

## Die Fahrenholzschen Organe der Dipnoi und Brachiopterygii\*

WOLFGANG PFEIFFER

Zoophysiolgisches Institut der Universität Tübingen

Eingegangen am 18. März 1968

### *The Organs of Fahrenholz in Dipnoi and Brachiopterygii*

*Summary.* 1. The skin, mainly the mucus cells, the superficial neuromasts, the taste buds, and the organs of Fahrenholz were studied by light microscopy in all recent genera of the Dipnoi and the Brachiopterygii.

2. The Dipnoi have one type of large mucus cell in the epidermis. The Brachiopterygii show two different types of mucus cells: large so-called "club-cells" and small granular-cells. All mucus cells secrete their contents onto the surface of the skin.

3. Taste buds are confined to the mouth region and in the Brachiopterygii, are extremely numerous on the upper side of the tip of the tongue. Sensory organs which differ from common taste buds were found in great number in the skin of *Lepidosiren*, and less numerous in the skin of *Protopterus*.

4. Crypt-like so-called "organs of Fahrenholz" were found in the skin of the head of *Calamoichthys calabaricus*. They are confined to the head region in *Calamoichthys* and *Polypterus delhezi* and are very numerous on the upper side of the snout. Similar organs of Fahrenholz occur in all three genera of the Dipnoi. In the lungfish they are distributed all over the body, with the exception of the unpaired fins. However, they are most numerous in the head region.

5. The organs of Fahrenholz in the Dipnoi are always sunken in the dermal layer of the skin; those in the Brachiopterygii never are. In their basal portions, the organs of Fahrenholz have a one-layered sensory epithelium which rests on a layer of supporting cells. Long, narrow wall-cells form the upper part of the crypt. The organs of Fahrenholz lack mucus cells. However, in their cavity they contain mucus derived from the epidermal mucus cells. A cilium was found in the sensory cells and upper wall-cells of only the Brachiopterygii.

6. The organs of Fahrenholz in the Brachiopterygii are surrounded by mantle cells and thus shielded from the ordinary epidermal cells. Also, they are always separated from each other. The organs of Fahrenholz in the Dipnoi lack mantle cells. They occur in groups in *Neoceratodus*, and sometimes are situated so close to each other in *Lepidosiren* that they can share a common upper part and a single external opening.

7. No basic differences were found between the organs of Fahrenholz of different sized Dipnoi. Only the size of the organ, the size of the cells and nuclei, the number of cells concerned, and the length/width ratio of the organ varied.

8. The organs of Fahrenholz in the Brachiopterygii and the Dipnoi are innervated. The silver-impregnation of the neurofibrillae (BODIAN-ZIESMER) showed that free nerve endings formed fine fibrous networks which were especially dense around the organs of Fahrenholz.

9. The function and the significance of the organs of Fahrenholz are completely unknown. They are discussed in connection with the special mode of life of the Brachiopterygii and the Dipnoi.

*Zusammenfassung.* 1. Die Haut aller rezenten Gattungen der Dipnoi und der Brachiopterygii, insbesondere die Schleimzellen, Neuromasten der Epidermis, Geschmacksknospen und die Fahrenholzschen Organe wurden lichtmikroskopisch untersucht.

2. Die Dipnoi besitzen einen Typ großer Schleimzellen in der Epidermis, die Brachiopterygii zwei verschiedene Typen, nämlich große, sog. „Kolbenzellen“ und kleinere Becherzellen. Alle Schleimzellen entleeren ihren Inhalt an der Hautoberfläche.

\* Mit dankenswerter Unterstützung durch die Deutsche Forschungsgemeinschaft.

3. Bei den Brachiopterygii sind die Geschmacksknospen auf die Mundhöhle beschränkt und auf der Oberseite der Zungenspitze besonders häufig. In der Haut der Dipnoi wurden, bei *Lepidosiren* oft, bei *Protopterus* selten, Sinnesorgane gefunden, die von den üblichen Geschmacksknospen abweichen.

