlicher Reiz. Man beachte, daß die Extrasystole der Kammer von einer kompensatorischen Pause gefolgt ist.

weiteres ausschalten, wenn man die Tätigkeit des Herzens unter Verbindung der einzelnen Abteilungen mit Hebeln graphisch verzeichnet.

Durch Anwendung von Wechselstrom auf das Herz kann man sehr leicht einen Stillstand in Diastole bewirken, was zuerst FOSTER und nach ihm RANSOM beobachtet haben[1]. Wahrscheinlich ist diese Erscheinung mit einer Erregung *herzhemmender* Nervenfasern in Zusammenhang zu bringen.

ARVANITAKI und CARDOT (2) haben auch die Chronaxie der isolierten Herzkammerspitze von *Helix pomatia* L. untersucht, und zwar bei Halten in gewöhnlicher RINGER-Lösung sowie in einer solchen, die auf Kosten des NaCl größere Mengen von $MgCl_2$ (bis zu 0,41 g je Liter) bzw. äquimolare Mengen von $CaCl_2$ enthielt. Die Herabsetzung des NaCl-Gehaltes geschah in diesen Fällen zum Zwecke der Aufrechterhaltung des üblichen osmotischen Druckes. In gewöhnlicher Froschherz-RINGER-Lösung betrug die Chronaxie 60 msec. In $CaCl_2$ bzw. $MgCl_2$-haltiger RINGER-Lösung stieg sie rasch an, auf 80 ja 85 msec, und zwar um so schneller, je höher der $CaCl_2$- bzw. $MgCl_2$-Zusatz zu der RINGER-Lösung war. Durch Auswaschen

[1] Vgl. auch die Angaben von CARLSON (7) über die Hemmungswirkungen im Gefolge von Einzelinduktionsschlägen.

der Kammerspitze mittels gewöhnlicher RINGER-Lösung, kehrte die Chronaxie auf das übliche Ausmaß (60 msec) sehr bald zurück. Es ist dies wieder ein Zeichen dafür, daß $CaCl_2$ bzw. $MgCl_2$ die Herzwand von *Helix pomatia* L. sehr wohl in beiden Richtungen zu passieren vermögen.

An dem freigelegten Herzen von *Helix pomatia* L. hat LOVATT EVANS wohl als erster neben dem Kardiogramm auch noch die elektrischen Erscheinungen verzeichnet, die sich bei der Herztätigkeit ergeben. Bei Ableitung von Vorhof und Kammer ergibt sich ein Elektrogramm, das aus mehreren kleineren und einer größeren Zacke besteht. Von diesen kleineren Zacken dürfte wenigstens eine auf die Tätigkeit des Vorhofs zurückzuführen sein. Daß die Elektrographensaite bei Ableitung der Tätigkeitsströme niemals ganz zur Ruhe kam, könnte mit den besonderen Vorgängen bei der Tätigkeitsweise dieses Herzens zusammenhängen. Dieses Geschehen könnte aber auch darauf beruhen, daß die ableitenden Elektroden am Herzen nicht recht festgemacht waren.

ARVANITAKI und CARDOT (3) haben das Elektrogramm des Herzens von *Helix pomatia* L. bei Halten in Hämolymphe oder in einer physiologischen Salzlösung aufgenommen und dabei, ähnlich wie LOVATT EVANS, gefunden, daß es diphasische Schwankungen aufweist, die ohne Pause von einem Schlag zum anderen ineinander übergehen. Dieser Übergang ist natürlich um so eher festzustellen, je rascher das Herz arbeitet, je stärker es also gespannt ist (vgl. hierzu auch ARVANITAKI). Wenn man nun das Natrium in solchen Nährlösungen durch Calcium oder Magnesium ersetzt, so entstehen zu Beginn der Systole steile Zacken, die kurze Zeit anhalten. Bei längerer Einwirkung von Magnesium ergibt sich eine erhebliche Frequenzherabsetzung und ein Elektrogramm, das drei Zacken aufweist, die an die QRS- und T-Zacke des menschlichen Herzkammerkomplexes erinnern. Bringt man das Herz in die ursprüngliche Lösung zurück, so verschwindet diese Erscheinung.

ARVANITAKI und CARDOT (4) sind diesen Erscheinungen weiter nachgegangen, indem sie die Mengen des Magnesiumions auf Kosten des Natriumions in der Nährlösung fortlaufend steigerten, dabei die anderen Bedingungen, unter denen das Herz gehalten wurde — den Innendruck, die gesamte Konzentration der Salzlösung und die Temperatur — gleich hielten. Auf diese Weise waren sie in der Lage, durch eine Reihe von Zwischenphasen ein Elektrokardiogramm zu bekommen, das neben einer diphasischen Schwankung auch noch eine kurze Nachschwankung aufweist. Sie entwickeln die Vorstellung, daß dem Elektrokardiogramm des *Schneckenherzens* zwei Vorgänge zugrunde liegen, die einander entgegengesetzt gerichtet sind. Beide äußern sich in zwei diphasischen Änderungen von entgegengesetzter Richtung. Diese sollen schon normalerweise bei einem Herzen gegeben sein, das sich in einer zweckmäßig zusammengesetzten Nährlösung befindet. In diesem Falle erfolgen die beiden Schwankungen gleichzeitig. Erhöht man nun den Magnesiumgehalt der Lösung, so werden diese beiden (diphasischen) Schwankungen sozusagen

auseinandergerissen, im Zusammenhang mit der Änderung des Ablaufs der Vorgänge im Herzen. Auf diese Weise ergeben sich dann die Schwankungen, die den Zacken R und T des Elektrokardiogramms der Wirbeltiere analog sind [vgl. hierzu auch ARVANITAKI und CARDOT (5, 8, 10, 12, 13)]. Dieselben Beobachtungen haben ARVANITAKI und CARDOT (9) auch bei einem unregelmäßig arbeitenden Herzen von *Helix pomatia* L. sowie an Streifen [ARVANITAKI und CARDOT (5)] aus der Herzkammer desselben Tieres gemacht.

LOVATT EVANS hat auch die Demarkationsströme des *Helixherzens* aufgenommen, und zwar unter dem Einfluß einer Anzahl von chemischen Stoffen. In seiner ganzen Form erinnert der chemische Alterationsstrom

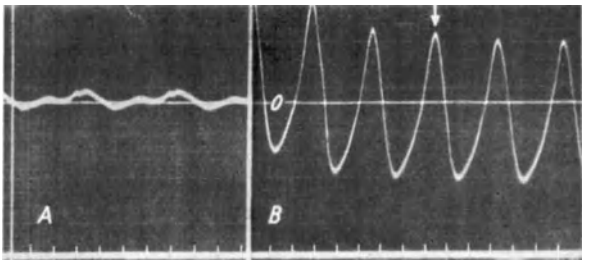


Abb. 54. Tätigkeits- (A) bzw. Demarkations- (B) Strom des Herzens von *Helix pomatia* L. nach LOVATT EVANS. Registrierung von oben nach unten: Tätigkeits- bzw. Demarkationsstrom, Zeit in $^1/_1$ sec. Mit 0 ist die Ruhestellung der Galvanometersaite bezeichnet. Am oberen Umkehrpunkt der Schwingungen des Demarkationsstromes beginnt, wie die unmittelbare Beobachtung gelehrt hat, die Systole des Herzens im mechanischen Sinne (mit dem nach unten gerichteten Pfeil bezeichnet).

an die elektrischen Vorgänge, die man bei einem Herzen bei Ableitung von einer normalen und verbrannten Stelle bekommen kann (s. Abb. 54).

Wiederholt ist der Versuch gemacht worden, den Einfluß von Giften auf die Herztätigkeit von *Lungenschnecken,* vorzugsweise von *Helix pomatia* L. zu prüfen (s. VULPIAN). DODEL hat die Wirkung von $CuCl_2$ und $HgCl_2$ in verdünnten Lösungen verfolgt. Selbst in schwachen Dosen führen diese beiden Salze sehr rasch eine Lähmung des Herzens herbei. VELOSO (3) hat die Einwirkung verschiedener Narkotika *(Alkohol, Chloroform* und *Chloralhydrat)* auf die Tätigkeitsweise des Herzens von *Helix pomatia* L. untersucht. Das Herz arbeitet danach wohl noch kräftig, aber arhythmisch. Zuletzt bleibt es tonisch kontrahiert stillstehen. BOYER hat gefunden, daß *Adrenalin* in stärkeren Verdünnungen am Herzen von *Helix* völlig unwirksam ist. Wendet man stärkere Konzentrationen an (bis zu 1 : 1000), so kommt es zu einer Frequenzverlangsamung, zuletzt zu einem Stillstand des Herzens in Diastole. Durch eine Verdünnung des *Adrenalins* im Verhältnis von 1 : 250 wird das Herz in Systole stillgestellt. In einem gewissen Gegensatz zu diesen Angaben stehen die Befunde von HYKEŠ (1—3) an Embryonen von *Physa fontinalis*. Hier erwies sich das *Adrenalin* noch in einer Verdünnung von $1 : 10^7$ als wirksam. Es führt eine Steigerung der Frequenz des Herzens und eine Verstärkung der Amplitude seiner Zusammenziehung herbei. Durch *Ephedrin* bzw. *Norhomoephedrin* wird nach LEVY und BOYER eine Hemmung der Herztätigkeit herbeigeführt, so daß das Herz zuletzt in Diastole stillstehen bleibt. In gleicher Weise wirkt auch *β-Tetrahydronaphtylamin.* Durch *Koffein* werden nach VITA die Frequenz und die Kraft der Herzschläge

vermehrt[1]. *Atropin* bewirkt nach BOYER und HAZARD eine Verlangsamung der Frequenz des Herzens bei gleichzeitiger Vergrößerung der Amplitude. Allerdings muß man das *Atropin* in Konzentrationen von 1 : 50 bzw. 1 : 100 verwenden [vgl. hierzu auch die Angaben von ZUBKOV (3, 5) sowie VITA]. Durch *Pilocarpin* wird nach ZUBKOV (3, 5) die Herztätigkeit beschleunigt. Durch *Nikotin* kommt es nach BOYER und CARDOT zu einer Tonussteigerung des Herzens sowie zu einer Verminderung seiner Amplitude. Zuletzt bleibt das Herz in Systole stillstehen. *Spartein* bewirkt nach BOYER eine Verlangsamung der Frequenz des Herzens unter gleichzeitiger Steigerung der Amplitude der Zusammenziehung und des Tonus. In stärkeren Konzentrationen stellt *Spartein* das Herz in Systole still. Die Wirkung des *Veratrins* ist nach VITA sehr stark wechselnd. Durch *Cicutin* in höherer Konzentration wird das Herz in Systole stillgestellt. Bemerkenswert ist es, daß Wintertiere diesem Gift gegenüber sich anders verhalten als Sommertiere. BEAUNE und BALACEANU haben festgestellt, daß *Digitoxin* die Herzschlagfrequenz verlangsamt. Zuletzt bleibt das Herz in Systole stillstehen. Durch *Ouabain* kommt es zu einer Erhöhung der Frequenz des Herzens und gleichzeitig zu einer Steigerung des Tonus. Durch *Strophanthin* wird nach LOVATT EVANS selbst in schwachen Konzentrationen eine tonische Kontraktion des Herzens von *Helix pomatia* L. herbeigeführt. Nach BOYER und CARDOT erweist sich das *l-Pelletierinsulfat* beim *Schneckenherzen* wirksamer als *Curare*. Durch Anwendung von 2,0%igen Extrakten von *Rauwolfia* wird nach NIERSTRASS die Herztätigkeit von *Arion* zuerst beschleunigt. Später erfährt sie eine Verlangsamung, die so weit geht, daß das Herz in Systole stillstehen bleibt.

Die Tätigkeit des Herzens von *Helix pomatia* L. kann auch durch die *Wirkung von Nerven* beeinflußt werden. Es war RANSOM, der als erster als Erfolg der Reizung der freigelegten Nerven einen Stillstand des Herzens in Diastole eintreten sah. Dieser hielt so lange an, als man reizte und klang in einer eigenartigen Weise ab. Es kam nämlich im Anschluß an die Reizung nicht selten zu einer erheblichen Verstärkung der Herztätigkeit. Die Hemmungswirkung während der Nervenerregung erstreckte sich sowohl auf den Vorhof als auch auf die Kammer. Offenbar liegen die Dinge so, daß die Nervenfasern, die von den Visceralsträngen ihren Ausgang nehmen und zum Herzen ziehen, geteilt ihre Wirkung entfalten. Zum Vorhof begeben sich die Fasern nach den Beobachtungen von RANSOM über die Niere. In die Kammer treten sie auf dem Umwege über die Aorta ein. Die Dinge liegen also hier prinzipiell anders als beim *Wirbeltierherzen*, bei dem sich die herzhemmenden Fasern zuerst zum Sinus begeben und von hier über die Vorhöfe nach der Kammer ziehen. Es wird also ein Anteil des Wirbeltierherzens nach dem anderen von der Nervenwirkung erfaßt. Beim *Weichtierherzen* im allgemeinen und beim Herzen von *Helix pomatia* L. im besonderen werden offenbar schon mit Rücksicht auf den Nervenverlauf Vorhof und Kammer unabhängig voneinander durch hemmende Nerven beeinflußt. Jedenfalls genügt es beim Weichtierherzen nicht, daß bloß ein Herzteil in seiner Tätigkeit gehemmt wird, sondern es müssen alle von dieser Hemmungswirkung ergriffen werden.

[1] BEAUNE und BALACEANU kommen allerdings zu einem entgegengesetzten Ergebnis. Danach führt *Koffein* eine Frequenzverlangsamung herbei. Offenbar ist immer die Dosierung des Giftes entscheidend (vgl. hier auch LISI).

Beim *Wirbeltierherzen* reicht dazu die Hemmungswirkung am Sinus aus. So sei in diesem Zusammenhang auch auf das Verhalten der Herzen der *Knorpelfische* verwiesen, die nach den Erfahrungen von VON SKRAMLIK (10, 11) in einfacher Weise durch Nerven so stillgestellt werden, daß die Übergangsfasern zwischen Sinus und Vorhof eine Ausschaltung erfahren. Eine solche „einfache Wirkung" würde beim *Weichtierherzen* gar nicht auslangen, da die Herztätigkeit durch Dehnung beeinflußt werden kann und dieser Faktor durch die Wirkung von Nerven nicht ohne weiteres auszuschalten ist, wenn nur eine einzelne Herzabteilung eine Beeinflussung erfährt.

Die Befunde von RANSOM über die Innervation des Herzens von *Helix pomatia* L. wurden von YUNG (3) und CARLSON (3) vollkommen bestätigt. CARLSON beobachtete allerdings durch Nervenreizung neben der Hemmung auch eine Förderung der Tätigkeit des Herzens. Diese fördernden Nerven begeben sich sowohl zu dem Vorhof als auch zu der Kammer. Zu der letzteren allerdings wieder so wie die hemmenden Nerven auf dem Wege über die Aorta. Die fördernden Fasern verlaufen mit den hemmenden in den Visceralnerven. Durch Reizung dieser Visceralnerven kann man sehr viel leichter eine Hemmungs- als eine Förderungswirkung hervorrufen. Manchmal genügt zur Reizung der hemmenden Fasern das bloße Auflegen der Visceralnerven auf die Elektroden, die der Stromzufuhr dienen.

Wie in neuerer Zeit VAN TIEL angegeben hat, verlaufen die hemmenden Fasern für das Herz von *Helix pomatia* L. im *N. intestinalis*. Für den Erfolg ist die Reizstärke gleichgültig: stets kommt es zu einem Stillstand des Herzens in Diastole. Die Zentralstätten für diese Nervenfasern befinden sich im *Ganglion cerebrale* bzw. *viscerale*. Im letzteren liegt auch noch ein Zentrum für die Förderung der Herztätigkeit (Acceleranszentrum). Das Hemmungszentrum soll leicht, das Förderungszentrum nur schwer erregbar sein. Infolgedessen ist es nicht leicht, auf nervösem Wege eine Beschleunigung der Herztätigkeit zu erzielen.

Die Hemmungsnerven können bei *Helix pomatia* L. offenbar auch auf reflektorischem Wege erregt werden. So ist wohl die Beobachtung von BIEDERMANN zu erklären, daß ein Hinwegfahren über den Herzbeutel mit Hilfe eines Pinsels häufig zu einem lang anhaltenden Stillstand des Herzens führt, gelegentlich allerdings bloß zu einer Störung der Herztätigkeit. Der Herzbeutel von *Helix pomatia* L. verhält sich in diesem Falle ganz anders als der von *Haliotis tuberculata* L. Beim Hinwegstreichen über den letzteren kommt es (vgl. S. 203) wohl zu Abwehrbewegungen von seiten des Tieres, aber zu keiner Hemmung der Herztätigkeit.

Genau so wie bei *Helix*, so begeben sich auch bei *Ariolimax* nach den Angaben von CARLSON (1) hemmende und fördernde Fasern, die aus den Visceralnerven stammen, zu dem Vorhof und der Kammer auf verschiedenen Wegen. Der eine Ast — für den Vorhof — zieht entlang

der Lungenvene, der andere — für die Kammer — entlang der Aorta. Eine Reizung der Visceralnerven mit Wechselströmen führt eine Beschleunigung der Herzschlagfrequenz herbei und bringt gegebenenfalls auch eine Kammer, die nicht mehr arbeitet, von neuem zum Schlagen. Meist folgt aber der anfänglichen Herzschlagbeschleunigung eine Verlangsamung der Herztätigkeit nach, die mit einer Verminderung der Kraft der Zusammenziehung einhergeht. Bei *Limax* vermochte CARLSON (3) in den Visceralnerven für die *Kammer* nur hemmende Fasern nachzuweisen, dagegen für den Vorhof hemmende und fördernde. Bei Limax nehmen die Fasern, die für die Kammer bestimmt sind, ihren Weg nicht über die Aorta, sondern über den Vorhof selbst. Darin ist offenbar eine ganz eigenartige und merkwürdige Ausnahme von der bisher besprochenen Gesetzmäßigkeit zu erblicken, daß die äußeren Herznerven für die Kammer den Weg über die Aorta einschlagen.

Hier ist auch noch die Beeinflußbarkeit der Herzen von *Lungenschnecken* durch eine weitere Anzahl von pharmakologischen Stoffen zu erwähnen, nämlich diejenigen, die auf oder über die Herznerven einwirken, bzw. bei deren Erregung in das Herzinnere ausgeschieden werden. So hat es sich gezeigt, daß man ein Herz von *Helix pomatia* L. durch Anwendung von Acetylcholin stillstellen kann. Es erholt sich nach diesem Eingriff nur sehr unvollkommen, auch wenn man es nachträglich mit *Curare* behandelt (GAUTRELET und HALPERN). Läßt man aber auf ein frisches Herz zuerst Curarelösung einwirken, so erweist sich das Acetylcholin nachträglich gereicht an ihm völlig wirkungslos. Bemerkenswert ist die Erscheinung, daß eine Beeinflußbarkeit des Herzens durch *Acetylcholin* mittels *Acetonitril* unmöglich gemacht werden kann.

JULLIEN, VINCENT, VUILLET und BOUCHET (1, 2) haben sich eigens mit der Frage beschäftigt, welchen Einfluß verschiedene *„mimetische Stoffe"* auf die Herztätigkeit von *Helix pomatia* L. ausüben [vgl. hier auch JULLIEN, VINCENT, BOUCHET und VUILLET (3)]. Man kann die Lösungen dieser Stoffe in zweierlei Weise auf das Herz einwirken lassen, entweder von innen (Durchströmung des Herzens) oder von außen (Einsenken des Herzens in ein entsprechendes Bad). Durch *Acetylcholin*[1] kommt es zu einer starken Frequenzverlangsamung und Kraftverminderung des Herzens. Dieser Erfolg kann durch Zugabe von *Eserin* zu der acetylcholinhaltigen Nährlösung verstärkt werden, offenbar im Zusammenhang damit, daß die „Empfindlichkeit" des Herzens durch diesen letzteren Stoff gesteigert wird. Läßt man *Acetylcholin* und *Adrenalin* gleichzeitig auf das Herz einwirken, so hängt der Erfolg ganz von dem gegenseitigen Mengenverhältnis dieser Stoffe ab. Jedenfalls gelingt es nur sehr schwer, die beiden Körper in ihren Mengen so gegeneinander abzustufen, daß das Herz wie ursprünglich arbeitet.

[1] BOUCHET, JULLIEN, VINCENT und VUILLET haben auch die Abgabe von *Acetylcholin* aus dem Herzen von *Helix pomatia* L. untersucht.

Eine starke Beschleunigung des Herzschlages von *Helix pomatia* L. beobachtete ZUBKOV (2, 4) nach Unterbinden bzw. Durchschneiden der Herznerven oder aber nach deren Behandlung mit Anästheticis. Die gleiche Erscheinung macht sich bemerkbar, wenn man das gesamte Zentralnervensystem des Tieres mit Hilfe von *Nikotin* ausschaltete. ZUBKOV zog daraus den Schluß, daß von dem Zentralnervensystem von *Helix pomatia* L. ständig ein *hemmender* Einfluß auf die Herztätigkeit ausgeübt wird, der vielfach auf reflektorischem Wege zustande kommt. Dies ist z. B. der Fall bei jeder spontanen Zusammenziehung der Fußmuskeln (vgl. BIEDERMANN). ZUBKOV (3, 5) hat auch den Einfluß verschiedener pharmakologischer Stoffe auf den äußeren Innervationsmechanismus des Herzens von *Helix pomatia* L. geprüft. Es kommt zu einer Hemmung der Herztätigkeit, wenn man *Pilocarpin* auf das suboesophageale Ganglion aufbringt. Träufelt man auf das Zentralnervensystem *Atropin* oder *Curare* auf, so wird dadurch die Tätigkeitsweise des Herzens nicht verändert (vgl. hier auch die Angaben von VAN TIEL).

Niemand wird bezweifeln, daß für die Unterhaltung der Kreislauftätigkeit auch bei den *Lungenschnecken* das Herz auf die Dauer unentbehrlich ist. Daß der Blutumlauf, wenigstens eine Zeitlang, auch ohne das Herz, vor allem durch Zusammenziehungen des Tieres, in Gang gehalten werden kann, geht aus Beobachtungen von RICHARD hervor. *Weinbergschnecken* lebten nach seinen Erfahrungen noch mehrere Tage weiter, nachdem das Herz entfernt worden war. Dieses Weiterleben ist natürlich nicht in dem Sinne zu deuten, als ob sich die Tiere in einem völlig einwandfreien Zustand befunden hätten. Jedenfalls können aber von solchen Tieren ohne Herz Leistungen vollbracht werden, die darauf hindeuten, wie wenig anspruchsvoll das Zentralnervensystem ist.

Bisher ist nichts darüber bekannt geworden, ob im Kreislaufsystem erwachsener *Lungenschnecken* irgendwelche Hilfsmotoren für die Unterhaltung des Blutumlaufs gegeben sind. Im embryonalen Zustande wurden bei bestimmten Schnecken, hauptsächlich bei *Limnaea limosa* L. sowie *Agriolimax agrestis* L., Sinus aufgefunden, die sich unter dem Mikroskop beobachten lassen. Diese ziehen sich in einer Schlagfolge zusammen, die mit 7—10 je Minute wesentlich langsamer ist als die des Herzens [vgl. CARDOT (5, 6)]. Es wurde auch die Abhängigkeit der Frequenz dieser Sinus von der Temperatur untersucht. Dabei ergab sich ein Q_{10}, der größer ist als beim Herzen. An diesen Sinus wurde von BACHRACH und CARDOT auch das thermische Paradoxon (vgl. S. 211) festgestellt, und zwar schon zu einer Zeit, da diese Gebilde eben erst rhythmisch zu arbeiten begannen. MORIN und JULLIEN (4) haben die Tätigkeitsweise dieser Sinus bei Halten des Tieres in verschiedenartig zusammengesetzten Salzlösungen verfolgt. Weitgehende Schwankungen in der Zusammensetzung und in der Konzentration der Lösung übten auf die Arbeitsweise dieses Sinus keinen Einfluß aus.

3. Die Hinterkiemer.

Die Kenntnisse von der Physiologie des Kreislaufs bei den *Hinterkiemern* beruhen auf recht wenig Beobachtungen. Eingehender wurde bisher nur die *Nacktschnecke Aplysia* untersucht. Das Herz dieses Tieres befindet sich in einem Perikardialsinus, der durch eine starre bindegewebige Membran von der Leibeshöhle abgegrenzt ist. Die Kammer besteht aus einem reichlichen Netzwerk von Muskelfasern, die an der Atrioventrikulargrenze eine Röhre umgrenzen, welche trichterförmig in die Höhle der Kammer hineinragt. Es handelt sich hier um jenes Gebilde, das mit der Atrioventrikularklappe zu identifizieren ist. Bei der Tätigkeit der Kammer werden diese Klappengebilde einander bis zur gegenseitigen Berührung genähert.

Über die *Frequenz*, in der die Herzen von *Hinterkiemern* schlagen, hat man bisher nur wenig Erfahrungen gesammelt. Wie aus Tabelle 14 hervorgeht, schwankt sie beim *Aplysienherzen* (allerdings bei einer Temperatur von 23° C) zwischen 33 und 34 Schlägen je Minute. Die Frequenz des Herzens ist aber auch bei den anderen *Hinterkiemern* nicht viel größer, manchmal sogar, z. B. bei *Bulla*, erheblich kleiner.

Tabelle 14. Mittlere Frequenz (f_m) des Herzens verschiedener Hinterkiemer bei Zimmertemperatur.

Tierart	f_m	Beobachter
Aplysia depilans	33—34	Bottazzi und Enriques
Aplysia limacina	20—25	Straub (1)
Pleurobranchaea	20—30	Carlson (4)
Bulla	10—18	Carlson (4)
Phyllirhoe	36	Snyder
Triopa	30—40	Carlson (4)

Will man die Tätigkeitsweise des herausgeschnittenen *Aplysienherzens* über längere Zeit verfolgen, so muß man sich des Verfahrens von Straub (1) bedienen. Dabei wird durch Füllung des Herzens von innen eine gewisse Wandspannung hervorgerufen, die zur Unterhaltung einer länger anhaltenden Tätigkeit unentbehrlich ist. Mit dem Verfahren von Schoenlein (Verbindung der Herzkammer mit einem Hebel) hat Straub keine guten Erfahrungen gemacht. Entweder schlagen die ausgeschnittenen Herzen überhaupt nicht oder aber sie arbeiten in Gruppen. Nur ganz selten schlägt das Herz so längere Zeit mit gleichbleibender Frequenz und Hubhöhe. Die Diastole nimmt dabei meist viel mehr Zeit in Anspruch als die Systole, offenbar im Zusammenhang mit der physikalischen Beschaffenheit des Hebels, der im Versuche Verwendung findet.

Straub konnte sich in erster Linie überzeugen, daß die Füllung des Herzens mit der Körperflüssigkeit der Tiere zur Auslösung der automatischen Tätigkeit Anlaß gibt. Jede Vermehrung der Wandspannung erhöht die *Frequenz*, in der das Herz arbeitet, steigert aber daneben

auch die Amplitude der Zusammenziehung, wenigstens in einem bestimmten Dehnungsbereich. Läßt man den Flüssigkeitsinhalt aus dem Herzen auslaufen, so wird auf diese Weise der Innendruck sozusagen sofort aufgehoben. Das Herz stellt aber erst allmählich seine Tätigkeit ein, und zwar nach einer vorangegangenen Verminderung der Amplitude seiner Zusammenziehung, die immer ausgeprägter wird.

Aus diesem Verhalten des Herzens schloß STRAUB, daß die Füllung nicht unmittelbar, sondern mittelbar die rhythmische Tätigkeit des Herzens unterhält. Sonst müßte die leere Herzkammer von *Aplysia* sofort ihre Tätigkeit einstellen. Auf Grund von Beobachtungen über den Aufbau des Herzens von *Aplysia* nimmt er an, daß sich beim Zusammenfallen der Wände einer *Aplysienherzkammer* noch eine gewisse Menge von Flüssigkeit in dem Trabekelwerk befindet, in der sich allmählich Zersetzungsvorgänge abspielen. Diese Stoffwechselendprodukte sollen nun nach STRAUB der Anlaß sein, daß das Herz *allmählich* seine Tätigkeit im leeren Zustande einstellt. Ebensogut und richtig könnte man aber annehmen, daß die restliche Flüssigkeitsmenge im Herzen einen Dehnungszustand schafft, der zur Unterhaltung der automatisch rhythmischen Tätigkeit ausreicht.

Wie bei anderen Tierarten, so wurde auch bei den *Hinterkiemern* der Einfluß der *Temperatur* auf die Herztätigkeit untersucht. SCHOENLEIN beobachtete das Verhalten des ausgeschnittenen *Aplysienherzens*, das durch Verbindung mit einem Schreibhebel zur automatischen Tätigkeit angeregt wurde. Bei einer Temperatur zwischen $+32$ und $+36°$ C beobachtete er eine Verlangsamung der Herztätigkeit. Ein Stillstand trat bei etwa $+38°$ C ein. Daraufhin begann die Herzmuskulatur im hohen Maße zu erschlaffen. Die ausgeprägteste Erschlaffung war bei einer Temperatur von $+45°$ C zu verzeichnen. Steigerte man die Temperatur noch weiter, so machten sich die ersten Erscheinungen der *Wärmestarre* bemerkbar. Bei $+46°$ C ist der Herzmuskel noch erregbar, bei $+50°$ C ist er in Wärmestarre übergegangen. Nach den Erfahrungen von SCHOENLEIN setzt die Wärmestarre bei etwa $+47°$ C ein.

Die Versuchsergebnisse von SCHOENLEIN erfuhren durch STRAUB (1) eine vollkommene Bestätigung. Kühlt man das Herz unter Zimmertemperatur ab, so kommt es zu einer Verlangsamung der Herzschlagfrequenz, ohne daß indessen die Amplitude der Zusammenziehung irgendeine Veränderung erfährt.

SNYDER untersuchte das Verhalten des Herzens von *Phyllirhoe*, eines *Nacktkiemers*, der im Golf von Neapel sehr häufig vorkommt. Das Tier eignet sich zu physiologischen Untersuchungen darum besonders gut, weil es durchsichtig ist. Die Herzschlagfrequenz betrug bei $+16°$ C im Durchschnitt 36,7, bei $+20°$ C 46,5, bei $+25°$ C 63,7 und bei $+29°$ C 77 Schläge je Minute. Daraus läßt sich ein Temperaturkoeffizient bestimmen, schwankend je nach den Temperaturbereichen, für die er aufgestellt wird, zwischen 1,8 und 3,4. CROZIER und STIER haben aus den

Versuchen von SNYDER für das Herz von *Phyllirhoe* unter Benutzung der ARRHENIUSschen Gleichung ein μ von 10700 berechnet.

Das Herz der *Hinterkiemer* scheint, soweit bisher bekannt geworden ist, an die Ernährung keine sehr großen Anforderungen zu stellen. Man kann es gut in *Seewasser* halten, man ist aber auch in der Lage, als Ernährungsflüssigkeit Hämolymphe zu verwenden, die bei größeren *Hinterkiemern*, z. B. *Aplysia*, aus der Leibeshöhle in beträchtlichen Mengen gewonnen werden kann. Das Herz von *Aplysia* erweist sich nach den Erfahrungen von STRAUB (1) gegenüber einer Kohlenstoffdioxydanhäufung in seiner Umgebung, also z. B. in einer Gaskammer, in der es

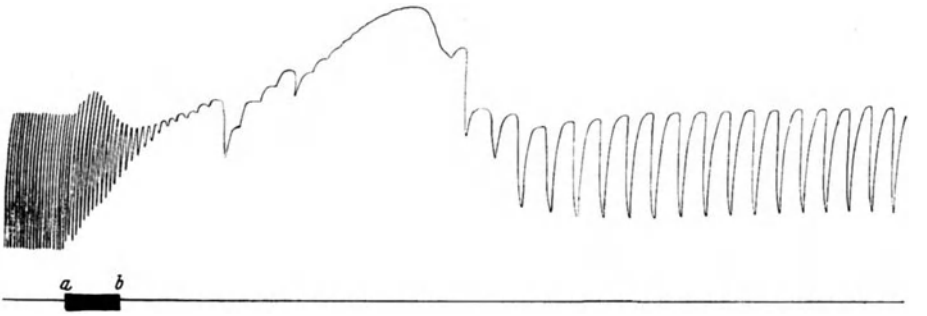


Abb. 55. Kohlenstoffdioxydvergiftung des durchströmten Herzens von *Aplysia* nach STRAUB. Registrierung von oben nach unten: Kammertätigkeit, Verzeichnung des Momentes der Einleitung der kohlenstoffdioxydhaltigen Lösung (zwischen a und b).

arbeitet, recht empfindlich. Die Vergiftung äußert sich in einer Verlangsamung der Frequenz des Herzens bei gleichzeitiger starker Zunahme seines Tonus (s. Abb. 55).

Auch nach Beendigung der Gasdurchleitung macht sich die Wirkung der Vergiftung eine Zeitlang bemerkbar, und zwar darin, daß das Herz außerordentlich langsam schlägt. Vielfach tritt vor Wiederaufnahme der normalen Herztätigkeit ein sehr ausgeprägtes *Gruppenschlagen* auf, nicht selten kommt es auch zu periodischen Tonusschwankungen. Denselben Erfolg wie mit Gasdurchleitung durch eine Kammer, in der das *Aplysienherz* arbeitet, kann man erzielen, wenn man das Herzinnere mit Hämolymphe füllt, durch die CO_2 durchgeleitet worden war. Es kommt im Anschluß an diesen Eingriff zur Entwicklung einer starken Kontraktur des Herzens. Nach den Erfahrungen von STRAUB (1) ist das Herz von *Aplysia* gegenüber CO_2 sehr viel empfindlicher als das *Froschherz*; vgl. das Verhalten des Fischherzens [v. SKRAMLIK (11)].

Auf Grund dieser Versuche nimmt STRAUB an, daß die Schwankungen des Tonus, wie man sie bei einem leerschlagenden Herzen beobachtet, auf eine CO_2-Vergiftung zurückzuführen sind. Dieser Vergiftung ist das Herz sofort ausgesetzt, sowie man es entleert. Unter diesen Bedingungen verbleiben im Maschenwerk des Herzens Reste von Ernährungsflüssigkeit, in der sich infolge der Tätigkeitsweise CO_2 anhäuft.

In neuerer Zeit hat JULLIEN (12) das Verhalten von Streifen aus der Herzkammer von *Aplysia fasciata* bei Halten in verschiedenen Nährlösungen untersucht. Es hat sich dabei herausgestellt, daß der Muskelfaserverlauf, der in diesen Streifen gegeben ist, eine entscheidende Bedeutung für das Zustandekommen der automatischen Tätigkeit besitzt. Es ist nicht gleichgültig, ob die Streifen vorzugsweise aus longitudinal oder vorzugsweise aus transversal verlaufenden Fasern zusammengesetzt sind. Auch spielt es eine Rolle, von welchen Anteilen der Herzkammer sie herrühren, ob sie der Basis oder aber der Spitze oder einem mittleren Anteil der Kammer entnommen sind. Bei seinen ersten Untersuchungen hat JULLIEN (5) feststellen können, daß die *Längsstreifen* sehr rasch ihre Tätigkeit aufnehmen, also nahezu sofort zu arbeiten beginnen, sowie man sie hergestellt und mit dem Registrierhebel verbunden hat. Die einzelnen Zusammenziehungen folgen sich in regelmäßigen Zeitabständen, auch hält die Tätigkeit solcher Streifen viele Stunden an. Anders verhalten sich *Querstreifen*. Hier spielt die Zugehörigkeit zu der Kammergegend eine ausschlaggebende Rolle. Gehören sie einem mittleren Anteil der Kammer an, so nehmen sie sehr bald ihre Tätigkeit auf. Entstammen sie dagegen der Basis oder aber der Spitze, so beginnen sie erst mehrere Stunden nach Anfertigung zu arbeiten und auch da nicht etwa ausnahmslos. Es hat sich gezeigt, daß man auch bei solchen Streifen durch Zugabe von *Atropin* zu dem Meereswasser in einem Mengenverhältnis von 1 : 1000, höchstens 1 : 500, die Befähigung zum automatischen Arbeiten wecken kann. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß Herzstreifen aus der Kammer von *Aplysia fasciata*, die von vornherein nicht arbeiten, durch das Eingreifen von Hemmungsnerven in ihrer Tätigkeit behindert werden. Man kann dann verstehen, daß diese Streifen ihre Tätigkeit aufnehmen, sowie die Hemmungswirkung durch Gaben von *Atropin* beseitigt wird.

Sehr interessant ist es, daß sich nach den Angaben von JULLIEN (5) die herausgeschnittene Herzkammer von *Aplysia fasciata* anders verhält als Muskelstreifen, die aus ihr erzeugt werden. Die herausgeschnittene und abgebundene Herzkammer dieser Tiere arbeitet in Meereswasser nicht. Schneidet man dagegen aus ihr Streifen heraus, so kommt die rhythmische Tätigkeit sehr bald in Gang, allerdings unter den Bedingungen, von denen vorhin die Rede war. Spielt ja doch die Zugehörigkeit der Streifen zu einem bestimmten Anteil der Kammer für die Schnelligkeit der Wiederaufnahme der Tätigkeit eine bedeutungsvolle Rolle! Entscheidend scheint es weiter zu sein, daß die Salzlösung das Myokard selbst umspült und nicht etwa unter Vermittlung des Epikards mit den Herzmuskelfasern in Verbindung tritt.

JULLIEN (12) hat weiter gefunden, daß die rhythmische Tätigkeit von Streifen aus der Herzkammer auch an eine entsprechende Zusammensetzung der Nährlösung gebunden ist. Alkali- und Erdalkaliionen müssen in ihr in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen. Die Beziehung $\frac{Na + K}{Ca + Mg}$ muß annähernd 20 betragen. Sowie man die Ionenbeziehung, die durch diese Verhältniszahl ausgedrückt wird, ändert, kommt es zu einer Störung in der Betätigung des Herzens, die vorzugsweise dadurch gekennzeichnet ist, daß das Herz sich wohl noch zusammenzieht, nicht aber ordentlich erschlafft. Die Gesamtkonzentration der Salze in der Nährlösung hat nach den Angaben von JULLIEN (10) einer 0,6 mol NaCl-Lösung zu entsprechen. Ersetzt man diese Nährlösung, die als die geeignete angesprochen werden kann, durch eine solche, in der die Alkaliionen überwiegen, so beginnt die Herzkammer, so

beginnen die Streifen, die aus ihr hergestellt wurden, sehr rasch zu arbeiten, und zwar ziehen sie sich um so häufiger zusammen, je mehr Na- und K-Ionen die Lösung enthält. Überwiegen die Erdalkaliionen, so kommt es zu einer *Verlangsamung* der Herzfrequenz, die um so ausgeprägter ist, je größer der Überschuß von Ca- bzw. Mg-Ionen ist. Mg- und Ca-Ionen sind aber für die Tätigkeitsweise des Herzens von *Aplysia fasciata* unentbehrlich[1]. Läßt man Ca- und Mg-Ionen aus der Nährlösung zugleich weg, so erfährt das Herz eine schwere Beeinträchtigung in seiner Tätigkeit. Verwendet man Ca allein, so kommt es zu einer Verlängerung der Dauer der Systole bei gleichzeitiger Herabsetzung der Befähigung der Herzanteile zum automatischen Arbeiten. Mg allein bewirkt dagegen eine Verminderung der Amplitude der Zusammenziehung bei gleichzeitiger Beschleunigung der Frequenz des Herzschlages. Zuletzt bleibt ein solches Herz, das mit einer Nährlösung versorgt wird, in der Ca-Ionen fehlen, stillstehen, zumeist in Diastole, gelegentlich aber auch in Systole. Die Untersuchungen von JULLIEN (10) haben also unzweideutig gelehrt, daß Mg- und Ca-Ionen in der Nährlösung vorhanden sein müssen, wenn das Herz von *Aplysia fasciata* richtig arbeiten soll. Diese beiden Ionen können sich nicht etwa wechselweise vertreten.

Von STRAUB (2) wurde die Dynamik des Herzmuskels von *Aplysia* in der gleichen Weise untersucht, wie das O. FRANK für das *Froschherz* getan hat. Dabei zeigte es sich, daß die Pulsvolumina den Anfangsspannungen der Kammer durchaus proportional sind. Die Elastizität der Muskelzellen ist also eine maximale, während ihre Dehnbarkeit eine minimale ist. Läßt man die *Aplysienherzkammer isometrisch* arbeiten, so wachsen die Druckwerte der Spannungen mit steigender Anfangsspannung, also mit steigender Füllung der Kammer, an. Das Druckmaximum schwankte bei optimaler Anfangsspannung zwischen 20 und 40 mm Hg, völlig in Abhängigkeit von der Größe des Herzens, also seinem Fassungsvermögen. Diese Druckwerte nähern sich durchaus denjenigen, die von O. FRANK für das *Froschherz* ermittelt wurden. Bei einer *isometrischen* Kurve des *Aplysienherzens* hat das Stadium der steigenden Energie annähernd die gleiche Dauer wie das der sinkenden.

Ähnlich wie die *Herzkammer* verhält sich in dynamischer Beziehung auch der Vorhof. Mit Rücksicht darauf, daß die Muskelfasern in ihm allerdings in geringeren Mengen vertreten sind als in der Kammer, ist die Widerstandsfähigkeit dieses Organs gering. Im Tierkörper hat der Vorhof ja auch nicht mehr zu leisten, als zum Zwecke der Blutförderung die elastischen Widerstände der ruhenden Kammer zu überwinden. Es handelt sich dabei höchstens um eine Druckdifferenz von 2 cm H_2O,

[1] Zu dem gleichen Ergebnis ist in neuerer Zeit auch HEYMANS gekommen, der das Herz von *Aplysia limacina* mittels VAN 'THOFFscher Lösung durchspülte. In einen künstlichen Kreislauf eingeschlossen arbeitet die Herzkammer stundenlang mit einer Frequenz von 40—50 Schlägen je Minute. Durch Kaliummangel in der Nährlösung kommt es zu einer Abnahme der Kontraktionshöhe und zu einer Erschlaffung des Herzens. Bei Kaliumüberschuß bleibt das Herz stillstehen, entweder in Diastole oder in Systole, je nach der Menge des Kaliums. Durch *Uranium* ließ sich das Kalium nicht ersetzen. Calciummangel erzeugt einen Stillstand des Herzens in Systole, Calciumüberschuß einen solchen in Diastole.

falls man den Strömungswiderstand in der Gegend der Atrioventrikularklappe vernachlässigt. Der Vorhof eines Herzens, dessen Kammer bei einem Innendruck von etwa 2 cm H_2O maximal gefüllt ist, wirft sein volles Volumen noch gegen einen Druck von 3 cm H_2O aus, sofern die Anordnung isotonisch ist. So große Anforderungen werden aber im Tierkörper an den Vorhof zum Zwecke des Blutumlaufes sicher nicht gestellt.

STRAUB (1) hat sich auch davon überzeugt, daß innerhalb der Kammermuskulatur die *Kontraktion* sowohl in der einen als auch in der anderen Richtung übertragen werden kann. Dies geschah bei Beobachtung einer Herzkammer, die durch Anlegen einer Klammer in zwei Abteilungen geteilt worden war. Die Kammer wurde gerade so weit zusammengedrückt, daß durch sie ein Übergang von Flüssigkeit aus der einen Abteilung in die andere vermieden wurde. Die Tätigkeitsweise dieser beiden Abteilungen der Herzkammer wurde gesondert für sich verzeichnet. Unabhängig davon, wie die Füllung der einen Abteilung gegenüber der der anderen abgestuft war, stets arbeiteten die beiden Abteilungen in demselben Rhythmus. Weiter hat es sich gezeigt, daß sich jeweils derjenige Teil als erster zusammenzieht, der die stärkere Dehnung aufweist. Das ist nicht weiter überraschend, da der stärker gedehnte Anteil ja immer in höherer Frequenz arbeitet. Jedenfalls gibt es eine Kontraktionsübertragung innerhalb der Muskulatur der Herzkammer, so daß sie sich bei jeder Tätigkeit als *Ganzes* zusammenzieht.

Es wurde natürlich auch die Wirkung des *elektrischen Stromes* auf das Herz der *Hinterkiemer* im allgemeinen und auf das von *Aplysia* im besonderen untersucht. SCHOENLEIN beobachtete eine Erregung bei der Schließung des Stromes, die von der Kathode ihren Ausgang nahm, während bei der Öffnung des Stromes die Erregung von der Anode ausging. Bei Anwendung von starken Strömen machte sich an der Kathode eine Dauerkontraktion bemerkbar, die zu einer knopfförmigen Anschwellung des Herzmuskels an derjenigen Stelle führte, an der sich der negative Pol befand. Ändert man die Stromrichtung, so „wandert" sozusagen die Anschwellung zum anderen Ende des Herzens. Die Latenz dieser Wirkung war beträchtlich lang; sie betrug nicht selten 1,5 Sek. Einzelinduktionsschläge erweisen sich nach den Erfahrungen von SCHOENLEIN erst wirksam, wenn sie eine sehr beträchtliche Stärke aufweisen. Es kommt dann im Gefolge einer solchen Reizung zu einer außerordentlich starken *Extrasystole*. Reizte man das Herz faradisch, so wurden entweder die einzelnen Tätigkeiten des Herzens stark „auseinandergezogen", oder es kam zu einer Erhöhung der Schlagfrequenz, die etwa 8—10 Sek. anhielt und dann allmählich abklang. Während dieser Zeit erwies sich der Tonus des Herzens gegenüber der Norm meist erheblich gesteigert. Bei den Versuchen mit elektrischer Reizung hat es sich auch herausgestellt, daß das Herz von *Aplysia,* genau wie das anderer Tierarten, eine *refraktäre Periode* besitzt. Die Experimente von SCHOENLEIN bedürfen natürlich

in mannigfacher Richtung eines Ausbaues. Er selbst sagt von ihnen, daß sie nicht als abschließend zu gelten haben.

Bei der Tätigkeit des Herzens kommt es auch zu einer *Bildung* von *Elektrizität*. Man ist also infolgedessen in der Lage, Tätigkeitsströme abzuleiten. Es war HOFFMANN (1, 3), der als erster das Elektrogramm der Herzkammer von *Aplysia* aufschrieb. Gleichzeitig wurde die Tätigkeit des Herzens mittels eines Hebels graphisch aufgenommen (s. Abb. 56). Die Ergebnisse wiesen die beste Übereinstimmung auf, wenn die Herzkammer nur wenig gefüllt war. Das Elektrokardiogramm entsprach dann demjenigen, das man ableiten kann, wenn eine Erregungswelle über die Kammer vom Vorhofs- nach dem Aortenende zu abgleitet. Der erste Ausschlag ist beträchtlich kurz und sehr hoch, der zweite flach und langgezogen. Der Aktionsstrom eilt dem mechanischen Geschehen um etwa 0,3—0,6 Sek. voraus.

Abb. 56. Elektrogramm des Herzens von *Aplysia* nach P. HOFFMANN. Registrierung von oben nach unten: Mechanogramm, Elektrogramm, Zeit in $^1/_1$ sec. Die Ableitung erfolgte vom Vorhof und von der Aorta bei unverletzter Kammer.

Man kann natürlich auch beim Herzen von *Aplysia* durch Anlegen eines thermischen Querschnittes[1] einen Längs-Querschnittsstrom ableiten. Dieser bietet besonderes Interesse, wenn die Kammer in den Zustand einer tonischen Zusammenziehung gerät. Der Längs-Querschnittsstrom weist dann eine anhaltende Verminderung auf. Irgendwelche Schwankungen sind in der Kurve nicht festzustellen. Beim Übergang des Herzens in tonische Zusammenziehung hat HOFFMANN (3) beobachtet, daß die Saite nach einem einmaligen Ausschlag zum Stillstand gebracht wurde. Der „vollkommene" Tonus bildet sich ganz allmählich aus, indem die einzelnen Schwankungen immer stärker aneinander rücken, bis sie zum Schluß zur Verschmelzung gelangen. Vor Übergang des Herzens in die tonische Zusammenziehung waren also vermittels der Ableitung der Elektrizität diskontinuierliche Vorgänge im Herzen nachzuweisen.

Wiederholt wurde auch die Wirkung von pharmakologischen Stoffen auf die Tätigkeitsweise des Herzens von *Aplysia* untersucht. HEYMANS beobachtete nach Einwirkung von *Acetylcholin*[2], *Curare*, *Muscarin* und *Nikotin* das Auftreten eines Stillstandes des Herzens in Diastole. *Histamin*, *Adrenalin* und *Strychnin* steigern die Frequenz des Herzens und seinen Tonus. *Strophanthin* wirkt nur im Sinne einer Erhöhung des Tonus des Herzens. Nach den Beobachtungen von JULLIEN und VINCENT besteht beim Herzen von *Aplysia* kein Antagonismus zwischen *Acetylcholin* und *Curare*.

[1] HOFFMANN (3) bemerkt, daß er bei einem *Aplysienherzen* den Anteil der Kammer, der an die Aorta angrenzt, weitgehend versengen konnte, ohne daß dadurch die Tätigkeit der Kammer aufgehoben wurden. Machte er denselben Eingriff an dem Vorhofsende der Kammer, so kam das Herz nach ganz kurzer Zeit zum Stillstand.

[2] JULLIEN (11) hat Acetylcholinlösungen benutzt, um das Herz von *Aplysia fasciata* zum Erschlaffen zu bringen.

Die äußere Innervation des Herzens von *Aplysia* scheint sich nur aus *fördernden Nerven* zusammenzusetzen. Die betreffenden Nervenzüge gehen nach den Beobachtungen von DOGIEL, RANSOM, BOTTAZZI und ENRIQUES sowie CARLSON (1, 2) aus dem *linken Visceralganglion* hervor. Reizt man den N. visceralis, so kommt es zu einer Zusammenziehung der Kieme und zu einer Anregung der Tätigkeit des Herzens, das zuvor nicht geschlagen hatte. Man hätte in diesem Falle daran denken können, daß die Tätigkeit des Herzens nicht durch Förderungsnerven zustande kam, sondern durch Dehnungsvorgänge, da ja bei der Zusammenziehung der Kieme das Blut in großen Mengen nach dem Herzen zu getrieben wird (vgl. SCHOENLEIN). Doch konnte RANSOM zeigen, daß die Herztätigkeit durch Reizung des Visceralnerven auch dann eine Anfachung erfuhr, wenn man den größten Teil der Kieme entfernt und außerdem durch eine Eröffnung der Kammer dafür Sorge getragen hatte, daß das Blut, das noch hierher gelangte, weitgehend abfloß. Reizt man den Visceralnerven mit Hilfe von Einzelinduktionsschlägen, so erzeugt man auf diese Weise einzelne Extrasystolen am Herzen. Reizt man ihn mittels Wechselstrom, so beginnt das Herz rascher zu arbeiten als zuvor. Hat es ursprünglich geruht, so gerät es in Tätigkeit. Manchmal kommt es unter der Wirkung der Reizung der fördernden Fasern zu einer so ausgeprägten Steigerung der Frequenz, daß eine Art von *unvollkommenem Tetanus* des Herzens entsteht. Etwas schwächer als die faradische Reizung des Visceralganglions oder des Visceralnerven wirkt sich am Herzen die Reizung der Pleurovisceralkommissur oder der Pleuralganglien aus. Nach H. FRÉDERICQ (9) kann man die beschleunigende Wirkung einer Erregung der fördernden Nerven bei *Aplysia limacina* durch *Coffein* ausschalten. Behandelt man (vgl. BOTTAZZI und ENRIQUES) das Visceralganglion mit einer Nikotinlösung, so kommt es zu einer Förderungswirkung am Herzen nur dann, wenn man die Visceralnerven *selbst* reizt. Daraus kann man wohl den Schluß ziehen, daß die Fasern, die die Beschleunigung der Herztätigkeit herbeiführen, im Visceralganglion eine Unterbrechung erfahren. Durch Nervenreizung wird eine Frequenzsteigerung und Tonuserhöhung auch bei solchen Herzen bewirkt, die durch direkte Reizung mit Wechselstrom in eine Art von tetanischer Kontraktion versetzt worden waren. Beachtenswert ist es, daß die beschleunigenden Fasern auch auf *reflektorischem Wege* in Erregungszustand zu versetzen sind. Nach den Erfahrungen von BOTTAZZI und ENRIQUES geschieht dies am leichtesten durch Reizung des zentralen Stumpfes des zweiten Branchialnerven.

CARLSON (1, 2) untersuchte die nervöse Beeinflussung des Herzens vorzugsweise an den *Nacktkiemern Montereina* und *Triopa*. Eine Reizung der Visceralnerven ergab bei *Montereina* eine Beschleunigung der Herzschlagfrequenz, die allerdings sehr bald abklang, vielfach noch während der Reizung selbst. Gewöhnlich folgte der Reizung der Nerven eine Verlangsamung der Tätigkeit, ja sogar ein länger dauernder Stillstand des Herzens in Diastole nach. Wie weit dieser diastolische Stillstand auf

ein Eingreifen von hemmenden Herznerven oder aber auf eine Erschöpfung der Herzmuskulatur zurückzuführen ist, läßt sich vorerst nicht entscheiden. Es erscheint jedenfalls gewagt, mit CARLSON daran zu denken, daß dieser Stillstand auf einer „Ermüdung" der fördernden Nerven beruht. Bei dieser Annahme ist man gezwungen, anzunehmen, daß die normale Tätigkeit des Herzens bei *Montereina* nur unter dem Einfluß fördernder Fasern zustande kommt. Bei *Triopa* erzielte CARLSON (4) durch Nervenreizung vorzugsweise eine Beschleunigung der Herztätigkeit. Das Herz dieser Tiere läßt sich durch den durchscheinenden Mantel und den Herzbeutel hindurch unmittelbar beobachten. Es schlägt bei normalen Tieren außerordentlich regelmäßig in einer Frequenz von 30 bis 40 Schlägen je Minute. Die *Systole* verläuft merkwürdigerweise sehr träge. Sie soll oft doppelt so lang sein wie die Diastole. CARLSON (4) nimmt an, daß das Herz bei *Triopa* nicht nur durch fördernde, sondern auch durch hemmende Fasern versorgt wird. Allerdings vermochte er diese Hemmungswirkung nicht durch unmittelbare Reizung bestimmter Nerven nachzuweisen. Reizte er solche Nerven, so waren die Erfolge in der Regel so, daß es zuerst zu einem Stillstand des Herzens in Diastole und erst nach Beendigung der Reizung zu einer Beschleunigung der Tätigkeit des Herzens kam. Diese Wirkung beobachtet man bei vielen *Weichtieren*, auch wenn bloß die herzhemmenden Fasern gereizt werden.

Es wird weiterer Untersuchungen bedürfen, um auf dem Gebiete der Innervation des *Hinterkiemerherzens* vollkommene Klarheit zu schaffen. Wenn bisher bei Reizung der Visceralnerven dieser Tiere, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, eine *Beschleunigung der Herztätigkeit* festgestellt wurde, so muß es trotzdem vorerst offen bleiben, ob es bei diesen Tieren nicht auch herzhemmende Nervenfasern gibt. Sonst hätten wir ja in den *Hinterkiemerherzen* geradezu ein Gegenstück zu den *Fischherzen* gegeben, die, wenigstens in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle, nur von *hemmenden* Nervenfasern versorgt werden. Wenn das Herz der Fische rascher schlagen soll, so braucht bloß der Tonus der nervösen Zentren nachzulassen [vgl. VON SKRAMLIK (10, 11)]. Bei den *Hinterkiemern* müßten dann natürlich die Dinge so liegen, daß sich automatisch eine Verlangsamung der Herztätigkeit ergibt, wenn der Tonus der *fördernden Fasern* nachläßt. Für eine solche Annahme spricht die Beobachtung von CARLSON (1, 2) am Herzen von *Montereina*, daß nämlich das Herz bei anhaltender Reizung der Visceralnerven infolge deren Erschöpfung entweder wieder langsamer zu schlagen beginnt oder aber sogar zum Stillstand kommt. Dafür spricht weiter die Feststellung von CARLSON (2), daß man durch Reizung der Visceralnerven bei *Aplysia* mittels Einzelinduktionsschlägen einzelne Extrasystolen des Herzens hervorzurufen vermag. Es widerspricht ihr allerdings die Erfahrung an dem Tier *Triopa*, bei dem in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle infolge Reizung der Visceralnerven zuerst eine Verlangsamung der Herztätigkeit zu beobachten ist. Unter allen Umständen müssen neue Untersuchungen einsetzen, die

die Aufklärung der Innervation des Herzens der *Hinterkiemer* zum Ziel haben.

Nunmehr müssen wir uns der Frage zuwenden, in welcher Weise die Strömung des Blutes in dem Kreislaufsystem der *Hinterkiemer* zustande kommt. Man wird daran festhalten können, daß der Widerstand im arteriellen System dieser Tiere gering ist. Der Druck, den das Herz aufwenden muß, damit es zu einem Vorantreiben des Blutes im Kreislaufsystem kommt, braucht demgemäß nicht sehr groß zu sein. Es wäre ja auch bei der zarten Wandung des Herzens gar nicht möglich, daß diejenigen Kräfte aufgebracht werden, die zur Überwindung eines größeren Widerstandes erforderlich sind.

Leider sind unsere Erfahrungen über das Ausmaß der Lakunen und Sinus bei den *Hinterkiemern* nicht sehr ausgedehnt. STRAUB (2) schätzt, daß der Inhalt der Hohlräume bei *Aplysia* etwa $^2/_3$ der gesamten Masse des Tieres ausmacht. Sie sind alle von dem Hautmuskelschlauch umschlossen. Man kann also von der Vorstellung ausgehen, daß das Herz bloß die Kraft aufzubringen braucht, das Blut durch eine Anzahl von arteriellen Gefäßen in diese Sinus zu treiben. Diese braucht nicht sehr groß zu sein, da ja im wesentlichen nur der Widerstand gegenüber der Strömung in den Arterien als engeren Röhren zu überwinden ist.

In den Lakunen bzw. Sinus wird das Blut sehr träge dahinfließen. Ein Austausch der Blutflüssigkeit wird hier weniger durch die Tätigkeit des Herzens, vielmehr durch die Bewegungen des Tieres bewirkt werden[1]. Jede Zusammenziehung des Hautmuskelschlauches wird die Flüssigkeitsmasse in den Lakunen und Sinus in Umlauf bringen, und zwar in der Richtung nach den Kiemen. Diese Richtung wird bevorzugt sein, weil der Widerstand nach den Kiemen geringer sein wird als der nach den arteriellen Gefäßen, die gegenüber dem Herzen durch die Klappeneinrichtung in der Aorta — wenigstens zeitweise — abgeschlossen sind. Von den Kiemen gelangt dann das Blut durch das abführende Kiemengefäß nach dem Vorhof. Wie wenig das Herz an der Strömung des Blutes im Kreislaufsystem von *Aplysia* beteiligt ist, geht aus der einfachen Tatsache hervor, daß seine Tätigkeit beim unbeschädigten Tier außerordentlich träge vor sich geht. Auch erweisen sich in der Regel sowohl Vorhof als auch Kammer nur sehr wenig gefüllt.

[1] Nach den Beobachtungen von BETHE (1) beträgt der Innendruck im Tierkörper von *Aplysia limacina*, wenn das Tier ruht, 2,5—4,0 cm H_2O. Bei *Aplysia depilans* ist dieser Innendruck etwas größer, weil der Tonus der Muskulatur dieser Tiere schon in der Norm sehr viel höher ist. Durch Muskeltätigkeit erfährt der Innendruck im Tierkörper eine Steigerung. Bei jedem spontanen Flügelschlag steigt der Druck um 0,5—1,0 cm H_2O an, beim Zurückziehen des Kopfes um 1,0 cm H_2O, gegebenenfalls sogar um mehr. Ziehen sich ausgedehntere Teile der Körperwand zusammen, so können Drucksteigerungen um 2—3 cm H_2O auftreten. Der normale Innendruck der Tiere dürfte sich nach diesen Angaben um etwa 3,0 cm H_2O bewegen. Kommt es zu einer weitgehenden Erschlaffung der Körpermuskeln, so kann er bis auf 0 herabsinken.

Einer Überdehnung des Herzens infolge zu starken Blutzustroms bei einer Zusammenziehung des Tieres wird durch den *Perikardialraum* vorgebeugt, der sich ja stets mit Flüssigkeit gefüllt erweist. Eröffnet man ihn, so kommt es nach Abtropfen der Flüssigkeit zu einer starken Ausdehnung des Herzens, vor allem des Vorhofs. Die Bildung der Perikardialflüssigkeit erfolgt in eigenen drüsigen Organen, die GROBBEN (3) als Perikardialdrüse beschrieben hat. Sie wurde von ihm bei einer Anzahl von Hinterkiemern festgestellt und beschrieben *(Aplysia, Pleurobranchaea, Doriopsis, Phyllidia, Doris)*.

In der Abb. 57 ist zum Zwecke einer Übersicht das gesamte Kreislaufsystem bei *Aplysia* schematisch dargestellt. Man kann aus ihr in

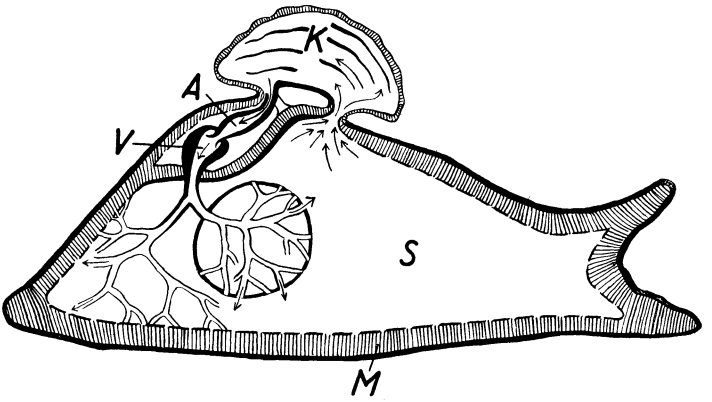


Abb. 57. Mutmaßlicher Kreislauf des Blutes durch den Körper von *Aplysia* nach STRAUB (2). Es bedeuten: *A* den Vorhof, *V* die Kammer, *M* den Mantel, *S* die Sinus, *K* die Kieme. Durch die Pfeile ist die Strömungsrichtung des Blutes gekennzeichnet.

erster Linie das eine entnehmen, daß sich der größere Teil des Tieres aus Hohlräumen zusammensetzt. Weiter lehrt sie, daß bei jeder Drucksteigerung im Tierkörper durch Zusammenziehung des Hautmuskelschlauches das Blut nach der Kieme zu getrieben werden muß, die sozusagen außerhalb des Körpers gelegen und infolgedessen der Drucksteigerung nicht ausgesetzt ist. Sonst würde ja auch die Blutströmung in ihr bei einer Zusammenziehung des Tieres nicht gefördert, sondern im Gegenteil gehemmt werden. Weiter ist zu berücksichtigen, daß sich auch der Herzbeutelraum sozusagen außerhalb des übrigen Tierkörpers befindet. Auch das ist für die Tätigkeit des Herzens außerordentlich günstig, besonders für die Förderung von Blut durch das Herz. Denn wenn bei der Zusammenziehung des Tieres ein großer Druck auf den Herzbeutelraum ausgeübt würde, so käme es zu einem Zusammenfallen der Herzwand. In diesem Falle würde eine Beförderung von Blut durch das Herz nicht mehr in Frage kommen. Es unterliegt also keinem Zweifel, daß schon mit Rücksicht auf den ganzen Aufbau des Kreislaufsystems jede Zusammenziehung des Körpers zu einer Förderung des Blutumlaufes

führen muß. Es sind also doch vorzugsweise *akzessorische Kräfte*, durch die der Flüssigkeitsinhalt in den Lakunen einen Austausch und eine Erneuerung erfährt. Die Kräfte, die das zartwandige Herz aufzubringen vermag, reichen dazu nicht aus.

Hier ist noch die Rede auf die Bedeutung der *Crista aortae* bei den *Aplysien* zu bringen. Soweit man heute zu übersehen vermag — genaue Untersuchungen stehen noch aus —, stellt dieses Gebilde eine Art von *Windkessel* größten Ausmaßes dar, wie man ihn in dieser Ausbildung bei anderen Tieren nicht kennt. In jedes Kreislaufsystem sind zur Unterstützung des Herzens und zur Förderung des Blutumlaufes Windkessel eingebaut. Man denke an die Elastizität der Wandung des Anfangsteils der *arteriellen* Gefäße! Bei den *Aplysien* ist aber dieser Windkessel in ganz besonderer Weise an die Herzkammer angeschlossen und ganz eigenartig entwickelt. Das Blut kann infolge der Abknickungsstelle, die sich an dem Ansatz der *Crista* an die Kammer befindet (vgl. Abb. 24), nicht geradeaus in die *Crista* strömen, sondern es muß sozusagen um eine Ecke fließen. Ist diese passiert, so sammelt es sich zuerst in der *Crista* an und wird von dort durch elastische, wahrscheinlich aber auch durch *kontraktile* Kräfte in die zahlreichen angeschlossenen Gefäße getrieben. Diese sind in einer Weise an die *Crista* angeschaltet, wie wir es von anderen Kreislaufsystemen her nicht kennen. Beim *Menschen* gehen arterielle Gefäße an der *großen Kurvatur* der Aorta ab, also an der Stelle, wo sich der Blutdruck am stärksten auswirkt. Von der *Crista* verzweigen sich (vgl. Abb. 25) die Gefäße nach *allen Richtungen*. Sollten in der *Crista aortae* die *kontraktilen* Kräfte neben den elastischen eine besondere Rolle spielen, so könnte man in ihr einen *dritten* Herzteil erblicken, der den beiden anderen — Vorhof und Kammer — gleichwertig zur Seite zu stellen wäre. Doch müssen erst weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete endgültig Klarheit schaffen.

Man ersieht aus dem Beispiel von *Aplysia*, wie es für das Verständnis der Vorgänge in einem Kreislaufsystem unbedingt erforderlich ist, den ganzen Aufbauplan des Tierkörpers vor Augen zu haben. Jede noch so unscheinbare Einrichtung erfüllt ihren ganz besonderen Zweck zugunsten der Versorgung der Zellen des Tierkörpers mit Nährstoffen.

