

XII. b

Branchiostoma

von V. FRANZ, Jena

Mit 15 Abbildungen

Einleitung

Der europäische Lanzettfisch, *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas), ist die einzige europäische und am längsten bekannte Spezies der Klasse *Acrania* Haeckel 1866 (*Leptocardii* Joh. Müller 1844, *Cirrhostomi* Owen 1846, *Cephalochorda* Ray Lankester 1877) oder Lanzettfische und deren einziger Familie *Branchiostomidae*, welche man gegenwärtig in zwei Gattungen zerlegt: *Branchiostoma* und *Asymmetron*.

Branchiostoma lanceolatum wurde 1774 von P. S. PALLAS in Spiritusmaterial von der Küste von Cornwall entdeckt und ohne anatomische Untersuchung als „*Limax lanceolatus*“ beschrieben, also morphologisch verkannt. Alle folgenden Untersucher erkannten die Wirbeltier-, insbesondere Zyklostomen-Verwandtschaft des Tierchens, so zunächst COSTA, der 1834 nach Exemplaren von Neapel den Gattungsnamen *Branchiostoma* schuf, und YARRELL, der 1836 wieder ein Exemplar von der Cornwallküste (das COUCH schon 1831 gefunden hatte) untersuchte und ohne Kenntnis der Arbeit COSTAS den Namen „*Amphioxus*“ (statt *Amphioxys*) *lanceolatus* bildete mit dem Erfolg, daß diese sprachlich und nach Nomenklaturgesetz unrichtige, von RATHKE (1841) gelobte Bezeichnung in anatomischen Arbeiten allmählich — noch nicht durchaus bei JOH. MÜLLER (1844), MAX SCHULTZE (1851) u. a. — die gebräuchlichere oder, wie LÖNNBERG treffend sagt, zum „Trivialnamen“ („colloquial name“, WILLEY) wurde. Gegenwärtig scheint allmählich wieder der Name *Branchiostoma* mehr in Brauch zu kommen, der als der nomenklatorisch richtige und in der systematischen Artenbeschreibung allein verwendete Vorzug verdient, ungeachtet dessen, daß er einen historischen Irrtum (die Deutung der Lippentakel als Kiemen [branchia] festhält.

Es sind mittlerweile aus den verschiedenen Meeren reichlich ein Dutzend Arten der Akranier bekannt geworden. Die Gattung *Asymmetron* (*Epigonichthys*, *Heteropleuron*) unterscheidet sich von *Branchiostoma* durch nur rechtsseitige Gonaden statt paariger und durch Übergang des rechten Metapleurums (s. S. XII, b 4) in die unpaare „Ventral-“, besser Präanalflosse. Die abweichendste Spezies ist das von ANDREWS 1893 entdeckte *Asymmetron lucayanum*, dessen Schwanzteil

in einen Faden ausläuft, und dessen Lippententakel zum Teil durch eine schwimnhautartig breite Membran miteinander verbunden sind. Vielleicht entspricht diese Ausstattung pelagischem Leben. Jedenfalls ist diese Spezies die einzige, die als Volltier nicht nur im Sand lebend, sondern auch pelagisch bekannt ist; zugleich die einzige, die sicher in beiden Weltmeeren (in der wärmeren Zone derselben) vorkommt.

„Der Lanzettfisch“, *Branchiostoma lanceolatum*, ist bisher die weitestbekannte Akranier-Art und anatomisch, histologisch und ontogenetisch wohl die am vollständigsten bekannte aller Tierarten (nächst *Homo*). Dies deshalb, weil er als einfachstes Wirbeltier¹⁾ zu immer wieder erneuten morphologischen Untersuchungen verlockt hat. Daher sind denn auch viele Grundzüge seiner Organisation den Zoologen allbekannt und braucht die Anatomie im folgenden nicht in der üblichen Weise behandelt zu werden, da auf die Lehrbücher und für alles weitgehende Detail (ebenso bezüglich der Ontogenie) auf FRANZ' „Morphologie der Akranier“ (1927) verwiesen werden kann.

Wenigen Autoren galt bzw. gilt der Lanzettfisch als rückgebildetes Wirbeltier. Daß *Branchiostoma* sehr oft als „ursprünglichstes Wirbeltier“ bezeichnet wird, geschieht m. E. mit vollem Rechte, da die Akranier die einfachsten Wirbeltiere sind, insbesondere *Branchiostoma* auch einwandfrei ursprünglicher als *Asymmetron* ist, und man sich vorstellen kann, daß seine Organisation durch intensivere Zellenbildung (intensivere Histogenese) glatt in diejenige der Zyklotomen umschlagen würde (s. FRANZ 1927).

Es sei noch erwähnt, daß die Akranier nicht nur durch Einfachheit des Baues und ziemlich strenge Metamerie, sondern auch histologisch tief stehen (z. B.: keine Flimmer-, sondern nur eingeißelige Geißelzellen; Epidermis bekanntlich einschichtig; der ganze Gewebebau epithelnah bis epithelial) und daß auch eine gewisse technische Unvollkommenheit des Organbaues, nicht zum wenigsten der Sinnesorgane, ihnen im Vergleich mit Vertebraten und vielen Evertebraten nachzusagen ist; wohingegen viele, meist ziemlich versteckte, bei den pelagischen (planktonischen) Larven jedoch z. T. sehr deutliche Asymmetrien bedeutende Komplikationen bieten.

Das Hauptgewicht der folgenden Darstellung wird auf ökologischem, physiologischem und experimentellem Gebiet liegen — wo übrigens die Kenntnis fast durchgängig noch viel lückenhafter ist als auf dem morphologischen.

Charakteristik

Die *Acrania* sind fisch- und besonders zyklotomenverwandte Chordatiere ohne sehr deutlich abgegrenztes Kopf- und Gehirngebiet, ohne Schädel und sonstigen Knorpel oder Knochen, ohne Augenpaar, Riech-, Hörorgan, Zunge, ohne Herz, ohne Blutkörperchen, ohne paarige Flossen, mit langem Kiemenspaltengebiet in umfangreicher Peribranchialhülle; mit viel Metamerie, z. B. homomyomeren Gonaden und branchiomeren Nephridien und Kiemenherzen.

¹⁾ Es steht anheim, die *Acrania* den *Vertebrata* zuzuzählen oder stattdessen sie zu einem eigenen Unterkreis der *Chordata* oder *Chordonia* (= *Acrania* + *Tunicata* + *Craniota*) zu erheben.

Eidonomie und Anatomie

Die Akranier sind bis knapp fingerlang; *Branchiostoma lanceolatum* wird (s. S. XII. b 7) reichlich halb fingerlang. Der Körper ist lanzettlich schmal, vorn und hinten ziemlich zugespitzt (ἀμφι-οξέες), und wird gewöhnlich — von den häufigen Seitwärtsschlängelungen abgesehen — ein wenig ventralwärts gebogen gehalten (s. Fig. 1). Die sehr schlüpfrigen Tierchen sind meist gelblichgrau-durchscheinend und etwas farbenschillernd. Stellenweise kann die Epidermis bräunlich pigmentiert sein, verhältnismäßig am häufigsten fleckenweise am Vorderende. Leicht erkennt man die zwischenkligen, also in Seitenansicht <-förmigen Myotome (Muskelsegmente [auch kurz „Segmente“], Myomere oder Myocommata), deren Auszählung gleichwohl durch die Kleinheit der vordersten und besonders der hintersten oft Schwierigkeiten bietet. Ferner den unpaaren Flossensaum mit den ineinander übergehenden Abschnitten Rostralflosse (Schnauzenflosse, *r* in Fig. 1), Dorsalflosse (Rückenflosse), Kaudalflosse (Schwanzflosse, *c*) und Ventralflosse (Bauchflosse, Präanalflosse, *p*); in der Dorsal- und Ventralflosse kurze, dicke, aus formbar weicher Substanz (JOH. MÜLLER) bestehende „Flossenstrahlen“ in „Flossenkammerchen“. Die Flossenstrahlen der Ventralflosse sind paarig, was manchmal durch Aufblick auf die Ventral-kante des Tieres von außen erkennbar ist.

Der Farbenschiller ist der ganzen Körperoberfläche eigen, leuchtet auch aus den bindegewebigen, in Seitenansicht <-förmigen Myosepten zwischen den Myotomen hervor und beruht somit sicher nicht auf den Muskeln, wahrscheinlich auf dem Bindegewebe²⁾.

An der Ventralseite liegt vorn die ziemlich große, nach vorn-unten geneigte Mundöffnung, deren rechte Lippe ventral in die zu ihr symmetrische linke, dorsorostral dagegen in die medial gelegene Rostralflosse übergeht. Auf den Lippen stehen die Lippententakel (Zirren oder Präoraltentakel), jeder mit Skelettstab und zahlreichen Sinnesknospen. Die Mundhöhle, seitlich begrenzt von den „Wangen“, wird hinten — etwa ventral der 7. Myotomspitze — begrenzt durch das von außen durchschimmernde Velum, eine simsartig nach innen vorspringende

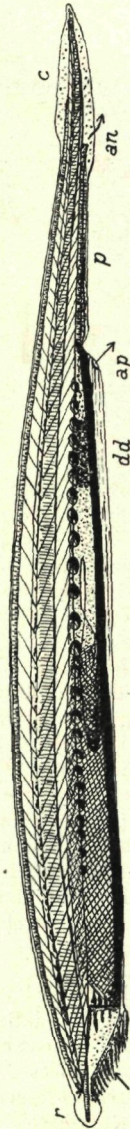


Fig. 1.
Branchiostoma lanceolatum Pall. — Zeichnung eines jungen Exemplars; Gonadereihe noch schwächlich entwickelt (dies wäre auch nach dem Abbläsen so); Kiemendarm und Leberblindsack noch etwas kurz.
 an After; ap Atriporus; c Kaudalflosse; dd dunkler Darmring; p Präanal- oder Ventralflosse; r Rostralflosse.

²⁾ Nach GOODSIR (1841) und RATHKE (1841) sollte er auf der Epidermis beruhen (?). F.).

und meist etwas keglig nach hinten stehende muskulöse Ringfalte. Vor derselben sieht man in der Mundhöhlenwand das dunkel durchscheinende große Geißelorgan der Mundhöhle, bestehend aus dem großen „Räderorgan“ JOH. MÜLLERS mit den deutlichen „fingerförmigen Figuren“ in der Wangenwand und aus einer tiefen Geißelgrube im Munddach oder „Gaumen“ hart rechts der Mediallinie (rechts-ventral der Chorda und am 3. Myotom). Dagegen stehen auf dem Velum-Innenrande meist nach hinten die Velartentakel mit Sinnesknospen.

Die Velum-Öffnung führt in den Darm, und zwar zunächst in den von zahlreichen schräg von vorn-oben nach hinten-unten ziehenden gegitterten Spalten durchbrochenen langen Kiemen darm³⁾, der mit einem kurzen, undurchbrochenen und durch eine schräg nach hinten aufsteigende Linie abgegrenzten Stück (Vestibulum) beginnt. Den Kiemen darm und einen bedeutenden folgenden, postrespiratorischen (postbranchialen) Teil des Darms, die dorsal befestigt, ventral wie seitlich frei sind, umhüllt geräumig seitlich und ventral die Peribranchialhülle (-wand, -membran), in die die Myotomschweife von oben her hineinreichen. Der somit zwischen (Kiemen-)Darm und Peribranchialwand gelegene Peribranchialraum oder das Atrium⁴⁾ hat etwa auf $\frac{1}{2}$ der Körperlänge eine ventromediale, je nach Kontraktionszustand sehr verschieden große Öffnung, den Atrioporus, durch den das Atemwasser sowie Nieren- und Geschlechtsprodukte abfließen. Ventrolateral zieht an der Peribranchialwand jederseits eine wenig durchsichtige weißliche (in Fig. 1 schwarz gezeichnete) Kante entlang, Metapleurum oder (weniger gut) auch Seitenflosse genannt. Die Bodenwand des Atriums trägt innen besonders in Atrioporusnähe zahlreiche Drüsenstreifen, die JOH. MÜLLER für Nieren hielt. — Dicht hinter dem Atrioporus beginnt die unpaare Ventral- oder Präanalflosse (s. o.).

Kurz vorm Hinterende des Körpers etwa unter dem zehntvorletzten Myotom liegt ventral der After und zwar, wie man sagt, „links“: der Rumpf ist hier ventral gespalten, und der Darm mündet in der linken Hälfte medial-ventral-kaudalwärts aus; der untere Lappen der Kaudalflosse tritt hier auf die ventrale Kante der rechten Körperhälfte über.

Von inneren Organen sind hier noch kurz zu behandeln: Zentralnervensystem, Chorda, Darmtraktus und Gonaden (Blutgefäße und Neuphridien s. S. XII. b 30 bis 34); die komplizierten Cölomräume übergehe ich (vgl. FRANZ 1927).

Die Chorda (Chorda dorsalis) durchzieht den ganzen Körper so, daß ihre obere Grenze für Seitenansicht etwa mit den Myotomspitzen zusammenfällt, und endigt stark verjüngt vorn in der Rostralflosse (in der sie selten einen feinen fadenförmigen Fortsatz nach vorn hat) und hinten in dem etwas geschweiften Endteil der Kaudalflosse. Man erkennt ihre „Geldrollenstruktur“, d. h. ihren Aufbau aus Chordaplatten.

Der Chorda liegt das Rückenmark oder Zentralnervensystem

³⁾ Ich beschreibe in diesem Kapitel, auf eine vollständige Anatomie verzichtend, nur das, was von außen — ev. durchscheinend — sichtbar ist. Natürlich sind dafür am besten junge Exemplare zu gebrauchen, und selbst diese in mancher Hinsicht am besten im gefärbten Zustande, d. h. als gefärbtes Totalpräparat in Kanadabalsam. Doch kann man versuchen, sich alles am lebenden Tierchen klarzumachen.

⁴⁾ Innen von Epidermis ausgekleidet.

auf. Dessen vorderes Ende, bei Seitenansicht des Tieres über der vordersten Myotomspitze gelegen, ist ein kleines, horizontallängliches Bläschen, „Gehirnbläschen“, einwandfreier stattdessen nur *Stirnbläschen* genannt, mit dem „vorderen Pigmentfleck“ in seiner Vorderwand. — Aufs Vorderende des Stirnbläschens und dorsal davon entfällt in der linken Seite, der Rostralflosse die Geißelgrube der Rostralflosse (Geißelgrube am Neuroporus-Rest; KÖLLIKERS „Riechgrube“). — Im größten Teile des Rückenmarks sieht man viele „Pigmentflecke“, die zweizelligen *Becheraugen* HESSES; die vordersten, meist 4, liegen im Bereiche des 3. Myotoms (leicht scheinbar des 4. infolge komplizierter dachzieglicher Deckung der Myotome) und bilden eine rechte und eine linke Gruppe von je 2 hintereinander liegenden; die rechte Gruppe ist gegen die linke um $\frac{1}{2}$ Myotombreite nach hinten verschoben entsprechend der äußerlich in diesem Punkte am leichtesten erkennbaren alternierenden Asymmetrie der gesamten metameren Bestandteile (Myotome, Nerven, Gonaden u. a. m.⁵⁾ sowie der den Myotomen nicht gleichzähligen Kiemenbögen (-spalten) und Nephridien. Viel dichter, so daß man schwerer die alternierenden rechten und linken (bei sehr jungen Tieren übrigens in sich zweiteiligen) Gruppen unterscheidet, liegen die Becheraugen besonders etwa am 5. Myotom, demnächst überhaupt im Vorderkörper; spärlich sind sie im Mittel-, wieder etwas zahlreicher im Hinterkörper. Das Rückenmark endigt nach starker Verdünnung über oder kurz vor der hinteren Chordaspitze, meist emporgebogen in eine Ampulle (Bläschen), doch kommen, seltener, auch andere Endigungsweisen vor.

Vom Darmtraktus können nicht alle günstigenfalls von außen erkennbaren Feinheiten des Kiemendarmes hier erwähnt werden⁶⁾; es sei nur das Abwechseln von Hauptkiemenbögen, die ventral sich je 2 zu einem Spitzbogen vereinigen, und Nebenbögen oder „Zungen“ erwähnt (Fig. 12) und ferner noch gesagt, daß die hinteren Kiemen-spalten, etwas vor der Körpermitte gelegen, allmählich immer kürzer werden. Der ventrale Bodenteil des Kiemenkorbs heißt Endostyl. Es folgt dem Kiemenbereiche der rein nutritorische, postbranchiale Darm, beginnend mit einem engen, hochliegenden, etwa 3 Myotombreiten langen Stück („Ösophagus“); dessen hinteres Ende ist dadurch gekennzeichnet, daß an ihm die Ventralwand des Ösophagus nach vorn umwendet in die Dorsalwand eines nach vorn und rechts sich erstreckenden langen Blindsacks, welcher Blinddarm, Leber, am besten *Leberblindsack* genannt wird. Der demgemäß stark erweiterte folgende Darmteil wurde Magen, besser Mitteldarm genannt. Er verengt sich nach hinten allmählich, und es folgt ein noch kurz vorm Atrioporus gelegener, stets dunkel erscheinender Teil des Darms von 2 bis 3 Myotombreiten Länge, der „dunkle Darmring“ (Iliocolonring, VAN WIJHE) (Fig. 1 dd). Der restliche oder Enddarm erreicht in gerade Flucht und endlich unter Herabbiegen seiner Dorsalwand die Afterstelle.

Die Gonaden liegen rechts und links in je einer Reihe an der

⁵⁾ Vieles weitere von außen nicht sichtbar.

⁶⁾ Vgl. die klassische Untersuchung von JOH. MÜLLER (1844), die auf 12-tägiger Untersuchung beruht.

Innenwand des Atriums zwischen Velum und⁷⁾ Atrioporus (nicht im vordersten und hintersten Teile dieses Bereiches), jede etwa auf der hinteren ventralen Ecke eines Myotoms oder, bei starker Schwellung, bis an die nächste gleiche Stelle reichend. Es sind gewöhnlich rechts eine bis zwei mehr als links vorhanden, und bei vereinzelter Individuen kann solche Annäherung an den *Asymmetron*-Zustand noch ausgeprägter sein. Abgesehen hiervon sind gar nicht selten vereinzelte Gonaden der Reihe schwach- oder unentwickelt. Die Tiere sind fast immer getrenntgeschlechtlich, doch ♂ und ♀ sonst in jeder Hinsicht sich gleich; ob Hoden oder Ovarien vorliegen, ist äußerlich nicht erkennbar. Selten sind die Gonaden eines Individuums verschiedengeschlechtlich oder zwittrig (bisher 4 derartige Exemplare; Lit. bei FRANZ 1927).

Es ist selbstverständlich, daß eingehende mikroskopische Untersuchung am lebenden Tier noch sehr vieles außer dem hier erwähnten erkennen läßt, z. B. die Epidermiszellen; und so konnte GOLDSCHMIDT (1908) vieles über die Struktur des Hautbindegewebes und auch über spärliche Zellnetze in ihm und über seine anastomosierenden Kanäle

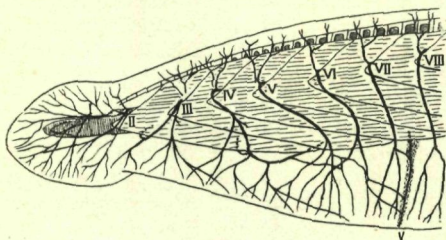


Fig. 2.
Hauptverzweigungen der linksseitigen ersten dorsalen
Spinalnerven (I—VII) von *Br. lanceolatum*.
Totalpräparat, Formol, Boraxkarmin.
v Velum und sein Nervenring.
Aus FRANZ 1923.

(Hautkanäle), die z. B. in der Rostral- und Kaudalflosse zahlreich bogenförmig dem Rand parallel laufen, schon am lebenden Gewebe feststellen. Auch läßt sich, zumal bei bereits etwas geschädigten Tieren oder nach sorgfältiger Konservierung, ohne Färbung schon einiges von den peripheren Nerven erkennen, da man die dorsalen oder „sensiblen“ (in

Wahrheit doch gemischten) Spinalnerven über den Myotomspitzen in die Haut treten, hauptsächlich ventrad ziehen und besonders am Boden des Körpers sich verästeln sieht, und so gewahrt man auch schon die schöne Nervenverästelung in der Rostralflosse (Fig. 2) und günstigenfalls die QUATREFAGESschen Körperchen (kleine Ganglien) in den dortigen Verästelungsstellen. Viel schwerer ist festzustellen, daß (Fig. 2) nur die linken Spinalnerven III bis VII Zweige unter die Myotomkante und z. T. unter die Chorda hinweg an die Innenseite der Mundhöhle und an das Velum entsenden. — Sehr schön erhält man die gesamten Nerven, auch vollständige Ganglienzellen des Zentralnervensystems, durch Vitalfärbung mit Methylen- oder Toluidinblau, indem man die Tiere oder Stücke von ihnen stunden- bis tagelang in sehr hellblauer Seewasserlösung des Farbstoffs (die man zunächst filtrieren muß) beläßt.

Variabilität Als geographische Varietäten von *Branchiostoma lanceolatum* sind hauptsächlich nur Größenunterschiede (phänotypisch?)