4. In der Kopfhaut von *Calamoichthys calabaricus* wurden kryptenförmige, sog. „Fahrenholzsche Organe“ entdeckt. Sie sind bei *Calamoichthys* und *Polypterus delhezi* auf die Kopfregion beschränkt. An der Schnauzenoberseite sind sie besonders zahlreich. Ähnliche Fahrenholzsche Organe sind bei allen drei Gattungen der Dipnoi auf der Kopfregion besonders häufig, aber auch am übrigen Körper, mit Ausnahme der unpaaren Flossen, verbreitet.

5. Die Fahrenholzschen Organe der Brachiopterygii sind nie, die der Dipnoi immer in die Cutis eingesenkt. Sie enthalten in ihrem basalen Teil ein einschichtiges Sinnesepithel, das auf Stützzellen ruht. Der distale Teil der Krypte wird von schmalen Wandzellen ausgekleidet. Schleimzellen fehlen in den Fahrenholzschen Organen. Der Schleim, den die Fahrenholzschen Organe in ihrem Lumen enthalten, entstammt den Schleimzellen der Epidermis. Nur bei den Brachiopterygii konnte für die Sinneszellen ein Cilium nachgewiesen werden, wie auch für die Wandzellen.

6. Die Fahrenholzschen Organe der Brachiopterygii werden von flachen Mantelzellen umgeben und gegen die übrige Epidermis abgeschirmt. Sie stehen immer einzeln. Eine Bedeckung durch Mantelzellen fehlt den Fahrenholzschen Organen der Dipnoi. Sie sind bei *Neoceratodus* in Gruppen und bei *Lepidosiren* manchmal so dicht beisammen, daß zwei Organe mit einem gemeinsamen distalen Teil ausmünden können.

7. Zwischen den Fahrenholzschen Organen verschieden großer Dipnoi bestehen keine grundlegenden Unterschiede. Die Verschiedenheiten betreffen nur die Größe der Organe, der Zellen und der Zellkerne, sowie die Zahl der beteiligten Zellen und das Verhältnis Tiefe: Breite des Organs.

8. Die Fahrenholzschen Organe der Brachiopterygii und der Dipnoi werden innerviert. Freie Nervenendungen bilden feine Fasernetze, die um die Organe herum besonders dicht sind, wie die Silberimprägnierung der Neurofibrillen nach BODIAN-ZIESMER zeigt.

9. Funktion und Bedeutung der Fahrenholzschen Organe sind völlig unbekannt. Sie werden in Zusammenhang mit der besonderen Lebensweise der Brachiopterygii und Dipnoi diskutiert.

### Einleitung

Bei Untersuchungen über den Feinbau der Nase von *Calamoichthys calabaricus* (SMITH, 1865) entdeckte ich kryptenförmige Organe in der Haut des afrikanischen Flösselaales, die an die von GÉRARD (1936) für *Polypterus weeksi* BOULENGER als „Fahrenholzsche Organe“ beschriebenen Gebilde erinnern. Eine Durchsicht der Literatur ergab, daß solche Organe zwar von allen drei rezenten Gattungen der Lungenfische (Dipnoi) und von dem, nicht mit ihnen verwandten, Flösselhecht *Polypterus weeksi* BOULENGER (Polypteridae, Brachiopterygii) bekannt sind, daß aber genauere und vergleichende Angaben über diese Organe fehlen. Dies forderte zu einer Untersuchung des Baues der Fahrenholzschen Organe heraus. Es sollte geprüft werden, ob es sich dabei um Drüsen handelt, wie KÖLLIKER (1860), PARKER (1889), SEMON (1901) und KERR (1903, 1909) glaubten, oder um Sinnesorgane, wie FAHRENHOLZ (1929), CORDIER (1936) und GÉRARD (1936) annahmen.