4. Die Flossenfüßer oder Ruderschnecken.

Über die Vorgänge im Kreislaufsystem der *Flossenfüßer* oder *Ruderschnecken (Pteropoda)* mit den beiden Unterordnungen, den *beschalten* und *nackten Ruderschnecken* liegen bisher meines Wissens nur ganz wenige Erfahrungen vor. Wenn man sich physiologisch so wenig mit diesen Tieren beschäftigt hat, so mag das damit zusammenhängen, daß man von der Voraussetzung ausging, daß sich das Geschehen in diesem Kreislaufsystem nicht wesentlich von demjenigen unterscheidet, das man bei anderen Arten von *Bauchfüßern* festgestellt hat. GLASER hat bei Untersuchungen über die Abhängigkeit der Herztätigkeit von der Temperatur

an *Tiedemannia Gleba cordata* FORSK. bei tieferen Temperaturen ein μ von 23000, bei mittleren von 16200, und bei hohen (+27° C) von 7400 gefunden. Bei einer Temperatur zwischen 14 und 15° C schlug das Herz dieses Tieres etwa 25mal je Minute.

D. Die Grabfüßer.

Über die physiologischen Vorgänge im Kreislaufsystem der *Grabfüßer* ist außerordentlich wenig bekannt. Das Versuchstier, das offenbar am besten verwendet werden kann, *Dentalium*, ist wohl in anatomischer Beziehung untersucht worden, nicht aber in physiologischer. Anatomisch ergeben sich insofern noch gewisse Mißstände, als nicht mit Sicherheit klar ist, ob man bei diesem Tiere von einem Herzen sprechen kann oder aber nicht. LACAZE-DUTHIERS hat ursprünglich angenommen, daß das Tier kein Herz besitzt, eine Annahme, die sich PLATE (1) bei den Untersuchungen, die 1888 veröffentlicht wurden, zu eigen gemacht hat. Später hat er sich aber [PLATE (2)] auf den Standpunkt gestellt, daß *Dentalium* ein eigenes Herz besitzt.

W. CLARK hat schon sehr frühzeitig ein herzartiges Gebilde bei *Dentalium* beschrieben, und zwar spricht er von einer kleinen Herzkammer, die an ihrer Spitze eine linear verlaufende Vertiefung aufweist. Das Grat, das dieser Vertiefung entspricht, kann man zu Gesicht bekommen, wenn man die Kammer aufschneidet. Das Herz ist am hinteren Ende der Branchialhöhle in der Umgebung des Magens angeordnet. Bei durchsichtigen jungen Tieren kann man es in der Perikardialhöhle arbeiten sehen. Unter diesen Bedingungen wurden von W. CLARK in der Minute "seven inspirations and as many nearly isochronal expirations" gezählt. Ich gebe seine Beschreibung wortwörtlich wieder, weil ich nicht ganz sicher bin, was er mit „inspiration" und „expiration" meint, ob es sich um die Zusammenziehung bzw. Erschlaffung des Herzens handelt oder aber um andere Vorgänge. W. CLARK spricht weiter davon, daß ebensooft (wie vorhin erwähnt) Wasser ein- und austritt. Von Vorhöfen vermochte er nichts festzustellen, die entsprechend den beiden symmetrisch angeordneten Kiemen in der Zweizahl vorhanden sein müßten. Er erwähnt bloß das Vorhandensein von zwei kleinen Erhebungen zu beiden Seiten der Herzkammer, ist aber nicht sicher, ob es sich darin um die Vorhöfe handelt oder aber um Klappeneinrichtungen, die dazu da sind, einen Rückstrom des Blutes aus dem Herzen nach den abführenden Kiemengefäßen zu verhindern.

W. CLARK spricht von einem Kreislauf der Körpersäfte, der sich vorzugsweise so abspielt, daß das Blut aus den hinteren Anteilen des Körpers durch die zuführenden Kiemengefäße den Kiemen zuströmt, in denen es arterialisiert wird. Aus diesen gelangt es nach dem Herzen, das es vorzugsweise nach der vorderen Körperhälfte treibt. Unter dem Mikroskop kann man die Strömung des Blutes an der Bewegung der Blutkörperchen

verfolgen, die bei verschiedenen Individuen verschiedene Färbung aufweisen. Sie erscheinen manchmal „blaß nelkenrot", manchmal „blaß purpurrot".

FOL hält daran fest, daß man das „Herz" von *Dentalium* nicht mit jenen Organen vergleichen kann, die für den Umlauf des Blutes bei anderen Tierarten tätig sein müssen. Nach FOL ist es der sog. *Perianalsinus*, der bei *Dentalium* die Rolle des Herzens spielt. Die Wand des Perianalsinus besteht nach seinen Angaben aus einem Endothelium, das aus platten Zellen in pflasterförmiger Anordnung zusammengesetzt ist. Außerhalb dieser Endothellage kann man Muskelfasern erkennen, die im allgemeinen parallel verlaufen und zwischen sich ziemlich weite Räume übrig lassen. FOL vergleicht den *Sinus perianalis* weniger mit einem Herzen als vielmehr mit einem kontraktilen Gefäß. Dieses kann bei sehr durchsichtigen Tieren in Tätigkeit beobachtet werden. Dieses Perianalgefäß (s. Abb. 58) entspricht offenbar dem Herzen der *Muscheln*, bei denen ja auch Herz und Enddarm anatomisch benachbart gelegen, ja in einem gewissen Umfang vereinigt sind [vgl. auch PLATE (1, 2)].

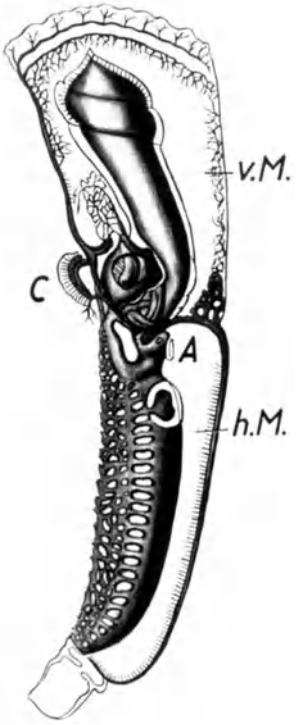


Abb. 58. *Dentalium* L. von der rechten Seite aus gesehen mit seinen Bluträumen nach BRONN: Klassen und Ordnungen. 3. Bd. 1. Abt. 1892. Es bedeuten: *A* den After, *C* die Captacula, *v.M.* bzw. *h.M.* die vordere bzw. hintere Mantelhöhle.

E. Die Wurmmollusken.

CARLSON (2) hat als erster und, soviel mir bekannt ist, auch als letzter eine Anzahl von physiologischen Untersuchungen an *Chitonen* durchgeführt. Er erwähnt die außerordentlich großen Schwierigkeiten, bei diesen Tieren Präparate des Herzens herzustellen, besonders solche mit freigelegten Herznerven, die längere Zeit im Versuche gut zu verwenden sind. CARLSON arbeitete an *Ischnochiton* und *Cryptochiton*; das letztere Tier wurde hauptsächlich mit Rücksicht auf seine besondere Größe verwendet.

Die ersten Schwierigkeiten bei der Präparation ergeben sich durch die Gewohnheit der Tiere, sich auf jeden äußeren Reiz, vor allem auf die Berührung beim Anfassen, zu einer *Kugel* zusammenzurollen. In diesem Zustande verharren sie oft beträchtlich lange Zeit. Es dauert in der Regel 20—30 Min., bevor das Tier wieder erschlafft und völlig ausgestreckt ist. In diesem Augenblicke muß man es ergreifen und in der ausgestreckten Lage festhalten. Man befestigt es zweckmäßig mit der Rücken-

seite nach unten auf einem Brett vermittels Nägeln, die durch den Mantel hindurchgetrieben werden. Die Tiere wehren sich natürlich gegen das Festnageln mit voller Kraft. Zur Freilegung des Herzens wird das Tier auf der Bauchseite annähernd in der Mittellinie aufgeschnitten. Man schiebt dann die Eingeweide, soweit erforderlich, beiseite und eröffnet die Perikardialhöhle. In diesem Augenblick sieht man das Herz frei vor sich liegen.

Man kann die Herztätigkeit der *Chitonen* auch graphisch verzeichnen. CARLSON (4) gelang es, bei *Ischnochiton* die rhythmischen Zusammenziehungen des Herzens durch 30—60 Min. aufzunehmen. Das Herz arbeitete allerdings nur solange rhythmisch, als an ihm keine besonderen Eingriffe vorgenommen wurden. Unterwarf man es einer elektrischen Reizung, so machten sich schon vor Ablauf von 30 Min. Unregelmäßigkeiten bemerkbar, die ein rasches Erlöschen der Herztätigkeit nach sich zogen. Der Herzschlag von *Cryptochiton* erwies sich bei Verzeichnung niemals als rhythmisch. Bei mehr als 30 Exemplaren wurde die Herztätigkeit graphisch verfolgt, und zwar zu verschiedenen Jahreszeiten. Das Ergebnis blieb stets das gleiche, offenbar im Zusammenhang damit, daß die Herzkammer von *Cryptochiton* noch sehr viel empfindlicher ist als die von *Ischnochiton*. Es konnte auch die leere Herzkammer von *Cryptochiton* zum Schlagen gebracht werden, allerdings nur dann, wenn man sie mit dem Registrierhebel in Verbindung setzte. Offenbar spielen *Dehnungszustände* beim Unterhalten der Herztätigkeit der *Chitonen* eine wichtige Rolle. Alles in allem kann man sagen, daß die Herztätigkeit bei den Chitonen sehr schwer zu verfolgen und nur unter den größten Schwierigkeiten graphisch zu verzeichnen ist.

Nach den Beobachtungen von CARLSON (5) nimmt die Dauer einer Herzrevolution bei *Ischnochiton* (CARLSON spricht allerdings nur von der Dauer: Systole + Diastole, er erwähnt keine Ruhepause) etwa 2—3 sec in Anspruch. Daraus kann man den Schluß ziehen, daß die Herzkammer dieses Tieres, wenigstens unter den Bedingungen, unter denen sie von CARLSON (4, 5) gehalten wurde, etwa 20—30mal je Minute arbeitete. Von *Cryptochiton* bemerkt CARLSON (5), daß die Dauer von Systole und Diastole zusammengenommen etwa 4—6 sec umfaßte, woraus wieder geschlossen werden kann, daß dieses Herz unter den experimentellen Bedingungen etwa 10—15mal je Minute tätig war.

Die Herzen der *Chitonen* befinden sich nach CARLSON (5) während der Systole in einem Zustande *herabgesetzter Erregbarkeit*. Die *Unempfindlichkeit* der Herzen erweist sich am allergrößten zu Beginn der Systole. CARLSON (5) erwähnt allerdings ausdrücklich, daß man nur von einer *verminderten Erregbarkeit*, nicht etwa von einer völligen Unerregbarkeit sprechen kann. Daraus wäre abzuleiten, daß es bei den Herzen der *Chitonen*, wie bei vielen anderen *Weichtieren*, nur eine relative, nicht aber eine absolute refraktäre Phase gibt. Außerhalb der refraktären Phase kann man am Herzen der *Chitonen* Extrazusammenziehungen erzeugen.

Bei Extrareizen, die in bestimmten Phasen der Herztätigkeit gesetzt werden, machen sich gelegentlich besonders starke Zusammenziehungen bemerkbar. Ob es indessen Berechtigung hat, dabei von „übermaximalen" Systolen zu reden (s. Abb. 59), muß dahingestellt bleiben.

CARLSON (3) hat auch einige Versuche über die *Nervenwirkung* beim Herzen von *Chitonen* angestellt. Zu diesem Zwecke wurde der Nervenring, der um die Speiseröhre gelagert ist, gemeinsam mit den palliovisceralen Nervensträngen freigelegt. Solange das Herz rhythmisch schlägt, bewirkt eine Reizung dieser Gebilde regelmäßig eine leichte *Beschleunigung* der Herzfrequenz. CARLSON bemerkt allerdings ausdrücklich, daß diese Herzschlagbeschleunigung nicht sehr stark ausgeprägt war und nicht anhielt. Wie lange auch die Reizung dauerte oder unterhalten wurde, die Beschleunigung der Herzschlagfrequenz klang spätestens nach 20—30 sec ab. Ob man den genannten Nervenring reizte oder die palliovisceralen

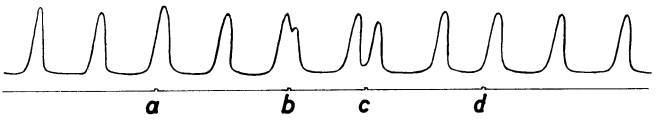


Abb. 59. Künstliche Reizung der spontan arbeitenden Herzkammer von *Ischnochiton* nach CARLSON. Registrierung von oben nach unten: Tätigkeit der Kammer, Reizmoment. Bei *a* erfolgt eine „übermaximale" Zusammenziehung, bei *b* und *c* werden bloß Extrasystolen an der Kammer ausgelöst, bei *d* fällt der Reiz in die refraktäre Phase der Kammer.

Nervenstränge, übte auf das Ergebnis keinen Einfluß aus. Es muß aber ausdrücklich hervorgehoben werden, daß in vielen Fällen durch Nervenreizung *keine* Beeinflussung der Herztätigkeit festzustellen war.

Wenn das Herz nicht spontan schlägt, so löst eine Reizung der Nerven einige wenige Schläge aus. Gelegentlich gibt die Nervenreizung Anlaß zum Auftreten einer Schlagreihe, die anhält, auch wenn man die Reizung abstellt. CARLSON (3) konnte durch Nervenreizung niemals eine Hemmung der Herztätigkeit herbeiführen. Allerdings bemerkt er dazu, daß er mit Hilfe seiner Methodik nicht in der Lage war, irgendwelche Änderungen in der Amplitude der Herztätigkeit festzustellen, weder an den Vorhöfen noch an der Kammer. Dazu kam, daß das Herz gelegentlich außerordentlich langsam schlug (4—7mal je Minute), so daß eine weitere Verlangsamung der Herztätigkeit durch Nervenwirkungen unter den gegebenen Verhältnissen nicht feststellbar war.

CARLSON erwähnt ausdrücklich, daß Vorhöfe und Kammer bei diesen Versuchen *leer* schlugen. Ihre Wände waren zusammengefallen. Man kann also nicht etwa daran denken, daß die *Beschleunigung* der Herztätigkeit auf Reizung der Nerven hin durch eine *Steigerung* des *Druckes* innerhalb der Herzabteilungen durch erhöhten Blutzufluß herbeigeführt wurde. Die Nervenreizung hätte ja unter Umständen einen gesteigerten Zustrom von Hämolymphe zum Herzen bewirken können, im Zusammenhang mit einer Betätigung der Muskeln, die sich rings um die Kiemen, ferner im Fuße und am Rücken der Tiere angeordnet befinden. Alle

diese Muskeln ziehen sich zusammen, sowie man die vorhin erwähnten nervösen Gebilde reizt. Eine solche Wirkung kam aber bei einem aufgeschnittenen Herzen nicht in Frage, da das Blut sich in ihm ja nicht anzusammeln vermochte.

An den *Wurmmollusken* im eigentlichen Sinne, den *Aplacophoren*, wurden bisher, soviel mir bekannt ist, keine physiologischen Untersuchungen angestellt. Bei *Chaetoderma* wird von einem „dorsal gelegenen" Gefäßrohr gesprochen, das Blut führt und sich verästelt. Dieses Rohr soll sich in der Art eines Herzens zusammenziehen. Sicher werden für den Blutumlauf neben der Tätigkeit dieses „Herzens" auch noch andere Faktoren bedeutungsvoll sein, wie z. B. Bewegungen der Kiemen und Bewegungen der Muskeln, die die Leibeshöhle umgeben.

Überblick[1].

Nachdem der Aufbau und die Leistung der Kreislaufsysteme der verschiedenen Klassen von *Weichtieren* im einzelnen besprochen wurde, ist es am Platze, einen allgemeinen Überblick über die vorhandenen Möglichkeiten für die Durchführung des Blutumlaufs bei diesen Tieren zu geben. Weiter empfiehlt es sich, Vergleiche zu den Kreislaufsystemen anderer Tierstämme zu ziehen.

Hier ist vor allem hervorzuheben, daß das Kreislaufsystem der *Weichtiere offen* ist. Der Übergang des Blutes aus den feinsten Arterien in die feinsten Venen erfolgt nicht unmittelbar auf dem Wege von Kapillaren. Die feinsten Arterien gehen in Arterienkapillaren über, die in weite Räume (Lakunen, Sinus oder Übergangsgefäße) münden, aus denen wieder die Venenkapillaren hervorgehen. Das offene Kreislaufsystem unterscheidet sich von dem geschlossenen also im wesentlichen durch die Trennung der Kapillaren in einen arteriellen und einen venösen Anteil sowie durch die Einschaltung eigener Hohlräume zwischen Arterien- und Venenkapillaren.

Innerhalb der Tierreihe vollzieht sich der Übergang vom geschlossenen zum offenen Kreislaufsystem in einer ganz scharfen Weise. Bei den *Wirbeltieren* finden wir, von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, ein geschlossenes Kreislaufsystem. Von *Amphioxus* einschließlich abwärts erweist sich das Kreislaufsystem als offen. Nun ist allerdings hervorzuheben, daß auch bei den *Weichtieren* der Übertritt des Blutes aus den feinsten Arterien in die feinsten Venen nicht etwa ausschließlich und ausnahmslos über große Hohlräume vor sich geht. Bei den Weichtieren gibt es nämlich auch sehr gut ausgebildete *Kapillarsysteme*. Allerdings ist die Menge dieser Kapillarsysteme bei den verschiedenen Klassen der Weichtiere großen Schwankungen unterworfen. Es gibt Weichtiere — hauptsächlich die *Kopffüßer* — die über sehr viel Kapillarsysteme und sehr wenig Hohlräume verfügen, und es gibt Weichtiere — vor allem die

[1] Nach einem im Frühjahr 1941 in der *Medizinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft* zu *Jena* gehaltenen Vortrag.

Wurmmollusken — die über sehr viele Hohlräume in ihrem Körper verfügen und nur über wenig Kapillarsysteme. Es ist demgemäß der Schluß berechtigt, daß auch innerhalb des Stammes der *Weichtiere* das Ausmaß der „Öffnungen" im Kreislaufsystem großen Schwankungen unterworfen ist. Hier muß allerdings darauf hingewiesen werden, daß das Kreislaufsystem der *Chordaten,* von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, nicht im strengen Sinne des Wortes geschlossen ist. Es finden sich nämlich auch bei diesen Tieren *Reste* des offenen Kreislaufsystems, hauptsächlich in der Milz.

Im Kreislaufsystem der *Weichtiere* ist zum Zwecke des Blutumlaufs stets ein Hauptmotor da, das Herz, das auch als *arterielles* bezeichnet werden kann. Es besteht in der Regel aus mehreren Abteilungen, hauptsächlich den Vorhöfen und der Kammer. Die Zahl der Vorhöfe schwankt innerhalb des Stammes der *Weichtiere* sehr stark, im Zusammenhang mit der Zahl der Kiemen. Es gibt unter den Weichtieren solche, die 4, solche die 2 Vorhöfe besitzen und endlich solche, die nur über einen einzigen Vorhof verfügen. Diese Vorhöfe sind in der Regel der Kammer vorgeschaltet, und zwar in einer Art und Weise, die selbst bei Angehörigen derselben Weichtierklasse beträchtlichen Schwankungen unterworfen ist. Es gibt aber auch Weichtiere — die *Chitonen* — bei denen der Vorhof die Kammer von außen umgibt, ähnlich wie das bei den *Krebsherzen* der Fall ist. Aus der arteriellen Herzkammer gehen in wechselnder Zahl Gefäße hervor, die in ihrem Anfangsteil manchmal recht kräftig entwickelt sind. Die arteriellen Herzen der *Weichtiere* unterscheiden sich also sehr wesentlich von den Herzen der *Manteltiere,* vom Sinus venosus bei *Amphioxus* sowie von den Herzen der *Wirbeltiere.*

Bei der histologischen Untersuchung erweist sich das Herz der *Weichtiere* aus einer ganzen Anzahl von Geweben zusammengesetzt. Neben Bindegewebs- und Epithellagen befinden sich in ihm stets *quergestreifte Muskelfasern,* in die auch nervöse Elemente eingelagert sind. Zumeist stößt man auf Nervenfasern, manchmal auch auf Ganglienzellen. Besonderes Interesse beansprucht ein Ganglion, das sich bei manchen *Weichtieren,* hauptsächlich *Vorderkiemern,* im Anfangsteil der Aorta befindet. Wahrscheinlich ist diese Ganglienzellenanhäufung in den Verlauf der äußeren Herznerven eingeschaltet, die sich zur Kammer begeben.

Von außen sind die Herzen und viele andere Kreislaufanteile der *Weichtiere* von *eigenen Hüllen* umgeben. Hier ist vor allem der Perikardialsack zu erwähnen, der das arterielle Herz meist gemeinsam mit denjenigen Abteilungen einschließt, die einer selbständigen Zusammenziehung fähig sind. Aber auch alle anderen tätigen Kreislaufanteile weisen solche Hüllen auf, die vorzugsweise aus Bindegewebe bestehen. In dem Perikardialsack befindet sich stets eine bestimmte Menge von Flüssigkeit, der ebenfalls besondere Bedeutung zukommt. Man spricht deswegen besser von einem *Perikardialraum,* in den das Herz der meisten *Weichtiere* in einer ganz bestimmten Weise eingebaut ist.

Die Anordnung des Herzens der *Weichtiere* im Perikardialraum weicht sehr stark von derjenigen ab, die bei den Herzen der *Chordaten*, von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, gegeben ist. Die einzelnen Abteilungen des Herzens sind nämlich jeweils so angeordnet, daß sie im mechanischen Sinne dehnend aufeinander einzuwirken vermögen. Das setzt freilich voraus, daß der Perikardialsack infolge Verbindung mit anderen Organen, gegebenenfalls mit den festen Schalen des Tieres, irgendwie versteift ist und in seiner Lage festgehalten wird.

Die Möglichkeit der gegenseitigen Beeinflussung der Herzabteilungen leuchtet am besten ein bei den *Lungenschnecken,* deren Herz sich aus einem Vorhof und einer Kammer zusammensetzt, die, wie ich es ausgedrückt habe, in der Längsrichtung hintereinander geschaltet sind. Das venöse Ende des Herzens steht im Perikardialraum dem arteriellen diametral gegenüber. Es handelt sich dabei um eine Anordnung der Herzabteilungen im Perikardialraum, wie wir sie von den Wirbeltieren her, von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, nicht kennen. Bei den *Muscheln* sind die Herzabteilungen, wenigstens zumeist, nicht in der Längsrichtung hintereinander geschaltet. Hier wird die Kammer von den Vorhöfen umfaßt. Die Längsachse der Vorhöfe steht dann senkrecht zu der Längsachse der Kammer. Aber auch hier sind die Vorhöfe für sich genau so wie die Enden der länglichen Kammer mit dem Perikardialsack verbunden, und zwar an Stellen, die einander kreuzweise gegenüberliegen. Das ist ja bei den meisten *Chordaten* nicht der Fall.

So besteht beim *Froschherzen* eine Verbindung zwischen dem Sinus bzw. dem gemeinsamen Stück der Lungenvene und dem Perikardialsack. Örtlich davon nicht weit entfernt stoßen auch die beiden Aorten, die aus dem Bulbus arteriosus hervorgehen, durch den Perikardialsack hindurch. Die Abteilungen des *Froschherzens* — Sinus, Vorhöfe, Kammer und Bulbus — erweisen sich also in der Längsrichtung nicht hintereinander geschaltet. Wie der Anblick des Froschherzens lehrt, bildet die Kammerspitze in diesem System sozusagen die „Umbiegungs- oder Knickstelle".

Welche physiologische Bedeutung die Art des Einbaues des Herzens sowie der Anordnung seiner Abteilungen im Perikardialraum der *Weichtiere* hat, lehrt die Tätigkeit der Herzmuskelfasern. Diese verfügen über eine Anzahl von Fundamentaleigenschaften, die wir auch von den *Chordaten* her kennen. Vor allem sind sie mit *Automatie* ausgestattet, also mit der Befähigung zum selbständigen Arbeiten, unabhängig von zentralnervösen Antrieben. Die Herzmuskelfasern tragen die Bedingungen zum selbständigen Arbeiten in sich.

Es besteht indessen ein prinzipieller Unterschied zwischen der Tätigkeitsweise der Muskelfasern aus den Kreislaufanteilen der *Weichtiere* sowie des *Lanzettfischchens* und derjenigen der *Chordaten* (natürlich mit Ausnahme von *Amphioxus*). Die Muskelfasern im Kreislaufsystem der *Weichtiere* und *Amphioxus* können sich nämlich leicht zusammenziehen, sie vermögen aber nicht leicht zu erschlaffen. Systole und Diastole sind

bei den Kreislaufanteilen dieser Tiere lange nicht so zwangsläufig miteinander gekoppelt, wie dies bei den quergestreiften Herzmuskelfasern (und auch bei den Skeletmuskelfasern) der meisten *Wirbeltiere* der Fall ist. Vom Anblick der Tätigkeitsweise solcher Muskelfasern sind wir gewohnt, die Zusammenziehung als das aktive, die Erschlaffung als das passive Geschehen anzusehen. Wir gehen dabei leicht von der Voraussetzung aus, daß sich an jede Zusammenziehung von Muskeln sozusagen zwangsläufig die Erschlaffung anschließen muß. Tatsächlich ist es aber gar nicht selbstverständlich, daß der zusammengezogene Muskel auch erschlafft. Das lehrt mit besonderer Eindringlichkeit die Tätigkeitsweise der Muskelfasern im Kreislaufsystem der *Weichtiere* und von *Amphioxus*. Hier kann der Zusammenziehung der Muskelfasern die Erschlaffung nachfolgen, es braucht dies aber durchaus nicht der Fall zu sein.

Was spielt sich nun mit einer Muskelfaser ab, die sich eben zusammengezogen hat? Manchmal erschlafft sie vollkommen, vielfach nur teilweise, gelegentlich überhaupt nicht. Ist die Erschlaffung *vollkommen*, so kann sich die Muskelfaser von neuem zusammenziehen, und zwar durchaus in der gleichen Weise wie zuvor. Ist die Erschlaffung aber nur *unvollständig*, so bleibt eine Art von *Restkontraktion* übrig, von der aus neue Zusammenziehungen noch möglich sind.

Bei den Muskelfasern aus Kreislaufanteilen der *Weichtiere* beobachten wir nun sehr häufig im Gefolge einer Tätigkeit eine unvollkommene Erschlaffung. An verschiedenen Stellen dieses Aufsatzes wurde ja eigens darauf aufmerksam gemacht, wie leicht die Muskelfasern des Vorhofs oder der Kammer „schrumpfen", wenn man diese Herzabteilungen anschneidet. Diese Schrumpfung ist auch dann zu verzeichnen, wenn man die Muskelfasern in einer Nährlösung richtiger Zusammensetzung hält, also z. B. in der *Hämolymphe* des betreffenden Tieres. Sie ist nicht als ein krankhaftes Geschehen, vielmehr als Ausdruck eines *hohen Tonus* anzusehen. In den Muskelfasern aus dem Kreislaufsystem der *Weichtiere* paaren sich nämlich leicht zwei Arten von Tätigkeiten oder Zuständen, die wir auch von den *glatten* Muskeln her kennen: *Die Befähigung zur Zusammenziehung und der Tonus*. Die Muskelfasern aus Kreislaufanteilen der *Weichtiere* können sich demgemäß in jeder Länge im Ruhezustand, aber auch in Tätigkeit befinden. Die Größe der Zusammenziehung und die Stärke des Tonus sind in ihnen zwangsläufig miteinander gekoppelt. Ist nämlich der Tonus der Muskelfasern gering, so kann die Zusammenziehung sehr kräftig sein, ist der Tonus der Muskelfasern sehr hoch, so kann die Zusammenziehung nur sehr klein sein. Wenn nun bei der Tätigkeit solcher Muskelfasern der Tonus immer stärker wird, die Restkontraktion also fortlaufend an Umfang zunimmt, so wird die Muskelfaser zuletzt zwangsläufig zu einer maximalen Zusammenziehung gebracht, der keine Erschlaffung mehr nachfolgen kann. Unter diesen Bedingungen haben wir den dritten Fall verwirklicht, von dem vorhin die Rede war. Die maximal zusammengezogene Muskelfaser, die nicht erschlafft, kann sich nicht von

neuem zusammenziehen, kann also auch nicht automatisch rhythmisch tätig sein.

Der starke Tonus, in den Muskelfasern aus dem Kreislaufsystem der *Weichtiere* nach erfolgter Tätigkeit so leicht verfallen, läßt sich in verhältnismäßig einfacher Weise lösen, hauptsächlich so, daß man durch irgendeinen *Zug* für die Erschlaffung Sorge trägt. Dem entspricht, daß man so leicht ein spontanes rhythmisches Arbeiten solcher Muskelfasern beobachtet, wenn die Möglichkeit einer Dehnung nach durchgeführter Zusammenziehung gegeben ist. Die Einrichtungen zur Dehnung müssen allerdings *federnd* sein, so wie sie es im Tierkörper sind. Die erneute Zusammenziehung darf auf keinen besonderen Widerstand stoßen. Dabei muß aber natürlich vermieden werden, daß die Muskelfasern durch diese Einrichtung eine *Überdehnung* erfahren.

Muskelfasern aus den Kreislaufanteilen der *Weichtiere*, die sich nach erfolgter Zusammenziehung entweder von selbst ausdehnen oder durch irgendwelche Einrichtungen gedehnt werden, können ohne weiteres spontan rhythmisch arbeiten. Darin besteht ja ihre *Automatie*. An dieser Stelle ist nun der wichtigen Tatsache zu gedenken, daß der Umfang des spontanen automatisch rhythmischen Arbeitens eines Kreislaufanteiles der *Weichtiere* in einem bestimmten Bereich von dem *Grad der Dehnung* abhängt. Die Frequenz, in der die rhythmische Tätigkeit vor sich geht, ist nämlich um so größer, je mehr die Muskelfaser gedehnt ist. Eine obere Grenze findet diese Gesetzmäßigkeit allerdings dadurch, daß die Muskelfasern bei *Überdehnung* ihre Tätigkeit einstellen.

Es fragt sich nun, wie diese Dehnung unter natürlichen Verhältnissen zustande kommt. Dies kann auf zweierlei Weise geschehen, entweder durch den *Zug* eines benachbarten Gebildes (eines vorgeschalteten Kreislaufanteiles) oder aber durch den *Blutzufluß*. Für die Möglichkeit der Auswirkung eines Zuges ist die Anordnung der einzelnen Kreislaufanteile im *Weichtierkörper* von größter Bedeutung. So kann bei den *Lungenschnecken* durch jede Zusammenziehung des Vorhofs die Kammer, durch jede Zusammenziehung der Kammer der Vorhof eine Dehnung und dadurch eine „Anregung" zu erneuter Tätigkeit erfahren. Dazu ist es erforderlich, daß die Enden des Herzens — sein venöses und sein arterielles — an dem Perikardialsack an Stellen befestigt sind, die einander diametral gegenüberliegen. Eine andere Art der Befestigung im Perikardialsack, wie sie z. B. beim *Froschherzen* gegeben ist, würde eine gegenseitige Beeinflussung der Herzabteilungen im mechanischen Sinne gar nicht gestatten. Natürlich genügt es nicht, daß bloß die Enden des Herzens am Perikardialsack befestigt sind. Auch der Perikardialsack selbst muß im Tierkörper derartig versteift sein, daß er nicht dem elastischen Zuge der Herzabteilungen folgt, also derjenigen Gebilde, die in ihm untergebracht sind. Er muß vielmehr diesem Zuge einen Widerstand entgegensetzen und nach erfolgter Beanspruchung in seine ursprüngliche Lage zurückkehren. Bei der Tätigkeit des *Weichtierherzens* spielt demgemäß nicht

nur die Unterbringung des Herzens im Perikardialraum eine wichtige Rolle, sondern es sind dabei auch diejenigen Organe von Bedeutung, mit denen der Perikardialsack in Verbindung steht.

Wir können aus all diesen Besprechungen entnehmen, daß die *Kräfte zur Zusammenziehung im Innern der Muskelfasern* gegeben sind. Zur Unterhaltung einer automatischen Tätigkeit müssen allerdings Kräfte vorwiegend elastischer Art von außen hinzukommen, durch die die Muskelfasern nach erfolgter Zusammenziehung richtig zur Erschlaffung gebracht werden.

Für die Herzen der *Chordaten*, mit Ausnahme von *Amphioxus*, gilt nun die Regel, daß sämtliche Muskelfasern mit *Automatie* ausgestattet sind, daß diese aber örtlich ungleich entwickelt ist. Es gibt Stellen in den „Motoren", die sich durch einen sehr hohen Grad von Automatie auszeichnen: Sie werden als Automatiezentren bezeichnet und den übrigen Muskelfasern als Gebilde besonderer Leistungsfähigkeit gegenübergestellt. Es fragt sich nun, ob es auch in den Kreislaufanteilen der *Weichtiere* Automatiezentren gibt. Nach den bisher vorliegenden Erfahrungen ist diese Frage im allgemeinen zu verneinen. Wozu wären denn auch Automatiezentren in einem Kreislaufsystem erforderlich, das auf eine ganz andere Art der Tätigkeitsweise eingestellt ist?

Dies läßt sich leicht an einem Beispiel zeigen. Verwenden wir im Versuche ein beliebiges Stück *Schneckenherz*, so kann es jederzeit zu automatisch rhythmischer Tätigkeit gebracht werden, wenn wir es dehnen. Für dieses Ergebnis ist es völlig gleichgültig, woher das Stück stammt, ob aus dem Vorhof oder der Kammer, und wenn wir die Kammer ins Auge fassen, ob es der Basis oder der Spitze entnommen wurde. Stellen wir den gleichen Versuch mit einem beliebigen Stück *Froschherz* an, so wird sich dieses Gebilde entweder spontan rhythmisch zusammenziehen oder aber untätig verharren. Entstammt es einem Automatiezentrum, z. B. dem Sinus, so wird dieses Stück rein aus inneren Ursachen, also ohne jegliches Eingreifen von äußeren Faktoren, automatisch rhythmisch tätig sein. Entstammt es keinem Automatiezentrum, so wird es auch durch einen Dehnungsreiz nicht zur rhythmischen Tätigkeit gebracht werden. Aus diesen Betrachtungen können wir schließen, daß wohl für die Herzen der *Chordaten*, mit Ausnahme von *Amphioxus*, Automatiezentren erforderlich sind, nicht aber für die Kreislaufanteile der *Weichtiere* und von *Amphioxus*.

Automatiezentren befinden sich stets an dem Eingang zum Herzen, also an derjenigen Stelle, an der das Blut den betreffenden Kreislaufanteil bei normaler Strömungsrichtung zuerst erreicht. So haben wir das führende Zentrum für das *Froschherz* im Sinus, so haben wir ein weiteres Zentrum für die Kammer im Atrioventrikulartrichter und endlich ein drittes für den Bulbus arteriosus im Anfangsteil des Bulbus, der an die Kammer angrenzt. Durch das Zentrum braucht ja nur der *nachgeschaltete* Herzanteil in Tätigkeit gebracht zu werden und nicht etwa der vor-

geschaltete. Bei den *Weichtieren* finden wir auch an den Eingängen zum Herzen keine Automatiezentren. Trotzdem geht der Blutumlauf in der richtigen Weise vor sich, und zwar in derjenigen Richtung, wie sie durch die Klappen im Kreislaufsystem geregelt ist. Das Blut, das aus den Lungen bzw. den Kiemen abfließt, gelangt nämlich zuerst in den Anfangsteil des Vorhofs, der auf diese Weise gedehnt wird. Daraufhin zieht er sich zusammen und führt durch seine Zusammenziehung eine Dehnung des nächst angeschlossenen Herzanteiles herbei. Auf diese Weise kommt das ganze Herz auch ohne das Eingreifen von Automatiezentren richtig in Tätigkeit.

Dafür, daß es in den tätigen Kreislaufanteilen der *Weichtiere* keine Automatiezentren gibt, spricht auch die Tatsache, daß man hier mit Hilfe der STANNIUSschen Ligaturen nicht diejenigen Erfolge herbeiführen kann wie beim Herzen der *Chordaten*, mit Ausnahme von *Amphioxus*. Vor allem können die tätigen Kreislaufanteile der *Weichtiere* durch eine erste STANNIUSsche Ligatur *nicht* stillgestellt werden. Umgekehrt kann man aus dieser Tatsache entnehmen, daß alle tätigen Kreislaufanteile mit Automatie ausgerüstet sind, also die Bedingungen zum Schlagen in sich selbst tragen, unabhängig von zentralnervösen Antrieben und unabhängig von Automatiezentren.

In bezug auf die automatische Arbeitsweise der Kreislaufanteile bei den *Weichtieren* ist in neuerer Zeit vor allem durch die Schriften der Schule von JORDAN große Verwirrung entstanden, und zwar dadurch, daß man den Begriff der *Automatie* von dem des *Automatiezentrums* nicht scharf getrennt hat. Man hat mir gegenüber den Vorwurf erhoben, ich hätte den Herzmuskelfasern der Weichtiere die Befähigung zum automatischen Arbeiten abgesprochen. Daß die Herzmuskelfasern der *Weichtiere* über besondere Einrichtungen in ihrem Innern verfügen, durch die sie zur automatischen Tätigkeit gebracht werden können, habe ich niemals bestritten. Ich habe nur davon gesprochen, daß in den Herzen der *Weichtiere* im allgemeinen *keine Automatiezentren* vorkommen. Auch habe ich mit aller Deutlichkeit den Unterschied zwischen dem Verhalten eines *Froschherzens* und eines *Weichtierherzens* herausgearbeitet, wenn beide aus dem Tierkörper herausgeschnitten werden (1, 5, 6, 12). Da das *Weichtierherz* einer gewissen Dehnung bedarf, um nach erfolgter Tätigkeit sicher in den ursprünglich gegebenen Zustand zurückzukehren, so besteht die Gefahr, daß ein solches Organ nach Herausschneiden bald sein Arbeiten einstellt[1]. Diese Erscheinung beobachtet man sehr leicht und sehr häufig. Aus der Tatsache nun, daß ein *Weichtierherz* einer gewissen Dehnung bedarf, um auf die Dauer automatisch rhythmisch tätig zu sein, kann man aber noch lange nicht herleiten, daß es über *keine Automatie* verfügt. Sonst könnte man ja die Muskelfasern im Kreislaufsystem der Weichtiere durch irgendwelche Gebilde aus Gummi ersetzen. Der prinzipielle Unterschied zwischen einer solchen Muskelfaser und einem Gummiband liegt auf der Hand. Beide können wohl gedehnt, also elastisch beansprucht werden, es wird sich aber nur die Muskelfaser aus inneren Kräften auf einen elastischen Zug hin zusammenziehen, das Gummiband niemals.

[1] Meinen Gedankengängen hat sich neuerdings auch v. BUDDENBROCK angeschlossen. Das ist um so erfreulicher, als ursprünglich aus seiner Anstalt in *Kiel* Einwände gegen meine Anschauungen erhoben wurden (DIEDERICHS).

Durch die gegenseitige Einwirkung benachbarter Muskelfasern aufeinander, wie sie im Kreislaufsystem der *Weichtiere* möglich sind, haben wir ein Geschehen vor uns, das richtig als *Kontraktionsübertragung* angesprochen werden muß und nicht etwa als Erregungsübertragung, wie wir sie von den Kreislaufanteilen der meisten *Chordaten* her kennen. Kontraktions- und Erregungsübertragung sind durchaus nicht dasselbe. In einem *Froschherzen* als Vertreter der *Chordaten* wird die Erregung, die im Sinus ihren Ausgang genommen hat, sozusagen zwangsläufig auf alle weiteren Abteilungen übertragen. Es bedarf keiner weiteren mechanischen Faktoren dazu. Beim *Weichtierherzen* muß sich aber die Zusammenziehung an dem benachbarten Kreislaufabschnitt in irgendeiner Weise mechanisch im Sinne eines Zuges auswirken, damit dieser zur Tätigkeit gebracht wird. Ist eine solche Auswirkung nicht gegeben, so zieht sich die benachbarte Abteilung nicht zusammen.

Auch dieses Geschehen, das zur koordinierten Tätigkeit verschiedener aneinander angeschlossener Herzabteilungen führt, kann man am besten an dem Herzen der *Lungenschnecken* erörtern. Zieht sich der Vorhof hauptsächlich infolge der Einfüllung mit Blut zusammen, so dehnt er die Herzkammer einmal durch den Zug, den er von *außen* auf sie ausübt, sodann auch durch die Übertragung von Blut, wobei eine Wirkung von *innen* auf die Muskelfasern in Frage kommt. Natürlich kommt eine Dehnung der Kammer nur dann zustande, wenn infolge der Tätigkeit des Vorhofs die Atrioventrikulargrenze innerhalb des Perikardialraumes eine Verschiebung erfahren kann. Nun läßt es sich gerade bei den *Lungenschnecken* in sehr eindringlicher Weise zeigen, daß die Atrioventrikulargrenze bei der Tätigkeit des Herzens fortlaufend verschoben wird, bei der Zusammenziehung des Vorhofs in der Richtung nach der Einmündungsstelle des abführenden Kiemengefäßes, bei der Zusammenziehung der Kammer in der Richtung nach dem großen arteriellen Gefäß, das aus der Kammer hervorgeht.

Die Verschiebung der Atrioventrikulargrenze ist für die *koordinierte Tätigkeit* der beiden Herzabteilungen, Vorhof und Kammer, unentbehrlich. Dies lehren vor allem zwei Tatsachen: Bindet man das Herz an der Atrioventrikulargrenze ab, so kommt es dadurch zu *keiner* Aufhebung der koordinierten Tätigkeit zwischen Vorhof und Kammer. Hält man dagegen die Atrioventrikulargrenze in irgendeiner Weise fest, so daß sie nicht mehr verschoben werden kann, so wird die Koordination zwischen den beiden Herzabteilungen aufgehoben. Sie kommt aber sofort von neuem zustande, sowie man die Atrioventrikulargrenze freigibt.

Solche Eingriffe führen beim *Froschherzen* zu ganz abweichenden Ergebnissen. Unterbindet man die Atrioventrikulargrenze, so wird dadurch die Koordination zwischen den beiden Herzabteilungen endgültig aufgehoben. Hält man dagegen die Atrioventrikulargrenze fest, so wird dadurch die Koordination zwischen Vorhof und Kammer in keiner Weise beeinflußt. Normalerweise ist die Verschiebung der Atrio-

ventrikulargrenze beim *tätigen Froschherzen* nur ganz geringfügig. Außerdem geht sie niemals in der Weise vor sich, wie das bei den Herzen der *Weichtiere*, vor allem der *Lungenschnecken* der Fall ist. Wir kommen damit zu dem Schluß, daß die Dehnung für die koordinierte Zusammenarbeit der Abteilungen des *Froschherzens* gar keine Rolle spielt, während sie für die koordinierte Tätigkeit der *Weichtierherzabteilungen* unentbehrlich ist.

Man versteht nun auch, daß der Funktionszusammenhang zwischen Vorhof und Kammer bei sämtlichen *Weichtieren*, vor allem den *Lungenschnecken*, so außerordentlich leicht während des Lebens gelöst werden kann. Es braucht dazu bloß der Zug der benachbarten Herzabteilungen einmal geringer zu sein als in der Norm, schon ist der Funktionszusammenhang zwischen den Kreislaufanteilen gelöst. Daraus ergeben sich gar keine schwerwiegenden Folgeerscheinungen, da ja die Koordination auf Grund des *Prinzips* der *Dehnung* jederzeit wieder in Gang gebracht werden kann, solange die Herzmuskelfasern unversehrt sind. Auch beim Herzen der *Wirbeltiere* von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, kann der Funktionszusammenhang zwischen den Herzabteilungen gelöst werden. Doch gelingt dies lange nicht so leicht, wie bei den *Weichtierherzen*. Vor allem ist hervorzuheben, daß eine Störung des Funktionszusammenhanges bei den Herzen der genannten *Wirbeltiere*, wenn sie einmal gegeben ist, nicht ohne weiteres behoben werden kann, jedenfalls lange nicht so leicht wie bei den *Weichtieren*.

In bezug auf die zeitlichen Verhältnisse bei der Übertragung der Zusammenziehung eines Kreislaufanteiles auf den benachbarten gilt für die *Weichtiere* als Regel, daß die Übertragungszeit von der *Frequenz* abhängig ist, in der der „führende" Anteil arbeitet. Sie erweist sich nämlich auch bei der gleichen Temperatur als um so kürzer, je höher die Frequenz ist. Das haben die Versuche von BIERING am Herzen von *Helix pomatia* L. unzweideutig gelehrt. Auch dieses Geschehen weist auf die Übertragung einer *Zusammenziehung* infolge von Dehnung im Kreislaufsystem der *Weichtiere* hin und nicht auf eine Übertragung der Erregung, wie sie im Herzen der *Manteltiere* oder der *Wirbeltiere*, von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, vorkommt. Hier besteht nämlich keine solche Abhängigkeit der Überleitungszeiten von der Herzfrequenz, soweit das Herz nicht unter dem Einfluß einer veränderten Temperatur oder der Einwirkung fördernder oder hemmender Nerven steht. Die Überleitungszeiten bleiben bei erheblichen Abweichungen des Rhythmus von der Norm, wie sie durch künstliche Reizung des Herzens oder durch örtlich umgrenzte Temperierung seiner führenden Stellen herbeigeführt werden können, völlig gleich.

Es muß noch erwähnt werden, daß es für die Tätigkeitsweise einer Muskelfaser oder für das Zusammenarbeiten zweier Kreislaufanteile bei den *Weichtieren* völlig gleichgültig zu sein scheint, in welcher Richtung sich der Zug, der die Dehnung herbeiführen soll, auswirkt. Ob er an dem

einen Ende einer Muskelfaser einsetzt oder an dem anderen führt den gleichen Erfolg herbei: Sie gerät in Tätigkeit. Demgemäß spielt es auch keine Rolle, ob zuerst der Vorhof eines Herzens gedehnt wird oder aber die Kammer. Die beiden Herzabteilungen beginnen nacheinander zu arbeiten. Im *ersten* Falle wird allerdings die Reihenfolge der Zusammenziehungen Vorhof—Kammer, im *zweiten* Kammer—Vorhof sein.

Dieses Geschehen erinnert an die *Peristaltik* und *Antiperistaltik* der meisten *Chordatenherzen* und ist unter dem Gesichtspunkt der verschiedenen Leitungsrichtung von hohem Interesse. Für die *Weichtiere* gilt, wie für die *Chordaten*, die Regel, daß die Kontraktion bzw. Erregung im Herzen in beiden Richtungen übertragen werden kann. Allerdings erfolgt die Übertragung der Erregung in den meisten *Chordatenherzen* in der einen Leitungsrichtung leichter als in der anderen. So wissen wir durch die Untersuchungen von VON SKRAMLIK (1, 11, 13), daß bei den *Rundmäulern* und *Fischen* die Erregung in der normalen Leitungsrichtung *langsamer* übertragen wird als in der entgegengesetzten. Bei den *Manteltieren* ist die adviscerale Leitungsrichtung vor der abvisceralen bevorzugt. Das trifft auch für die *Amphibien* und *Reptilien* zu, bei denen die Übertragung der Erregung in der normalen Richtung (gegen die Eingeweide zu) leichter vor sich geht als in der entgegengesetzten. Bei den *Weichtieren* ist diese Frage noch nicht mit aller Sicherheit entschieden. Von vornherein müßte man allerdings annehmen können, daß es für die zeitlichen Verhältnisse gleichgültig ist, jedenfalls für sie nicht sehr viel ausmacht, ob sich zuerst der Vorhof zusammenzieht, wodurch anschließend die Kammer in Tätigkeit gebracht wird, oder aber zuerst die Kammer, wodurch anschließend der Vorhof in Tätigkeit kommt. Doch müssen erst weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete völlige Klarheit schaffen.

Bisher wurde entwickelt, daß der Funktionszusammenhang zwischen verschiedenen Kreislaufanteilen der *Weichtiere* auf dem Wege eines Zuges zustande kommt, durch den Dehnungszustände in angeschlossenen Kreislaufanteilen geschaffen werden. Genau so wie dies für den einzelnen Kreislaufanteil oder für benachbarte Kreislaufanteile gilt, trifft diese Regel auch für jene Kreislaufsysteme zu, wie sie bei den *Kopffüßern* gegeben sind, die in nahezu allen ihren Anteilen in Tätigkeit gebracht werden. Die gegenseitige Beeinflussung der einzelnen Anteile eines solchen Kreislaufsystems kommt im wesentlichen auf *dreierlei* Weise zustande: *Erstens* unmittelbar durch den Zug, den benachbarte Abteilungen aufeinander ausüben. *Zweitens* durch den Blutumlauf; das Blut, das aus einem Kreislaufanteil infolge der Zusammenziehung ausgetrieben wird, dehnt den benachbarten und bringt ihn auf diese Weise zur Tätigkeit. *Drittens* durch Bänder. Durch das Vorhandensein von Bandverbindungen kann ein Kreislaufanteil mittelbar auf einen anderen einwirken. Es läßt sich dies besonders leicht bei der Zusammenarbeit der Kiemenherzen mit den Vorhöfen zeigen. Diese beiden Kreislaufanteile liegen einander räumlich

benachbart, doch muß das Blut, das aus den Kiemenherzen herausgetrieben wird, erst die ganzen Kiemengefäße passieren, und zwar sowohl die zuführenden als auch die abführenden, bevor es in die Vorhöfe gelangt. Bei dem Funktionszusammenhang zwischen den Kiemenherzen und den Vorhöfen spielen nun *Bänder* eine sehr große Rolle, die diese beiden Kreislaufanteile untereinander verbinden. Ohne Störung des Blutumlaufs kann nämlich der Funktionszusammenhang zwischen Kiemenherzen und Vorhöfen eine schwere Beeinträchtigung erfahren, sowie man diese Bänder durchschneidet (vgl. S. 142ff.).

Wir können demgemäß sagen, daß der Funktionszusammenhang zwischen verschiedenen Kreislaufanteilen bei den *Weichtieren* entweder *unmittelbar* durch Zug oder durch den *Zustrom* von Blut, oder aber *mittelbar* durch Zug von Bändern zustande kommt.

Alle diese Erscheinungen weisen mit größter Eindringlichkeit auf den *Dehnungsfaktor* als wichtige Grundlage für die automatisch rhythmische Tätigkeit sowie für das koordinierte Zusammenarbeiten der einzelnen Anteile des Kreislaufsystems der *Weichtiere* hin. Sie lehren die bedeutsamen Unterschiede kennen, die zwischen den tätigen Kreislaufanteilen der *Weichtiere* bzw. des *Lanzettfischchens* und derjenigen der *Chordaten* (mit Ausnahme von *Amphioxus*) bestehen. Bei den ersteren spielt die Dehnung für die Unterhaltung der Tätigkeit eine sehr wichtige Rolle, bei den letzteren ist sie für die Arbeitsweise der Motoren nahezu bedeutungslos.

Genau so wie bei den *Wirbeltieren* ist auch bei den *Weichtieren* die automatisch rhythmische Tätigkeit der Kreislaufanteile an eine ganze Anzahl von Faktoren geknüpft: Es spielt die *Temperatur* eine Rolle, bei der sie gehalten werden, ebenso die *Ernährungsflüssigkeit*, die für sie angewandt wird. In bezug auf die Temperatur gelten im großen ganzen für die Kreislaufanteile der *Weichtiere* die gleichen Regeln wie für die der *Chordaten*. Mit steigender Temperatur erfährt, wenigstens in einem bestimmten Temperaturbereich, die Tätigkeit eine Steigerung.

Was die Ernährung der Muskelfasern in den Kreislaufsystemen der *Weichtiere* betrifft, so gilt hier genau so wie für die *Wirbeltiere* die Regel, daß das eigene Blut des Tieres das beste Nährmedium für das Herz ist. Im allgemeinen sind die Herzen der *Weichtiere* in bezug auf die Ernährungsflüssigkeit anspruchsloser wie die Herzen der *Wirbeltiere*. Sie können auch bei Verwendung von See- oder Süßwasser leistungsfähig bleiben, je nachdem es sich um *Weichtiere* handelt, die sich im Meere oder in Teichen bzw. auf dem Festlande aufhalten. Diese Anspruchslosigkeit teilen sie mit den *Manteltierherzen*, die man auch bei Durchströmung mittels Seewasser in durchaus geordneter Weise weiter arbeiten sieht.

Natürlich ist es für die Unterhaltung der Kreislauftätigkeit bei den *Weichtieren* sehr viel zweckmäßiger, wenn man für die Motoren entsprechend zusammengesetzte Nährlösungen verwendet. Hier hat sich die bemerkenswerte Tatsache herausgestellt, daß sich in der Nährlösung

für Kreislaufanteile von *Weichtieren* die Kationen Na, K, Ca und Mg befinden müssen. Die *Wirbeltierherzen* kommen mit den Kationen Na, K und Ca aus, wie die Zusammensetzung der *Ringerlösung* lehrt. Die *Weichtierherzen* bedürfen aber dazu noch des Mg-Ions. Von besonderem Interesse ist es, daß dieses Ion nicht nur für die Kreislaufanteile derjenigen Weichtiere benötigt wird, die im Meereswasser leben, sondern auch für diejenigen, die sich im Süßwasser bzw. auf dem Lande aufhalten. Das Mg-Ion scheint, soweit man aus den bisherigen Versuchen schließen kann, eine sehr wichtige Rolle bei der Herbeiführung der *Erschlaffung* eines Kreislaufanteiles zu spielen. Jedenfalls kommt die Diastole der Kreislaufanteile sehr viel leichter zustande, sowie sich dieses Ion in der Ernährungsflüssigkeit befindet. Wenn ein Kreislaufanteil unter dem Einfluß des Mg-Ions sehr leicht erschlafft, so kann er auch sehr leicht zur automatisch rhythmischen Tätigkeit gebracht werden, ohne besonderes Eingreifen einer Kraft von außen. Freilich wird auch in diesem Falle für das ganze Geschehen der Dehnungsfaktor nicht etwa gleichgültig sein.

Die Nährlösung für die Kreislaufanteile der *Weichtiere* muß in bezug auf die vier Ionen Na, K, Ca und Mg in ganz besonderer Weise zusammengesetzt sein. Vor allem gilt hier die Regel, daß nicht nur die Beziehung zwischen den beiden *Alkali-*, sondern auch zwischen den beiden *Erdalkalionen* eine feste sein muß. Dazu muß noch die Beziehung zwischen der Summe der beiden Alkali- und der Summe der beiden Erdalkaliionen einen bestimmten Wert aufweisen. Bei verschiedenen Weichtierarten werden die Faktoren, die diese Beziehungen ausdrücken, in ihrer Größe schwanken. Für die Herzen einer *bestimmten Weichtierart* erweisen sie sich aber als unabänderlich, wenn sie lange Zeit hindurch richtig arbeiten sollen.

Wie die Herzmuskelfasern der *Chordaten* weisen die Muskelfasern im Kreislaufsystem der *Weichtiere* neben der *Automatie* und der *Befähigung zur Kontraktionsübertragung* auch noch andere fundamentale Eigenschaften auf, vor allem die der *Reizbarkeit* und *Erregbarkeit*. Es gilt für sie weiter die Tatsache, daß sie in einer bestimmten Phase ihrer Tätigkeit nicht oder doch nur sehr schwer erregbar sind *(absolute* bzw. *relative refraktäre Phase)*. Wahrscheinlich hat auch das *Alles-oder-Nichts-Gesetz* für die Muskelfasern im Kreislaufsystem der *Weichtiere* Gültigkeit. Nur läßt es sich hier nicht so leicht erweisen, weil in den Muskelfasern Kräfte zur Bewegung mit Kräften zum Halten in einer ganz besonderen Weise gepaart sind, worauf bereits mit Nachdruck hingewiesen wurde. Dem Alles-oder-Nichts-Gesetz widersprechen allerdings die „supramaximalen" Zusammenziehungen, die vor allem von CARLSON (6) bei manchen *Weichtierherzen* beobachtet wurden. Wiederholt habe ich mich (11, 13) gegen diese falsche Ausdrucksweise gewehrt. Entweder ist die Zusammenziehung des betreffenden Muskels noch nicht maximal, dann kann man verstehen, daß — vor allem durch Verstärkung des Reizes — stärkere Zusammenziehungen herbeigeführt werden. Wenn aber eine

Zusammenziehung maximal ist, dann kann ein solches Maximum nicht übertroffen werden.

Wie bei den *Chordaten*, so wird auch bei den Kreislaufanteilen der *Weichtiere* während der Tätigkeit *Elektrizität* gebildet. Es handelt sich hier um ein Geschehen, das offenbar für sämtliche tätigen irritablen Gewebe zutrifft. Soweit man es bisher zu überblicken vermag, unterscheidet sich das Elektrogramm des *arteriellen Herzens* der *Weichtiere* in mannigfacher Beziehung von dem der *Chordaten*. Jedenfalls ist es bisher noch nicht mit Sicherheit gelungen, im Elektrokardiogramm der *Weichtiere* diejenigen Zacken wiederzufinden und zu identifizieren, die von dem Elektrokardiogramm der *Wirbeltiere* her so wohlbekannt sind.

Die Tätigkeitsweise der Kreislaufanteile, hauptsächlich der Motoren, kann durch *äußere Nerven* beeinflußt werden. Soweit man bisher zu sagen vermag, gibt es ganz allgemein bei den *Weichtieren* nicht nur hemmende, sondern auch fördernde Nervenfasern. Freilich darf nicht unerwähnt bleiben, daß für manche Arten von Weichtieren ein sicherer Beweis für das Vorhandensein dieser zweierlei Arten von Nervenfasern noch aussteht.

Interessant ist es, daß sich die Nervenfasern zu den einzelnen Abteilungen des Herzens bzw. Kreislaufanteilen bei den *Weichtieren* in einer anderen Weise begeben, als dies bei den *Wirbeltieren* der Fall ist. Vor allem ist darauf hinzuweisen, daß Vorhof und Kammer die Fasern nicht aus dem gleichen Herzstamm empfangen, sondern aus zwei verschiedenen, die sich auf *gesondertem Wege* zu den betreffenden Herzabteilungen begeben. Der Vorhof bezieht seine Nervenfasern über das abführende Kiemengefäß, die Kammer über die Aorta. Ganz anders liegen die Dinge bei den *Wirbeltierherzen*. Hier begeben sich die Herznervenfasern aus demselben Herzstamm über das führende Zentrum zuerst zu den Vorhöfen, dann zu der Kammer bzw. den Kammern.

Die merkwürdige Innervation der einzelnen Abteilungen der *Weichtiere* auf gesonderten Bahnen kann nicht ohne weiteres dadurch verständlich gemacht werden, daß die Herzabteilungen in der Längsrichtung hintereinander geschaltet und, wenigstens vielfach, mit ihren Enden an Stellen des Perikardialraumes befestigt sind, die einander diametral gegenüberliegen. Aus dieser anatomischen Lagerung kann man höchstens entnehmen, daß es hier *zwei Zugangswege* gibt und nicht, wie beim *Wirbeltierherzen,* nur *einen*. Welchen Zweck die Nervenversorgung von Vorhof und Kammer auf gesondertem Wege verfolgt, muß allerdings erst durch weitere Versuche klargestellt werden. Die bisherigen Untersuchungen über die Hemmungs- und Förderungswirkung der Nerven am Herzen der *Weichtiere* sind noch nicht mit jener Genauigkeit durchgeführt worden, die es gestatten würde, einen Schluß auf die Notwendigkeit einer Innervation der einzelnen Herzabteilungen auf gesonderten Bahnen zu ziehen.

Nachdem nun die Leistung des Hauptmotors im Kreislaufsystem der *Weichtiere* besprochen wurde, ist es am Platze, etwas über die Art des

Zustandekommens des Blutumlaufes vorzubringen. Wie bei den *Chordaten* im allgemeinen (einschließlich *Amphioxus*) gilt auch für die *Weichtiere* die Gesetzmäßigkeit, daß das Blut stets nur von Stellen höheren zu Stellen niedrigeren Druckes strömen kann. Es gibt also auch im Körper der *Weichtiere* ein Druckgefälle, das allerdings vom Herzen zum Herzen zurück nicht so glatt abläuft, wie das von den *Wirbeltieren* her angenommen wird. Man darf nicht übersehen, daß neben dem arteriellen Herzen auch andere Motoren für den Umlauf des Blutes da sind, vor allem im Körper der *Kopffüßer*, durch deren Tätigkeit es zu einem erneuten Druckanstieg im Kreislaufsystem an Stellen kommt, an denen der Druck bereits sozusagen den Nullwert erreicht hatte.

Für das Verständnis des Blutumlaufes ist natürlich die Frage von großer Bedeutung, auf welche Weise dafür gesorgt wird, daß das Blut, das aus der Herzkammer herausgeworfen wurde, zum Herzen wieder zurückgelangt. Genau so wie bei den *Chordaten* spielt auch bei den *Weichtieren* die sog. *Vis a tergo* für die Einfüllung des Herzens die größte Rolle. Die Einfüllung der Vorhöfe kommt hauptsächlich durch das Eingreifen der arteriellen Kammer zustande, die bei ihrer Zusammenziehung das Blut nach den Arterien treibt. Die Blutmassen, die sich in den Arterien befinden, werden dann nach den Lakunen zu geschoben und die dort befindlichen Blutmassen über das venöse System nach dem Herzen zurückgetrieben. Es ist also vorzugsweise die *arterielle Herzkammer*, die auf dem Wege über das vorgeschaltete Kreislaufsystem die Vorhöfe mit Blut versorgt. Eine Ausnahme von diesem Geschehen ist im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* zu erblicken, auf das wiederholt hingewiesen wurde. Hier sind ja noch eine ganze Anzahl von Motoren zum Zwecke einer richtigen Beförderung des Blutes tätig. Es wird also die Leistung des arteriellen Herzens durch Hilfsherzen unterstützt, die allerdings nicht nur bei den *Kopffüßern*, sondern auch bei anderen *Weichtierarten* vorkommen. Bei den *Kopffüßern* übernehmen die *Kiemenherzen* die Rolle der rechten Kammer des *Wirbeltierherzens*, während dem arteriellen Herzen die Rolle der linken Kammer der Wirbeltiere zukommt. Die *Kopffüßer* nehmen gegenüber allen anderen Weichtieren eine Sonderstellung ein. Es sind ja neben dem arteriellen Herzen und den Kiemenherzen auch noch zahlreiche andere Motoren in das Kreislaufsystem eingeschaltet, und zwar an allen Stellen, wo sich für den Umlauf des Blutes neue Widerstände ergeben. Ja es kann bei manchen *Kopffüßern* vorkommen, daß alle Anteile des Kreislaufsystems einer Zusammenziehung fähig sind. Freilich kommt dem arteriellen Herzen in einem solchen Kreislaufsystem unter allen Umständen eine überragende Bedeutung zu. Bei anderen *Weichtierarten* gibt es ebenfalls Hilfsmotoren für den Umlauf des Blutes, so bei einigen *Muschelarten* die Analherzen. Bei den Embryonen mancher *Lungenschnecken* finden sich zur Erleichterung des Blutumlaufes eigene Sinus, die sich zusammenziehen, allerdings weniger häufig als das Hauptherz.

Als sonstige Hilfseinrichtungen für die Beförderung des Blutes kommen bei den *Muscheln* der Bulbus aortae, bei manchen *Hinterkiemern*, vor allem *Aplysia*, die Crista aortae in Frage. Wieweit diese Gebilde auch aktiv in das ganze Geschehen einzugreifen vermögen, ist bisher noch nicht mit Sicherheit entschieden. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß wir in ihnen Windkessel ganz besonderer Art zu erblicken haben, durch die die Tätigkeitsweise des Herzens wirkungsvoll unterstützt wird. Alle diese Windkessel, die man ja auch von den *Chordaten* her kennt, eignen sich zu einer Beförderung des Blutes zu einer Zeit, da das Herz aus dem Zustand der Systole in den der Diastole übergegangen ist, also zu dem Umlauf des Blutes nicht beitragen kann.

Neben der *Vis a tergo* und dem Eingreifen von Hilfsmotoren kommen für die Füllung des Herzens auch noch *Zusammenziehungen* des ganzen Tieres in Frage. Durch diese kommt es zweifellos zu einem stärkeren Blutrückstrom zum Herzen. Wohin sollte auch die Blutmenge ausweichen, da ihr infolge der Einschaltung von Klappen im Kreislaufsystem, vorzugsweise im Herzen, eine bestimmte Bahn vorgeschrieben ist. Infolge der eigenartigen Leistungen der Kreislaufanteile bei den *Weichtieren* kann durch eine Willkürzusammenziehung der Umlauf des Blutes auch noch in einer anderen Weise gefördert werden. Jeder stärkere Blutzustrom regt die betreffenden Kreislaufanteile zu einer Tätigkeit in höherer Frequenz an. Es ist dies jene Gesetzmäßigkeit, auf die bereits wiederholt hingewiesen wurde und ihren Ausdruck darin fand, daß jede stärkere Dehnung eines Kreislaufanteiles zu einer Frequenzerhöhung Anlaß gibt. Besonders sei hervorgehoben, daß es die *Weichtiere* — genau so wie die *Manteltiere* und *Amphioxus* — in der Gewalt haben, die Kreislaufvorgänge *willkürlich* zu beeinflussen. Das ist ja im Kreislaufsystem der *Chordaten,* von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, nicht der Fall. Jedenfalls ist die Kreislauftätigkeit bei den *Weichtieren*, bei den *Manteltieren* und bei *Amphioxus* der Willkür in mannigfacher Beziehung unterworfen, während sie bei den *Chordaten*, von den *Rundmäulern* einschließlich aufwärts, der Willkür weitgehend entzogen ist.

Die meisten Kreislaufanteile bei den *Weichtieren* sind mit einer zarten Wand ausgestattet. Eine Ausnahme bilden nur das arterielle Herz und die Kiemenherzen bei den *Kopffüßern*, deren Wandung eine beträchtliche Dicke aufweist. Infolgedessen ist der arterielle Blutdruck auch bei der Kammersystole zumeist sehr gering. Er schwankt bei den meisten *Weichtieren* um 3,0—3,5 cm H_2O und erreicht nur bei den *Kopffüßern* mit durchschnittlich 60 cm H_2O Werte, die an diejenigen herankommen, die von den niederen Wirbeltieren her bekannt sind.