⁷⁾ Diese Ortsumgrenzung ist nötig, weil das Atrium auf der rechten Seite einen von außen nicht sichtbaren langen Blindsack über den Atrioporus hinaus bis an den After hat.

zu nennen, da im Pantano-Salzsee von Messina bis 60 mm Länge bei meist etwas dunkler Farbe und stets kräftigem, strotzendem Aussehen (HATSCHEK 1881) erreicht wird (während die Larven dort kleiner als anderwärts bleiben), bei Neapel m. W. bis 48 mm Länge, bei Helgoland nur knapp dieses Maß (nur 47 mm, obwohl mir Hunderte vorgelegen haben), wohingegen aus westlicheren Teilen der Nordsee bis 56 mm Länge gemeldet wurden (s. S. XII. b 8, Fußn. 10) und auch „skandinavische“ (vermutlich ist gemeint: schwedische) Stücke nach LÖNNBERG (in: BRONN, p. 239) wenigstens 52 mm lang werden, französische abermals länger; weitere Größenangaben s. S. XII. b 8 ff. — Der Lanzettfisch des Schwarzen Meeres, der mir bis 32 mm lang vorliegt⁸⁾, bietet auch gewisse, sonst mir bei *Br. lanceolatum* nicht begegnete Abweichungen des Baues (s. FRANZ 1927).

Die individuelle Variation ist nicht gering, zunächst als meristische Variation. Man zählt an den verschiedenen europäischen Fangorten als Durchschnitt etwa $35 + 15 + 11 = 61$ Myotome; doch ändert die Zahl der präatrioporischen⁹⁾ nach bisheriger Kenntnis zwischen 34 und 37 individuell ab (selten nur 32; 6 Exemplare von Neapel), die der präanal¹⁰⁾ zwischen 13 und 16, die der restlichen, postanal¹¹⁾ von 9 bis 12; Gesamtzahl 59 bis 62 (selten 57 oder 58). Die Gonadenzahl jederseits schwankt etwa zwischen 21 und 28. — Von metameren inneren Organen wechselt die Zahl der Quervernen oder Ductus Cuvieri jederseits zwischen 1 und 8, oft in Verbindung mit Variationen des Verlaufs (JOH. MÜLLER [1844, tab. III, fig. 2, o] zeichnet 3, die sich unten in eine vereinigen). Ferner kommen mannigfaltige Abnormitäten vor, z. B. einzelner Kiemenbögen, Ausfall einzelner dorsaler Spinalnerven u. dgl.

Eine gewisse Zellkonstanz ist nur am Zentralnervensystem feststellbar, besonders indem bestimmte große Ganglienzellen (Kolossalzellen) immer in gleicher Lage getroffen werden. Sie geht wahrscheinlich noch etwas weiter, als bisher genau bekannt (s. FRANZ 1927), und vielleicht doch nicht über das Maß hinaus, das auch von Zyklostomen und Fischen im Zentralnervensystem erreicht wird.

Verbreitung und Vorkommen

Die europäische Spezies lebt in den Meeren um Europa; sie fehlt — soweit bekannt — N von $67^{\circ} 20'$ N sowie sicherlich in den Belten, im Sund (s. unten) und in der Ostsee (über das Vorkommen im Schwarzen Meere s. S. XII. b 7 oben). STIEDA (1873) nennt als Fundplätze mit Quellenangabe von den Mittelmeerküsten: die N-Küste von Afrika (Algier); Messina, Neapel, Nizza und den Étang de Thau (bei Cette); von den britischen Küsten: Firth of Clyde, Insel Man, S-Küste Irlands bei Cork, S-Küste von Cornwall bei Polperro und Falmouth (PALLAS 1774, YARRELL 1836, COUCH 1838), Moray Firth. Die „List of animals for sale at the Plymouth Laboratory“ nennt „*Amphioxus*“ gleichfalls¹⁾, und bei Plymouth erhielt auch ORTON (1915) seine Versuchstiere. MEEK meldet die Art an den britischen

⁸⁾ Vom Vorgebirge Fiorent und bei Sewastopol, aus 16 bis 24 m Tiefe.

⁹⁾ Als deren letztes gilt das, dessen Unterrand auf die hintere Atrioporuslippe fällt.

¹⁰⁾ Als deren letztes gilt das, dessen Unterrand auf die hintere Afterlippe fällt.

¹¹⁾ Laut briefl. Auskunft von R. KIRKPATRICK, London, vom 12. I. 1926.

Küsten nur von Bristol²⁾. Von der O-Küste der Insel Man erhielt GOODSIR (1841) von einer Sandbank in tiefem Wasser 2 gedrehte Exemplare, bis 2 Zoll (d. i. 58 mm!) lang. LÖNNBERG (in: BRONN) erwähnt ferner auch das Vorkommen im Kanal, vor Belgien und Frankreich. Nach R. KOEHLER (1886) ist das Tier sehr häufig bei der Insel Herm bei Guernsey; DE GUERNE & BARROIS nennen es von Concarneau als häufig bis 50 m unter dem Meeresspiegel, VAN BENEDEN von Blankenberghe (letzte 2 Angaben nach BURCHARDT 1900).

Über Vorkommnisse in der Nordsee sowie an den skandinavischen Küsten und im Kattegat kann ich (größtenteils dank brieflichen Auskünften und meist ohne die Möglichkeit, die in ihnen erwähnten fremdländischen Schriften nachzuschlagen) folgendes mitteilen:

Norwegen: Bodö, nördlichster Punkt, unweit der Lofoten, etwa $67^{\circ} 20' N$ (also eben N des Polarkreises³⁾) bis Oslofjord⁴⁾; Hitra (etwa $63\frac{1}{2}^{\circ} N$, außerhalb des Trondhjemsfjords; 40 mm lang⁵⁾); Molde (etwa $63^{\circ} N$; 2 Exemplare in 4 Wochen, etwa 48 mm lang; RATHKE 1841); bei Alverstrømmen (N von Bergen, etwa $60\frac{1}{2}^{\circ} N$, im Alversund; 1 Exemplar, 20 mm; KÜKENTHAL & WEISSENBORN; das Stück ist jetzt im Inst. Jena); Thuröknappen (in den äußersten Schären von Bergen am offenen Meer, fast in jedem Dredschzug, aber nur vereinzelt; Tiere immer kleiner als bei Neapel; darunter nur einmal [VI. 1923] einzelne geschlechtsreife Stücke; einzige Stelle, wo die Biologische Station des Bergens Museum *Branchiostoma* sicher erhält⁶⁾); Hangesund (nahe Stavanger⁷⁾).

Britische Ostküste: Hier scheint die Spezies noch seltener als an den norwegischen Küsten zu erlangen zu sein. A. MEEK schreibt mir: „It has not been found at all on the east coast!“ Immerhin nannte ich oben schon Moray Firth und läßt sich von den 26 Nordsee-*Branchiostoma*-Positionen, die mir gleichzeitig F. M. DAVIS (Lowestoft) mitteilt⁸⁾, eine zur britischen Küste hinzuzählen: $53^{\circ} 3' N$ $1^{\circ} 29' O$ (in etwa 29 m, am Ausgang des Wash).

Von der holländischen Küste finden sich *Branchiostoma*, 1877 bei Terschelling gefangen (40 bis 45 cm lang), in der Sammlung der Zoologischen Station zu Helder, wo sonst nichts über das Vorkommen der Spezies an holländischen Küsten bekannt ist⁹⁾. Ich nenne dazu noch: NW von Borkum (häufig nach MOEBIUS & HEINCKE, bis 56 mm lang¹⁰⁾) und, nach Mitteilung DAVIS', die schon weiter draußen vor der Emsmündung gelegene Position $53^{\circ} 58' N$ $6^{\circ} 21' O$, in etwa 27 m.

²⁾ Laut briefl. Auskunft von A. MEEK, Newcastle (Tine), vom 6. I. 1926; s. A. MEEK: Essentials of Zool., p. 132.

³⁾ Vgl. C. DONS, 1920.

⁴⁾ Nähere Angaben bei COLLETT 1905; auch bei LÖNNBERG (RASCH 1833, 1836).

⁵⁾ ³⁾ und ⁴⁾ laut briefl. Mitteilung von O. NORDGARD, Trondhjem, vom 22. XII. 1925. Vom Trondhjemsfjord auch schon nach STORM (1883) zitiert in: SMITT, Skandinavien fiskar; laut briefl. Auskunft von G. THULIN, Lund, vom 9. II. 1926.

⁶⁾ Laut briefl. Auskunft von A. BRINKMANN, Bergen, vom 14. XII. 1925.

⁷⁾ Nach LILLJEBORG, laut SMITT, a. a. O. (5); nach briefl. Auskunft THULINS.

⁸⁾ Brief vom 8. I. 1926; vgl. Literaturverzeichnis (DAVIS).

⁹⁾ Briefliche Mitteilung von H. C. REDEKE, Helder, vom 22. XII. 1925.

¹⁰⁾ Es ist nicht ersichtlich, ob die Angabe bei MOEBIUS & HEINCKE: „Die größten Exemplare messen 5.6 cm“ sich auf diesen Fundort oder auf die Doggerbank (s. S. XII. b 9) bezieht.

Aus der südlichen Nordsee (Kanalsee) nennt mir der gleiche Gewährsmann $51^{\circ} 39' \text{ N } 2^{\circ} 31' \text{ O}$ in 35 m; $52^{\circ} 1' \text{ N } 2^{\circ} 30'$ in 46 m; $52^{\circ} 1' \text{ N } 2^{\circ} 38' \text{ O}$ in 40 m und $52^{\circ} 8' \text{ N } 2^{\circ} 23'$ in 57 m (d. i. die bedeutendste Tiefe unter allen mir vorliegenden Angaben).

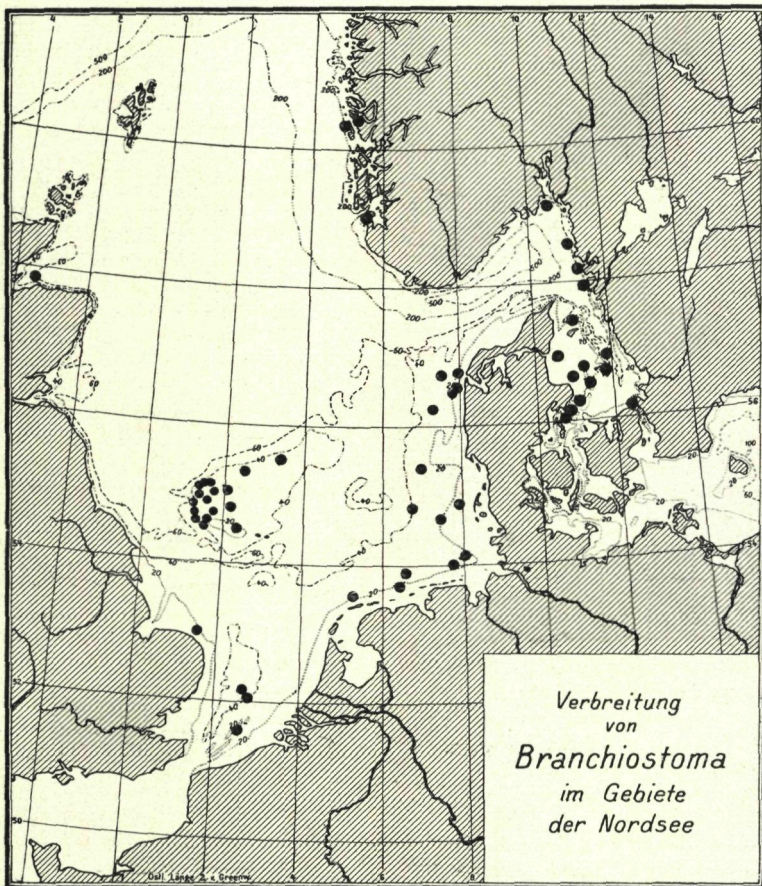


Fig. 3.

In der mittleren und freien Nordsee ist der Lanzettfisch wenigstens auf der Doggerbank stellenweise sehr häufig. Schon MOEBIUS & HEINCKE stellten hier zwei Fundstellen fest, und DAVIS nennt mir 18 Positionen etwa vom W- und N-Hange der Doggerbank (in Tiefen von 26 bis 40 m; s. Fig. 3). Es ist damit zu rechnen, daß manchen anderen großen Flächen des Nordseebodens das Tier fehlt.

Selbst von der Deutschen Bucht der Nordsee kann ich nur eine geringe Zahl Fangorte angeben; vielleicht liegen zahlreichere vor

und sind nicht veröffentlicht worden. Vor der Emsmündung (s. o.; HAGMEIER [1923] erhielt etwa hier mit dem PETERSEN-Bodengreifer im VII. 1922 in 18 Bodenproben von je 0.1 qm Umfang zusammen 6 Stück); $54^{\circ} 54' N$ $6^{\circ} 49' O$ in 37 m und $55^{\circ} 21' N$ $6^{\circ} 56' O$ in 37 m, laut DAVIS; ferner Sylt-Außengrund, W-Rand ($54^{\circ} 47.8' N$ $7^{\circ} 16.8' O$ in 24 m, 14. III. 1920, in einem Dreischzug etwa 200 Stück junge und geschlechtsreife, dazu 240 in 25 Schollenmägen) und Sylt-Außenriff, O-Rand¹¹⁾; ferner Helgoland.

Als erster stellte MAX SCHULTZE (1850) hier das Vorkommen von *Branchiostoma* fest, indem er 1850 in einer Augustnacht während des schönsten Meerleuchtens 2 pelagische Larven schöpfte ($1\frac{1}{4}$ bis $1\frac{1}{2}$ Linien, d. i.: 2.7 bis 3.3 mm lang, was aber knapp erscheint für die gezeichneten Stadien [larvale Wachstumsperiode])¹²⁾. LEUCKART & PAGENSTECHER (1858) entdeckten auf Helgoland die Asymmetrie der Larve, die „ziemlich gemein“ im Plankton und „etwa $1\frac{1}{2}$ bis 3''' lang war (VIII., IX.). EHLERS (1878) grub zum ersten Male bei Helgoland einen Lanzettfisch (Volltier, 22 mm lang) aus und zwar bei tiefstem Wasserstande an der W-Küste der Felsinsel im Sand zwischen Felstrümmern. Nach HEINCKE (1896) ist *Branchiostoma* „recht häufig rings um Helgoland vom Strande an bis weit hinaus auf Gründen mit grobem Kies und kleinen Steinen, sowie auf reinem Sandgrund. Besonders häufig auf der Loreley-Bank in 6 Faden Tiefe“ (d. i. etwa 11 m). Diese Bank, etwa 4 bis 6 Sm. NO bis ONO von Helgoland, existiert jetzt als solche nicht mehr, da ihr Sand oder Kies abgesogen und zur Herstellung des „Hafengeländes“ von Helgoland verwendet wurde. Doch dürfte der jetzige „Amphicurus-Grund“, auf dem die Biologische Anstalt Lanzettfische durch Dredchen von grobem Sand (Kies) aus etwa 20 bis 25 m Tiefe bei ruhigem Wetter reichlich erhält, etwa dieselbe Stelle sein; wohingegen ufernähere Fangorte, wie man sie nach der erwähnten Angabe HEINCKES vermuten könnte, zur Zeit trotz der stets regen Fangtätigkeit weder bei der Felsinsel noch an der Düne bekannt sind.

Die Ermittlungen von der dänischen Nordseeküste, von wo PETERSEN¹³⁾ nach Fängen mit einem 0.1- oder 0.2-qm-Bodengreifer 3 Örtlichkeiten nennt, sind, wie mir BLEGRAD (Dansk. Biol. Stat., Kopenhagen) mitteilt, noch „sehr sporadisch“: 15 Sm. N b. W $\frac{1}{4}$ W bzw. 19 Sm. W b. S $\frac{1}{2}$ S bzw. 6 Sm. W b. S von Thyborön ($24\frac{1}{2}$ bis 32 m Tiefe, 1911; im ganzen 4 Stück auf zusammen 6.5 qm)¹⁴⁾. Außerdem erhielt AURIVILLIUS (Kristinebergs Zool. Stat., Fiskebäckskil, Schweden)¹⁵⁾ 2 Positionen von MOLANDER genannt: „Jutska Revet“, $56^{\circ} 48' N$ $7^{\circ} 29' O$ in 18 bis 19 m und $56^{\circ} 17' N$ $7^{\circ} 14' O$ in einer Tiefe von 40 m, die jedoch auf der Karte dort nicht angegeben ist.

An der schwedischen Skagerrak-Küste, dem Bohuslän, erhielt 1841 JOH. MÜLLER (1844) zunächst einige, dann nach 5-tägiger Exkursion der beauftragten Fischer noch 12 z. T. sehr kleine, lebende Exemplare. Den schwedischen Zoologen war um jene Zeit das dortige Vorkommen der Spezies bekannt, und sie hatten z. T. reichliches Material gesammelt¹⁶⁾. Wie mir von 2 Seiten übereinstimmend mitgeteilt wird¹⁷⁾, handelt es sich um 2 Fangorte: Die Innenseite von Bonden (oder N-Bonden), einem kleinen Schär im Meere SW der Stadt Lysekil (18 m), und den Hafen der Väderinseln auf $58^{\circ} 30' N$ (dieselbe

¹¹⁾ Diese beiden Angaben nach briefl. Mitteilung der Biologischen Anstalt auf Helgoland, wo M. W. die Frage der Verbreitung und der Begleitfauna des Lanzettfisches zur Zeit bearbeitet wird.

¹²⁾ Vgl. die Fußnote 19 auf S. XII. b 12.

¹³⁾ Beretning fra Dansk. Biol. Stat., 21, 1913; laut briefl. Mitteilung von THULIN.

¹⁴⁾ Brief BLEGRADS vom 15. XII. 1925.

¹⁵⁾ Laut Brief vom 30. I. 1926.

¹⁶⁾ Nachweise s. bei LÖNNBERG, in BRONN 1902. Z. T. auch in Isis 1843, p. 290 (SUNDEVALL & LOVEN 1834, FRIES 1838).

¹⁷⁾ Brief von M. AURIVILLIUS (Fiskebäckskil) vom 25. I. 1926 und von E. LÖNNBERG vom 4. II. 1926.

Tiefe)¹⁸⁾; andere Vorkommnisse in jener Gegend seien bloß nicht gesucht, aber wahrscheinlich vorhanden. Nach den Mitteilungen THULINS liegen von den Väderinseln mehrere Fundangaben bei MALM

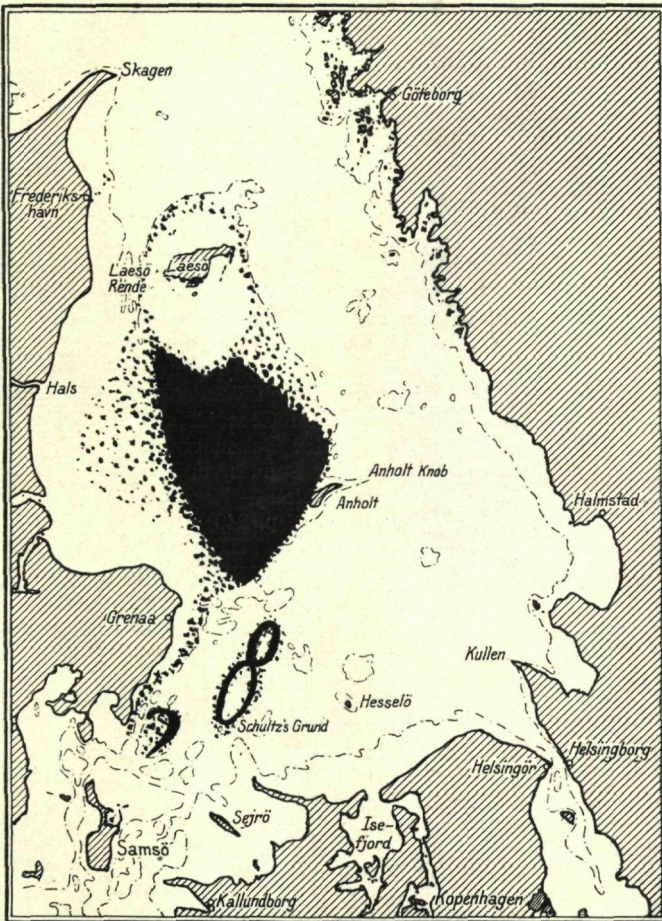


Fig. 4.

Branchiostoma im Kattegat. Nach den Ergebnissen mit PETERSENS Bodengreifer. Schwarz: Mehr als 1 Stück auf 1 qm; punktiert: Weniger als 1 Stück auf 1 qm. Umzeichnung einer von BLEGRAD getuschten Karte.

(1877) vor (in etwa 22 m; größte Exemplare: 50 mm!), ferner von der Mündung des Gullmarfjords (MALM 1877, THÉEL 1907), d. i. vor Lysekil (s. o.), und von Marstrand (wenige Exemplare, bis 32 mm; MALM 1877).

¹⁸⁾ Vgl. SUNDEVALL 1840 (Schwed. Küste: 1834; Bohuslän-Schären: 1838).