Man wird sich nun mit Recht die Frage vorlegen, wieso es bei der mannigfachen Beeinflußbarkeit der Vorgänge im Kreislaufsystem durch äußere Faktoren — man denke z. B. an Willkürzusammenziehungen der Tiere — nicht zu einer *Überdehnung* der zartwandigen Gebilde kommt. Hier erweisen sich Hüllen von ausschlaggebender Bedeutung, die die

einzelnen Kreislaufanteile von außen umgeben und jeglicher Überdehnung der zarten Wände entgegenarbeiten. Als einfachste und gewöhnlichste dieser Hüllen ist der *Herzbeutel* anzusehen, der stets mit einer bestimmten Menge von Flüssigkeit gefüllt ist, die ausreicht, ihn auszufüllen, ohne daß er dadurch im besonderen Maße überdehnt wird. Dabei bleibt noch genügend Platz für die Einfüllung des Herzens sowie für die Durchführung seiner Bewegungen. Diese Flüssigkeitsmenge im Perikardialraum wirkt im Zusammenhang mit dem Herzbeutel selbst, der sie einschließt, einer Überdehnung der Herzmuskelfasern entgegen. Dabei erweist sich dieser Raum durch die „Starrheit" seiner Wand für eine geordnete Herztätigkeit völlig unerläßlich. Diese Starrheit beruht, wenigstens bei den meisten *Weichtieren* darauf, daß der Herzbeutel mit den umgebenden Organen in Verbindung tritt, gegebenenfalls auch durch die Schalen des Tieres eine gewisse Versteifung erfährt.

Bei der Zusammenziehung des Vorhofs oder der Vorhöfe wird nun in diesem Perikardialraum Platz geschaffen für eine Einfüllung und Ausdehnung der Kammer, bei der Zusammenziehung der Kammer wird im Perikardialraum Platz geschaffen für eine Einfüllung und Ausdehnung der Vorhöfe. Diese Mechanismen greifen in einer außerordentlich präzisen Weise ineinander und erleichtern die Blutbeförderung durch das Herz in sehr wesentlichem Ausmaße. In all diesen Fällen erfüllt der Perikardialraum der *Weichtiere* die gleiche Aufgabe wie der der *Manteltiere* bzw. der *Fische*. Welche Bedeutung der Perikardialraum für die Herztätigkeit hat, geht am einfachsten aus der Tatsache hervor, daß die geordnete Tätigkeit des Herzens bei den *Weichtieren*, von den *Muscheln* einschließlich abwärts, wie auch bei den *Manteltieren* und den *Fischen* aufhört, sowie man den Perikardialsack anschneidet, also die Perikardialhöhle eröffnet. In diesem Falle hören die Kräfte zu wirken auf, die der Überdehnung des Herzens entgegenarbeiten. Infolge des starken Blutzustroms erfährt die Wandung des Herzens, vor allem der Vorhöfe, eine starke Überdehnung und die geordnete Herztätigkeit setzt aus.

Welche Bedeutung der Perikardialsack für die Herzen hat, lehrt am eindringlichsten seine Einrichtung und seine Funktionsweise bei den *Weichtieren* bzw. bei den *Manteltieren*. Bei den *Chordaten*, von den *Amphibien* einschließlich aufwärts, kann man sich keine rechte Vorstellung von der Wirkungsweise des Perikardialsackes machen, da er für die Unterhaltung der Kreislauftätigkeit von keiner besonderen Bedeutung ist. Er kann ja, wenn auch nicht auf die Dauer, so doch für längere Zeit, ohne weiteres entbehrt werden.

Einer Überdehnung der Kreislaufanteile bei den *Weichtieren* kann auch durch die eigenartigen derben Hüllen entgegengearbeitet werden, wie sie die Vorhöfe, die arterielle Herzkammer und die Kiemenherzen der *Kopffüßer* umschließen. Bei der arteriellen Herzkammer wie auch bei den Kiemenherzen spielen allerdings diese derben Hüllen eine verhältnismäßig untergeordnete Rolle bei der Ausübung eines Schutzes dieser

Kreislaufanteile, denn die Wand dieser Organe ist mit einer recht dicken Muskelschicht ausgestattet, die auch dann nicht leicht überdehnt werden kann, wenn es plötzlich zu einem übermäßigen Blutzufluß kommen sollte. Die zartwandigen Vorhöfe im Kreislaufsystem der *Kopffüßer* bedürfen allerdings eines Schutzes von außen, wenn sie durch einen plötzlichen Blutstrom nicht überdehnt werden sollen.

Im Laufe dieser Besprechungen ist wiederholt darauf hingewiesen worden, daß zwischen dem Verhalten der Kreislaufanteile von *Amphioxus* und dem der *Weichtiere* weitgehende Analogien bestehen. Hier muß noch vermerkt werden, daß das Kreislaufsystem von *Amphioxus* vor allem an das mancher *Kopffüßer* erinnert. Hier wie dort sind eine ganze Anzahl von kontraktilen Gebilden vorhanden, durch die der Umlauf des Blutes unterhalten wird. Es ergeben sich aber auch ausgeprägte Unterschiede zwischen diesen beiden Kreislaufsystemen, vor allem darin, daß der Umlauf des Blutes bei den *Kopffüßern schon mit Rücksicht auf die hohe Frequenz der tätigen Anteile* sehr rasch vor sich geht, während er bei *Amphioxus* bei der langsamen Schlagfolge sehr träge erfolgt. Bei *Amphioxus* handelt es sich um einen Bedarfskreislauf der Hämolymphe, der nur dann in Gang gebracht wird, wenn die Körperzellen, die offenbar sehr anspruchslos sind, unbedingt neues Nährmaterial erhalten müssen. Die Zellen im Körper der *Weichtiere* haben demgegenüber einen größeren Bedarf, so daß ständig für Zufuhr neuer Nahrungsstoffe sowie für Abfuhr verbrauchten Materials Sorge getragen werden muß.

Die Vorgänge im Kreislaufsystem von *Amphioxus* haben manches mit denjenigen gemein, die man bei den *Muscheln* beobachtet. Auch hier geht ja der Umlauf des Blutes sehr langsam vor sich. Freilich sind die *Muscheln* als träge Tiere anzusehen, denn ihre Bewegungen erfolgen verhältnismäßig langsam. Es stimmen also Trägheit des Kreislaufes mit der Trägheit bei der Durchführung von Ortsveränderungen überein. Bei *Amphioxus* liegen die Dinge anders. Diese Tiere sind in ihren Bewegungen sehr flink, während der Kreislauf träge vor sich geht.

Literaturverzeichnis.

ADAMÜK: Neue Versuche über den Einfluß des Sympathicus und Trigeminus auf Druck und Filtration im Auge. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien., Math.-naturwiss. Kl., Abt. II **59**, 419 (1869).

ALDER, J. and A. HANCOCK: Monograph of British Nudibranchiate Mollusca. London 1845.

ARGAUD, R. et A. MOUGEOT: Jadis considéré comme préparation purement musculaire. Le ventricule isolé de l'escargot représente en réalité un myo-neurone. (Arguments expérimentaux, distinction entre réactions neurogènes et myogènes, constatations histologiques.) Arch. Mal. Cœur **28**, 226 (1935).

ARVANITAKI, A.: Influence de la tension sur l'électrogramme cardiaque de l'escargot. Ann. de Physiol. **9**, 787 (1933).

— et H. BLANC: Action des ions H et des ions OH sur la survie, la rhythmicité, le tonus, le potentiel d'activité du myocarde de l'escargot. J. Physiol. et Path. gén. **32**, 775 (1934).

ARVANITAKI, A. et G. BONNAMOUR: Groupes rhythmés de systoles accompagnés de variations de tonus et de la polarisation sous l'action du glucose. C. r. Soc. Biol. Paris **118**, 239 (1935).
— et H. CARDOT: (1) Solutions équilibrées pour le cœur des *Helix*, en rapport avec la composition de l'hémolymphe. C. r. Soc. Biol. Paris **106**, 185 (1931).
— — (2) Action du Magnésium sur l'excitabilité du myocarde ventriculaire de l'escargot et de la grenouille. C. r. Soc. Biol. Paris **106**, 1024 (1931).
— — (3) Electrogramme du ventricule de l'escargot et ions alcalinoterreux. C. r. Soc. Biol. Paris **109**, 748 (1932).
— — (4) Etude analytique des modifications d'un électrocardiogramme. C. r. Soc. Biol. Paris **111**, 984 (1932).
— — (5) L'électrogramme des lambeaux ventriculaires de l'escargot et son évolution. C. r. Soc. Biol. Paris **111**, 986 (1932).
— — (6) Sur les variations de la concentration du milieu intérieur chez les *mollusques terrestres*. J. Physiol. et Path. gén. **30**, 577 (1932).
— — (7) Action d'extraits tissulaires et cellulaires sur l'activité du cœur d'*Helix pisana*. C. r. Soc. Biol. Paris **112**, 465 (1933).
— — (8) D'une possible homologie entre les électrocardiogrammes des mollusques et des vertébrés. C. r. Soc. Biol. Paris **112**, 1615 (1933).
— — (9) Essai sur la régulation chimique de l'automatisme cardiaque chez les invertébrés. J. Physiol. et Path. gén. **31**, 713 (1933).
— — (10) Des modifications d'un électrogramme sous l'action des ions alcalino-terreux. Arch. internat. Physiol. **36**, 28 (1933).
— — (11) Le potentiel d'action du tissu myocardique en rapport avec les phénomènes mécaniques. Sa variabilité dans le fonctionnement automatique irrégulier. J. Physiol. et Path. gén. **32**, 761 (1934).
— — (12) Interprétation sur une base commune des électrogrammes myocardiaques. C. r. Acad. Sci. Paris **198**, 2279 (1934).
— — (13) Régimes d'évolution et régimes irréguliers du tissu myocardique. Ann. de Physiol. **10**, 971 (1934).
— — (14) Activité automatique et variations du tonus. C. r. Soc. Biol. Paris **121**, 1480 (1936).
— — (15) Contribution à l'étude de l'activité automatique et de l'activité tonique du myocarde. Expériences sur *Helix*. Ann. de Physiol. **12**, 909 (1936).
— — (16) Réactions électrotoniques du myocarde en fonction de son tonus initial. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 165 (1937).
— — (17) Polarisation et activité automatique du myocarde de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 168 (1937).
— — (18) Tonus, automatisme et polarisation du tissu myocardique. Expériences sur l'escargot. Arch. internat. Physiol. **45**, 205 (1937).
— — (19) Possibilité sur le myocarde de l'escargot, de quatre types de réponses à la stimulation galvanique. C. r. Soc. Biol. Paris **129**, 587 (1938).
— — et A. JULLIEN: L'action diastolisante du magnésium, appliquée à l'étude de la structure du cœur des *mollusques*. C. r. Soc. Biol. Paris **118**, 242 (1935).
BACHRACH, E. et H. CARDOT: Action de la température sur le cœur et les sinus contractiles embryonnaires des gastéropodes pulmonés. C. r. Soc. Biol. Paris **89**, 788 (1923).
BACQ, Z. M.: (1) Réactions du ventricule médian, des chromatophores, et de divers organes isolés d'un Mollusque céphalopode *(Loligo pealii)* à l'adrénaline, l'acétylcholine, l'ergotamine, l'atropine et aux ions K, Ca, Mg. Arch. internat. Physiol. **38**, 138 (1934).

BACQ, Z. M.: (2) Les esters de la choline dans les extraits de tissus des Invertébrés. Arch. internat. Physiol. **42**, 24 (1935).
— et V. KRUTA: Action de l'hémolymphe des invertébrés sur le ventricule médian des céphalopodes. Arch. internat. Physiol. **44**, 216 (1937).
BAKER, F.: On the pulsation of the Molluscan heart. J. Cincinnati Soc. **19**, Nr 2 (1897).
BAUER, V.: Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. zool. Stat. Neapel **19**, H. 2, 149 (1909).
BEAUNE, A. et V. BALACEANU: Action de quelques cardiotoniques sur le ventricule isolé d'escargot. Bull. Sci. pharmacol. **40**, 658 (1933).
BERGER, E.: Unterschiedliche Wirkungen gleicher Ionen und Ionengemische auf verschiedene Tierarten. (Ein Beitrag zur Lehre vom Ionenantagonismus.) Pflügers Arch. **223**, 1 (1929).
BERGH, R. S.: Beiträge zur vergleichenden Histologie. Über Gefäßwandungen bei Mollusken. MERKEL und BONNET, Anat. Hefte, 1. Abt. **10**, 105 (1898).
BERNARD, A. et V. BONNET: Composition minérale de l'hémolymphe et étude d'une solution physiologique pour l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 1119 (1930).
BERRIER, H. et A. JULLIEN: Synergie et antagonisme ioniques dans le fonctionnement du cœur chez l'huître. C. r. Soc. Biol. Paris **117**, 925 (1934).
BERT, P.: Mémoire sur la physiologie de la Seiche. Mém. Soc. Bordeaux **5**, 115 (1867).
BERTHE, J. et C. PETITFRÈRE: (1) L'automatisme cardiaque chez l'anodonte. Arch. internat. Physiol. **39**, 98 (1934).
— — (2) L'automatisme cardiaque chez l'anodonte. Ann. de Physiol. **10**, 975 (1934).
BETHE, A.: (1) Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig 1903.
— (2) Vergleichende Physiologie der Blutbewegung. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. VII/1, S. 3f. Berlin 1926.
BEYNE, J.: Essai d'exploration cardiographique chez l'escargot. J. Physiol. et Path. gén. **7**, 949 (1905).
BIEDERMANN, W.: Über das Herz von *Helix pomatia*. Sitzgsber. Akad. Wiss., Wien, Math.-naturwiss. Kl. III, **89**, 19 (1884).
BIERING, P.: Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren. II. Z. vergl. Physiol. **10**, 465 (1929).
BIERRY, H. et B. GOUZON: Dosage du glycogène dans le cœur d'*Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **104**, 594 (1930).
BINET, L. et L. MAIRE: Le cœur isolé de l'escargot. Considérations pratiques. Médicine **13**, 658 (1932).
— et L. PERLÈS: Étude du cœur de l'escargot isolé de l'organisme. Presse méd. **1929 II**, 1441.
— et J. G. I. QUERATTO: La réanimation du cœur; étude expérimentale sur *Helix pomatia*. Bull. Soc. méd. Hôp. Paris. **10**, 433 (1931).
BLANC, H., M. CHAMBON, A. JULLIEN et G. MORIN: Observations sur l'automatisme du cœur isolé en milieu stérile. C. r. Soc. biol. Paris **110**, 839 (1932).
— A. JULLIEN et G. MORIN: (1) Influence de la section et de la tension sur l'automatisme des cavités cardiaques chez *Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 889 (1931).
— — — (2) Recherches sur l'automatisme cardiaque chez *Helix pomatia*. Influence de la tension et de la composition saline sur l'automatisme des lambeaux ventriculaires. J. Physiol. et Path. gén. **30**, 604 (1932).
DE BOER, S.: (1) Vergleichende Physiologie des Herzens von Evertebraten. III. Die Erregbarkeit des Herzens bei Lamellibranchiaten. Z. vergl. Physiol. **8**, 354 (1928).

DE BOER, S.: (2) Vergleichende Physiologie des Herzens von Evertebraten. IV. Erregungsleitung des Herzens bei Lamellibranchiaten. Z. vergl. Physiol. **9**, 67 (1929).

— (3) Einige neue Daten für die Herzphysiologie beim Schildkröten- und Muschelherzen. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **1929 I**, 753.

— (4) Quelques résultats nouveaux concernant la physiologie du cœur, obtenus au cours de recherches effectuées sur le cœur de la tortue et de la moule. Arch. néerl. Physiol. **14**, 254 (1929).

BOJANUS, L.: (1) Sendschreiben an den Herrn Chevalier G. de Cuvier über die Atem- und Kreislaufwerkzeuge der zweischaligen Muscheln, insbesondere des *Anodon cygneum*. Isis 1. B., Spalte 81, Jhg. 1819.

— (2) Antwort auf Herrn Blainvilles gemachte Einwendungen in Betreff der Atemwerkzeuge der zweischaligen Muscheln. Isis 1. B., Spalte 404, Jhg. 1820.

BOLL, F.: Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus. Arch. f. mikrosk. Anat. Suppl. **5**, 1 (1869).

BOTTAZZI, F.: Ricerche sulla muscolatura cardiale dell'*Emys europaea*. Z. allg. Physiol. **6**, 140 (171f.) (1907).

— u. P. ENRIQUES: Recherches physiologiques sur le système nerveux viscéral des Aplysies et de quelques Céphalopodes. Arch. ital. de Biol. (Pisa) **34**, 111 (1900).

BOUCHET, M., A. JULLIEN, D. VINCENT et M. VUILLET: Sur la diffusion de l'acétylcholine à partir du cœur d'*Helix pomatia*. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 460 (1938).

BOUVIER, E. L.: (1) Système nerveux, morphologie générale et classification des Gastéropodes prosobranches. Ann. Sci. natur. Zool. (7) **3**. 1 (1887).

— (2) Quelques observations anatomiques sur les Mollusques gastéropodes. C. r. Soc. Biol. Paris (9) **6**, 987 (1892).

BOYER, P.: Action de l'adrénaline et de la spartéine sur le cœur de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **95**, 1244 (1926).

— et H. CARDOT: Action de quelques alcaloides sur le cœur et les sinus contractiles de mollusques. J. Physiol. et Pathol. gén. **24**, 701 (1926).

— et R. HAZARD: Action de l'atropine et de l'hyoscyamine sur le cœur isolé de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **96**, 160 (1927).

BRANDT, A.: Mitteilungen über das Herz der Insekten und Muscheln. Physiologische Vorstudien. Bull. Acad. Sci. Petersbourg **6**, 101 (1868).

BREHMs Tierleben. Band: Niedere Tiere. Weichtiere, S. 393. Leipzig u. Wien 1918.

BRONN, H. G.: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3. Weichtiere. Leipzig: Akad. Verlagsges. 1927.

BRÜCKE, E. TH. v.: (1) Zur Physiologie der Kropfmuskulatur von *Aplysia depilans*. Pflügers Arch. **108**, 192 (1905).

— (2) Die Bewegung der Körpersäfte. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. I, 1. Hälfte, S. 948. Jena 1925.

BRUNET, R. et A. JULLIEN: (1) De l'architecture du cœur chez l'huître portugaise (*Gryphaea angulata* LMK.) et le murex (*Murex trunculus* L.) Bull. Soc. zool. France **59**, 302 (1936).

— — (2) De l'architecture comparée du cœur chez quelques mollusques gastéropodes. C. r. Acad. Sci. Paris **203**, 1016 (1936).

— — (3) De l'architecture du cœur chez *Murex trunculus*. Préliminaire à l'étude de la genèse et de la propagation de la contraction cardiaque chez cette espèce. C. r. Soc. biol. Paris **121**, 996 (1936).

— — (4) Eléments principaux de l'architecture myocardique chez les Lamellibranches. C. r. Acad. Sci. Paris **204**, 447 (1937).

BUDDENBROCK, W. v.: Grundriß der vergleichenden Physiologie, 2. Aufl., S. 1127 bzw. 1189f. Berlin 1939.

BUDDINGTON, R.: Nervous regulation of the heart of *Venus Mercenaria*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **6**, 311 (1904).

CARDOT, H.: (1) Réactions du cœur de quelques mollusques à l'excitation électrique. J. Physiol. Path. gén. **11**, 787 (1909).

— (2) Sur les oscillations du tonus dans le cœur suspendu de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **83**, 1376 (1920).

— (3) Action des solutions de Ringer hypertoniques sur le cœur isolé d'*Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **85**, 813 (1921).

— (4) Réaction du cœur de l'escargot à une augmentation du taux du potassium. C. r. Soc. Biol. Paris **87**, 1193 (1922).

— (5) Observations physiologiques sur les embryons des gastéropodes pulmonés. J. Physiol. et Path. gén. **22**, 575 (1924).

— (6) Les organes contractiles rhythmiques des Mollusques dans l'expérimentation. Vol. jubil. H. ROGER, S. 53. Paris: Masson 1932.

— (7) L'automatisme cardiaque d'après les recherches relatives aux invertébrés. Ann. de Physiol. **9**, 585 (1933).

— (8) Automatisme cardiaque. II. Part. Invertébrés. Paris 1933.

— A. CHEVALLIER et FR. FAYE: (1) Influence de la lumière sur l'arrêt du cœur par privation de potassium. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 253 (1930).

— — — (2) Influence du rayonnement de la lampe à vapeur de mercure sur le cœur isolé. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 255 (1930).

— et A. JULLIEN: Action des cations alcalins et alcalinoterreux sur le cœur de l'escargot. Arch. internat. Pharmacodynamie **38**, 122 (1930).

— — et G. MORIN: Sur l'automatisme de divers lambeaux du cœur de *Murex trunculus* placés dans l'eau de mer. C. r. Soc. Biol. Paris **102**, 441 (1929).

CARLSON, A. J.: (1) Comparative Physiology of the invertebrate heart. The innervation of the invertebrate heart. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **8**, 123 (1905).

— (2) Comparative Physiology of the invertebrate heart. II. The function of the cardiac nerves in molluscs. Amer. J. Physiol. **13** 396 (1905), sowie Les nerfs du cœur des Invertébrés. C. r. Soc. de Biol. Paris **60**, 283 (1906).

— (3) Comparative physiology of the invertebrate heart. Part. III. Physiology of the cardiac nerves in molluscs. Amer. J. Physiol. **14**, 16 (1905).

— (4) Comparative Physiology of the invertebrate heart. V. The heart-rhythm under normal and experimental conditions. Amer. J. Physiol. **16**, 47 (1906).

— (5) Comparative physiology of the invertebrate heart. VI. The excitability of the heart during the different phases of the heart-beat. Amer. J. Physiol. **16**, 67 (1906).

— (6) Comparative physiology of the invertebrate heart. VII. The relation between the intensity of the stimulus and the magnitude of the contraction. Amer. J. Physiol. **16**, 85 (1906).

— (7) Comparative physiology of the invertebrate heart. VIII. The inhibitory effects of the single induced shock. Amer. J. Physiol. **16**, 100 (1906).

— (8) Vergleichende Physiologie der Herznerven und der Herzganglien bei den Wirbellosen. Erg. Physiol. **8**, 371 (1909).

TEN CATE, J.: (1) Contributions à la physiologie et la pharmacologie du cœur d'anodonte. Arch. néerland. Physiol. **8**, 43 (1923).

— (2) Contributions à la physiologie du cœur de l'anodonte. II. La contraction du ventricule du cœur d'anodonte isolé. Arch. néerland. Physiol. **8**, 187 (1923)

TEN CATE, J.: (3) Contributions à la physiologie du cœur de l'anodonte. III. L'action des contractions ventriculaires sur l'intestin terminal. Arch. néerland. Physiol. **8**, 196 (1923).
— (4) Beiträge zur Physiologie des Muschelherzens. Z. vergl. Physiol. **10**, 309 (1929).
CHARNOT, A.: Contribution à l'étude du sang de l'*Helix pomatia* L. Thèse de Sci. Lyon 1925.
CHÉRON, J.: Recherches pour servir à l'Histoire du Système Nerveux des Céphalopodes Dibranchiaux. Ann. Sci. natur. Zool. **5**, 5 (1866).
CLARK, A. J.: Comparative physiology of the heart. Cambridge University Press 1927.
CLARK, W.: On the animal of Dentalium tarentinum. Ann. a. Mag. natur. hist. II **4**, 321 (1849).
COUVREUR, M. E.: Notes sur le sang de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **52**, 395 (1900).
CROZIER, W. J. and T. B. STIER: Temperature characteristic for heartbeat frequency in Limax. J. gen. Physiol. **7**, 705 (1925).
CUÉNOT, L.: Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale. 2. Part. Invertébrés. Arch. Zool. expér. (2) **9**, 13 (1891).
CUVIER, G.: Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris 1817.
DARWIN, F.: On the structure of the snail's heart. J. Anat. a. Physiol. **10**, 506 (1876).
DIEDERICHS, W.: Beiträge zur Physiologie des Muschelherzens. Zool. Jb., Allg. Zool. **55**, 231 (1935).
DODEL, P.: Action des sels de cuivre et de mercure sur le cœur isolé d'*Helix pomatia*. Bull. Soc. Chim. biol. Paris **12**, 754 (1930).
DOGIEL, J.: Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. mikrosk. Anat. **14**, 59 (1877).
DUBOIS, R.: Contribution à l'étude du rhythme cardiaque chez les *mollusques lamellibranches*. Ann. Soc. Linéenne Lyon, **5**, 45, 83 (1899).
DUBUISSON, M.: (1) Action des acides et des bases sur le tonus du muscle cardiaque d'*Anodonta cygnea*. Arch. internat. Physiol. **29**, 22 (1927).
— (2) Contribution à l'étude de la physiologie du muscle cardiaque des Invertébrés. I. Des causes qui déclanchent et entretiennent les pulsations cardiaques chez l'Anodonte. Archives de Biol. **39**, 511 (1929).
— (3) L'état actuel de nos connaissances sur le rôle de la distension du muscle cardiaque dans l'activité du cœur chez les invertébrés. Arch. internat. Physiol. **32**, 416 (1930).
— (4) New physiological studies on cardiac muscles of invertebrates. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **59**, 293 (1930).
— (5) L'état actuel de nos connaissances sur la Physiologie du muscle cardiaque des invertébrés. Paris 1933.
— et A. M. MONNIER: Nouvelles recherches sur l'électrocardiogramme chez les invertébrés, étudié au moyen de l'oscillographe cathodique. Arch. internat. Physiol. **34**, 180 (1931).
EICHLER, W.: Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren. IV. Z. vergl. Physiol. **10**, 778 (1929).
EIGER, M.: Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie. Pflügers Arch. **151**, 1 (1913).
ENGELMANN, TH. W.: Über die Wirkung der Nerven auf das Herz. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. **1900**, 315.
ESSER, W.: Recherches sur la structure des fibres musculaires cardiaques et sur l'innervation intrinsèque du cœur de l'anodonte. Archives de Biol. **45**, 377 (1934).

EVANS, C. LOVATT: Toxikologische Untersuchungen an bioelektrischen Strömen. III. Mitt. Vergleichend-toxikologische Spezifität des chemischen Alterationsstromes, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Physiologie und Toxikologie des Herzens der *Helix pomatia*. Z. Biol. **59**, 397 (1913).

FANO, G.: Sulle oscillazioni di tono auricolare del cuore. Giorn. med. 1886. Über Tonusschwankungen der Atrien des Herzens von *Emys europaea*. Beitr. Physiol. Festschrift für CARL LUDWIG, 1887.

FLEISCHMANN, A.: (1) Die Bewegung des Fußes der Lamellibranchiaten. Z. wiss. Zool. **42**, 367 (1885).

— (2) Die Wasseraufnahme der Mollusken. Biol. Zbl. **7**, 713 (1888).

FLEURE, H. J.: Zur Anatomie und Phylogenie von *Haliotis*. Jena. Z. Naturwiss. **39**, 245 (1905).

FLORKIN, M. et R. HOUET: Concentration de l'ammoniaque in vivo et in vitro dans le milieu intérieur des Invertébrés. I. L'Anodonte. Arch. internat. Physiol. **47**, 125 (1938).

— et H. RENWART: (1) Sur l'ammoniémie des invertébrés. C. r. Soc. Biol. Paris **131**, 1274 (1939).

— — (2) Concentration de l'Ammoniaque „in vivo" et „in vitro", dans le milieu intérieur des Invertébrés. II. Escargot et Homard. Arch. internat. Physiol. **49**, 127 (1939).

FOL, H.: Sur l'anatomie microscopique du Dentale. Archives de Zool. **7**, 91 (1889).

FOSTER, M.: Über einen besonderen Fall von Hemmungswirkung. Pflügers Arch. **5**, 191 (1872).

— and A. G. DEW SMITH: (1) On the behaviour of the hearts of molluscs under the influence of electric currents. Proc. roy. Soc. Lond. **23**, 318 (1875).

— — (2) Die Muskeln und Nerven des Herzens bei einigen Mollusken. Arch. mikrosk. Anat. **14**, 317 (1877).

FRÉDÉRICQ, H.: (1) Recherches expérimentales sur la physiologie cardiaque d'Octopus vulgaris. Arch. internat. Physiol. **14**, 126 (1914).

— (2) Action de la distension mécanique des fibres du myocarde et des muscles striés sur leur chronaxie. Arch. internat. Physiol. **23**, 174 (1924).

— (3) La chronaxie du cœur des invertébrés (céphalopodes et crustacés décapodes). L'action bathmotrope des nerfs viscéraux du poulpe. (Note prélim.) Arch. internat. Physiol. **30**, 306 (1928). Sowie: Acad. roy. Sci. Belg. **14**, 529 (1928).

— (4) Chronaxies du bout périphérique et du bout central des nerfs viscéraux inhibiteurs du cœur des Céphalopodes. C. r. Soc. Biol. Paris **110**, 1005 (1932).

— (5) Métachronoses, ou changements de chronaxie d'origine centrale et d'origine périphérique, observées dans les nerfs viscéraux inhibiteurs du cœur des Céphalopodes. Bull. Acad. Sci. Belg., V. s. **18**, 624 (1932).

— (6) Métachronoses ou changements de chronaxie, observés dans les nerfs viscéraux, inhibiteurs du cœur des Céphalopodes. Arch. intern. Physiol. **35**, 214 (1932).

— (7) La chronaxie de subordination chez les invertébrés. Bull. Acad. Belg. **18**, 641 (1932).

— Changements de chronaxie, d'origine centrale et d'origine périphérique, observés dans les nerfs viscéraux, inhibiteurs du Cœur des Céphalopodes. Arch. di Sci. biol. **18**, No 1—4 (1933). Verh. 14. intern. Kongr. Physiol. **1932**, 86.

— (9) Action des nerfs du cœur d'Aplysia limacina — analyse au moyen de la caféine. Arch. intern. Physiol. **49**, 299 (1939).

FRÉDÉRICQ, H. et Z. M. BACQ: (1) Analyse quantitative des effets cardiaques de la stimulation du nerf viscéral des céphalopodes. Arch. internat. Physiol. **49**, 490 (1939).
— — (2) Sur la possibilité d'une médiation chimique dans l'action des nerfs cardiaques chez les céphalopodes; Influence de la caféine. Arch. internat. Physiol. **50**, 169 (1940).
FRÉDÉRICQ, L.: (1) Recherches sur la physiologie du poulpe commun (octopus vulgaris). Arch. zool. expér. et gén. V **7**, 535 (1878).
— (2) Observation directe, sans mutilation, des pulsations cardiaques chez un Mollusque Gastéropode *Helix fruticum*. Müll. Arch. internat. Physiol. **14**, 360 (1914).
FRY, H. J. B.: The influence of the visceral nerves upon the heart of cephalopodes. J. of Physiol. **39**, 184 (1909).
FUCHS, S.: Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. Pflügers Arch. **60**, 173 (1895).
GARTKIEWICZ, ST.: (1) Sur la respiration de l'Anodonte à l'état d'activité et de repos. Arch. internat. Physiol. **11**, 202 (1911/12). Sowie: Discipl. Biol. Arch. Soc. Sci. Varsovie, I fasc. **17**, 1 (1923).
— (2) Contributions à la caractéristique du „sommeil" des lamellibranches. Rythme cardiaque et mouvements de l'épithelium ciliaire. Arch. internat. Physiol. **26**, 229 (1926).
— (3) Action paradoxale de la température élevée sur le cœur d'anodonte. Arch. internat. Physiol. **27**, 50 (1926).
GAUTRELET, J. et N. HALPERN: Antagonisme du curare, du cyanure d'éthyle et de l'hémolymphe vis-à-vis de l'action inhibitrice de l'acétylcholine sur le cœur d'*Helix pomatia*. Influence de l'ésérine. C. r. Soc. Biol. Paris **118**, 412 (1935).
GIBSON, R. J. H.: Anatomy and Physiology of Patella vulgata. Part I., Anatomy. Trans. roy. Soc. Edinburgh **32**, 601 (1885).
GIROD, P.: Recherches sur la circulation bojanienne de l'escargot (*Helix pomatia* L.). Congr. internat. Zool., II. Sess. Moscou, II. Teil **1893**, p. 194.
GLASER, O.: Temperature and heart rate in *Pterotrachea* and *Tiedemannia*. J. gen. Physiol. **9**, 269 (1925).
GROBBEN, P.: (1) Morphologische Studien über den Harn- und Geschlechtsapparat sowie die Leibeshöhle der Cephalopoden. Arb. zool. Inst. Wien **5**, 179 (1884).
— (2) Über den Bulbus arteriosus und die Aortenklappen der Lamellibranchiaten. Arb. zool. Inst. Wien **9**, 163 (1891).
— (3) Perikardialdrüse der Gastropoden. Arb. zool. Inst. Wien u. zool. Stat. Triest **9**, 35 (1891).
HABERLANDT, L.: Herzhormon-Untersuchungen an Wirbellosen. Münch. med. Wschr. **1930 I**, 1055.
HALLER, B.: (1) Die Organisation der Chitonen der Adria. Arb. zool. Inst. Wien. **4**, 323 (1882) u. **5**, 29 (1884).
— (2) Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier. Leipzig: W. Engelmann 1894.
— (3) Untersuchungen über die Rhipidoglossen. 1. Studie. Morph. Jb. **9**, 1 (1886).
— (4) Die Morphologie der Prosobranchier. Morph. Jb. **16**, 259 (1890).
HAMADA, SHUNZABURÔ: (1) Comparison between the fertilization percentage and heart pulsation of Japanese oysters affected by salinity, KCl, $MgCl_2$ and $CaCl_2$. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **12**, 573 (1938).
— (2) On the effects of KCl, NaCl, $MgCl_2$ and $CaCl_2$ upon fertilization of eggs and upon the activity of heart in oysters. Nippon-Gakuzyutsu-Kyokai Hokoku **8**, 488 (1933).

HANCOCK, A. and D. EMBLETON: On the Anatomy of Doris. Phil. Trans., Part I, **1852**, 207.

HENDRICKX, J.: La coordination des activités auriculaires et ventriculaires chez l'anodonte. C. r. Soc. Biol. Paris **131**, 825 (1939).

HESCHELER, K.: Die Mollusken. A. LANGs Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Tiere, 2. Aufl., Bd. 3, Abt. 1. Jena 1900.

HEYMANS, C.: Influence des ions et de quelques substances pharmacodynamiques sur le cœur d'*Aplysia limacina*. Arch. internat. Pharmacodynamie **28**, 337 (1923).

HOFFMANN, H.: Physiologie. In BRONNs Klassen und Ordnungen. 3. Bd. 3. Buch. Pulmonata, S. 965f. Leipzig 1927. (Bewegung der Körpersäfte S. 975—985.)

HOFFMANN, P.: (1) Über das Electrocardiogramm von *Aplysia*. Med. Klin. **1910 II**, 1079.

— (2) Über Elektrocardiogramme von Evertebraten. Med. Klin. **1910 II**, 2022.

— (3) Über Electrocardiogramme von Evertebraten. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. **1911**, 136.

HOGBEN, L. T.: Studies on the comparative physiology of contractile tissues. I. The action of electrolytes on invertebrate muscle. Quart. J. exper. Physiol. **15**, 263 (1925).

HOGBEN, T. LANCELOT and A. D. HOBSON: Studies on internal secretion. III. The action of pituitary extract and adrenaline on contractile tissues of certain invertebrata. Brit. J. exper. Biol. **1**, 487 (1924).

HOPKINS, A. E.: Accessory hearts in the oyster, Ostrea gigas. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods's Hole **67**, 346 (1934).

HYKEŠ, O. V.: (1) Adrenalin und das Weichtierherz. Biol. Listy (tschech.) **14**, 385 (1929) und englische Zusammenfassung **14**, 389 (1929).

— (2) L'adrénaline et le cœur des mollusques. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 360 (1930).

— (3) Adrenalinwirkung am Herzen der Avertebraten. Čas. lék. česk. **1932**, 129.

JORDAN, H. J.: Allgemeine vergleichende Physiologie der Tiere, S. 233. Berlin-Leipzig: de Gruyter & Co. 1929.

JULLIEN, A.: (1) Action du calcium et du magnésium sur le cœur de l'Huître. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 77 (1931).

— (2) Modifications immédiates de l'activité cardiaque provoquées par le changement des solutions salines chez l'huître. C. r. Soc. Biol. Paris **118**, 1449 (1935).

— (3) Action de l'atropine et de l'acétylcholine sur le cœur de l'huître et plus généralement, action de ces deux substances sur le cœur des mollusques. C. r. Soc. Biol. Paris **119**, 603 (1935).

— (4) Action de l'adrénaline et de la pelletiérine sur le cœur de l'Huître. C. r. Soc. Biol. Paris **120**, 211 (1935).

— (5) Automatisme des lambeaux cardiaques chez *Aplysia fasciata*. C. r. Soc. Biol. Paris **123**, 905 (1936).

— (6) Effets chronotropes, inotropes et tonotropes de la Cicutine, du Curare, de la Vératrine et de la Digitaline sur le cœur de l'huître. C. r. Soc. Biol. Paris **121**, 1002 (1936).

— (7) Contribution à l'étude de l'automatisme cardiaque chez les mollusques. Nouvelles recherches sur l'action des ions Ca, Mg, K et Na chez l'huître. J. Physiol. et Path. gén. **34**, 757 (1936).

— (8) Des réactions comparées des cœurs de Vertébrés et d'Invertébrés vis-à-vis des électrolytes et des drogues. Lyon 1936.

JULLIEN, A.: (9) De l'action de certains poisons sur le cœur de l'huître et des mollusques en général. J. Physiol. et Path. gén. **34**, 774 (1936).
— (10) Variations de l'automatisme cardiaque en fonction du rapport $\frac{Na + K}{Mg + Ca}$ chez *Aplysia fasciata*. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 174 (1937).
— (11) L'action diastolisante de l'acétylcholine appliquée à l'étude de l'architecture et de l'automatisme cardiaque chez *Aplysia fasciata*. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 650 (1937).
— (12) De l'automatisme des lambeaux cardiaques et des rapports entre la structure et les fontions du cœur chez „*Aplysia fasciata*". Arch. internat. Physiol. **45**, 189 (1937).
— et H. MARDUEL: (1) Action du courant continu sur le ventricule isolé et pulsant de moule *(Mytilus galloprovincialis)*. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 319 (1938).
— — (2) Action du courant continu sur le ventricule isolé et arrêté de la moule *(Mytilus galloprovincialis)*. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 322 (1938).
— — (3) Réaction du cœur de *Murex trunculus* au passage du courant constant. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 621 (1938).
— et G. MORIN: (1) Sur l'automatisme de l'oreillette isolé du cœur d'*Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 77 (1930).
— — (2) Action de divers liquides sur le fonctionnement du ventricule isolé chez le Poulpe et la Seiche. C. r. Soc. Biol. Paris **105**, 647 (1930).
— — (3) De l'automatisme du ventricule de l'Huître en fonction de la concentration moléculaire et du rapport des ions alcalins aux alcalino-terreux. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 1132 (1930).
— — (4) Influence des ions alcalins et alcalino-terreux sur l'automatisme du cœur de l'Huître; actions spécifique du potassium. J. Physiol. et Path. gén. **29**, 446 (1931).
— — (5) Action comparée de l'atropine et de l'acétylcholine sur le ventricule isolé de l'escargot et du *Murex*. C. r. Soc. Biol. Paris **106**, 187 (1931).
— — (6) Contribution à l'étude de l'automatisme cardiaque chez les mollusques. Mise en liberté de substances actives au cours du fonctionnement du cœur chez *Murex trunculus*. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 464 (1931).
— — (7) Observations sur l'automatisme du cœur isolé et des lambeaux cardiaques chez l'huître. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 1242 (1931).
— — (8) Automatisme cardiaque et métabolites chez les mollusques *(Murex trunculus)*. C. r. Acad. Sci. Paris **194**, 1602 (1932).
— (9) Recherches sur l'automatisme cardiaque chez les mollusques. Automatisme du cœur isolé non tendu. Action des métabolites cardiaques chez *Murex trunculus*. J. Physiol. et Path. gén. **30**, 900 (1932).
— — et H. BLANC: Sur l'automatisme des lambeaux ventriculaires du cœur d'*Helix pomatia* L. C. r. Soc. Biol. Paris **104**, 578 (1930).
— et M. PEILLON: (1) Sur la Perméabilité du ventricule isolé d'*Helix pomatia* vis-à-vis du chlorure de magnésium. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 756 (1937).
— — (2) De la perméabilité du cœur d'*Helix pomatia* au chlorure de Calcium. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 1113 (1937).
— — (3) Du passage des solutions chlorurées sodiques à travers le myocarde chez *Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **125**, 671 (1937).
— — (4) Sur le passage du chlorure de potassium à travers le Myocarde d'*Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **126**, 16 (1937).
— et H. VAIREL-BLANC: (1) Des rapports entre l'activité automatique des diverses régions du cœur et la structure de l'organe chez l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **202**, 1307 (1936).

JULLIEN, A. et H. VAIREL-BLANC: (2) Sur les voies de progression de l'onde de contraction cardiaque chez l'escargot. Ann. de Physiol. **12**, 751 (1936).
— — (3) L'activité automatique cardiaque et la propagation de la contraction en rapport avec la structure du cœur chez *Helix pomatia*. J. Physiol. et Path. gén. **35**, 673 (1937).
— et D. VINCENT: Sur l'action de l'acétylcholine sur le cœur des Mollusques. Antagonisme: curare-acétylcholine. C. r. Acad. Sci. Paris **206**, 209 (1938).
— — M. BOUCHET, M. VUILLET: (1) Action de divers extraits de cœurs de mollusques sur le cœur de grenouille. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 1495 (1938).
— — — — (2) Observations sur l'acétylcholine et la choline-estérase du cœur des mollusques. Ann. de Physiol. **14**, 567 (1938).
— — — — (3) Nouvelles observations relatives aux actions et antagonismes de quelques substances pharmacodynamiques sur le cœur d'*Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **129**, 667 (1938).
— — — — (4) De l'action des extraits cardiaques sur l'automatisme de cœur chez *Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **129**, 670 (1938).
— — M. VUILLET et M. BOUCHET: (1) Contribution à l'étude de l'automatisme cardiaque chez les mollusques. I. Action de mimétiques et de drogues sur le cœur d'*Helix pomatia*. J. Physiol. et Path. gén. **37**, 562 (1939).
— — — — (2) Contribution à l'etude de l'automatisme cardiaque chez les mollusques. II. Action des extraits cardiaques sur le cœur d',,*Helix pomatia*". J. Physiol. et Path. gén. **37**, 937 (1940).
KEBER, G. A. F.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Weichtiere. Königsberg 1851.
KESTNER, O. u. E. KESTNER: Die Pericardialdrüse von *Sepia officinalis*. Z. vgl. Physiol. **15**, 159 (1931).
KNOLL, PH.: (1) Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Denkschrift Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **58**, 633 (1891).
— (2) Zur Lehre von den doppeltschräggestreiften Muskelfasern. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **101**, 315 (1892).
— (3) Über die Herztätigkeit bei einigen Evertebraten und deren Beeinflussung durch die Temperatur. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math. naturwiss. Kl. III **102**, 387 (1893).
KOCH, W.: Der Herzschlag von *Anodonta* unter natürlichen und künstlichen Bedingungen. Pflügers Arch. **166**, 281 (1917).
KÖLLIKER, A.: (1) Die Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. Zürich 1844. Vgl. vor allem S. 79f.
— (2) Untersuchungen zur vergleichenden Gewebelehre. VIII. Große Verbreitung kontraktiler Faserzellen bei Wirbellosen. Verh. phys.-med. Ges. Würzburg **8**, 1 (1858).
KONÍČEK, H.: Über die Züchtung des Lungensack- und Herzgewebes bei *Helix pomatia*. Arch. exper. Zellforsch. **13**, 709 (1933).
KRUTA, V.: Effets de l'excitation des nerfs viscéraux sur l'activité cardiaque des Céphalopodes. C. r. Soc. Biol. Paris **122**, 582 (1936).
DE LACAZE-DUTHIERS, H.: Mémoire sur le Système Nerveux de l'Haliotide. Ann. Sci. natur. Zool., IV s. **1859**, 12.
LANG, A.: Über den Herzschlag von *Helix pomatia* während des Winterschlafes. Festschr. zum 60. Geburtstag R. Hertwigs, Bd. III/1. 1910.
LANGER, K.: (1) Über das kapillare Blutgefäßsystem der Cephalopoden. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **5**, 488 (1850).
— (2) Das Gefäßsystem der Teichmuschel. I. Arterielles und capillares Gefäßsystem. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. 8, II. Abt. **1854**, 15.

LANGER, K.: (3) Das Gefäßsystem der Teichmuschel. II. Venöses und respiratorisches Gefäßsystem. Denkschr. Akad. Wiss., Wien, Math.-naturwiss. Kl. 12, II. Abt. **1856**, 35.

LAPICQUE, L. et H. CARDOT: Actions polaires antagonistes dans l'excitation électrique du cœur de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **67**, 115 (1909).

LÉVY, J. et P. BOYER: Action de la norhomoéphédrine sur le cœur isolé de la Grenouille et de l'Escargot, comparée à celle de l'éphédrine naturelle et de la tétrahydronaphtylamine. C. r. Soc. Biol. Paris **97**, 572 (1927).

LEYDIG, F.: Über *Paludina vivipara*. Ein Beitrag zur näheren Kenntnis dieses Tieres in embryologischer, anatomischer und histologischer Beziehung. Z. Zool. **2**, 125 (1850).

LIBBRECHT, W.: Le Paradoxe cardiaque. Arch. internat. Physiol. **16**, 448 (1921).

LISI, FR.: Studio sul comportamento del cuore dei gasteropodi di fronte ad alcuni farmaci dotati di azione elettiva sui muscoli e sui nervi. Pathologica (Genova) **21**, 277 (1929).

LOEPER, M., A. LEMAIRE et A. MOUGEOT: (1) Le rôle du glycogene dans l'activité du cœur d'escargot. C. r. Acad. Sci. **190**, 950 (1930). Sowie: Progrès méd. **1930 I**, 678.

— — — (2) Action de certains ferments sur le rhythme du cœur de l'escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **104**, 160 (1930).

— — — (3) Action de certains ferments sur le rhythme du cœur d'escargot. Progrès méd. **1930 II**, 1185.

LUDWIG, W.: (1) Körpergröße, Körperzeiten und Energiebilanz. I. Untersuchungen an Süßwassermollusken und -arthropoden. Z. vergl. Physiol. **24**, 319 (1937).

— (2) Über den Zusammenhang zwischen Körpergröße, Lokomotionsgeschwindigkeit, Herzschlagfrequenz und anderen Körperfrequenzen bei Wirbellosen. Arb. ung. biol. Forsch.inst. **10**, 93 (1938).

LUISADA, A.: (1) Physiologie des organes contractiles de l'appareil circulatoire „d'Octopus vulgaris" explorée au moyen de l'électrographie. (I.mém.) Organes à fibres lisses. J. Physiol. et Path. gén. **30**, 320 (1932).

— (2) Physiologie des organes contractiles de l'appareil circulatoire d'„Octopus vulgaris" explorée au moyen de l'électrographie. II. Organes à fibres striées. J. Physiol. et Path. gén. **30**, 593 (1932).

MADER, M.: Sur les fibres musculaires du cœur chez la Nasse. C. r. Acad. Sci. Paris **138**, 137 (1904).

MAIRE, L.: Essai de cardiologie expérimentale sur *Helix pomatia*. Considérations physio-pathologiques. Thèse méd. Paris **1932**.

MARCEAU, F.: (1) Note sur la structure du cœur chez les Céphalopodes. Bull. Soc. Histoire natur. du Doubs et C. r. Acad. Sci. Paris **138**, 1177 (1904).

— (2) Note sur la structure du cœur chez les Gastéropodes et les Lamellibranches. Bull. Soc. Histoire natur. du Doubs et C. r. Acad. Sci. Paris **138**, 1243 bzw. 1246 (1904) bzw. **139**, 150 (1904).

— (3) Recherches sur la structure du cœur chez les Mollusques. Archives Anat. microsc. **7**, 495 (1904/05).

— (4) Sur un cardiographe direct à amplification optique et enregistrement photographique. 14. Congrès internat. Physiol. Rome 1932.

MARDUEL, H. et A. JULLIEN: Polarisation et rhythme cardiaque. Expériences sur les mollusques marins. J. Physiol. et de Path. gén. **37**, 554 (1939).

MARGO, TH.: Über die Muskelfasern der Mollusken. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **39**, 559 (1860).

MARSHALL, C. F.: Observations on the structure and distribution of striped and unstriped muscle in the animal kingdom and a theory of muscular contraction. Quart. J. microsc. Sci. **28**, 75 (1888).
MAZZARELLI, G.: Monografia delle Aplysidae del Golfo di Napoli. Mem. Soc. ital. Sci. **1893**, 3, T. 9.
MÉNÉGAUX, A.: (1) Contributions à l'étude de la Turgescence chez les Bivalves siphonés et asiphonés. Bull. Soc. zool. France **14**, 40 (1889).
— (2) De la Turgescence chez les Lamellibranches. C. r. Acad. Sci. Paris **108**, 361 (1889).
— (3) Recherches sur la circulation des Lamellibranches marins. Besançon 1890.
MIDDENDORF, A. TH. v.: Beiträge zu einer Malacozoologica Rossica. I. Beschreibung ganz neuer oder für Rußland neuer Chitonen. Mém. Acad. Sci. natur. Pétersbourg (6) **6** (1849).
MILNE EDWARDS, H.: (1) Recherches zoologiques faites pendant un voyage sur les côtes de la Sicile. III. Observations sur la circulation. Art. 1. Du mode de distribution des fluides nourriciers dans l'économie animale. Ann. Sci. natur. Zool. **3**, 257 (1845).
— (2) Recherches zoologiques faites pendant un voyage sur les côtes de la Sicile. III. Observations sur la circulation. Art. 2. Observations et expériences sur la circulation chez les Mollusques. Ann. Sci. natur. Zool. **3**, 289 (1845).
— (3) Recherches zoologiques faites pendant un voyage sur les côtes de la Sicile. III. Observations sur la circulation. Art. 3. De l'appareil circulatoire du Poulpe. Ann. Sci. natur. Zool. **3**, 341 (1845).
— (4) Observations sur la circulation chez les mollusques. Mémoire sur la dégradation des organes de la circulation chez les patelles et les haliotides. Ann. Sci. natur. Zool. III. s. **8**, 37 (1847).
— (5) Observations et expériences sur la circulation chez les mollusques. Mém. Acad. Sci. Paris **20**, 443 (1849).
— (6) Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Tome 3. Paris 1858.
— et VALENCIENNES: (1) Nouvelles observations sur la constitution de l'appareil circulatoire chez les Mollusques. Ann. Sci. natur. Zool. **3**, 307 (1845).
— — (2) Nouvelles observations sur la constitution de l'appareil de la circulation chez les Mollusques. Mém. Acad. Sci. Paris **20**, 485 (1849).
MINES, G. R.: On the relations to electrolytes of the hearts of different species of animals. I. Elasmobranchs and Pecten. J. of Physiol. **43**, 467 (1912).
MITOLO, M.: Di un particolare riflesso cardiaco nei cefalopodi. (Contribut all'indagine fisiologica sull'appendice del cuore branchiale.) Publ. Staz. zool. Napoli **17**, 34 (1938).
MOQUIN-TANDON, A.: Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France, Tome 1, p. 89. Paris 1855.
MORIN, G. et A. JULLIEN: (1) Recherches physiologiques concernant l'action de divers fixateurs sur le ventricule isolé de l'escargot. Bull. Histol. appl. **7**, 3 (1930).
— — (2) Sur quelques particularités histologiques en rapport avec le fonctionnement du cœur chez *Murex trunculus*. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 263 (1930).
— — (3) Sur la structure du cœur chez *Murex trunculus*. Bull. Histol. appl. **7**, 79 (1930).
— — (4) Sur l'automatisme des sinus contractiles de l'embryon de la limace agreste dans des solutions de concentration et de composition saline variées. C. r. Soc. Biol. Paris **106**, 1038 (1931).

MORIN, G. et A. JULLIEN: (5) Recherches sur l'automatisme du cœur isolé de *Murex trunculus*. Arch. internat. Physiol. **35**, 143 (1932).
MOTLEY, H. L.: (1) Histology of the fresh-water mussel heart with reference to its physiological reactions. J. Morph. a. Physiol. **54**, 415 (1933).
— (2) Physiological studies concerning the regulation of heart-beat in fresh-water mussels. Physiologic. Zool. **7**, 62 (1934).
MOUGEOT, A. et V. AUBERTOT: Action des eaux minérales (sulfatées et bicarbonatées sur le cœur isolé d'*Helix pomatia*. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 459 (1930).
MÜLLER, H.: Bau der Cephalopoden. Z. Zoologie, **4**, 337 (1853).
NALEPA, A.: Beiträge zur Anatomie der Stylommatophoren. Sitzgsber. Akad. Wiss.., Wien, Math.-naturwiss. Kl. I **87**, 237 (1883).
NAVEZ, A. E.: Observations sur le rhythme cardiaque d'Anomia simplex (d'Orbigny) (Lamellibranchiae). Mém. Mus. Hist. natur. Belg. II s. H. **3**, 701 (1936).
NENIUKOFF, D.: Registrierung der Herzkontraktionen bei *Anodonta*. Physiologiste russe. **5**, 15 (1907).
NIERSTRASS, V. E.: Rauwolfine als Hartgif. Diss. Utrecht 1907.
NOLD, R.: Die Histologie des Blutgefäßsystems und des Herzens von *Helix pomatia*. Z. Zool. **123**, 373 (1924).
NOLL, A.: Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren. III. Z. vergl. Physiol. **10**, 761 (1929).
OKA, K.: On the cardiac nerves in the oyster, Ostrea circumpicta Pils. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **7**, 133 (1932).
PELSENEER, P.: Recherches sur divers Opistobranches. Mém. Cour. Acad. roy. Belg. **53**, 1 (1893).
PERRIER, RÉMY: Le rein des Gastéropodes prosobranches. Ann. des Sci. natur., Zool. VII. s. **8**, 61 (1889).
PETITFRÈRE, C. et J. BERTHE: Chez l'anodonte, l'automatisme cardiaque n'a pas pour facteur la distension. C. r. Soc. Biol. Paris **115**, 1410 (1934).
PIÉRI, J. B.: Recherches physiologiques sur Tapes decussata et quelques Tapidées. Thèse de Paris **1895**.
PLATE, L.: (1) Bemerkungen zur Organisation der Dentalien. Zool. Anz. **11**, 509 (1888).
— (2) Über das Herz der Dentaliden. Zool. Anz. **14**, 78 (1891).
— (3) Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. II. Über die Zirkulations- und Nierenorgane der Chitonen. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1893**, 962.
— (4) Mitteilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. III. Weitere Bemerkungen über die Nieren- und Zirkulationsorgane der Chitonen. Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss., Physik.-math. Kl. **1894**, 217.
— (5) Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. (*Janella schauinslandi* n. sp. und *Aneitella berghi* n. sp.). Zool. Jb. Morphol. **11**, 193 (1898).
PLENK, H.: Die Muskelfasern der Schnecken. Zugleich eine kritische Studie über die sog. Schrägstreifung. Z. Zool. **122**, 1 (1924).
POMPILIAN, M.: Cellules nerveuses du cœur de l'Escargot. C. r. Soc. Biol. Paris **52**, 185 (1900).
PROSSER, C. L.: Acetylcholine and nervous inhibition in the heart of Venus mercenaria. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **78**, 92 (1940).
DE QUATREFAGES, M. A.: Mémoire sur le Genre Taret (Teredo Lin.). Ann. Sci. natur. Zool. III. s. **11**, 19 (1849).
RAFFO, L. F.: Azione di alcune condizioni fisiche sulla funzionalità cardiaca dei gasteropodi. Pathologica (Genova) **21**, 225 (1929).

RANKIN, W. M.: Über das BOJANUSsche Organ der Teichmuschel (*Anodonta cygnea* LAM.). Jena. Z. Naturwiss. **24**, 227 (1890).
RANSOM, W. B.: On the cardiac rhythm of invertebrata. J. of Physiol. **5**, 261 (1884).
v. RENGARTEN, L.: De Anadontae vasorum systema. Inaug.-Diss. Dorpat 1853.
RICHARD, J.: Recherches physiologiques sur le cœur des Gastéropodes pulmonés. Faculté des Sciences de Clermont-Ferrand, Tome I. (Rev. d'Auvergne 1888.)
RIJLANT, P.: L'automatisme du cœur des gastéropodes: Fulgur carica et Fulgur canaliculatum, polynices. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 1150 (1931).
RYWOSCH, D.: Zur Physiologie des Herzens und des Exkretionsorgans der Heteropoden (Pterotracheen). Pflügers Arch. **109**, 355 (1905).
SAWANO, E. and K. MITSUGI: Toxic action of the stomach extracts of the starfishes on the heart of the oyster. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **7**, 79 (1932).
SCHÖNLEIN, K.: Über das Herz von *Aplysia limacina*. Z. Biol. **30**, 187 (1894).
SCHWANECKE, H.: Das Blutgefäßsystem von *Anodonta cellensis*. Schröt. Z. Zool. **107**, 1 (1913).
SERENI, E.: Metodi per la circolazione crociata nei cefalopodi. (Nota di tecnica per le ricerche sugli animali marini. I.) Pubbl. Staz. zool. Napoli **9**, 293 (1929).
v. SIEBOLD, C. TH. und H. STANNIUS: Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 1. Teil: Wirbellose Tiere von C. Th. v. Siebold. Berlin 1848.
SIMROTH, H.: (1) *Amphineura* und *Scaphopoda*. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3/1. 1892—1894.
— (2) Die Pulmonaten. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. 3, 122. bis 125. Lfg. 1912.
v. SKRAMLIK, E.: (1) Herzmuskel und Extrareize. Jena: Gustav Fischer 1932.
— (2) Über den Kreislauf bei den Weichtieren. Pflügers Arch. **221**, 503 (1929).
(3) Über den Kreislauf bei den Manteltieren. Z. vergl. Physiol. **9**, 553 (1929).
— (4) Untersuchungen über das Kreislaufsystem bei den Weichtieren. I. Z. vergl. Physiol. **10**, 1 (1929).
— (5) Wie kommt der Herzschlag in der Tierreihe zustande? Dtsch. med. Wschr. **1931 I.**
— (6) Forschungen über die Herztätigkeit bei Wirbellosen. Forsch. u. Fortschritte **7**, 41 (1931).
— (7) Das Gesetz von der Erhaltung der physiologischen Reizperiode beim Herzen. Ber. Physiol. **61**, 375 (1931); Naturwiss. **20**, 863 (1932).
— (8) Über den Blutdruck in der Tierreihe. Verh. dtsch. Ges. Kreislaufforsch., 5. Tgg **1932**, S. 27.
— (9) Über den Blutdruck bei den Tieren. Forsch. u. Fortschr. **8**, 349 (1932).
— (10) Über die Wirkungsweise der Herznerven bei den Fischen. IV. Z. vergl. Physiol. **16**, 489 (1932).
— (11) Über den Kreislauf bei den Fischen. Erg. Biol. **11**, 1 (1935).
— (12) Vom pulsierenden Gefäßrohr zum Herzautomatiezentrum. C. r. XII. Congr. internat. Zool. (Lisbonne 1935) **1936**, 222.
— (13) Über den Kreislauf bei den niedersten Chordaten. Erg. Biol. **15**, 166 (1938).
— (14) Das Tier mit der Herzfrequenz = 1. Kongrber. II, XVI. internat. Physiol.-Kongr. Zürich (Schweiz) 1938.
— (15) Über den Blutumlauf bei *Amphioxus*. Pubbl. Staz. zool. Napoli **17**, 130 (1938).

v. SKRAMLIK, E.: (16) Herztätigkeit beim Seeohr. (*Haliotis tuberculata* L.) Veröff. Reichsstelle Unterrichtsfilm zu dem Hochschulfilm Nr C 274. 1938.
— (17) Kreislauf bei *Clavelina lepadiformis* O. F. MÜLLER. Veröff. Reichsstelle Unterrichtsfilm zu dem Hochschulfilm Nr C 315. 1939.
— (18) Tätigkeitsweise des Schneckenherzens. Veröff. Reichsstelle Unterrichtsfilm zu dem Hochschulfilm Nr C 314. 1939.
SNYDER, CH. D.: The influence of temperature upon the rate of heartbeat in the light of the law for chemical reaction velocity. Amer. J. Physiol. **17**, 350 (1906/07).
SPILLMANN, J.: Zur Anatomie und Histologie des Herzens und der Hauptarterien der Diotocardier. Jena. Z. Naturwiss. **40**, 537 (1905).
STRAUB, W.: (1) Zur Physiologie des Aplysienherzens. Pflügers Arch. **86**, 504 (1901).
— (2) Fortgesetzte Studien am Aplysienherzen. (Dynamik, Kreislauf und dessen Innervation), nebst Bemerkungen zur vergleichenden Muskelphysiologie. Pflügers Arch. **103**, 429 (1904).
SUZUKI, S.: (1) On the innervation of the heart of limpets. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **9**, 117 (1934).
— (2) The innervation of the heart of molluscs. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **10**, 15 (1935).
TAKATSUKI, S.: (1) Contributions to the physiology of the heart of oyster. III. An automaticity in the ventricle and auricle of the heart as affected by the temperature. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **7**, 145 (1932).
— (2) Contributions to the physiology of the heart of oyster. IV. The action of adrenaline on the isolated heart of oyster. Sci. Rep. Tôhoku Univ. IV **8**, 21 (1933).
— (3) Beiträge zur Physiologie des Austerherzens. V. Über den Bau des Herzens unter besonderer Berücksichtigung seiner physiologischen Reaktionen. Sci. Rep. Tokyo Bunrika Daigaku B **2**, 55 (1934).
VAN TIEL, N.: Die Regulierung der Herztätigkeit bei *Helix pomatia* durch extracardiale Nerven und das Zentralnervensystem. Proc. Acad. Wetensch. Amsterd. **43**, 1332 (1940).
TOURENG, M.: Sur l'appareil circulatoire du *Dreissensia polymorpha*. C. r. Acad. Sci. Paris **118**, 929 (1894).
TÜRK, M.: Die Notwendigkeit der Dehnung für das Zustandekommen der Herztätigkeit bei *Helix pomatia* L. (Weinbergschnecke). Biol. generalis (Wien) **10**, 195 (1934).
v. UEXKÜLL, J.: (1) Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. Z. Biol. **28**, 550 (1891).
— (2) Physiologische Untersuchungen an *Eledone moschata*. III. Z. Biol. **30**, 317 (1894).
VELOSO, FR.: (1) Cardiographie chez le limaçon commun. (*Helix aspersa* M.) C. r. Soc. Biol. Paris **83**, 1334 (1920).
— (2) Oscillations du tonus dans le coeur de *Helix aspersa* M. C. r. Soc. Biol. Paris **83**, 1334 (1920).
— (3) Sur l'origine des battements rhythmiques dans le cœur du limaçon commun. *(Helix aspersa.)* C. r. Soc. Biol. Paris **84**, 244 (1921).
VIGIER, P.: (1) Structure des Fibres musculaires du cœur chez les Mollusques. C. r. Acad. Sci. Paris **138**, 1534 (1904).
— (2) Sur l'histologie du myocarde chez les Mollusques primitifs. C. r. Acad. Sci. Paris **139**, 1226 (1904).
— et F. VLÈS: Structure histologique des éléments musculaires du cœur chez les Mollusques. Bull. Soc. zool. France **29**, 221 (1904).

VILLARET, M. BELTHOISE et JUSTIN-BESANÇON: Le ventricule d'*Helix pomatia*, test pratique d'étude biologique des eaux minérales. C. r. Soc. Hydrol. et Climat. méd. Paris **81**, 82 (1929).
VINCENT, D. et A. JULLIEN: (1) Le teneur en acétylcholine du cœur des mollusques. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 334 (1938).
— — (2) La cholinestérase de l'hémolymphe des Mollusques. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 628 (1938).
— — (3) L'activité cholinestérasique des extraits myocardiques chez les mollusques. C. r. Soc. Biol. Paris **127**, 631 (1928).
— — (4) Recherches sur les esters de la choline chez les mollusques. Esters de la choline du myocarde. Activité choline-estérasique du myocarde et de l'hémolymphe. J. Physiol. et Path. gén. **37**, 35 (1939).
VITA, P.: Il battito cardiaco nella *Helix aperta*. Riv. Biol. **10**, 682 (1928).
VULPIAN, E.-F. A.: De l'action des substances toxiques dites poisons du cœur sur l'Escargot. C. r. Acad. Sci. Paris **88**, 1293 (1879).
WALZL, EDWARD M.: (1) Action of ions on the heart of the oyster (*Ostrea virginica*). Physiologic. Zool. **10**, 125 (1937).
— (2) Response of the oyster heart to electrical stimulation, and effect of calcium and potassium on its treshold of inhibition. J. cellul. a. comp. Physiol. **12**, 237, 246 (1938).
WEDL, C.: Über Kapillargefäßsysteme von Gasteropoden. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. II **58**, 269 (1868).
WEGMANN, H.: Contributions à l'histoire naturelle des haliotides. Archives de Zool. II. s., **2**, 289 (1884).
WEISMANN, A.: (1) Über die Muskulatur des Herzens beim Menschen und im Tierreiche. Arch. f. (Anat. u.) Physiol. **1861**, 41.
— (2) Über die zwei Typen kontraktilen Gewebes und ihre Verbreitung in den großen Gruppen des Tierreiches etc. Z. ration. Med. III **15**, 60, 279 (1862).
WILLEM, V.: (1) Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes. Bull. Sci. de France et Belg. **31**, 31 (1898).
— (2) Observations sur la circulation sanguine et la respiration pulmonaire chez les Araignées. Arch. néerl. Physiol. **1**, 226 (1917).
— et A. MINNE: Recherches expérimentales sur la circulation sanguine chez l'anodonte. Mém. Cour. et Mém. sav. étr. Publ. Acad. Belg. **57**, No 4 (1898).
WILLEMS, H. P. A.: (1) Koordination des Herzens bei Helix pomatia. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **2**, 3852 (1931).
— (2) Die Koordination des Herzens bei *Helix pomatia* und die Bedeutung der Dehnung für die Auslösung der Systole und die Koordination. Proc. roy. Acad. Amsterd. **34**, 1408 (1931).
— (3) Über die Herzbewegungen bei der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). Z. vergl. Physiol. **17**, 1 (1932).
WILLIAMS, L. W.: The vascular system of the common squid, Loligo Pealii. Amer. Naturalist **36**, 787 (1902).
WIRÉN, A.: Studien über die Solenogastres. I. Monographie des *Chaetoderma nitidulum* LOVÉN. Kongl. Sv. Vet.-Ak. Handl. **1892**, 24.
WOLF, H.: (1) Über die Genauigkeit der Herztätigkeit in der Tierreihe. Pflügers Arch. **244**, 181 (1940).
— (2) Über die Beeinflussung der Kreislauftätigkeit bei *Amphioxus lanceolatus Y*. Pflügers Arch. **1941**.
WOLVEKAMP, H. P. jr.: Untersuchungen über das Herz der Weinbergschnecke. Vorläufige Mitteilung nach Untersuchungen von H. P. A. Willems. Tijdschr. nederl. dierkd. Ver.igg. **1**, 128 (1929).
WOORTMANN, K. D.: Beiträge zur Nervenphysiologie von *Mytilus edulis*. Z. vergl. Physiol. **4**, 488 (1926).

YUNG, E.: (1) De l'innervation du cœur et de l'action des poisons chez les mollusques lamellibranches. Archives Zool. **9**, 421 (1881).
— (2) Recherches expérimentales sur l'action des poisons chez les Céphalopodes. Mitt. zool. Stat. Neapel **3**, 9 (1881).
— (3) Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot *Helix pomatia*. Mém. Cour. et Mém. sav. étr. (Acad. roy. Belg.) Bruxelles **49**, 217 (1888).
ZOOND, A. and D. SLOME: The relation of electrolytes to the cardiac rhythm of Palinurus (Jasus) lalandii and *Octopus horridus*. Brit. J. of exper. Biol. **6**, 87 (1928).
ZUBKOV, A. A.: (1) Studies on the comparative physiology of the heart: The pace-maker of the heart of the snail *(Helix pomatia)*. Collected Papers of the laboratory of comparative physiology of the Timiriasev biological institute, p. 52. Moskau a. Leningrad 1934.
— (2) The role of the central nervous system in the work of the heart of the snail *(Helix pomatia)*. Collected papers of the laboratory of comparative physiology of the Timiriasev biological institute, p. 62. Moskau a. Leningrad 1934.
— (3) Some preliminary observations on the pharmacology of the innervation of the heart of the snail *(Helix pomatia)*. Collected papers of comparative physiology of the Timiriasev biological institute, p. 68. Moskau a. Leningrad 1934.
— (4) Materialien zur vergleichenden Physiologie des Herzens. II. Mitt. Die Rolle des zentralen Nervensystems in der Herztätigkeit der *Helix pomatia*. Fiziol. Ž. (russ.) **17**, 299 (1934).
— (5) Materialien zur vergleichenden Physiologie des Herzens. III. Mitt. Vorläufige Daten über die Pharmakologie der Herzinnervation der *Helix pomatia*. Fiziol. Ž. (russ.) **17**, 307 (1934).

Zur Sexualität der niederen Organismen.

I. Flagellaten und Algen.

Von **FRANZ MOEWUS**, Heidelberg.

Mit 9 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

		Seite
I.	Einleitung	288
II.	Nomenklatorische Vorbemerkungen	289
III.	Die Sexualität der Flagellaten	290
IV.	Die Bipolarität	292
	1. Allgemeines	292
	2. Die isogamen Diözisten	293
	3. Die isogamen Monözisten	294
	4. Isogamie, Anisogamie, Oogamie	298
	5. Besondere Typen der Geschlechterverteilung	303
V.	Die Bestimmung des Geschlechts	305
	1. Genotypische Geschlechtsbestimmung	305
	a) Haplonten	305
	b) Diplohaplonten	307
	2. Phänotypische Geschlechtsbestimmung	309
VI.	Die Parthenogenese	311
VII.	Die relative Sexualität	315
VIII.	Die Vererbung des Geschlechts	318
	1. Die Kreuzung von Diözisten gleicher Valenz	318
	2. Die Kreuzung von Diözisten verschiedener Valenz	321
	3. Die Analyse der Monözisten	323
	4. Die Analyse der Subdiözisten	323
IX.	Die Befruchtungsstoffe oder Gamone	327
	1. Der biologische Nachweis von Gamonen	327
	2. Die Wirkungsweise und die Chemie der *Chlamydomonas*-Gamone	332
	a) Allgemeines	332
	b) Beweglichkeitsstoffe	333
	c) Die eigentlichen Gamone	335
	d) Die Gamone der 8 Gametensorten	337
	e) Chemotaxis und relative Sexualität	339
X.	Die geschlechtsbestimmenden Stoffe oder Termone	342
XI.	Die mit den Sexualvorgängen in Beziehung stehenden Gene und Fermente	346
	1. Die Realisatoren F und M	346
	2. Das Gen *mot*	347
	3. Das Gen M_D	347
	4. Die *gathe*-Gene	348
	5. Die Unterschiede zwischen Männlichkeit und Weiblichkeit	349
Literaturverzeichnis		352

I. Einleitung.

Seit dem Erscheinen des Standardwerkes über „Die Sexualität der niederen Pflanzen" von HANS KNIEP sind 12 Jahre vergangen. In diesem grundlegenden Werk ist alles bis 1928 Bekannte über die Sexualität der Flagellaten, Algen und Pilze zusammengestellt. Immer wieder wird man bewundern, mit welchem Fleiß und welcher Sachlichkeit alle Angaben über das Vorkommen von Sexualität, die Geschlechterverteilung und die Geschlechtsbestimmung von KNIEP zusammengetragen worden sind. Überall wurde auf die Lücken, die noch der Untersuchung harren, hingewiesen. Eine wesentlich kürzere Übersicht gab HARTMANN (1929a) im Handbuch der Vererbungswissenschaft. Wenn im letzten Jahrzehnt die Sexualitätsforschung in Deutschland einen großen Aufschwung erfahren hat, so beruht das wesentlich auf der von MAX HARTMANN aufgestellten Sexualitätshypothese. Diese war als Arbeitshypothese gedacht; ihre Grundprinzipien, die für alle Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung gelten sollten, regten zu einer Fülle von Experimenten an. Heute können wir schon von einer *allgemeinen Theorie der Sexualität* sprechen. Dazu war eine unermüdliche Arbeit notwendig, und wir müssen MAX HARTMANN dankbar sein, daß er diese stets gefördert hat. Es ist sehr interessant zu verfolgen, wie durch planmäßige Versuche den Gegnern der HARTMANNschen Anschauungen alle Argumente widerlegt wurden. Die Sachlage ist heute folgende. Argumente gegen die Sexualitätstheorie lassen sich nur noch aus solchen Versuchen gewinnen, die zweifelhaft erscheinen oder die mit der heute zur Verfügung stehenden Untersuchungsmethodik nicht genügend genau analysiert werden können. Sobald es gelungen ist, einen solchen Fall genau zu untersuchen, hat sich immer wieder ergeben, daß die Sexualitätstheorie zu Recht besteht.

Die allgemeinen Gesetzlichkeiten und Prinzipien, die für alle Erscheinungen der Sexualität im Organismenreich gelten, sind 1. die *allgemeine bisexuelle Potenz,* wonach alle Zellen eines Organismus, sogar die Geschlechtszellen selbst, die Fähigkeit haben, sich im weiblichen oder männlichen Sinne zu entwickeln, 2. die endgültige *Geschlechtsbestimmung,* welche zustande kommt *durch die relative Stärkewirkung* a) *äußerer oder innerer* (modifikatorischer) *Faktoren oder* b) erblich festgelegter *Erbfaktoren bzw. Realisatoren.* Bei der Besprechung der Algen werden wir zahlreiche Beispiele kennenlernen. Gerade bei vielen einfach organisierten Algen ist es schwer gewesen, den Nachweis, daß diese Grundprinzipien Gültigkeit haben, zu erbringen. Hier haben auch die Angriffe gegen die Sexualitätstheorie ihren Ausgang genommen. An den wichtigsten Formen ist aber von HARTMANN und seinen Mitarbeitern (FÖYN, HÄMMERLING, LERCHE, MOEWUS) nachgewiesen worden, daß auch bei diesen Organismen die allgemeinen Gesetzlichkeiten gelten. Ein großer Fortschritt ist durch die Zusammenarbeit mit RICHARD KUHN erzielt worden. Hierbei ist die chemische Wechselwirkung der Geschlechter aufgeklärt und unsere

Kenntnis über die Wirkungsweise der Gene, die in Zusammenhang mit der Sexualität stehen, wesentlich erweitert worden. Einige Untersuchungen, die in diesem Bericht nicht aufgenommen werden konnten, sollen in einer Fortsetzung behandelt werden. In einem II. Teil, der in absehbarer Zeit folgen wird, soll über die Sexualität der Pilze berichtet werden.

II. Nomenklatorische Vorbemerkungen.

Die Geschlechtszellen, die bei der Befruchtung miteinander verschmelzen, werden als Gameten bezeichnet. Sind die beiden kopulierenden Gameten morphologisch deutlich voneinander verschieden, so sprechen wir von Anisogamie bzw. Oogamie. Kopulieren morphologisch gleiche Gameten, so liegt Isogamie vor. Die weiblichen Gameten werden Gynogameten, die männlichen Gameten Androgameten genannt. Die Zellen, aus denen die Gameten hervorgehen, heißen Gametangien. Statt Makro- und Mikrogametangien sind besser die Bezeichnungen Gyno- und Androgametangien zu verwenden. Die Gameten sind haploid. Durch Verschmelzung von Gyno- und Androgameten entsteht die Zygote, in welcher in der Regel auch die Kerne verschmelzen. Die Zygote ist daher diploid. Entsteht aus der diploiden Zygote der neue Organismus und erfolgt erst bei der Gametenbildung die Reduktionsteilung, dann haben wir es mit Diplonten zu tun. Findet bereits bei der Zygotenkeimung die Reduktionsteilung statt, dann sind die daraus hervorgehenden Keimzellen oder Gonen bzw. Organismen haploid. Das sind die Haplonten. Bei anderen Organismen entsteht aus der Zygote ein diploider Thallus, der unter Ablauf der Reduktionsteilung ungeschlechtliche Fortpflanzungszellen (Zoosporen) bildet. Aus diesen geht ein haploider Thallus hervor, der Gameten bildet. Hier gibt es einen Wechsel von zwei Generationen (Formen mit sog. „antithetischem" Generationswechsel). Wir nennen solche Organismen Diplohaplonten. Eine kurze Zusammenstellung dieser nomenklatorischen Fragen findet sich zuletzt bei HARTMANN (1939) und HÄMMERLING (1940).

Entstehen auf demselben Organismus oder in Einzellkulturen (Klonen) Gyno- und Androgameten, so sprechen wir von Gemischtgeschlechtlichkeit, Zwittrigkeit, Synözie oder Monözie. Diese 4 Bezeichnungsweisen wurden bisher häufig wahllos verwendet. Zur Vereinfachung ist es aber angebracht, sich auf eine einzige zu einigen. Mit HARTMANN (1939) soll der gemischtgeschlechtliche Zustand mit Monözie bezeichnet werden. Wenn dagegen beide Gametensorten von verschiedenen Individuen oder in verschiedenen Klonen gebildet werden, dann liegt Getrenntgeschlechtlichkeit, Heterözie oder Diözie vor. Der getrenntgeschlechtliche Zustand soll allgemein Diözie genannt werden. Außer den beiden Erscheinungsformen der Geschlechterverteilung — Monözie und Diözie — gibt es zwei Arten der Geschlechtsbestimmung. Bei den Monözisten entscheiden äußere oder innere Entwicklungsbedingungen darüber, ob eine Zelle weiblich oder männlich wird. Wir sprechen in diesem Fall von nicht-

erblicher oder phänotypischer Geschlechtsbestimmung. Wenn jedoch die Bestimmung des Geschlechts durch besondere Erbfaktoren oder Realisatoren zustande kommt, dann liegt erbliche oder genotypische Geschlechtsbestimmung vor. Da es diözische Formen mit phänotypischer Geschlechtsbestimmung gibt, kann aus der Geschlechterverteilung nicht immer auf die Art der Geschlechtsbestimmung geschlossen werden. Alle diese Begriffe, die der allgemeinen Verständigung dienen sollen, haben sich heute so weit eingebürgert, daß eine Abänderung nur neue Verwirrung bringen würde. Das gilt besonders für einen Teil der Nomenklatur-Vorschläge von BOTHE (1934) und WURMBACH (1935).

III. Die Sexualität der Flagellaten.

Das Flagellaten-Stadium, der monadoide Typus, ist, wie PASCHER (1931a) dargetan hat, in mehreren Algenstämmen vertreten. Mit Ausnahme des monadoiden Typus der Chlorophyceen *(Volvocineae)* ist über die Sexualität der monadoiden Algen wenig bekannt. Aus diesem Grunde werden diese als Flagellaten im früheren Sinne bezeichneten Formen herausgenommen und in diesem Abschnitt behandelt, während die *Volvocineae* im allgemeinen Zusammenhang später besprochen werden.

Ein Vertreter der Chrysophyceen, *Ochrosphaera neapolitana,* ist von SCHWARZ (1932) untersucht worden. In den Gametangien entstehen 4—6 Gameten, die sich häufig durch den Besitz leuchtend orange gefärbter Ölkugeln auszeichnen. Die frei gewordenen Gameten, die im übrigen wie die Zoosporen gestaltet sind, unterscheiden sich von diesen durch das Vorhandensein eines Augenfleckes. Die Kopulation verläuft isogam; eigenartigerweise beginnt die Verschmelzung der Gameten mit den Hinterenden. Die Kernverschmelzung wurde beobachtet. Die Reduktionsteilung soll bei der Zygotenkeimung erfolgen, wenn auch die Bilder nicht sehr überzeugend sind. Danach wäre *Ochrosphaera neapolitana* ein Haplont. Eine Nachuntersuchung dieses Organismus wäre wünschenswert, denn es wäre der erste Fall gesicherter Sexualität bei den Chrysophyceen.

Unter den Dinophyceen sind in den letzten Jahren 3 Fälle von Sexualität bekannt geworden. Bei *Noctiluca miliaris* ist schon mehrfach Schwärmerbildung beobachtet worden. Erst GROSS (1934) gelang der Nachweis, daß es sich um Gameten handelt. Die gleich großen Gameten (Isogamie) legen sich aneinander, oft berühren sie sich nur mit ihren Vorderenden. Nach der Gametenverschmelzung, die mit den Vorderenden beginnt, erfolgt die Fusion der Zellkerne. Die Zygote konnte nicht zur Weiterentwicklung gebracht werden. Da die Gameten eines Individuums sowie die Gameten mehrerer Geschwisterzellen eines Klones nicht kopulieren, scheint Diözie vorzuliegen. Ob die Geschlechtsbestimmung genotypisch zustande kommt, läßt sich erst nach dem Gelingen von Zygotenaufzuchten entscheiden.

CHATTON und BIECHELER (1936) fanden bei *Coccidinium Mesnili* geschlechtliche Fortpflanzung. Diese Art, die in anderen Dinoflagellaten

parasitiert, bildet 4 verschiedene Dinosporen: Makro- und Mikrosporen mit Helm sowie Makro- und Mikrosporen mit Schnabel. Mehrfach wurde die Kopulation von Helm-Mikrosporen mit Schnabel-Mikrosporen beobachtet. Die Verschmelzung dauert nur 5 Min. Die Planozygote gleicht einer Helm-Dinospore. Das weitere Schicksal der Zygote ist nicht bekannt.

DIWALD (1937/38) untersuchte *Glenodinium lubiniensiforme*. Während bei der vegetativen Zellteilung 2 Schwärmer entstehen, gehen aus den Gametangien 4 Gameten hervor. Sie haben den Bau eines frei lebenden Gymnodiniums. Die Kopulation verläuft isogam. *Glenodinium lubiniensiforme* ist diözisch. Die Gameten, die nicht zur Kopulation gelangen, sterben ab. Aus den Zygoten gehen 4 *gymnodinum*artige Keimschwärmer hervor. Von diesen sterben in der Regel 2, selten 3 ab. Weiter wird angegeben, daß die Reduktionsteilung in der keimenden Zygote erfolgt. Weder cytologische Untersuchungen noch Keimlingsaufzuchten, die diese Frage klären könnten, wurden vorgenommen.

Über die Sexualität der *Euglenophyta* ist immer noch nicht viel bekannt. Zunächst sei auf eine ältere Untersuchung hingewiesen, die wenig beachtet wird. DOBELL (1908) fand bei *Scytomonas pusilla* STEIN *(Sc. subtilis* DOBELL = *Copromonas subtilis)*, einer *Peranemidaceae*, hologame und isogame Kopulationen. Die Verschmelzung beginnt mit den Vorderenden. Jeder der Kerne schnürt 2 kleine Reduktionskerne ab, die degenerieren. Die Kernverschmelzung wurde beobachtet. Das Schicksal der Zygote ist unbekannt.

BIECHELER (1937) fand bei einer nicht näher bestimmten *Euglena* geschlechtliche Fortpflanzung. Die Beobachtungen wurden an Material angestellt, das sich zwischen Objektträger und Deckglas, mit Paraffinöl von der Luft abgeschlossen, befand. Nach 12 Stunden unter diesen wohl recht ungünstigen Bedingungen berühren sich je zwei Euglenen mit den Vorderenden in einem rechten Winkel. Nach 10 Min. beginnt die weitere Verschmelzung, die nach $1^1/_2$ Stunden beendet ist. Die Zygote kommt zur Ruhe und umgibt sich mit einer dicken Membran. Ihre Weiterentwicklung wurde nicht verfolgt.

Hingewiesen sei noch auf die Sexualität einer *Phacus*-Art, die von KRICHENBAUER (1938) untersucht wurde, und zwar nur an cytologischen Präparaten. Es soll ein Groß- mit einem Kleinkern verschmelzen. Später soll die Reduktionsteilung erfolgen. Da keine Lebendbeobachtungen vorliegen, bleiben die Befunde zweifelhaft.

Überblicken wir unsere Kenntnisse über die Sexualität der Flagellaten, so müssen wir feststellen, daß bisher bei keiner monadoiden Form der Entwicklungsgang vollständig untersucht ist. Es ist auffällig, daß trotz der großen Häufigkeit der Flagellaten so wenig Fälle von Sexualität bekannt geworden sind. Zum Teil mag das an den besonderen Kulturbedingungen liegen, welche die Flagellaten benötigen und deren Herstellung zur Zeit noch Schwierigkeiten bereitet. Andererseits ist es

denkbar, daß viele Formen überhaupt keine geschlechtliche Fortpflanzung besitzen. Um so bemerkenswerter ist es, daß bei den monadoiden Typen der Chlorophyceen *(Volvocineae)* fast in allen Gattungen Sexualität zu finden ist und in der Regel mit großer Leichtigkeit in Kulturen auslösbar ist. Es wäre sehr zu wünschen, wenn möglichst viele Vertreter der *Chrysomonadineae, Heterochloridineae, Cryptomonadineae, Dinoflagellatae* und *Euglenineae* in Kultur genommen würden, um endlich einen Fortschritt zu erzielen. Wie mühevoll die Arbeit sein wird, zeigt die historische Betrachtung der Sexualitätsverhältnisse bei den *Volvocineae.*

IV. Die Bipolarität.

1. Allgemeines.

Bei den höheren Pflanzen unterliegt es keinem Zweifel, daß es zwei und nur zwei Geschlechter gibt. Bei den Moosen, Farnen und Blütenpflanzen haben wir Eibefruchtung, sei es, daß wir die in den Archegonien liegenden Eizellen und die durch Geißeln beweglichen Spermatozoiden haben, sei es, daß wir im Embryosack den Eikern (Eizelle) und den durch den Pollenschlauch zu ihm hintransportierten männlichen Spermakern unterscheiden. Auch unter den Algen gibt es viele Formen, die Oogamie haben, bei denen wir also die beiden Geschlechter ohne weiteres voneinander trennen können. Bei einem recht großen Teil der Algen bereitete es lange Zeit Schwierigkeiten, das Vorhandensein von zwei Geschlechtern nachzuweisen. Das ist darauf zurückzuführen, daß sich die miteinander kopulierenden Gameten äußerlich überhaupt nicht unterscheiden: morphologische Unterschiede — etwa derart, daß der eine Gamet immer größer ist als der andere — bestehen häufig nicht (Isogamie). Hinzu kommt, daß bei Isogamie auch Kopulationen unter Gameten eines Klones erfolgen können, also unter Geschlechtszellen, die genetisch nicht verschieden sein können, da sie ja alle aus der gleichen Zelle durch Teilung hervorgegangen sind. Aus diesen Gründen wurde vielfach die Vorstellung entwickelt, daß man bei dieser Art von Kopulationen überhaupt nicht von zwei Geschlechtern sprechen könne, ja, man ist sogar soweit gegangen, daß man in diesen Fällen die Anwendung des Begriffes „Geschlecht" abgelehnt hat. Im Gegensatz dazu verfolgten HARTMANN und seine Mitarbeiter das Ziel, gerade bei diesen Formen den Nachweis zu erbringen, daß auch bei ihnen eine allgemeine Zweigeschlechtlichkeit oder Bipolarität vorliegt. Wir müssen heute anerkennen, daß die gegenteiligen Ansichten hierbei ungemein fördernd gewirkt haben und zur Anstellung vieler neuer Versuche angeregt haben. Diese Kritik an der Bipolarität, die besonders von CZURDA (1933) und MAINX (1933) geübt wurde, hat dazu beigetragen, daß heute kein Zweifel mehr herrschen kann an dem Vorhandensein einer im ganzen Organismenreich — von den niedersten bis zu den höchsten Formen — gültigen Bipolarität. Im folgenden soll gezeigt werden, mit welchen Methoden man den Nachweis der Bipolarität erbringen kann.

2. Die isogamen Diözisten.

Wie bereits im vorigen Abschnitt hervorgehoben wurde, gibt es eine Reihe von Algen, bei denen man die miteinander kopulierenden Gameten morphologisch nicht unterscheiden kann (Isogamie). Bei einer größeren Zahl isogamer Arten von Einzellern finden wir, daß in Klonen niemals Kopulationen auftreten. Kombiniert man Gameten verschiedener Klone untereinander, so beobachtet man, daß bei bestimmten Kombinationen stets Kopulationen stattfinden, während sie bei anderen Kombinationen regelmäßig ausbleiben. Auf diese Weise können wir zwei Sorten von Klonen unterscheiden. Die Gameten einer Sorte kopulieren niemals untereinander. Nur wenn Gameten der zwei Sorten zusammengebracht werden, erfolgen Kopulationen. So sind z. B. zwischen den Gameten von 20 Klonen von *Chlamydomonas pseudoparadoxa* (Rasse Coimbra) nach MOEWUS (1935c) 190 verschiedene Kombinationen möglich. In Tabelle 1 sind die

Tabelle 1. Die Ergebnisse der Kombinationen von Gameten aus 20 Klonen bei *Chlamydomonas pseudoparadoxa* Rasse Coimbra nach MOEWUS (1935c).

	1	2	4	5	9	10	12	13	14	15	17	18	19	3	6	7	8	11	16	20
1	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
2	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
4	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
5	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
9	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
10	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
12	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
13	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
14	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
15	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
17	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
18	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
19	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
3	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
6	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
7	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
8	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
11	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
16	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o
20	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o

o keine Kopulationen, Z Kopulationen und Zygotenbildung.

Ergebnisse zusammengestellt. Die Gameten der Klone 1, 2, 4, 5, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 19 gehören der einen Sorte, die der Klone 3, 6, 7, 8, 11, 16, 20 der anderen Sorte an. Da wir Gyno- und Androgameten bei Isogamie nicht ohne weiteres unterscheiden können, nennen wir die Gameten der ersten Sorte +-geschlechtlich, die der zweiten Sorte —-geschlechtlich. Wir entnehmen der Tabelle 1, daß nur +- mit —-Gameten kopulieren können; es liegt also eine scharfe Zweigeschlechtlichkeit oder Bipolarität vor.

Ebensolche Kombinationstabellen erhalten wir auch, wenn wir thallöse Formen untersuchen. FÖYN (1934a) fand bei *Cladophora Suhriana* zweierlei Gametophyten-Sorten, wie aus Tabelle 2 hervorgeht. Nur Gameten verschiedener Sorten kopulieren miteinander. Trotz Isogamie haben wir auch hier eine strenge Bipolarität. Der Nachweis von Diözie bei isogamen Formen ist ein Beweis für die Bipolarität.

Tabelle 2. Die Kombination der Gameten von 10 Gametophyten bei *Cladophora Suhriana* nach FÖYN (1934a).

	1	2	5	6	7	8	10	14	15	16
1	o	Z	Z	Z	o	Z	Z	Z	Z	o
2	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
5	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
6	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
7	o	Z	Z	Z	o	Z	Z	Z	Z	o
8	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
10	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
14	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
15	Z	o	o	o	Z	o	o	o	o	Z
16	o	Z	Z	Z	o	Z	Z	Z	Z	o

Die Gametophyten 1, 7, 16 gehören dem einen, die Gametophyten 2, 5, 6, 8, 10, 14, 15 dem anderen Geschlecht an. o keine Kopulationen, Z Kopulationen und Zygotenbildung.

Diözie bei Vorliegen von Isogamie ist in letzter Zeit für folgende Arten nachgewiesen worden: *Dunaliella salina* und f. *oblonga* (LERCHE 1937), *Chlamydomonas eugametos* (MOEWUS 1933), *paradoxa* (STREHLOW 1929), *variabilis* (BEHLAU 1939), *pseudoparadoxa* (MOEWUS 1935c), *paupera* (nach HARTMANN 1934a), *Polytoma Pascheri* (MOEWUS 1935a), *Chlorogonium elongatum* und *leiostracum* (STREHLOW 1929), *Tetraspora lubrica* (GEITLER 1931), *Protosiphon botryoides* (MOEWUS 1935d), *Monostroma Wittrockii* (MOEWUS 1938a), *Enteromorpha ramulosa* (HARTMANN 1929b), *compressa* (MOEWUS 1938a), *compressa* var. *lingulata* (RAMANATHAN 1939), *Linza* (MOEWUS 1938a), *Ulva lactuca* (FÖYN 1929, 1934b), *Draparnaldia arenaria, baicalensis, simplex* und *Goroschankini* (JASNITZKY 1934), *Cladophora pellucida* (FÖYN 1929), *Suhriana* (FÖYN 1934a), *sericea* (BLIDING 1935), *albida* var. *refracta* (BLIDING 1936), *gracilis* (BLIDING 1936), *Chaetomorpha aerea* (HARTMANN 1929b), *Zygnema peliosporum* und *circumcarinatum* (CZURDA 1930), *Ectocarpus siliculosus* (HARTMANN 1934b, 1937), *Cladostephus spongiosus* (SCHREIBER 1931). Es sei an dieser Stelle betont, daß aus der diözischen Geschlechterverteilung nicht auf genotypische Geschlechtsbestimmung geschlossen werden kann.

3. Die isogamen Monözisten.

Wenn bei einem isogamen und monözischen Organismus die Gameten eines Klones untereinander kopulieren, dann können wir über das Vorhandensein von zwei Geschlechtern keine Aussage machen. Denn die miteinander verschmelzenden Gameten haben die gleiche genetische Konstitution. MAINX (1933) hat hieraus den Schluß gezogen, daß bei diesen „primitiven" Fällen an sich jeder Gamet mit jedem beliebigen anderen Gameten kopulieren könne. Nach der HARTMANNschen Sexualitätstheorie sollen aber auch hier zwei Gametensorten vorhanden sein, und immer nur Gameten der einen Sorte mit Gameten der anderen Sorte kopulieren können. Es geht also bei isogamen, monözischen Organismen darum, den

Nachweis einer Bipolarität zu erbringen. Die Versuche lassen sich am leichtesten mit solchen Formen ausführen, bei denen die Gameten durch Geißeln beweglich sind. Wenn wir in einer Kulturschale Zellen eines Klones zur Gametenbildung bringen, so beobachten wir Kopulationen. Nachdem diese aufgehört haben, kann man manchmal feststellen, daß ein Teil der Gameten nicht zur Kopulation gelangt ist und, falls diese Gameten positiv phototaktisch sind, sie sich am Lichtrand ansammeln. Diese übrig bleibenden Gameten nennen wir *Restgameten*. MAINX (1931a) hat solche Restgameten bereits bei *Hydrodictyon reticulatum* beobachtet. Wenn wir bei diesen Monözisten das Vorhandensein von 2 Geschlechtern annehmen, kann man sich vorstellen, daß in einigen Kulturschalen stets die eine, mit + bezeichnete Gametensorte in Überschuß gebildet wird. Wir erhalten dann +-Restgameten. In anderen Kulturschalen kann nun die andere, —-Gametensorte in Überschuß entstehen. Die Restgameten sind dann —-geschlechtlich. Da es sich hierbei um phänotypische Geschlechtsbestimmung handelt, sind solche Fälle vorstellbar. Wenn wir jetzt die Restgameten aus verschiedenen Kulturschalen untereinander kombinieren — ebenso, wie wir die Gameten der Diözisten untersuchen —, dann müßten in bestimmten Fällen erneut Kopulationen auftreten, und zwar nur dann, wenn eine +-Gametensorte mit einer —-Gametensorte zusammengebracht worden ist. Wir müßten dann bei der Kombination der Restgameten aus verschiedenen Schalen wieder ein normales Zweierschema erhalten, wie es bei diözischen Formen gefunden wurde. Wenn dagegen, wie MAINX (1931a) annimmt, die Kopulation in den Kulturschalen dadurch zustande kommt, daß die Gameten nicht gleichzeitig „reif", sondern allmählich „reif" würden, und die „reiferen" Gameten mit den weniger „reifen" kopulieren, dann müßten zum Schluß nur „reife" Gameten übrig bleiben, und die Restgameten aus verschiedenen Kulturschalen dürften nicht miteinander kopulieren.

Lassen wir jetzt die Versuche sprechen. *Stephanosphaera pluvialis* ist isogam und monözisch. MOEWUS (1933) brachte Kolonien eines Klones in 20 Kulturschalen zur Gametenbildung. Nach Beendigung der Kopulationen sammelten sich am Lichtrand aller 20 Schalen Restgameten an. Unter diesen Restgameten befanden sich weder Kopulationspaare noch Planozygoten. Die Restgameten der Schale 1 wurde nun nacheinander mit den Restgameten der Schalen 2—20, dann die der Schale 2 mit den Restgameten der Schalen 3—20 usw. kombiniert und dann festgestellt, bei welchen Kombinationen Kopulationen auftreten. Das Ergebnis dieser Versuche zeigt Tabelle 3. Die Restgameten von 9 Schalen (1, 4, 5, 7, 8, 9, 11, 14, 19) gehören dem einen, die von 11 Schalen (2, 3, 6, 10, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 20) dem anderen Geschlecht an. Es ergab sich also eine eindeutige Bipolarität. Selbst an dem Objekt, mit dem MAINX (1931a) seine Versuche ausführte, *Hydrodictyon reticulatum*, konnte ROSENBERG (nach HARTMANN 1932) zeigen, daß es auch dort zwei und nur zwei Restgametensorten gibt.

Tabelle 3. Kombination der Restgameten aus 20 Kulturschalen bei *Stephanosphaera pluvialis* nach MOEWUS (1933).

	1	4	5	7	8	9	11	14	19	2	3	6	10	12	13	15	16	17	18	20
1		o	o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
4	o		o	o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
5	o	o		o	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
7	o	o	o		o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
8	o	o	o	o		o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
9	o	o	o	o	o		o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
11	o	o	o	o	o	o		o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
14	o	o	o	o	o	o	o		o	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
19	o	o	o	o	o	o	o	o		Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z
2	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z		o	o	o	o	o	o	o	o	o	o
3	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o		o	o	o	o	o	o	o	o	o
6	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o		o	o	o	o	o	o	o	o
10	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o		o	o	o	o	o	o	o
12	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o		o	o	o	o	o	o
13	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o		o	o	o	o	o
15	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o		o	o	o	o
16	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o		o	o	o
17	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o		o	o
18	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o		o
20	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	Z	o	o	o	o	o	o	o	o	o	o	

o keine Kopulationen, Z Kopulationen und Zygotenbildung.

Während es bei vielen Formen gelang, die Restgameten durch Phototaxis leicht zu erhalten, mußte MOEWUS (1935a) bei der monözischen *Polytoma uvella* einen anderen Weg einschlagen, da die Gameten nicht phototaktisch waren. In den Kulturschalen schwimmen Gameten und Planozygoten regellos durcheinander. Um die Gameten, die nicht kopuliert haben, von den Planozygoten abzutrennen und genügend anzureichern, wurden in die Kulturschalen die Enden von Glaskapillaren getaucht, die mit *Polytoma*-Nährlösung gefüllt waren. Es zeigte sich, daß die Gameten gegen diese Lösung deutlich chemotaktisch sind und in die Kapillaren eindringen, während die Planozygoten nicht chemotaktisch sind. Auf diese Weise gelingt es sehr leicht, von *Polytoma uvella* Restgameten zu erhalten. PRINGSHEIM und ONDRACEK (1939) wandten diese Methode nicht an. Ihre zahllosen Versuche, auf anderem Wege Restgameten zu bekommen, verliefen ergebnislos (vgl. MOEWUS 1940a). Die von MOEWUS (1935a, 1937) ausgeführten Versuche an *Polytoma uvella* ergaben einwandfrei die Bipolarität der Restgameten.

CZURDA (1933) wendete sich gegen die Beweiskraft dieser Restgametenversuche. Er meinte, daß der physiologische Zustand der Gameten in jeder Schale nach einer gewissen Zeit derartig würde, daß keine weiteren Kopulationen mehr stattfinden könnten. Durch Vermischen der Restgameten von zwei Kulturschalen könnte in manchen Fällen wieder die richtige Beschaffenheit der Gameten hergestellt werden, und es könnten dann erneut Kopulationen auftreten. Um diesen Einwänden zu begegnen, führte MOEWUS (1937) folgende Versuche aus. Zellen der monözischen

Chlamydomonas dresdensis wurden in 35 Schalen zur Gametenbildung gebracht. Sobald die Kopulationen beendet waren, wurden mit den am Lichtrand angesammelten Restgameten sämtliche Kombinationen ausgeführt. Dann wurden die Restgameten jeder der 35 Schalen 12mal hintereinander mit destilliertem Wasser durch Phototaxis gereinigt und danach die Kombinationen wiederholt. Es ergab sich genau die gleiche Kombinationstabelle. Kombiniert man die „ungereinigten" Restgameten einer Schale mit den „gereinigten" Restgameten der gleichen Schale, so treten niemals Kopulationen auf. Damit ist gezeigt worden, daß die von CZURDA (1933) mehr aus „theoretischen" Gründen erhobenen Einwände jeder Grundlage entbehren.

Noch eindrucksvoller sind die Versuche, die LERCHE (1937) mit dem monözischen *Haematococcus pluvialis* ausgeführt hat. Von dieser Alge kann man leicht zwei Farbmodifikationen erhalten. Bei Phosphor- und Stickstoffmangel färben sich die Zellen rot, in normaler Nährlösung sind sie lebhaft grün gefärbt. Man kann nun rote und grüne Zellen getrennt zur Gametenbildung bringen und erhält dann rote und grüne Restgameten. Bei der Kombination von roten und grünen Restgameten konnten Kopulationen ausgelöst werden, und zwar kopulieren dann stets nur rote mit grünen Restgameten, niemals rote untereinander oder grüne mit grünen. Das zeigt erneut, daß „es sich nicht um einen durch Vermischen der Lösungen neu hergestellten physiologischen Zustand handelt, der wieder Kopulationen zwischen allen Gameten auslöst, sondern um Verschmelzung geschlechtsverschiedener monözischer Gameten".

Einen ähnlichen Versuch führt neuerdings MOEWUS (1940b) an. Bei der Heterokonte *Botrydium granulatum* gibt es zwei monözische Rassen, f. *synoica* und f. *stigmata*. Die Gameten der ersten Rasse haben keinen Augenfleck, die der zweiten Rasse besitzen einen Augenfleck. Da aus jeder *Botrydium*-Blase etwa 40000—60000 Gameten hervorgehen, können Restgametenversuche mit den Restgameten einzelner Blasen ausgeführt werden. Von jeder der beiden Rassen brachte MOEWUS 5 Blasen in destiliertem Wasser zur Gametenbildung. Etwa 10 Min. nach dem Freiwerden der Gameten waren die Kopulationen beendet, und die Restgameten sammelten sich am Lichtrand an. Bei f. *synoica* waren die Restgameten von 4 Blasen +-geschlechtlich (= ♀, wie aus dem nächsten Abschnitt hervorgehen wird), die von einer Blase waren —-geschlechtlich (♂). Bei f. *stigmata* waren die Restgameten von 2 Blasen +- (♀), die von 3 Blasen —-geschlechtlich (♂). Die Kombination der Restgameten von f. *synoica* mit den Restgameten von f. *stigmata* ergab nun, daß in den positiven Kombinationen, bei denen erneut Kopulationen auftraten, unter Tausenden von beobachteten Kopulationspaaren stets der eine Gamet mit, der andere Gamet ohne Augenfleck war (vgl. Abb. 9f). Das heißt aber, daß nur geschlechtsverschiedene Restgameten miteinander kopulieren. Niemals wurden Kopulationspaare beobachtet, bei denen beide Gameten keinen oder beide Gameten einen Augenfleck hatten.

Auch bei einigen Rassen von *Protosiphon botryoides* (MOEWUS 1933, 1935b, d) und bei *Enteromorpha lingulata* (MOEWUS 1938a) sowie bei *Chlamydomonas eugametos* f. *synoica* (MOEWUS 1940a) wurde eine ausgesprochene Bipolarität der Restgameten festgestellt. Alle diese Versuche zeigen, daß die von MAINX (1931, 1933), CZURDA (1933) sowie von PRINGSHEIM und ONDRACEK (1939) erhobenen Einwände gegen die Bipolarität der Monözisten vollkommen haltlos sind. Weitere Beweise für die Bipolarität der Monözisten werden wir im nächsten Abschnitt kennenlernen.

4. Isogamie, Anisogamie, Oogamie.

Weitere Anhaltspunkte für die Bipolarität liefert die vergleichende morphologische Betrachtung des Kopulationsvorganges innerhalb einer Gattung, Familie oder Gruppe höherer Ordnung. Wir wollen dabei von der besonders gut untersuchten *Volvocales*-Gattung *Chlamydomonas* ausgehen. Es gibt hier rein oogame Formen: *Chlamydomonas coccifera* nach GOROSCHANKIN (1905), *Chl. oogama* nach MOEWUS (1940c). Bei der ersten Art entstehen in den männlichen Zellen (Androgametangien) 8 oder 16, bei der anderen bis zu 32 kleine Androgameten (Spermatozoiden), während die weiblichen Zellen unter Größenzunahme zum Ei werden. Die morphologische Verschiedenheit beiderlei Geschlechtszellen kommt dadurch zustande, daß in den Androgametangien 3—5 aufeinanderfolgende Kern- und Zellteilungen ablaufen, die weibliche Zelle dagegen teilt sich nicht. Daraus ergibt sich die geringe Größe der Androgameten. Abb. 1a zeigt die oogame Kopulation von *Chl. oogama*. Bei *Chl. braunii* erfolgen in den Androgametangien 2—3 aufeinanderfolgende Kern- und Zellteilungsschritte (4 oder 8 Androgameten), in den Gynogametangien geht dagegen nur eine Teilung vor sich (2 Gynogameten). Die Größenunterschiede sind, wie Abb. 1b zeigt, noch ganz deutlich. Während bei *Chl. oogama* die Eizelle vor der Kopulation unbeweglich wird, sind bei *Chl. braunii* die Gynogameten durch Geißeln beweglich. Wir nennen das Kopulationsverhalten dieser Art Anisogamie. Bei *Chl. eugametos* f. *anisogama* sind die Größenunterschiede zwischen Gyno- und Androgameten nicht mehr so bedeutend. Die Gynogametangien machen 1—2, die Androgametangien 2—3, selten 4 Teilungsschritte durch. Die Gynogameten haben eine Größe von 8—16 μ (Mittelwert 11,5 μ), die Androgameten sind 5—11 μ (Mittelwert 8,0 μ) lang. Die Variationskurven überschneiden sich etwas, die Mittelwerte sind aber noch deutlich verschieden (vgl. MOEWUS, im Druck). Es kann hierbei vorkommen, daß man unter zahlreichen Kopulationspaaren einige antrifft, bei denen beide Gameten gerade gleich groß sind. Man kann nun die Gynogameten genetisch dadurch markieren, daß sie einen Augenfleck haben, während die Androgameten ohne Augenfleck sind (= f. *astigmata* MOEWUS 1940c). In den meisten Fällen ist der Gynogamet mit Augenfleck größer als der Androgamet ohne Augenfleck, bei einigen Kopulationspaaren sind beide Gameten gleich groß. und ganz selten beobachten wir Kopulationspaare.

bei denen der Gynogamet mit Augenfleck kleiner ist als der Androgamet ohne Augenfleck. Bei *Chl. eugametos* f. *anisogama* ist die Anisogamie nicht mehr so stark ausgeprägt wie bei *Chl. braunii*. Endlich gibt es Arten, bei denen überhaupt keine morphologischen Geschlechtsunterschiede mehr vorhanden sind. Beiderlei Gametensorten haben die gleiche Variationsbreite. Man beobachtet dann Kopulationspaare, deren Gameten gleich groß sind oder deren Gameten verschieden groß sind, und zwar kann sowohl der +- als auch der —-Gamet der größere sein, wie man wieder durch Augenfleckmarkierung feststellen kann. Das ist bei *Chl. eugametos* f. *typica* und vielen anderen *Chlamydomonas*-Arten der Fall. Wir sprechen hier von Isogamie (Abb. 1 c). In der Gattung *Chlamydomonas* haben wir also eine aufsteigende Reihe von Isogamie über schwach ausgeprägte Anisogamie, deutliche Anisogamie bis zur Oogamie.

Abb. 1 a—e. Die morphologische Geschlechtsdifferenzierung in der Gattung *Chlamydomonas*. a *Chl. oogama* (Oogamie); b *Chl. braunii* (Anisogamie); c *Chl. eugametos* f. *typica* (Isogamie); d *Chl. oogama* ♀ × *Chl. dresdensis* ♂ Restgametensorte; e *Chl. dresdensis* ♀ Restgametensorte × *Chl. oogama* ♂. Vergr. 1000mal. (Nach Moewus, im Druck.)

Es ist nun möglich gewesen, diese eben beschriebenen 4 Typen miteinander zu kreuzen (Moewus, im Druck). Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengestellt. Die Eier von *Chl. oogama* können befruchtet werden: von den Androgameten von *Chl. braunii* und *Chl. eugametos* f. *anisogama* sowie von den mit — bezeichneten Gameten von *Chl. eugametos* f. *typica*. Die Androgameten von *Chl. oogama* können kopulieren mit: den Gynogameten von *Chl. braunii* und *Chl. eugametos* f. *anisogama* sowie mit den mit + bezeichneten Gameten von *Chl. eugametos* f. *typica*. Damit können wir also die beiden Gametensorten der isogamen *Chl. eugametos* f. *typica* eindeutig dem weiblichen und dem männlichen Geschlecht zuordnen. Die isogamen +-Gameten sind weiblich (Gynogameten), die —-Gameten männlich (Androgameten). Die Kreuzung isogamer Formen mit anisogamen

Tabelle 4. Die Kombination der oogamen, anisogamen und isogamen Gameten von *Chlamydomonas oogama, braunii, eugametos* f. *anisogama* und f. *typica*, sowie der beiden Restgametensorten (1 und 2) von *Chlamydomonas dresdensis*. Nach MOEWUS (im Druck).

	oogama ♀	*braunii* ♀	*eugametos* f. *anisogama* ♀	*eugametos* f. *typica* (♀)	*dresdensis* 1. Restgametensorte (♀)	*oogama* ♂	*braunii* ♂	*eugametos* f. *anisogama* ♂	*eugametos* f. *typica* (♂)	*dresdensis* 2. Restgametensorte (♂)
oogama ♀	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z
braunii ♀	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z
eugametos f. *anisogama* ♀	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z
eugametos f. *typica* (♀)	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z
dresdensis f. 1. Restgametensorte	o	o	o	o	o	Z	Z	Z	Z	Z

o keine Kopulationen, Z Kopulationen und Zygotenbildung.

bzw. oogamen zeigt eindeutig, daß es auch bei Isogamie 2 und nur 2 Geschlechter gibt, die wir als männlich und weiblich unterscheiden müssen. Zur *eugametos*-Gruppe gehört auch die monözische *Chl. dresdensis*. Die beiden Restgametensorten konnten auch mit den in Tabelle 4 angeführten 4 Typen kombiniert werden, und es stellte sich dabei heraus, daß die eine Restgametensorte nur mit den Gynogameten von *Chl. oogama, braunii, eugametos* f. *anisogama* und f. *typica* kopulieren — sie ist also männlichen Geschlechts —, während die andere Restgametensorte nur mit den Androgameten kopuliert — das ist die weibliche Restgametensorte (Abb. 1 d, e). Also auch bei Monözie und Isogamie gibt es 2 und nur 2 Geschlechter. Diese Kombinationsversuche zeigen, daß die von MAINX und CZURDA gegen die Bipolarität erhobenen Einwände vollkommen haltlos sind. Die Analyse der Geschlechtsverschiedenheiten von *Chlamydomonas* ist von allgemeiner Bedeutung und trägt wesentlich zum Verständnis der übrigen Algengruppen bei.

Nahe verwandt mit der Gattung *Chlamydomonas* ist *Chlorogonium*. Bisher war nur isogame Kopulation bekannt, und zwar bei *Chlorogonium euchlorum* (SCHULZE 1927), *elongatum* (STREHLOW 1929), *neglectum* (KORSCHIKOFF 1929). Eine von PASCHER (1931 c) beschriebene oogame Art ist *Chlorogonium oogamum*. In den Androgametangien entstehen meist 64 kleine Spermatozoiden, während sich in den weiblichen Zellen der Protoplast kontrahiert und durch Verquellung der Zellmembran frei wird. Nach dem Austreten des Eies erfolgt die Befruchtung. PASCHER weist darauf hin, daß *Chlorogonium euchlorum* wahrscheinlich in mehrere Rassen zerfällt, von denen einige anisogam sind. MOEWUS (im Druck) konnte das durch Messungen von Gameten belegen. Das gleiche gilt auch für *Chlorogonium elongatum*. Innerhalb der Gattung *Chlorogonium* gibt es wie bei *Chlamydomonas* isogame, anisogame und oogame Formen, und es besteht

kein Zweifel, daß wir bei Isogamie die beiden Gametensorten als weiblich und männlich bestimmen könnten, wenn auch noch keine Kreuzungen ausgeführt worden sind.

Auch bei *Botrydium granulatum* fand MOEWUS (1940b) eine diözische Rasse, die deutlich anisogam ist. Auf diese Weise war es möglich, die beiden Restgametensorten (vgl. S. 297) der monözischen Rassen einwandfrei als weiblich und männlich zu bestimmen und damit zu zeigen, daß die monözischen Formen auch Gameten verschiedenen Geschlechts, weibliche und männliche, bilden — es kann hier nicht, wie MAINX (1933) vermutet, jeder Gamet mit jedem beliebigen anderen kopulieren, sondern es gehen immer nur Gameten verschiedenen Geschlechts Kopulationen ein.

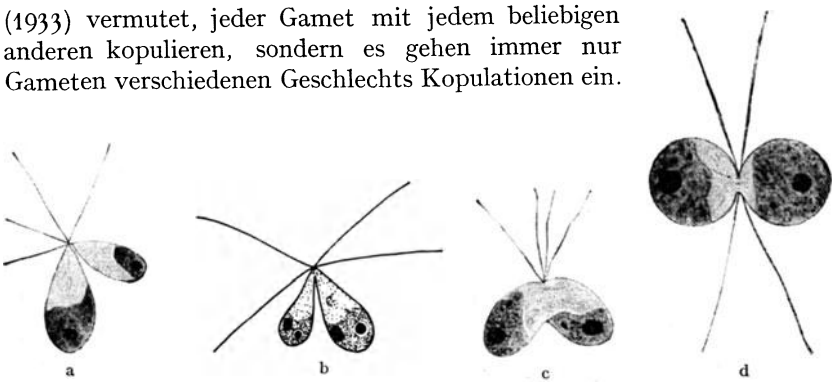


Abb. 2a—d. Anisogamie und Isogamie in der Gattung *Enteromorpha*. a *E. intestinalis* (Anisogamie); b *E. plumosa* (Anisogamie); c *E. compressa* (Isogamie); d *E. lingulata* (?) (Isogamie). (a, c, d nach MOEWUS 1938a; b nach BLIDING 1933).

Eingehend untersucht sind auch die Ulvaceen. Innerhalb der Gattung *Monostroma* gibt es isogame und schwach anisogame Arten (vgl. MOEWUS 1938a). Die von FÖYN (1934b) untersuchte Rasse von *Ulva lactuca* ist isogam, ebenso auch eine von MOEWUS (1938a) in Helgoland gesammelte. Aus Neapel hat MOEWUS eine Rasse erhalten, die anisogam ist. Die Gynogameten sind 4—7 μ lang (Mittelwert 5,7 μ), die Androgameten 3—6 μ (Mittelwert 4,4 μ). Wenn sich auch die Variationskurven teilweise überdecken, liegt doch Anisogamie vor. Tetradenaufzuchten ergaben, daß stets 2 Pflanzen weiblich waren mit durchschnittlich 5,7 μ langen Gameten, 2 Pflanzen waren männlich mit durchschnittlich 4,4 μ langen Gameten. Die Anisogamie ist also erblich.

Auch unter den *Enteromorpha*-Arten gibt es streng anisogame Formen. *E. intestinalis* hat 3,9—5,7 μ lange Androgameten (Mittelwert 4,8 μ) und 5,7—7,2 μ lange Gynogameten (Mittelwert 6,5 μ) nach KYLIN (1930) und MOEWUS (1938a) (Abb. 2a). Bei *E. plumosa* sind nach BLIDING (1933) die Androgameten 5,3—6,7 : 1,7—3,2 μ groß, die Gynogameten 6—8,2 : 2,8—4,2 μ (Abb. 2b), bei *E. prolifera* die Androgameten 4,9—6,5 zu 2,0—3,0 μ, die Gynogameten 5,3—7,1 : 2,5—3,6 μ. Bei einer von BLIDING (1933) untersuchten Rasse von *E. compressa* sind die Androgameten durchschnittlich 6,1 : 2,4 μ groß, die Gynogameten 6,6 : 3,1 μ. Die Größenunter-

schiede sind recht gering, und es fragt sich, ob sie reell sind. RAMANATHAN (1939) fand, daß die Gynogameten von *E. compressa* var. *lingulata* 5,9—7,8 zu 2,8—3,9 μ, die Androgameten 4,9—5,9 : 1,8—2,8 μ groß sind. Nach MOEWUS (1938a) ist die Rasse A von *E. compressa* isogam; die Mittelwerte der Gameten verschiedener Pflanzen schwanken zwischen 4,41—4,50 μ (Abb. 2c). Die Rasse D ist auch isogam, nur sind die Gameten größer als die der Rasse A (Mittelwerte 6,63—6,69 μ). Die Kreuzung beider Rassen ergab, daß die Gametengrößen erblich sind. Ein eigenartiges Verhalten zeigt die Rasse C. Bei dieser gibt es Pflanzen, deren Gameten 2—5 (3,46) μ lang sind mit allen Übergängen bis zu solchen Pflanzen, deren Gameten eine Länge von 6—9 (7,23) μ haben. Es zeigte sich, daß die gleiche Pflanze an verschiedenen Schwärmtagen verschieden große Gameten entleeren kann, einmal durchschnittlich 3,46 μ lange, dann 6,39 μ, später 4,44 μ, 7,23 μ und 5,51 μ lange. Hier wird die Anisogamie nur vorgetäuscht. Das Verhalten dieser Rasse zeigt, wie vorsichtig man bei der Feststellung der Anisogamie sein muß. Jeder Untersucher, der diese Rasse an Freilandmaterial geprüft hätte, würde sie anisogam nennen. Isogam sind nach MOEWUS (1938a) auch *E. Linza* und *E. lingulata* (Abb. 2d). Die Gattung *Enteromorpha* lehrt uns, daß hier auch eine Tendenz zur Anisogamie vorhanden ist, oogame Formen gibt es jedoch nicht. Würde bei der Rasse C von *E. compressa* bei der Pflanze, die gerade 2—5 μ lange Gameten bildet, und bei der Pflanze, die 6—9 μ lange Gameten bildet, die Gametengröße erblich festgelegt werden — etwa durch Mutation —, dann würde damit eine deutlich anisogame Form entstehen, wie es bei *E. intestinalis* der Fall ist.

Auch innerhalb der Gattung *Draparnaldia* scheint es isogame und anisogame Arten zu geben. JASNITZKY (1934) gibt für *D. arenaria* und *baicalensis* Anisogamie an. Die Gynogameten sind 4,8 ± 0,003 bzw. 5,005 ± 0,04 μ groß, die Androgameten 4,2 ± 0,0043 bzw. 4,44 ± 0,04 μ groß. Ebenso wie innerhalb der Arten einer Gattung Isogamie, Anisogamie und Oogamie anzutreffen ist, finden wir auch bei verschiedenen Gattungen einer Familie die gleiche Entwicklungstendenz. Bei den Volvocaceen ist *Gonium pectorale* und *Pandorina morum* isogam. Bei beiden Arten scheinen auch anisogame Rassen vorzukommen. *Eudorina elegans* und die *Volvox*-Arten sind dagegen oogam. Wenn wir die Phaephyceen untereinander vergleichen, dann finden wir auch alle Übergänge von Isogamie *(Ectocarpus)* über Anisogamie *(Cutleriales)* bis zur Oogamie *(Laminariales, Dictyotales, Fucales)*. Überall ist die gleiche Entwicklungstendenz vorhanden.

Große Bedeutung haben die Untersuchungen von KORSCHIKOFF (1937) über die *Micractinieae*, die zu den *Protococcales* gehören. *Golenkinia longispina* und *solitaria* sowie *Micractinium pusillum* werden zu den autosporinen Protococcalen gestellt. Bei diesen waren bisher Schwärmer — Zoosporen oder Gameten — überhaupt unbekannt. KORSCHIKOFF fand nun, daß diese 3 Arten oogam sind. Aus den Androgametangien gehen

8 oder 16 Spermatozoiden hervor, die 2 Geißeln besitzen. Andere Organismus-Zellen werden zu Eizellen. In Abb. 3a—d sind einige Stadien abgebildet. Dadurch haben wir bei den Protococcalen isogame Formen (z. B. *Protosiphon, Hydrodictyon*), anisogame *(Phyllobium)* und oogame

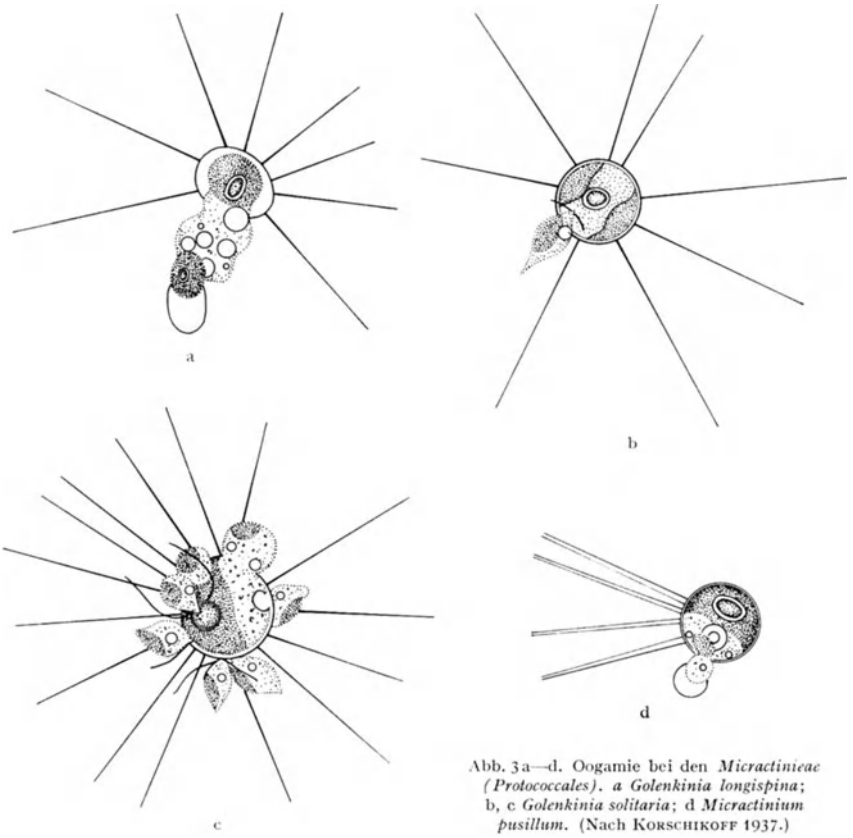


Abb. 3a—d. Oogamie bei den *Micractinieae (Protococcales). a Golenkinia longispina*; b, c *Golenkinia solitaria*; d *Micractinium pusillum*. (Nach KORSCHIKOFF 1937.)

(Micractinieae). Bei der genauen Untersuchung anderer Protococcalen wird also noch mit mancher Überraschung zu rechnen sein.

5. Besondere Typen der Geschlechterverteilung.

a) Subdiözie. Während bei den Diözisten in jedem Klon stets nur eine Gametensorte zur Ausbildung gelangt — entweder nur Gynogameten oder nur Androgameten —, entstehen in monözischen Klonen stets beide Gametensorten, oft in verschiedener Zahl, so daß wir einmal weibliche, ein anderes Mal männliche Restgameten erhalten. Ein ganz anderes Verhalten zeigt nach MOEWUS (1934) eine Rasse von *Chlamydomonas eugametos*. Auch bei dieser erfolgen in jedem Klon Kopulationen. Es gibt aber Klone, die immer nur weibliche Restgameten bilden, während in anderen

Klonen stets nur männliche Restgameten übrig bleiben. Wir bezeichnen diese Geschlechterverteilung als subdiözisch *(Chlamydomonas eugametos* f. *subheteroica)*. Die erste Sorte von Klonen nennen wir ♀ subdiözisch, die zweite Sorte ♂ subdiözisch. Wenn wir Zellen eines ♂ Subdiözisten in 50 Schalen zur Gametenbildung bringen, bleiben in allen Schalen männliche Restgameten übrig. Bei einem ♂ Subdiözisten entstehen immer mehr Andro- als Gynogameten, bei einem ♀ Subdiözisten mehr Gyno- als Androgameten. Einen ähnlichen Fall fand LERCHE (1937) bei *Dunaliella salina*. Ein Stamm dieser Art bildete immer mehr +- als —-Gameten, er muß daher als +-subdiözisch angesehen werden.

b) Acetabularia. *Acetabularia mediterranea* und *A. Wettsteinii* sind von HÄMMERLING (1934) untersucht worden. Die Gameten werden in den Cysten gebildet, welche in den sog. Hüten entstehen. Die einzelne Pflanze ist monözisch, die einzelne Cyste dagegen diözisch. Da in der Regel immer nur ein Teil der Cysten einer Pflanze Gameten entleert, kommen folgende Geschlechterverteilungen vor: 1. die Pflanze ist +-monözisch, d. h. die von der Pflanze gebildeten Gameten kopulieren untereinander, die Restgameten sind +-geschlechtlich, 2. sie ist —-monözisch, die Restgameten sind —-geschlechtlich, 3. sie ist +-diözisch, 4. sie ist —-diözisch. Im Fall 1 sind mehr +- als —-Cysten geschwärmt, im Fall 2 mehr —- als +-Cysten, im Fall 3 nur +-Cysten, im Fall 4 nur —-Cysten. Die gleiche Pflanze kann z. B. an einem Tag +-monözisch, am folgenden Tag —-monözisch, am nächsten Tag +-diözisch sein oder einmal +-diözisch, dann +-monözisch, später —-diözisch usw. Das hängt davon ab, wieviel +- und —-Cysten Gameten entleeren. Auf jeden Fall ergab sich bei beiden *Acetabularia*-Arten eine strenge Bipolarität, wie aus Hunderten von Restgameten-Kreuzungen hervorging.

c) Zygnemales. Eine eingehende Untersuchung der Sexualität der *Zygnemales* wurde von CZURDA (1930) ausgeführt. Alle 11 untersuchten *Spirogyra*-Arten erwiesen sich als monözisch, darunter befinden sich 7 Arten mit leiterförmiger Kopulation und streng einseitiger Protoplastenwanderung. Drei Arten haben leiterförmige und seitliche Kopulation. Damit scheint bisher kein sicherer Fall von Diözie bei *Spirogyra* bekannt zu sein. *Zygnema peliosporum* und *Z. circumcarinatum* sind dagegen diözisch, die erste ist anisogam, die andere isogam. CZURDA (1930, 1933, 1937) ist nun der Ansicht, daß man bei den Zygnemalen die Bezeichnungen „Geschlecht" vermeiden müßte. Er redet nur von „aufnehmenden" und „abgebenden" Zellen. Man dürfte auch bei den monözischen Einzellern nicht von „Geschlecht" sprechen. Wir haben aber gerade bei diesen gesehen, daß wir auch hier zwei Geschlechter unterscheiden müssen; das ging besonders deutlich aus den Kreuzungen der beiden Restgametensorten mit anisogamen und oogamen Formen bei *Chlamydomonas* hervor. Zur Zeit fehlt uns eben noch bei den Zygnemalen eine eindeutige Unterscheidung der Geschlechter. Gelänge es die anisogame *Zygnema peliosporum* mit der isogamen *Z. circumcarinatum* zu kreuzen, dann

würden wir auch bei letzterer — sie ist diözisch — feststellen können, welcher Klon weiblich, welcher männlich ist. Die Analyse der monözischen Zygnemalen wird natürlich bedeutend schwieriger sein. Wäre es möglich, wie bei *Chlamydomonas* besondere geschlechtsbestimmende Stoffe nachzuweisen (MOEWUS 1940a), dann würden auch hier Fortschritte erzielt werden. Es ist aber nicht angängig, aus der Ungunst eines Objektes, wie es die Zygnemalen anscheinend darstellen, an der Bipolarität Zweifel zu äußern. Man muß immer berücksichtigen, daß mit der Zeit die Untersuchungsmethoden vervollkommnet werden und daß es erst dann möglich sein wird, genauere Aussagen zu machen. Der CZURDAsche Standpunkt zeigt, wie man durch das starre Festhalten an einem einzigen Objekt zu völlig unsinnigen Schlußfolgerungen kommen kann. Die HARTMANNsche Schule hat dagegen mit Organismen aus allen Ordnungen gearbeitet — ausgenommen die *Zygnemales*, weil sie heute noch nicht „reif" sind. Weil aber die weitere Analyse zur Zeit nicht möglich ist, darf dieses Objekt nicht zum Ausgangspunkt einer neuen „Theorie" gemacht werden. Die Ausdrücke männlich, weiblich, Geschlecht sind keine „Scheinbegriffe", wie CZURDA (1937) meint; er lehnt diese Begriffe vom Standpunkt der Logik und der Nützlichkeit ab. Im Gegenteil: wir müssen heute sagen, daß es bei sämtlichen Organismen mit geschlechtlicher Fortpflanzung zwei und nur zwei Geschlechter gibt; es handelt sich um ganz reale Begriffe, die logisch begründet und auch „nützlich" sind.

d) Die Diatomeen. Eine eingehende Darstellung des Formwechsels der pennaten Diatomeen bringt GEITLER (1932). Der Normalfall der Auxosporenbildung ist, daß aus 2 Mutterzellen mit je 2 Gameten durch Kopulation 2 Auxosporen entstehen. Es kann aber auch aus 2 Mutterzellen mit je einem Gameten eine Auxospore hervorgehen oder aus einer Mutterzelle durch Automixis eine Auxospore gebildet werden. Wird von einer Mutterzelle nur ein Gamet gebildet, dann kann die Kopulation isogam oder anisogam verlaufen (Bewegungsverhalten der Gameten). Überblicken wir die sehr mühevollen Untersuchungen von GEITLER, so müssen wir feststellen, daß damit erst die Vorarbeiten zu weiteren genaueren Analysen gegeben sind. Es kommt hinzu, daß die *Pennatae* Diplonten sind. Aus allem ergibt sich, daß die Diatomeen schwierige Untersuchungsobjekte sind, und es noch lange dauern wird, bis alle Fragen geklärt sind. Die zentrischen Diatomeen bleiben unberücksichtigt, da alles bisher Festgestellte noch sehr widersprechend ist.

V. Die Bestimmung des Geschlechts.

1. Genotypische Geschlechtsbestimmung.

a) Haplonten. Als erster hat SCHREIBER (1925) bei den *Volvocineae* genotypische Geschlechtsbestimmung nachgewiesen, und zwar bei *Gonium pectorale*. Er führte auch die erste Tetradenanalyse durch. Aus der

keimenden Zygote entsteht eine vierzellige Primärkolonie. Aus jeder Zelle geht eine 16zellige *Gonium*-Kolonie hervor. Durch deren getrennte Aufzucht konnte SCHREIBER zeigen, daß 2 dieser Kolonien dem einen (+), 2 dem anderen (—) Geschlecht angehören. Durch Aufzucht der 4 Keimzellen oder Gonen der Zygoten von *Chlorogonium euchlorum* fand SCHULZE (1927) genotypische Geschlechtsbestimmung. Den ersten Nachweis genotypischer Geschlechtsbestimmung durch Tetradenanalyse bei *Chlamydomonas* erbrachte MOEWUS (1933). Von den 4 Gonenkulturen jeder Zygote von *Chl. eugametos* gehören 2 dem einen, 2 dem anderen Geschlecht an, wie aus Tabelle 5 hervorgeht. Nach neueren Untersuchungen von MOEWUS (1938b) haben folgende Arten genotypische Geschlechtsbestimmung: *Chlamydomonas braunii*, *Chl. eugametos* f. *typica*, f. *simplex*, ferner *Chl. pseudoparadoxa* (Rasse Coimbra) nach MOEWUS (1935c), *Chl. paradoxa* nach MOEWUS (1936), *Chl. paupera* nach HARTMANN (1934a). BEHLAU (1939) konnte von den 4 Gonen von *Chlamydomonas variabilis* nur 3 zur Aufzucht bringen, von denen 2 dem einen, 1 dem anderen Geschlecht angehörten. Auch diese Feststellung spricht für erbliche Geschlechtsbestimmung. MOEWUS (1935a) wies für *Polytoma Pascheri* genotypische Geschlechtsbestimmung nach, LERCHE (1937) für *Dunaliella salina*. Alle bisher untersuchten Volvocineen sind Haplonten, d. h. in ihrem Entwicklungsgang ist nur die Zygote diploid.