Aus dem Kattogat endlich liegen erfreulicherweise genauere Angaben vor, so daß wir auch über die Grenze des Vorkommens von *Branchiostoma lanceolatum* gegen die Ostsee hin gut unterrichtet sind. Zunächst erwähnt JOH. MÜLLER (1851) von Helsingør den kleinsten ihm vorgekommenen, im Jahre 1847 beobachteten Lanzettfisch, $2\frac{1}{2}$ Linien lang; und dieser Fund ist in verschiedener Hinsicht bemerkenswert¹⁹⁾, so auch dadurch, daß er in diesem Gebiete durchaus (s. unten) zu den südlichsten gehört. Aus neuerer Zeit teilt mir BLEGRAD, unter Beifügung einer Karte der Dichte des Vorkommens (Fig. 4), 12 z. T. ausgedehnte Örtlichkeiten im Kattgat mit, an denen die Spezies (nach den konservierten Proben bis 41 mm lang) mit dem PETERSENSCHEN Bodengreifer aus Tiefen von 10 bis 22 m in zusammen 89 Exemplaren auf insgesamt 21.9 qm Areal (die zahlreichen Fänge ohne *Branchiostoma* nicht eingerechnet) erlangt wurde. Die größte Dichte liegt, wie man aus Fig. 4 ersieht, im allgemeinen uferfern, doch bei Meidung der größeren Tiefen. Im Einzelfalle war die größte Dichte: 5 Exemplare auf 0.1 qm, W der Insel Anholt. Das Tier fehle bestimmt auf allen in Fig. 4 nicht markierten Arealen und komme nach S nur bis zur Insel Samsø vor. Gleichsinnig lauten die Angaben THULINS, der außerdem ein Vorkommen im Øresund N von Helsingør nach WINTHER (1879) erwähnt mit dem Bemerken, daß die Spezies im Øresund später nicht wieder gefunden ist. Demnach fehlt sie in den Belten und im Sund, ev. mit Ausnahme des nördlichsten Teils des Sundes, und ist das südlichste Kattgat die Grenze gegen das Ostseegebiet. — Reife und laichende Tiere trifft man nach LÖNNBERG (in: BRONN, p. 248) an „skandinavischen“ (schwedischen) Küsten vom V. bis zum VIII. Nach DAVIS (1923) wurden solche noch im X. gefunden; ORTON (1915) erhielt laichende Individuen bei Plymouth im VI.

Larven — sicher beziehen sich die Angaben meist auf solche der larvalen Wachstums-, demnächst der Metamorphose-Periode — erhält man im Plankton bei Helgoland nach HEINCKE (a. a. O.) besonders im VII.; nach briefl. Mitteilung der Biologischen Anstalt Helgoland (vom 11. II. 25) erscheinen sie fast regelmäßig in der zweiten Hälfte des VI. und werden bis Ende IX. gefunden²⁰⁾. Im Gullmarfjord (Bohuslän) fanden sich nach LÖNNBERG (l. c., p. 248) 5 mm lange Larven im Auftrieb in 15 bis 30 m Tiefe noch in der Mitte des XI. — Junge Tiere von 7 bis 10 mm Länge erhielt die Biologische Anstalt Helgoland durch Dredschon am 20. X. 1911 in der Nähe des oben erwähnten „*Amphioxus*-Grundes“.

Der Bodengrund, in dem *Branchiostoma* lebt, wird fast immer als Kies oder grober Sand oder Bruchschill (Schalensand) bezeichnet, seltener als reiner Sandgrund. Die Besiedelung des Bodens mit anderen Tieren ist an den Fangstellen immer eine recht spärliche; die einzelnen

¹⁹⁾ Es war der erste Fund einer Lanzettfisch-Larve. Sie gehörte der Metamorphose an (5 obere runde, 14 untere gestreckte Kiemenspalten), und es ist nicht ersichtlich, ob sie wie die gleichzeitig bekannt gewordenen MAX-SCHULTZESCHE Larven (s. o.) pelagisch oder, was bei Metamorphosestadien möglich ist, am Grunde gefischt wurde. JOH. MÜLLER erkannte nicht, daß die Kiemenspalten auf der rechten Seite liegen, sondern glaubte die beiden Reihen auf beiden Seiten zu sehen.

²⁰⁾ Vgl. hierzu die Angaben auf S. XII. b 14 und 18.

begleitenden Tierarten ausführlicher zu nennen, hätte hier keinen Zweck, da die Angaben noch stark differieren. *Polygordius* wird öfter genannt. Im Kattegat fällt die Verbreitung des Lanzettfisches innerhalb der „*Venus*-Gemeinschaft“; ebenso wenigstens zum Teil, nach HAGMEIER, in der Nordsee. Mitunter ergab ein Dredschzug viele Exemplare, sofort ausgeführte weitere dagegen keine.

Bedingend ist für das Vorkommen des *Branchiostoma* neben genügendem Salzgehalt offenbar in erster Linie die Bodenbeschaffenheit, da Schlick wenigstens in der Nordsee und bis zum Kattegat wohl gänzlich gemieden wird, und demnächst erst die Tiefe, die zwar kaum mehr als 60 m betragen darf (s. o.), hiermit aber immerhin bedeutender sein kann, als man es bisher allgemein wußte: wenigstens in der Nordsee und im Kattegat wird durchaus nicht die Ufernähe bevorzugt, wie es bei Messina und m. W. bei Neapel der Fall zu sein scheint. Außerdem bestehen schwache Anzeichen dafür, daß die Spezies vielleicht nicht an allen Punkten ihres Vorkommens in der Nordsee und weiter N ganz gut fortkommt und sich z. T. durch im Golfstrom herantreibende Larven rekrutiert, was ja auch für manche Fische der Nordsee gelten dürfte. In diesem Sinne etwa (ohne vom Golfstrom zu sprechen) deutet BRINKMANN das oben erwähnte Vorkommen bei Bergen; in gleichem Sinne spräche vielleicht das Kleinbleiben der Tiere bei Helgoland und nicht zum wenigsten die Bevorzugung westlicher Küsten- und Bankränder (Fig. 3) im Gegensatz zu den östlichen. Auch reicht m. W. keine Akranier-Spezies so weit an Polnähe heran wie *Br. lanceolatum*. Doch erheischt die ganze Frage noch genauere Prüfung vor endgültiger Entscheidung.

Gefangenhaltung *Branchiostoma lanceolatum* bedarf keiner besonderen Pflege, nicht einmal der Durchlüftung des Wassers, obwohl solche begrifflicherweise oft angewendet wurde, sondern hält in offenen Hafengläsern mit etwa 4 bis 6 cm Sandgrund und darüber etwa 15 cm Seewasser ohne jeden Wasserwechsel selbst in größerer Anzahl bei gewöhnlichen Zimmer- sowie Kellertemperaturen lange aus, doch muß bei Helgoland das Wasser weit draußen geschöpft sein, während das des Helgoländer Aquariums nicht genügt. Auch Fütterung erübrigt sich. Immer wird von Zeit zu Zeit die Kotsäule ausgestoßen. Ich habe in dieser Weise in Jena einige Lanzettfische bis jetzt 10 Monate lang im (winters ungeheizten) Zimmer z. T. ohne erkennbare Defekte gehalten; auf Helgoland gelang es sogar, gelegentlich Tiere fast 2 Jahre im Arbeitszimmer ohne Pflege in einem kleinen Glase zu halten (briefl. Mitteilung von HINRICHS vom 20. I. 26: „Wahrscheinlich ernähren sie sich von den Diatomeen“). Selbst den Aufenthalt in verschlossenen Gefäßen soll, wie mir die Biologische Anstalt Helgoland schreibt, diese Tierart ertragen können (wie lange?); dagegen haben sich zum Versand Gefäße der besagten Größe mit Seewasser und Sand nur bei Luftzutritt bewährt, kleinere verschlossene nicht.

Wird mit den Tieren viel experimentiert, so tritt in wenigen Tagen Schwächung, Opak-, auch Rötlichwerden und dann allmähliches Absterben ein. Auch an Verwundungsstellen erscheint gewöhnlich Rötung (DANILEWSKY 1892) und Opazität, was sich ausbreitet und den Zer-

fall der Gewebe mit sich zu bringen pflegt, aus denen die Chorda steif herausstehen kann. Da der Lanzettfisch in dieser Weise etwa 1 bis 2 Wochen lang am Leben bleiben, d. h. auf Reize, besonders mechanische, noch reagieren kann, wurde ihm von HAECKEL (1880) „Lebenszähigkeit“ nachgesagt, während LACAZE-DUTHIERS (1888) das Wort prägte von der „vitalité des tissus“ eines Lanzettfisches, der durch Fäulnis schon die Hälfte von sich selbst verloren hatte, und JOH. MÜLLER die Tiere insofern „lebenszäh“ nannte, als sie, länger aufbewahrt, auch nach Verlust eines Teils ihrer inneren Kiemenbekleidung fortleben. Über Wundverschluß s. S. XII. b 22. Auch den Larven wurde „Lebenszähigkeit“ nachgesagt, da sie, wenn nach Verdunstung des Wassers die Gewebe „ihr Ansehen verändert hatten“, in frischer Flüssigkeit „zu neuem Leben zurückkehrten“ (LEUCKART & PAGENSTECHER 1858). An moribunden Volltieren sah ich stets die Sinnesknospen der Zirren geschwunden, also eingeebnet.

Zum Laichen schreiten die Tiere in lange dauernder Gefangenschaft m. W. nicht. LÖNNBERG sagt (in: BRONN, p. 248), in der Gefangenschaft gelinge es nicht immer, die Tiere zum Laichen zu bringen; doch hätten sie in Kristineberg an der schwedischen W-Küste im Aquarium gelaicht und seien die „Embryonen“ zur Entwicklung gekommen. ORTON gewann Mitte VI. befruchtete Eier, aus denen er Larven züchtete, in Plymouth in einem kleinen Glasbehälter, der einige ♂ und ♀ enthielt. Weiteres in den folgenden Kapiteln.

Fortpflanzung, Ontogenie Da sich bisher nur am Mittelmeer regelmäßig günstige Bedingungen für die Beobachtung der Befruchtung, die Züchtung der jungen Larven aus Eiern und für Fang der älteren Larven in genügend vollständigen Serien fanden, beruhen die folgenden Angaben hauptsächlich auf Beobachtungen und Material von dort. Von Helgoland erhielt ich Larven vom Ende der Wachstumsperiode und vom Ende der Metamorphose, VAN WIJHE auch die früheren Metamorphosestadien.

Vor der Laichreife sind nicht nur die Gonaden stark angeschwollen, sondern nach ROLPH auch die atrialen Drüsenstreifen. (Deren Histologie und färberisches Verhalten ist übrigens dem des Außenepithels der Zungenbögen gleich, s. S. XII. b 30 oben.) Oo- und Spermiogenese sind erst unvollständig bekannt.

Das Laichen ruht bei den meisten Arten und so auch bei der europäischen im Winter, bei Neapel (W. KRAUSE 1897) und Messina vom X. an; es beginnt wohl Ende III. oder Anfang IV. (bei Neapel wenigstens Mitte V.) und dauert auch in der Nordsee wohl manchmal (s. S. XII. b 12) bis in den X. hinein. Auch in dieser ganzen Zeit ruht es (Mittelmeer) tage- oder wochenlang oder bleibt doch spärlich, dazwischen ist es wenige Tage hindurch ergiebig; nach CERFONTAINE (1906) ist das unabhängig vom Wetter (gegen HATSCHEK 1881, der angab, daß das Laichen bei ungünstigem Wetter unterbleibt).

Die Gonaden entleeren sich in den Peribranchialraum (das Atrium), indem ihre mit Lupe erkennbaren „Narben“ sich öffnen. Das Laichen erfolgt gegen Abend, z. B. am Palazzo Donn'Anna bei Neapel im VI. bald nach 6 Uhr, wenn der Schatten des Posillipo auf das Meerwasser

fällt, bei Messina zwischen 5 und 9 Uhr, bei Plymouth etwa mitternachts. Normalerweise erfolgt es durch Ausstoßen der winzig kleinen Eier (0,1 mm), bzw. der gleichfalls sehr kleinen Spermien ($30 \times 0,8 \mu$) in kleinen Wölkchen durch den Atrioporus. Das Ausstoßen dürfte portionsweise erfolgen und vielleicht normalerweise an einem Abend die Gonaden eines Tieres vollständig entleeren (SOBOTTA). Abnorme Erscheinungen sind wohl die Anhäufung der Geschlechtsprodukte im Atrium (dies wohl besonders in Gläsern ohne Sand), die Ausstoßung derselben in zusammenhaftenden Klümpchen und die Ausstoßung durch den Mund. LEGROS aber sah auch Eier ohne Schaden für die Entwicklungsfähigkeit 24 Stunden im Atrium verweilen. Auch in Gläsern laichen die Lanzettfische tagelang nicht; an günstigen Tagen kann man sie durch Aufstörung bereits am Nachmittag zum Laichen veranlassen. LWOFF scheint in Gläsern täglich abends Laichung beobachtet zu haben.

KOWALEVSKY (1867) berichtet, daß dem Auswerfen der Eier immer von seiten eines ♂ das Auswerfen des Samens vorausging. Es scheint also die Besamung des Wassers normalerweise den notwendigen Reiz auf das ♀ auszuüben.

1. Die embryonale Periode

(bis über das Platzen der Eischale hinaus und zum Beginn der selbständigen Ernährung).

Die Befruchtung erfolgt normalerweise sogleich nach Austritt der Eier aus spermienhaltigem Wasser durch 1 Spermium; Polyspermie wohl wie beim Seeigeli nur dann, wenn nicht sofort Spermien anwesend sind und daher die Befruchtungsmembran sich ohne Besamung langsam abzuheben beginnt.

Über die Zeitdauer der ersten Entwicklungsphasen macht HATSCHEK etwa folgende Angaben nach seinen Beobachtungen in Messina (hier gekürzt und in Kleinigkeiten ergänzt):

Erste Nacht:

8 p. m.:	Ablage der Eier; Befruchtung; Abhebung der Eischale (Dottermembran, Befruchtungsmembran).	} Erster Lebens- tag
9 p. m.:	2-Zellen-Stadium (Bildung der ersten Furche innerhalb 5 min).	
10 p. m.:	4-Zellen-Stadium; Beginn der Blastulhöhle.	
10¼ p. m.:	8-Zellen-Stadium.	
10½ p. m.:	16-Zellen-Stadium.	
11 p. m.:	32-Zellen-Stadium.	
11½ p. m. bis 12¼ a. m.:	Weitere Teilungsschritte.	} Zweiter Lebens- tag (Forts. s. n. S.)
12¼ a. m.:	Beginn des epithelartigen Charakters bei etwa 128 bis 256 Zellen.	
1¾ a. m.:	Beginn der (dorsalen) Einstülpung oder Gastrulation.	
2¼ a. m.:	Furchungshöhle vollständig verdrängt.	
Bis zu den Morgenstunden: Fortschreitende Verkleinerung und Nach-hinten-Verlagerung des vorher dorsal gelegenen Urmundes.		

Erster „Tag“:			
etwa 9½ a. m.:	Beginn der Rotation des Embryos in der Eischale vermöge Begeißelung.		
9¾ a. m. bis 12 m.:	zunehmende Streckung.		
10½ a. m. bis 12½ p. m. (verschieden):	erstes Ursegmentpaar; Beginn der Medullarplatten- und Chordabildung; Schließung des Urmundes durch das Medullardach.	Zweiter Lebens- tag (Fort- set- zung)	
12¾ p. m.:	Verlassen der Eischale bei etwa 2 Ursegmentpaaren, bei etwa 0,15 bis 0,25 mm Körperlänge.		
6 p. m.:	4 bis 8 Ursegmentpaare, etwa 0,25 mm Länge.		
Zweite Nacht:			
12 p. m.:	8 bis 10 Ursegmentpaare (wenn bis 6 p. m. 4 bis 6 vorhanden waren).		
2 a. m.:	8 bis 11 Ursegmente (dgl.); bei 11 die ersten Bewegungen durch Muskulatur.		
5 bis 6 a. m.:	9 bis 13 Ursegmente (dgl.); bei 13 etwa 0,4 mm Länge.		
Zweiter „Tag“:			
8 a. m.:	11 bis 14 Ursegmente (dgl., bei 11 wie oben); Auftreten der ersten Becheraugen (am 5. Myotom).	Dritter Lebens- tag	
etwa 12 m. bis 6 p. m.:	Durchbruch des Mundes (links) und etwa gleichzeitig der ersten Kiemenspalte (ventral) bei 14 Ursegmenten und knapp 1 mm Länge.		
Vierter Lebenstag:	Durchbruch des linken Entodermsäckchens (= späteres Geißelorgan der Mundhöhle) und der kolbenförmigen Drüse.		
Fünfter Lebenstag:	Durchbruch des Afters (links), bei (ev. reichlich) 1 mm Länge; Verschuß des Canalis neurentericus; Neuroporus wohl schon geschlossen; Auftreten des vorderen Pigmentfleckes; Schwund der letzten Dotterkörnchen; Beginn der selbständigen Ernährung.		
Weitere etwa (höchstens) 14 Tage:	Die Larve scheint bei etwa 1,1 mm Länge auf diesem Stadium, dem „Copelatenstadium“ VAN WIJHES, zu verharren.		

Bei Plymouth erfolgt, wie ORTON hervorhebt, die Entwicklung langsamer. Nach dem um Mitternacht erfolgten Laichen wurden Gastrulastadien erst am folgenden Tage um Mittag notiert, 6 p. m. die Streckung, 9 p. m. das Schlüpfen bei 2 bis 3 Ursegmentpaaren, am folgenden Tage 2½ p. m. 6 Ursegmentpaare, am folgenden 2½ p. m. die kolbenförmige Drüse; letztere tritt hiermit etwa 60 Stunden nach dem

Laichen auf gegenüber etwa 36 Stunden in Messina. Diese Unterschiede dürften mit einem Reaktionsgeschwindigkeits-Temperaturkoeffizienten der gewöhnlichen Größe (Q_{10} etwa = 2) in Einklang sein.

2. Dielarvale Wachstumsperiode

ist von nicht genau bekannter Dauer. Nach insgesamt etwa 14 Tagen hatten die Larven nach ORTONS Angabe wenige Kiemenlöcher und waren mit der Kopfregion am Boden des Gefäßes befestigt, vielleicht durch das Sekret der kolbenförmigen Drüse. Ich würde in dieser Festheftung etwas Abnormes vermuten. In dieser Periode werden 3,5 (Messina) bis (Nordsee meist) 4 bis 5 mm Länge erreicht. Die Zahl der Myotome wird die vollständige (etwa 61). Die Geißeln der Körperoberfläche schwinden, am spätesten die langen Geißeln der „Mundpapille“ am Vorderrande des Mundes („Tastorgan“?, Schwebeorgan?, vgl. S. XII, b 41). Der Neuroporusrest rückt infolge Ausbildung der Rostralflosse auf die linke Seite und wird durch Ausbildung einer trichterförmigen Epidermiseinsenkung zur Geißelgrube der Rostralflosse (Geißelgrube am Neuroporusrest). Von den weiteren Veränderungen sei hier nur erwähnt: Vergrößerung des links liegenden Mundes kaudad zu einem riesigen Maule (Fig. 5). Hinter dem 1. Kiemenloche erscheinen etwa 13 bis 15 (selten mehr, s. unten) weitere, ebenfalls unpaare, etwa medioventral und rücken mit Ausnahme der hinteren auf die rechte Seite; sie sind mit je 1 Nephridium an der hinteren, linken bzw. ventralen (morphologisch dorsalen) Ecke versehen. Die mit langen Geißeln besetzten Kiemenbögen, d. h. die transversalen Brücken zwischen je 2 Kiemenlöchern, haben eine Muskulatur, auf deren Herkunft und morphologische

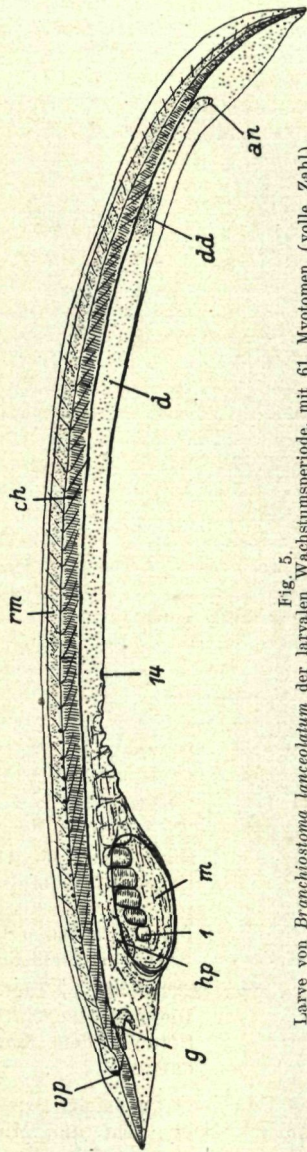


Fig. 5. Larve von *Branchiostoma lanceolatum* der larvalen Wachstumsperiode, mit 61 Myotomen (volle Zahl).

1 bis 14 1. bis 14. links angelegte Kiemenspalte, nach rechts gewandert (die hintersten am wenigsten, bzw. nicht); an After; ch Chorda; d Darterkanal; dd Darmkanal; g Geißelgrube des späteren Munddaches; hp Anlage der Hypobranchialplatte des Endostylis; m Mund; rm Rückenmark, mit Becheranlagen; vp vorderer Pigmentfleck. Vergr. etwa 40 : 1.