Tabelle 5. Die Kombination der 4 Gonenkulturen (K 1, K 2, K 3, K 4) einer Zygote von *Chlamydomonas eugametos* untereinander und mit den beiden geschlechtsverschiedenen Teststämmen nach MOEWUS (1933).

	Test-stamm (♀)	Test-stamm (♂)	K1	K2	K3	K4
K1	Z	o		o	Z	Z
K2	Z	o	o		Z	Z
K3	o	Z	Z	Z		o
K4	o	Z	Z	Z	o	

o keine Kopulationen, Z Kopulationen und Zygotenbildung.

Haplonten sind auch die beiden einzelligen, aber mehrkernigen Gattungen *Botrydium* und *Protosiphon*. Aus der Zygote von *Botrydium granulatum* f. *heteroica* entwickelt sich nach MOEWUS (1940b) unter Ablauf der Reduktionsteilung eine mehrkernige Blase, die wir mit KNIEP (1928) einen Miktohaplonten nennen. Unter der Annahme, daß alle Kernteilungen synchron ablaufen, müssen von den etwa 40000—60000 Gameten, die aus einer solchen Blase hervorgehen, 50% dem weiblichen, 50% dem männlichen Geschlecht angehören. Die vollständige Analyse einer so großen Zahl ist praktisch unmöglich. Es war daher eine große Erleichterung, als es gelang, schon Zygotenkeimlinge mit 4 oder 8 Zellkernen zur Schwärmerbildung zu bringen. Die Isolierung dieser Schwärmer ergab, daß von den sich daraus entwickelnden Haplonten-Kulturen immer 4 weiblich, 4 männlich waren. *Botrydium granulatum* f. *heteroica* hat also genotypische Geschlechtsbestimmung. Genau das gleiche gilt für die Rassen b, m und k von *Protosiphon botryoides* nach MOEWUS (1935d). Einen eigenartigen, aber noch nicht geklärten Fall gibt MOEWUS (1935d,

S. 16) für die Rasse f von *Protosiphon botryoides* an. Von den Haplonten-Kulturen einer Zygote gehören immer 2^n (= 4, 8, 16...) dem einen, $2^0 = 1$ dem anderen Geschlecht an.

Die *Oedogonium*-Arten sind, wie GUSSEWA (1930) an *Oedogonium capillare* zeigen konnte, Haplonten. In der keimenden Zygote erfolgt die Reduktionsteilung. MAINX (1931b) wies für *Oedogonium plagiostomum* var. *gracilius*, einer makrandrisch-diözischen Art, durch Tetradenanalyse nach, daß von den 4 Klonen aus einer Zygote zwei rein weiblich, zwei rein männlich waren, es liegt also genotypische Geschlechtsbestimmung vor. Ob alle *Ulothrix*-Arten Haplonten sind, ist auch nach den Untersuchungen von GROSS (1931) an *Ulothrix zonata* noch fraglich. Da von GROSS keine Tetradenanalysen durchgeführt wurden, bleibt auch die Art der Geschlechtsbestimmung ungeklärt. Endlich wies HANATSCHECK (1932) für *Vaucheria sessilis* nach, daß die Reduktionsteilung bei der Zygotenkeimung erfolgt. Die Art der Geschlechtsbestimmung bei diözischen Vaucherien ist noch unbekannt. Die Gattungen *Ulothrix* und *Vaucheria* verdienen also noch genauere Untersuchung. Die beiden von CZURDA (1930) untersuchten *Zygnema*-Arten scheinen genotypische Geschlechtsbestimmung zu haben.

b) Diplohaplonten. Der sicherste Nachweis genotypischer Geschlechtsbestimmung kann nur durch Tetradenanalyse erbracht werden. Es gibt aber noch einen zweiten Weg: die Parthenogenese. Bei genotypisch bedingter Diözie haben wir stets 2 Sorten von Klonen oder Pflanzen, die eine bildet Gynogameten, die andere Androgameten. Gelingt es nun, die Gameten zur parthenogenetischen Entwicklung zu bringen, so müssen die Gameten, die in den neuen Klonen gebildet werden bzw. aus den neuen Pflanzen hervorgehen, das gleiche Geschlecht haben wie die Ausgangsgameten, da ja das Geschlecht erblich festgelegt ist. Aus Gynogameten müßten also Klone oder Pflanzen entstehen, die stets nur Gynogameten bilden, aus Androgameten solche, die immer wieder Androgameten bilden. Zur vollständigen Kenntnis des Entwicklungszyklus eines Organismus gehört außer der Feststellung der Geschlechterverteilung auch die der Geschlechtsbestimmung. Die parthenogenetische Entwicklung der Gameten und die Prüfung des Geschlechts der daraus hervorgehenden Pflanzen ist gerade bei Diplohaplonten zur Prüfung der Art der Geschlechtsbestimmung häufig benutzt worden. FÖYN (1934b) zeigte bei *Ulva lactuca*, daß aus +-Gameten Gametophyten hervorgingen, die wieder +-Gameten entleerten, während sich aus —-Gameten Gametophyten entwickelten, die nur —-Gameten bildeten. Da bei *Ulva* und *Enteromorpha* stets zahlreiche Sporangien des Sporophyten Zoosporen entleeren, ist es nicht möglich, durch Massenaufzuchten der Zoosporen eines Sporophyten genotypische Geschlechtsbestimmung mit Sicherheit nachzuweisen. MOEWUS (1938a) gelang es, bei *Ulva lactuca* Tetradenanalysen vorzunehmen. Aus jeder der 4 Zoosporen von 3 Tetraden entwickelten sich 2 +- und 2 —-Gametophyten. Über genotypische Geschlechts-

bestimmung der *Enteromorpha*-Arten liegen folgende Angaben vor: *E. intestinalis* durch Parthenogenese und Tetradenanalyse von MOEWUS (1938a), *E. compressa* durch Parthenogenese von BLIDING (1933) und durch Tetradenanalyse von MOEWUS (1938a), *E. Linza* durch Tetradenanalyse von MOEWUS (1938a), *E. clavata* durch Parthenogenese von BLIDING (1933). Auch *Monostroma Wittrockii* hat, wie MOEWUS (1938a) durch Tetradenanalysen zeigen konnte, genotypische Geschlechtsbestimmung. FÖYN (1934b) wies außerdem bei *Ulva lactuca* nach, daß bei der Zoosporenbildung in den Sporangien die Reduktionsteilung vor sich geht. Eingehend ist *Enteromorpha compressa* var. *lingulata* von RAMANATHAN (1936, 1939) untersucht worden. Die Gametophyten haben 10 Chromosomen, die Sporophyten ungefähr 20. Bei der Zoosporenbildung erfolgt die Reduktionsteilung.

Cladophora Suhriana ist von FÖYN (1934a, 1935) genau untersucht worden. Bei der Analyse eines Zoosporangiums mit 48 Zoosporen konnten 44 zur Aufzucht gebracht werden. Unter den Gametophyten waren 21 +-geschlechtlich, 23 —-geschlechtlich. In 2 Fällen konnten sämtliche Zoosporen zu Gametophyten aufgezogen werden: 50% der Gametophyten gehörten dem einen, 50% dem anderen Geschlecht an. Damit war genotypische Geschlechtsbestimmung einwandfrei nachgewiesen. Die cytologische Untersuchung von *Cladophora Suhriana* ergab 12 als haploide, 24 als diploide Chromosomenzahl. Die Reduktionsteilung erfolgt in den Zoosporangien. Geschlechtschromosomen konnten nicht nachgewiesen werden. SCHUSSNIG (1931, 1934) gibt nämlich an, daß bei *Cladophora Suhriana* und *flexicaulis* Geschlechtschromosomen vorhanden sein sollen. Eine eingehende Nachuntersuchung, und zwar an SCHUSSNIGs eigenen Präparaten, wurde von GEITLER (1936) vorgenommen. Er fand, daß die von SCHUSSNIG für X-Chromosomen gehaltenen Körper Nukleolen darstellen. Außerdem sind die Chromosomenzahlen, die SCHUSSNIG angibt, falsch. *Cladophora Suhriana* hat nicht $n = 6$ oder $6 + X$, sondern 12, nicht $2n = 12 + x$ oder 12, sondern 24, *Cladophora flexicaulis* nicht $n = 4$ oder $4 + X$, sondern 12, nicht $2n = 8 + X$ oder 8, sondern 24 Chromosomen. Damit sind alle Angaben von SCHUSSNIG über Geschlechtschromosomen und seine Spekulationen hinfällig geworden. GEITLER (1936) weist weiter darauf hin, daß die Angabe von LIST (1930), *Cladophora glomerata* sei ein Diplont, keineswegs bewiesen ist. Die Stadien, die LIST für die Reduktionsteilung gibt, sind mit dem Wesen der RT. überhaupt unvereinbar. Es ist daher immer noch unsicher, ob diese Art ein Diplont ist, zumal GEITLER an Material vom gleichen Standort nur somatische Mitosen sah. Auch die cytologischen Befunde, die GROSS (1931) für *Ulothrix zonata* angibt, stimmen nach GEITLER (1936) nicht: u. a. sind nicht 4, sondern 8 Chromosomen vorhanden, wie die Nachuntersuchung an Pflanzen vom gleichen Standort zeigte.

Durch Tetradenanalyse gelang es SCHREIBER (1935) bei *Dictyota dichotoma* genotypische Geschlechtsbestimmung nachzuweisen. Aus

8 Tetraden entwickelten sich immer je 2 weibliche und 2 männliche Gametophyten. In gleicher Weise wurde von SCHREIBER (1930) gezeigt, daß *Laminaria saccharina* genotypische Geschlechtsbestimmung besitzt. Von 2 Sporangien konnten alle 32 Zoosporen zur Aufzucht gebracht werden; von den 32 Gametophyten waren 16 weiblich, 16 männlich. Weitere Angaben über Phaeophyceen sollen in diesem Artikel nicht gebracht werden. Ebenso bleiben die Rotalgen unberücksichtigt. Alle mit dem Generationswechsel in Zusammenhang stehenden Fragen sollen nach Möglichkeit in einem späteren Artikel behandelt werden.

2. Phänotypische Geschlechtsbestimmung.

Alle monözischen Einzeller haben phänotypische Geschlechtsbestimmung. Bringen wir zum Beispiel einen weiblichen Restgameten von *Chlamydomonas dresdensis* durch Isolieren zur Weiterentwicklung, so ist der daraus entstehende Klon wieder monözisch, d. h. zur Ausbildung beider Geschlechter befähigt. Dasselbe ist der Fall, wenn wir von männlichen Restgameten neue Klone anlegen: alle sind wieder monözisch. Wir sehen hieraus, daß die Monözisten die Anlage zur Ausbildung beider Geschlechter, die sog. „bisexuelle Potenz", besitzen. Hierzu gehören: *Chlamydomonas monoica* (STREHLOW 1929), *Chl. dresdensis* (MOEWUS 1937, 1938b), *Chl. eugametos* f. *synoica* (MOEWUS 1938b), *Dunaliella parva, Peircei, euchlora* und *minuta* (LERCHE 1937), *Polytoma uvella* (STREHLOW 1929, MOEWUS 1935a), *Polytoma cylindraceum* (MOEWUS 1935c), *Chlamydobotrys gracilis* und *stellata* (STREHLOW 1929), *Chlamydobotrys Korschikowii, elegans* und *gracilis* (BEHLAU 1935), mehrere Rassen von *Protosiphon botryoides* (MOEWUS 1933, 1935b, d), zwei Rassen von *Botrydium granulatum* (MOEWUS 1940b). Phänotypische Geschlechtsbestimmung haben auch die monözischen *Spirogyra*-Arten, die von CZURDA (1930) untersucht wurden.

Bereits in der Einleitung ist darauf hingewiesen worden, daß die Geschlechtsbestimmung durch äußere oder innere Faktoren zustande kommen kann: das ist die phänotypische Geschlechtsbestimmung. Wie äußere Faktoren die Bestimmung des Geschlechts beeinflussen können, zeigen die Versuche von MOEWUS (1935b) an einer monözischen Rasse von *Protosiphon botryoides*, und zwar zeigte sich, daß sowohl die Wasserstoffionenkonzentration als auch die Temperatur einen Einfluß haben können. Eine Versuchsserie bei 18—19° und verschiedener Wasserstoffionenkonzentration ergab u. a. folgendes. Werden die Zellen bei $p_H = 4{,}5$ kultiviert und wird die Gametenbildung bei der gleichen Wasserstoffionenkonzentration vorgenommen, so bleiben in allen 140 Kulturschalen stets +-Restgameten übrig. Unter diesen Bedingungen verhält sich die Rasse wie ein +-Subdiözist. Bei $p_H = 7$ erhält man in der Hälfte aller Schalen +-Restgameten, zur Hälfte —-Restgameten. Bei Kultur und Gametenbildung in $p_H = 9{,}5$ dagegen bleiben in allen Kulturschalen —-Restgameten übrig (—-Subdiözie). Saure Lösungen fördern also die

Entwicklung von +-Gameten, alkalische Lösungen diejenige von —-Gameten. Die Menge der Restgameten ist temperaturabhängig. In den Kulturschalen, in denen +-Restgameten übrig bleiben, nimmt mit steigender Temperatur die Restgametenmenge zu, in den Schalen mit —-Restgameten nimmt sie ab. Auch Gametenfiltrate haben eine geschlechtsbestimmende Wirkung: in sauren +-Gametenfiltraten entstehen nur +-Gameten, in alkalischen —-Gametenfiltraten nur —-Gameten. Hier wird also phänotypisch +- und —-Diözie erhalten. Abb. 4 gibt diese Verhältnisse anschaulich wieder. Wir können also bei einer monözischen Alge nach Belieben die Bedingungen so gestalten, daß einmal nur +-Gameten, ein anderes Mal nur —-Gameten gebildet werden[1].

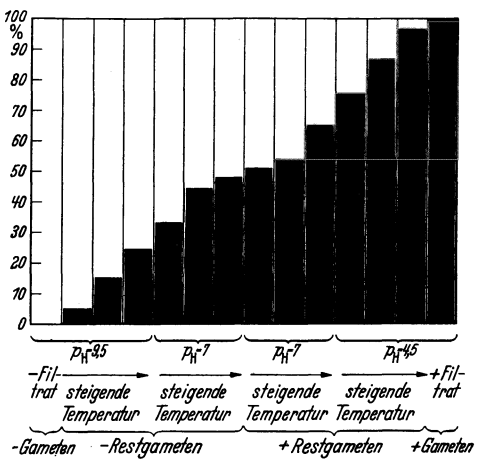


Abb. 4. Der Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration, der Temperatur und von Gametenfiltraten auf die Geschlechtsbestimmung bei *Protosiphon botryoides*. Weiß: % —-Gameten; schwarz: % +-Gameten. Steigende Temperatur jeweils von 2—32°. (Nach MOEWUS 1935b.)

Ein besonderes Verhalten zeigt die Rasse d von *Protosiphon botryoides* (MOEWUS 1935d). Jede einzelne Zelle dieser Rasse ist diözisch, bildet also nur Gameten eines Geschlechts. Wurden die Gameten bei $p_H = 7$ zur parthenogenetischen Entwicklung gebracht, so sind die Klone monözisch, d. h. es finden Kopulationen statt. Die einzelnen Zellen sind aber diözisch. Von 35 geprüften Zellen bildeten

[1] PHILIP und HALDANE (1939) stellen fest, daß die in den Tabellen 2—4 von MOEWUS (1935b, S. 297, 298, 300) gegebenen Zahlen für alternatives Auftreten von +- und —-Restgameten in den einzelnen Kulturschalen (11 Fälle mit je 30 Schalen) und auf Objektträgern (11 Fälle mit je 10) niemals die Werte 17 und 13 bzw. 6 und 4 überschreiten. Nach diesen Autoren wäre eine so gute Übereinstimmung nur einmal in $3{,}5 \times 10^{22}$ Versuchen zu erwarten. Dazu sei an dieser Stelle bemerkt, daß es nicht möglich ist, diese Zahlen statistisch auszuwerten, weil es in den in den Tabellen 2—4 angegebenen Versuchen nur darauf ankam, Schalen bzw. Objektträger mit +- und —-Restgameten zu bekommen. Die angeführten Zahlen stellen eine bestimmte Auswahl aus einer größeren Zahl von Schalen (45—50) bzw. Objektträgern (20) dar, und zwar von solchen Schalen bzw. Objektträgern, die für die Versuche geeignet erschienen. Es ist daher der Vorwurf zurückzuweisen, daß MOEWUS beabsichtigt oder unbeabsichtigt die Beobachtungen „adjusted" hat. Das Mißverständnis ist darauf zurückzuführen, daß MOEWUS in seiner Arbeit nicht darauf hingewiesen hat, daß diese Zahlen nicht statistisch ausgewertet werden können. Das Ziel war nur, möglichst gleich viel Schalen und Objektträger mit +- und —-Restgameten — und zwar mit geeigneten Gameten, die sehr gut beweglich sind — für die Restgametenmengen-Bestimmungen zur Verfügung zu haben.

16 Zellen nur —-Gameten, 19 Zellen nur +-Gameten. Weitere Versuche ergaben, daß die Bestimmung des Geschlechts während der ersten Mitose in einem jungen Parthenogameten erfolgt. Bei einer Wasserstoffionenkonzentration von $p_H = 4{,}5$ sind alle Zellen +-diözisch, bei $p_H = 9{,}0$ alle Zellen —-diözisch, bei $p_H = 7$ ein Teil der Zellen +-diözisch, ein Teil —-diözisch. Aus diesen Versuchen geht hervor, daß bei der Rasse d von *Protosiphon botryoides* die Bestimmung des Geschlechts phänotypisch zustande kommt, daß aber der Zeitpunkt der Geschlechtsbestimmung nicht vor oder während der Gametenbildung, sondern bereits bei der ersten Mitose eines Parthenogameten oder bei der Meiose in der Zygote erfolgt.

Auf die besondere Art der Geschlechterverteilung bei *Acetabularia mediterranea* und *Wettsteinii* ist bereits auf S. 304 hingewiesen worden. Die Pflanzen sind in der Regel monözisch, die einzelne Cyste dagegen diözisch (HÄMMERLING 1934). Durch Aufzucht von Parthenogameten konnte für beide Arten nachgewiesen werden, daß sie phänotypische Geschlechtsbestimmung haben. SCHULZE (1939) zeigte, daß die zuerst in der Cyste ablaufenden Kernteilungen diploid sind. Die Reduktionsteilung findet erst kurz vor der Gametenbildung statt. *Acetabularia* ist also sehr wahrscheinlich ein Diplont.

Der von HARTMANN (1925, 1934b, 1937) untersuchte *Ectocarpus siliculosus* ist diözisch. Aus Parthenogametenaufzuchten einer männlichen Pflanze entwickelten sich Pflanzen, deren Gameten untereinander kopulierten. Das spricht für phänotypische Geschlechtsbestimmung (HARTMANN 1934b); denn die aus Androgameten hervorgegangenen Geschlechtspflanzen bildeten teils Gyno-, teils Androgameten. In 10 Fällen wurde gefunden, daß alle auf einem *Scytosiphon*-Faden sitzenden *Ectocarpus*-Pflanzen das gleiche Geschlecht haben. Das kann auch als Anzeichen für phänotypische Geschlechtsbestimmung angesehen werden. Genaue Analysen müssen noch ausgeführt werden.

VI. Die Parthenogenese.

Der Parthenogenese soll ein besonderer Abschnitt gewidmet sein, da in letzter Zeit einige neue Untersuchungen über die parthenogenetische Entwicklung der Gameten ausgeführt worden sind. Bei einer Reihe von Algen sind Gyno- und Androgameten befähigt, sich parthenogenetisch zu entwickeln. Die Entwicklung von Androgameten ohne Befruchtung müßte eigentlich Androgenese genannt werden. Jedoch soll die Entwicklung von Gyno- und Androgameten ohne Befruchtung Parthenogenese genannt werden. Bei zahlreichen Einzellern können sich beide Gametensorten parthenogenetisch entwickeln, z. B. bei *Chlamydomonas eugametos* und *dresdensis*. Auch die +- und —-Gameten von *Protosiphon botryoides* sind zur Parthenogenese befähigt. Das gleiche gilt für die Gyno- und Androgameten von *Botrydium granulatum*. Auch bei den diözischen

Chlorogonium elongatum und *euchlorum* sind beide Gametensorten zur Parthenogenese befähigt. Bei der monözischen und isogamen, kolonialen *Stephanosphaera pluvialis* war es dagegen nicht möglich, die Gameten ohne Befruchtung zur Entwicklung zu bringen (MOEWUS 1935). Bei *Chlamydomonas oogama* können sich nach MOEWUS (unveröff.) die Androgameten nicht mehr parthenogenetisch entwickeln, wohl aber die Gynogameten (=Eier). Auch bei den oogamen *Volvox*-Arten sind die Spermatozoiden zur Parthenogenese nicht mehr befähigt.

Überblickt man alle Angaben über Parthenogenese, so gewinnt man den Eindruck, daß mit zunehmender morphologischer Geschlechtsdifferenzierung einerseits und mit zunehmender Organisationshöhe des Thallus andererseits die Fähigkeit zur parthenogenetischen Entwicklung — entweder der Androgameten oder der Gyno- und Androgameten — verlorengeht. Mit der Aussage, daß ein Gamet nicht zur Parthenogenese befähigt ist, müssen wir jedoch vorsichtig sein. Denn es ist möglich, daß die betreffende Gametensorte nur unter den angewandten Kulturbedingungen dazu gerade nicht befähigt ist, daß unter anderen Bedingungen vielleicht eine Entwicklung stattfinden kann. Ganz exakt läßt sich diese Frage also nicht entscheiden. Die Untersuchungen an *Chlamydomonas*-Arten haben ergeben (MOEWUS, unveröff.), daß ein einziges Gen darüber entscheidet, ob ein Gamet zur Parthenogenese befähigt ist oder nicht. Dieses Allelenpaar $parth^{abs}$ und $parth^{prae}$ ist mit den Realisator-Genen gekoppelt, außerdem auch mit denjenigen Genen, welche die morphologische Geschlechtsdifferenzierung bestimmen. Man kann bei *Chlamydomonas oogama* durch Crossing-over Typen erhalten, bei denen sich die Spermatozoiden parthenogenetisch entwickeln, während die Eizellen dazu nicht befähigt sind. Auffällig ist, daß stets die Androgameten die Fähigkeit zur Parthenogenese zuerst verlieren. Mutationsversuche mit Röntgenstrahlen (MOEWUS, unveröff.) haben ergeben, daß bei Bestrahlung von männlichen Zellen mit 6000 r zu 0,07% (n=40000) Mutationen auftreten, deren Gameten nicht mehr zur Parthenogenese befähigt sind. Ebenso behandelte weibliche Zellen ergaben nur 0,001% solcher Mutanten (n=100000). Bei Androgameten ist also die Mutationsrate erheblich höher als bei Gynogameten (der isogamen *Chl. eugametos* f. *typica*). Die genetische Analyse der Mutanten ergab, daß es sich um das von *Chlamydomonas oogama* her bekannte Gen *parth* handelt. Über Spontanmutationen liegen keine Beobachtungen vor.

Eingehend ist die Parthenogenesefähigkeit der Ulvaceen-Gameten untersucht worden. Bisher sind folgende Fälle bekannt geworden:

1. Die Gameten beider Geschlechter sind zur Parthenogenese befähigt (Normalfall). *Monostroma Wittrockii* (MOEWUS 1938a), eine Rasse von *Enteromorpha compressa* nach BLIDING (1933), die Rasse C der gleichen Art, die Rasse B von *E. intestinalis* und *E. lingulata* nach MOEWUS (1938a). Bis auf die monözische *Enteromorpha lingulata* sind alle übrigen Formen diözisch.

2. Fehlen der Parthenogenese in einem Geschlecht. Enteromorpha prolifera nach BLIDING (1933). Die eine Gametensorte entwickelt sich zu normalen Gametophyten, die andere Gametensorte ist dazu nicht befähigt.

3. Fehlen der Parthenogenese in beiden Geschlechtern. Eine Rasse von *Enteromorpha compressa* nach BLIDING (1933), die Rasse D der gleichen Art, die Rasse A von *E. intestinalis* nach MOEWUS (1938a).

4. Parthenogenese unter Aufregulierung der Chromosomenzahl. Diese Erscheinung ist zum ersten Male von FÖYN (1934a, b) an *Ulva lactuca* und *Cladophora Suhriana*festgestellt worden.

a) Die Aufregulierung der Chromosomenzahl findet nur in einigen Thalluszellen der Parthenogametenpflanze statt. FÖYN (1934b) fand bei *Ulva lactuca*, daß in den meisten Parthenogametenpflanzen beim Altern in einzelnen Thalluszellen eine Aufregulierung der Chromosomenzahl erfolgt. Diese Pflanzen bestehen daher aus haploiden und diploiden Zellen, die man bereits an den Zellgrößen unterscheiden kann. Sie entleeren zweierlei Schwärmer: 1. haploide Gameten aus den haploiden Zellen, 2. haploide Zoosporen aus den diploiden Zellen, in denen bei der Zoosporenbildung die Reduktionsteilung vor sich geht. Die Zoosporen entwickeln sich zu normalen Gametophyten.

b) Die Aufregulierung der Chromosomenzahl erfolgt sehr frühzeitig, so daß die ganze Parthenogametenpflanze diploid ist.

α) Die Pflanzen bilden haploide Zoosporen. Bei der Zoosporenbildung erfolgt also die Reduktionsteilung. Aus diesen Zoosporen entwickeln sich normale Gametophyten. Dieser Fall ist bisher bei Ulvaceen nicht bekanntgeworden. FÖYN (1934a) fand ihn bei *Cladophora Suhriana* verwirklicht.

β) Die Pflanzen bilden diploide Zoosporen. Bei der Zoosporenbildung unterbleibt also die Reduktionsteilung. Die diploiden Zoosporen entwickeln sich zu neuen Pflanzen, die wieder diploide Zoosporen bilden usw. Dieses Verhalten fand MOEWUS (1938a) bei *Enteromorpha intestinalis* Rasse C und *E. compressa* Rasse A. Die Diploidie der Pflanzen von *E. intestinalis* konnte durch Messungen von Thalluszellen gesichert werden. Die Zellen der Parthenogametenpflanze sind bedeutend größer als die des normalen Gametophyten und ebenso groß wie die Zellen des Sporophyten. Während die normalen haploiden Zoosporen eine Länge von durchschnittlich 8,5 μ haben, sind die Zoosporen der Parthenogametenpflanzen 16 μ lang. Die Unterschiede sind sehr bedeutend, besonders wenn man die Volumina berücksichtigt. Bei *E. compressa* sind nach MOEWUS (1938a) die haploiden Zoosporen durchschnittlich 9 μ lang, die diploiden Zoosporen der Parthenogametenpflanzen und der Folgegenerationen dagegen 15 μ. BLIDING (1933) führt mehrere Fälle an, bei denen im Freien gesammelte Pflanzen Zoosporen bildeten und auch die Folgegenerationen nur Zoosporen entleerten: *Enteromorpha Linza, E. procera.* Ebenso verhält sich nach BLIDING (1935) auch *Capsosiphon aureolus.*

γ) Ein eigenartiges Verhalten fand MOEWUS (1938a) bei zwei Rassen von *Enteromorpha Linza* (Rasse A und B). Die Parthenogametenpflanzen der Rasse A lieferten Zoosporen, die eine ungewöhnlich große Variabilität aufwiesen (5—16 μ). Die Längenmessungen ergaben eine Kurve mit 2 Maxima, bei 8 und 13 μ. Die Zoosporen eines normalen Sporophyten sind nur 5—11 μ lang (Mittelwert 7,7 μ). Aus den Zoosporen der Parthenogametenpflanzen entwickelten sich zweierlei Pflanzen: 1. normale Gametophyten, 2. Pflanzen, die wieder Zoosporen bilden. Diese Zoosporen sind 10—16 μ lang (Mittelwert 13,2 μ). Auch die Folgegenerationen aus diesen Zoosporen entleeren wieder nur große Zoosporen. Die Ergebnisse deutet MOEWUS folgendermaßen. In der diploiden Parthenogametenpflanze geht bei einem Teil der Zellen während der Schwärmerbildung die Reduktionsteilung vor sich (in etwa $^1/_4$ aller Sporangien): es entstehen haploide Zoosporen, die normale Gametophyten liefern. In den übrigen Thalluszellen unterbleibt die Reduktionsteilung. Die Folge ist die Entstehung diploider Zoosporen, die größer als die haploiden Zoosporen sind. Daraus erklärt sich die zweigipflige Kurve, die Abb. 5 zeigt. — Bei der Rasse B bilden die Parthenogametenpflanzen in Erdschreiberlösung stets Zoosporen von 8—11 μ Länge (Mittelwert 9,5 μ). Die Folgegenerationen liefern in Erdschreiberlösung Zoosporen der gleichen Größe. In *Volvox*-Lösung jedoch haben die Zoosporen eine größere Variationsbreite: 5—11 μ. Die Längenmessungen ergaben wieder eine zweigipflige Kurve, das eine Maximum liegt bei 6,5 μ, das andere bei 9,5 μ. Die normalen haploiden Zoosporen dieser Rasse haben eine Variationsbreite von 5—8,5 μ (Mittelwert 6,5 μ). Daraus schließt MOEWUS, daß in Erdschreiberlösung in den Parthenogameterpflanzen die Reduktionsteilung unterbleibt — es entstehen nur diploide Zoosporen. In *Volvox*-Lösung erfolgt in einigen Fällen die Reduktionsteilung — es werden haploide und diploide Zoosporen gebildet. In den Pflanzen, die aus diploiden Zoosporen hervorgehen, ist auch in *Volvox*-Lösung die Fähigkeit zum Ablauf der Reduktionsteilung für immer verlorengegangen.

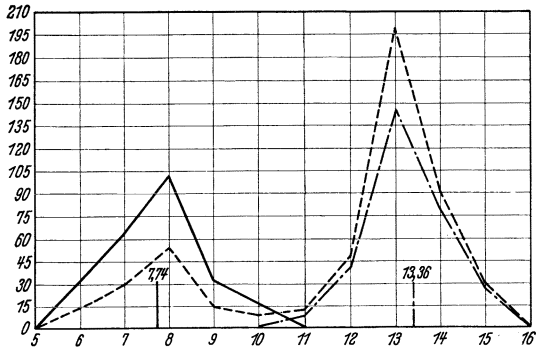


Abb. 5. *Enteromorpha Linza* Rasse A. Die Größe der Zoosporen eines Sporophyten (———), einer Parthenogametenpflanze (– – –: 2 Maxima!) und einer Pflanze der Folgegeneration, die aus großen Zoosporen entstanden ist (— – — – —). (Nach MOEWUS 1938a.)

Wie und aus welchem Grunde die Aufregulierung der Chromosomenzahl zustande kommt, wissen wir zur Zeit nicht. Sie ist bisher nur an Parthenogametenpflanzen beobachtet worden. Aus den haploiden Zoo-

sporen entwickeln sich stets Gametophyten. Es ist bisher nicht gelungen, die Aufregulierung der Chromosomenzahl in den Parthenogametenpflanzen auf irgendeine Weise zu verhindern.

Die Kreuzung zweier Rassen von *Enteromorpha intestinalis*, A und B, ergab (MOEWUS 1938a), wie Tetradenanalysen zeigten, daß die Fähigkeit zur Parthenogenese bzw. deren Fehlen erblich, und zwar monofaktoriell bedingt ist. Aus der Kreuzung der Rassen A und C von *E. compressa* geht hervor, daß die beiden Eigenschaften „normale Parthenogenese" und „Aufregulierung der Chromosomenzahl bei Parthenogenese" erblich sind. Am eingehendsten wurde die Kreuzung der Rassen A und D der gleichen Art analysiert. Geprüft wurde 1. die Gametengröße: A 4,44 μ, D 6,66 μ lange; 2. die Fähigkeit zur Parthenogenese: A vorhanden, D fehlend; 3. das Verhalten der Parthenogametenpflanzen: A mit Aufregulierung, D ohne Aufregulierung; 4. das geschlechtliche Verhalten: A weiblich, D männlich. Es konnten 32 Tetraden analysiert werden. Dabei wurden 8 verschiedene Tetradentypen nachgewiesen (= 16 verschiedene Typen = 2^4). Außerdem wurden 205 Pflanzen aus Massenaufzuchten analysiert, die den 16 Typen zugeordnet werden konnten. Unter diesen wurde eine Ausnahme festgestellt, die anzeigt, daß die „Fähigkeit zur Parthogenese" mit der „Fähigkeit zur Aufregulierung" gekoppelt ist. Die Fähigkeit zur Parthenogenese bzw. deren Fehlen sowie die Fähigkeit zur Aufregulierung der Chromosomenzahl sind regelrechte monofaktoriell bedingte erbliche Eigenschaften. Es handelt sich keineswegs um Kulturanomalien.

VII. Die relative Sexualität.

Eine große Rolle in der Sexualitätsliteratur hat die relative Sexualität gespielt. Wir verstehen unter relativer Sexualität solche Fälle, bei denen Gameten des gleichen Geschlechts Kopulationen eingehen. Das Zustandekommen solcher „irregulärer" Kopulationen wird auf Verschiedenheiten der sexuellen Stärke der Gameten zurückgeführt. Es kann der Fall eintreten, daß sich ein normalerweise weiblicher Gamet A gegenüber einem männlichen Gameten B als weiblich, gegenüber einem stärker weiblichen Gameten C jedoch als männlich erweisen kann. Diese Gedankengänge hat als erster MAX HARTMANN ausgesprochen, im Jahre 1923 sind sie genauer präzisiert worden (HARTMANN 1923). 2 Jahre später gelang es HARTMANN dann, an der Braunalge *Ectocarpus siliculosus* zum ersten Male relative Sexualität nachzuweisen (HARTMANN 1925). Die Versuche sind zwar mehrfach angezweifelt worden, später sind jedoch weitere Ergebnisse veröffentlicht worden, die erneut zeigen, daß bei *Ectocarpus siliculosus* tatsächlich relative Sexualität vorkommt (HARTMANN 1934b, 1937). In Tabelle 6 ist ein Versuch wiedergegeben, der innerhalb des männlichen Geschlechts relative Sexualität aufweist. Die beiden Männchen 114 und 116 reagierten mit den Weibchen mittelstark (2) und stark (3). Das Männchen 103 kopulierte nur schwach (1) oder mittelstark (2).

Dieses Männchen ging dagegen mit den beiden Männchen 114 und 116 in schwacher Reaktion (1) Kopulationen ein. Das Männchen 103 ist daher als schwach männlich zu bezeichnen; es würde sich nach HARTMANN gegen 114 und 116 als schwach weiblich verhalten. Leider erwies sich *Ectocarpus siliculosus* insofern ungünstig, als die Kultur nicht möglich war, so daß es aussichtlos war, das sexuelle Verhalten in den Folgegenerationen zu untersuchen. Wir können daher bei *Ectocarpus* nichts darüber aussagen, ob das relativ sexuelle Verhalten erblich ist oder ob es phänotypisch bedingt ist, wie also überhaupt die sexuelle Stärke oder Valenz der Gameten zustande kommt. Auf die Untersuchungen von JOLLOS (1926) an *Dasycladus clavaeformis*, bei dem auch relative Sexualität vorzukommen scheint, sei nur hingewiesen, da die von JOLLOS mitgeteilten Befunde recht unsicher sind.

Tabelle 6. Kombination der Gameten von 6 Pflanzen bei *Ectocarpus siliculosus* nach HARTMANN (1937).

		♂			♀		
		103	114	116	86	102	104
♂	103	0	**1**	**1**	1		2
	114	**1**	0	0	3	3	3
	116	**1**	0	0	2	2	2
♀	86	1	3	3	0	0	0
	102		3	2	0	0	0
	104	2	3	2	0	0	0

Die Zahlen 1, 2, 3 bedeuten die verschiedene Stärke der sexuellen Reaktion. Fettgedruckt sind die relativ sexuellen Reaktionen.

Die ersten Fälle von relativer Sexualität bei den *Volvocales* fand MOEWUS bei der Untersuchung von *Chlamydomonas paupera* (nach HARTMANN 1934a). Bei dieser Art konnten innerhalb jeden Geschlechts 3 Sorten unterschieden werden, die sich als schwach, mittelstark und stark herausstellten. Die schwachen Androgameten kopulierten regelmäßig mit den starken Androgameten und gaben lebens- und keimfähige Zygoten. Ebenso gingen immer die schwachen Gynogameten mit den starken Gynogameten Kopulationen ein. Es stellte sich heraus, daß die Stärke- und Valenzunterschiede der Gameten erblich bedingt sind. In der gleichen Arbeit berichtet HARTMANN (1934a) über Versuche von MOEWUS, die ergaben, daß bei *Chlamydomonas paradoxa* (mit starken Gameten), *Chlamydomonas pseudoparadoxa* Rasse Coimbra (mit mittelstarken Gameten) und Rasse Gießen (mit schwachen Gameten) relative Sexualität vorkommt. Auch hier sind die Gametenstärken erblich.

Eingehend sind von MOEWUS (1938b) die *Chlamydomonas*-Arten der *eugametos*-Gruppe untersucht worden. Hierzu gehören die diözischen Arten *braunii, eugametos* f. *typica* und f. *simplex,* die monözischen Arten *dresdensis* und *eugametos* f. *synoica* sowie die subdiözische *eugametos* f. *subheteroica*. Die Gameten — bei den monözischen und subdiözischen Formen die Restgameten — aller Rassen und Arten wurden untereinander kombiniert. Die Ergebnisse dieser Kombinationsversuche sind in Tabelle 7 zusammengestellt. Außer der Feststellung, ob überhaupt Kopulationen auftreten, wurde auf die Reaktionsstärke geachtet. Es war sehr zweckmäßig, bei den Kombinationen stets mit gleich dichten

Tabelle 7. Die Kombination der zur *eugametos*-Gruppe gehörenden Gametensorten nach MOEWUS (1938b).

	b ♀⁴	*d* ♀³	*t* ♀³	*si* ♀²	*su* ♀¹	*sy* ♀¹	*sy* ♂¹	*su* ♂¹	*si* ♂²	*t* ♂³	*d* ♂³	*b* ♂⁴
b ♀⁴		o	o	Z!	Z!	Z!	Z	Z	Z	Z	Z	Z
d ♀³	o		o	o	Z!	Z!	Z	Z	Z	Z	Z	Z
t ♀³	o	o		o	Z!	Z!	Z	Z	Z	Z	Z	Z
si ♀²	1	o	o		o	o	Z	Z	Z	Z	Z	Z
su ♀¹	2	1	1	o		o	Z	Z	Z	Z	Z	Z
sy ♀¹	2	1	1	o	o		Z	Z	Z	Z	Z	Z
sy ♂¹	3	3	3	3	2	2		o	o	Z!	Z!	Z!
su ♂¹	3	3	3	3	2	2	o		o	Z!	Z!	Z!
si ♂²	3	3	3	3	3	3	o	o		o	o	Z!
t ♂³	3	3	3	3	3	3	1	1	o		o	o
d ♂³	3	3	3	3	3	3	1	1	o	o		o
b ♂⁴	3	3	3	3	3	3	2	2	1	o	o	

b braunii, *d dresdensis*, *t eugametos* f. *typica*, *si eugametos* f. *simplex*, *su eugametos* f. *subheteroica*, *sy eugametos* f. *synoica*. Unterhalb der Diagnonale von links oben nach rechts unten sind die Reaktionsstärken eingetragen: o keine Reaktion, 1 schwache Reaktion (nur Kopulationspaare), 2 mittelstarke Reaktion (Gruppen aus 10—20 Gameten), 3 starke Reaktion (Gruppen aus 100 und mehr Gameten). Oberhalb der Diagonale ist angegeben, ob Zygotenbildung erfolgt (Z) oder ob keine Zygoten gebildet werden (o). Z ! Fälle von relativer Sexualität.

Gametensuspensionen zu arbeiten (2×10^6 Zellen in 1 ccm). Man kann 3 Reaktionsstärken unterscheiden: 1 bedeutet eine ganz schwache Reaktion; man sieht in dem Tropfen nur vereinzelte Kopulationspaare. 2 bedeutet eine mittelstarke Reaktion; es entstehen kleine Ansammlungen von Gameten, sog. Gruppen, die aus 10—20 Gameten beider Geschlechter bestehen. Die stärkste Reaktion wird mit 3 bezeichnet; hierbei entstehen Gruppen, die aus 100 und mehr Gameten zusammengesetzt sind. Das jegliche Fehlen einer Reaktion wird mit o bezeichnet. Die geschlechtsverschiedenen Gametensorten reagieren — mit Ausnahme von *synoica* und *subheteroica* — mit der Stärke 3. Die geschlechtsverschiedenen Gameten von *synoica* und *subheteroica* kopulieren untereinander nur mit der Stärke 2. Daraus ist zu schließen, daß die Gyno- und Androgameten beider Rassen schwächer sein müssen als die der übrigen Rassen. Die Gametenstärke oder Valenz von *synoica* und *subheteroica* wird „schwach" genannt; sie erhält die Bezeichnung 1. Wir finden nun eine ganze Reihe von positiven Reaktionen zwischen gleichgeschlechtlichen Gameten. Das sind also relativ sexuelle Reaktionen, deren Stärke 1 oder 2, niemals aber 3 ist. Je stärker der Valenzunterschied zwischen kopulierenden Gameten ist, desto stärker wird auch die Reaktion ausfallen, d. h. die *braunii*-Gameten werden eine stärkere Valenz haben als die *dresdensis*- und *typica*-Gameten, und diese werden wieder stärker sein als die *simplex*-Gameten. Wir können

auf diese Weise innerhalb des weiblichen und männlichen Geschlechts 4 verschiedene Gametenstärken unterscheiden: *braunii* mit überstarken Gameten (Valenz 4), *dresdensis* und *typica* mit starken Gameten (Valenz 3), *simplex* mit mittelstarken Gameten (Valenz 2) *synoica* und *subheteroica* mit schwachen Gameten (Valenz 1). Es sind folgende gleichgeschlechtliche Reaktionen möglich: 1. 4×1 ($♀^4\times♀^1$, $♂^4\times♂^1$) mit der Reaktionsstärke 2 (kleine Gruppen), 2. 4×2 ($♀^4\times♀^2$, $♂^4\times♂^2$) mit der Reaktionsstärke 1 (nur Kopulationspaare), 3. 3×1 ($♀^3\times♀^1$, $♂^3\times♂^1$) mit der Reaktionsstärke 1. Die Bezeichnungen der Valenzstärken 1, 2, 3, 4 sind zunächst ganz willkürlich gewählt. Auf Grund der Kombinationstabelle kann man jede zu prüfende Gametensorte eindeutig einem bestimmten Geschlecht und einer bestimmten Valenz zuordnen: $♀^4$ reagiert mit $♀^2$, $♀^1$, $♂^1$—$♂^4$; $♀^3$ mit $♀^1$, $♂^1$—$♂^4$; $♀^2$ mit $♀^4$, $♂^1$—$♂^4$; $♀^1$ mit $♀^3$, $♀^4$, $♂^1$—$♂^4$; $♂^1$ mit $♀^1$—$♀^4$, $♂^3$ und $♂^4$; $♂^2$ mit $♂^4$, $♀^1$—$♀^4$; $♂^3$ mit $♂^1$, $♀^1$—$♀^4$; $♂^4$ mit $♂^2$, $♂^1$, $♀^1$—$♀^4$. Zehntausende von Wiederholungen dieser Kombinationen brachten immer wieder das gleiche Ergebnis. Schon daraus muß geschlossen werden, daß die Gametenvalenz bei diesen Rassen und Arten erblich festgelegt sein muß.

Die Untersuchung von 11 Rassen von *Protosiphon botryoides* (MOEWUS 1935d) ergab auch zahlreiche Fälle von relativer Sexualität. Innerhalb jeden Geschlechts konnten 3 Valenzen unterschieden werden: $+^3$, $+^2$, $+^1$, $-^1$, $-^2$, $-^3$. Relativ sexuelle Reaktionen traten ein zwischen $+^3$- und $+^1$-Gameten sowie zwischen $-^1$- und $-^3$-Gameten. Auch bei *Polytoma uvella* und *Pascheri* wurden innerhalb jeden Geschlechts 3 verschiedene Valenzstärken nachgewiesen (MOEWUS 1935a).

VIII. Die Vererbung des Geschlechts.

1. Die Kreuzung von Diözisten gleicher Valenz.

Früher mußte man sich damit zufrieden geben, zum Nachweis erblicher Geschlechtsbestimmung einige Tetraden bis wenige Dutzend zu analysieren. Dabei fand man, daß stets 50% der Abkömmlinge einer Zygote weiblich, 50% männlich waren. Durch die von MOEWUS ausgearbeitete Untersuchungsmethodik (vgl. MOEWUS 1937) an *Polytoma*, *Protosiphon* und *Chlamydomonas* gelang es aber, in kürzester Zeit Tausende von Tetraden zu analysieren. Damit konnte endlich die exakte Analyse der Geschlechtsvererbung in Angriff genommen werden. So wurden bei der Kreuzung von *Chlamydomonas paradoxa* $+\times$ *Chl. pseudoparadoxa* — nach MOEWUS (1936) 1000 Zygoten analysiert. Die beiden Gametensorten haben die gleiche Valenz. Bei 883 Zygoten waren immer 2 Gonenkulturen +-geschlechtlich, 2 —-geschlechtlich. Von 117 Zygoten ($=11{,}7\%$) erwiesen sich alle 4 Gonenkulturen als monözisch. Unter 250 Zygoten der reziproken Kreuzung *Chl. pseudoparadoxa* $+\times$ *Chl. paradoxa* — waren alle Gonenkulturen von 27 Zygoten (10,8%) monözisch. Bei der Analyse von *Protosiphon*-Rassen wurden ähnliche Ergebnisse erhalten (MOEWUS 1935d). Monözische Ausnahmen entstanden zu

2,5—3%. Die Analyse der diözischen *Polytoma Pascheri* ergab, daß unter 2000 Zygoten zu 7,9% monözische Ausnahmen auftraten (MOEWUS 1935a). Wenn wir den Realisator für das weibliche Geschlecht mit *F*, für das männliche Geschlecht mit *M* bezeichnen, so würden, falls beide in homologen Chromosomen liegen, aus jeder Zygote 50% weibliche und 50% männliche Gonen hervorgehen. Das ist, wenn nur wenige Zygoten (etwa 10—20) analysiert werden, auch der Fall. Bei größerem Zahlenmaterial finden wir aber die monözischen Aufnahmen, die stets zu einem bestimmten Prozentsatz entstehen. Wären die beiden Realisatoren *F* und *M* Allele, dann könnten wir die Entstehung der monözischen Ausnahmen dadurch erklären, daß die Realisatoren-Chromosomen zu Nichttrennen neigen. Dieses Nichttrennen müßte mit bestimmter Häufigkeit erfolgen. Chromosomenzählungen erbrachten dafür jedoch keinen Anhaltspunkt. Als einzige Erklärung bliebe dann die Annahme übrig, daß die Realisatoren *F* und *M* nicht Allele sind. Dann könnten durch Crossing-over zwischen *F* und *M* Realisatoren-Chromosomen mit beiden Realisatoren entstehen, während der homologe Partner keine Realisatoren besitzen würde. Man kann sich weiter vorstellen, daß derjenige Kern, der keine Realisatoren hat, degenerieren würde. Dann müßten die entstandenen monözischen Ausnahmen sämtlich *F* und *M* haben. Im folgenden werden wir einige Beweise für die Richtigkeit dieser Annahme kennenlernen. Auf eine Besonderheit sei noch hingewiesen. Da stets alle 4 Gonenkulturen einer Zygote monözisch sind, müssen wir annehmen, daß hier das Crossing-over zwischen ganzen Chromosomen erfolgt bzw. daß sich die beiden Chromatiden jedes Chromosoms als Einheit verhalten.

MOEWUS (1936) fand bei der cytologischen Untersuchung von keimenden Zygoten der oben schon erwähnten Kreuzung *Chlamydomonas paradoxa* × *Chl. pseudoparadoxa*, daß normalerweise in der keimenden Zygote 4 Zellkerne entstehen, jede Gone bekommt einen Kern (Abb. 6a—c). Häufig beobachtet man jedoch Stadien, in denen man 3 Kerne zählt, 2 normal aussehende und einen kleineren mit stark zerklüfteten Nukleolus (Abb. 6d). Die beiden normalen Kerne teilen sich noch einmal: es sind dann 4 normale Kerne und ein degenerierender Kern vorhanden. Jetzt gliedern sich die Gonen aus: 3 Gonen besitzen einen Zellkern, 1 Gone dagegen einen normalen und einen degenerierenden, inzwischen ganz klein gewordenen Kern (Abb. 6e). Diese Stadien mit degenerierenden Zellkernen finden sich nur bei solchen Kreuzungen, bei denen als Ausnahmen die monözischen Gonenkulturen auftreten. Das gleiche wurde auch in keimenden Zygoten von *Protosiphon botryoides* festgestellt. Bei *Polytoma Pascheri* ist das auch der Fall. Hier werden in den Fällen, in denen die monözischen Ausnahmen entstehen, nur 2 Gonen gebildet; es unterbleibt die 3. Teilung. Es ergibt sich also eine bemerkenswerte Übereinstimmung zwischen dem Auftreten der monözischen Ausnahmen und dem Vorkommen eines degenerierenden Kernes. Wir können daraus schließen, daß in diesen Fällen der Kern ohne Realisatoren degeneriert.

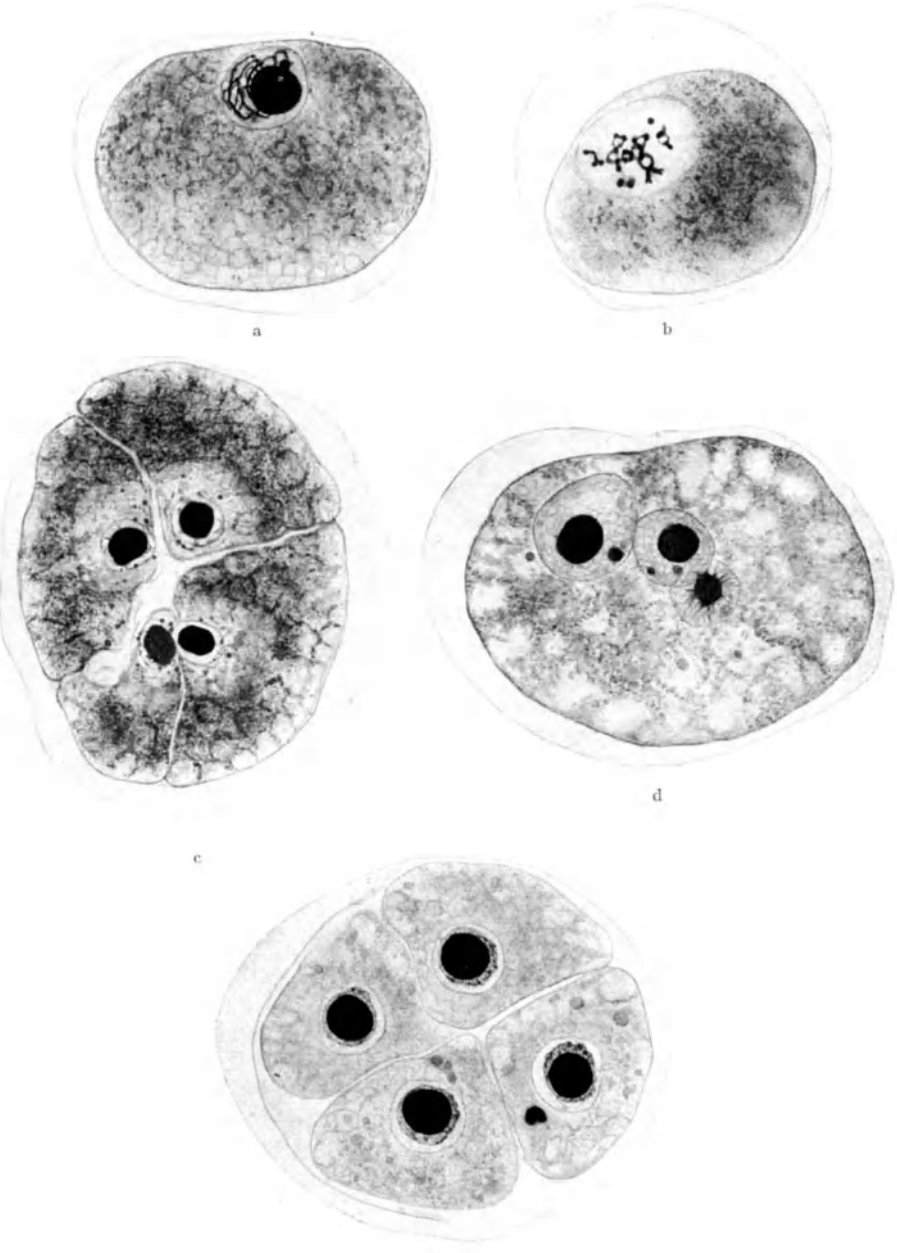


Abb. 6a—e. Keimende Zygoten der Kreuzung *Chlamydomonas paradoxa* × *Chl. pseudoparadoxa.* a Frühe Prophase; b Diplonema; c 4 Plasmaportionen, jede mit einem normalen Kern; d Zygote mit 2 normalen und einem degenerierenden Kern, der einen stark zerklüfteten Nukleolus besitzt; e Zygote in 4 Plasmaportionen aufgeteilt, 3 mit einem normalen Kern, die 4. mit einem normalen und dem kleinen degenerierten Kern. (Nach MOEWUS 1936.)

Wenn wir den Realisatoren-Genen auch die Valenzzahl der Gameten (1, 2, 3, 4) geben, dann hätten die monözischen Ausnahmen in der *Chlamydomonas eugametos*-Gruppe folgende Konstitution (MOEWUS 1938 b): $F^4 \times M^4$ *(braunii)* gibt (F^4M^4)-Monözisten, $F^3 \times M^3$ (*typica*) gibt (F^3M^3)-Monözisten, $F^2 \times M^2$ (*simplex*) gibt (F^2M^2)-Monözisten. Die männlichen Restgameten dieser Monözisten haben tatsächlich immer die Valenz des jeweiligen M-Realisators, die weiblichen Restgameten die des F-Realisators. Die Ausnahmen entstanden zu 2,8%, 3%, und 3,2%. Das F/M-Crossing-over würde also zu etwa 3% vor sich gehen (vgl. Tabelle 8). Die entstandenen Monözisten verhalten sich wie im Freien gesammelte monözische Stämme.

Tabelle 8. Die genetische Analyse der Diözisten, Monözisten und Subdiözisten nach MOEWUS (1938b).

Kreuzung			Zahl der Zygoten	Ausnahmen			Genetische Konstitution	
				Zahl	%	Typ	der Kreuzung	der Ausnahmen
1	*b*	$♀^4 \times ♂^4$	500	14	2,8	$♂^4_♀$	$F^4 \times M^4$	(F^4M^4)
2	*t*	$♀^3 \times ♂^3$	500	15	3,0	$♂^3_♀$	$F^3 \times M^3$	(F^3M^3)
3	*si*	$♀^2 \times ♂^2$	500	16	3,2	$♂^2_♀$	$F^2 \times M^2$	(F^2M^2)
4	*b, si*	$♀^4 \times ♀^2$	300	—	—	—	$F^4 \times F^2$	—
5		$♀^4 \times ♂^2$	500	15	3,0	$♀^2$	$F^4 \times M^2$	(F^4M^2)
6		$♀^2 \times ♂^4$	500	17	3,4	$♂^2$	$F^2 \times M^4$	(F^2M^4)
7	A 5, 6	$♀^2 \times ♂^2$	500	16	3,2	$♂^4_♀$ $♂^2_♀$	$(F^4M^2) \times (F^2M^4)$	(F^4M^4) (F^2M^2)
8	*d, sy*	$♀^3 \times ♂^1$	500	17	3,4	$♀^2$ $♂^2$	$(F^3M^3) \times (F^1M^1)$	(F^3M^1) (F^1M^3)
9	*t, sy*	$♀^3 \times ♂^1$	300	10	3,3	$♀^1$ $♀^2$	$F^3 \times (F^1M^1)$	F^1 (F^3M^1)
10		$♀^1 \times ♂^3$	400	11	2,75	$♂^1$ $♂^2$	$(F^3M^1) \times M^3$	M^1 (F^1M^3)
11	A 9, 10	$♀^1 \times ♂^1$	500	16	3,2	$♂^1_♀$	$F^1 \times M^1$	(F^1M^1)
12	*su*	$♀^2 \times ♂^3$	500	49	9,8	$2su\ ♀^3$ $2su\ ♂^2$	$(F^2M^2t_m) \times (F^3M^3t_f)$	$(F^3M^3t_m)$ $(F^2M^2t_f)$ $(F^3M^2t_m)$† $(F^2M^3t_f)$†

b, t, si, d, sy, su vgl. Erklärung zu Tabelle 7. A 5, 6 bedeutet die bei den Kreuzungen 5 und 6 entstandenen Ausnahmen, A 9, 10 die bei den Kreuzungen 9, 10 entstandenen.

2. Die Kreuzung von Diözisten verschiedener Valenz.

Analysiert man Zygoten aus relativ sexuellen Reaktionen, z. B. $♀^4 \times ♂^2$, so finden wir, daß stets 2 Gonenkulturen $♀^4$-Gameten, 2 Gonenkulturen $♀^2$-Gameten bilden; selbst wenn wir Tausende von Zygoten analysieren, ist niemals eine Ausnahme festzustellen. Die 4 verschiedenen F-Realisatoren F^4, F^3, F^2 und F^1 sind also Allele (Glieder einer multiplen Serie von Allelen). Das gleiche gilt für die 4 M-Realisatoren M^1, M^2, M^3 und M^4.

Analysieren wir jedoch Zygoten aus geschlechtsverschiedenen und valenzverschiedenen Kombinationen, dann entstehen wieder Ausnahmen. Die Analyse von 500 Zygoten der Kreuzung ♀⁴ (*braunii*) × ♂² (*simplex*) ergab 485 Zygoten mit 2 ♀⁴- und 2 ♂²-Gonen, bei 15 Zygoten (=3%) waren alle 4 Gonen ♀²-diözisch. Aus der reziproken Kreuzung ♀² × ♂⁴ entstanden zu 3,4% ♂²-diözische Ausnahmen. Da beide Ausnahmetypen wieder zu etwa 3% auftreten, müssen wir vermuten, daß es sich wieder um das F/M-Crossing-over handelt. Kreuzen wir jetzt die beiden ♀²- und ♂²-diözischen Ausnahmen miteinander (vgl. Tabelle 8), dann finden wir wieder zu 3,2% Ausnahmen: alle 4 Gonenkulturen sind monözisch, davon bilden immer 2 Kulturen Gameten von der Valenz 4, 2 Kulturen Gameten von der Valenz 2. Bei den eben erwähnten Kreuzungen wurde in den keimenden Zygoten niemals ein zugrunde gehender Kern festgestellt.

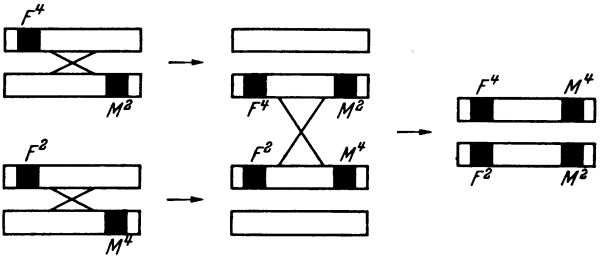


Abb. 7. Der Gang der Analysen der Diözisten (Tabelle 8, 5—7).

An Hand der Abb. 7 können wir uns die Analysenergebnisse sofort verständlich machen. Durch Crossing-over ist bei der ersten Kreuzung $(F^4M^2) = ♀^2$ entstanden, bei der zweiten Kreuzung $(F^2M^4) = ♂^2$. Durch Kreuzung dieser beiden Ausnahmen tritt durch Crossing-over 1. (F^4M^4) und 2. (F^2M^2) auf, dabei stellt 1. einen Monözisten mit der Gametenvalenz 4; 2. einen Monözisten mit der Gametenvalenz 2 dar. Die Typen mit beiden Realisatoren von verschiedener Valenz sind von MOEWUS (1938b) Komplex-Diözisten genannt worden. Ihre Gametenvalenz nimmt ungefähr eine Mittelstellung ein. Sie ergibt sich ganz einfach durch Subtraktion: $4 - 2 = 2$. Bei (F^4M^2) ist F^4 epistatisch über M^2, bei (F^2M^4) M^4 epistatisch über F^2. Die entstandenen Monözisten haben beide Realisatoren von gleicher Valenz. Da auch die in der Natur gefundenen Monözisten eine erblich festgelegte Gametenvalenz haben, können wir vermuten, daß auch diese beide Realisatoren besitzen. Bei der Kreuzung $(F^4M^2) \times (F^2M^4)$ entstehen durch Crossing-over niemals realisatorenlose Chromosomen. Das steht mit der Feststellung im Einklang, daß hierbei auch niemals in den Zygoten absterbende Kerne festgestellt werden konnten. Solche Komplex-Diözisten sind auch bei *Polytoma*-Kreuzungen (MOEWUS 1935a) und bei den Kreuzungen zwischen *Protosiphon*-Rassen (MOEWUS 1935d) festgestellt worden. Diese Komplex-Diözisten besitzen eine stark herabgesetzte Vitalität. Bei *Chlamy-*

domonas, Protosiphon und *Polytoma* sind demnach die Realisatoren F und M nicht Allele.

3. Die Analysen der Monözisten.

Wenn die im vorigen Abschnitt ausgesprochene Vermutung, daß die Monözisten beide Realisatoren haben, richtig ist, dann müßte *dresdensis,* ein Monözist mit der Valenz 3, die Konstitution (F^3M^3) haben. *Chl. eugametos* f. *synoica* hätte dann (F^1M^1). Durch die Kreuzung beider Monözisten müßte dann durch F/M-Crossing-over 1. (F^3M^1) und 2. (F^1M^3) entstehen, d. h. es würden als Ausnahmen Komplex-Diözisten auftreten: 1. wäre ♀²-, 2. ♂²-diözisch. Wie aus Tabelle 8 hervorgeht, ist das tatsächlich der Fall. Die erwarteten Komplex-Diözisten sind zu 3,4% entstanden.

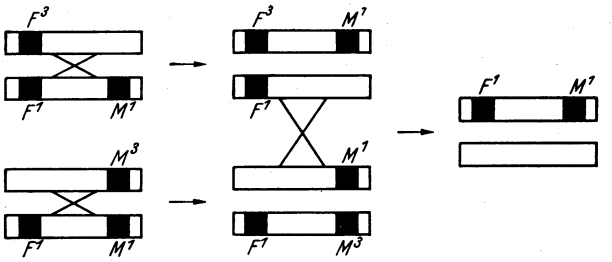


Abb. 8. Die Züchtung von F^1 und M^1-Diözisten (Tabelle 8, 9—11).

Die Rückkreuzung der beiden Ausnahmen ergab zu 2,7% wieder die beiden Eltern-Monözisten.

Bisher haben wir nur die rein diözischen Typen mit F^4, F^3, F^2, M^2, M^3 und M^4. MOEWUS gelang es nun, Typen der Konstitution F^1 und M^1 herauszuzüchten. Wie aus Tabelle 8 hervorgeht, lassen sich diese sehr leicht durch die Kreuzungen $(F^1M^1) \times F^3$ und $(F^1M^1) \times M^3$ erhalten. Kreuzt man jetzt F^1 und M^1, dann entstehen zu 3,2% wieder Monözisten mit der Valenz 1. In Abb. 8 ist der Gang dieser Kreuzungen zusammengestellt.

Damit ist gezeigt worden, daß die im Freien gefundenen Diözisten nur einen Realisator F oder M haben, während sämtliche Monözisten beide Realisatoren in gleicher Valenz haben. Die neu aufgetretenen Komplex-Diözisten besitzen beide Realisatoren in verschiedener Valenz. Aus Freilandmaterial sind solche Komplex-Diözisten niemals isoliert worden. Das mag, wie MOEWUS (1938b) betont, damit zusammenhängen, daß die Lebensfähigkeit der Komplex-Diözisten gegenüber den Diözisten und Monözisten stark herabgesetzt ist.

4. Die Analyse der Subdiözisten.

Die Analyse der Subdiözisten *(Chl. eugemetos* f. *subheteroica)* ergab (MOEWUS 1938b), daß die Subdiözie durch ein besonderes Gen bedingt ist: t_m bewirkt ♀ Subdiözie, t_f dagegen ♂ Subdiözie (vgl. MOEWUS 1934).

Die beiden Gene t_f und t_m sind Allele. Die Subdiözisten haben außerdem beide Realisatoren von gleicher Valenz. Zwischen M und t erfolgt zu etwa 10% Austausch. Der ♀ Subdiözist hat die Konstitution ($F^1M^1t_m$), der ♂ Subdiözist ($F^1M^1t_f$). Durch Kreuzung der beiden Subdiözisten mit den Monözisten (F^4M^4), (F^3M^3) und (F^2M^2) kann man durch Crossing-over ♀ bzw. ♂ Subdiözisten erhalten, deren Gameten die Valenzen 2, 3 und 4 haben. Bei diesen Kreuzungen entsteht außerdem zu etwa 3% ein Komplex-Diözist. Typen mit der Konstitution eines Komplex-Diözisten, die außerdem t_f oder t_m besitzen, sind nicht lebensfähig. Kreuzt man daher zwei Subdiözisten mit verschiedener Gametenvalenz, dann müßten, wie Tabelle 8 zeigt, durch F/M-Crossing-over auch Zygoten entstehen, deren 4 Gonen die Konstitution eines Komplex-Diözisten mit einem t-Gen besitzen. Da diese nicht lebensfähig sind, müßten solche Zygoten bei der Keimung absterben. Die Auszählung keimender Zygoten dieser Kreuzung ergab tatsächlich zu 3,08% absterbende Zygoten ($n = 20000$).

Hingewiesen sei noch auf die Rasse d von *Protosiphon botryoides* (vgl. S. 310), bei der die Geschlechtsbestimmung sehr frühzeitig erfolgt. MOEWUS (1935d) konnte zeigen, daß die frühzeitige Bestimmung des Geschlechts auf ein besonderes Gen *d* zurückzuführen ist, das mit den Realisatoren gekoppelt ist.

Zusammenfassend läßt sich folgendes sagen. Die Realisatoren F und M sind nicht Allele *(Chlamydomonas, Protosiphon, Polytoma)*. Crossing-over zwischen F und M erfolgt bei *Protosiphon* zu etwa 3%, bei *Polytoma* zu etwa 8%, bei der *Chlamydomonas paradoxa*-Gruppe zu etwa 11%, bei der *Chlamydomonas eugametos*-Gruppe zu etwa 3%. Die Diözisten haben nur einen Realisator, F oder M, die Monözisten beide Realisatoren in gleicher Valenz, die Komplex-Diözisten, die eine stark herabgesetzte Vitalität besitzen, beide Realisatoren in verschiedener Valenz, die Subdiözisten beide Realisatoren in gleicher Valenz, außerdem die ♀ Subdiözisten noch das Gen t_m, die ♂ Subdiözisten das Gen t_f, beide Gene sind mit den Realisatoren gekoppelt. Die Gametenvalenz aller bisher untersuchten Formen ist streng erblich festgelegt.

PHILIP und HALDANE (1939) weisen darauf hin, daß die von MOEWUS (1938b) erhaltenen Crossing-over-Werte zwischen den Realisatoren F und M äußerst konstant sind. Sie schwanken nur zwischen 2,6—3,4% für je $n = 500$ analysierte Zygoten (d. h. 13—17 Austauschzygoten). Als Mittelwert wurde für $n = 15000$ ein F/M-Austausch von 3,08% gefunden. Da der mittlere Fehler von $M = 3{,}08\%$ für $n = 500$ aber $m = 0{,}77$ beträgt, müßten die Schwankungen in den 27 Einzelanalysen bedeutend größer sein (etwa 1,8—4,4%). Die von MOEWUS (1938b) angegebenen Analysen sind im Jahre 1934 ausgeführt und erst 1938 ausgewertet worden. Bei der Auswertung wurde auf die Konstanz der Austauschwerte nicht weiter geachtet. Zur Erklärung dieser Erscheinung wurden die verschiedensten Hypothesen aufgestellt (wie Termonwirkung bei der Zygotenkeimung, Fehler bei dem Test auf Monözie und Diözie, Über-

lagerung durch Nichttrennen der Realisatorenchromosomen, genetische Ursachen usw.), die sich aber bei einer experimentellen Nachprüfung nicht als stichhaltig erwiesen. Als Ende 1939 und während des Jahres 1940 Mutationsversuche ausgeführt wurden, kamen wieder F/M-Analysen zur Durchführung. Dabei wurde in einigen Fällen eine größere Streuung der Austauschwerte gefunden. So ergaben 5 Analysen von Zygoten, die aus Kreuzungen eines Komplex-Diözisten (F^aM^b) mit einem Diözisten (F^c oder M^c) hervorgegangen waren, folgende Werte: 2,0%, 2,8%, 3,4%, 3,6%, 4,4% für je n = 500 ($M = 3{,}24\%$). Als noch einmal die umfangreichen Protokolle aus dem Jahre 1934 durchgesehen wurden, fand sich an einer Stelle (Analyse von Zygoten der Kreuzung $F^2 \times M^2$) die Bemerkung, daß etwa 3 % der Zygoten langsamer keimen als die übrigen. Dieser Befund wurde auch bei ähnlichen Analysen der Jahre 1939/40 gemacht. Es tauchte jetzt der Gedanke auf, daß der Grund für die konstanten Austauschwerte ein ganz trivialer ist.

Bei allen bisherigen Analysen wurden jedesmal Zehntausende von Zygoten in einer Schale zur Keimung angesetzt. Wenn die ersten Zygoten gekeimt waren, wurde mit einer Pipette eine Probe von einigen Hundert herausgenommen und von dieser Probe 100 Zygoten isoliert. Da inzwischen der Tropfen durch Verdunstung kleiner geworden war und möglicherweise eine Schädigung der Zygotengonen erfolgen könnte, wurde für die zweiten 100 Zygoten der Keimschale eine neue Probe entnommen usw. für jedes neue Hundert. Der Keimzustand in jedem Tropfen ist folgender: Der größte Teil der Zygoten ist soweit gekeimt, daß sich die 4 Gonen in der Zygotenhülle schon lebhaft bewegen. Ein geringer Teil ist erst in Aufteilung begriffen. Um diesen Teil mit zu berücksichtigen, wurden unter je 100 isolierter Zygoten, von denen später die 4 Gonen isoliert werden sollten, selten 2, meist 3, selten 4 solcher langsam keimenden Zygoten auch isoliert, jedoch nicht besonders gekennzeichnet. Es sollte damit nur erreicht werden, daß Zygoten aller Keimstadien erfaßt werden. Wie sich sofort herausstellen wird, ist hierdurch aber eine unbeabsichtigte Auslese von Austauschzygoten vorgenommen worden.

Die oben erwähnte größere Streuung bei 5 Analysen bezieht sich auf Kreuzungen, bei denen der eine Elter sowie der eine Austauschtyp ein Komplex-Diözist ist. Komplex-Diözisten haben bekanntlich eine herabgesetzte Vitalität (vgl. Moewus 1938b). Es wurde festgestellt, daß die Zygoten dieser Kreuzungen erheblich langsamer keimen. Eine solche Notiz fand sich auch bei der Kreuzung XXIX der 1934-Analysen. Bei anderen Kreuzungen ($F^a \times M^a$, $F^aM^a \times F^bM^b$, $F^aM^a \times F^b$ oder M^b) keimen die Zygoten viel schneller, aber immer ist ein (kleiner) bestimmter Prozentsatz langsamkeimender Zygoten darunter. Bei Kreuzungen $F^aM^b \times F^bM^a$ dagegen keimen die Zygoten langsam, ein (kleiner) bestimmter Prozentsatz von Schnellkeimern ist darunter. Inzwischen wurde noch festgestellt, daß die Zygoten aus Kreuzungen von $F^a \times F^b$ oder $M^a \times M^b$ ohne Ausnahme schnell keimten.

Auf Grund dieser Feststellungen erklärt sich die geringe Streuung der Austauschwerte auf folgende Weise: Zygoten, in denen sich Gonen als Komplex-Diözisten finden, oder Zygoten, in denen bei F/M-Austausch ein zugrunde gehender, realisatorenloser Kern entsteht, keimen langsamer als Zygoten, in den alle Gonen F^a oder M^a oder F^aM^a sind oder solche Zygoten, in denen kein Kern zugrunde gegangen ist. Neue Beobachtungen, die bei der Analyse der Komplex-Diözisten gemacht wurden, lehrten, daß die Komplex-Diözisten, bei denen die Differenz der beiden Realisatorenvalenzen nur 1 ist, lebensfähiger sind als solche, bei den die Differenz größer ist (Kreuzung XXVIII, XXXX bei MOEWUS 1938b).

Bei der Isolierung der keimenden Zygoten wurde eine Auslese vorgenommen, indem immer eine bestimmte Anzahl von Zygoten mit anderem Verhalten (langsamkeimend: Kreuzung I—IX, XVIII—XXIII, XXX bis XXXIV, XXXVI—XXXX); schnellkeimend: XXIV—XXVIII in MOEWUS (1938b) Tabellen 2—6 — unter je 100 selten 2 oder 4, meist 3 — *mitisoliert wurde. Das ergibt für n=500 13—17 solcher Zygoten, und diese sind es gerade, bei denen Austausch erfolgt ist.* Es sind also absichtlich im Keimverhalten abweichende Zygoten jedesmal isoliert worden. Da die Protokolle erst 4 Jahre nach den Analysen ausgewertet wurden, wurde diesen Zusammenhängen keine Beachtung geschenkt. Es ist also nicht möglich, die in den Einzelversuchen erhaltenen F/M-Austauschwerte statistisch zu erfassen. Wie die oben erwähnten Kreuzungen mit normaler Streuung ergaben, ändert sich an den tatsächlichen Austauschwerten nur wenig (n = 15000 mit 3,08%, n = 2500 mit 3,28%). Es werden zur Zeit folgende Versuche ausgeführt: 1. Genaue Bestimmung der Keimungsgeschwindigkeit von Zygoten verschiedenen Typen (vgl. oben), 2. Isolierung der Zygoten vor dem Ansetzen zur Keimung; denn hierbei ist eine Auslese unmöglich. Diese Versuche werden gerade durchgeführt. Bisher liegen 15 Einzelanalysen vor (mit je n = 500): $F^3 \times M^1$ Austausch zu 1,6%, 2,4%, 2,8%, 3,0%, 2,6%; $F^3 \times M^3$ Austausch zu 3,0%, 2,6%, 1,8%, 4,0%, 3,6%; $F^aM^b \times F^bM^a$ Austausch zu 2,2%, 3,2%, 4,0%, 4,2%, 4,6%. Mit den obigen Analysen haben wir also 20 Einzelwerte, die normal streuen. Als Mittelwert für den F/M-Austausch ergibt sich 3,09%.

Auch die Austauschwerte, die sich bei der Analyse der Subdiözie ergaben (t_f, t_m) ordnen sich hier an. Je niedriger die Valenz der Realisatoren in Verbindung mit t_f oder t_m ist, desto größer ist die Vitalität der Kulturen. Bei den in Tabelle 6 (MOEWUS 1938b) gebrachten Analysen sind daher auch höchstwahrscheinlich solche Auslesen vorgenommen worden; genauere Bestimmungen stehen aber noch aus.

HARTMANN (1934a) berichtet über Versuche von MOEWUS über Nichttrennen der Realisatorenchromosomen bei der Kreuzung zwischen *Chlamydomonas paupera* und *Chl. eugametos* f. *subheteroica*. Dabei wurden u. a. „Überweibchen" erhalten, denen die Valenz 6 gegeben wurde. Da weitere Analysen nicht ausgeführt werden konnten, außerdem auch

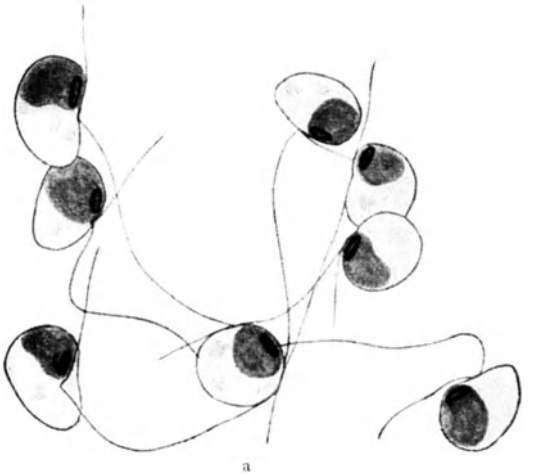
genauere cytologische Untersuchungen fehlen, ist es zur Zeit nicht möglich, die Ergebnisse mit den *Chlamydomonas*-Gamonen (vgl. S. 337) in Einklang zu bringen. Es scheint, also ob in diesen Fällen weit kompliziertere Verhältnisse herrschen, als von HARTMANN (1934a) ursprünglich angenommen worden ist.

IX. Die Befruchtungsstoffe oder Gamone.

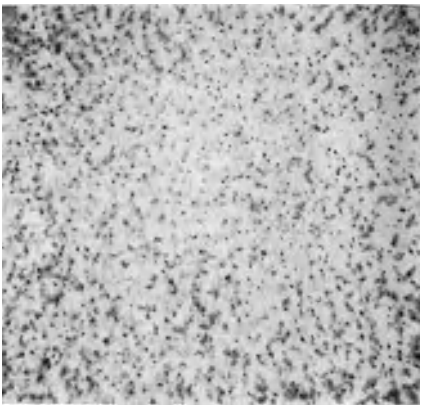
1. Der biologische Nachweis von Gamonen.

Es ist verständlich, daß schon frühzeitig die Frage auftauchte, wie die Gameten zueinander finden. Bei einer großen Algengruppe, den Rotalgen *(Rhodophyceae)*, sind beiderlei Geschlechtszellen nicht durch Geißeln beweglich. Die Androgameten, die sog. Spermatien, werden in großer Menge gebildet und gelangen — durch Wasserströmungen getrieben — an die Trichogynen, an denen sie kleben bleiben. Im Jahre 1854 beschrieb THURET die Befruchtung von *Fucus*. Die aus den Konzeptakeln ausgestoßenen Eier werden von einer Unmenge von Spermatozoiden angeschwärmt. Sobald ein Spermatozoid in das Ei eingedrungen ist, schwimmen die übrigen Spermatozoiden fort. Wer dieses Phänomen einmal unter dem Mikroskop beobachtet hat, kommt zu dem Schluß, daß die Spermatozoiden von den Eiern angelockt werden. Man gewinnt den Eindruck, daß die Eier irgendwelche Stoffe ausscheiden, welche die Spermatozoiden chemotaktisch in ihrer Richtung beeinflussen. In der Natur liegen die Verhältnisse sehr kompliziert, wie SCHREIBER (1931b) gezeigt hat. Das Seewasser enthält in der Nähe der *Fucus*-Standorte im Mittel pro Liter 5 Eier; in der gleichen Menge sind etwa 15000 Spermatozoiden vorhanden. Und doch kommen von 100000 Spermatozoiden nur ein oder zwei Stück zur Kopulation. Das letzte Wegstück, das die Spermatozoiden zum Ei zurücklegen, wird aber durch Chemotaxis gerichtet sein. Über die chemische Natur dieser Anlockungsstoffe oder Gamone von *Fucus* wissen wir zur Zeit noch nichts. Beachtung verdient die Angabe von EMERSON und FOX (1940), daß die Eier viel Chlorophyll und Fucoxanthin, die Spermatozoiden viel Carotine enthalten.

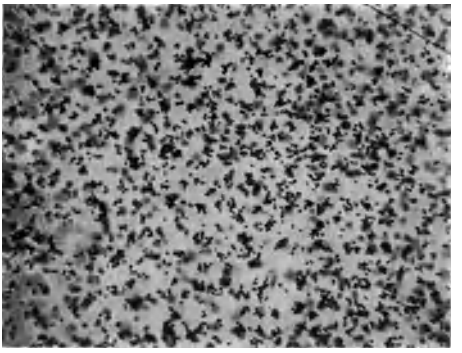
PASCHER (1931b) führt einige Versuche mit der oogamen Chlorophycee *Sphaeroplea* an. Man sieht bei dieser monözischen Alge, wie sich die Spermatozoiden lebhaft auf die mit geöffneten Oogonien versehenen Fadenstücke stürzen und eindringen, um dann die Eier zu umschwärmen. Bringt man einen kleinen Tropfen des Wassers, in dem sich einige weibliche Fadenstücke befunden haben, in einen Tropfen, der Spermatozoiden enthält, so sammeln sich die Spermatozoiden sofort in schlierenartigen Bändern oder unregelmäßigen Haufen an. Später ist die Verteilung wieder gleichmäßig. PASCHER legte Baumwollfäden zwischen weibliches Fadenmaterial und fand, nachdem diese Baumwollfäden in Spermatozoidenflüssigkeit gebracht wurden, daß sich die Spermatozoiden auf die Fäden stürzen und daß diese Fäden 1—2 Stunden lang angeschwärmt wurden.



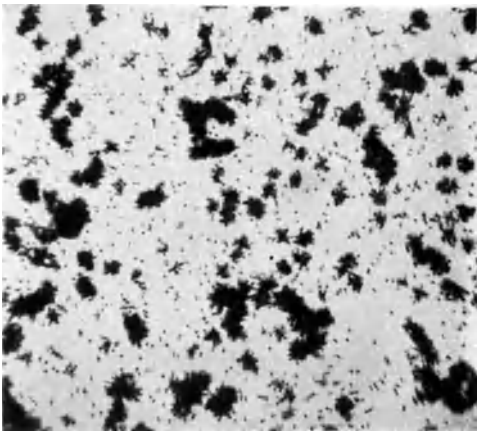
a



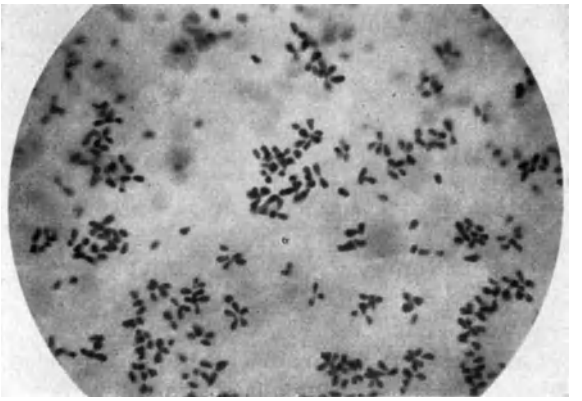
b



d



c



e

f

Damit ist gezeigt worden, daß die weiblichen Fäden — und wir können wohl mit Sicherheit sagen, die Eier — Stoffe (Gamone) sezernieren, die auf Spermatozoiden chemotaktisch anlockend wirken.

Besonders auffällig sind die bei den Kopulationen auftretenden Gruppenbildungen, die seit BERTHOLD (1881) an zahlreichen Algen, deren Gameten durch Geißeln beweglich sind, beobachtet worden sind. Bei *Ectocarpus* setzen sich die Gynogameten fest, sie werden dann von zahlreichen Androgameten umschwärmt. In jeder Gruppe befindet sich also ein Gynogamet und zahlreiche Androgameten (Abb. 9a). Aus jeder Gruppe geht daher nur eine Zygote hervor (BERTHOLD 1881, HARTMANN 1925, 1934b, 1937). Ähnliche Gruppen werden nach SCHREIBER (1931) auch bei der Kopulation der Gameten von *Cladostephus spongiosus* gebildet. Trotz Isogamie kann man hier die beiden Gametensorten dadurch unterscheiden, daß die Gynogameten nach kurzer Schwärmdauer unbeweglich werden, während die Androgameten länger beweglich sind und die unbeweglichen Gynogameten umschwärmen. Auch bei der diözischen und anisogamen *Colpomenia sinuosa* wird nach KUNIEDA und SUTO (1938) stets ein großer Gynogamet von zahlreichen kleineren Androgameten umschwärmt.

Bei anderen Algen bestehen die Gruppen jedoch aus zahlreichen Gyno- und Androgameten. Aus jeder dieser Gruppen gehen in der Regel mehrere Kopulationspaare und Zygoten hervor. Abbildungen von dieser Art der Gruppenbildungen geben GEITLER (1931) bei *Tetraspora lubrica*, MOEWUS (1933) bei *Chlamydomonas eugametos* (Abb. 9b, c), HÄMMERLING (1934) bei *Acetabularia mediterranea*, FÖYN (1934a) bei *Cladophora Suhriana* (Abb. 9d), FÖYN (1934b) bei *Ulva lactuca*, LERCHE (1937) bei *Dunaliella* (Abb. 9e). Weitere Angaben über Gruppenbildungen finden sich bei *Chaetomorphea aerea* nach HARTMANN (1929b), *Hydrodictyon reticulatum* nach MAINX (1931), *Polytoma uvella* nach MAINX (1931), *Chlamydomonas paupera* nach PASCHER (1931b), *Protosiphon botryoides* nach KLEBS (1896) und MOEWUS (1933, 1935d), *Botrydium granulatum* nach MOEWUS (1940b) (Abb. 9f), *Chlamyodomonas braunii* und *dresdensis* nach MOEWUS (1938b), *Enteromorpha*-Arten nach HARTMANN (1929b) und MOEWUS (1938b), *Stephanosphaera pluvialis* nach MOEWUS (1933).

Gibt man nicht zu dichte Gametensuspensionen beider Geschlechter auf dem Objektträger zusammen, dann sehen wir, wie sich an vielen Stellen zunächst zwei Gameten vereinigen (Zweiergruppen), zu diesem Paar stoßen dann weitere Gameten. Mehrere dieser Zweier-, Dreier- und Vierergruppen vereinigen sich und bilden immer größere Gruppen, bis es schließlich zu großen Zusammenballungen kommt, die aus 100 und

Abb. 9a—f. Die Gruppenbildung bei der Kopulation von Algengameten. a *Ectocarpus siliculosus*, ein fest sitzender Gynogamet von 7 Androgameten umgeben, die mit ihrer Geißel den Gynogameten berühren (nach HARTMANN 1937); b *Chlamydomonas eugametos*, Gameten eines Geschlechts; c Gruppenbildung nach Zufügen von Gameten des anderen Geschlechts (nach MOEWUS 1933); d *Cladophora Suhriana* (nach FÖYN 1934a); e *Dunaliella salina* (nach LERCHE 1937); f *Botrydium granulatum* Gruppenbildung nach der Kombination von Restgameten mit und ohne Augenfleck (nach MOEWUS 1940b).

mehr Gameten beider Geschlechter bestehen können. Verwendet man dichte Gametenaufschwemmungen, so entstehen in wenigen Sekunden diese großen Gruppen „mit der Exaktheit einer chemischen Reaktion" (GEITLER 1931, S. 179). In der Regel gehen aus diesen Gruppen halb so viel Kopulationspaare hervor, wie Gameten insgesamt in der Gruppe vorhanden waren. HÄMMERLING (1934) beobachtete bei *Acetabularia*, daß aus Vierergruppen zwei Zygoten hervorgehen.

Man vermutete, daß diese Gruppen dadurch entstehen, daß sich die Gameten chemotaktisch anlocken. Den ersten Hinweis dafür, daß die Gameten irgendwelche Stoffe ausscheiden, erbrachte GEITLER (1931) an *Tetraspora lubrica*. Die Gameten des einen Geschlechts bilden in Extrakten bzw. Zentrifugaten des anderen Geschlechts auch Gruppen: +-Gameten bilden in —-Gametenextrakten, —-Gameten in +-Gametenextrakten Gruppen. In diesen Gruppen erfolgen jedoch keine Kopulationen. Nach einiger Zeit lösen sie sich wieder auf. GEITLER meint, daß die „Geschlechtsstoffe" des entgegengesetzten Geschlechts zur Bildung dieser Gruppen führen. Wie diese anomale Gruppenbildung zustande kommt, bleibt ungeklärt. Auch MOEWUS (1933) fand bei *Chlamydomonas eugametos*, daß in Zentrifugaten des einen Geschlechts Gameten des anderen Geschlechts diese anomalen Gruppen bildeten. In bakterienfreien Filtraten von Gametensuspensionen erfolgen diese Gruppenbildungen nicht. Anscheinend bewirken die in den Zentrifugaten enthaltenen Bakterien die Entstehung dieser Gruppen; sie scheinen als „Anlockungszentren" zu wirken, wie es vielleicht auch bei den von GEITLER ausgeführten Versuchen der Fall war. Da diese „Geschlechtsstoffe" offenbar der chemotaktischen Anlockung der Gameten dienen, ist für diese Anlockungs- oder Befruchtungsstoffe die Bezeichnung *Gamone* eingeführt worden.

MOEWUS (1933) stellte fest, daß die Gamone nur im Licht gebildet werden. Unbewegliche Zellen vermögen nicht zu kopulieren. Auch das Beweglichwerden unbegeißelter Zellen, die vom Agar abgehoben und in Wasser gebracht werden, erfolgt nur, wenn die Zellen belichtet werden. Die Zellen werden aber auch im Dunkeln beweglich, und zwar dann, wenn sie in eine 1%ige Rohrzuckerlösung gebracht werden. Diese beweglichen Dunkelzellen sind jedoch nicht kopulationsfähig. Erst nach einer Belichtung von 30—45 Min. Dauer an der künstlichen Sonne beginnen sie zu kopulieren. Man kann nun diese Dunkelzellen auch im Dunkeln reaktionsfähig machen. Man bereitet sich aus kopulationsfähigen Gyno- und Androgameten Filtrate. In diese Filtrate werden weibliche und männliche Dunkelzellen gebracht. Es stellte sich heraus, daß die weiblichen Dunkelzellen nur in einem Filtrat aus Gynogameten, die männlichen Dunkelzellen nur in einem Filtrat aus Androgameten kopulationsfähig werden. Niemals werden die reaktionslosen Gynogameten durch ein Androgameten-Filtrat, die reaktionslosen Androgameten durch ein Gynogameten-Filtrat kopulationsfähig. Diese Versuche zeigen, daß die Gamone der Gynogameten und der Androgameten verschieden sein müssen; es gibt

geschlechtsspezifische Gamone: Gynogamone und Androgamone. Dieser eben geschilderte, von MOEWUS (1933) angestellte Versuch ist von grundlegender Bedeutung. Mit Hilfe der reaktionslosen Gyno- und Androgameten ist es möglich geworden, die Gamone genauer zu untersuchen und zu prüfen, ob es nicht bekannte chemische Verbindungen gibt, welche die natürlichen Gamone ersetzen können. MOEWUS (1933) fand, daß die Gamone unbeständig sind, eine Feststellung, die auch GEITLER (1931) an den Gamonen von *Tetraspora lubrica* machte. Auch bei einer monözischen Rasse von *Protosiphon botryoides* und der monözischen *Stephanosphaera pluvialis* konnte MOEWUS (1933) zeigen, daß sogar die beiden Restgametensorten zweierlei verschiedene Gamone sezernieren. Auch diese Gamone waren recht unbeständig. Über ihre chemische Natur konnte nichts ausgesagt werden.

Die beiden (isogamen) Gametensorten von *Ectocarpus siliculosus* weisen nach HARTMANN (1934b) deutliche physiologische Differenzen auf. Die Androgameten sind länger beweglich als die Gynogameten. Bei der Gruppenbildung setzt sich der Gynogamet fest und wird von einer größeren Zahl Androgameten umschwärmt. HARTMANN betont, daß man für die Gruppenbildung das Vorhandensein von zwei verschiedenen „Reizstoffen" annehmen muß. Bei dem Zusammenbringen gleich gut beweglicher Gyno- und Androgameten setzen sich die Gynogameten fest und verlieren ihre Geißeln. Die isolierten Gynogameten (ohne Androgameten) sind nach wie vor beweglich. Die Androgameten würden demnach einen „Reizstoff" ausscheiden, durch den die Gynogameten veranlaßt werden, ihre Bewegung aufzugeben. Gleichzeitig beobachtet man, daß die Androgameten sich auf die festsitzenden Gynogameten stürzen. Die Gynogameten würden demnach einen „Reizstoff" sezernieren, welcher die Androgameten chemotaktisch anlockt. In einer späteren Arbeit gibt HARTMANN (1937) an, daß die Gameten einer Rasse nach wenigen Stunden weniger beweglich werden und sich teilweise festsetzen. Eine Gynogametensorte, die anfangs gut kopuliert hat, gab später mit denselben Androgameten weder Gruppenbildung noch Kopulationen. Dieser Kombination setzte HARTMANN das Filtrat von 3—4 noch gut beweglichen Gynogametensorten hinzu. Nach wenigen Sekunden war eine schwache Gruppenbildung und Kopulationen zu beobachten. HARTMANN erblickt in diesem Versuch den Nachweis besonderer „weiblicher Sexualstoffe". Man kann das Ergebnis so deuten, daß die nicht mehr reaktionsfähigen Gynogameten durch das Filtrat der gut reaktionsfähigen Gynogameten kopulationsfähig werden, d. h. „Gamon" speichern und jetzt wieder Androgameten anlocken. Weiter wurde gefunden, daß eine Androgametensorte nicht mehr mit einer sonst gut reagierenden Gynogametensorte kopulierte. Nach dem Zufügen eines Filtrates von einigen Androgametensorten trat eine schwache, aber deutliche Gruppenbildung ein, ein Anzeichen dafür, daß durch das Androgamon die Androgameten wieder kopulationsfähig werden. Leider ist

folgender Versuch nicht beschrieben worden: was geschieht, wenn man zu Gynogameten ein Androgameten-Filtrat zugibt? Werden dabei die Gynogameten unbeweglich? Damit könnte tatsächlich einwandfrei nachgewiesen werden, daß der von den Androgameten sezernierte Stoff das Festsetzen der Gynogameten bewirkt. Die verschieden lange Beweglichkeit verschiedener Rassen spricht wohl auch dafür, daß bei *Ectocarpus siliculosus* Beweglichkeitsstoffe eine Rolle spielen.

Schließlich sei noch auf die Versuche von MOEWUS an *Chlamydomonas pseudoparadoxa* hingewiesen, über die HARTMANN (1934a) berichtet hat. Die Rasse Coimbra dieser Art ist diözisch und hat genotypische Geschlechtsbestimmung. Die Klone der Rasse Gießen waren niemals zur Kopulation zu bringen, obwohl die besonders gestalteten Gameten vorhanden waren. Daraufhin wurden 20 Gießen-Klone mit +- und —-Filtraten von *Coimbra*-Gameten behandelt. Dabei zeigte sich, daß 7 der Gießen-Klone durch +-*Coimbra*-Filtrate, 13 Gießen-Klone durch —-*Coimbra*-Filtrate reaktionsfähig werden. Zwischen diesen beiden Sorten erfolgen jetzt Kopulationen. Daraus muß geschlossen werden, daß die Gießen-Klone entweder überhaupt keine Gamone, oder nicht mehr so viel Gamone ausscheiden, als zur Kopulation notwendig sind. Durch die *Coimbra*-Filtrate erlangen die Gießen-Gameten wieder ihre Reaktionsfähigkeit. Analysiert man die 4 Gonenkulturen von Zygoten, die aus solchen Kopulationen hervorgegangen sind, so zeigt sich, daß von den 4 Klonen 2 durch +-*Coimbra*-Filtrate, 2 durch —-*Coimbra*-Filtrate kopulationsfähig werden. Die Rasse Gießen von *Chlamydomonas pseudoparadoxa* ist also genotypisch diözisch. Durch Kreuzung mit *Chlamydomonas paradoxa* wurden *paradoxa-Klone* erhalten, deren Gameten erst durch Filtratbehandlung kopulationsfähig werden. Die fehlende oder mangelhafte Gamonbildung ist erblich bedingt und wird entweder durch das Realisator-Gen beeinflußt oder ist mit den Realisatoren gekoppelt. Die letzte Annahme besitzt mehr Wahrscheinlichkeit. Damit ist auch bei *Chlamydomonas pseudoparadoxa* ein Gamon-Test nachgewiesen worden, der eindeutiger zu sein scheint, als die an *Ectocarpus siliculosus* gemachten Beobachtungen.

2. Die Wirkungsweise und die Chemie der Chlamydomonas-Gamone.

a) Allgemeines. Über die chemische Natur der Stoffe, die bei den Sexualvorgängen der Algen, Pilze, Moose, Farne und der höheren Pflanzen eine Rolle spielen, war bis zum Jahre 1938 nichts bekannt. Gerade die Algen haben sich als günstige Versuchsobjekte erwiesen, an denen man diese Vorgänge sehr genau untersuchen kann. Unter den Algen war es die *Volvocales*-Gattung *Chlamydomonas*, bei welcher der Nachweis für das Vorhandensein von Gynogamonen und Androgamonen auf biologischem Wege leicht zu führen war (MOEWUS 1933). Dank der Notwendigkeit des Lichts für die Gamonbildung konnte eine Testmethode ausgearbeitet werden, die es gestattete, durch Filtration von Gameten und Behandlung

reaktionsloser Dunkelgameten mit den Filtraten den Nachweis zu erbringen, daß Gyno- und Androgameten ganz spezifische Stoffe sezernieren. Diese Versuche sind von MOEWUS am Kaiser Wilhelm-Institut für Biologie in Berlin-Dahlem ausgeführt worden. Die chemischen Untersuchungen, die eine Fülle neuer biologischer Versuche nach sich zogen, wurden am Kaiser Wilhelm-Institut für medizinische Forschung in Heidelberg weitergeführt. Erst durch die Gemeinschaftsarbeit von Chemikern und Biologen war es möglich, so wesentliche Fortschritte zu erzielen, wie man sie im Jahre 1933 nicht einmal hatte ahnen können. Durch diese Untersuchungen, über die im folgenden berichtet wird, konnten auch besondere Fragen der Genetik wie z. B. die Wirkungsweise der Gene weiter analysiert und damit in ein Gebiet vorgestoßen werden, das von verschiedener Seite her bearbeitet wird und zu dem wichtigsten der Genetik wie der gesamten Biologie gehört. Gerade hierbei zeigte es sich, wie notwendig die Zusammenarbeit zwischen Biologen und Chemikern ist.

b) Beweglichkeitsstoffe. Die *Chlamydomonas eugametos*-Zellen haben, wenn sie auf Agar kultiviert werden, keine Geißeln. Vermischt man weibliche und männliche unbegeißelte Zellen innig miteinander, so erfolgt niemals Zygotenbildung, auch bei intensivster Belichtung nicht. Die Begeißelung der Zellen und die damit verbundene Beweglichkeit scheint demnach eine unbedingte Voraussetzung für die Kopulation zu sein. Es war daher notwendig, zuerst die Bedingungen für die Beweglichkeit genauer kennenzulernen.

MOEWUS (1938c) fand, daß man die unbegeißelten Zellen von *Chlamydomonas eugametos* f. *simplex* auf dreierlei Art begeißelt und beweglich machen kann:

1. Durch Belichtung. Belichtet man unbegeißelte Zellen in wäßriger Suspension, so gelangen innerhalb von 4 Min. die beiden Geißeln zur Ausbildung, und die Zellen beginnen umherzuschwimmen. Die Wellenlänge des sichtbaren Lichts spielt dabei keine Rolle. Wirksam war monochromatisches Licht der Wellenlängen 643, 589, 546, 496 und 436 mμ. Im Dunkeln erhalten die Zellen, wenn sie sich in destilliertem Wasser oder in KNOP-Lösung befinden, keine Geißeln.

2. Im Dunkeln in Gegenwart bestimmter Zucker unter aeroben Bedingungen. Bringt man die Zellen in eine 1%ige d-Glucoselösung, so werden die Geißeln auch im Dunkeln gebildet, und die Zellen werden im Dunkeln beweglich (= bewegliche Dunkelzellen). Sauerstoff ist dazu unbedingt erforderlich. Unter anaeroben Bedingungen unterbleibt die Geißelbildung. Dasselbe gilt auch für *Chlamydomonas braunii* und *dresdensis* (MOEWUS 1939a, b). Die Zeit, die vom Einbringen in die Zuckerlösung bis zum Beweglichwerden vergeht, ist, wenn verschiedene Zucker und verschiedene Arten miteinander verglichen werden, verschieden. Die Ergebnisse gehen aus Tabelle 9 hervor. Den günstigsten Zucker nennen wir denjenigen, der die Zellen am schnellsten beweglich macht. *Für Chlamydomonas eugametos* ist es die Gentiobiose, für *Chlamydomonas dresdensis*

die Cellobiose, für *Chlamydomonas braunii* die Cellotriose. Vollkommen wirkungslos sind die Aldopentosen l-Arabinose, d-Ribose und d-Xylose, die Aldohexosen d-Mannose und d-Galactose, die Ketohexosen d-Fructose und l-Sorbose. Wir stellen somit fest, daß sich die 3 Arten in ihren Zuckeransprüchen unterscheiden. Wie MOEWUS (1940c) weiter zeigen konnte, sind diese Unterschiede erblich. Sie werden durch ein einziges Gen reguliert (*flac*).

Tabelle 9. Das Beweglichwerden unbegeißelter *Chlamydomonas*-Zellen unter aeroben Bedingungen im Dunkeln in verschiedenen Zuckerlösungen (MOEWUS 1939b).

	Chlamydomonas		
	eugametos	*dresdensis*	*braunii*
d-Glucose .	20—22	22—24	23—25
Gentiobiose	**10—12**	30—32	34—36
Cellobiose .	30—32	**10—12**	20—22
Maltose . .	34—36	42—44	40—43
Lactose . .	46—50	51—54	48—51
Saccharose	54—56	59—63	57—59
Raffinose .	85—90	83—88	82—86
Cellotriose .	30—32	15—18	**11—13**

Die Zahlen geben an, nach wieviel Minuten die Zellen beweglich sind (5 Versuchsserien). Fett gedruckt sind die kürzesten Zeiten.

3. *In Beweglichkeitsstoff-Filtraten im Dunkeln unter anaeroben Bedingungen.* Stellt man sich aus beweglichen *Chlamydomonas*-Zellen Filtrate her und bringt man in diese Filtrate unbegeißelte Zellen, so werden sie im Dunkeln und unter anaeroben Bedingungen beweglich. Diese Beweglichkeitsstoff-Filtrate sind artspezifisch, d. h. die Zellen werden im arteigenen Filtrat am schnellsten beweglich. Diese Verschiedenheiten werden durch dasselbe Gen reguliert, das die verschiedenen Zuckeransprüche bedingt. Aus diesen Versuchen müssen wir schließen, daß die beweglichen *Chlamydomonas*-Zellen Stoffe sezernieren, welche unbewegliche Zellen im Dunkeln und unter anaeroben Bedingungen beweglich machen (Beweglichkeitsstoffe).

Zur weiteren Charakterisierung dieses Beweglichkeitsstoffes führten KUHN-MOEWUS-JERCHEL (1938) folgende Versuche aus. Mehrere hundert Liter Filtrat von beweglichen Zellen wurden auf einige Kubikzentimeter eingeengt. Diese konzentrierte Lösung war orangegelb gefärbt. Nach Versetzen mit Salzsäure und Ausschütteln mit Chloroform ging der Farbstoff in Chloroform über. Die Chloroformlösung zeigte ein Carotinoid-Spektrum mit 2 Absorptionsbanden bei 467 und 438 mμ. Diese Banden stimmen mit denjenigen des trans-Crocetins überein. Eine Vergleichslösung von Crocin, die ebenso behandelt wurde, ergab die gleichen Absorptionsbanden. In Methanol unter Zusatz von Alkali entsteht aus dem Beweglichkeitsstoff eine chloroformlösliche Verbindung mit 2 Absorptionsbanden bei 463,4 und 435,1 mμ. Das gleiche ist vom Crocin bekannt: es entsteht dabei der trans-Crocetindimethylester (Absorptionsbanden 463,8 und 435,1 mμ). Die Mikrobestimmung des Zuckers nach FUJITA und IWASAKA (1931) in den Beweglichkeitsstoff-Konzentraten ergab ein Reduktionsvermögen entsprechend 0,134 mg d-Glucose. Crocin zerfällt

bei der Salzsäure-Hydrolyse in 1 Mol. Crocetin + 4 Mol. d-Glucose. Aus diesen Versuchen kann geschlossen werden, daß der natürliche Beweglichkeitsstoff entweder mit Crocin identisch ist oder ein sehr nahe verwandtes Glucosid des Crocetins darstellt.

Bringt man unbegeißelte Zellen von *Chlamydomonas eugametos* in eine 0,0001%ige Crocinlösung, so werden sie im Dunkeln und unter anaeroben Bedingungen schneller beweglich als in Gentiobioselösung unter aeroben Bedingungen. Das Crocin besitzt, wie MOEWUS (1938b) fand, eine ungeheure biologische Wirksamkeit: noch Verdünnungen von 1 : 250000000000 vermögen *Chlamydomonas*-Zellen beweglich zu machen. Genauere Versuche von MOEWUS (1939b) ergaben, daß alle Zellen beweglich werden, wenn auf 5 Zellen 6 Molekeln Crocin treffen. Das gilt für *Chlamydomonas eugametos* f. *simplex*, f. *typica* und f. *subheteroica*. Nach MOEWUS (1939b) benötigt bei f. *synoica* 1 Zelle etwa 100 Molekeln Crocin, bei *Chlamydomonas dresdensis* eine Zelle etwa 100000, bei *Chlamydomonas braunii* sogar 1000000 Molekeln Crocin. Alle diese Versuche führen zu dem Schluß, daß der Beweglichkeitsstoff von *Chlamydomonas eugametos* mit Crocin (= Digentiobioseester des Crocetins, vgl. S. 344) identisch ist. Die Beweglichkeitsstoffe von *Chlamydomonas dresdensis* und *braunii* werden andere Zuckerester des Crocetins sein; vielleicht ist es bei *dresdensis* ein Cellobioseester, bei *braunii* ein Cellotrioseester des Crocetins.

c) Die eigentlichen Gamone. Die beweglichen *Chlamydomonas*-Zellen, die sich im Dunkeln in einer Glucose-, Beweglichkeitsstoff- oder Crocin-Lösung befinden, werden nicht kopulationsfähig. Erst wenn sie belichtet werden, beginnen sie zu kopulieren, falls beide Geschlechter vorhanden sind. Wie MOEWUS (1938c) fand, werden die beweglichen Dunkelzellen nur bei Bestrahlung mit blauem und violettem Licht (496 und 436 mμ) kopulationsfähig. Dabei müssen die männlichen Dunkelzellen stets länger bestrahlt werden als die weiblichen Dunkelzellen. Wie schon auf S. 330 beschrieben wurde, werden die Andro-Dunkelzellen im Dunkeln in einem Androgameten-Filtrat, die Gyno-Dunkelzellen in einem Gynogameten-Filtrat kopulationsfähig. Kombiniert man solche filtratbehandelten Zellen im Dunkeln miteinander, dann erfolgen Kopulationen. Die in den Filtraten enthaltenen Gamone sind geschlechtsspezifisch: Gynogamon und Androgamon.

Bestrahlt man die Gyno- und Androgamon-Lösungen mit blauem und violettem Licht, so verlieren sie nach kurzer Zeit ihre Wirksamkeit. Im roten Licht bleibt ihre Wirksamkeit erhalten. Die Gyno- und Androgamone werden also im blauen und violetten Licht gebildet und auch wieder zerstört. Es zeigte sich nun, daß aus dem Gynogamon durch Bestrahlung mit blauem und violettem Licht unter den angewandten Bedingungen nach etwa 50 Min. eine Lösung entsteht, die Androgamon-Wirkung hat. Nach noch längerer Bestrahlung wird die Lösung wieder unwirksam. Aus dem Androgamon entsteht niemals eine Lösung, die Gynogamonwirkung hat.

In einem weiteren Versuch bestrahlte MOEWUS (1938c) die Dunkelzellen mit rotem Licht (643 mμ). Die aus solchen Zellen hergestellten Filtrate haben keine Gamonwirkung. Bestrahlt man dagegen diese „Rotlicht-Filtrate" mit blauem und violettem Licht, dann erhält die Lösung nach einer Bestrahlung von etwa 25 Min. Gynogamonwirkung. Bald danach wird sie wieder wirkungslos. Nach weiteren 50 Min. Bestrahlung hat die Lösung Androgamonwirkung. Kurz darauf wird sie wieder unwirksam, um dann keine Wirksamkeit mehr zu erhalten (Endstufe K_0). Daraus müssen wir schließen, daß die Zellen im roten Licht eine Vorstufe bilden und sezernieren, aus der durch Bestrahlung mit blauem und violettem Licht erst das Gynogamon, später das Androgamon hervorgeht:

Vorstufe (V) → Gynogamon → Androgamon → Endstufe (K_0).

Eine Mischung, die aus 3 Vol.-Tln. V + 1 Vol.-Tl. K_0 besteht, hat Gynogamonwirkung; eine Lösung, die aus 1 Vol.-Tl. V + 3 Vol.-Tln. K_0 zusammengesetzt ist, zeigt Androgamonwirkung. Die natürlichen Gamone sind also anscheinend keine einheitlichen Verbindungen, sondern sie bestehen aus 2 Verbindungen, der Vorstufe V und der Endstufe K_0. Alle anderen Mischungen von V- und K_0-Lösungen sind auf Dunkelzellen von *Chlamydomonas eugametos* f. *simplex* ohne jede Wirkung.

Wegen der Unbeständigkeit der Vorstufe, des Gyno- und Androgamons gelang es nur, die Endstufe K_0 genügend anzureichern (KUHN-MOEWUS-JERCHEL 1938). Durch Konzentration von K_0-Lösungen wurde ein orangegelber, chloroformlöslicher Farbstoff erhalten, der 2 Absorptionsbanden bei 463 und 435 mμ besitzt. Seine Eigenschaften stimmen sehr nahe mit denen von trans-Crocetindimethylester überein. Es gelang, in den obenerwähnten 3 : 1- bzw. 1 : 3-Mischungen die K_0-Lösung durch eine wäßrige Lösung von trans-Crocetindimethylester zu ersetzen. Es wurde vermutet, daß die lichtempfindliche Vorstufe V mit dem von KUHN und WINTERSTEIN (1933) isolierten cis-Crocetindimethylester in Beziehung stehen könnte, der auch unter dem Einfluß von blauem und violettem Licht in die trans-Form umgelagert wird. Es zeigte sich, daß wir in den 3 : 1- bzw. 1 : 3-Mischungen die V-Lösung durch eine wäßrige Lösung von cis-Crocetindimethylester ersetzen können. Wäßrige Lösungen von cis- und trans-Crocetindimethylester haben bei einem Mischungsverhältnis von 3 Vol.-Tln. cis- und 1 Vol.-Tl. trans-Ester Gynogamonwirkung, bei einem Mischungsverhältnis von 1 Vol.-Tl. cis- und 3 Vol.-Tln. trans-Ester Androgamonwirkung. Nur diese 3 : 1- bzw. 1 : 3-Mischungen sind auf die Dunkelzellen von *Chlamydomonas eugametos* f. *simplex* wirksam. Der trans-Crocetindiäthylester kann den trans-Crocetindimethylester nicht ersetzen. Wir müssen daraus schließen, daß die natürlichen Gamone wahrscheinlich aus ganz bestimmten Mischungen von cis- und trans-Crocetindimethylester zusammengesetzt sind. Beide Ester wirken noch in Verdünnungen von 1 : 33 000 000 000, d. h. jede Zelle benötigt zum Kopulationsfähigwerden etwa 10^4 Molekeln cis- und trans-Crocetindimethylester.

d) Die Gamone der 8 Gametensorten der *eugametos*-Gruppe. Im vorigen Abschnitt sind die Ergebnisse, die an *Chlamydomonas eugametos* f. *simplex* (mit $♀^2$- und $♂^2$-Gameten) erhalten wurden, mitgeteilt worden. Von großem Interesse war es nun festzustellen, welche Zusammensetzung die Gamone der übrigen zur *eugametos*-Gruppe gehörenden Formen haben, die in Tabelle 7 angeführt sind. Die Untersuchung erstreckte sich zunächst nur auf die $♀^4$-, $♀^3$-, $♀^1$-, $♂^1$-, $♂^3$-, $♂^4$-Gametensorten der Diözisten (MOEWUS 1939c). Die Ergebnisse waren folgende: *1. Die Spezifität der Gamone.* Bewegliche Dunkelzellen jeder Gametensorte ($♀^4$, $♀^3$, $♀^2$, $♀^1$, $♂^1$, $♂^2$, $♂^3$, $♂^4$) werden nur durch das Gamon der gleichen Gametensorte im Dunkeln kopulationsfähig. *2. Zusammenhang der Gamone untereinander.* Aus dem $♀^4$-Gamon können durch Bestrahlung mit blauem und violettem Licht die Gamone aller übrigen Gametensorten erhalten werden.

Tabelle 10. Bestrahlung der 8 Gametenfiltrate mit blauem und violettem Licht nach MOEWUS (1939c).

Filtrat	Wirksamkeit nach einer Bestrahlung in Minuten auf Gametensorte							
	$♀^4$	$♀^3$	$♀^2$	$♀^1$	$♂^1$	$♂^2$	$♂^3$	$♂^4$
$♀^4$	0—4	10—12	18—22	30—32	56—58	68—72	80	88—90
$♀^3$	—	0—2	8—10	20—22	48—52	60—62	70	78—80
$♀^2$	—	—	0—2	10—12	38—42	50—52	62	72—74
$♀^1$	—	—	—	0—2	28—32	42	50—52	60—64
$♂^1$	—	—	—	—	0—4	10—12	20	30—34
$♂^2$	—	—	—	—	—	0—4	10	20—22
$♂^3$	—	—	—	—	—	—	0	10—12
$♂^4$	—	—	—	—	—	—	—	0—4

In Tabelle 10 sind die Ergebnisse dieser Bestrahlungsversuche zusammengestellt. *3. Die gemeinsame Vorstufe aller 8 Gametensorten.* Aus den Vorstufenfiltraten aller 8 Gametensorten — erhalten durch Bestrahlung der Dunkelzellen mit rotem Licht — lassen sich durch Bestrahlung mit blauem und violettem Licht alle 8 Gamone gewinnen, die in folgender Reihenfolge entstehen:

Vorstufe $\rightarrow ♀^4 \rightarrow ♀^3 \rightarrow ♀^2 \rightarrow ♀^1 \rightarrow ♂^1 \rightarrow ♂^2 \rightarrow ♂^3 \rightarrow ♂^4 \rightarrow$ Endstufe K_0.

4. Vorstufe wird durch cis-Crocetindimethylester ersetzt. Bestrahlt man eine konzentrierte wäßrige Lösung von cis-Crocetindimethylester mit blauem und violettem Licht, dann erhält man genau die gleichen Ergebnisse wie bei der Bestrahlung der Vorstufen-Filtrate, wie aus Tabelle 11 hervorgeht. Daraus ergibt sich, daß die Gamone aller 8 Gametensorten wahrscheinlich aus cis- und trans-Crocetindimethylester zusammengesetzt sein müssen, nur werden die jeweiligen Anteile beider Ester verschieden sein. *5. Die Zusammensetzung der Gamone der 8 Gametensorten.* Die Prüfung aller möglichen cis : trans-Mischungen ergab, daß nur ganz bestimmte Mischungen Gamonwirkung haben, wie aus Tabelle 11 hervorgeht. Damit ist gezeigt worden, daß die Gamone der 8 Gametensorten

Tabelle 11. Der Zusammenhang der 8 Gamone untereinander nach MOEWUS (1939c) und KUHN-MOEWUS (1940a).

	V →	♀⁴ →	♀³ →	♀² →	♀¹ →	♂¹ →	♂² →	♂³ →	♂⁴ → K_0
1.	4	14	24	34	65	75	84	94	
2.	5	14	25	34	65	75	85	95	
3.	96—94	86—83	75—74	66—65	36—34	26—24	17—14	6—5	cis
	4—6	14—17	25—26	34—35	64—66	74—76	83—86	94—95	trans
4.	95	84,5	74,5	65,5	35	25	15,5	5,5	cis
	5	15,5	25,5	34,5	65	75	84,5	94,5	trans
5.	94,7	85,7	75	66,7	33,7	25	14,3	5,3	cis
	5,3	14,3	25	33,7	66,7	75	85,7	94,7	trans

1. Reihe: die Zeiten, nach der bei der Bestrahlung eines Vorstufen-Filtrates mit blauem und violettem Licht die einzelnen Gamone entstehen (Minuten). 2. Reihe: dasselbe für eine wäßrige Lösung von cis-Crocetindimethylester (Minuten). 3. Reihe: Die experimentell gefundenen wirksamen Mischungen von cis- und trans-Crocetindimthylester. 4. Reihe: die Mittelwerte von der 3. Reihe. 5. Reihe: Die auf Grund der BERGMANN-NIEMANNschen Zahlen zu erwartenden cis : trans-Zahlen.

wahrscheinlich aus ganz bestimmten Gemischen von cis- und trans-Crocetindimethylester bestehen. Innerhalb des weiblichen Geschlechts ist stets der cis-Anteil größer, innerhalb des männlichen Geschlechts dagegen der trans-Anteil. Auffallend ist der große Sprung von dem ♀¹-Gamon (65 : 35) zum ♂¹-Gamon (35 : 65). Wir können jetzt jedem Realisator-Gen ein bestimmtes cis : trans-Gemisch zuordnen. Der Einfachheit halber wurden aber die Zahlenindices der Gene *F* und *M* beibehalten. Die Gametenvalenzen sind, wie im Abschnitt VIII gezeigt wurde, erblich. Auch die Monözisten bilden Gameten mit bestimmter, erblich festgelegter Valenz.

Eigenartig war es, daß außer den 8 cis : trans-Zusammensetzungen der Gamone (95 : 5, 85 : 15, 75 : 25, 65 : 35, 35 : 65, 25 : 75, 15 : 85, 5 : 95) niemals andere Typen festgestellt wurden, wie z. B. 55 : 45 oder 45 : 55. Mutationsversuche mit Radium-γ-Strahlen und mit Röntgenstrahlen (KUHN-MOEWUS 1940a, MOEWUS 1940d) bei Dosen von 1500—6000 r ergaben, daß aus einem ♀⁴-Stamm folgende Typen hervorgehen können: ♀³, ♀² und ♀¹. Ebenso gelang es, aus einem ♂¹-Stamm ♂-², ♂-³ und ♂⁴-Typen zu erhalten. Diese Veränderungen waren stets sprunghaft, niemals traten Zwischenstufen auf, auch nicht Typen, deren cis: trans-Zusammensetzung der Gamone 55 : 45 oder 45 : 55 waren. Hier muß irgendeine Gesetzmäßigkeit zugrunde liegen. KUHN und MOEWUS (1940a) nehmen an, daß bereits die Polyensynthese unter dem Einfluß der dafür verantwortlichen Gene *F* und *M* so verläuft, daß cis- und trans-Crocetindimethylester nur in bestimmten Mengenverhältnissen gebildet werden. Es fragt sich daher, welche Bedeutung die Zahlenverhältnisse 95 : 5, 85 : 15 usw. haben. KUHN und MOEWUS (1940a) vermuten, daß „diese Frage letzten Endes gleichbedeutend ist mit derjenigen, warum die einzelnen Aminosäuren in den Proteinen in ganz bestimmten Zahlenverhältnissen

auftreten". Nach BERGMANN und NIEMANN (1937) ist die Zahl Z einer Aminosäure in 1 Mol. Protein $= 2^n \times 3^m$ (n, m $= 0, 1, 2, 3, 4 \ldots$). Es ist denkbar, daß nicht nur die Aminosäuren selbst, sondern auch andere im Zusammenhang mit dem Aufbau der Proteine hervorgebrachte Wirkstoffe nur in bestimmten Zahlenverhältnissen von den Zellen gebildet werden. Die cis : trans-Verhältnisse von Crocetindimethylester könnten daher so zustande kommen, daß in den Gynogameten auf 1 Mol. trans-Polyen 2, 3, 2×3 und 2×3^2 Mol. cis-Polyen gebildet werden, in den Androgameten auf 1 Mol. cis-Polyen 2, 3, 2×3 und 2×3^2 Mol. trans-Polyen. Wie aus der auf S. 338 befindlichen Tabelle 11 hervorgeht, liegen die experimentell gefundenen cis : trans-Zahlen innerhalb der Versuchsfehler mit denjenigen zusammen, die auf Grund dieser Vorstellung berechnet wurden. Wenn die Beziehung $Z_{cis} : Z_{trans} = 1 : 2^n \times 3^m$ gilt, kann man auch verstehen, warum weder in der Natur noch in den Mutationsversuchen Typen auftreten, die 55 : 45 bzw. 45 : 55 sezernieren. Weitere Anhaltspunkte dafür, daß die cis : trans-Verhältnisse sehr frühzeitig, also wahrscheinlich schon bei der Polyensythese auftreten, werden im Abschnitt XI besprochen.

Im Licht wird nun dauernd cis- in trans-Ester umgewandelt. Es ist daher auffällig, daß die Gamone aus belichteten Gameten immer eine bestimmte Zusammensetzung haben. HAUSSER (1939) untersuchte die Quantenausbeute der cis : trans-Umwandlung bei Einstrahlung der Wellenlängen 366, 435, 467 mμ. Es ergab sich, daß erst für 120 absorbierte Quanten eine cis : trans-Umlagerung eintritt. Da die für die biologischen Versuche verwendeten Gametensuspensionen, die $2 \cdot 10^6$ Zellen in 1 ccm enthalten, tiefgrün gefärbt sind, werden die Zellen viel Licht absorbieren, so daß für die cis : trans-Umlagerung nur wenig Energie zur Verfügung steht. Auf diese Weise kann das genetisch bedingte cis : trans-System in der Gametensuspension sicher längere Zeit konstant gehalten werden.

e) Chemotaxis und relative Sexualität. Die bei der Kopulation von Algengameten auftretende Gruppenbildung wird allgemein durch chemotaktische Anlockung der Gameten erklärt. Die Chemotaxis-Versuche von MOEWUS (1933) mit den Gameten von *Chlamyodomonas eugametos* verliefen ergebnislos, offenbar deshalb, weil die starke Lichtempfindlichkeit der Gamone nicht beachtet wurde. Von MOEWUS (1939b) ausgeführte Versuche hatten mehr Erfolg. Es war zu untersuchen, ob die von den Gameten ausgeschiedenen Gamone als Chemotaktika dienten. Die Versuche wurden mit Hilfe der PFEFFERschen Kapillarmethode angestellt. Es zeigte sich, daß die *Chlamydomonas*-Gameten gegen eine große Reihe organischer Verbindungen chemotaktisch waren, so z. B. gegen diejenigen Zucker, die für die Beweglichkeit im Dunkeln erforderlich sind, auch gegen Crocin, sowie gegen solche Verbindungen, die CH_3-Gruppen in ihrem Molekül haben. Von besonderem Interesse war die chemotaktische Wirksamkeit von cis- und trans-Crocetindimethylester sowie verschiedener Gemische dieser beiden Verbindungen. Wie aus Tabelle 12 hervorgeht,

Tabelle 12. Die Ergebnisse der cis: trans-

Gamet	Außenlösung	Chemotaktisch unwirksame Minderungen	Unterschiede der cis: trans-Minderungen der Spalte 2 und 3	
$♀^4$	95 : 5	100 : 0—77 : 23	5 : 5—0	0—18 : 18
$♀^3$	85 : 15	100 : 0—67 : 33	15 : 15—0	0—18 : 18
$♀^2$	75 : 25	93 : 7—57 : 43	18 : 18—0	0—18 : 18
$♀^1$	65 : 35	83 : 17—47 : 53	18 : 18—0	0—18 : 18
$♂^1$	35 : 65	53 : 47—17 : 83	18 : 18—0	0—18 : 18
$♂^2$	25 : 75	43 : 57— 7 : 93	18 : 18—0	0—18 : 18
$♂^3$	15 : 85	33 : 67— 0 : 100	18 : 18—0	0—15 : 15
$♂^4$	5 : 95	23 : 77— 0 : 100	18 : 18—0	0— 5 : 5

Die Gameten der 8 Sorten ($♀^4$—$♂^4$), deren Gamon (= Außenlösung) 100 : 0—0 : 100 geprüft.

unterscheiden sich die 8 Gametensorten in ihrem chemotaktischen Verhalten deutlich. Ganz allgemein können wir sagen, daß eine positive Reaktion dann zustande kommt, wenn der cis : trans-Unterschied zwischen der Außenlösung, in der sich die Gameten befinden und dem in der Kapillare befindlichen Chemotaktikum $\geqq 19 : 19$ ist. Ist der cis : trans-Unterschied $\leqq 18 : 18$, dann unterbleibt die chemotaktische Ansammlung. Die Versuche gelingen nur, wenn sie im Dunkeln ausgeführt werden, da ja im Licht augenblicklich cis : trans-Umlagerung eintritt. Auffallend niedrig sind auch die absoluten Schwellenwerte für cis- und trans-Crocetindimethylester. Beide sind noch in 10^{-14} molarer Lösung deutlich wirksam.

Werden die natürlichen Gamone als Chemotaktika verwendet, dann sind die Ergebnisse folgende: die $♀^4$-Gameten sind chemotaktisch gegen das $♀^2$-, $♀^1$-, $♂^1$-, $♂^2$-, $♂^3$- und $♂^4$-Gamon, die $♀^3$-Gameten gegen das $♀^1$-, $♂^1$-, $♂^2$-, $♂^3$- und $♂^4$-Gamon, die $♀^2$-Gameten gegen das $♀^4$-, $♂^1$-, $♂^2$-, $♂^3$- und $♂^4$-Gamon, die $♀^1$-Gameten gegen das $♀^4$-, $♀^3$-, $♂^1$-, $♂^2$-, $♂^3$- und $♂^4$-Gamon, die $♂^1$-Gameten gegen das $♂^3$-, $♂^4$-, $♀^1$-, $♀^2$-, $♀^3$- und $♀^4$-Gamon, die $♂^2$-Gameten gegen das $♂^4$-, $♀^1$-, $♀^2$-, $♀^3$- und $♀^4$-Gamon, die $♂^3$-Gameten gegen das $♂^1$-, $♀^1$-, $♀^2$-, $♀^3$- und $♀^4$-Gamon, die $♂^4$-Gameten gegen das $♂^2$-, $♂^1$-, $♀^1$-, $♀^2$-, $♀^3$- und $♀^4$-Gamon. Sind die cis : trans-Unterschiede 0 : 0 oder 10 : 10, dann unterbleibt die chemotaktische Reaktion. Nur wenn der cis : trans-Unterschied $\geqq 20 : 20$ ist, erfolgt eine positive chemotaktische Reaktion.

Bevor auf die Ergebnisse näher eingegangen werden soll, muß noch auf die Besonderheiten der cis : trans-Chemotaxis hingewiesen werden. Bei dem cis-Ester besteht, wie aus Tabelle 12 hervorgeht, zwischen Außenlösung und Kapillare ein ansteigendes Gefälle, bei dem trans-Ester ein absteigendes Gefälle, wenn wir $♀^2$-Gameten und ein 95 : 5-Gemisch vergleichen. Wir haben also zwei Gefälle verschiedener Richtung. Die Unterschiedsschwelle beträgt nur 1 : 1,27 und es besteht überhaupt kein Gefälle des osmotischen Druckes. Für das Zustandekommen der chemotaktischen Reaktion kann das verschiedene cis : trans-Verhältnis auf beiden Seiten verantwortlich gemacht werden. Da zu Beginn des chemotaktischen

Chemotaxis. Nach MOEWUS (1939c).

Chemotaktisch wirksame Minderungen	Unterschiede der cis: trans-Minderungen von Spalte 2 und 5
76 : 24—0 : 100	19 : 19—95 : 95
66 : 34—0 : 100	19 : 19—85 : 85
100 : 0—94 : 6 56 : 44—0 : 100	25 : 25—19 : 19 19 : 19—75 : 75
100 : 0—84 : 16 46 : 54—0 : 100	35 : 35—19 : 19 19 : 19—65 : 65
100 : 0—54 : 46 16 : 84—0 : 100	65 : 65—19 : 19 19 : 19—35 : 35
100 : 0—44 : 56 6 : 94—0 : 100	75 : 75—19 : 19 19 : 19—25 : 25
100 : 0—34 : 66	85 : 85—19 : 19
100 : 0—24 : 76	95 : 95—19 : 19

in Spalte 2 angegeben ist, werden gegen cis : trans-Mischungen von

Versuchs auf beiden Seiten gleicher osmotischer Druck herrscht, können wir das Zustandekommen der chemotaktischen Reaktion nur durch Diffusion erklären, die also zum Ausgleich der Konzentrationen des cis- und des trans-Esters im Gesamtsystem treibt. Es herrscht also, wie MOEWUS (1939c) ausführt, das Bestreben zur Erreichung eines Zustandes höherer Wahrscheinlichkeit (Zunahme der Entropie) und dieses Bestreben ist sehr wahrscheinlich die treibende Kraft der chemotaktischen Bewegung.

Auf Grund dieser Chemotaxis-Versuche können wir uns bei *Chlamydomonas* auch das Zustandekommen der relativen Sexualität erklären (MOEWUS 1939a, b, c). Eine chemotaktische Reaktion erfolgt nur dann, wenn der cis : trans-Unterschied $\geqq$ 19 : 19 ist. Wie Tabelle 13 zeigt,

Tabelle 13. Die Kombinationen der Gametensorten der *Chlamydomonas eugametos*-Gruppe nach MOEWUS (1939c).

	$♀^4$ 95 : 5	$♀^3$ 85 : 15	$♀^2$ 75 : 25	$♀^1$ 65 : 35	$♂^1$ 35 : 65	$♂^2$ 25 : 75	$♂^3$ 15 : 85	$♂^4$ 5 : 95
$♀^4$ 95 : 5		0	1	2	3	3	3	3
$♀^3$ 85 : 15	10 : 10		0	1	3	3	3	3
$♀^2$ 75 : 25	20 : 20	10 : 10		0	3	3	3	3
$♀^1$ 65 : 35	30 : 30	20 : 20	10 : 10		2	3	3	3
$♂^1$ 35 : 65	60 : 60	50 : 50	40 : 40	30 : 30		0	1	2
$♂^2$ 25 : 75	70 : 70	60 : 60	50 : 50	40 : 40	10 : 10		0	1
$♂^3$ 15 : 85	80 : 80	70 : 70	60 : 60	50 : 50	20 : 20	10 : 10		0
$♂^4$ 5 : 95	90 : 90	80 : 80	70 : 70	60 : 60	30 : 30	20 : 20	10 : 10	

Zu jeder Gametensorte ist die cis : trans-Zusammensetzung des Gamons angegeben. Oberhalb der Diagonale von links oben nach rechts unten sind die Reaktionsstärken (Gruppenbildung vgl. Tabelle 7) angegeben, unterhalb der Diagonale die cis : trans-Unterschiede.

kann daher ein $♀^4$-Gamet mit einem $♀^2$-Gameten, ebenso auch mit einem $♀^1$-Gameten nicht aber mit einem $♀^3$-Gameten kopulieren, da der cis : trans-Unterschied nur 10 : 10 beträgt. Die Reaktionsstärke 1 (= Kopulationspaare) erfolgt, wenn der cis : trans-Unterschied 20 : 20 ist. Chemotaxis-Versuche ergaben, daß bei diesem cis : trans-Unterschied 200—254 Sek.

bis zum Erreichen einer bestimmten chemotaktischen Ansammlung vergehen. Die Reaktionsstärke 2 (= 10—20zellige Gruppen) tritt bei einem cis : trans-Unterschied von 30:30 auf: eine bestimmte chemotaktische Reaktion ist im Chemotaxis-Versuch bei diesem cis : trans-Unterschied nach 140—180 Sek. zu beobachten. Die Reaktionsstärke 3 (= 100 und mehrzellige Gruppen) kommt bei einem cis : trans-Unterschied von 40 : 40 bis 90 : 90 zustande: eine bestimmte chemotaktische Reaktion im Chemotaxis-Versuch nach 22—109 Sek. Es hat sich also eine gewisse Parallelität ergeben zwischen cis : trans-Chemotaxis und der Reaktionsstärke bei den Gametenkopulationen. Damit ist die Erscheinung der relativen Sexualität auf die Verschiedenheiten des cis : trans-Systems der Gamone zurückgeführt worden. HARTMANN (1939) sieht in diesen Versuchsergebnissen von MOEWUS (1939a, b, c) einen Beweis für das Vorhandensein einer allgemeinen bisexuellen Potenz, die mit AG bezeichnet wird. Auf diese Frage wird zum Schluß dieses Artikels näher eingegangen.