Bedeutung, Anordnung und Bau hier nicht eingegangen werden kann. Das rechte und linke Metapleurum bilden sich als je eine die Kiemenlöcherreihe begrenzende Längsleiste aus, und durch Auftreten einer medialwärts gerichteten Längsfalte auf jedem Metapleurum und Zusammenwachsen beider entsteht der Boden des Atriums oder Peribranchialraums, über ihm also dieser Raum selbst, der somit anfangs sehr niedrig, schmal und tiefliegend ist, um sich allmählich und späterhin zu erweitern. An seinem hinteren Ende bleibt die Atrioporusöffnung (die Bildung der hinteren Lippe derselben ist noch nicht beobachtet); im übrigen schreitet der ventrale Abschluß von hinten nach vorn vor, bis in die folgende Periode hinein. — Der dunkle Darmring ist sichtbar bei 36 Segmenten unter dem 15., bei 61 infolge Zusammenschiebung der Segmente unter dem 35., noch hinter dem dann schon erkennbaren Atrioporus. —

Besonders betont sei, daß es in Zukunft hohes Interesse haben dürfte, die höchste Länge und Kiemenspaltenzahl, welche die Larven erreichen, genau zu ermitteln. Denn bisher scheint es — auch im Hinblick auf die z. T. darin weit vorschreitenden *Asymmetron*-Larven —, als schiebe sich die Metamorphose, ähnlich wie z. B. die der Pleuronektiden-Larven (Nachweise in FRANZ 1927), um so weiter hinaus, je länger das pelagische Leben dauert. Im Pantano bei Messina werden, wie gesagt, nur 3,5 mm Länge erreicht, anderwärts meist $4\frac{1}{2}$ oder, nach den Angaben von VAN WIJHE (1914, p. 17), bis $5\frac{1}{2}$ mm Länge bei 14 bis 16 Kiemenspalten (ev. z. T. noch Kiementaschen). Die älteren, z. T. darüber hinausgehenden Längenangaben (S. XII. b 10) mögen ungenau sein; doch schreiben LEUCKART & PAGENSTECHE (1858, p. 563), die Larven von Helgoland hätten bis 17 Kiemenspalten gehabt, und als einen Ausnahmefall erwähnt GOLDSCHMIDT (1906) eine nahe bei Helgoland gefischte Larve (VIII. 1905) von $5\frac{1}{2}$ mm Länge und 19 ausgebildeten Kiemenspalten. Endlich betont soeben VAN WIJHE (1926), die Zahl steige in dieser Periode regulär auf 18 und wahrscheinlich 19.

3. Die Metamorphose

(s. besonders WILLEY 1891 und VAN WIJHE 1914) bringt kein Wachstum mit sich und besteht in der Herstellung der Symmetrie, soweit dem Volltier solche eigen ist. Die Larven gehen vom planktonischen Leben zum Leben am Grund über.

Der Mund verkleinert sich von seinem Hinterende her wieder auf ein minimales Maß und rückt unter Wiedervergrößerung in die Medianlinie; er wird (ein wenig summarisch gesagt) zur Velum-Öffnung, da die ihm anliegende rechte Körperwand zur rechten Wange (und Lippe) wird und an seiner nunmehrigen linken Seite die linke Wange (und Lippe) vorwächst, also die endgültige (ektodermale) Mundhöhle jetzt erst entsteht. In dieser liegt dorsal das allmählich sich weiter ausbildende, schon auf S. XII. b 4 erwähnte Geißelorgan.

Stark rechts tritt dorsal der bisherigen unpaaren Kiemenlöcherreihe eine zweite auf (Anlage *k* in Fig. 6 sichtbar), meist 8 Stück (6 bis 9), sogleich ins Atrium mündend, mit Nephridien. Von der linken Reihe schwindet das 1. Loch und die hinteren, so daß gleichfalls 8 (7 bis 9)

übrig bleiben; und diese wandern auf die linke Körperseite. Somit endet die Metamorphose mit etwa 8 symmetrischen Kiemenspaltenpaaren, und dies ist das „kritische“ Stadium WILLEYS.

Inzwischen treten in den Kiemenlöchern (-spalten), z. T. schon vor ihrem vollendeten Durchbruche, von dorsal hineinwachsend die „Zungenbalken“ auf, durch die jede Spalte in 2 zerlegt wird, mit dem Erfolg, daß die „Kiemenbögen“ fortan und beim Volltier abwechselnd ein Hauptbogen und ein Zungenbalken (Zunge, Zungenbogen, Nebengiemenbogen) sind¹⁾ und die Nephridien auf der Kaudalseite je eines Zungenbogens von dorsal her in die Kiemenspalte münden. — Kolbenförmige Drüse, Mandibularpapille und Kiemenmuskulatur schwinden, Velar- und

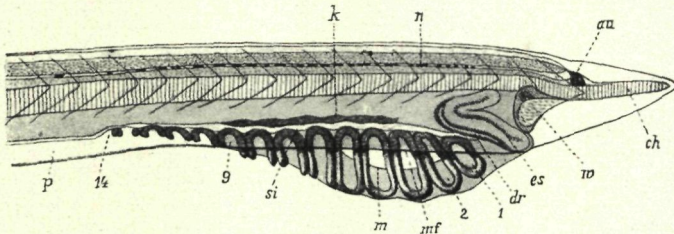


Fig. 6.

Larve von *Branchiostoma lanceolatum*, vom Beginn der Metamorphose; von rechts gesehen. — 1, 2, 9, 14 1., 2., 9. und 14. links angelegte, nach rechts gewanderte Kiemenspalte; au vorderer Pigmentfleck („Augenleck“); ch Chorda; dr Kolbenförmige Drüse; es Anlage der Hypobranchialplatte des Endostyls; m Mundrand auf der linken Körperseite; mf Rand des rechten Metapleurums; n Rückenmark; p Peribranchialraum; w Geißelorgan des späteren Munddaches („Wimperorgan“). — Nach WILLEY 1891, aus KORSCHOLT & HEIDER 1893.

Lippententakel treten auf. Der dunkle Darmring rückt während der Metamorphose in seine endgültige Lage; der Leberblindsack beginnt vorzuwachsen. Die atrialen Drüsenstreifen werden sichtbar

4. Die postlarvale Wachstumsperiode

hat nur noch in einem Punkte die Larven-Asymmetrie auszugleichen, da der linke Arm des zum Geißelorgan der Mundhöhle gehörigen Räderorgans erst am Anfange dieser Periode auswächst (VAN WIJHE 1914). Hauptsächlich bringt diese bis ins Alter wohl nicht abbrechende Periode die ständig fortschreitende Vermehrung der Kiemenspaltenpaare (und Nephridien) am hinteren Ende der bisherigen, sowie eine Verlängerung des Leberblindsacks und in ihrem Anfange das erste deutlichere Sichtbarwerden der Gonaden (BOVERI 1892). Statt jeder rechten wie linken segmentalen Becheraugengruppe sind anfangs noch je zwei hintereinanderliegende vorhanden (HESSE 1892).

Entwicklungsmechanik

Polyspermie s. S. XII. b 15 und SOBOTTA (1897). Den spiralen und den radialen Furchungstypus (WILSON 1893) hält CERFONTAINE (1906) für abnorm und beschreibt einige weitere abnorme Vorkommnisse der Embryonalentwicklung; als den normalen Furchungstypus behandelt er dagegen sehr genau einen bestimm-

¹⁾ Das ist ohne Sektion zu sehen; vgl. JOH. MÜLLER.

ten bilateralen: jedes Stadium ist streng bilateral-symmetrisch, bis spät nach beendeter Gastrulation die erste Asymmetrie auftritt, nämlich die alternierende der wohl sogleich alternierend auftretenden Ursegmente. Selbst das Ei bekomme schon im Ovar, wo es zunächst durch apikal gelegenen Kern rundpolar differenziert ist, die bilaterale Symmetrie zur Medialebene, die dort gekennzeichnet werde durch die randnahe Lage des Keimbläschens und die nach seiner Auflösung neben ihm radial stehende 1. (wie später 2.) Richtungsspindel am animalen (im Hinblick auf die späteren Stadien rostroventralen) Pol. Das am entgegengesetzten, vegetativen, dorsokaudalen Pol eindringende Spermium, dessen Chromatin in der gleichen Ebene in Randnähe zum animalen Pol hinwandert, hätte also kaum mehr über die Sagittalebene und Horizontalebene zu entscheiden, und jedenfalls ist nach CERFONTAINE während der Furchung stets die rechte Hälfte der linken gleich, dagegen nicht die rostradorsale der ventrokaudalen, da letztere stets größere Zellen hat als jene. Während der Furchung liegen vielmehr vorn stets die kleinsten, hinten die größten Zellen. Weitere von CERFONTAINE behandelte Fragen, die bei anderen Tieren Gegenstand des Experiments sind, betreffen u. a. die Hineinbeziehung von Ektoderm in den Urdarm²⁾ und die Konkreszenz²⁾.

Trennung der Blastomere. — E. B. WILSON (1892, 1893) bemerkte gelegentlich 16-Zellen-Stadien, die aussahen, als ob sie aus zwei längs der 1. Teilungsebene verwachsenen 8-Zellen-Stadien entstanden wären. Er begann darauf (bei Messina), die Blastomere gefurchter Lanzettfisch-Eier durch Schütteln zu isolieren, was wie bei Seeigeleiern sehr leicht gelang — da namentlich das 2- und 4-Zellenstadium noch sehr leicht zerfallen — und zu ähnlichen Erfolgen wie dort (DRIESCH) führte. Isolierte Blastomere des 2-Zellen-Stadiums fürchten sich wie normale Eier und ergaben vollständige, nur entsprechend kleinere Gastrulae sowie freischwimmende Larven mit Mund und 1. Kiemenspalte. Unvollständige Trennung der 2 ersten Blastomere ergab $\pm$ deutliche Doppelbildungen, im günstigsten Falle zwei nur durch eine schmale Gewebsbrücke verbundene Zwillinge, die gleichfalls noch als freischwimmende Larven, jedoch selten länger als 24 Stunden nach der Befruchtung lebten. Verschiebung der 2 Blastomere gegeneinander kann die Partner einer Doppelbildung ganz entgegengesetzt gelagert sein lassen. Das $\frac{1}{4}$ -Blastomer ergab Gastrulae von $\frac{1}{4}$ -Größe, nach MORGAN (1896) auch junge Larven. Zwei zusammenbleibende $\frac{1}{4}$ -Blastomere lieferten einen halbgroßen normalen Embryo, bei unvollständiger Trennung der vier $\frac{1}{4}$ -Blastomere gehen Doppel-, Drei- und Vierfachbildungen hervor. Das $\frac{1}{2}$ -Blastomer ergibt keine Gastrula mehr, sondern nur eine flache oder gekrümmte Zellplatte, bestenfalls eine einschichtige Blastula (nach MORGAN manchmal mit beginnender Abplattung eines Pols) von $\frac{1}{2}$ der normalen Größe, manchmal mit Öffnung an einer Seite. Auch Gastrulae von $\frac{1}{8}$ -Größe kommen vor, entstehen jedoch aus $\frac{1}{4}$ - oder $\frac{1}{2}$ -Blastomeren wohl durch nachträglichem Zerfall. Die Embryonalachse der Zweifachbildungen ist bestimmt durch die erste nach der Operation erscheinende Furche (wie bei normaler

²⁾ Beachte hierzu: T. H. MORGAN & A. P. HAZEN 1900 und (experimentell) LEGROS 1908 (s. nächste Seite).

Furchung). — Nach MORGAN, der gleichfalls in Messina arbeitete, haben die Halblarven etwa $\frac{2}{3}$ und die Viertellarven etwa $\frac{1}{3}$ der normalen Zellenzahl, also mehr Zellen, als normalerweise aus einem $\frac{1}{2}$ - bzw. $\frac{1}{4}$ -Blastomer hervorgehen. Bei der Halblarve von 36 Stunden hat indessen die Chorda die normale Zellenzahl, näherungsweise auch das Rückenmark. Die Viertellarven zeigen auf Querschnitten etwa die gleiche Zellenzahl wie die Halblarven, vermögen jedoch das Hinterende ihres Körpers nur unvollständig auszubilden. — Auch ganze Eier können nach Schüttelung manchmal nur flache Zellscheiben bilden.

Mißbildungen der frühen Embryonalstadien erscheinen u. a., wenn zuviele Eier im Glase sind. So sagt LEGROS (1906) auf Grund seiner in Neapel ausgeführten Versuche, daß in diesem Falle und unter dem Einfluß der verschiedensten anderen Faktoren, wie Temperaturerhöhung und mechanische Einwirkung, „wahre Epidemien“ von Mißbildungen auftreten und sich dennoch selbst die monströsesten Embryonen nach beendeter Furchung weiter entwickeln und wieder regulieren.

LiCl-Zusatz (es wird nach dem Vorgange von HERBST [1895] eine Lösung von 3,8 g *LiCl* in 1 l Leitungswasser hergestellt, deren Salzgehalt von etwa 3,7% mit dem des Mittelmeers ungefähr übereinstimmt) von $< 1\%$ ist nach LEGROS unwirksam. > 4 oder 5% gestattet noch die Befruchtung und beginnende Furchung, liefert aber keine Gastrulae mehr. 1 bis 2% verlangsamt die im übrigen normal bleibende Entwicklung; etwa 2,5 bis 3% führt oft zu allmählich höchst abnorm werdender Furchung oder zum Absterben auf manchmal glockig verändertem Gastrulastadium (weites Klaffen des nach außen umgehogenen Urmundrandes), das nie in der Eihülle rotiert.

Ähnlich führte verspätete Befruchtung (etwa 1 Stde. nach Ausstoßung des Eies) z. T. anscheinend zu verspäteter Urmundverengung und zum Absterben mit mehreren Ursegmenten nach begonnener Rotation vor dem Schlüpfen, andernfalls zu verspätetem Schlüpfen mit normaler oder bemerkenswert teratologischer Weiterentwicklung.

An den weit offenen Urmundrändern der eben erwähnten Vorkommnisse meint LEGROS eine rechte und linke Chorda-Anlage erkennen zu können, und am weit offenen Urdarm bildeten sich die Mesodermsäckchen. Sofern bei weiterentwickelten Stadien der Urmund verkleinert ist, geschah dies unter Bildung einer medialen Naht, an der die vordere Urmundlippe nicht teilhat, und entwickelten sich Chorda und Medullarrohr normal. Der vorderste, nach CERFONTAINE an der ursprünglich vorderen Urmundlippe durch Ektodermeinstülpung entstehende Darmteil bilde kein Mesoderm und keine Chorda, sondern nur das (später paarige) vordere Entodermsäckchen (das HATSCHKE 1881 entdeckt hatte), das sicher nicht einem Ursegmentpaar entspreche (gegen CERFONTAINE): es habe mit der Konkreszenz nichts zu tun, sondern sei präblastoporal. Hinten kommen, wenn der Urmund (orifice blastoporal) weit offen bleibt, ventral der rechten und linken Mesodermfalte die „Darmlippen“, d. h. der Rand gegen den mesodermbildenden Teil, in der Medianlinie zum Zusammenschluß, so daß schließlich 2 Rohre übereinander liegen: das untere ist Darm allein; das obere ist Mesoderm +

Chorda (Medullarrohr darüber, Canalis neurentericus vorhanden), einer Schwanzknospe der Kranioten entsprechend. An ersterem bricht später der After durch, der also kein Derivat des Urmunds sei. Der eigentliche Urmund (orifice prostomial) werde durch die Darmlippen repräsentiert, da der Mesoblast ektodermal sei, aus Mikromeren entstehend.

Regeneration am Volltier ist nur einmal bei *Asymmetron lucayanum* gelegentlich beschrieben worden, wo der Stumpf des dicht hinter dem After abgeschnittenen Schwanzes einen Fortsatz regeneriert habe, der Chorda, Rückenmark, Bindegewebe und Epithel in voller Kontinuität mit den stehengebliebenen Teilen enthielt, während die alte Muskelmasse aufgelöst war und sich in die Neubildung hinein als schwammiges Gewebe mit (? F.) segmentalen Höhlen fortsetzte (ANDREWS 1893). Nachprüfung scheint notwendig. — Beim europäischen Lanzettfisch ist bisher noch nie nach einer Verletzung eigentliche Regeneration bemerkt worden, sondern im günstigsten Falle — und das ist, wenn die Tiere nach dem Fang und der offenbar dabei unbemerkt eingetretenen Verletzung 8 Wochen lang in Ruhe belassen wurden — bloßer Wundverschluß durch Bindegewebe und Epithelien. Vom querhalbierten Tier bildete in solchem Falle die fortlebende Vorderhälfte sozusagen einen neuen After, indem der Schnittrand des Darms mit der den Darm (und das ihn umgebende schmale Cölom) überziehenden atrialen Epidermis verwuchs, ohne daß die Grenze zwischen Ento- und Ektoderm undeutlich wurde. Cölomepithel verbindet sich mit Cölomepithel, die Außenepidermis glatt mit der lateralen Atrialepidermis (FRANZ 1925). Da nicht feststeht, ob hierbei irgendeine Zellvermehrung eingetreten war, ist der einzige Fall von Mitosen am Volltier, der somit auf eine gewisse Regenerationstätigkeit hindeutet, bisher derjenige einer starken Zellen- und Epithelienhypertrophie und -hyperplasie, veranlaßt durch ein vom Darm her eingedrungenes Krustazeenbein (s. FRANZ 1926).

Pathologische Bildungen sind mitunter beschrieben worden und sind gleichfalls bei FRANZ 1926 aufgezählt; die quantitativ bedeutendste dürfte die eben erwähnte sein; u. a. sind in ihr Cölom- wie Atrialepithelzellen ohne Herauslösung aus dem epithelialen Verbande konform zu sehr hoher Zylinder- bis Keulenform verändert, ohne ihre Spezifität (meso- bzw. ektodermal) zu verleugnen. Abwehrreaktionen des Organismus, wie Sekretion, oder Heranschwemmung von Leukozyten — die nicht da sind*) —, stehen hier und in anderen pathologischen Fällen beim Lanzettfisch nicht fest, mit Ausnahme von in einem Falle beschriebener bindegewebiger Umkapselung eines Fremdkörpers (vermutlich Trematoden) in der Cölomwand (BURCHARDT 1900). —

Alterserscheinungen sind unbekannt.

Statik

Die Chorda verdient ihren Namen („Saite“) nicht, da sie keine Längsspannung verrät und aus zerfallenden Tieren ihr Stumpf steif heraussteht (S. XII. b 14 oben). Diese ihre Festigkeit mag größtenteils auf ihrer Bindegewebshülle beruhen.

*) Das farblose Blut enthält weder rote noch weiße Blutkörperchen, nur oft vereinzelte unbedeutende Reste degenerierender Zellen.

Das ganze Tier ist entsprechend dem Seitwärtsschlingeln viel mehr in lateraler als in vertikaler Richtung biegsam. Dies mag z. T. auf dem etwas hochovalen Querschnitte der Chorda beruhen. In der Rostral- wie Kaudalflosse wird der Querschnitt der stark verjüngten Chorda sehr schmal, also relativ sehr hoch; er steift offenbar diese Flossen gegen vertikale Knickung, und es dürfte auch GOLDSCHMIDT (1908) mit Recht in den Hautkanälen ein festigendes Gewebe vermuten, da sie dem Rand der Rostral- wie Kaudalflosse parallel laufen, also ihn gegen Stauchung und Zerrung in der Vertikalebene versteifen dürften.

Das Bindegewebe hat eine knetbar weiche Grundsubstanz, was am leichtesten an den nur aus dieser bestehenden Flossenstrahlen (S. XII. b 3) erkennbar ist (vgl. auch FRANZ 1925), ist aber sonst fast überall gefestigt durch reichliche Fasern und kann somit skelettartig wirken, z. B. in den Myosepten und in den wohl noch steiferen Kiemenskelettstäben. — Die festigende Substanz der Skelettstäbe der Zirren erachtet VAN WIJHE nach dem Färbbarkeitsverhalten für Knorpel (vgl. S. XII. b 43; histologisches Bild sehr verschieden von sonstigem Knorpel!). — Die „Cuticula“ der Epidermis ist ein festweicher Schleimüberzug (FRANZ 1923).

Die Lage der meist flächenförmigen *Puncta fixa* der Muskeln sowie die durch cölomatische Räume, wie die Sclerocölien, erzielte Verschiebbarkeit u. a. m. ergibt sich aus der Anatomie.

Bewegungen

I. Ortsbewegung (vgl. auch S. XII. b 34 ff.) und Aufenthalt. Das Ei liegt bis zum Schlüpfen am Boden des Kulturgefäßes und mag somit bei ruhigem Wetter auch im Meere zu Boden fallen; doch waren diese Stadien bei Messina in Nächten nach reichlichem Laichen auch mit dem Planktonnetz zu erhalten. Im Ei rotiert der Embryo von einem gewissen Stadium ab (s. S. XII. b 16 ob.) durch Geißelschlag, nachdem das Ektoderm je Zelle eine anfangs kleine Geißel erhalten hat. Das Sprengen der Eischale erfolgt anscheinend durch immer raschere Rotation des Embryos. Die geschlüpfte Larve schwimmt vorwärts, unter Rechts-Rotation um die Längsachse. Dies tun wohl auch andere marine Tierlarven, und eine Untersuchung dieser Bewegung nach JENNINGSScher Methode steht noch aus. (Bisher wurde eine etwaige Kombination dieser Bewegung mit dem Durchfahren einer Schraubenlinie nicht angegeben.)

Bis zum Ende der „embryonalen“ Periode bewegen sich die Tierchen öfter durch ihre jetzt sehr langen Geißeln als (vgl. S. XII. b 16) durch schwache Muskelbewegungen.

In der larvalen Wachstumsperiode sinken die Larven in den Versuchsgläsern auf den Grund; oder aber sie hängen senkrecht im Wasser durch Geißelschlag (WILLEY 1891) oder halten sich durch schlängelnde Körperkrümmungen „an der Oberfläche“ (LEUCKART & PAGENSTECHER 1858), wo sie, da ihre „Sinne stumpf“ sind, sich leicht herausfischen lassen. Scheinbare Festheftung s. S. XII. b 17. Freilebend gehen sie wohl erst während der Metamorphose an den Grund.

Der normale Aufenthalt der metamorphosierten Tiere ist grober Kies, der, wenn das Tier ihn verläßt oder sich tief in ihn hinein ver-

gräbt, sofort in das Loch hineinstürzt. Doch konnte ich einen Lanzettfisch auch tagelang ohne Schaden in nur langsam sich vollständig senkendem Schlick halten, in dem ein hineingestochenes Loch offen blieb, und in dem das Tier somit wie in einer Wohnröhre lebte; und im Pantano von Messina soll der Grund teils sandig, teils schlickig sein.

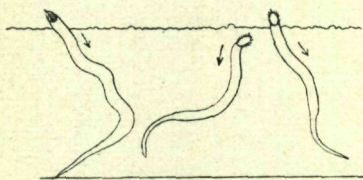


Fig. 7.

Haltung rückwärts eingedrungener Lanzettfische im Sandgrund.

Pfeile = Richtung des Einbohrens.
Zirrenkranz manchmal offen, manchmal geschlossen. — Aus FRANZ 1924.

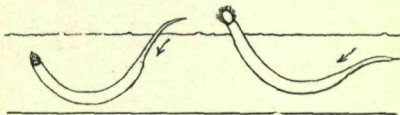


Fig. 8.

Haltung vorwärts eingedrungener Lanzettfische.

Pfeile = Richtung des Einbohrens.
Aus FRANZ 1924.

Es ist selbstverständlich, daß ein ruhender Lanzettfisch auf Glasboden seitwärts liegt. Er bevorzugt dabei nicht eine bestimmte Körperseite, wie man ehemals zur Erklärung der Asymmetrien fabeln wollte. Auf nasses Glas gebracht, stellt er durch sein Zappeln sich oft auf die Rücken- oder Bauchseite, was sich gleichfalls rein mechanisch durch seine seitlichen Schängelbewegungen erklärt, vermöge deren der Körper in seitwärts geschlängelte Form kommt. Auf Sandboden gebracht, bohrt er sich sofort ein, falls er nicht durch unnatürliche Behandlung ermüdet ist. Diese oft als „blitzschnell“ bezeichnete, jedenfalls überraschend schnelle und daher dem ungewohnten Beobachter leicht entgehende Bewegung geschieht, wie schon EHLERS wußte (während es später umstritten war), bald „Kopf“, bald Schwanz voran, letzteres meist. Der Enderfolg des Einbohrens ist meist ein Herausragen des Vorderkörpers (Fig. 7 und 8), selten bis ans Ende des Kiemendarms, in rückwärts geneigter Haltung bei — wenn ungestört — oft offenem Munde (Zirrenkranz). Im übrigen kommt der Körper auch im Sand in der Seitwärtsschlängelfigur (Fig. 7 und 8) zur Ruhe, in der die ihn durch den Sand ziehende Schängelbewegung zum Stillstand kam.

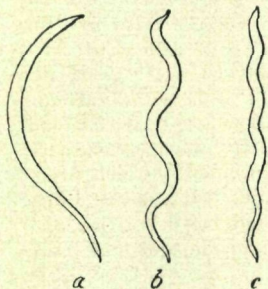


Fig. 9.

Schängelbewegungen schwimmender Lanzettfische
a stehende Wellen zwischen den zwei Schwingungsknoten (etwa) Vorderende und Atrioporus, bringen das Tier vorwärts, kommen besonders bei geschädigten Tieren vor;
b normal, Wellen von vorn nach hinten fortschreitend (beim Vorwärtsschwimmen);
c gleichfalls nach hinten fortschreitende, das Tier nur langsam vorwärtsbringende Wellen (bei geschädigten Tieren).

Aus FRANZ 1924.

Seitliche Schängelbewegungen sind es auch, durch die das Tier schwimmt (Fig. 9). Das Schwimmen erfolgt fast immer ziemlich rasch und ebenso geschickt vorwärts wie rückwärts, doch geschieht es vorwärts öfter und ausdauernder und ist das Vorwärtsschwimmen (gegen PARKER) sicher das normale Schwimmen eines nicht durch Reize

gestörten Tieres. Rückwärts wird wohl nur auf störenden Reiz meist einige Tierlängen weit geschwommen. Das Schwimmen kann in allen Richtungen des Raumes erfolgen, bei offenem wie bei geschlossenem Mund (Zirrenkranz); der Körper ist dabei nicht an Vertikalhaltung der Sagittalebene gebunden, sondern wechselt diese Haltung ständig und zwar meist unter Rechts-Rotation (Fig. 10), obschon auch nicht ganz selten unter Links-Rotation. Wie das Tier die Rotation zustande bringt, ist noch unermittelt.

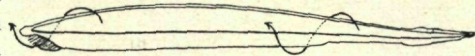


Fig. 10.
Deutet die Rechts-Rotation eines vorwärts
schwimmenden Lanzettfisches an.
Aus FRANZ 1924.

Spontanes Schwimmen habe ich bei wochenlang in Ruhe belassenen Lanzettfischen nie bemerkt; sie steckten stets in besagter Weise im Sand. W. KUHL teilte mir mündlich mit, daß sie kurz nach Zusatz von Plankton zum Wasser umherzuschwimmen beginnen und dann einige Zeit seitwärts auf dem Sandboden liegen (letzteres dürfte eine Folge von Ermüdung sein). Notwendig werden die Lanzettfische insbesondere beim Laichen normalerweise schwimmen müssen.

II. Anderweitige Muskelbewegungen sind noch nicht viel untersucht. Es sei erwähnt, daß der Lanzettfisch außer den Myotemen (= Seitenrumpfmuskel) folgende Muskeln besitzt: 1) den Transversal-, Quer-, Pterygial- oder „Bauch“muskel in der Bodenwand des Atriums; er geht an seinem hinteren Ende in die den Atrioporus etwa ringförmig umgebende Muskulatur der Atrioporuslippe über und vorn (besonders seine linke Hälfte) in 2) die äußere Lippenmuskulatur, die wahrscheinlich den Zirrenkranz öffnet sowie mit ihrem hinteren Teil seinen ventralen Teil herabschlagen und kaudal ziehen dürfte. 3) Der schwächere innere Lippenmuskel dürfte die z. T. auf Elastizität beruhende Schließung des Zirrenkranzes unterstützen. 4) Der Ringmuskel des Velums. 5) Der Schließmuskel des Afters, auch mit einigen — nach der Verlaufsrichtung zu urteilen — dilatierenden und den After hebenden Elementen. 6) Der tief innerliche Musculus trapezius. — Dazu kommt noch die Muskulatur einiger Blutröhren und bei der Larve vor der Metamorphose eine Kiemen-, eine mundumsäumende und eine Präoralmuskulatur.

Die larvale Kiemenmuskulatur hat man noch nicht funktionieren gesehen. LEUCKART & PAGENSTECHEr erwähnen bei der Larve muskelbewirkte Veränderungen der Mundlage, aber unter der nicht rhythmischen Zusammenziehung der „vorderen Kiemenspalte“ dieser Autoren (1858, p. 566) dürfte am ehesten eine solche der in Ausbildung begriffenen linken Lippe zu verstehen sein.

Beim jungen oder adulten Volltier kann es nicht schwer sein, mit heutiger Kenntnis der im Vorstehenden nur summarisch behandelten Anatomie die Beobachtungen JOH. MÜLLERS über Muskelwirkungen (1844, p. 16/17) bedeutend zu verbessern. Erwähnt sei hier nach genanntem Autor nur das, was ziemlich klar zu liegen scheint: der Transversalmuskel verengt begreiflicherweise das Atrium, sein vorderer Teil (der Übergang in die äußere Lippenmuskulatur) dürfte etwa im oben be-

sagten Sinne wirken. Der Atrioporus wird rhythmisch (? F.), oft unter Kräuselung seiner Lippen, geschlossen und wieder erweitert. Der Ringmuskel des Velums bringt diese Ringfalte aus ihrer gewöhnlichen, keglig nach hinten gerichteten Lage von Zeit zu Zeit plötzlich in eine mehr rein transversale, in welchem Augenblick die Velartentakel nach vorn schlagen.

Jede Kontraktion des Transversalmuskels bringt alle Kiemenspalten in eine schrägere Stellung als die bei erweitertem Atrium. — Der Musculus trapezius ist vermutlich ein Heber des Anfangsteils des postrespiratorischen Darms (ZARNIK 1904, p. 621, Fußn.) und Verengerer der Atriocöломtrichter (FRANZ 1925). Der Flossensaum hat keine Muskulatur, demgemäß auch keine eigene Bewegung. Weiteres s. S. XII. b 34 unter 1).

Kontraktionen der Endostylarterie treten bei der Larve nach Durchbruch der Mundöffnung auf. Gefäßpulsationen beim Volltier s. S. XII. b 30 bis 32.

III. Geißelbewegungen (Geißelschlag), soweit nicht vorher erwähnt oder später zu behandeln. — Bei sehr jungen Larven (der „embryonalen“ Periode) „flimmert“ das linke der vorderen Entodermisäckchen stark, ebenso sicher später sein Derivat, die präorale Geißelgrube (der larvalen Wachstumsperiode) und sodann das aus ihr entstehende Geißelorgan der Mundhöhle. Stark „flimmert“ auch das Innere der kolbenförmigen Drüse. Die langen Geißeln der larvalen Mundpapille schlagen mundwärts. Am Medullarrohr der Larve, gegen Ende der „embryonalen“ Periode, bemerkte HATSCHEK „nach hinten gerichtete Flimmerung im Zentralkanal“, während beim Volltier dort keine Geißeln vorhanden sind außer denen des Stirnbläschens, die man am Lebenden noch nicht sah. Die Geißeln der Geißelgrube in der Rostralflosse des adulten Tieres befördern nach G. H. PARKER Karminkörnchen von hinten in die Grube hinein und nach vorn wieder hinaus. Vermutlich wird also durch diesen Geißelschlag ständig frisches Wasser nahe am Stirnbläschen vorbeigeführt und ist das die Aufgabe der früher „Riechgrube“ genannten Epidermiseinsenkung am Neuroporusrest. Kurze Geißeln stehen nach ORTON auf dem Atrialepithel über den Gonaden und schlagen ventrad.

Ernährung

I. Art der Nahrung. — Im Darminhalt und Kot fallen besonders Diatomeen auf. Nach ORTON wird die Diatomee *Nitzschia* in Mengen gefressen. WILLEY nennt einmal auch Desmidiaceen „etc.“ und pflanzlichen Detritus als Nährstoffe, LILLJEBORG auch Foraminiferen, Cladoceren (*Podon*), Eier niederer Tiere und Infusorien. BURCHARDT beschrieb aus dem Darmkanal ein neues Radiolar, *Prismozoon neapolitanum* (*Monocyttaria*, *Platoidea*). Jedenfalls dürfen die Nährkörper nicht zu groß sein, da ein Krebschen von etwa $\frac{1}{2}$ mm Durchmesser bei einem 36 mm langen Lanzettfisch schon schädlich wirkte (s. S. XII. b 22). Wie schon erwähnt, geht auch bei langer Gefangenschaft immer von Zeit zu Zeit die bräunliche Kotsäule ab.

II. Nahrungsaufnahme. — Die Präoraltentakel und die Mundhöhlenepidermis entbehren des dünnen Schleimüberzugs der übrigen Außenepidermis; daher kleben Karminkörnchen an ihnen nicht fest (FRANZ 1923). Nach ORTON sollen sie, ineinandergeschlagen, durch ihre konischen Sinnesknospen als Sieb wirken (? , F.).

Der Transport des Nähr- und Atemwassers geschieht im wesentlichen durch den Geißelschlag des Darms sowie des Geißelapparats der Mundhöhle (Geißelgrube des Gaumens + Räderorgan); und durch eine zugleich sezernierende Tätigkeit des Räderorgans und besonders der Geißelgrube werden die Nährkörper zunächst eingeschleimt. Der Geißelschlag auf den fingerförmigen Figuren des Räderorgans könnte dazu dienen, alle Nährkörperchen an die Geißelgrube behufs starker Einschleimung zu bringen, doch steht das noch nicht fest. Die besagten fingerförmigen Figuren des Räderorgans entlang läuft — übrigens im frischen Zustande überaus schnell — „das optische Phänomen des Räderorgans der Rädertierchen“ (JOH. MÜLLER), also Wellen des Geißelschlags, und zwar „am oberen Rand der fingerförmigen Figuren vorwärts, am unteren rückwärts“. Nach JOH. MÜLLER werden dadurch Indigokörnchen kaudad in die Velumöffnung hineingetrieben; nach ANDREWS sind sie dabei (bei *Asymmetron lucayanum*) zu Schnüren vereinigt.

Hinter dem Velum ist das ganze Darmepithel bis zum After Geißel-epithel (im postrespiratorischen Darm mit eingesprengten drüsigen Zellen) und vom Larvenstadium an ständig in „flimmernder“ Bewegung. Die Nährstoffe, oder im Experiment Farbstoffkörner, ziehen im Kiemendarm besonders in dessen oberer und unterer Rinne kaudad und werden hinter seinem Ende senkrecht herabgeführt (ANDREWS), da ja der Darm hier nach unten hin geräumiger wird (s. in Fig. 1 und 11). Sodann gelangen sie beim nun langsameren weiteren Vorrücken

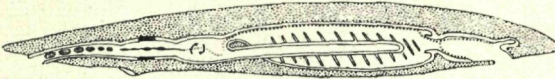


Fig. 11.

Diagramm von *Asymmetron*. — Die Punktlinie bezeichnet den Weg der Nahrungspartikel durch Mundhöhle, Kiemen-, Mittel- und Enddarm. — Nach ANDREWS 1893 aus LÖNNBERG 1902.

nach hinten in eine starke Drehung rechtsherum, die sicher auf Geißelschlagwirkung beruht und besonders stark im „dunklen Darmring“ wird, der auch nach JOH. MÜLLER besonders kräftig „wimpert“, und wo der Schleimstrang (nach ANDREWS) zur Perlschnur wird. Bei *Asymmetron lucayanum*, auf das sich die Angaben ANDREWS' beziehen, geht der Kot nicht als Säule oder Schnur, sondern in Form von Ballen ab, die bei Erschlaffung der Aftermuskulatur herausfallen. Der Durchgang von Karminkörnchen durch den ganzen Darmtrakt dauert nach ANDREWS noch nicht eine Stunde.

Ausführlicher beschreibt den Partikeltransport in Mund und Kiemendarm ORTON. Die fingerförmigen Figuren erhalten nach diesem Autor durch ihren „Zilien“schlag nur einen kleinen Bruchteil der Partikel (Karminkörnchen) und leiten sie unter Einschleimung zur Velum-

Öffnung. (Hier fehlt allen bisherigen Angaben genaue Bezugnahme auf den Bau des Räderorgans und die Ermittlung der Wirkung seines Querbandes.) Im Vestibulum pharyngis sammeln sich die Körperchen in der Epibranchialrinne und besonders in der „peripharyngeal groove“ (der stark begeißelten hinteren schrägen Grenzlinie des Vestibulums), in letztere zum Teil von ventral her (vom Vorderende des Endostyls?) hinein tröpfelnd. Im Kiemenkorb führt dorsad gerichteter Geißelschlag der Innenkanten der Kiemenbögen ständig Partikel aus der Hypobranchialrinne zur Epibranchialrinne hin, während laterad gerichteter Geißelschlag der Kiemenpalten das Atemwasser ins Atrium führt. Auch sei spärlicher, kaudad gerichteter Geißelschlag der Außenkanten der Kiemenbögen bemerkbar. Weiteres s. im Original¹⁾.

III. Nahrungsverwertung. — Nach 24 Stunden fand ANDREWS Karminkörnchen in den Zellen des Leberblindsacks, nach längerer Zeit auch in den „Magen“- (Mitteldarm-) und Darmzellen. Ebenso WEISS (1890), der in Neapel Lanzettfische in karminbeschicktem Wasser hielt und (bei täglichem Wasserwechsel und ständiger, das Karminpulver in Schwebe haltender Durchlüftung) weiterhin bemerkte, daß das Karmin aus den Darmzellen in die Blutgefäße übergang (das muß unter Passierung feiner Bindegewebsmembranen geschehen!), so daß die Blutgefäße nach längerer Zeit gut zu verfolgen waren. (Doch könnte ich die, welche er nach dieser Methode unter den atrialen Drüsenstreifen beschreibt, nicht anerkennen.) Das Cölom blieb frei von Karmin, nicht ganz so die Metapleuralhöhlen. Daß verfüttertes Karmin aus dem Darm in die Blutgefäße gelangt, bestätigt auch G. SCHNEIDER (1899). Da er aber von einer diffusen Rötung der Gefäße spricht, so scheint er anzunehmen, daß es in gelöstem Zustande durch die Membranen dringt, während WEISS das Passieren derselben seitens der Karminkörnchen selber anzunehmen scheint. Die Frage ist nicht ganz geklärt; mir erscheint einstweilen wahrscheinlicher, daß nur gelöstes Karmin die Splanchnopleura passieren kann, da sich ja das Karmin auch im Wasser löst, obwohl weniger als in Alkohol, und man wenigstens durch Kochen von karminpulverbeschicktem Seewasser eine ziemlich dunkelrote Lösung erhält. Scheinbare Karminkörnchen in manchen Drüsen- und in den Nierenzellen (s. S. XII. b 30 und 33) könnten gefärbte Granula des lebenden Organismus sein²⁾.

Der Leberblindsack („Leber“), dessen Inneres gleichfalls „wimpert“, und der ihm folgende geräumige Mitteldarm (bis ausschließlich dunklem Darmring) sind, wohl infolge bestimmter drüsiger Tätigkeit vieler Zellen, immer grünlich gefärbt (JOH. MÜLLER; näheres bei LANGERHANS 1876 und G. SCHNEIDER 1899). G. SCHNEIDER machte einige Versuche,

¹⁾ Die Arbeiten ORTONS wurden mir, trotz wiederholter Nachfrage, erst während der Korrektur zugänglich.

²⁾ MOZEJKO (1913) will mit der gleichen Methode der Karminverfütterung ungewein viele „Venen“ ermittelt haben. Doch wendete er auch „Umgebungs-färbung mit Neutralrot“ an. Seine histologischen Ergebnisse sind nicht einleuchtend. Die meisten seiner „Venen“ kennen wir als Nerven. Einige könnten bindegewebige Septen oder Septanten sein. Mikrotomschnitte machte MOZEJKO nicht. Doch dürfte seine Arbeit darauf hinweisen, daß die angewandte Methode mit dem zwar noch etwas rätselhaften Verhalten des Karmins zu physiologischen Einsichten führen kann. MOZEJKO vermutet, daß nur vom Darm ungelöst aufgenommenes Karmin vom Organismus in Lösung übergeführt werde und dann die absterbenden Gewebe färbe.

unter denen ich hier zunächst folgende erwähne: Er injizierte an beliebiger Stelle ins Körpergewebe Ammoniakkarmin (Seewasserlösung) und fand es darauf stets in den Leberzellen wieder, die also hierbei augenscheinlich ihrer Sekretionstätigkeit oblagen. Wurde dagegen der Lanzettfisch ganz in die Lösung gebracht, so speicherte sich der Farbstoff im ganzen postbranchialen Darm und in der Dorsalrinne des Kiemenkorbs (es ist wohl gemeint, in den Zellen) auf. Bei Zusatz des schlecht löslichen Indigkarmins zum Seewasser wird das ganze Tier in einigen Tagen schwach bläulich, die besagten Teile einschließlich der Leber werden aber tiefblau. Hierbei ist die Leber diffus blau — also den gelösten Farbstoff aus dem Körper sezernierend — im Gegensatz zum Darm und zur Epibranchialrinne, die die Farbstoffkörnchen wiederum speicherten.