Mit der chemotaktischen Anlockung allein ist es aber nicht getan. Denn bevor die Verschmelzung beginnt, müssen die Gametenmembranen an den Vorderenden, wo die Fusion erfolgt, aufgelöst werden. Man beobachtet, daß nach dem Aufsuchen die beiden Gameten lebhaft aufeinanderzustoßen. Nach etwa 10 Min. gelingt es nicht mehr, die beiden Gameten voneinander zu trennen, so fest sind sie dann schon miteinander vereint. Ob die Auflösung der Membranen rein mechanisch durch das Aufeinanderstoßen oder durch die Gamone bedingt ist, können wir zur Zeit nicht sagen.

X. Die geschlechtsbestimmenden Stoffe oder Termone.

MOEWUS (1935b) fand bei der Untersuchung einer monözischen Rasse von *Protosiphon botryoides*, daß die Wasserstoffionenkonzentration einen Einfluß auf die Geschlechtsbestimmung hat. In sauren Lösungen wird die Entwicklung von +-Gameten gefördert, in alkalischen Lösungen diejenige von —-Gameten. Auch Gametenfiltrate haben eine geschlechtsbestimmende Wirkung. In angesäuerten Filtraten aus +-Gameten entwickelt die monözische Rasse nur +-Gameten, in alkalisch gemachten Filtraten aus —-Gameten nur —-Gameten. Die *Protosiphon*-Gameten sezernieren demnach Stoffe, welche das Geschlecht der monözischen Gameten beeinflussen. Diese geschlechtsbestimmenden Stoffe sollen Termone genannt werden. Über die chemische Natur dieser Stoffe bei *Protosiphon* konnte MOEWUS keine Aussage machen.

Ähnliche Stoffe wies MOEWUS (1940b) auch bei *Botrydium granulatum* nach. Die Zellen der monözischen Rassen bilden in Filtraten aus diözischen Gynogameten nur weibliche Gameten, während in Filtraten aus diözischen Androgameten stets männliche Gameten gebildet werden. Es gibt also ein Gynotermon und ein Androtermon. MOEWUS konnte nachweisen, daß auch die Monözisten Termone sezernieren. Es zeigte sich nämlich, daß das Gynotermon durch Bestrahlung mit ultraviolettem

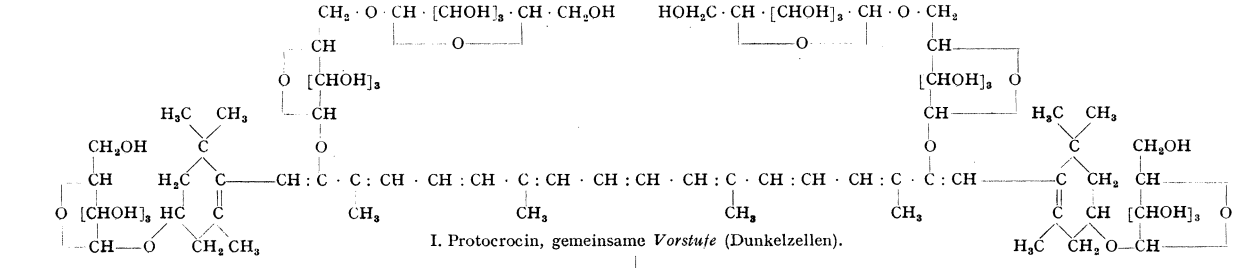
Licht unwirksam wird, das Androtermon dagegen nicht. Das Androtermon verliert, wenn es angesäuert wird und dann 10 Min. lang auf 100° erhitzt wird, seine Wirksamkeit, das Gynotermon bleibt bei dieser Behandlung erhalten. Daraus müssen wir schließen, daß die beiden Termone verschieden sind. MOEWUS bestrahlte ein Filtrat aus monözischen Gameten mit UV und gab dann monözische Zellen hinzu: alle Gameten wurden männlich. Wurde das monözische Filtrat angesäuert, kurz aufgekocht und danach monözische Zellen hinzugefügt, dann entstanden nur weibliche Gameten. Aus diesen Versuchen muß geschlossen werden, daß die monözischen Gameten Gynotermon und Androtermon sezernieren. Hingewiesen sei noch auf die Versuche von JOLLOS (1926) an *Dasycladus clavaeformis,* aus deren Ergebnissen auch auf geschlechtsbestimmende Stoffe geschlossen werden kann, wenn auch die mitgeteilten Befunde noch einer gründlichen Klärung bedürfen.

Am weitesten konnten die Untersuchungen über die Termone der Arten der *Chlamydomonas eugametos*-Gruppe vorwärtsgetrieben werden (KUHN-MOEWUS-WENDT 1939, MOEWUS 1940a). Bringt man monözische Zellen in ein Filtrat aus Gynogameten irgendeines diözischen Stammes, so werden alle Zellen zu Gynogameten. In einem Filtrat aus Androgameten werden sie zu Androgameten. Es zeigte sich, daß diese geschlechtsbestimmenden Stoffe oder Termone nur von beweglichen Zellen sezerniert werden. Die Termone sind keineswegs mit den Gamonen identisch. Auf die Diözisten selbst sind die Termone ohne jede Wirkung, auf Subdiözisten sind sie dagegen wirksam: der ♀ Subdiözist wird in einem Gynotermon weiblich-diözisch, in einem Androtermon monözisch, der ♂ Subdiözist im Gynotermon monözisch, im Androtermon rein männlich-diözisch.

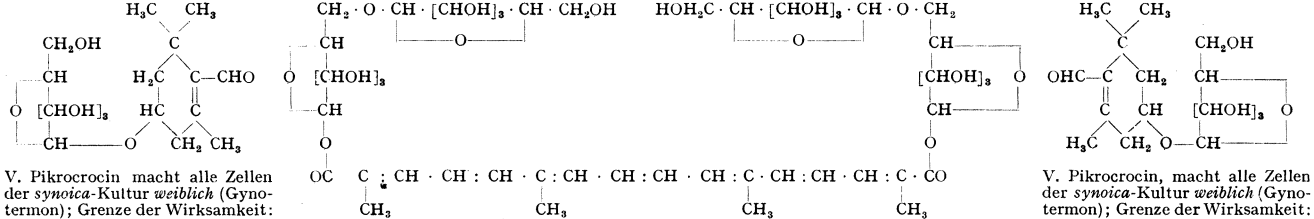
Weitere Versuche ergaben, daß die Termone der *Chlamydomonas*-Zellen durch zwei Carotinoid-Derivate ersetzt werden können, und zwar durch Pikrocrocin und Safranal. In einer wäßrigen Pikrocrocinlösung werden alle monözischen Zellen zu Gynogameten, in einer wäßrigen Safranallösung werden sie zu Androgameten. Zur weiblichen Determinierung benötigt eine Zelle von *Chlamyodomonas eugametos* f. *synoica* etwa 4×10^6 Molekeln Pikrocrocin, zur männlichen Determinierung dagegen nur 20—30 Molekeln Safranal. Das Safranal ist demnach 100000mal wirksamer als das Pikrocrocin. Die Spezifität des Safranals geht noch daraus hervor, daß α-Cyclocitral, β-Cyclocitral und Citral gänzlich unwirksam sind.

Die natürlichen Termone und die beiden sie ersetzenden Carotinoid-Derivate haben folgende gemeinsame chemische Eigenschaften. Das natürliche Androtermon und das Safranal sind ätherlöslich und wasserdampfflüchtig. Das natürliche Gynotermon und das Pikrocrocin haben diese Eigenschaften nicht. Durch Erhitzen mit verd. Schwefelsäure oder mit verd. Barytwasser wird das Gynotermon zerstört; gleichzeitig erhält die Lösung Androtermon-Wirkung. Aus dem Pikrocrocin entsteht nach

Chemischer Zusammenhang zwischen den Befruchtungsstoffen (Gamonen) und Determinierungsstoffen (Termonen) bei *Chlamydomonas*.



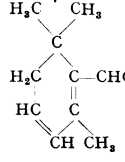
I. Protocrocin, gemeinsame *Vorstufe* (Dunkelzellen).



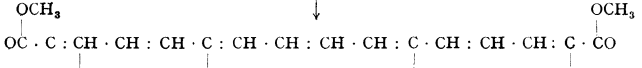
II. Crocin, macht die ♂- und ♀-Zellen unter *anaeroben* Bedingungen *beweglich*: Grenze der Wirksamkeit: 1 Molekel Crocin je Dunkelzelle.

V. Pikrocrocin macht alle Zellen der *synoica*-Kultur *weiblich* (Gynotermon); Grenze der Wirksamkeit: 10^6 Molekeln je Zelle.

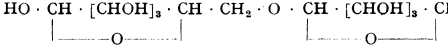
V. Pikrocrocin, macht alle Zellen der *synoica*-Kultur *weiblich* (Gynotermon); Grenze der Wirksamkeit: 10^6 Molekeln je Zelle.



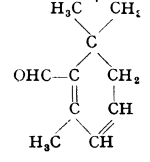
VI. Safranal, macht alle *synoica*-Zellen *männlich* (Androtermon); Grenze der Wirksamkeit: 10 Molekeln je Zelle.



III. *cis*- und *trans*-Crocetindimethylester bewirken die zur Kopulation führende Anlockung von ♂- und ♀-Gameten. Grenze der Wirksamkeit: 10^4 Molekeln je Gamet.



IV. Gentiobiose (2 Molekeln) macht die ♂- und ♀-Zellen unter *aeroben* Bedingungen beweglich (chemotaktisch 100mal wirksamer als *d*-Glukose).



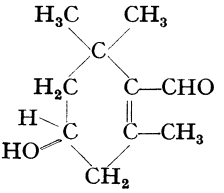
VI. Safranal, macht alle *synoica*-Zellen *männlich* (Androtermon); Grenze der Wirksamkeit: 10 Molekeln je Zelle.

KUHN und WINTERSTEIN (1934) bei dieser Behandlung Safranal. Aus diesen vergleichenden Untersuchungen sowie aus der Spezifität des Safranals und seiner hohen absoluten Wirksamkeit können wir schließen, daß das natürliche Androtermon höchstwahrscheinlich mit Safranal identisch ist. Weitere Versuche ergaben, daß das natürliche Gynotermon eine pikrocrocinähnliche Verbindung sein wird, die statt d-Glukose einen anderen Zucker — vielleicht Gentiobiose — enthält. MOEWUS (1940a) zeigte, daß auch die Subdiözisten und Monözisten Termone sezernieren. Die Filtrate enthalten Gynotermon und Androtermon, ähnlich wie es MOEWUS (1940b) für das monözische *Botrydium granulatum* fand.

Auf S. 344 sind die chemischen Zusammenhänge zwischen Termonen und Gamonen bei *Chlamyodomonas* zusammengestellt. Alle unbeweglichen Zellen enthalten eine gemeinsame Vorstufe, das *Protocrocin*. Durch Zerfall des Protocrocins entsteht 1. *Crocin* — das die Zellen unter anaeroben Bedingungen beweglich macht, und 2. *Pikrocrocin* bzw. eine pikrocrocinähnliche Verbindung — das Gynotermon. Aus dem Crocin bilden sich *cis- und trans-Crocetindimethylester:* die Gamone. Aus dem Pikrocrocin bzw. der pikrocrocinähnlichen Verbindung geht das *Safranal* hervor: das Androtermon[1]. Damit sind alle physiologisch auftretenden Spaltstücke eines Carotinoides in den Dienst der Sexual-Funktionen eines Organismus gestellt.

Auf Grund dieser Ergebnisse konnte MOEWUS (1940a) folgenden Versuch ganz im Dunkeln ausführen. Man bringt monözische *Chlamydomonas*-Zellen von der genetischen Konstitution (F^1M^1) in eine Lösung, die aus Pikrocrocin und Crocin besteht. Nach etwa 30 Min. fügt man eine wäßrige Lösung von cis- und trans-Crocetindimethylester hinzu, die aus 65 Vol.-Tln. cis- und 35 Vol.-Tln. trans-Ester besteht. Auf diese Weise werden die

[1] In einer Arbeit von R. KUHN und I. LÖW „Über das Androtermon von *Chlamydomonas eugametos*; linksdrehender 4-Oxy-2.4.6-trimethyl-Δ^1-tetrahydrobenzaldehyd" [Ber. dtsch. chem. Ges. **74**, 219—231 (1941)] wird eine neue Verbindung beschrieben, die als Androtermon 10mal wirksamer ist als Safranal. Dieser Oxyaldehyd hat folgende Konstitution:



Eine Molekel dieser Verbindung, die in Wasser leicht löslich ist (Safranal ist schwer löslich!), genügt bereits, um eine *synoica*-Zelle männlich zu machen. Das optisch inaktive Safranal tritt unter physiologischen Bedingungen in den Zellen der Alge gar nicht auf. Daß es noch, wenn auch schwächer, als Androtermon wirkt, beruht vielleicht darauf, daß es in den Gameten durch Anlagerung von Wasser teilweise in den Oxyaldehyd überzugehen vermag.

monözischen Zellen im Dunkeln zu kopulationsfähigen Gynogameten. Andere monözische Zellen werden in eine Safranal-Crocin-Lösung gebracht, nach 30 Min. eine Lösung hinzugefügt, die aus 35 Vol.-Tln. cis- und 65 Vol.-Tln. trans-Crocetindimethylester besteht: die Zellen werden zu kopulationsfähigen Androgameten. Geben wir jetzt diese Gyno- und Androgameten — im Dunkeln — zusammen, so stellen wir nach kurzer Zeit zahlreiche Kopulationspaare fest. Wir können also eine monözische Kultur durch Zufügen der entsprechenden Beweglichkeitsstoffe, Termone und Gamone im Dunkeln vollkommen diözisch machen, und zwar sowohl ♀ diözisch als auch ♂ diözisch. Hierzu sind allein chemisch wohl definierte Verbindungen erforderlich.

XI. Die mit den Sexualvorgängen in Beziehung stehenden Gene und Fermente.

1. Die Realisatoren *F* und *M*.

Die Realisatoren sind diejenigen Gene, welche die cis : trans-Zusammensetzung der Gamone regulieren (MOEWUS 1938b, 1939c). KUHN und MOEWUS (1940a) haben zu zeigen versucht, daß die verschiedenen cis : trans-Verhältnisse bereits bei der Polyensynthese auftreten, so daß wir also sagen können, daß die Realisatoren F^4, F^3, F^2, F^1, M^1, M^2, M^3, M^4 schon bei der Polyensynthese eingreifen werden. Die Realisatoren-Gene gehören nach MOEWUS (1940c) zur 10. Koppelungsgruppe mit den Genen *F*, *M*, *s*, *t* und *pafo*. Zwischen *F* und *M* tritt zu etwa 3% Crossing-over auf. Die 4 Gene F^4, F^3, F^2 und F^1 sind Glieder einer Serie multipler Allele, ebenso die 4 Gene M^1, M^2, M^3 und M^4. Valenz-Mutationen entstehen, wie MOEWUS (1940d) zeigen konnte, nur nach Radium- oder Röntgenbestrahlung, nicht aber bei thermischer Behandlung oder Einwirkung von Dimethyl-dodecyl-benzyl-ammoniumbromid bzw. 1-Dodecyl-3-äthyl-benztriazoliumbromid. Die Mutationsrate in Richtung $F^4 \rightarrow F^3 \rightarrow F^2 \rightarrow F^1$ ist anscheinend höher als diejenige in Richtung $F^1 \rightarrow F^2 \rightarrow F^3 \rightarrow F^4$. In einem Mutationsschritt kann aus F^4 entstehen entweder F^3 oder F^2 oder F^1. Innerhalb der *M*-Serie ist anscheinend die Mutationsrate in Richtung $M^1 \rightarrow M^2 \rightarrow M^3 \rightarrow M^4$ höher als diejenige in umgekehrter Richtung. Außerdem entstanden F^5- und M^5-Mutanten, deren Gamone eine cis : trans-Zusammensetzung von 98 : 2 bzw. 2 : 98 haben. Dieses würde der BERGMANN-NIEMANNschen Zahl $2 \times 3^3 : 1$ (54 : 1) bzw. $1 : 2 \times 3^3$ (1 : 54) entsprechen. Niemals traten Mutanten auf, deren Gamone eine cis : trans-Zusammensetzung von 55 : 45 oder 45 : 55 haben. Ebenso wenig gelang es, aus einem Glied der *F*-Serie eine *M*-Mutante oder aus einem Glied der *M*-Serie eine *F*-Mutante zu bekommen. Setzt man Monözisten einer Röntgenbestrahlung aus, so erhält man als Mutanten Komplex-Diözisten. So entstanden z. B. aus einem (F^1M^1)-Monözisten folgende Komplex-Diözisten (F^1M^2), (F^1M^3), F^1M^4), (F^1M^5), (F^2M^1), (F^3M^1), (F^4M^1), (F^5M^1).

2. Das Gen *mot*.

Das auf S. 344 gebrachte Schema über den Zerfall des Protocrocins nach KUHN und MOEWUS (1940b) führt zu folgender Schlußfolgerung: Gynotermon (Pikrocrocin) und Beweglichkeitsstoff (Crocin) dürften nicht unabhängig voneinander auftreten. MOEWUS (1940a) weist darauf hin, daß unbewegliche Zellen, die kein Crocin sezernieren, kein Gynotermon ausscheiden. Im roten Licht wird Crocin gebildet, es entsteht auch Gynotermon. Einen zweiten Weg, durch den diese Frage geklärt werden kann, wiesen genetische Untersuchungen. Durch thermische Behandlung haploider Zellen (45 Min. bei 55 bzw. 65°) sind unter 14514 behandelten Zellen 14 aufgetreten, deren Nachkommenschaft weder Crocin noch Termon sezerniert. Die erhaltenen Mutanten werden am Licht nicht beweglich. Unter den etwa 120000 Kontrollen sind solche niemals angetroffen worden. Durch Zufügen von Crocin erhält man aber normale kopulationsfähige Gameten und kann dann die Erblichkeit des Verhaltens dieser Mutanten feststellen. Kreuzt man eine Mutante mit einem normalen Stamm, so sind unter den 4 Gonenkulturen 2 normale (mit Crocin- und Termonbildung), 2 weisen wieder das Verhalten der Mutanten auf (Fehlen von Crocin- und Termonbildung). Die Fähigkeit zur Protocrocinspaltung bzw. deren Fehlen ist also erblich festgelegt, und zwar durch das Gen *mot*: mot^{prae}, mot^{abs}. Die Mutationsrate von mot^{prae} zu mot^{abs} liegt mit etwa 0,1% unerwartet hoch. Das Gen *mot* gehört der 8. Koppelungsgruppe an, es liegt zwischen *py* und *metan* (MOEWUS 1940d). Niemals sind Mutationen aufgetreten, die nur Crocin und kein Termon bzw. kein Crocin und nur Termon ausscheiden. Das zeigt, daß der Beweglichkeitsstoff und die Termone nicht unabhängig voneinander gebildet werden können. Es ist zu vermuten, daß die Protocrocin-Spaltung durch ein Ferment bewirkt wird. Der Nachweis dieses Ferments läßt sich zur Zeit nicht erbringen, da das Protocrocin — eine hypothetische Verbindung — nicht in Substanz liegt. Außer durch thermische Behandlung ist es gelungen, auch durch Behandlung mit Dimethyldodecyl-benzyl-ammoniumbromid und durch Röntgenbestrahlung mot^{abs}-Mutanten zu erhalten.

3. Das Gen M_D.

Die diözischen Androgameten sezernieren Androtermon, dessen Wirkung durch Safranal ersetzt werden konnte. Nach dem Formelschema auf S. 344 würde es durch Spaltung des Gynotermons (Pikrocrocin) entstehen. KUHN und MOEWUS (1940b) ist es tatsächlich gelungen, in den Androgameten ein pikrocrocinspaltendes Ferment nachzuweisen. Dieses Ferment hat folgende Eigenschaften. Es wird durch Hitze leicht zerstört. Die optimale Wasserstoffzahl liegt bei $p_H = 7{,}0$, das Temperatur-Optimum mit 26° auffallend niedrig. Als Substrat kann sowohl Pikrocrocin als auch natürliches Gynotermon dienen. Das Gynotermon wird etwa 4—6mal rascher gespalten als Pikrocrocin. Die für 50%

Spaltung benötigten Zeiten sind der Substratkonzentration annähernd proportional. Die Dissoziationskonstante der Ferment-Substrat-Verbindung ist daher unerwartet klein. Selbst unter optimalen Bedingungen ist der absolute Umsatz ungeheuer gering. Nur die Gameten, welche die Realisatoren M^1, M^2, M^3 oder M^4 besitzen, haben das Ferment. In der diözischen Gynogameten läßt es sich nicht nachweisen.

Durch thermische Behandlung entstanden, wie MOEWUS (1940d) zeigen konnte, zu etwa 0,1—0,2% Mutationen, deren Zellen nicht mehr zur Pikrocrocin-Spaltung befähigt sind. Die Mutanten haben auch kein Ferment mehr. Es entstehen auf diese Weise aus diözischen Androgameten Typen, die Gynotermon (Pikrocrocin) und Androgamon sezernieren. Diese Mutanten besitzen eine stark herabgesetzte Vitalität. Die Kreuzung mit normalen ♂ Diözisten ergab, daß das Fehlen des Fermentes in den Mutanten erblich ist. Das dafür verantwortliche Gen M_D ist mit den Realisatoren M^1, M^2, M^3, M^4, M^5 ganz eng gekoppelt. Die gleiche Mutation wurde auch bei Röntgenbestrahlung gefunden (etwa 0,007%). Auch nach Behandlung mit 1-Dodecyl-3-äthyl-benztriazoliumbromid und Dimethyl-dodecyl-benzylammoniumbromid entstanden zu etwa 0,005% diese M_D^{abs}-Mutanten. Bei der thermischen Behandlung von Monözisten traten auch M_D^{abs}-Mutanten auf, die ♀ diözisch waren und Gynotermon sezernieren. Sie haben aber noch beide Realisatoren. Die Vitalität dieser Mutanten ist stark verringert. Durch bestimmte Kreuzungen konnte MOEWUS (1940d) Komplex-Diözisten erhalten, die nur F und M in verschiedener Valenz, aber nicht M_D^{prae} haben. Im Gegensatz zu den $F^aM^bM_D^{prae}$-Komplexdiözisten haben die $F^aM^bM_D^{abs}$-Komplex-Diözisten normale Vitalität. Die Mutanten mit herabgesetzter Vitalität sind nur schwer zu kultivieren. Normale Vitalität weisen auf 1. die ♂ Diözisten $M^aM_D^{prae}$, 2. die Monözisten $F^aM^aM_D^{prae}$, 3. die Komplex-Diözisten $F^aM^bM_D^{abs}$, herabgesetzte Vitalität $M^aM_D^{abs}$, $F^aM^aM_D^{abs}$, $F^aM^bM_D^{prae}$ (a, b = 1, 2, 3, 4, 5, a ≠ b). Normalerweise besitzen die ♂ Diözisten und die Monözisten stets das M_D-Gen (Ferment). Das Androtermon ist der von Gen M_D^{prae} abhängige Wirkstoff, das Ferment der von diesem Gen abhängige oder mit diesem identische Katalysator, der das Androtermon erzeugt.

4. Die *gathe*-Gene.

Die *Chlamydomonas*-Rassen kopulieren nur innerhalb bestimmter Temperaturbereiche: *Chl. eugametos* f. *philothermos* zwischen 4—36°, f. *typica* zwischen 4—36°, f. *rigophilos* zwischen 1—16°, *Chl. dresdensis* zwischen 2—25°. Nur innerhalb dieser Temperaturgrenzen werden von den Gameten die Gamone ausgeschieden. Die Gene, welche die Gamonausscheidung innerhalb der Temperaturbereiche regulieren, wurden *gathe* genannt. Sie gehören nach MOEWUS (1940c) zur 2. Koppelungsgruppe; sie liegen zwischen *celo* und *pydi*.

Die Versuche von KUHN und MOEWUS (1940b) ergaben, daß die Gameten Fermente enthalten, die durch Umesterung von Crocin in Gegenwart

von Methanol Crocetindimethylester bilden. Diese umesternden Fermente finden sich in den Gynogameten und in den Androgameten. Es sind zwei Fermente vorhanden: das eine hat die Fähigkeit trans-Crocin zu trans-Crocetindimethylester umzuestern, das andere cis-Crocin zu cis-Crocetindimethylester. Die Umesterung des trans-Crocins erfolgt nur im Licht, während diejenige des cis-Crocins auch im Dunkel vor sich geht. Die optimale Wasserstoffzahl für beide Fermente liegt bei $p_H = 7{,}0$, die optimalen Temperaturen bei f. *philothermos* und f. *typica* bei 27°, f. *rigophilos* 12° und *Chl. dresdensis* bei 19°. Die Temperaturgrenzen, in welchen die aus den Gameten gewonnenen Fermente wirken, stimmen mit denjenigen überein, die für das Kopulationsvermögen der lebenden Gameten maßgebend sind. Die crocinumesternden Fermente sind schon in erstaunlich verdünnten Lösungen (0,000000012 molar) mit ihrem Substrat gesättigt. KUHN und MOEWUS (1940b) fanden außerdem, daß bei den Monözisten die Termone die umesternden Fermente aktivieren oder hemmen und zwar wirkt Pikrocrocin aktivierend, Safranal hemmend. Die Aktivierung bzw. Hemmung ist bei den (F^4M^4)-Monözisten am stärksten ausgeprägt.

Durch thermische Behandlung ließen sich, wie MOEWUS (1940d) fand, u. a. F^1-Mutanten erzeugen, die nur trans-Ester sezernieren, andere bildeten nur cis-Ester. Es zeigte sich, daß die ersten nur befähigt sind, trans-Crocin umzuestern, während die anderen nur cis-Crocin umestern können. Das Verhalten der Mutanten ist streng erblich. Wir müssen demnach 2 *gathe*-Gene unterscheiden, $gathe_{cis}$ und $gathe_{trans}$. Die F^1-Mutanten, die nur ein Ferment besitzen, weisen eine stark herabgesetzte Vitalität auf. Dasselbe gilt für die M-Mutanten, die nur ein *gathe*-Gen (Ferment) besitzen. Ebenso behandelte Monözisten der Konstitution ($F^1M^1M_D^{trae}$) ergaben Mutanten, die sowohl in Pikrocrocin wie in Safranal nur trans-Ester sezernieren; sie besitzen nur das trans-Crocin umesternde Ferment. Andere Mutanten scheiden nur cis-Ester aus; sie haben das cis-Crocin umesternde Ferment. Die genetische Analyse dieser Mutanten, die auch eine verminderte Vitalität haben, ergab, daß sie noch die Konstitution ($F^1M^1M_D$) haben. Die Zellen vermögen aber nicht mehr untereinander zu kopulieren. Die beiden *gathe*-Gene, $gathe_{cis}$ und $gathe_{trans}$, sind miteinander ganz eng gekoppelt. Auch durch Röntgenbestrahlung konnten $gathe_{cis}^{abs}$- und $gathe_{trans}^{abs}$-Mutanten erhalten werden. Die Gamone, d. h. die bestimmten Gemische von cis- und trans-Crocetindimethylester sind die von den Genen $gathe_{cis}$ und $gathe_{trans}$ abhängigen Wirkstoffe, die Fermente sind die von diesen Genen abhängigen oder mit diesen identischen Katalysatoren, welche die Gamone bilden. Über die cis : trans-Zusammensetzung der Gamone durch die Gene F und M wird aber bereits bei der Polyensynthese entschieden.

5. Die Unterschiede zwischen Männlichkeit und Weiblichkeit.

Damit ein ♀ diözischer Gamet kopulationsfähig wird, müssen folgende Reaktionen ablaufen:

a) Durch die Realisatoren F^1, F^2, F^3, F^4 und F^5 wird bei der Polyensynthese cis- und trans-Polyen in ganz bestimmten Mengenverhältnissen gebildet, und zwar entsteht stets mehr cis- als trans-Polyen.

Die Realisatoren F^1, F^2, F^3, F^4 und F^5 sind Glieder einer Serie multipler Allele. Sie liegen im 10. Chromosom. Durch Mutation kann aus jedem Glied jedes andere Allel entstehen. Auch cis- und trans-Protocrocin wird daher in den jeweiligen bestimmten Verhältnissen entstehen.

b) Bei der Protocrocin-Bildung ist anscheinend das Gen *flac* beteiligt. Dieses entscheidet darüber, welcher Zucker (Gentiobiose, Cellobiose, Cellotriose) mit den Polyenen verestert wird.

Die 3 Allele der *flac*-Serie, $flac^{gent}$, $flac^{cebi}$ und $flac^{cetri}$ liegen im 7. Chromosom. Genauere Untersuchungen über die Wirkungsweise dieser Gene stehen noch aus. Es ist zu vermuten, daß es sich hierbei um Fermentreaktionen handelt.

c) Das Gen mot^{brae} bewirkt die Protocrocin-Spaltung. Dabei entsteht Beweglichkeitsstoff (Crocin bzw. andere Zuckerester des Crocetins) und Gynotermon (Pikrocrocin bzw. eine pikrocrocinähnliche Verbindung).

Durch thermische Behandlung entstehen mot^{abs}-Mutanten, die nicht zur Protocrocin-Spaltung befähigt sind. Wahrscheinlich wird die Protocrocin-Spaltung durch ein Ferment bewirkt. Die Gene mot^{brae} und mot^{abs} liegen im 8. Chromosom.

d) Crocin entsteht in der cis- und trans-Form. Das Gen $gathe_{cis}$ bedingt die Entstehung von cis-Crocetindimethylester, das Gen $gathe_{trans}$ die Entstehung von trans-Crocetindimethylester. Beide Ester entstehen in den durch die Realisatoren F und M bedingten Verhältnissen. Das sind die Gamone.

Die beiden Gene $gathe_{cis}$ und $gathe_{trans}$ sind absolut gekoppelt. Sie liegen im 2. Chromosom. Es gibt ein Ferment, das cis-Crocin, ein anders das trans-Crocin umestert. Durch thermische Behandlung entstehen $gathe^{abs}_{cis}$- und $gathe^{abs}_{trans}$-Mutanten. Diesen Zellen fehlt entweder die Fähigkeit cis-Ester oder trans-Ester zu bilden. Mutanten mit einem $gathe^{abs}$-Gen weisen herabgesetzte Vitalität auf.

Nach Ablauf dieser Reaktionen ist der ♀ diözische Gamet kopulationsfähig: er sezerniert Beweglichkeitsstoff (Crocin), Gynotermon (Pikrocrocin) und Gynogamon (mehr cis- als trans-Crocetindimethylester). Die $gathe^{abs}_{cis}$-Mutanten scheiden als Gamon nur trans-Crocetindimethylester aus. Sie wären also ganz starke männliche Gameten (M^5 sezerniert 2 : 98). Sie haben aber den betreffenden F-Realisator; ihre Vitalität ist herabgesetzt.

Bei den ♂ diözischen Gameten wird die Reaktion a) durch die Realisatoren M^1, M^2, M^3, M^4 und M^5 gesteuert, die bei der Polyensynthese eingreifen, derart, daß cis- und trans-Polyen in ganz bestimmten Mengenverhältnissen gebildet wird, und zwar entsteht mehr trans- als cis-Ester.

Die Realisatoren M^1, M^2, M^3, M^4 und M^5 sind Glieder einer Serie multipler Allele. Sie liegen im 10. Chromosom. Zwischen F und M erfolgt

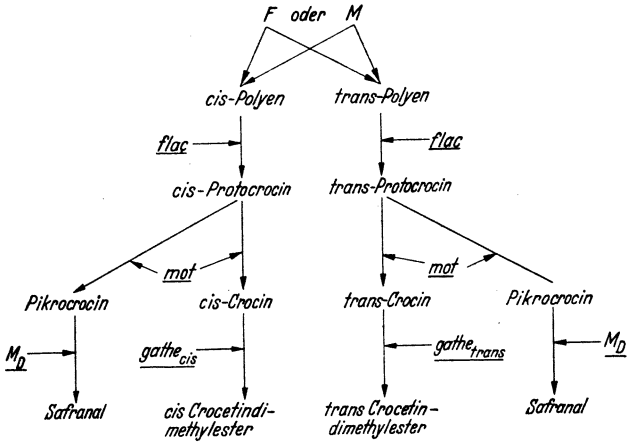
zu 3% Crossing-over. Aus jedem Glied der M-Serie kann durch Mutation jedes Glied hervorgehen. Bisher wurde nicht festgestellt, daß aus einem Glied der F-Serie ein Glied der M-Serie und umgekehrt hervorgeht.

Die ♂ Diözisten besitzen im übrigen alle Gene der ♀ Diözisten (*flac*, *mot*, $gathe_{cis}$ und $gathe_{trans}$). Außerdem haben sie aber das Gen M_D. Dieses bedingt die Pikrocrocin-Spaltung: dabei entsteht Safranal (Androtermon). Das Gen M_D ist mit den M-Realisatoren sehr eng gekoppelt.

Durch thermische Behandlung entstehen M_D^{abs}-Mutanten. Diese haben nicht mehr die Fähigkeit, Pikrocrocin zu spalten. Ihnen fehlt auch das pikrocrocinspaltende Ferment. Typen der Konstitution $M\,M_D^{abs}$, $F^aM^aM_D^{abs}$ (=Monözisten) haben herabgesetzte Vitalität, ebenso auch der Typ $F\,M_D^{prae}$, den MOEWUS (1940d) einmal erhalten hat. Die Komplexdiözisten der Konstitution $F^aM^bM_D^{prae}$ weisen herabgesetzte Vitalität auf, die der Konstitution $F^aM^bM_D^{abs}$ zeigen dagegen normale Lebensfähigkeit.

Nach Ablauf dieser Reaktionen ist der ♂ diözische Gamet kopulationsfähig: er sezerniert Beweglichkeitsstoff (Crocin), Androtermon (Safranal) und Androgamon (mehr trans- als cis-Crocetindimethylester). Auch bei den ♂ Diözisten bewirken $gathe^{abs}$-Gene eine Verminderung der Vitalität.

Das Zusammenwirken der zum Ablauf eines Sexualvorganges erforderlichen Gene zeigt folgendes Schema:



Damit nun zwei Gameten miteinander kopulieren können, ist ein bestimmter cis : trans-Unterschied zwischen den Gamonen notwendig. Er muß mindestens 20 : 20 betragen. Nur dann erfolgt chemotaktische Anlockung und das Aufeinanderzustoßen der Gameten, das zur Auflösung der Gametenmembranen und damit zur Protoplastenverschmelzung führt.

MOEWUS (1940d) beschreibt eine Mutation, bei der es erst dann zu einer geschlechtlichen Reaktion kommt, wenn der cis : trans-Unterschied zum anderen Gameten mindestens 40 : 40 beträgt. Auch die cis:trans-

Chemotaxis scheint durch ein besonderes, nicht mit den Realisatoren gekoppeltes Gen bedingt zu sein. Durch dieses neue Gen ist die Kopulation gleichgeschlechtlicher Gameten nicht mehr möglich. Durch einen einzigen Mutationsschritt kann also die relative Sexualität in Fortfall kommen. Es ist daher vorstellbar, daß Fälle von relativer Sexualität nur selten anzutreffen sein werden.

Hingewiesen sei schließlich noch auf die Tatsache, daß bei *Chlamydomonas* realisatorenlose Typen (entstanden bei F/M-Crossing-over) überhaupt nicht lebensfähig sind. Die bei der Polyensynthese eingreifenden Gene F und M scheinen also lebensnotwendig zu sein. Bei *Protosiphon* und *Brachiomonas* fand MOEWUS realisatorenlose Stämme, die lebensfähig sind, obgleich ihre Vitalität auch stark herabgesetzt ist. Diese Stämme vermögen nicht mehr kopulationsfähige Gameten zu bilden. Durch entsprechende Gamon- und Termon-Zugabe kann man sie aber reaktionsfähig machen. In der Natur kämen diese Gameten niemals zur Kopulation. Daß solche Stämme noch kopulationsfähige Gameten zu bilden vermögen, beruht darauf, daß sie noch alle übrigen Gene, die zur Sexualität gehören, haben. Es ist aber nicht zweckmäßig, in dem Verhalten dieser Stämme ein Anzeichen für das Vorhandensein einer bisexuellen Potenz zu sehen, wie es HARTMANN (1939) ausführt. Es sei denn, wir erblicken die bisexuelle Potenz in den den weiblichen und männlichen Zellen gemeinsamen Genen *flac*, *mot*, $gathe_{cis}$ und $gathe_{trans}$. Die eben erwähnten realisatorenlosen Stämme sind bisher noch nicht analysiert worden; es ist daher verfrüht, aus ihrem Vorkommen irgendwelche Schlüsse zu ziehen. Der einzige Unterschied zwischen Weibchen und Männchen bei *Chlamydomonas* ist das Gen M_D. Ohne dieses Gen sind die Zellen weiblich, mit diesem Gen männlich: Gynotermon und Androtermon. Außerdem bewirken die Gene der F-Serie eine andere cis: trans-Zusammensetzung der Gamone als die M-Gene. Die Weibchen sind durch F ohne M_D, die Männchen durch M mit M_D charakterisiert. Über die bisexuelle Potenz bzw. die alternative Reaktionsnorm oder den AG-Komplex (vgl. F. V. WETTSTEIN 1936) wissen wir bei anderen Organismen recht wenig. Bei *Chlamydomonas* scheint zum ersten Male der Fall verwirklicht zu sein, daß man an seine Analyse herangehen kann. Das zeigen bereits die ersten Mutationsversuche, über die MOEWUS (1940d) berichtet hat.

Wir haben bei dieser einzelligen Alge gesehen, wie viele Teilvorgänge bis zum Erreichen einer sexuellen Reaktion ablaufen müssen; wie kompliziert wird erst der Mechanismus bei den höheren Organismen sein?

Literaturverzeichnis.

BEHLAU, J.: Die Spondylomoraceen-Gattung *Chlamydobotrys*. Beitr. Biol. Pflanz. **23**, 125—166 (1935).

— Der Generationswechsel zwischen *Chlamydomonas variabilis* DANGEARD und *Carteria ovata* JACOBSEN. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 221—249 (1939).

BERGMANN, M. u. C. NIEMANN: On the structure of proteins: cattle hemoglobin, egg albumin, cattle fibrin and gelatin. J. of biol. Chem. **118**, 301—314 (1937).
BERTHOLD, G.: Die geschlechtliche Fortpflanzung der eigentlichen Phaeosporeen. Mitt. zool. Stat. Neapel **2**, 401—412 (1881).
BIECHELER, B.: Sur l'existence d'une copulation chez une Euglène et sur les conditions globales qui la déterminent. C. r. Soc. Biol. Paris **124**, 1264 bis 1266 (1937).
BLIDING, C.: Über Sexualität und Entwicklung bei der Gattung *Enteromorpha*. Sv. bot. Tidskr. **27**, 233—256 (1933).
— Sexualität und Entwicklung bei einigen marinen Chlorophyceen. Sv. bot. Tidskr. **29**, 57—64 (1935).
— Über die Fortpflanzungsverhältnisse einiger marinen *Cladophora*-Arten. Sv. bot. Tidskr. **30**, 529—546 (1936).
BOTHE, F.: Vorschläge zu einer einheitlichen Benennung der Fortpflanzungsorgane niederer Pflanzen. Ber. dtsch. bot. Ges. **52**, 313—320 (1934).
CHATTON, E. et B. BIECHELER: Documents nouveaux relatifs aux Coccidinides (Dinoflagellés parasites). La sexualité du *Coccidinium Mesnili* n. sp. C. r. Acad. Sci. Paris **203**, 573—576 (1936).
CZURDA, V.: Experimentelle Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse der Zygnemalen. Beih. Bot. Zbl. I **47**, 15—68 (1930).
— Über einige Grundbegriffe der Sexualitätstheorie. Beih. Bot. Zbl. I **50**, 196—210 (1933).
— *Conjugatae*. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VI, 2. Teilband: Algen. 1937.
DIWALD, K.: Die ungeschlechtliche und geschlechtliche Fortpflanzung von *Glenodinium lubiniensiforme* spec. nov. Flora (Jena), N. F. **32**, 174—192 (1937/38).
DOBELL, C. C.: The structure and life-history of *Copromonas subtilis*, nov. gen. et nov. spec.: a contribution to our knowledge of the flagellatae. Quart. J. microsc. Sci., N. s. **52**, 75—120 (1908).
EMERSON, R. and D. L. FOX: Carotens in the sexual phase of the aquatic fungus *Allomyces*. Proc. roy. Soc. Lond. B **128**, 275—293 (1940).
FÖYN, B.: Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. IV. Vorläufige Mitteilung über die Sexualität und den Generationswechsel von *Cladophora* und *Ulva*. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 495—506 (1929).
— Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophycee *Cladophora Suhriana* KÜTZING. Arch. Protistenkde **83**, 1—56 (1934a).
— Lebenszyklus und Sexualität der Chlorophycee *Ulva lactuca* L. Arch. Protistenkde **83**, 154—177 (1934b).
— Berichtigung zu meiner Arbeit: Lebenszyklus, Cytologie und Sexualität der Chlorophycee *Cladophora Suhriana* KÜTZING. Arch. Protistenkde **84**, 429—430 (1935).
FUJITA, A. u. D. IWASAKA: Bestimmung des echten Blutzuckers ohne Hefe. Biochem. Z. **242**, 43—60 (1931).
GEITLER, L.: Untersuchungen über das sexuelle Verhalten von *Tetraspora lubrica*. Biol. Zbl. **51**, 173—187 (1931).
— Der Formwechsel der pennaten Diatomeen (Kieselalgen). Arch. Protistenkde **78**, 1—226 (1932).
— Vergleichende Untersuchungen über den feineren Kern- und Chromosomenbau der Cladophoraceen. Planta (Berl.) **25**, 530—578 (1936).
GOROSCHANKIN, J. N.: Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Systematik der Chlamydomonaden. III. *Chlamydomonas coccifera*. Flora (Jena) **94**, 420—423 (1905).
GROSS, E.: Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Notiluca miliaris*. Arch. Protistenkde **83**, 178—196 (1934).

GROSS, I.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. VII. Entwicklungsgeschichte, Phasenwechsel und Sexualität bei der Gattung *Ulothrix*. Arch. Protistenkde **73**, 206—234 (1931).

GUSSEWA, K.: Über die geschlechtliche und ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Oedogonium capillare* Kz. im Lichte der sie bestimmenden Verhältnisse. Planta (Berl.) **12**, 293—326 (1930).

HÄMMERLING, J.: Über die Sexualitätsverhältnisse von *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*. Arch. Protistenkde **83**, 56—97 (1934).

— Fortpflanzung im Tier- und Pflanzenreich. Sammlung Göschen, Bd. 1138. 1940.

HANATSCHEK, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. X. Der Phasenwechsel bei der Gattung *Vaucheria*. Arch. Protistenkde **78**, 497—513 (1932).

HARTMANN, M.: Über sexuelle Differenzierung und relative Sexualität I. Studia Mendeliana, S. 205—228 (1923).

— Untersuchungen über relative Sexualität I. Versuche an *Ectocarpus siliculosus*. Biol. Zbl. **45**, 449—467 (1925).

— Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Protisten und Thallophyten. Handbuch der Vererbungswissenschaften, Bd. II E. 1929a.

— Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Algen. III. Über die Sexualität und den Generationswechsel von *Chaetomorpha* und *Enteromorpha*. Ber. dtsch. bot. Ges. **47**, 487—494 (1929b).

— Neue Ergebnisse zum Befruchtungs- und Sexualitätsproblem. Naturwiss. **20**, 567—573 (1932).

— Beiträge zur Sexualitätstheorie (Mit besonderer Berücksichtigung neuer Ergebnisse von F. MOEWUS). Sitzgsber. preuß. Akad. Wiss. Physik.-math. Kl. **20** (1934a).

— Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. Arch. Protistenkde **83**, 110—153 (1934b).

— Ergänzende Untersuchungen über die Sexualität von *Ectocarpus siliculosus*. Arch. Protistenkde **89**, 382—392 (1937).

— Geschlecht und Geschlechtsbestimmung im Tier- und Pflanzenreich. Sammlung Göschen, Bd. 1127. 1939.

HAUSSER, I.: Naturwiss. **27**, 330, 331 (1939).

JASNITZKY, V.: Zur Frage über morphologische und physiologische Differenzierung des Geschlechts bei einigen *Draparnaldia*-Arten. Bjull. moskov. Obšč. Ispyt. Prir., N. s. **43**, 171—177 (1934).

JOLLOS, V.: Untersuchungen über die Sexualitätsverhältnisse von *Dasycladus clavaeformis*. Biol. Zbl. **46**, 279—295 (1929).

KLEBS, G.: Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. Jena 1896.

KNIEP, H.: Die Sexualität der niederen Pflanzen (Differenzierung, Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechts bei den Thallophyten). Jena 1928.

KORSCHIKOFF, A. A.: Zur Morphologie des geschlechtlichen Prozesses bei den *Volvocales*. Russ. Prot. Arch. **2**, 179—194 (1926).

— On the sexual reproduction (oogamy) in the *Micractinieae*. Proc. Kharkov A. Gorky State Univ. Book **10**, 109—126 (1937).

KRICHENBAUER, H.: Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Gattungen *Euglena* und *Phacus*. Arch. Protistenkde **90**, 88—122 (1938).

KUHN, R. u. F. MOEWUS: Wie kommen die Verhältniszahlen cis : trans-Crocetindimethylester bei den getrenntgeschlechtlichen Rassen von *Chlamydomonas* zustande? Ber. dtsch. chem. Ges. **73**, 559—562 (1940a).

— Über die chemische Wirkungsweise der Gene Mot, M_D und Gathe bei *Chlamydomonas*. Ber. dtsch. chem. Ges. **73**, 547—559 (1940b).

KUHN, R., F. MOEWUS u. D. JERCHEL: Über die chemische Natur der Stoffe, welche die Kopulation der männlichen und weiblichen Gameten von *Chlamydomonas eugametos* bewirken. Ber. dtsch. chem. Ges. **71**, 1541—1547 (1938).
— — u. G. WENDT: Über die geschlechtsbestimmenden Stoffe einer Grünalge. Ber. dtsch. chem. Ges. **72**, 1702—1707 (1939).
— u. A. WINTERSTEIN: Über einen lichtempfindlichen Carotinfarbstoff aus Safran. Ber. dtsch. chem. Ges. **66**, 209—214 (1933).
— — Über die Konstitution des Pikro-crocins und seine Beziehung zu den Carotin-Farbstoffen des Safrans. Ber. dtsch. chem. Ges. **67**, 344—357 (1934).
KUNIEDA, H. and SH. SUTO: The life-history of *Colpomenia sinuosa (Scytosiphonaceae)* with special reference to the conjugation of anisogametes. Botanic. Mag. (Tokyo) **52**, 539—546 (1938).
KYLIN, H.: Über Heterogamie bei *Enteromorpha intestinalis*. Ber. dtsch. bot. Ges. **48**, 458—464 (1930).
LERCHE, W.: Untersuchungen über Entwicklung und Fortpflanzung in der Gattung *Dunaliella*. Arch. Protistenkde **88**, 236—268 (1937).
LIST, H.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. VI. Die Entwicklungsgeschichte von *Cladophora glomerata* KÜTZING. Arch. Protistenkde **72**, 453—481 (1930).
MAINX, F.: Gametenkopulation und Zygotenkeimung bei *Hydrodictyon reticulatum*. Arch. Protistenkde **75**, 502—516 (1931a).
— Physiologische und genetische Untersuchungen an Oedogonien. 1. Mitt. Z. Bot. **24**, 481—527 (1931b).
— Die Sexualität als Problem der Genetik (Versuch eines kritischen Vergleiches der wichtigsten Theorien). Jena 1933.
MOEWUS, F.: Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen. Arch. Protistenkde **80**, 469—526 (1933).
— Über Subheterözie bei *Chlamydomonas eugametos*. Arch. Protistenkde **83**, 98—109 (1934).
— Über die Vererbung des Geschlechts bei *Polytoma Pascheri* und bei *Polytoma uvella*. Z. Vererbgslehre **69**, 374—417 (1935a).
— Über den Einfluß äußerer Faktoren auf die Geschlechtsbestimmung bei *Protosiphon*. Biol. Zbl. **55**, 293—309 (1935b).
— Neue Volvocalen aus der Umgebung von *Coimbra* (Portugal). Bol. Soc. Broteriana **10**, II. s. (1935c).
— Die Vererbung des Geschlechts bei verschiedenen Rassen von *Protosiphon botryoides*. Arch. Protistenkde **86**, 1—57 (1935d).
— Faktorenaustausch, insbesondere der Realisatoren bei *Chlamydomonas*-Kreuzungen. Ber. dtsch. bot. Ges. **54** (45)—(57) (1936).
— Methodik und Nachträge zu den Kreuzungen zwischen *Polytoma*-Arten und zwischen *Protosiphon*-Rassen. Z. Vererbungslehre **73**, 63—107 (1937).
— Die Sexualität und der Generationswechsel der Ulvaceen und Untersuchungen über die Parthenogenese der Gameten. Arch. Protistenkde **91**, 357—441 (1938a).
— Vererbung des Geschlechts bei *Chlamydomonas eugametos* und verwandten Arten. Biol. Zbl. **58**, 516—536 (1938b).
— Carotinoide als Sexualstoffe von Algen. Jb. Bot. **86**, 753—783 (1938c).
— Carotinoide als Sexualstoffe von Algen. Naturwiss. **27**, 97—104 (1939a).
— Über die Chemotaxis von Algengameten. Arch. Protistenkde **92**, 485—526 (1939b).
— Untersuchungen über die relative Sexualität von Algen. Biol. Zbl. **59**, 40—58 (1939c).
— Carotinoid-Derivate als geschlechtsbestimmende Stoffe von Algen. Biol. Zbl. **60**, 143—166 (1940a).
— Über die Sexualität von *Botrydium granulatum*. Biol. Zbl. **60**, 484—498 (1940b).

MOEWUS, F.: Die Analyse von 42 erblichen Eigenschaften der *Chlamydomonas eugametos*-Gruppe. I.—III. Z. Vererbgslehre **78**, 418—522 (1940c).
— Über Mutationen der Sexual-Gene bei *Chlamydomonas*. Biol. Zbl. **60**, 597—626 (1940d).
— Über die Vererbung der morphologischen Geschlechtsunterschiede bei *Chlamydomonas* **1941** (im Druck).
PASCHER, A.: Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreichs. Beih. Bot. Zbl. II **48**, 317—332 (1931a).
— Über Gruppenbildung und „Geschlechtswechsel" bei den Gameten einer Chlamydomonadine *(Chlamydomonas paupera)*. Jb. Bot. **75**, 551—550 (1931b).
— Über einen neuen einzelligen und einkernigen Organismus mit Eibefruchtung. Beih. Bot. Zbl. I **48**, 466—480 (1931c).
PHILIP, U. and J. B. S. HALDANE: Relative sexuality in unicellular Algae. Nature (Lond.) **143**, 334 (1939).
PRINGSHEIM, E. G. u. K. ONDRACEK: Untersuchungen über die Geschlechtsvorgänge bei *Polytoma*. Beih. Bot. Zbl. A **59**, 117—172 (1939).
RAMANATHAN, K. R.: On the cytological evidence for an alternation of generations in *Enteromorpha* (Preliminary Note). J. Indian bot. Soc. **15**, 55—57 (1936).
— The morphology, cytology, and alternation of generations in *Enteromorpha compressa* (L.) GEVR. var. *lingulata* (J. AG.). HAUCK. Ann. of Bot. N. S. **3**, 375—398 (1939).
SCHREIBER, E.: Zur Kenntnis der Physiologie und Sexualität höherer *Volvocales*. Z. Bot. **17**, 337—376 (1925).
— Untersuchungen über Parthenogenesis, Geschlechtsbestimmung und Bastardierungsvermögen bei Laminarien. Planta (Berl.) **12**, 331—353 (1930a).
— Die Fruktifikationszeiten und die Bedingungen der Gametenentleerung bei *Fucus serratus*. Z. Bot. **23**, 273—287 (1930b).
— Über die geschlechtliche Fortpflanzung der *Sphacelariales*. Ber. dtsch. bot. Ges. **49**, 235—240 (1931).
— Über Kultur und Geschlechtsbestimmung von *Dictyota dichotoma*. Planta (Berl.) **24**, 266—275 (1935).
SCHULZE, B.: Zur Kenntnis einiger Volvocalen. Arch. Protistenkde **58**, 508 bis 576 (1927).
— K. L.: Cytologische Untersuchungen an *Acetabularia mediterranea* und *Acetabularia Wettsteinii*. Arch. Protistenkde **92**, 179—225 (1939).
SCHUSSNIG, B.: Die somatische und heterotype Kernteilung bei *Cladophora Suhriana*. Planta (Berl.) **13**, 474—528 (1931).
— Die Determinierung des Geschlechts bei *Cladophora* und die Phylogenie des Generationswechsels. Biol. generalis (Wien) **10**, 301—340 (1934).
SCHWARZ, E.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Protophyten. IX. Der Formwechsel von *Ochrosphaera neapolitana*. Arch. Protistenkde **77**, 434—462 (1932).
STREHLOW, K.: Über die Sexualität einiger *Volvocales*. Z. Bot. **21**, 629—692 (1929).
THURET, G.: Recherches sur la fécondation des Fucacées et les anthéridies des Algues. Ann. Sci. natur. Bot., IV. s. **2**, 197—214; **3**, 1—28 (1854/55).
WETTSTEIN, F. v.: Gesichertes und Problematisches zur Geschlechtsbestimmung. Ber. dtsch. bot. Ges. **54**, (23)—(38) (1936).
WURMBACH, H.: Vorschläge zu einer notwendigen Vereinheitlichung der Nomenklatur der Fortpflanzung. Biol. Zbl. **55**, 590—606 (1935).

Namenverzeichnis.

Kursiv gesetzte Zahlen geben die Seite der ausführlichen *Literaturangabe* wieder.

Abderhalden, E. v. *87.*
Abele, K. 46, *50.*
Adamük 186, *269.*
Alder, J. 91, *269.*
Andres, G. H. 5.
Argaud, R. 122, 123, *269.*
Arrhenius 194, 211.
Arvanitaki, A. 122, 212, 214, 215, 216, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, *269*, *270.*
Aubertot, V. 212, *282.*

Bachrach, E. 211, 238, 270.
Bacq, Z. M. 132, 147, 151, 155, *270*, *271*, *276.*
Baker, F. 169, 170, *271.*
Balaceanu, V. 233, *271.*
Bauer, H. 6, 7, 10, *50.*
— -Jammes 104.
— V. 106, 107, *271.*
Beadle, G.W. 56, *84.*
Beams, H. W. 6, *52.*
Beaune, A. 233, *271.*
Becker, O. *84.*
Behlau, J. 294, 306, 309, *352.*
Belar, K. 39, *50.*
Belthoise 212, *285.*
Berger, C. A. 9, 17, 35, 40, *50.*
— E. *271.*
Bergh, R. S. 98, *271.*
Bergmann, M. 338, 339, *353.*
Bernard, A. 215, *271.*
Berrier, H. *271.*
Berthe, J. 166, 169, 180, *271*, *282.*
Berthold, G. 329, *353.*
Bert, P. 135, 145, 151, *271.*
Bethe, A. 92, 246, *271.*
Beyne, J. 207, *271.*
Biecheler, B. 290, 291, *353.*
Biedermann, W. 205, 210, 217, 219, 227, 229, 234, 238, *271.*
Biering, P. 207, 209, 210, 212, 217, 218, 219, 220, 221, 222, 225, 229, 230, 261, *271.*
Bierry, H. 216, *271.*
Bilding, C. 294, 301, 308, 312, 313, *353.*
Binet 207.
Blanc, H. 208, 214, 215, 224, 226, *269*, *271.* *278.*
Bloch, B. 70, *84.*
de Boer, S. 166, 168, 181, 182, 185, 191, *271*, *272.*
Bogojawlewsky, K. S. 4, 9, *50.*
Bojanus, L. 111, 120, *272.*
Boll, F. 98, *272.*
Bonnamour, G. 215, *270.*
Bonnet, V. 215, *271.*
Bonnevie, K. 33, *50.*
Bothe, F. 290, *353.*
Bottazzi, F. 127, 145, 151, 152, 178, 237, 244, *272.*
Bouchet, M. 132, 216, 235, *272*, *279.*
Bouvier, E. L. 126, 127, *272.*
Boveri 34.
Boyer, P. 232, 233, *272*, *280.*
Brandt, A. 163, *272.*
Brehm 91, *272.*
Bridges, C. B. 7, *50.*
Bronn, H. G. 91, 250, *272.*
Brücke, E. Th. von 98, 158, *272.*
Brunet, R. 111, 112, 119, *272.*
Buck, J. B. 7, *50.*
Buddenbrok, W. von 259, *273.*
Buddington, R. 183, *273.*

Cardot, H. 111, 121, 122, 195, 196, 207, 211, 212, 213, 214, 215, 216, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 238, *270*, *272*, *273*, *280*
Carlson, A. J. 101, 109, 115, 126, 127, 128, 130, 145, 148, 151, 152, 155, 156, 158, 166, 170, 178, 183, 184, 194, 201, 208, 217, 219, 226, 230, 234, 235, 237, 244, 245, 250, 251, 252, 264, *273.*
Castle, W. E. *84.*
ten Cate, J. 164, 166, 167, 168, 169, 170, 174, 178, 179, 181, 182, 186, 191, 192, *273*, *274.*
Chambon, M. 214, *271.*
Champy 79.
Charnot, A. 212, *274.*
Chatton, E. 290, *353.*
Chéron, J. 108, *274.*
Chevallier, A. 214, *273.*
Clara, M. 2, 48, *50.*
Clark, A. J. 99, 170, *274.*
— W. 249, *274.*
Ceuvreur, M. E. 212, *274.*
Crew, F. A. E. 33, *50.*
Crozier, W. J. 173, 211, 238, *274.*
Cuénot, L. *274.*

Curier, G. 107, *274*.
Czurda, V. 292, 294, 296, 297, 298, 304, 305, 307, 309, *353*.

Danneel, Rolf 55, 57, 58, 64, 65, 66, 67, 68, 70, 71, 75, 76, 77, 81, 82, *85*.
Darlington, C. D. 40, *51*.
Darwin, F. 98, *274*.
Delbrück, M. *87*.
Della Valle, P. 33, *51*.
Dew Smith 217, 219, 226, 227, 229,
Diederichs, W. 165, 168, 176, 177, 181, 183, 185, 186, 191, 259, *274*.
Diwald, K. 291, *353*.
Dodel, P. 232, *274*.
Dobell, C. C. 291, *353*.
Dogiel, J. 98, 114, 127, 170, 244, *274*.
Dubois, R. 166, *274*.
Dubuisson, M. 169, 175, 201, *274*.
Duliere, W. L. *85*.

Ehrich, W. 4, *51*.
Eichler, W. 206, 223, 224, 225, *274*.
Eiger, M. 182, *274*.
Einsele, W. 58, *85*.
Embleton, D. 114, 128, *277*.
Emerson, R. 327, *353*.
Engelhardt, M. von 56, *86*.
Engelmann, Th. W. 154, 229, *274*.
Engelsmeier, W. 62, 63, 64, 65, 66, 69, 72, *85*.
Enriques, P. 127, 145, 151, 152, 155, 239, 244, *272*.
Ephrussi, B. 56, *85*.
Erdmann, Rhoda 38, 39, *51*.
Ervin, C. D. 20, *51*.
Esser, W. 112, 115, *274*.
Evans, C. Lovatt 206, 212, 213, 214, 221, 231, 232, 233, *275*.

Fano, G. 178, *275*.
Farmer, J. B. 33, *51*.
Faye, Fr. 214, *273*.
Feulgens 25, 37.
Fischer, Ilse 46, *51*.
Fleisch, A. 157.
Fleischmann, A. 189, *275*.
Fleure, H. J. 98, *275*.
Florkin, M. 212, *275*.
Fol, H. 250, *275*.
Foster, M. 217, 219, 226, 227, 229, 230, *275*.
Fox, D. L. 327, *353*.
Föyn, B. 36, *51*, 288, 294, 301, 307, 308, 313, 329, *353*.
Frank, O. 241.
Frederricq, H. 107, 136, 138, 140, 142, 143, 145, 146, 148, 149, 150, 151, 152, 153, 154, 155, 244, *275*, *276*.
— L. 135, 137, 139, 140, 142, 144, 145, 151, 155, 156, 206, *276*.
Freerksen, E. 4, *51*.
Freiberg 61.
Frolowa, Sophie 7, 9, 17, 33, *51*.
Fry, H. J. B. 146, 151, 153, 155, *276*.
Fuchs, S. 137, 145, 151, 152, 156, 157, *276*.
Fujita, A. 334, *353*.

Gartkiwicz, St. 170, 171, 173, 174, 175, *276*.
Gautrelet, J. 235, *276*.
Geitler, Lothar 1, 5, 6, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 22, 23, 25, 31, 32, 37, 38, 39, 40, 47, 49, *51*, 294, 305, 308, 329, 330, 331, *353*.
Gentscheff, G. 20, 21, 33, *51*.
George, W. C. 33, *52*.
Gibson, R. J. H. 98, *276*.
Girod, P. 120, *276*.
Glaser, O. 194, 248, *276*.
Golgi 78.
Goroschankin, J. N. 298, *353*.
Gouzon, B. 216, *271*.
Grafl, Ina 17, 21, 22, 27, 34, 35, 37, *52*.
Greite, W. 75, *85*.
Griffen, A. B. 7, *53*.
Grobben, P. 105, 111, 187, 204, 205, 247, *276*.
Gross, E. 290, 307, 308, *353*.
— J. *354*.
Gussewa, K. *354*.
Gustafsson, Å. 20, 21, 33, *51*.
Guttenberg, H. v. 19, *52*.

Haberlandt, L. 196, *276*.
Hadorn, E. 56, *85*.
Haecker, 33.
Haldane, J. B. S. 310, 324, *356*.
Haller, B. 126, 129, 202, *276*.
Halpern, N. 234, *276*.
Hamada, Shunzaburô 177, *276*.
Hämmerling, J. 288, 289, 304, 311, 329, 330, *354*.
Hanatscheck, H. 307, *354*.
Hance, R. J. 75, *85*.
Hancock, A. 91, 114, 128, *269*, *277*.
Hartmann, Max 49, *52*, 287, 289, 292, 294, 295, 305, 306, 311, 315, 316, 326, 327, 329, 331, 332, 342, 352, *354*.
Hausser, J. 339, *354*.
Hay, W. E. 33, *52*.
Hazard, R. 233, *272*.
Heidenhain 2.
Heitz, E. 6, 7, *52*.
Helly 79.
Hendrickx 166, 168, 169, *277*.
Henke, K. 56, *86*.
Hertwig, G. 2, 4, 5, 6, 8, 37, 39, 40, *52*.

Hescheler 99, 100, 102, 105, 121, 122, 129, *277*.
Heymans, C. 241, *277*.
Hirsch, G. C. 80, *85*.
Hobson, A. D. 182, 183, *277*.
Höppner, H. 2, 3, 35, 41, 46, *52*.
Hogben, L. T. 177, 182, 183, 214, *277*.
Hoffmann, H. 205, *277*.
— P. 150, 243, *277*.
Hopkins, A. E. 187, *277*.
Houet, R. 212, *275*.
Hykeš, O. V. 232, *277*.

Iljin, N. A. 62, *85*.
Isgrove, A. 107.
Ivanié, M. 49, *52*.
Iwasaka, D. 334, *353*.

Jachimsky, H. 24, *52*.
Jacobj, W. 2, 3, 4, 5, *52*.
Jacobsen-Paley, Rose 27, 46, *52*.
Jasnitzky, V. 294, 302, *354*.
Jerchel 334.
Jollos, V. 316, 343, *354*.
Jordan, H. J. 218, 259, *277*.
Jullien, A. 111, 112, 119, 120, 122, 125, 126, 131, 132, 133, 141, 146, 147, 155, 165, 169, 176, 180, 181, 182, 183, 185, 186, 195, 196, 200, 201, 203, 208, 214, 215, 216, 224, 226, 235, 238, 240, 241, 243, *270*, *271*, *272*, *273*, *277*, *278*, *279*, *280*, *281*, *282*, *285*.
Justin-Bessançon 212, *285*.

Kaufmann, L. 62, *85*.
Keber, G. A. F. 94, 172, 189, 190, *279*.
Kendall, H. 32, *53*.
Kestner, E. *279*.
— O. 136, *279*.
King, R. L. 6, *52*.
Kirchenbauer, H. 296, *354*.
Klebs, H. 329, *354*.
Kniep, Hans 288, 306.
Knoll, Ph. 98, 194, 195, *279*.
Koch, W. 161, 163, 164, 165, 168, 169, 170, 173, 174, 209, *279*.
Koehlers, O. 62.
Köllikęr, A. 98, 104, *279*.
Koller, P. C. 7, 33, *50*, *52*, 67, *85*.
Koltzoff, N. K. 7, *53*.
Koniček, H. 206, *279*.
Korschikoff, A. A. 300, 302, 303, *354*.
Kopeč, St. *86*.
Kosswig, C. 67, *86*.
Kostoff, D. 32, 43, *53*.
Kruta, V. 147, 153, *271*, *279*.
Kühn, A. 56, *86*.
Kuhn, Richard 56, *86*, 288, 334, 336, 338, 343, 345, 346, 347, 348, 349, *354*, *355*.
Kunieda, H. 329, *355*.
Kylin, H. 301, *355*.

de Lacaze-Duthiers, H. 126, 127, 249, *279*.
Lang, A. 211, *279*.
Langer, K. 94, 104, *279*, *280*.
Langlet, O. 20, 21, *53*.
Lapicque, L. 227, *280*.
Lemaire, A. 216, *280*.
Lenz, Fr. 62, 86.
Lerche, W. 288, 294, 297, 304, 309, 329, *355*.
Levan, A. 16, 24, 30, 31, *53*.
Lévy, J. 232, *280*.
Leweck 81.
Leydig, F. 98, 118, *280*.
Libbrecht, W. 211, *280*.
Lindschau, M. 3, *53*.
Lisi, Fr. 233, *280*.
List, H. *355*.
Litardière, M. R. de 20, 21, *53*.
Loeper, M. 216, *280*.
Lorbeer, G. 39, *53*.
Lorz, A. 20, 21, *53*.
Lubnow, E. 75, 76, 77, 78, 79, 80, 82, *85*, *86*.
Ludford, R. J. 33, *53*.
Ludwig, W. 170, 171, 208, *280*.
Luisada, A. 106, 107, 150, 151, *280*.
Luther, W. *86*.