Verfüttertes Lackmuspapier blieb nach G. SCHNEIDER im „Darm“ blau, während es sich in Leber und Magen (Mitteldarm) rötete. Nur in diesem Punkte also hätten sich, nach diesen Angaben, Leberblindsack und Mitteldarm gleich verhalten, wie sie auch im natürlichen Zustand gleich gefärbt sind. Nach Zusatz einer Lösung von Ferrum oxydatum saccharatum zum Seewasser färbte sich für G. SCHNEIDER durch Ferrocyankalium zwar der ganze Darminhalt blau, aber niemals die Darmzellen, so daß ein Ort der Eisenresorption nicht feststeht. In den Seitenwänden der Leber aber fand sich das Eisen (wie G. SCHNEIDER meint, infolge Sekretionstätigkeit) regelmäßig wieder. — Uranhydroxydpulver bildet in Seewasser einen schweren hellgelben Schlamm. Die darin munter wühlenden Tiere wurden nach 15 Tagen mit heißem Wasser getötet und allmählich in Alkohol übergeführt. Auf Schnitten ergab K_4FeCy_6 mit dem Darminhalt einen das Uran nachweisenden rothraunen Niederschlag, auch färbten sich viele Epithelzellen des Darmkanals dabei braun (also Uran-Resorption), besonders im Mitteldarm (wohl infolge lösender Wirkung der dortigen Säure), demnächst in der Epibranchialrinne und wenig im Hinterdarm. Die Leber war frei von Uran, das daher vielleicht wie bei den Anneliden durch die Nieren ausgeschieden werden könnte.

Bei mehreren soeben metamorphosierten Tieren von Neapel fand ich den Leberblindsack und z. T. den Mitteldarm in voller offenbar physiologischer Degeneration (Herauslösung der Zellen ins Lumen hinein, s. FRANZ 1927). — Über Eisenresorption vgl. auch das folgende Kapitel.

Atmung Anspruchslosigkeit in bezug auf Durchlüftung, Bewegungen der Kiemenbögen (Änderung ihrer Stellung) und angebliche rhythmische Bewegung des Atrioporus siehe oben. Die Kiemenbögen entlang läuft wogender Geißelschlag, ähnlich wie an den Kiemen einer Flußmuschel, und zwar zieht in etwa 6 bis 7 sec das optische Phänomen einer Woge vom oberen Ende eines Kiemenbogens bis zum unteren oder umgekehrt (Fig. 12). Als eigentliches „Atemepithel“ möchte JACOBSEN (1920) aus vergleichend-anatomischen Gründen die unbegeißelten ektodermalen Zellen auf der Außenkante des Kiemenbogens auffassen; die begeißelten entodermalen Zellen des Kiemenbogens würden also der Wasserbewegung durch den Geißelschlag dienen (vgl. hierzu S. XII. b 28).

Sicherlich haben jene Ektodermzellen*) zugleich drüsige Funktion, und merkwürdigerweise färbt Toluidinblau nur die des Zungenbogens infolge vieler Granula dunkel, die der Hauptkiemenbögen aber nur himmelblau (JOSEPH 1902). Entsprechendes gilt nach WEISS (1890) für die intravitale Färbung mit Bismarckbraun und für die Speicherung von Karminkörnern. R. SCHNEIDER (1922) rechnet *Branchiostoma* zu den „siderophilen“, d. h. regelmäßig und in auffallender Menge Fe aufnehmenden Tierformen, und zwar werde das Fe hier wie bei den

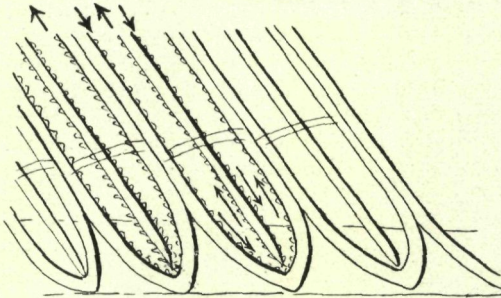


Fig. 12.
Untere Enden von Kiemenbögen (Hauptbögen, Zungen und Querbrücken) mit den Richtungen des Fortschreitens des Geißelschlages.

Zyklostomen durch die Kiemen aufgenommen. P. SCHULZE (1922) hält den gebotenen Nachweis des Fe durch Ferrocyanalkalium nicht für verbindlich, weil an dieser Substanz selber durch starke Oxydation Blau auftreten könne. — Noch nicht bekannt ist die Funktion der retroatrialen Cölokanälchen.

Über Hautatmung ist nichts ermittelt. Ich könnte ihr Vorhandensein kaum bezweifeln. Oxydations- und Reduktionsorte s. bei Chemismus, S. XII. b 42 ff.

Blutbewegung Wesentliche Ergebnisse brachte die klassische Arbeit JOH. MÜLLERS. Doch werden im folgenden auch die heutigen Kenntnisse verarbeitet. Die Endostylarterie (MÜLLERS „Arterienherz“) in der ventralen Mittellinie des Kiemenkorbs pulsiert etwa alle Minute einmal schnell fortschreitend von hinten nach vorn. Jeder Kontraktion folgt sogleich eine solche der Kiemenherzen. Sie treibt somit das Blut in die Kiemengefäße empor (S. XII. b 32), z. T. auch in den vorn aus der Endostylarterie hervorgehenden, in der rechten Mundwand emporsteigenden VAN WIJHESchen Glomus, den JOH. MÜLLER irrig für paarig hielt und „Aortenbogen“ nannte, und der ein reich verzweigtes Gefäßnetz ist und, nach MÜLLER, von unten nach oben aufsteigend pulsiert. Nach jeder Kontraktion füllt sich die besagte Arterie allmählich wieder mit Blut. Dem Glomus entspringt ventral eine paarige Lippenarterie, die keinen eigenen Abfluß hat.

Aus den Kiemengefäßen gelangt das Blut in die unter der Chorda verlaufende, über dem Kiemendarm und nach vorn von ihm paarige, hinter ihm dagegen bald unpaar werdende „Aorta“ descendens, die anscheinend nicht kontraktile und wohl immer von gleicher Weite ist. Die rechte und linke Aorta sind nach vorn als „Karotiden“ wenigstens noch im Bereich der vordersten Myotome zu konstatieren, wo die Strömung

*) Man unterscheidet unter ihnen Drüsen- und Stützzellen. Nur erstere sind hier gemeint. Geißeln kenne ich an beiden nicht.

in ihnen nach vorn gerichtet sein muß und wobei die rechte den dorsalen Teil des Glomus durchströmt. Wenigstens hinter dem Kiemen-darm muß das Blut in der Aorta nach hinten strömen.

Die rechte und linke Aorta haben untereinander Querverbindungen, ferner entspringen aus ihnen und der unpaaren Aorta folgende wohl sämtlich nicht kontraktile Zweige: 1) je Myotom eine kurze, unverzweigte Dorsalarterie, dorsolateral; sie endigt bereits in noch nicht halber Chordahöhe und hat hier eine feine Öffnung in das Scleromyocöl, so daß die Muskulatur des Myotoms, die im übrigen ebensowenig Blutgefäße hat wie sonstige Muskeln unseres Tiers oder wie seine Haut*) und das Rückenmark, wohl eine schwache Blutzufuhr hier erhalten kann (zugehörige eigene Abführwege bestehen nicht). 2) je Myotom eine „Septalarterie“; sie verläuft an der Innenseite der Körperwand auf der Innenkante des Myoseptums, der bindegewebigen Scheidewand zwischen 2 Myotomen. 3) im postbranchialen Gebiet viele Zweige (kontraktil?) zur Darmoberfläche, auf der sie sich verästeln.

Aus den unter 3) erwähnten Verästelungen sammelt sich auf der Darmunterseite ein von hinten (dicht vor dem After) nach vorn anfangs mehrfaches, schließlich am Ursprung des Leberblindsacks einheitliches pulsierendes Gefäß, das hinten unmittelbar vor dem After auch einen Zweig aus der Kaudalvene (s. u.) aufnimmt; es ist die Darmvene (Intestinalvene oder JOH. MÜLLERS „Pfortaderherz“). Strömung nach vorn. Diese Vene tritt weiterhin auf die Unterseite des Leberblindsacks als pulsierende Leberpfortader und erschöpft sich dort allmählich in neuen Verästelungen. Aus diesen sammelt sich an der Dorsalseite des Leberblindsacks ein gleichfalls pulsierendes Gefäß (Lebervene, Hohl- oder Lebervenenherz JOH. MÜLLERS), in dem das Blut wieder kaudad getrieben wird. Diese Vene biegt an der Übergangsstelle von dorsaler Blindsack- in ventrale Darmwand in scharfem Bogen $\supset$ -förmig nach links-oben und vorn um, gelangt somit an die Unterseite des Ösophagus (es ist noch nicht ersichtlich, ob sie auch hier pulsiert) und geht an dessen Vorderende in die Endostylarterie über.

Der gerade Teil an der Unterseite des Ösophagus entspricht morphologisch dem Herzen der Wirbeltiere.

Die unter 2) genannten Arterien bleiben sämtlich unverästlich und treten in folgende einfache Gefäße ein: in der Region hinter dem After in eine mediale, unter der Aorta verlaufende Kaudalvene (Strömung nach vorn); im ganzen übrigen Körper in die rechte, bzw. linke Lateral- oder Kardinalvene, die horizontal etwa auf der unteren Myotomenkante an der Innenseite der Körperwand verlaufen, und deren rechte, oft stärkere die vordere Fortsetzung der Kaudalvene ist. Etwa in der hinteren Körperhälfte muß das Blut in diesen Venen nach vorn strömen, in der vorderen nach hinten. Etwa in der Körpermitte sind ein oder einige geräumige Abflüsse zur oben besagten $\supset$ -Krümmung der Lebervene hin entwickelt; diese „Quervenen“ (oder Ductus Cuvieri) schwingen sich hoch durch das Atrium und wurden schon S. XII. b 7 erwähnt.

*) Die Hautkanäle, „Gallert-“ oder „Lymphröhren“, haben keine Verbindung mit Blutgefäßen, und in ihnen zirkuliert nichts.

Jede der besagten Lateralvenen verläuft an der Medialseite der Gonaden, schnürt diese bei praller Entwicklung daher stark ein, und gibt in jede Gonade ein sich in ihr verästelndes Gefäß ab, das (da ein eigener Abfluß wiederum nicht besteht) arterielle und venöse Funktion zugleich haben, also abwechselnd Blut zu- und abführen dürfte. —

Nachzutragen wäre jetzt noch der Blutverlauf in den Kiemengefäßen. Mit das wichtigste ist folgendes: Der Endostylarterie sitzen rechts und links kontraktile Erweiterungen an, an denen sich ebenso wie an den übrigen kontraktilen Gefäßen des Tieres Endothelmuskulatur nachweisen läßt: die Bulbillen oder Kiemenherzen. Nur am Unterende jedes Hauptbogens — also immer zwischen zwei Spitzbögen der Fig. 12 — liegt eins, während zu den Nebenkienbögen (Zungen) keine gehören. Das Kiemenherz setzt sich nach oben unter baldiger Verjüngung in drei im Hauptkiemenbogen emporsteigende Gefäße fort. Das sind nicht die einzigen der übrigens äußerst engen und offenbar nicht kontraktilen Gefäße der Kiemenbögen; doch sei auf die übrigen hier nicht eingegangen, da der Blutlauf in ihnen bis jetzt nicht sichtbar war, sondern nur aus dem Verlaufe der Röhren erschlossen wird; nur sei erwähnt, daß die Gefäße des Nebenkienbogens ihr Blut lediglich aus denen des Hauptkiemenbogens auf dem Wege der (in Fig. 12 gezeichneten) Querbrücken (Synaptikel) erhalten. Oben treten die Kiemenbogengefäße nur z. T. $\pm$ direkt in die rechte bzw. linke Aorta ein, größtenteils durchströmen sie vielmehr zunächst geräumige Kanalnetze, die Nierenglomeruli, in deren Maschen die Nierenorgane (s. S. XII. b 32 unten) gleichsam aufgehängt sind. —

Das ganze Blutgefäßsystem des Lanzettfisches ist gewißlich ein geschlossenes mit Ausnahme der feinen Öffnungen der Dorsalarterien. Die Verästelungen zwischen Arterien- und Venensystem, soweit vorhanden, bestehen aus nicht sehr engen Zweigen, denen daher der Name Kapillaren nur bedingt gebührt. Besonders die Nierenglomeruli sind so geräumig, daß in ihnen das Blut wohl mehr durch langes Verweilen als durch das Prinzip der Oberflächenvergrößerung zur genügenden Reinigung gelangt (BOVERI).

Nach JOH. MÜLLER folgt der vorschreitenden Kontraktion der Endostylarterie und Kiemenherzen nach einer Weile die Kontraktion der Darmvene von hinten bis ans vordere Leberende, dann in umgekehrter Richtung die der Lebervene, dann die nächste der Endostylarterie, usf. Da die pulsierenden Gefäße sich vollständig zu entleeren scheinen, so sollte nach JOH. MÜLLER im oben besagten Zeitraume von etwa 1 min jedes Teilchen Blut einmal den Körper durchkreisen. Wahrscheinlicher aber werden sich dabei wenigstens die Gefäßnetze und Glomeruli nicht vollständig erschöpfen.

Sicher wird das Blut in den Kiemenbögen oxydiert; es kann aber in den Venen nicht wohl ein ganz verbrauchtes sein, da sonst die Gonaden nur verbrauchtes bekämen.

Exkretion Die Nierenorgane oder Nephridien des Lanzettfisches sind winzige epitheliale Säckchen, die je eins hinter einem Nebenkienbogen in den obersten Teil des Peribranchialraumes geöffnet sind. Ihre

Zellen tragen je eine Geißel und enthalten winzige gelbe Körnchen (Harnsäure-Verbindung?). Das Säckchen ist mit Röhrengeißelzellen (Solonozyten) besteckt, die ins subchordale Cölom hineinragen (GOODRICH). Indische Tusche, ins subchordale Cölom injiziert, dringt nicht in die Nephridien ein, die Säckchen sind also gegen das Cölom geschlossen (GOODRICH 1902, p. 190).

BOVERI, dem Entdecker dieser Nephridien (1890, 1. VI.; 1892), gelang es, die Nephridien in Würzburg auch am lebenden Tier sichtbar zu machen. Er steckt es in Rückenlage fest, spaltet die Peribranchialhülle ventromedial vom Atrioporus nach vorn und steckt die abgeklappten Seitenwände fest. Dann durchtrennt er mit einem feinen Messerchen das „Ligamentum denticulatum“, die gefaltete Scheidewand zwischen Peribranchialraum und subchordalem Cölom. Darauf spaltet er mit einer Nadel den Endostyl der Länge nach. Endlich genügt meist ein kurzes ruckartiges Ziehen am Kiemenkorb, um ihn von seiner subchordalen Befestigungslinie abzureißen. Die rechte oder linke Hälfte desselben wird mit der Innenseite nach unten auf einen Objektträger unter ein durch ein paar Borsten gestütztes Deckglas gebracht. Die Nierenorgane und ihre Solonozyten (Fadenzellen, BOVERI) sind nun zugleich mit den Glomeruli (s. S. XII. b 32) prächtig sichtbar und lassen sich mit den stärksten Vergrößerungen studieren. Die Geißeln in ihnen schlagen gegen die Mündung hin, ragen auch aus ihr heraus, und erzeugen einen kräftigen dorthin gerichteten Strom, in dem mitunter auch kleine vom Epithel abgelöste Teilchen in den Peribranchialraum geführt werden.

WEISS fand an seinen oben erwähnten, durch Karminfütterung karmingetränkten Lanzettfischen, wenn er sie nach 1 bis 2 Wochen wieder in reines Wasser und dadurch zum Ausbleichen brachte, die Nephridien stark mit Karmin beladen. Dadurch entdeckte er sie unabhängig von BOVERI und deutete sie richtig als „excretory tubules“ (1890, XI.). Inzwischen führte BOVERI (1890, 1892) folgende Experimente aus:

1) Indigkarmin (indigschwefelsaures Natron), in Seewasser suspendiert (durch Durchlüftung schwebend gehalten) und bis zur Konzentration gelöst, bläut in 24 Stunden das Tier, hauptsächlich den Darm und die gesamte „Stützlamelle“, d. h. die Bindegewebsmembranen, dagegen nicht wesentlich das Blut. Nach weiteren 27 Stunden in reinem Wasser ist die Färbung fast ganz geschwunden, in den Zellen der Nierenorgane aber findet sich noch eine reichliche Ansammlung blauer Tröpfchen.

2) Ammoniakkarmin (karminsäures Ammoniak), ebenso zugefügt, zirkuliert nach 28 Stunden gelöst im Blutgefäßsystem, findet sich also auch in den Nierenglomeruli, doch nicht in den Nieren selbst. Wird das Tier nach längerer Einwirkung dieses Farbstoffes (41 Stunden) auf 50 Stunden in reines Seewasser übertragen, so zeigt sich der rote Farbstoff nur noch in den Nierenglomeruli, außerdem in Gestalt roter Tröpfchen im Epithel der Nierenorgane, und zwar um so reichlicher, je mehr der zugehörige Glomerulus bereits entfärbt ist. Dieser Farbstoff hält sich also am längsten in den Blutglomeruli und geht aus ihnen

in die Nierenorgane über, sicherlich um von diesen ausgeschieden zu werden.

Nach diesen Ergebnissen leistet das Nierenorgan sowohl dasselbe wie die gewundenen Harnkanälchen der Kranioten (Ausscheidung von Indigkarmin) als auch dasselbe wie die MALPIGHI'schen Körperchen derselben (Ausscheidung von Ammoniakkarmin aus den Gefäßknäueln). In den Solenozysten fanden sich die Farbstoffe nie. — Ich übergehe das große, hinter dem Velum links in den Kiemendarm mündende HATSCHESKE'sche Nephridium, weil über seine Funktion nichts Tatsächliches ermittelt ist.

Gelbliche harnsaure Exkretkörner finden sich, wie ZARNIK (1905, p. 295) mit Hilfe der Murexidprobe nachwies, auch in den Gonaden und werden wahrscheinlich von ihnen bei der Abgabe der Spermien bzw. Eier ausgeschieden.

Sinnesleben und Nervenfunktionen

I. Sinnesreaktionen. — Die vollständigste Untersuchung des Sinneslebens — an *Branchiostoma caribaeum* auf der Insel Bermuda angestellt — ist die von G. H. PARKER (1908). Die folgenden Angaben beruhen, soweit nichts anderes angegeben wird, auf ihr und würden an dem sehr ähnlichen *Br. lanceolatum* vermutlich kaum anders ausgefallen sein, nur daß bei dieser nordischeren Art besonders die untere Temperaturgrenze etwas tiefer liegen würde (vgl. S. XII. b 35 Fußnote 2).

Für die verschiedensten Reizarten — mechanische, chemische, thermische und photische — findet PARKER allgemein am stärksten den Vorderkörper reizbar, demnächst den Hinterkörper, am wenigsten etwa das mittlere Drittel. Oft wird Reizung des Vorderkörpers durch Rückwärts-, des Hinterkörpers durch Vorwärtsbewegung beantwortet, was also Ausweichreaktionen sind.

1) **Mechanische Reizung** (Tastsinn). Berührung des unter flachem Wasser auf Glasboden liegenden Tieres mit einer zusammengebohrten Schweinsborste wirkt in der besagten Abstufung. Die Rückwärtsbewegung, die auf Berührung des Vorderteils öfter erfolgt als Vorwärtsbewegung (letztere tritt nach Berührung des Hinter- und oft des Mittelkörpers ein), ist oft ein purzelbaumartiges Springen, bei dem die Körperenden gegeneinander gebogen werden. Berührung des Rostrums (der Rostralflosse) ist weniger wirksam als die der Zirren und der Außenhaut der Wangen. Bei Zirrenreizung erfolgt auch Ausspeireflex, der ebenso nach Anhäufung kleiner Partikel an den Zirren eintritt (die Flossen sind relativ unempfindlich), nach Berührung des Atrioporus oft Vorwärtsbewegung des Tieres oder nach vorn schreitende Wellenbewegung des Atriumbodens. — Wasserwellen infolge von Klopfen ans Glas können wellenartige Kontraktionen des Atriumbodens, „winkende“ Zirrenbewegungen und, bei im Sand steckenden Tieren, völliges Sichzurückziehen unter diesen bewirken. Keine Berührung mit einem Glasstab und keine Belichtung veranlaßt Lanzettfische so verhältnismäßig sicher zu Bewegungen wie die Berührung seitens eines anderen Lanzettfisches (FRANZ 1924).

Rheotaxis („Rheotropismus“) wird bemerkbar in kreisendem Wasser in zylindrischem Glase: die Tiere schwimmen (bis zur bal-

digen Erschöpfung) schneller gegen den Strom, als dieser selbst ist. Den wirksamen Reiz sucht PARKER in den Stößen der Tiere ans Glas, demnächst in der Berührung ihrer Seiten durch verschieden starken Strom; optische Mitwirkung, deren Bedeutung für die Rheotaxis von Fischen nach LYON (1905) ihm bekannt ist, zieht PARKER nicht in Betracht¹⁾.

Thigmotaxis („Thigmotropismus“) wird bemerkbar in dem normalen Sicheinbohren in den Sand und nachfolgenden Herausstecken des Vorderendes; denn beides tritt nach PARKER auch zwischen Glassplittern oder bei Durchleuchtung des Sandes von unten ein, hängt also nicht vom Licht ab.