Mader, M. 98, *280*.
Mainx, F. 292, 295, 298, 301, 307, 329, *355*.
Maire, L. 207, *271*, *280*.
Marceau, F. 98, 99, 105, 106, 107, 108, 112, 116, 120, 123, 125, 130, *280*.
Marduel, H. 180, 181, 200, 201, *278*, *280*.
Margo, Th. 98, *280*.
Marshell, C. F. 98, *281*.
Mazzarelli, G. 125, *281*.
Melchers, G. 56, *86*.
Melinossi, R. 42, *53*.
Ménégaux 187, 188.
Merkel *271*.
Metz, C. W. 9, *53*.
Middendorf, A. Th. von 129, *281*.
Miduno, T. *53*.
Milne-Edwards, H. 94, 96, 103, 106, 107, 110, 117, 121, 124, *281*.
Milowidow, P. F. 25, *53*.
Mines, G. R. 177, *281*.
Minne, A. 163, 168, 169, 170, 171, 173, 186, 187, 188, 189, 192, *285*.
Mitolo, M. 105, 136, *281*.
Mitsugi, K. 178, *283*.
Moevus, Franz 56, *86*, 287, 288, 293, 294, 296, 297, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 305, 306, 307, 308, 309, 310, 312, 313, 314, 315, 316, 317,

318, 319, 320, 321, 322, 323, 324, 326, 329, 330, 331, 332, 333, 334, 335, 337, 338, 341, 342, 343, 345, 346, 347, 348, 349, 351, 352, *354*, *355*, *356*.
Monnier, A. M. 201, *274*.
Mónschau, M. 3, *53*.
Moore, J. E. S. 33, *51*.
Morin, G. 119, 120, 122, 141, 146, 147, 165, 169, 176, 183, 195, 196, 203, 208, 214, 215, 224, 226, *271*, *273*, *278*, *281*, *282*.
Moquin-Tandon, A. 93, *281*.
Motley, H. L. 112, 164, 171, 173, 175, 176, 182, 183, *282*.
Mougeot, A. 122, 123, 212, 216, *269*, *280*, *282*.
Müller, H. 98, *282*.
Murphy, I. B. 75, *85*.

Nachtsheim, H. 60, *86*.
Nalepa, A. 95, 123, 127, 206, *282*.
Navez, A. E. 162, 170, 171, 172, 176, 177, 182, 183, *282*.
Nebel 40.
Němec, B. 19, 32, *53*.
Neminkoff, D. 166, *282*.
Neumann, P. 58, *86*.
Niemann, C. 338, 339, *353*.
Nierstrass, V. E. 183, 207, 208, 233, *282*.
Nold, R. 123, 207, *282*.
Noll, A. 207, *282*.

Oka, K. 183, 184, *282*.
Oksala, T. 17, 18, 48, *53*.
Ondracek, K. 296, 298, *356*.
Onslow, M. W. 67, *86*.
Oppenheimer 72.

Painter, Th. S. 6, 7, 8, 17, 37, *53*.
Pannocchina-Laj, Fernanda 42, 43, *53*.
Pascher, A. 290, 300, 327, 329, *356*.
Paul, H. 64, 70, *85*.
Peillon, M. 216, *278*, *279*.
Pelseneer, P. 128, *282*.
Perlès, L. 207, *271*.
Perrier, Rémy 118, *282*.
Petitfrère, C. 166, 169, 180, *271*, *282*.
Pfeffer 339.
Pflüger 211.
Philip, U. 310, 324, *356*.
Piekarski, G. 49, *53*.
Piéri, J. B. 173, *282*.
Pirschle, Karl 56, *86*, *87*.
Plagge, E. 56, *86*.
Plate, L. 127, 128, 129, 249, 250, *282*.
Plenk, H. 99, *282*.
Poljansky, G. 48, *53*.
Pompilian, M. *282*.
Popoff, M. 33, *54*.
Portugalow, W. W. 4, *54*.
Pravaz 186.
Pringsheim, E. G. 296, 298, *356*.
Prosser, C. L. 186, *282*.

de Quatrefages, M. A. 114, 115, *282*.
Queratto, J. G. I. 207, *271*.

Raffo, L. F. 207, 217, *282*.
Ramanathan, K. R. 302, 308, *356*.
Rankin, W. M. 111, 114, 190, *283*.
Ransom, W. B. 107, 127, 142, 147, 148, 149, 150, 151, 152, 154, 155, 195, 196, 227, 230, 233, 234, 244, *283*.
Raper, H. St. 65, *85*, *86*.
Reindorf, Elizabeth, C. 7, 8, 17, *53*.
Rengarten, L. v. 114, *283*.
Renner, O. *86*.
Renwart, H. 212, *275*.
Richard, J. 238, *283*.
Ries, E. 18, 48, 49, *54*, 80, *86*.
Rijland, P. 202, *283*.
Rosenberg, O. 19, *54*, 295
Rywosch, D. 193, 194, 195, 201, 202, 203, 205, *283*.

Sawano, E. 178, *283*.
Sax, K. *54*.
Schaaf, F. *84*.
Schaumann, K. 57, 67, 68, 71, 82, *85*.
Scherschulskaja, L. W. 4, 5, *54*.
Schoenlein, K. 237, 238, 242, 244, *283*.
Schrader, F. 31, *54*.
Schreiber, E. 294, 305, 306, 308, 309, 327, 329, *356*.
Schultz, W. 61, 62, 64, 67, *86*, *87*.
Schulze, B. 300, 311, *356*.
— K. L. 36, *54*.
Schussnig, B. 308, *356*.
Schwanecke, H. 113, 114, *283*.
Schwanitz, J. 57, 58, 59, *87*.
Schwarz, E. 290, *356*.
Sereni, E. 159, *283*.
Serra, J. A. 58, *87*.
Siebold, C. Th. von 98, *283*.
Simroth 91.
Skramlik, E. von 88, 96, 97, 136, 139, 141, 149, 160, 169, 170, 184, 193, 194, 197, 200, 203, 206, 208, 221, 222, 224, 229, 234, 262, *283*, *284*.
Slome, D. 146, 147, *286*.
Snyder, Ch. D. 237, 238, 239, *284*.
Spillmann, J. 98, 119, *284*.

Spühler 4, *54*.
Stannius, H. *283*.
Steil 32.
Stein, Emmy 31, 33, *54*.
Stier 173, 211, 238.
Straub, J. 42, *54*.
— W. 237, 238, 239, 241, 242, 246, 247, *284*.
Strehlow, K. 294, 300, 309, *356*.
Suto, Sh. 329, *355*.
Suzuki, S. 115, 127, *284*.

Tahara, M. 37, *54*.
Takatsuki, S. 112, 173, 182, *284*.
Thuret, S. 327, *356*.
van Thiel, N. 127, 234, 238, *284*.
Timotéeff-Ressovsky, N. W. *87*.
Toureng, M. 111, *284*.
Trombetta, Vivian V. 47, *54*.
Türk, M. 206, 219, *284*.
Tuschnjakowa, M. 20, *54*.

Uexküll, J. von 145, *284*.

Vairel-Banc, H. 122, 224, *278*.
Valenciennes 94, *281*.
Veloso, Fr. 207, 226, 232, *284*.
Vigier, P. 98, 130, *284*.
Villaret, M. 212, *285*.
Vincent, D. 131, 132, 133, 155, 185, 203, 235, 243, *272*, *279*, *285*.
Vita, P. 212, 232, 233, *285*.
Vlès, F. 98, 130, *284*.
Vuillet, M. 132, 216, 235, *272*, *279*.
Vulpian, E. F. A. 232, *285*.

Walker, C. E. 33, *51*.
Walzl, Edward, M. 176, 177, 182, *285*.
Wassermann, F. *54*.
Wedl, C. 95, *285*.
Wegmann, H. 118, *285*.
Weismann, A. 98, 99, *285*.
Wendt, G. 343, *355*.
Wermel, E. M. 4, 5, *54*.
Wettstein, F. von 42, 43, *54*, 56, *87*, 352, *356*.
White, M. J. D. 31, *54*.
Willem, V. 163, 168, 169, 170, 171, 173, 186, 187, 188, 189, 192, *285*.
Willems, H. P. A. 218, *285*.
Williams, L. W. 104, *285*.
Winge, O. 33, *54*.
Winkler, H. 19, 32, 44, *54*.
Winterstein, A. 336, 345, *355*.
Wirén 129.
Wolf, H. 173, *285*.
Wolvekamp, H. P. jr. 218, *285*.
Woortmann, K. D. 170, 171, 172, *285*.
Wulff, H. D. 20, 21, *54*.
Wurmbach, H. 290, *356*.

Yampolsky, C. 24, *54*.
Yocom, H. B. *54*.
Yung, E. 151, 170, 173, 183, 185, 210, 213, 234, *286*.

Zenker 122.
Zimmer, K. G. *87*.
Zoond, A. 146, 147, *286*.
Zubkow, A. A. 123, 202, 224, 233, 236, *286*.
Zwaardemaker 214.

Sachverzeichnis.

Die *kursiv* gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Seitenzahlen von *Abbildungen*.

Acanthochiton fascicularis, Herzmuskelfasern *130*.
Acer plantanoides 20.
Acetabularia 36, 370.
— mediterranea 304, 311, 329.
— Wettsteinii 304, 311.
Acetonitril 235.
Aconitum 24.
Actionaias carinata 112.
Actylcholin 131, 132, 155, 185, 186, 202, 235, 243.
Adrenalin 182f., 202, 232, 235, 243.
Adoxa 19, 32.
Äther 132.
Agar 333.
Agriolimax agrestis 236.
Akra 73f.
Alaskakaninchen *60*.
Albino 72, 73, 74, 81.
Algen 287f., 332.
Alkali 147, 175, 177, 215.
Alkohol 232.
Alles-oder-Nichts-Gesetz 264.
Allium 25.
Amblema peruviana 112.
Ammoniak 212.
Ammonsulfat 68.
Amphibien 262, 268.
Amphineurens.a. Wurmmollusken 91, 92, 98, 130.
Amphioxus 97, 253, 255, 256, 258, 259, 263, 266, 267, 269.
— lanceolatus 170, 205.
Androgameten 289.
Angiospermen 32, 37.
Anisogamie 298.
Anodonta 98, 109, 112, 163f., 168, 169, 172f., 185, 192, 212.
— cellensis 114.
Anodonta cellensis, Vene des Fußes und des Eingeweides *113*.
— cygnea 111, *112*, 132, 133, 170, 175, 177, 178, 182.
— Herztätigkeit *179*, *181*.
Anomia 109, 171, 176, 177, 182, 183.
— simplex 162, 170, 171.
Antirrhinum 33.
Aplacophora 92, 130, 131, 253.
Aplysia 98, 125f., 237f., 242f., *247*.
— carlifornica, Herznervenversorgung *128*.
— depilans *125*, 132, 133, 237, 246.
— fasciata 125, 132, 133, 240, 241, 243.
— Kreislaufapparat *124*.
— limacina 237, 241, 244, 246.
Apocrine Drüsen 4.
Arca Noë 109.
Aracee 21.
Arrheniussche Gleichung 239.
Ariolimax 127, 208, 234.
Arion 122, 206, 207, 208, 211, 233.
Arum 46.
— maculatum 27.
Ascidien 147.
Atropin 151, 183, 186, 202, 233, 236, 240.
Augenfarbstoff 56.
Auster 165, 176, 177, 178, 182, 183, 184, 186.
Automatie 258.
Automatiezentren 199, 259.
Azygobranchier 116.
Balkenzüngler 116, 118.
Bariumchlorid 182.
Barytwasser 343.
Bauchfüßler 92, 95, 116, 126f., 192f.
Bedecktkiemer 127.
Blausäure 65.
Blutegelmuskel 131.
Bojanussches Organ 120.
Botrydium granulatum 301, 309, 311, *328*, 329, 322, 245.
— — f. heteroica 306.
Brachimonas 352.
Braunalge 3, 35.
Bufa 33.
Bulbine semibarbata 42.
Bulla 128, 237.
Bunias 42.
Bursaria 48.

Calcium 147, 174, 175, 231, 241.
Calmaren 108.
Canabis 20.
Capsella 19, 27, 30.
Capsosiphon aureolus 313.
Carcinom 33.
Cardium 115, 166, 183.
— echinatum 170.
Carotin 327, 343.
Cassida viridis *18*.
Cellobiose 334.
Cellotriose 334.
Centromeren 31, 33.
Cephalopoda s. a. Kopffüßler 92.
Cerebellum 3.
Cerithium vulgatum 133.
Chaetoderma 253.
— nitidulum *129*.
Chaetomorpha aerea 294, 329.
Characeen 39.

Chenopodiaceen 20.
Chironmus Thummi, Riesenkern der Speicheldrüse *6*.
— — Riesenchromosom *7*.
Chiton 98, 130, 250, 251, 254.
Chlamydobotrys elegans 309.
— gracilis 309.
— Korschikowii 309.
— stella 309.
Chlamydomonas 56f., 294f.
— braunii 298, *299*, 300, 306, 316, 317f., 329, 333, 334, 335.
— coccifera 298.
— dresdensis 297, *299*, 300, 311, 316, 317f., 329, 333, 335.
— eugametos 294, 298, *299*, 300, 304, 311, 317 Tab., 321, 323, *328*, 335, 343, 345, 348, 352.
— monoica 309.
— oogama 298, *299*, 300, 312.
— paradoxa 294, 306, *320*, 332.
— paupera 294, 306, 316, 326, 329.
— pseudoparadoxa 293, 294, 316, 332.
— variabilis 294, 306.
Chloralhydrat 182, 232.
Chloroform 232, 334.
Chlorogonium elongatum 294, 300, 312.
— euchlorum 300, 306, 312.
— leiostracum 294.
— neglectum 300.
— ooganum 300.
Chlorophyceen 290, 292, 327.
Chlorophyll 327.
Cholinester 131.
Chordaten 101, 138, 254, 255, 258f., 264, 266f.
Chromatin 5.
Chromogen 70.
Chromonema 40.
Chromozentrum, SAT- 28.
Chronaxie 149, 153, 154.
Chrysomonadineae 292.
Chrysophyceen 290.
Cicutin 183, 233.
Ciliaten 48.
Cladophora flexicaulis 308.
— glomerata 308.
— pellucida 294.
— Suhriana 294, 313, *329*.
Cladostephus spongiosus 294, 329.
Clavelina 96.
Coccidium Mesnili 290.
Coffein 183, 232, 244.
Colchicin 16, 18.
Colchininmitose 31.
Colpoda 49.
Colpomenia sinuosa 329.
Copromanos subtilis 291.
Crista aorta 248.
Crocin 334.
Crocetin 334, 337.
Cryptochiton 250, 251.
— stelleri, Herznerven-versorgung *130*.
Cryptomonadineae 292.
Cucumis 20.
Culex 9, 34, 35, 39.
Curare 151, 152, 183, 184, 233, 235, 336.
Cutleriales 302.
Cycadeen 36.
Cyclas cornea 163, 170, 171.
Cypraea 127.

Dasycladus clavaeformis 316, 343.
Decapoden 101, 105, 109.
Dentalium 249, *250*.
Diakinese 33.
Diatomeen 5, 39, 305.
Dibranchiata 92, 101.
Dictyota dichotoma 308.
Dictyotales 302.
Digitales 183.
Digitoxin 233.
Dinoflagellaten 292.
Dinophyceen 290.
Diotocardier 193.
Dioxyphenylalanin 65, 67f., 70.
Diözie 289.
Diözisten 321f.
Diplohaplonten 289.
Dipteren 5f., 17, 30, 32, 39.
Doriopsis 247.
Doris 128, 247.
Draparnaldia arenaria 294, 302.
— baicalensis 294, 302.
— simplex 294, 302.
— Goroschankini 294.
Dreyssensia polymorpha 170, 171.
Drosophila melanogaster 6, 7, *8*, 17, 32, 56.
Dunalielle euchlora 309.
— minuta 309.
— parva 309.
— Peircei 309.
— salina 294, 304, 306, *328*.

Ectocarpus 302.
— siliculosus 294, 311, 315, Tab. 316, *328*, 329, 331, 332.
Einkiemer s. a. Azygobranchier 116.
Eledone 146, 150.
— moschata 147, 153.
— — Kreislaufsystem *104*, 105.
Eliminationschromatin 37.
Elliptio crassidens 112.
Endomitose 7, 14, 17.
Endoschisis 48.
Endospermhaustorium 27.
Enteromorpha 294f., 329.
— clavata 308.
— compressa 294, 301, 302, 308, 312, 313, 315.
— intestinalis 301, 302, 307, 308, 313, 315.
— lingulata 294, 298, 302, 308, 312.
— linza 302, 308, 313, 314.

Enteromorpha plumosa 301.
— prolifera 301, 312.
— ramulosa 294.
Entropie 341.
Ephedrin 232.
Epidendrum 41.
— ciliare 25, 27.
Epithelstrang 57.
Epithelzellen 3.
Erdalkaliionen 147.
Erythroblasten 3.
Eserin 131, 235.
Euchromatin 23, 27.
Euchromomeren 23.
Eudorina elegans 302.
Euglena 291.
Euglenineae 292.
Euglenophyta 291.
Eulamellibranchier 171.
Euplotes patella 49.

Fächerzüngler 116.
Farne 32, 332.
FEULGEN-Reaktion 37.
FEULGENs Nukleal-reaktion 25.
Fische 268.
Fischherz 245.
Fisurella 126, 127, 202, 204.
Flagellaten 287f.
Fliegen 56.
Flossenfüßler 92, 128, 248f.
Foraminiferen 36.
Forelle 33.
Formol 70.
Froschherz 147, 167, 185, 211, 214, 218, 220, 221, 226, 230, 239, 241, 255, 258.
Frosch-RINGER-Lösung 213.
Fucales 302.
Fucoxanthin 327.
Fucus 2, 3, 35, 41, 46, 327.
— platycarpus, Paraphyse aus einer Haargrube *2*.
Fulgur canaliculatum 201.
— carica 201.
Fusconaia ebena 112.

Gametangien 289.
Gastropoda 92.
Gasteropteron 123.
Gentiobiose 334, 345.
Genwirkstoff 70.
Gerris lateralis 10, *38*, 44.
— — Chromosomen-Kernmorphologie *12*, *13*, *14*, *15*.
Glenodinium lubiniensiforme 291.
Glycerin 70.
Glucose 334.
Glykogen 214, 216.
Golenkinia longispina 302, *303*.
— solitaria 302, *303*.
GOLGI-Feld 78, 80, 82.
GOLGI-Substanz 78.
GOLGI-System 82f.
Gonium pectorale 302, 305, 306.
Grabfüßler 91, 92, 95, 128f., 249.
Gregarinen 36.
Gryphaea angulata 111, 132, 133.
Gymnodinium 291.
Gymnospermen 37.
Gynogameten 289.

Heterochromatin 17.
Haarfarbstoff 56.
Haarfollikel 56.
Haarmatrix 56f.
Haematococcus pluvialis 297.
Haliotis 98, 126, 197f., 199f.
— cracherodii, Herznervenversorgung *126*.
— tuberculata 193, 195, 198, 200, 201, 203, 204, 222, 234.
— — Herzmuskelfasern *119*.
— — Kreislaufsystem *117*.
— — Muskelfasern aus dem Herzen *120*.
Hämolymphe 131f.
Harnstoff 212.
Haploide Mitose 5.
Haplonten 289.
Helix aperta 211, 212.
— aspersa 212.
— fruticum 206.
— hortensis 206, 208, 209.
— lucorum 123, 133.
— nemoralis 132, 133.
— pisana 212, 214, 215, 216.
— pomatia 98, 132, 133, 197, 205f., *207*, 209f., *230*, *232*, 260.
— — Herznervenversorgung *127*.
— — Kreislaufsystem *121*, 122, *123*.
— vermiculata 212.
Hennites 115, 166, 183.
Heterochloridineae 292.
Heterochromatin 23, 27.
Heterochromomeren 23.
Heteropteren 10, 30.
Heterözie 289.
Hieracium robustum 21, *22*.
Hinterkiemer 92, 116, 123f., 132, 237f.
Hipponyx 127.
Histamin 243.
VAN T'HOFFsche Lösung 241.
Hund 33.
Hydrodictyon reticulatum 295, 303, 329.
Hypophyse 3.
Hypophysenextrakt 183.

Insekten 4, 33, 56.
Ischnochiton 250, 251.
Isogamie 298.

Janneliden 127.
Janthina 127.

Kalium 174, 175, 195, 211, 212, 214, 215, 241.
Käfer 18.
Käferschnecken 99, 128, 129.
Kaninchen, verschiedene Rassen 55f.

Karyolymphe 35.
Katze 4, 5.
KEBERsche Klappe 113, 171, 189, 190.
Kernplasmarelation 2.
Kernvolumina in verschiedenem Gewebe des Menschen, Tab. 3.
Knorpelfische 234.
Kohlenstoffdioxyd 213.
Kokain 202.
Kopffüßler 91, 94f., 105f., 132, 134.
Krebszellen 32.
Kreislauf bei den Weichtieren 88f.
— — Bauchfüßler 116f.
— — Beziehungen von Kiemen und Herz *102*.
— — Cerebralganglion 100.
— — Cholinesterasegehalt im Blut verschiedener Weichtiere, Tab. 132, 133.
— — Frequenz beim Herzen verschiedener Muscheln 170.
— — Haliotis tuberculata *117*.
— — Herzfrequenz bei Helix pomatia Tab. 210, 217, 219, 220, 221.
— — Herznervenversorgung bei Loligo pealii 109.
— — Hinterkiemer 237f.
— — Innervation des Herzens von Polypus vulgaris *137*.
— — KEBERsche Klappe *114*.
— — Kopffüßler 101f.
— — Kopffüßlerherz *148*.
— — Kreislaufsystem bei Aplysia *124*.
— — — bei Eledone moschata *104*.
— — — bei Octopus vulgaris *103*.
Kreislauf bei den Weichtieren, Kreislaufsystem bei Pinna marina *110*.
— — Lungenschnecken 120f.
— — Muscheln 109f., 161f.
— — Pedalstämme 100.
— — Physiologisch-chemische Bemerkungen 131.
— — Tätigkeit des Herzens von Polypus vulgaris *154*.
— — Urweichtier, schem. Darstellung *100*.
— — Venen 105.
— — Vergleich mit Wirbeltierkreislauf 158f., 172.
— — Visceralstämme 100.
— — Zusammenziehung der Muschelherzkammer *167*.

Lactose 334.
Lacunen 92f.
Lamellibranchia 92.
Laminaria saccharina 309.
Laminariales 302.
Lampenbürstenchromosom 37.
Lampsilis purpurata 112.
Lanzettfischchen 255.
Lasmigona complanata 112.
Leber 3.
Leguminosen 27.
Lementina 127.
Limnaea 122.
— auricularia 208.
— limosa 236.
— stagnalis 132, 133.
Limax 127, 206, 211, 235.
— Gefäßsystem *122*.
— maximus 211.
Linza 294.
Lipochondrien 77f., 81f.
Loligo 144, 145, 156.
— Pealii *109*, 147.
Loligo vulgaris *107*, 145, 151.
Lucapina 193, 194, 201.
— crenula 126.
Lungenschnecken 91, 92, 98, 116, 127, 132, 203, 205, 208, 260.
— Frequenz des Herzens, Tab. 208.
Lupinus polyphyllus 27, *28*, *29*, 30.
Lutraria maxima 115.
Lygaeus saxatilis *26*.

Magnesium 147, 174, 177, 215, 231.
MAIPIGHIsches Gefäß 10.
— Gewebe 44.
Maltose 334.
Manteltiere 96, 97, 254.
Marderkaninchen 74.
MARIOTTEsche Flasche 143, 195.
Matrixzellen 70.
Maus 18, 33, 75.
Mäuseei 4, 39.
Mausmaki 4.
Megakaryozyten 18.
Megalonaias gigantea 112.
Mehlmotte 56.
Meiose 4, 33.
Melandrium 39.
— album 24.
— rubrum 24.
Meleagrina 109.
Mensch 3, 5, 93.
Mercurialis 24.
Meristeme 31.
Methanol 349.
Micractinieae 302.
Micractinium pusillum 302, *303*.
Microcebus murinus 4.
Mikrolymphocyten 3.
Milz 18.
Mixoploidie 21.
Monostroma 301.
— Wittrockii 294, 308, 312.
Monotocardier 120, 193.
Monözie 289.
Monözisten 321f. Tab.
Montereina 128, 244, 245.

Moose 42, 332.
Moschites moschata 108, 144, 145, 151.
Mucoides 3.
Murex 98, 120, 193.
— brandaris 133, 201.
— trunculus 119, 122, 126, 132, 133, 195, 196, 200, 202, 203.
Muscheln 94, 98, 109f. 132, 161f.
Muscarin 151, 183, 186, 243.
Mya 114, 166, 183, 185.
— arenaria 170, 183, 184.
— — Herznervenversorgung *115*.
— truncata 114.
Myopsiden 102.
Mytilus 98, 115, 165f., 176, 183, 184.
— californianus, Herznervenversorgung *115*.
— edulis 111, 162, 169, 170, 178, 180, 185.
— galloprovincialis 111, 132, 133, 180, 185, 186.
Myxotheca arenilega *36*.

Nacktkiemer 91, 125, 128.
Nagetier 56.
— Kolbenhaar 57.
Nassa reticulata 98.
Natica 127, 193, 194, 201.
Natrium 147, 195, 215, 231.
Nautilus 102.
— pompilius 105.
Nebenniere 3.
Neomenia 130.
Nerita 126.
Nikotin 151, 183, 186, 233, 236, 243.
Nitella mucronata 49.
Noctiluca miliaris 290.
Norhomoephedin 232.
Nucula 109.

Ochrosphaea neopolitana 290.
Octopus 101, 102, 105, 108, 109.
Octopus vulgaris, Kreislaufsystem *103*.
Odonaten 17, 18.
Oedogonium capillare 307.
— plagiostomum 307.
Oegopsiden 101, 102.
Oncidium 120.
Oogamie 298.
Opisthobranchia 92.
Orchidea 25.
Ostrea 109, 183.
— circumpicta 112, 173.
— gigas 173, 187.
— edulis 109, 111, 169, 170, 132, 133.
— rivularis 177.
— virginica 187.
Ouabain 233.

Paludina 33, 98, 119.
— vivipara *118*.
Pandorina morum 302.
Pankreas 3.
Paraphyse aus einer Haargrube von Fucus 2.
Parmophorus 204.
Parotis 3.
Patella 98, 126.
Pecten 114, 115, 177, 182, 183.
— jacobaeus 111, 133, 170.
Pelletierin 183.
Pelletierinsulfat 233.
Pennatae 305.
Peranemidaceae 291.
Periplaneta 18.
Pfeffersche Kapillarmethode 339.
Pflügersches Erregungsgesetz 227, 228.
Phacus 291.
Phänogenetik der Kaninchenfärbung 55f.
— — Blaurussen 63.
— — Chincillafaktor 60.
— — Dopareaktion *70*.
— — Entstehung der Haare und ihres Pigmentes 56.
Phänogenetik der Kaninchenfärbung, Ersatz eines alten Haares bei Alaskakan *88*.
— — Explantatschwärzung *62*.
— — Fermentbildung bei Schwarzrussen *71*
— — Genwirkstoff 70.
— — Haar einer weißen Ratte *58*.
— — Haarentwicklung *57*.
— — Haarwurzeln von verschiedenen Kaninchen *79*, *80*, *82*.
— — Hautexplantate von Kaninchenrassen Tab. 65.
— — Lipochondrinbildung 77.
— — Marderfaktor 60.
— — Pigmentbildung 64f.
— — Dioxyphenylalanin Tab. 67, 69.
— — Pigmentbildung in Hautexplantaten Tab. 66.
— — Röntgenstrahlenwirkung 75f.
— — — bei Alaskakaninchen 75.
— — Russenfaktor 60.
— — Schwarzrussen 63.
— — temperaturabhängige Färbung 61.
— — Wurzel eines jungen weißen Haares *57*.
Phänokopie 83.
Phaenoschisis 48.
Phaephyceen 302.
Pholas dactylus 166.
Phosphatpufferlösung 69.
Phyllidia 247.
Phyllirhoe 237, 238, 239.
Phyllobium 303.
Physa fontinalis 232.
Pikrocrocin 343.
Pilocarpin 183, 186, 233, 236.
Pilze 5, 288, 332.
Pinna marina, Kreislaufsystem 110.

Pinna nobilis 111, 132, 133.
Pisidium 170, 171.
Placophora 92, 128.
Planorbis corneus 206, 208, 209.
Platidon 183.
Pleuralhöhe 93.
Pleurobranchaea 128, 237, 247.
Podophyllum 24.
Pollenkornmitose 37.
Polyploidie 9ff.
Polypus 135, 137, 145.
— macropus 151.
— vulgaris 105, 106, 108, 132, 133, *137*, 140—142, 144f., 149f. 149f., 150, 159.
— — Blutdruckkurve *157*.
— — Druckgefälle im Kreislaufsystem *160*.
— — Tätigkeit des Herzens *154*.
Polysomatie 20, 31, 33.
Polytoma 318, 322, 324.
— cylindraceum 309.
— Pascheri 294, 306, 319.
— uvella 296, 309, 329.
Pompilian 122.
Pravazsche Spritze 186.
Prochromosomen 37.
Proliferation 56.
Prosobranchia 92.
Protococcaleen 302, 303.
Protocrocin 245, 347.
Protomeren 2, 4.
Protosiphon 303, 318, 322, 324, 352.
— botryoides 294, 298, 306, 307, 309f., 317, 319, 324, 329, 331, 342.
Pteropoda 92, 248.
Pterotrachea 193, 194, 201, 202.
— coronata 194f.
Pulmonata 92.

Radiomorphose 31.
Raffinose 334.
Ratte 58.
Rauwolfia 233.
Reptilien 262.
Retina 3.
Rhoeo 17, 32, 41, 42.
— discolor 25, 40.
Rhodophyceae 327.
Riesenchromsom 6f.
Ringer-Lösung 121, 122, 174, 175, 230, 231.
Ringer-Locke-Lösung 132.
Rohrzucker 175.
Rotalgen 327.
Rotatorien 44.
Ruderschnecken 92, 128, 248.
Rundmäuler 220, 253, 254.
Russenkaninchen 60, *61* ff.

Saccharose 334.
Safranal 343f.
Salamandra 33.
Salanum 19.
Salzlösung 212.
Salzsäure 206, 335.
Sarkom 33.
Sarkoplasma 113.
SAT-Chromozentrum 24.
Säugetier 2, 4, 18, 183.
Sauerstoff 175, 213.
Sauromatum 34, 37, 41, 44, 46.
— guttatum 21, *22*, *23*, 24f., 30, 31, 32.
Scaphopoda 92.
Schilddrüse 3.
Schildkröten 178.
Schmetterlinge 18, 37, 56.
Schwarzrussen 60f.
Schwefelsäure 343.
Schwellgewebe 95.
Sciadopitys 37.
Sciara 9.
Scytonomas pusilla 291.
— subtilis 291.
Seestern 177.
Seidenspinner 5.
Sepia 145.
— elegans 135, 145.
— officinalis 104, 105, *106*, *108*, 109, 132, 133, 136, 143, 146, 147, 149, 151.
Sepiala 108.
Sexualität der niederen Organismen 287f.
— — — Anisogamie 298f.
— — — Chemotaxis 339.
— — — Diplohaplonten 307f.
— — — Flagelaten 290f.
— — — Gamone 327f., 337f.
— — — Haplonten 305f.
— — — isogame Diözisten 293.
— — — Isogamie 298f.
— — — Kreuzung von Diözyten 318.
— — — Monözisten 294.
— — — Oogamie 928f.
— — — Subdiözie 303f.
— — — Termone 342f.
Sigmund-Mayer-Wellen 157.
Silberkaninchen 81.
Simulium 7.
Solanum 44.
Solen 183.
Spartein 233.
Speicheldrüse 14.
Spermatogenese 4.
Spaerocarpus Donelli 39.
Sphaeroplea 327.
Spinacia 33.
— oleracea *19*.
Spirogyra 304, 309.
Stachelhäuter 147.
Stanniussche Ligatur 139, 259.
Stentor 49.
Stephanosphaera pluvialis 295, Tab. 296, 312, 329.
Stratiotes aloides 25.
Stratum spinosum 3.
Strophanthin 233, 243.
Strychnin 151, 183, 202, 243.
Subdiözisten 321f.

Suhriana sericea 294.
— albida var. refracta 294.
— gracilis 294.
Suspensorhastorium 27.
Sycotypus 127, 193, 194, 201, 202.
Synözie 289.

Talgzellen 3.
Tapes 115, 183.
— decussata 173.
Teredo 111, 114, 115.
Testacella 120.
Tetrabranchia 92, 101, 102.
Tetrahydronaphtylamin 232.
Tetraspora lubrica 294, 329, 330, 331.
Thymus 3.
Thiedemannia 128.
— Gleba cordata 249.
Tradescantia 25.
Tränendrüse 3.
TRAUBE-HERING-Wellen 157.
Traubenzucker 176, 215, 216.
Trianea 30, 44.
— bogotensis 25, *26*, *45*.
Trichloressigsäure 132.
Trichocyten 25.
Trichogyne 327.
Triopa 128, 327, 244, 245.
Tritogonia verrucosa 112.
Trochus 126, 204.
Tumor 33.
Turbo 126, 204, 205.
Tyrosin 65, 67, 68.

Ulothrix zonata 307.
Ulva lactuca 294, 301, 307, 308, 313, 329.
Ulvaceen 301.
Unio batavus 111, 132, 133.
Unio pictorum 164, 166, 168.
Uranium 241.

Vaginuliden 121.
Valvata piscinalis 194.
VAN'T HOFFsche Lösung 176.
Vaucheria sessilis 307.
Venus 115.
— gallina 111.
— mercenaria 186.
— verrucosa 132, 133.
Venusmuschel 183.
Veratrin 151, 183, 233.
Verpuppungshormon 56.
Vierkiemer s. a. Tetrabranchiata 92.
Vinca difformis 42, *43*.
— maior 42, *43*.
— minor 42, *43*.
Vögel 75.
Volvocaceen 302.
Volvocales 316, 332.
Volvocineae 290, 292, 305.
Volvox 314.
Vorderkiemer 92, 98, 117, 126, 132, 193.
— Frequenz des Herzens, Tab. 194.

Wachstum des Zellkerns in tierischem und pflanzlichem Gewebe 1f.
— — — — — Amitose 47.
— — — — — Bedeutung der Polyploidie 34.
— — — — — Cassida viridis *18*.
— — — — — Diploide Kerne aus dem Gehirn von Gerris *38*.
— — — — — Endomitose 17.
— — — — — Kernsaftbildung 35.
Wachstum des Zellkerns in tierischem und pflanzlichem Gewebe, Krebszellen 32f.
— — — — — — Lupinus polyphyllus *28*, *29*.
— — — — — — Myxotheca arenilega *36*.
— — — — — — Sauromatum guttatum *22*, *23*.
— — — — — — Schmetterlingsraupe *18*.
— — — — — — Spinacia oleracea *19*.
— — — — — — Trianea bogotensis *26*.
— — — — — — Vinca *43*.
— — — — — — Wuchsstoffeinwirkung 31.
Wanzen 7, 10, 17f., 30, 37.
Wasserstoffsuperoxyd 67.
Weichtiere 88ff.
Wirbeltiere 93, 158f., 209, 253, 261, 264, 266.
Wirbeltierherz 222, 224, 233, 234, 265.
Wurmmollusken 91, 92, 95, 128, 130, 250f.

Zona glomerulosa 3.
Zonnites algirus 123, 127.
Zonula fasciata 3.
— reticularis 3.
ZENKERsche Fixierungsflüssigkeit 122.
Zucker 333.
Zweikiemer 92.
Zwiebelwurzel 24.
Zygnema 307.
— circumcarinatum 294, *304*.
— peliosporum 294, *304*.
Zygnemales 304, 305.
Zygobranchier 116.
Zygote 289.

Inhalt der Bände I—XVIII.

I. Namenverzeichnis.

	Band	Seite
Bachmann, F. (Leipzig). Das Saftsteigen der Pflanzen . .	1	343—379
Balss, H. (München). Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen)	6	305—326
Bauer, Karl (München). Über Explantation „in vitro" . .	16	336—512
Bavendamm, Werner (Dresden-Tharandt). Die Physiologie der schwefelspeichernden und schwefelfreien Purpurbakterien	13	1—53
Beutler, Ruth (München). Vergleichende Betrachtungen über den Zuckergehalt det menschlichen und tierischen Blutes	17	1—104
Biedermann, W. (Jena). Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. I. *Die Histophysiologie der typischen Hautgewebe.* II. *Die Hautfärbung der Fische, Amphibien, Reptilien*	1	1—342
— Histochemie der quergestreiften Muskelfasern	2	416—504
— Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. IIIa: *Stützende und schützende Integumentalorgane niederer Wirbeltiere (Hautskelette),* IIIb: *Das Federkleid der Vögel*	3	354—541
— IV. *Das Haarkleid der Säugetiere*	4	360—680
— V. *Die Hautsekretion*	6	426—558
Bodenstein, Dietrich (Stanford University, Californien). Das Determinationsgeschehen bei Insekten mit Ausschluß der frühembryonalen Determination	13	174—234
Boresch, K. (Tetschen-Liebwerd). Über Ertragsgesetze bei Pflanzen	4	130—204
von Brand, Th. (Hamburg). Das Leben ohne Sauerstoff bei wirbellosen Tieren	10	37—100
— (Kopenhagen). Der Stoffwechsel der Protozoen	12	161—220
Brauner, L. (Jena). Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus	2	95—115
Brücke, E. Th. (Innsbruck). Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges	6	327—425
Buchner, P. (Breslau). Ergebnisse der Symbioseforschung. I. *Die Übertragungseinrichtungen*	4	1—129
Bünning, Erwin (Königsberg i. Pr.). Die Entstehung der Variationsbewegungen bei den Pflanzen	13	235—347
du Buy, H. G. und **E. Nuernbergk** (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I.	9	358—544
— — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II.	10	207—322
— und **E. L. Nuernbergk** (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. III.	12	325—543
Danneel, Rolf (derzeit Berlin-Dahlem). Phänogenetik der Kaninchenfärbung	18	55—87
Feinschmidt, O. und **D. Ferdmann** (Charkow). Der Winterschlaf	8	1—75
Ferdmann, D. und **O. Feinschmidt** (Charkow). Der Winterschlaf	8	1—75

	Band	Seite
Fischel, Werner (Münster [Westfalen]). Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere	11	219—243
Fraenkel, Gottfried (Frankfurt a. M.). Die Wanderung der Insekten	9	1—238
Gause, G. F. (Moskau). Raumaufbau des Protoplasmas	13	54—92
Geitler, Lothar (Wien). Das Wachstum des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben	18	1—54
Gicklhorn, J. (Prag). Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden	7	549—685
Goldschmidt, R. (Berlin-Dahlem). Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung	2	554—683
Gradmann, H. (Erlangen). Das Winden und Ranken der Pflanzen	5	168—218
Hanström, Bertil (Lund). Inkretorische Organe und Hormonfunktionen bei den Wirbellosen	14	143—224
Hilzheimer, M. (Berlin). Die Wanderungen der Säugetiere	5	219—289
Jacobs, M. H. (Philadelphia). The Permeability of the Erythrocyte	7	1—55
— Diffusion Processes	12	1—160
— **W.** (München). Der Golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme	2	357—415
— **Werner** (München). Das Schweben der Wasserorganismen	11	131—218
Just, Günther (Greifswald). Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch und Chromosomenaberrationen beim Menschen. (Nebst eine meinleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen)	10	566—624
— Multiple Allelie und menschliche Erblehre	12	221—324
Kahmann, Hermann (München). Von der Leistung des Jacobsonschen Organs bei den Wirbeltieren	16	292—335
Kaho, H. (Tartu [Dorpat]). Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze	1	380—406
Katz, D. (Rostock). Sozialpsychologie der Vögel	1	447—478
Kiesel, A. (Moskau). Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß	2	257—310
Klein, Bruno M. (Wien). Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion, Koordination und Formenbildung mit besonderer Rücksicht der Ciliaten	8	76—179
Koch, Walter (München). Die praktische Anwendung von Hormonen bei Nutztieren	15	1—66
Kolbe, R. W. (Berlin-Dahlem). Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen	8	221—348
Krijgsman, B. J. (Buitenzorg, Java). Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen	9	292—357
Ledebur, Joachim Frhr. von (Neustadt im Schwarzwald). Der Sauerstoff als ökologischer Faktor	16	173—261
— Über die Atmung der Schwämme und Coelenteraten	16	262—291
Mangold, O. (Berlin-Dahlem). Das Determinationsproblem. I. *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien*	3	152—227
— II. *Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung*	5	290—404

	Band	Seite
Mangold, O. (Berlin-Dahlem). Das Determinationsproblem. — III. *Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration*	7	193—403
Marx, Lore (Kopenhagen). Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls	11	244—334
Moewus, Franz (Heidelberg). Zur Sexualität der niederen Organismen. I. Flagellaten und Algen	18	287—356
Nuernbergk, E. und **H. G. du Buy** (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I.	9	358—544
Nuernbergk, E. und **H. G. du Buy** (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II.	10	207—322
— **E. L.** und **H. G. du Buy** (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. III.	12	325—543
Parker, G. H. (Cambridge [Mass.], U. S. A.). The Movements of the Retinal Pigment	9	239—291
Pirschle, Karl (Berlin-Dahlem). Die Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen	15	67—165
— Die Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen	17	255—413
Plagge, Ernst (Göttingen). Genabhängige Wirkstoffe bei Tieren	17	105—150
Prianischnikow, D. N. (Moskau). Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen	1	407—446
Schaede, R. (Breslau). Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung	5	1—28
Scharnke, Hans (München). Die Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel	10	177—206
Scheuring, L. (München). Die Wanderungen der Fische. I.	5	405—691
— Die Wanderungen der Fische. II.	6	4—304
Schopfer, William H. (Bern). Vitamine und Wachstumsfaktoren bei den Mikroorganismen, mit besonderer Rücksicht des Vitamin B_1	16	1—172
Schratz, E. (Berlin-Dahlem). Die „Manoiloff-Reaktion". Ihre chemische und physiologische Begründung	3	228—264
Seybold, A. (Köln a. Rh.). Die pflanzliche Transpiration. I.	5	29—165
— Die pflanzliche Transpiration. II.	6	559—731
Singer, L. (München). Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems	7	56—117
von Skramlik, E. (Freiburg i. B.). Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes	2	505—553
— **Emil** (Jena). Über den Kreislauf bei den Fischen	11	1—130
— Über den Kreislauf bei den niedersten Chordaten	15	166—308
— Über den Kreislauf bei den Weichtieren	18	88—286
Stark, P. (Breslau). Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen	2	1—94
Steiner, A. (Bern). Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten	10	156—176
— **Maximilian** (Göttingen). Die Zusammensetzung des Zellsaftes bei höheren Pflanzen in ihrer ökologischen Bedeutung	17	151—254
Steiniger, Fritz (Greifswald). Die Biologie der sog. „tierischen Hypnose"	13	348—451

	Band	Seite
Stern, C. (Berlin-Dahlem). Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung	4	205—359
Stocker, O. (Bremerhaven). Das Halophytenproblem	3	265—353
ten Cate, Jan (Amsterdam). Physiologie des Zentralnervensystems der Fische	11	335—409
ten Cate, J. (Amsterdam). Physiologie des Zentralnervensystems der Reptilien	14	225—279
— Physiologie des Zentralnervensystems der Vögel	13	93—173
Umrath, Karl (Graz). Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen	14	1—142
Verzár, F. (Basel). Die Bedeutung der Vitamine in allgemein biologischer Beziehung	10	101—155
Wachs, H. (Rostock). Die Wanderungen der Vögel	1	479—637
Weiss, P. (Wien). Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung („Abstimmung") zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (Nach experimentellen Ergebnissen)	3	1—151
von Wettstein, F. (Göttingen). Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich	2	311—356
Wetzel, K. (Leipzig). Die chemischen Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. *Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung*	7	404—548
— II. *Die oxydoreduktive Phase*	10	323—565
Winkler, K. (Breslau). Vergleichende Pathologie der Geschwülste	5	692—796
Winterstein, H. (Breslau). Wilhelm Biedermann †	6	1—3
Wunder, W. (Breslau). Brutpflege und Nestbau bei Fischen	7	118—192
— Nestbau und Brutpflege bei Amphibien	8	180—220
— Nestbau und Brutpflege bei Reptilien	10	1—36
— Brutpflege und Nestbau bei Säugetieren	14	280—348
Zimmermann, W. (Tübingen). Die Georeaktionen der Pflanze	2	116—256

II. Sachverzeichnis.

Algen, s. Zur Sexualität der niederen Organismen (FRANZ MOEWUS, Heidelberg)	18	287—356
Allelie, Multiple ... und menschliche Erblehre. (GÜNTHER JUST, Greifswald)	12	221—324
Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau)	1	407—446
Amphibien, Determinationsproblem. Das Nervensystem und die Sinnesorgane. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
Amphibien, Nestbau und Brutpflege. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Anwendung von Hormonen bei Nutztieren. Die praktische... (WALTER KOCH, München)	15	1—66
Arbeitsteilung bei Insektenstaaten, neuere Untersuchungen über die ... (A. STEINER, Bern)	10	156—176
Atmung der Schwämme und Coelenteraten. (JOACHIM FRHR. VON LEDEBUR, Neustadt im Schwarzwald)	16	262—291
Atmung der Vögel, Bedeutung der Luftsäcke für die ... (HANS SCHARNKE, München)	10	177—206
Axolotls, Bedingungen für die Metamorphose des ... (LORE MARX, Kopenhagen)	11	244—334

	Band	Seite
Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel. (HANS SCHARNKE, München)	10	177—206
Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen. (KARL PIRSCHLE, Berlin-Dahlem)	17	255—413
Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen. (KARL PIRSCHLE, Berlin-Dahlem)	15	67—165
Bedeutung der Vitamine in allgemein biologischer Beziehung. (F. VERZAR, Basel)	10	101—155
Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls. (LORE MARX, Kopenhagen)	11	244—334
Biedermann, W. (H. WINTERSTEIN, Breslau)	6	1—3
Biologie der sog. „tierischen Hypnose". (FRITZ STEINIGER, Greifswald)	13	348—451
Biologischer Kohlehydratabbau, die chemischen Vorgänge. II. Die oxydoreduktive Phase. (KARL WETZEL, Leipzig)	10	323—565
Blaauwsche Theorie des Phototropismus. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Brutpflege und Nestbau der Fische (W. WUNDER, Breslau)	7	118—192
Brutpflege und Nestbau bei Amphibien. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Brutpflege und Nestbau bei Reptilien. (W. WUNDER, Breslau)	10	1—36
Brutpflege und Nestbau bei Säugetieren. (W. WUNDER, Breslau)	14	280—348
Ciliaten, Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion und Koordination und Formenbildung mit besonderer Berücksichtigung der ... (BRUNO M. KLEIN, Wien)	8	76—179
Ciliensystem, in seiner Bedeutung für Locomotion und Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. (BRUNO M. KLEIN, Wien)	8	76—179
Chemische Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung. (K. WETZEL, Leipzig)	7	404—548
— II. Die oxydoreduktive Phase. (K. WETZEL, Leipzig)	10	323—565
Chordaten, Über den Kreislauf bei den niedersten ... (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	15	166—308
Chromosomenaberrationen, Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch und ... beim Menschen. (Nebst einem einleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen.) (GÜNTHER JUST, Greifswald)	10	566—624
Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem)	4	205—359
Coelenteraten, Über die Atmung der Schwämme und ... (JOACHIM FRHR. VON LEDEBUR, Neustadt im Schwarzwald)	16	262—291
Crustaceen, Wanderungen bei Decapoden. (H. BALSS, München)	6	305—326
Decapoden, Wanderungen (Crustaceen). (H. BALSS, München)	6	305—326
Determinationsgeschehen bei Insekten mit Ausschluß der frühembryonalen Determination. (DIETRICH BODENSTEIN, Stanford University, Californien)	13	174—234
Determinationsproblem. I. Nervensystem und Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
— II. Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404

	Band	Seite
Determinationsproblem. III. Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	7	193—403
Diatomeen, Grundlinien einer allgemeinen Ökologie. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Diffusion Processes. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	12	1—160
Elektive Vitalfärbungen. (J. GICKLHORN, Prag)	7	549—685
Entstehung der Variationsbewegungen bei den Pflanzen. (ERWIN BÜNNING, Königsberg i. Pr.)	13	235—347
Erblehre, Multiple Allelie und menschliche ... (GÜNTHER JUST, Greifswald)	12	221—324
Ergebnisse der Symbioseforschung. Übertragungseinrichtungen. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. (KARL UMRATH, Graz)	14	1—142
Erregungsvorgang, vergleichende Physiologie. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—425
Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (P. WEISS, Wien)	3	1—151
Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Ertragsgesetze bei Pflanzen. K. BORESCH, Tetschen-Liebwerd)	4	130—204
Erythrocyte, The Permeability of. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	7	1—55
Explantation in „vitro". (KARL BAUER, München)	16	336—512
Extremitäten der Wirbeltiere, Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404
Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch und Chromosomenaberrationen beim Menschen. (Nebst einem einleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen.) (GÜNTHER JUST, Greifswald)	10	566—624
Fische, Brutpflege und Nestbau. (W. WUNDER, Breslau)	7	118—192
— die Wanderungen. 1. Teil. (L. SCHEURING, München)	5	405—691
— 2. Teil	6	4—304
Fische, Physiologie des Zentralnervensystems der ... (JAN TEN CATE, Amsterdam)	11	335—409
Fischen, Über den Kreislauf bei den ... (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	11	1—130
Flagellaten und Algen, s. Zur Sexualität der niederen Organismen (FRANZ MOEWUS, Heidelberg)	18	287—356
Fortschritt der Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem)	4	205—359
Genabhängige Wirkstoffe bei Tieren. (ERNST PLAGGE, Göttingen)	17	105—150
Georeaktionen der Pflanzen. (W. ZIMMERMANN, Tübingen)	2	116—256
Geschlechtsbestimmung, Theorie und die zygotischen sexuellen Zwischenstufen. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem)	2	554—683
Geschwülste, vergleichende Pathologie. (K. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Golgischer Binnenapparat, Ergebnisse und Probleme. (W. JACOBS, München)	2	357—415

	Band	Seite
Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Halophytenproblem. (O. STOCKER, Bremerhaven)	3	265—353
Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau)	2	257—310
Heteroploidie, Erscheinungen, besonders im Pflanzenreich. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Histochemie der quergestreiften Muskelfasern. (W. BIEDERMANN, Jena)	2	416—504
Hormone, Die praktische Anwendung bei Nutztieren. (WALTER KOCH, München)	15	1—66
Hormonfunktionen, Inkretorische Organe und ... bei den Wirbellosen. (BERTIL HANSTRÖM, Lund)	14	143—224
Hypnose, Die Biologie der sog. „tierischen" ... (FRITZ STEINIGER, Greifswald)	13	348—451
Inkretorische Organe und Hormonfunktionen bei den Wirbellosen. (BERTIL HANSTRÖM, Lund)	14	143—224
Insekten, Das Determinationsgeschehen bei ... mit Ausschluß der frühembryonalen Determination	13	174—234
Insekten, Die Wanderung der ... (GOTTFRIED FRAENKEL, Frankfurt a. M.)	9	1—238
Insektenstaaten, neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten. (A. STEINER, Bern)	10	156—176
Integument der Wirbeltiere, vergleichende Physiologie. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
JACOBSONsches Organ, Leistung des ... bei den Wirbeltieren. (HERMANN KAHMANN, München)	16	292—335
Kaninchenfärbung, Phänogenetik der ... (ROLF DANNEEL, derzeit Berlin-Dahlem)	18	55—87
Kohlehydratabbau, biologischer; die chemischen Vorgänge. I. Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung	7	404—548
II. Die oxydoreduktive Phase. (K. WETZEL, Leipzig)	10	323—565
Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkerns in der Ruhe und in der Teilung. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—28
Kreislauf, Über den ... bei den Fischen (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	11	1—130
— Über den ... bei den niedersten Chordaten. (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	15	166—308
— Über den ... bei den Weichtieren (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	18	88—286
Leben ohne Sauerstoff bei wirbellosen Tieren. (TH. v. BRAND, Hamburg)	10	37—100
Leistung des JACOBSONschen Organs bei den Wirbeltieren. (HERMANN KAHMANN, München)	16	292—335
Luftsäcke, Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel. (HANS SCHARNKE, München)	10	177—206
Manoiloff-Reaktion, ihre chemische und physiologische Begründung. (E. SCHRATZ, Berlin-Dahlem)	3	228—264

	Band	Seite
Membranen, Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Mendelismus. Faktorenkopplung, Faktorenaustausch und Chromosomenaberrationen beim Menschen. (Nebst einem einleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen.) (GÜNTHER JUST, Greifswald)	10	566—624
Menschliche Erblehre, Multiple Allelie und ... (GÜNTHER JUST, Greifswald)	12	221—324
Metamorphose des Axolotls, Bedingungen für die ... (LORE MARX, Kopenhagen)	11	244—334
Mikroorganismen, Vitamine und Wachstumsfaktoren bei den ... mit besonderer Berücksichtigung des Vitamin B_1. (WILLIAM H. SCHOPFER, Bern)	16	1—172
Milz, mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. (E. v. SKRAMLIK, Freiburg i. Br.)	2	505—553
Movements of the Retinal Pigment. (G. H. PARKER, Cambridge [Mass.], U. S. A.)	9	239—291
Multiple Allelie und menschliche Erblehre. (GÜNTHER JUST, Greifswald)	12	221—324
Muskelfasern, Histologie der quergestreiften. (W. BIEDERMANN, Jena)	2	416—505
Nervensystem und Sinnesorgane, Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Nestbau und Brutpflege bei Reptilien. (W. WUNDER, Breslau)	10	1—36
Nestbau und Brutpflege bei Säugetieren. (W. WUNDER, Breslau)	14	280—348
Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten. (A. STEINER, Bern)	10	156—176
Nitrate und Nitrite, Ammoniak als Stickstoffquelle für höhere Pflanzen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau)	1	407—446
Ökologie, Grundlinien einer allgemeinen, ... der Diatomeen. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Organismen, Zur Sexualität der niederen ... I. Flagellaten und Algen (FRANZ MOEWUS, Heidelberg)	18	287—356
Pathologie, vergleichende, der Geschwülste. (W. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Permeability of the Erythrocyte. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	7	1—55
Pflanze, Georeaktion. (W. ZIMMERMANN, Tübingen)	2	116—256
— der Harnstoff im Haushalt der Pflanzen und seine Beziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau)	2	257—310
Pflanzen, Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau)	1	407—446
Pflanzen, Die Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der ... (KARL PIRSCHLE, Berlin-Dahlem)	15	67—165

	Band	Seite
Pflanzen, die Bedeutung der Spurenelemente für Ernährung, Wachtum und Stoffwechsel der ... (KARL PIRSCHLE, Berlin-Dahlem)	17	255—413
Pflanzen, die Entstehung der Variationsbewegungen bei den ... (ERWIN BÜNNING, Königsberg i. Pr.)	13	235—347
— Ertragsgesetze. (K. BORESCH, Tetschen-Liebwerd)	4	130—204
Pflanzen, Der Erregungsvorgang bei höheren Pflanzen. (KARL UMRATH, Graz)	14	1—142
Pflanzen, Phototropismus und Wachstum. I. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Pflanzen, Phototropismus und Wachstum. II. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	10	207—322
Pflanzen, Phototropismus und Wachstum der ... III. (H. G. DU BUY und E. L. NUERNBERGK, Utrecht)	12	325—543
Pflanzen, das Winden und Ranken. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	166—218
Pflanzen, Reizleitungsproblem. (P. STARK, Breslau)	2	1—94
— Saftsteigen. (F. BACHMANN, Leipzig)	1	343—379
Pflanzen, die Zusammensetzung des Zellsaftes bei höheren Pflanzen in ihrer ökologischen Bedeutung. (MAXIMILIAN STEINER, Göttingen)	17	151—254
Pflanzenreich, die Erscheinungen der Heteroploidie. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Pflanzliche Transpiration. I. Teil. (A. SEYBOLD, Köln a. Rh.)	5	29—165
— II. Teil	6	559—731
Pflanzlicher Zellkern, die Kolloidchemie. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—28
Pflanzenzelle, das Verhalten gegen Salze. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Phänogenetik der Kaninchenfärbung. (ROLF DANNEEL, derzeit Berlin-Dahlem)	18	55—87
Phototropismus, die Blaauwsche Theorie. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Phototropismus und Wachstum bei Pflanzen. II. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	10	207—322
Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. III. (H. G. DU BUY und E. L. NUERNBERGK, Utrecht)	12	325—543
Physiologie der schwefelspeichernden und schwefelfreien Purpurbakterien. (WERNER BAVENDAMM, Dresden-Tharandt)	13	1—53
Physiologie des Zentralnervensystems der Fische. (JAN TEN CATE, Amsterdam)	11	335—409
Physiologie des Zentralnervensystems der Vögel. (J. TEN CATE, Amsterdam)	13	93—173
Physiologie des Zentralnervensystems der Reptilien. (J. TEN CATE, Amsterdam)	14	225—279
Physiologie, vergleichende, des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—425
— vergleichende, des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— vergleichende, des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena) (Fortsetzung)	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558

	Band	Seite
Protoplasma, Raumaufbau des ... (G. F. GAUSE, Moskau)	13	54—92
Protozoen, der Stoffwechsel der ... (TH. VON BRAND, Kopenhagen)	12	161—220
Purpurbakterien. Die Physiologie der schwefelspeichernden und schwefelfreien ... (WERNER BAVENDAMM, Dresden-Tharandt)	13	1—53
Ranken und Winden der Pflanzen. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	168—218
Raumaufbau des Protoplasmas. (G. F. GAUSE, Moskau)	13	54—92
Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen. (P. STARK, Breslau)	2	1—94
Reptilien, Nestbau und Brutpflege. (W. WUNDER, Breslau)	10	1—36
Reptilien, Physiologie des Zentralnervensystems der ... (J. TEN GATE, Amsterdam)	14	225—279
Retinal Pigment, The Movements of. (G. H. PARKER, Cambridge [Mass.], U. S. A.)	9	239—291
Saftsteigen der Pflanzen. (F. BACHMANN, Leipzig)	1	343—379
Salze, das Verhalten der Pflanze gegen. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Sauerstoff als ökologischer Faktor. (JOACHIM FRHR. VON LEDEBUR, Neustadt im Schwarzwald)	16	173—261
Säugetiere, Brutpflege und Nestbau. (W. WUNDER, Breslau)	14	280—348
Säugetiere, ihre Wanderungen. (M. HILZHEIMER, Berlin)	5	219—289
Schwämme, Über die Atmung der ... und Coelenteraten. (JOACHIM FRHR. VON LEDEBUR, Neustadt im Schwarzwald)	16	262—291
Schweben der Wasserorganismen (WERNER JACOBS, München)	11	131—218
Schwefelspeichernde und schwefelfreie Purpurbakterien. Die Physiologie. (WERNER BAVENDAMM, Dresden-Tharandt)	13	1—53
Sexualität, Zur ... der niederen Organismen. I. Flagellaten und Algen. (FRANZ MOEWUS, Heidelberg)	18	287—356
Sozialpsychologie der Vögel. (D. KATZ, Rostock)	1	447—478
Spurenelemente, Die Bedeutung der ... für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen. (KARL PIRSCHLE, Berlin-Dahlem)	15	67—165
Spurenelemente, Die Bedeutung der ... für Ernährung, Wachstum und Stoffwechsel der Pflanzen. (KARL PIRSCHLE, Berlin-Dahlem)	17	255—413
Stoffwechsel der Protozoen. (TH. VON BRAND, Kopenhagen)	12	161—220
Symbioseforschung, Übertragungseinrichtungen. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Theorie der motorischen Nerventätigkeit. Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. (P. WEISS, Wien)	3	1—151
Transpiration, pflanzliche. I. Teil. (A. SEYBOLD, Köln a.Rh.)	5	29—165
— II. Teil	6	559—731
Über den Kreislauf bei den Fischen. (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	11	1—130
Über den Kreislauf bei den niedersten Chordaten. (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	15	166—308
Über den Kreislauf bei den Weichtieren. (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	18	88—286
Über die Atmung der Schwämme und Coelenteraten. (JOACHIM FRHR. VON LEDEBUR, Neustadt im Schwarzwald)	16	262—291

	Band	Seite
Übertragungseinrichtungen, Ergebnisse der Symbioseforschung. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Variationsbewegungen, die Entstehung bei den Pflanzen. (ERWIN BÜNNING, Königsberg i. Pr.)	13	235—347
Vergleichende Pathologie der Geschwülste. (K. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems. (L. SINGER, München)	7	56—117
— Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— —	4	361—680
— — Hautsekretion	6	427—558
— Physiologie des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—426
Vergleichende Betrachtungen über den Zuckergehalt des menschlichen und tierischen Blutes. (RUTH BEUTLER, München)	17	1—104
Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere. (WERNER FISCHEL, Münster [Westfalen])	11	219—243
Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Verhaltens der Wirbeltiere, Vergleichende Untersuchung des ... (WERNER FISCHEL, Münster [Westfalen])	11	219—243
Vitalfärbungen, elektive. (J. GICKLHORN, Prag)	7	549—685
Vitamine, Bedeutung der Vitamine in allgemein biologischer Beziehung. (F. VERZÁR, Basel)	10	101—155
Vitamine und Wachstumsfaktoren bei den Mikroorganismen, mit besonderer Berücksichtigung des Vitamins B_1. (WILLIAM H. SCHOPFER, Bern)	16	1—172
Vögel, die Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung .. (HANS SCHARNKE, München)	10	177—206
Vögel. Physiologie des Zentralnervensystems. (J. TEN CATE, Amsterdam)	13	93—173
Vögel, Sozialpsychologie. (D. KATZ, Rostock)	1	447—478
Wachstum, Das ... des Zellkerns in tierischen und pflanzlichen Geweben. (LOTHAR GEITLER, Wien)	18	1—54
Wachstum und Phototropismus der Pflanzen. I. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Wachstum und Phototropismus der Pflanzen. II. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	10	207—322
Wachstum, Phototropismus und ... der Pflanzen. III. (H. G. DU BUY und E. L. NURNBERGK, Utrecht)	12	325—543
Wachstumsfaktoren und Vitamine bei den Mikroorganismen, mit besonderer Berücksichtigung des Vitamins B_1. (WILLIAM H. SCHOPFER, Bern)	16	1—172
Wanderung bei Decapoden (Crustaceen). H. BALSS, München)	6	307—326
— der Säugetiere. (M. HILZHEIMER, Berlin)	5	219—289
Wanderungen der Fische. I. Teil. (L. SCHEURING, München)	5	405—691
— — — II. Teil	6	4—304
— der Vögel. (H. WACHS, Rostock)	1	479—637
Wanderungen der Insekten. (GOTTFRIED FRAENKEL, Frankfurt a. M.)	9	1—238

	Band	Seite
Wasserorganismen, Das Schweben der ... (WERNER JACOBS, München)	11	131—218
Weichtiere, Über den Kreislauf bei den Weichtieren. (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	18	88—286
Winden und Ranken der Pflanzen. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	168—218
Winterschlaf, Der ... (D. FERDMANN und O. FEINSCHMIDT, Charkow)	8	1—75
Wirbellose, Inkretorische Organe und Hormonfunktionen bei den ... (BERTIL HANSTRÖM, Lund)	14	143—224
Wirbellose Tiere, das Leben ohne Sauerstoff bei. (TH. V. BRAND, Hamburg)	10	37—100
Wirbeltiere, Leistung des JACOBSONschen Organs bei den ... (HERMANN KAHMANN, München)	16	292—335
Wirbeltiere, paarige Extremitäten. Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404
Wirbeltiere, Vergleichende Physiologie des Integuments. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
Wirbeltiere, Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der ... (WERNER FISCHEL, Münster [Westfalen])	11	219—243
Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	7	193—403
Wirkstoffe. Genabhängige ... bei Tieren. (ERNST PLAGGE, Göttingen)	17	105—150
Zellkern, Das Wachstum des ... in tierischen und pflanzlichen Geweben (LOTHAR GEITLER, Wien)	18	1—54
Zellkern, pflanzlicher, die Kolloidchemie. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—29
Zellsaft. Die Zusammensetzung des Zellsaftes bei höheren Pflanzen in ihrer ökologischen Bedeutung. (MAXIMILIAN STEINER, Göttingen)	17	151—254
Zentralnervensystems der Fische, Physiologie des ... (JAN TEN CATE, Amsterdam)	11	335—409
Zentralnervensystem der Vögel. Physiologie. (J. TEN CATE, Amsterdam)	13	93—173
Zentralnervensystem, vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie. (L. SINGER, München)	7	56—117
Zentralnervensystem, Physiologie des ... der Reptilien. (J. TEN CATE, Amsterdam)	14	225—279
Zuckergehalt des menschlichen und tierischen Blutes. Vergleichende Betrachtungen. (RUTH BEUTLER, München)	17	1—104
Zuckerspaltung, die einleitenden Prozesse der biologischen. Kohlehydratabbau. (K. WETZEL, Leipzig)	7	404—548
Zusammensetzung des Zellsaftes bei höheren Pflanzen in ihrer ökologischen Bedeutung. (MAXIMILIAN STEINER, Göttingen)	17	151—254
Zygotische sexuelle Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem)	2	554—683