Geotaxis („Geotropismus“) erkennt PARKER darin, daß der Lanzettfisch nur dann zur Ruhe kommt, wenn sein Vorderende aus der oberen Sandoberfläche herausragt, nicht dann, wenn ein zwischen grober Drahtgaze festgehaltener Sandwürfel, aus dem die Tiere mit dem Vorderende zunächst oben herausragen, um 90 oder 180° vorsichtig um eine horizontale Achse gedreht wird; die ihnen damit aufgezwungene Lage geben die Tiere wieder auf und dringen nach oben vor, auch dann, wenn der Sandwürfel aus der Wasseroberfläche herausragt.

Man könnte sich fragen, ob auch die fast stets etwas rückwärts geneigte Haltung der aus dem Sand herausragenden Lanzettfische eine geotaktische wäre, indem das Tier einen gewissen Schweredruck von Sand auf seinem Atrialboden verlangt (der auf dem Tier lastende Sand würde dann also Statolithenwirkung haben).

2) Thermische Reizung (Temperatursinn). (Normale Temperatur des Flatts Inlet bei der Bermuda Biological Station im VII.: 31° C.) Überführung von *Branchiostoma caribaeum* in Wasser von 35° bewirkt nur anfangs mehrere „Sprünge“ des Tieres; dann sinkt es und verhält sich weiterhin normal. In 37° übergeführte Tiere sinken nach mehreren Sprüngen zu Boden, bleiben auf ihm liegen und sind für gelöste Säure noch lebhaft reizbar. In 40° fallen sie nach einigen heftigen Sprüngen zu Boden, werden opak, sind für Säurelösung nur noch schwach reizbar und sterben bald; bei 42° dgl., schneller. In 45° warmes Wasser Gebrachte bringen keine lokomotorische Reaktion zustande, sondern werden sofort opak (weiß) und sind tot vor sinkendem Erreichen des Grundes. — Überführung in 25° bewirkt beschleunigtes Schwimmen, dann Zubodensinken; in 20°: sehr energisches Schwimmen, nahe der Wasseroberfläche, dann Sinken und verminderte Berührungssensibilität; in 15°: heftiges Schwimmen, baldiges Sinken; in 10°: sofortiges Sinken; in 5°: dgl.; nach 5 min wieder in normalem Wasser: Verhalten normal. In Wasser von 4° Gebrachte waren nach ½ Stde., in der die Temperatur auf 2,5° gefallen war, tot²⁾.

Branchiostoma ist demnach „thermokinetic“; ferner wird das Tier als negativ thermotaktisch (oder, wie PARKER sagt, negativ thermotropisch) bezeichnet, mit der Begründung, daß ein den Vorderteil treffender warmer Strom (39°) Rückwärts-, ein den Hinterteil treffender oft Vorwärtsschwimmen bewirkt; der Mittelkörper, von warmem Strom

¹⁾ Dieses Problem wurde später auch von anderen behandelt, z. B. von FRANZ (1915, p. 321), was wohl wegen der Kürze der Darstellung späterhin übersehen wurde.

²⁾ Helgoländische Lanzettfische können im Laboratorium unter dünner Eisdecke merklich geschädigt, doch in gefrorenem Sand noch lebend sein.

getroffen, biegt höchstens aus; Kontrollversuche mit Strom normaler Temperatur meist wirkungslos. Entsprechende örtliche Kältereizung (15° ; 2°) ist stets wirkungslos. PARKER vermutet hiernach die Gegenwart verschiedener Rezeptoren für Wärme und Kälte.

3) Chemische Reizung (chemischer Sinn). Es bleibt offen, ob das Verhalten gegenüber Berührung seitens anderer Lanzettfische (S. XII. b 34 unten) hierher gehört. — PARKER ermittelte folgendes: HNO_3 m/10 (aus Pipette) vorn und mitten: heftige Rückwärts-, hinten: dgl. Vorwärtsbewegung; m/100: nur noch vorn und hinten, m/500 nur noch vorn wirksam; m/1000 unwirksam. Rostrum (Rostralflosse) und dortige Geißelgrube („Riechgrube“) sind für die Reaktion bei m/500 entbehrlich; wurde aber das Vorderende bis einschließlich der Velartentakel entfernt, so war der Rest erst für m/100 reizbar. Demnach sind wohl die Velartentakel chemosensibel, die Präoralantentakel (Zirren) dagegen taktil-sensibel (s. S. XII. b 34), „Riechgrube“ kein Sinnesorgan (vgl. S. XII. b 26; sie hat auch nach EDINGER [1906] und FRANZ [1923] nicht den früher vermeintlich gesehenen Nerven). — 1%ige K_2CO_3 -Seewasserlösung, filtriert, ist nur am Vorderende wirksam: heftiges Rückwärtsspringen. — Pikrinsäure m/50, in Seewasser aus Pipette am Vorder-, Mittel- und Hinterende appliziert, bewirkt Lokomotion; m/250 vorn, mitten und hinten: Reaktion („were stimulated“), aber selten Lokomotion; m/1250 vorn: manchmal schwache Reaktion, mitten und hinten: keine. — Rohrzucker-Seewasserlösung 10%: stets wirkungslos; Äther, Chloroform, Terpentin, Bergamottöl, Rosmarinöl nur in konzentriertem Zustande wirksam (z. T. mit NAGEL). — Alkohol-Seewasserlösung 1% nicht, 5% nur vorn und hinten, 10% überall wirksam. — Überführung in $\frac{3}{4}$ See- + $\frac{1}{4}$ Süßwasser: eine Zeit lang lebhafteres Schwimmen; $\frac{1}{2}$ + $\frac{1}{2}$: sehr heftiges Schwimmen; in sehr verdünntem See- oder reinem Süßwasser baldiges Absterben; $\frac{1}{4}$ Süßwasser vorn: leichte Rückwärts-, hinten und mitten keine Bewegung; jede stärkere Verdünnung ist auch hinten, aber nicht einmal reines Süßwasser mitten wirksam. —

Branchiostoma soll nach alledem negativ chemotaktisch („chemotropisch“) sein. Doch ist diese Terminologie wie die entsprechende beim Temperatursinn nicht glücklich, da der Nachweis fehlt, daß das Tier beim Ausweichen sich in die Richtung maximal abnehmenden Reizes einstellt. Wahrscheinliche Reizwirkung des Spermas s. S. XII. b 15.

4) Photische Reizung (Lichtsinn). *Branchiostoma* kann mit PARKER u. a. (gegen frühere) als schwach lichtempfindlich bezeichnet werden: die Reaktionen sind zwar unter Umständen sehr deutlich, wurden aber für stärker gehalten, als sie sind, solange man nicht beachtete, daß viele Exemplare zusammen infolge der Berührungen aneinander (s. S. XII. b 34 unten) viel lebhafter reagieren als einzelne und bei plötzlicher Belichtung wild durcheinanderspringen.

Daß die Lanzettfische „Nachttiere“ wären, für diese alte Annahme spricht lediglich (und noch nicht entscheidend), daß *Br. lanceolatum* abends laicht (s. S. XII. b 14 bis 15), und daß *Asymmetron lucayanum* pelagisch besonders abends gefischt wurde (ANDREWS). Ferner sah RICE (1890, p. 1/19, 73/95) *Br. lanceolatum* im Aquarium zu Neapel

nachts schwimmen. Weder durch PARKER noch in Helgoland war das bisher zu bestätigen. Im Behälter auf Glasboden sammeln sich die Tiere allmählich stets an der Dunkelseite. (Das tun bekanntlich auch Tiere, die bloß lichtunterschiedsempfindlich [LOEB], photokinetisch, photopathisch oder photophob sind, ohne phototaktisch zu sein.)

Lokale Belichtung ruhender Lanzettfische mittels schmalen Lichtstrahlenbündels von Sonnenlicht (PARKER) oder (im Dunkeln) von einer durch ein schwarzes Diaphragma abgeblendeten elektrischen Taschenlampe (FRANZ 1924) wirkt in folgender Weise: Belichtung des vorderen Pigmentflecks ist wirkungslos (er hat denn auch nicht die früher vermeintlich gesehenen Nerven); sie läßt sich allerdings nicht auf ihn allein konzentrieren, da er zu klein ist und außerdem Licht sich im plasmatischen Tierkörper bricht. Auch im übrigen ist Belichtung des vordersten Endes des Körpers ruhender (liegender oder im Sand steckender) Lanzettfische unwirksam; Reaktionen beginnen erst mit Belichtung der Becheraugen (S. XII. b 5). Am empfindlichsten ist in dieser Hinsicht die einigen vordersten Segmenten folgende Region bis zum 1. Viertel des Tierkörpers, demnächst das hintere Viertel, am wenigsten die mittlere Hälfte. Dies entspricht genau der Dichteverteilung der Becheraugen.

Belichtung des Vorderendes, wenn Lichtzunahme denjenigen vorderen Teil trifft, der Becheraugen enthält, bewirkt meist Rückwärts-, seltener (FRANZ 1924) schwache Vorwärtsbewegung (Schwimmen in den Lichtbereich hinein), die des Mittelteils eine schwächere Rückwärtsbewegung oder ein bloßes Sichwinden des Körpers, die des Hinterendes fast immer eine Vorwärtsbewegung. Alle lebhafteren Bewegungen erfolgen dabei wiederum oft unter schnellendem Springen. Im Sande steckende Tiere ziehen sich zurück. — Nichts spricht bei allen diesen Reaktionen für einen Hautlichtsinn.

Ferner bemerkte PARKER, daß ein Lanzettfisch, der, in tiefem Schatten liegend, plötzlich örtlich mit Sonnenlicht belichtet wird und daraufhin durch seine Bewegung in Sonnenschein gerät, in ihm weiterzuschwimmen pflegt, während er, wenn er in Schatten gerät, zur Ruhe kommt. Fast nie ruft Beschattung oder Lichtabnahme eine Reaktion liegender oder im Sand steckender Lanzettfische hervor (nach NAGEL manchmal eine schwache); auch tritt bei Beschattung schwimmender kein Aufhören des Schwimmens ein (es müßte denn sein, sie kämen aus Sonnenlicht in Schatten, wie eben erwähnt). PARKER bezeichnet den Lanzettfisch nach den erwähnten Reaktionen als photokinetisch (photodynamisch) und negativ phototropisch (besser: negativ phototaktisch).

Phototaxis (nach FRANZ 1924). Verstehen wir unter Phototaxis die durch die Richtung der Lichtstrahlen geleiteten, in Richtung des Lichtgefälles (bzw. entgegengesetzt) verlaufenden Lokomotionen der Organismen, so liegt Phototaxis bei *Branchiostoma* erst in folgender Reaktion sicher vor: Lanzettfische, im Dunkelraume in einen Glaskasten von 48×12 cm Umfang oder größerer Länge und etwa 12 cm Wassertiefe an das eine schmale Ende gebracht, schwimmen vor dort plötzlich eingeschalteter Lichtquelle (Glühbirne), soweit sie darauf überhaupt rea-

gieren, schnell vorwärts an das andere Ende, wo sie höchstens noch 1- bis 2-mal umkehren und jedenfalls bald am Dunkelende ermattet hinsinken (Fig. 13). Die Reaktion ist weitgehend unabhängig von der verwendeten Lichtstärke (auch ist Ablendung seitlicher Lichtreflexe belanglos) und erfolgt offenbar mit maximaler Kraft der Tiere. Bei unverletzten Indi-

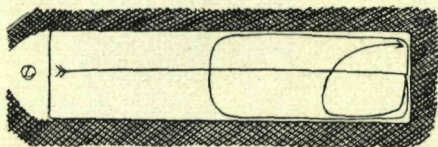


Fig. 13.
Beispiel der negativ-phototaktischen Reaktion von
Lanzettfischen im Glaskasten 48×12 cm.
Aus FRANZ 1924.

viduen (Sorte 0) ist sie entschiedener als bei solchen mit abgeschnittener

Rostralflosse (Sorte I), abermals schwächer ist sie bei solchen mit zermalmtem Stirnbläschen (Sorte II), noch schwächer bei solchen, denen die Rostralflosse einschließlich des Stirnbläschens abgeschnit-

ten ist (Sorte III); also ist hierin $0 > I > II > III$. Dagegen ist in Umkehrfähigkeit bei Belichtung schwimmender Lanzettfische von vorn Sorte $0 = I > II$ (hierzu Fig. 14). In „Pseudophotopositivität“ oder Liegenbleiben einzelner gegen Licht Gezwungener in Lichtnähe ist: $I < II > III$.

Zur Erklärung dieser Erscheinungen mache ich (1924) folgende Annahmen: Es findet eine der Größe der Wunde (diese ist bei I und II gleichgroß, bei III größer) proportionale Allgemeinschwächung statt.

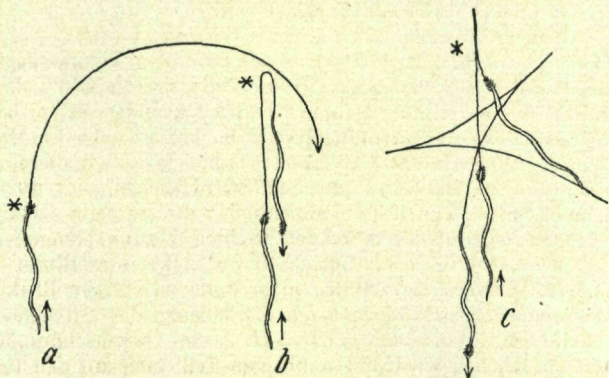


Fig. 14.
Umkehrreaktionen von schwimmenden, bei * von Licht getroffenen
Lanzettfischen.

a großer Bogen, besonders bei Sorte II und III (s. Text);
b Wendung parallel zu sich selbst, einmal bei Sorte I beobachtet;
c Stern, bei Sorte 0 und I häufiger als bei II, bei Sorte III öfter nur
angedeutet. — Aus FRANZ 1924.

Die Umkehrfähigkeit beruht zum Teil auf dem Stirnbläschen (s. S. XII, b 39), ist also bei II (und III) vermindert; Wegschwimmen = Umkehrfähigkeit minus Allgemeinschwächung; Pseudophotopositivität = Allgemeinschwächung (d. i. const. minus Allgemeinschwächung) minus Umkehrfähigkeit.

Adaptation (C. HESS 1912): Nach 1-stündigem Dunkelaufenthalt ist zum Hervorrufen deutlicher Reaktionen kaum $\frac{1}{1000}$ jener Lichtstärke erforderlich, die nach Aufenthalt der Tiere in sehr hellem Licht während 1 bis 2 Minuten eben noch Bewegungen hervorrief. Demnach besteht eine weitgehende Ähnlichkeit mit höheren Tieren.

Farbensinn (HESS 1912): Rotes (für uns helles) und rotgelbes Licht ist unwirksam. Rotgelb < Gelb < Gelbgrün bis Grün > Blau > Violett; Violett ist noch wirksam (mäßige Bewegung einzelner Tiere). Die Kurve der Reizwerte verläuft demnach ähnlich wie beim „total farbenblinden Menschen“.

5) Unabhängigkeit der Sinnesarten voneinander (nach PARKER 1908). Nach 10- bis 12-maliger Reizung des Schwanzteils eines Lanzettfisches durch konzentriertes Sonnenlicht reagiert das Tier auf diesen Reiz nicht mehr, aber sicher noch auf Tast-, thermische (37°) oder chemische Reizung desselben Teils. Ebenso antwortet es nach 20-maliger Schwanzreizung mit $m/40$ HNO_3 , die damit erfolglos wird, noch auf Wärme- und Tastreiz; entsprechend nach 30-maligem Tast-, bzw. erschöpfend häufigem Wärmereiz. Nach physiologischem Ergebnis scheinen demnach die Rezeptoren für verschiedene Reizarten verschieden (Wärme und Kälte s. S. XII. b 35).

6) Ökologie der Sinnestätigkeit. Die beschriebenen Reaktionen kommen teils auf Flüchten und (bei Zirrenreizung) Abwehr, teils auf das Finden geeigneter Örtlichkeiten hinaus, führen aber unseres Wissens das Tier nicht zur Nahrung hin.

II. Bau und Anordnung der Rezeptoren. — 1) Das Stirnbläschen enthält vorn den oben erwähnten Pigmentfleck und hinten das von BOEKE entdeckte „Infundibularsinnesorgan“, das aus schmalen, je eine kaudad gelegte, lange Geißel tragenden Zellen besteht, die sich basal kaudad in teils ungekreuzt bleibende, teils die Medianlinie kreuzende Nervenfasern fortsetzen. Daher fasse ich diese Zellen mit BOEKE als Sinneszellen und das Stirnbläschen seit 1923 als „Schattensinnesorgan“ auf, dessen Sinneszellen die sie beim schlängelnden Schwimmen gegen Licht treffenden leichten Verdunkelungen wahrnehmen, was den Lanzettfisch im Umkehren vor Licht unterstützen dürfte (natürlich normalerweise gewöhnlich nicht unter so starken Reaktionen wie im Experiment). Ist doch nach Zerstörung des Stirnbläschens die Umkehrfähigkeit vermindert (S. XII. b 38), wenssichon sie dadurch nicht aufgehoben wird und somit zum Teil auch auf den Becheraugen beruhen muß.

2) Von den Becheraugen wurde schon gesagt, daß ihre Dichteverteilung (S. XII. b 5) der unterschiedlichen Lichtempfindlichkeit der Körperregionen entspricht. Außerdem sind besonders die vier vordersten $\pm$ vorwärts gerichtet, die kleinen hintersten z. T. nach hinten. Von den übrigen, der Hauptmenge, verhalten sich die des Vorder-, Mittel- und Hinterkörpers verschieden. In bezug auf die häufige Rechtsrotation schwimmender Lanzettfische gesprochen, blicken die Becheraugen des Vorderkörpers vorwiegend in die Drehrichtung hinein (die linken nach oben-rechts, die rechten nach unten-rechts), die des Mittel-

körpers dagegen seitwärts (die linken nach links, die rechten nach rechts) und die des Hinterkörpers gegen die Drehrichtung zurück (die linken nach unten-links, die rechten nach oben-links). Irgendwie dürfte demnach diese Anordnung dem um seine Längsachse rotierend schwimmenden Tier dienlich sein. — Alle Becheraugen müssen bekanntlich durch viel Körpermasse hindurchblicken. Ihrem Baue nach sind es einfachste Richtungsaugen.

3) Periphere, epidermale Sinnesorgane sind, im Gegensatz zu den unter 1) und 2) behandelten zentralen, d. h. im Zentralnervensystem gelegenen, einzelne Sinneszellen, vielleicht sämtlich mit je einem Härchen (Fig. 15), bisher ganz sicher nur in der Rostral- und Kaudalflosse nachgewiesen (bezgl. ihrer vermutlich taktilen Sinnesfunktion s. S. XII. b 41 oben); ferner:



Fig. 15.
Eine Hautsinneszelle mit
Sinneshaar aus der
Rostralflosse von
Branchiostoma lanceolatum.
Nach FRANZ 1923.

flosse nachgewiesen (bezgl. ihrer vermutlich taktilen Sinnesfunktion s. S. XII. b 41 oben); ferner:

4) Sinnesknospen, aus einer Mehrzahl Sinneszellen bestehend, und zwar: a) auf den Lippententakeln oder Zirren; Zellen ohne Härchen; Funktion vermutlich taktil-sensibel. b) auf dem Innenrande des Velums und den Velartentakeln; Zellen mit Härchen; Funktion vermutlich chemosensibel*).

5) Daß auch freie sensible Nervenendigungen in die Epidermis dringen, ist kaum zu bezweifeln bei den zahlreichen Kreuzlöchern in der subepidermalen bindegewebigen Basalmembran, die sich durch Abziehen dieser Haut sichtbar machen lassen und das Herantreten von Nervenfasern zeigen, während man keine zugehörigen Sinneszellen kennt.

6) BOEKE (1908) findet in den Myotomen außer den motorischen Nervenendigungen auch besondere feinere, die er für solche des Muskelsinnes hält.

III. Nervenfunktionen. — Daß *Branchiostoma* rasch ermüdet, bis zum „complete collapse“ (PARKER), wurde schon von lie-

gend gereizten und von schwimmenden Tieren erwähnt. Sicherlich träte diese Ermüdung nicht auf, wenn nur Reize von natürlicher normaler Stärke angewendet würden; doch bleibt, auch wenn man dies in Betracht zieht, die Ermüdbarkeit des Tieres eine auffallende, wenigstens gegenüber so und so vielen wirbellosen Tierlarven, die, wie z. B. Nauplien, unentwegt gegen eine helle Lichtquelle anarbeiten können. Auch ist das Überwiegen der Ruhephase bemerkenswert im Vergleich mit solchen Tieren, die eine solche nicht haben (pelagische Fische) oder auch in der „Ruhe“ doch merklichen Tonus erkennen lassen und nicht „schlafen“ (wie z. B. *Salamandra* stets den Kopf hoch hält). *Branchiostoma* dürfte also in der Natur meist nur relativ schwachen Reizen aus-

*) Alle einzelnen Sinneszellen der Epidermis sowie die der Sinnesknospen sind vermutlich „sekundäre“ Sinneszellen, d. h. solche, die sich nicht in Nervenfasern fortsetzen, sondern an welche Nervenfasern herantreten. — Die QUATREFAGESSCHEN Körperchen der Rostralflosse sind kleine periphere Ganglien.

gesetzt sein und auf stärkere, mögen sie relativ wenig oder viel stärker sein, ungefähr mit einer und derselben, maximalen, rasch ermüdenden Kraft reagieren.

Bemerkenswert ist, daß der Einbohrreflex, sei es Vorderende oder Schwanz voran, auch bei abgeschnittener Rostralflosse bzw. Schwanzspitze nach meiner Beobachtung ungehemmt vonstatten geht (FRANZ 1924). Diese Reflexe mögen also zwar durch die erwähnten Sinneszellen der Rostral- bzw. Schwanzflosse unterstützt werden, zumal PARKER 1908 angegeben hat, die Fähigkeit des Rückwärts-sich-Einbohrens sei bei abgeschnittenem Schwanz vermindert; sie beruhen aber auch auf den Empfindungen anderer Hautstellen und sind somit $\pm$ Allgemeinreflexe.

Vom querhabtierten Tiere sind beide Hälften weniger reizbar als das ganze und ist die Vorderhälfte stets stärker reizbar als die Hinterhälfte*); letztere reagiert auf Licht nach HESSE und PARKER überhaupt nicht. PARKER vermutet hiernach, daß bei Reizung der Hinterhälfte die Reflexe, zumal die Lichtsinnreflexe, über die Vorderhälfte laufen und diese wiederum andere Bahnen haben als die chemischen usw. Ich sprach die Vermutung aus, daß die stärkere Reizbarkeit der Vorderhälfte auf den „großen Dorsalzellen“ des vorderen Rückenmarks beruhen mag, die daher auch „Gehirnzellen“ genannt werden könnten, wobei ich mir denken würde, daß diese Zellen, ihrerseits durch Reize von den Sinnesorganen der „Kopf-“, besonders der Mundgegend gereizt, den motorischen Zellen kleine Impulse erteilen, die die Reizschwelle erhöhen. Doch ist das noch sehr problematisch. Auch die abgetrennte Hinterhälfte kann schwimmen. Hängt sie mit der Vorderhälfte noch lose zusammen, so haben beide Teile verschiedenen Rhythmus (JOHNSTON 1905). Weiteres über Funktionen des Zentralnervensystems, z. B. über die Leistung der Kolossalzellen, ließe sich bisher nur aus dem geweblichen Aufbau erschließen und erfordert wie bei fast jedem Nervensysteme noch mancherlei Kombination; vgl. JOHNSTON 1905, FRANZ 1923, 1927.

Drüsentätigkeit Nur wenig gehört sicher hierher. Die larvale, später schwindende kolbenförmige Drüse ist ein links vorm Mund sich nach außen, zeitweilig außerdem durch einen Porus in den Munddarm öffnender Schlauch aus Geißel- und Drüsenzellen. Als drüsig faßt VAN WIJHE (1926) die larvale Mundpapille (S. XII. b 17) und zwei ähnliche, bisher unbekannte, gleichfalls später schwindende auf. Die Epidermiszellen der Körperoberfläche scheiden die auf S. XII. b 23 erwähnte „Kutikula“ (die keine Membran ist) ab (vgl. FRANZ 1923, p. 411). Atriale ektodermale Drüsenzellen s. S. XII. b 14 und 30. Sezernierende Zellen im Darm und Leberblindsack wurden ebenfalls bereits erwähnt. Auch mögen alle diejenigen Darmzellen (außer dem Schlag ihrer Geißel) einer sezernierenden Funktion obliegen, welche diese Geißel auf einem „Bulbus“ tragen, der vermutlich Flüssigkeit (oder Schleim) abscheidet; denn

*) So nach PARKER; früher wurden andere Angaben gemacht, die jedoch nicht bestätigt scheinen.

an den gleichfalls entodermalen Zellen des Geißelorgans der Mundhöhle sind diese Bulben besonders lang in der Geißelgrube, die wohl sicher (VAN WIJHE 1901) besonders reichlich das die Nährkörper einschleimende Sekret bildet. ORTON hält auch die (ektodermalen) Randzellen des Räderorgans für sezernierend, weil sie sich in schwacher Methylenblaulösung schon bläuen.

Chemismus KRUKENBERG (1881) untersuchte eine große Sendung Lanzettfische aus Neapel auf „die gut charakterisierten Muskelbestandteile“ (Kreatin, Kreatinin, Inosit, Hypoxanthin) und organischen Exkretstoffe (Harnstoff, Harnsäure, Guanin): Kreatingehalt beträchtlich; Kreatinin, Inosit und Harnstoff fehlend, also wie bei den meisten Teleostiern, Ganoiden und Zyklostomen, abweichend von Selachiern (größere Harnstoffmengen) und Wirbellosen; Guanin vorhanden; Harnsäure fehlend. Nach mehrstündigem Kochen erhielt KRUKENBERG (gegen HOPPE-SEYLER) „einen vortrefflich gelatinierenden Leim von ausgezeichneter Klebkraft und mit den für Knochenleim als charakteristisch angesehenen Reaktionen“. (HOPPE-SEYLER [1881, 1877] hatte weder Gallenfarbstoff noch Gallensäure gefunden, an Alkoholexemplaren kein Hämatin [daher im lebenden Tier kein Oxyhämoglobin] und aus 214 Stück Lanzettfischen [gegen KRUKENBERG] kein Glutin und keine Spur von Gallerte.) VAN GIESON-Lösung pflegt die Fasern und die Grundsubstanz des Bindegewebes, seltener hauptsächlich die Fasern zu färben.

Harnsäure in den Nephridien und Gonaden s. S. XII. b 33 und 34.

Das blauschwarze Pigment der Becheraugen ist in Alkalien (Natronlauge, W. KRAUSE) blau löslich (W. MÜLLER 1874), nicht so nach W. MÜLLER der bräunliche vordere Pigmentfleck des Stirnbläschens, der sich gegen Säuren und Alkalien indifferent verhalte. Nach W. KRAUSE (1888) soll auch er manchmal in Alkalien blau löslich sein (? F.).

Branchiostoma scheint ein dankbares Objekt zu sein, mit den Methoden UNNAS (1911) die Sauerstoff- (Oxydations-) und Reduktionsorte des Organismus zu ermitteln. Nach meinen nur wenigen Versuchen sind als Oxydationsorte (Reagens Rongalitweiß: Bläuung) folgende, mit dem stärksten Oxydator beginnend, zu nennen: das ganze Nervensystem (zentrales und periphere Nerven [motorische noch nicht geprüft]), Darm- und Kiemenepithelien, Bindegewebe einschließlich bindegewebiger Chordascheide, Chorda; Reduktionsort (Reagens Chrysophangelb: Rötung) ist dagegen besonders die ganze Muskulatur, auch (nach einem Versuch mit Kaliumpermanganat, das nur Reduktionsorte bräunen soll) das Blut in den Kiemengefäßen. Doch scheint das Bindegewebe bei der Kaliumpermanganatreaktion leicht überall eine um so tiefere Bräunung zu erfahren, je dichter, d. h. reicher an organischer Masse, es ist, was ich nicht sicher als eine chemische Reaktion des Gewebes ansprechen würde. —

Auf Chitin im *Branchiostoma*-Körper ist nicht zu rechnen, da es nach P. SCHULZE (1924) allen Deuterostomiern fehlt und histologisch etwa als Chitin anzusprechende Bestandteile heute anders aufgeklärt

sind: die angeblich „chitinigen“ (LANKESTER) Kiemenskelettstäbe sind verdichtetes Bindegewebe, die „Kutikula“ (S. XII. b 23) eine Schleimlage.

Elastische Fasern sind weder mit der UNNA-TÄNZERSchen Methode noch in sonstigen histologischen Bildern nachweisbar.

Die Scheide der Skelettstäbe der Lippententakel färbt sich im allgemeinen sehr stark, z. B. mit Bismarckbraun, Hämatoxylin, Safranin, Methylenblau, Viktoriablau, Thionin. Mit Methylen- oder Viktoriablau läßt sie sich isoliert färben, d. h. ohne daß andere Bestandteile des Tieres gefärbt sein müßten; VAN WIJHE erachtet sie demnach für knorpelig. Thionin, das Reagens für Schleimfärbung, färbt außer den Zirkelskelettstäben die Vakuole der Epidermiszellen, an der Ventralseite der Peribranchialwand stattdessen die Schleimdecke dieser Zellen lebhaft rotviolett. Ungefärbt bleibt die Vakuole der Epidermiszellen der Tentakel und der Mundhöhle, die keine Schleimdecke haben.

Auf Silberimprägnationen spricht das Nervengewebe von *Branchiostoma* nur mittelmäßig bis schlecht an, am besten die motorischen Nerven auf GOLGI- und die Ganglienzellen des gesamten Zentralnervensystems auf BIELSCHOWSKY-Imprägnation. Wie schon erwähnt, färben dagegen Methylen- und Toluidinblau die Nerven intravital z. T. sehr schön, besonders die sensiblen. Siehe die zahlreichen, doch in einigen Punkten mit Vorsicht zu deutenden Bilder von DOGIEL (1903).

Die GIEMSA-MAY-GRÜNWALD-Färbung (sogen. „panoptische Färbung“) ergibt schöne Bilder in Rot und (Kerne) Blau; Blutplasma bei kräftiger Färbung dunkelblau; oft Darm- und Kiemenepithelkerne sowie manchmal Bindegewebe des ventralen Hautflossensaums rein hellblau; Epidermis violett, ihre Schleimdecke („Kutikula“) dunkelviolett; Bindegewebe manchmal schichtweise teils blau, teils rot, wobei besonders die subepidermale „Basalmembran“ regulär rot bleibt, also einen von den darunterliegenden Bindegewebsschichten chemisch verschiedenen Charakter anzeigt.

Für die gewöhnliche, auf vollständige histologische Bilder in Hämatoxylin- und ev. Eosin-Färbungen abzielende mikroskopische Technik bevorzuge ich Fixierung in RABLs Gemisch (Formol konz. 6 Teile, Alkohol 96% 15 Teile, Eisessig 2 Teile, Aqua dest. 30 Teile — 2 bis 24 Stunden; dann 70% Alkohol). Doch erwiesen sich mir auch andere Fixiermittel als verwendbar. Die stets sehr wertvolle HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinfärbung ist beim Nervensysteme zumal bei progressiver Anwendung in mancher Hinsicht den Silberimprägnationen überlegen.

Beziehungen zur Umwelt Ein regulärer Parasit — vermutlich nur Raumparasit und Kommensale — von *Branchiostoma lanceolatum* ist ein oft zahlreich im ganzen Atrialraume sich tummelndes Ciliat, das zu den aspirotrichen *Trichostomata* gezählt wurde. — Im Darmepithel des postatrioporiischen Abschnitts fand sich ein als Sporozoon gedeuteter Parasit (beide vgl. bei POLLARD 1893). BURCHARDT (1900) beschreibt aus dem Kiemenepithel ein Coccidium, „*Branchiocystis amphioxi*“, und aus der Cölomwand einen vom Wirt eingekapselten mutmaßlichen Trematoden.

Feinde. Nicht viel ist über Tiere, die den Lanzettfisch verzehren, bekannt; doch dürfte die Sachlage keine besondere sein. *Pleuronectes* als Lanzettfischfresserin s. S. XII. b 10. Im großen Zementbecken der Helgoländer Biol. Anstalt sah ich, daß Lanzettfische, die vor *Eupagurus* hinfielen, von diesen „blitzschnell“ zugreifenden Krebsen erfaßt und dann in der bekannten schabenden Weise der Krebse gefressen wurden.

Dem Menschen dienen in Südchina bei Liuwutiu Lanzettfische, und zwar das dort regelmäßig in Massen gefangene *Branchiostoma belcheri*, zur Nahrung (LIGHT). Bekanntlich soll auch in Neapel und am Pantano von Messina *Amphioxus* gelegentlich gegessen werden [GR.].

Literatur

- ANDREWS, in: Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ. Baltimore, **5**; 1893.
 VAN BENEDEN, in: Bull. Acad. Roy. Belgique, (3) **5**, p. 404, 406, 416; 1883.
 BOEKE, in: Anat. Anz., **33**; 1908.
 BOVERI, in: Münchner Medizin. Wochenschr., 1890; — Anat. Anz., **7**; 1892; — Zool. Jahrb., Anat., **5**, 1892.
 BURCHARDT, in: Jena. Zeitschr. Naturw., **34**; 1900.
 CERFONTAINE, in: Arch. de Biol., **22**; 1906/07.
 COLLETT, R., in: Chr. Vid. Selsk. Forh., Nr. 7, p. 156; 1905.
 COSTA, in: Annuar. Zool.; Cenni Zool. etc.; Napoli 1834 (Diagnose wiedergegeben auch bei RATHKE 1841).
 COUCH, J., in: Mag. Nat. Hist. (n. s.), **2**, 1838.
 DANILEWSKY, in: PFLÜGERS Arch. ges. Physiol., **52**, 1892.
 DAVIS, in: Ministr. Agric. Fisher.; Fish. Invest., (2) **6**. 2; London 1923.
 DOGIEL, in: Anat. Hefte I, **21**; 1903.
 DONS, in: Tromsø Mus. Aarsh., **43**. 6, p. 4; 1920.
 EHLERS, in: Zool. Anz., **1**, p. 247; 1878.
 FRANZ, V., in: Internat. Rev. ges. Hydrobiol., **3**, 1915; — Jena. Zeitschr. Naturw. **58**, 1922; **59**, 1923; **61**, 1925; **62**, 1926; — Wiss. Meeresunters., (N. F.) Abt. Helgoland, **15**. 14 (Festschr. f. HEINCKE), 1924; — Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch., z. Z. im Druck (im Text zitiert als FRANZ 1927).
 FRIES, in: Svensk. Vet. Akad., 1838 (nur Abbildung).
 GOLDSCHMIDT, R., in: Zool. Anz., **30**, 1900; — SB. Ges. Morphol. Physiol. München, 1908.
 GOODRICH, in: Quart. Jl. Micr. Sci., **54**, 1902.
 DE GUERNE & BARROIS, in: Rev. Sci., I, **27**, p. 25/26; 18.
 HAECKEL, in: Jena. Zeitschr. Naturw., **14**; 1880.
 HAGMEIER, A., in: Ber. Deutsch. wiss. Komm. Meeresforsch. (N. F.) **1** (1919/23); 1925.
 HATSCHEK, in: Arb. Zool. Inst. Wien, **4**; 1881.
 HEINCKE, FR., in: Wiss. Meeresunters. **1**; 1896.
 HESS, C., in: Vergleichende Physiologie des Gesichtssinnes, Jena 1912; in: WINTERSTEINS Handb. d. vergl. Physiol., **4**, 1913. (Darin sind die vorangegangenen Arbeiten HESS' zitiert und zusammengefaßt.)
 HESSE, in: Zeitschr. wiss. Zool., **63**; 1892.

- HOPPE-SEYLER, in: PFLÜGERS Arch. ges. Physiol., **14**, p. 400; 1877;
Zool. Anz., **4**, p. 186; 1881.
- JACOBSHAGEN, in: Jena. Zeitschr. Naturw., **57**; 1920/21.
- JOHNSTON, in: Biol. Bull. Woods Hole, **9**, 1905.
- JOSEPH, in: Arb. Zool. Inst. Wien Triest, **13**; 1902.
- KOEHLER, R., in: Internation. Monatsschr. Anat. Histol., **3**, 1886.
- KRAUSE, W., in: Internation. Monatsschr. Anat. Histol., **5**, 1888.
- KRUKENBERG, in: Zool. Anz., **4**, p. 64; 1881; — Vergl.-physiol. Stud.,
5, p. 32; Heidelberg 1881.
- KÜKENTHAL, W. & B. WEISSENBORN, in: Jena. Zeitschr. Naturw.,
19 (N. F. **12**); 1886.
- LACAZE-DUTHIERS, in: Arch. de Zool. Exp. Gén., (2) **6**, 1888.
- LANGERHANS, in: Arch. mikr. Anat., **12**; 1876.
- LEGROS, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, **18**, 1907.
- LEUCKART, R. & PAGENSTECHER, in: Arch. Anat. Physiol., 1858.
- LIGHT, F. S., in: Science, **58**, 1923.
- LILLJEBORG, W., in: Sveriges og Norges Fiskar, Upsala 1881—91 (zit.
nach LÖNNBERG, p. 248).
- LÖNNBERG, E., in: BRONNS Klass. Ordn. Tierreich., **6**. 1; 1902—1905.
- LYON, E. P., in: Americ. Jl. Physiol., **12**. 2; 1905.
- MALM, Göteborgs och Bohusläns Faunen, 1877.
- MOEBIUS, K. & FR. HEINCKE, in: 2. Jahresber. Komm. wiss. Unters.
Deutsch. Meere in Kiel; Berlin 1874.
- MORGAN, TH. H., in: Arch. Entw.-Mech., **3**, 1896.
- & ANNAH P. HAZEN, in: Jl. of Morphol., **16**, p. 556/600; 1900.
- MOZEJKO, in: Z. wiss. Mikrosk., **30**, 1913; — Mitth. Zool. Stat. Neapel,
21; 1913.
- MÜLLER, JOH., in: Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin (1841); Berlin
1844; — Monatsber. K. Akad. Wiss., Berlin 1851.
- MÜLLER, W., in: Beiträge z. Anat. u. Physiol. (Festg. f. LUDWIG), 1874.
- NAGEL, W. A., Der Lichtsinn augenloser Tiere, Jena 1896.
- ORTON, J. H., zwei Arbeiten in: Jl. Mar. Biol. Assoc., **10**, 1913/15.
- PALLAS, Spicilegia zoologica, **10**, p. 19, 1774 (Diagnose wiedergegeben
auch bei RATHKE 1841 und LÖNNBERG 1902).
- PARKER, G. H., in: Proc. Americ. Acad. Arts Sci., **43**. 16; 1908.
- POLLARD, in: Quart. Jl. Micr. Sci. **34**; 1893.
- RASCH, in: Mag. for Naturvid., (2) **2**; 1836.
- RATHKE, H., Bemerkungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*;
Königsberg 1841.
- RICE, in: Americ. Naturalist, **14**. 1 u. 2, 1880.
- SCHNEIDER, G., in: Anat. Anz., **16**; 1899.
- SCHNEIDER, R., in: S.-B. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 1922.
- SCHULTZE, MAX, in: Zeitschr. wiss. Zool., **3**, 1851.
- SCHULZE, P., in: S.-B. Ges. naturf. Fr. Berlin, 1922; — Zeitschr.
Morphol. Ökol., **2**, 1924.
- SOBOTTA, in: Arch. mikr. Anat., **50**; 1897.
- STIEDA, in: Mém. Acad. Imp. Sci. St. Pétersbourg, (7) **19**; 1873.
- SUNDEVALL, Om *Amphioxus lanceolatus*; in: Forh. Skand. Naturforsk.,
Møde i Kjøbenhavn 1840.

- THÉEL, in: Ark. f. Zoöl., **4**; 1907.
UNNA, in: Arch. Mikr. Anat., **78**; 1911.
WEISS, in: Quart. Jl. Micr. Sci., **31**; 1890.
VAN WIJHE, in: Petrus Camper, **1**, 2, 1901; — Verhandel. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, (2) **18**, 1; 1914; — Proc. Amsterdam, **29**, 2, 1926.
WILLEY, in: Quart. Jl. Micr. Sci. **32**; 1891.
WILSON, E. B., in: Anat. Anz., **7**; 1892; — Jl. of Morphol., **8**; 1893.
YARRELL, W., History of British Fishes, **2**, p. 468; London 1836
(Diagnose auch wiedergegeben bei GOODSIR, in: TURNER, The Anatomical Memoirs of GOODSIR, **1**; Edinburgh 1868).
ZARNIK, B., in: Anat. Anz., **24**, p. 621; 1904; — Zool. Jahrb., Anat., **21**, 1904/05.
-

XII. c—k
Vertebrata

Übersicht
über die folgenden Kapitel.
(XII. c—k: **Vertebrata**)

Pisces , Allgemeiner Teil	S. XII. c 1.
Schlüssel der Familien	S. XII. c 97.
<i>Cyclostomi</i>	S. XII. d 1.
<i>Elasmobranchii</i>	S. XII. e 1.
<i>Holocephali</i>	S. XII. e 3.
<i>Selachii</i>	S. XII. e 5.
<i>Batoidei</i>	S. XII. e 21.
<i>Osteichthyes</i>	S. XII. f 1.
<i>Chondrostei (Acipenseridae)</i>	S. XII. f 3.
<i>Teleostei Physostomi</i>	} S. XII. f 9.
1. <i>Clupeiformes</i>	
2. <i>Apodes</i>	
3. <i>Esociiformes</i>	
4. <i>Ostariophysii</i>	} S. XII. g 89.
<i>Teleostei Physoclisti</i>	
1. <i>Scombresociiformes</i>	
2. <i>Syngnathiiformes</i>	
3. <i>Plectognathi</i>	
4. <i>Ammodytiiformes</i>	
5. <i>Atheriniiformes</i>	
6. <i>Gadiiformes</i>	
7. <i>Blenniiformes</i>	
8. <i>Trachiniiformes</i>	
9. <i>Gobiiformes</i>	
10. <i>Heterosomata</i>	
11. <i>Scleroparei</i>	
12. <i>Labriiformes</i>	
13. <i>Carangiformes</i>	
14. <i>Perciformes</i>	
15. <i>Scombriformes</i>	
Amphibia	S. XII. i 1.
Reptilia	S. XII. i 11.
Aves	S. XII. i 21.
Mammalia	S. XII. k 1.