Vor etwa 100 Jahren beschrieb KÖLLIKER (1860) in der Haut von *Protopterus annectens* (OWEN) (Dipnoi) „einfache, rundliche Säckchen mit einer zarten bindegewebigen Hülle und einem einschichtigen Epithel“, die „in den oberflächlichsten Lagen der Cutis dicht unter der Epidermis liegen“ und durch einen „ganz kurzen Hals“ mit einer „verhältnismäßig kleinen Öffnung“ nach außen münden. KÖLLIKER (1860) hielt diese „flaschenförmigen Säckchen“ für Schleimdrüsen. PARKER (1889) verglich die Organe des afrikanischen Lungenfisches *Protopterus annectens* mit den Hautdrüsen der Amphibien: „mehrzellige Hautdrüsen ... finden sich ... über den Körper verstreut, am häufigsten aber sitzen sie in der

Schnauzengegend. Ihre Gestalt ist rundlich, sackförmig, und das auskleidende Epithel besteht aus Cylinderzellen. Das Lumen ist klein und setzt sich nach der freien Hautfläche in einen noch engeren Hals fort. Diese Drüsen erinnern ... an diejenigen der Amphibien ...“ (PARKER, 1889). GEGENBAUR (1898) entdeckte ähnliche Gebilde beim australischen Lungenfisch *Neoceratodus forsteri* (KREFFT), zweifelte aber daran, daß es sich dabei um Drüsen handelt: „Ausdrücklich sei noch bemerkt, daß ich in ... (den) grubenförmigen Einsenkungen in der Epidermis ... von *Protopterus* ... keineswegs solche erkennen möchte, aus welchen Drüsen entstehen. Es ist auch nicht einmal sicher, ob ihre Funktion in derselben Richtung liegt ...“ (GEGENBAUR, 1898). SEMON (1901) machte Angaben über die Verteilung dieser Organe bei jungen *Neoceratodus*: „Die von KÖLLIKER und PARKER bei *Protopterus* beschriebenen multicellulären Hautdrüsen finden sich bei *Ceratodus* in Stadium 48 (d. h. ca. 10 Wochen nach dem Ausschlüpfen, bei einer Körperlänge von 17,8 mm) in guter Entwicklung am zahlreichsten in der Umgebung des Mundes, dann vereinzelt am übrigen Kopf und dem ganzen Rumpf. Es sind einfache, in das Corium eingesenkte Schlauchdrüsen von Flaschenform ...“ (SEMON, 1901). KERR (1903, 1909) fand ähnliche Organe beim südamerikanischen Lungenfisch *Lepidosiren paradoxa* FITZIMON: „flask-like organs“ und „multicellular glands“ (KERR, 1903). Bei Stadium 32—35 von *Lepidosiren*, d. h. 4—9 Tage alten Larven von 14—19 mm Körperlänge „flask glands begin to appear as solid downgrowth of ectoderm which develop a cavity secondarily“ (KERR, 1909). FAHRENHOLZ (1929) beschrieb solche Organe für *Lepidosiren*. Wie vor ihm bereits GEGENBAUR (1898), hält FAHRENHOLZ (1929) diese Gebilde nicht für Drüsen. Er sagt, es würde sich um Sinnesorgane handeln, ohne diese Ansicht zu beweisen. Die Organe seien im Kopfgebiet zahlreich, fänden sich aber auch auf der Haut des Rumpfes, Schwanzes und der unpaaren Flossen. CORDIER (1936) schlug vor, sie als „Fahrenholzsche Organe“ zu bezeichnen, weil FAHRENHOLZ (1929) gezeigt hätte, daß es sich nicht um Drüsen sondern um Sinnesorgane handelt. CORDIER (1936) beschrieb solche Organe für *Protopterus dolloi* BOULENGER und stellte fest, daß sie bei dieser Art der Beschreibung, die FAHRENHOLZ (1929) für *Lepidosiren* gegeben hatte, genau entsprechen. Es handelt sich um Krypten, deren Boden einige Sinneszellen bilden. Fahrenholzsche Organe wurden also bei allen drei rezenten Gattungen der Lungenfische (Dipnoi) gefunden.

GÉRARD (1936) fand bei *Polypterus weeksi* (Brachiopterygii) Krypten in der Haut des Kopfes, die er wegen ihrer vermeintlichen Ähnlichkeit mit den Fahrenholzschen Organen der Dipnoi mit dem gleichen Namen bezeichnet. Weil die Polypteridae nicht mit den Dipnoi verwandt sind, sondern einer anderen Tierklasse oder Unterklasse angehören, halte ich die gleiche Benennung für unglücklich. GÉRARD (1936) vermutet, daß die Fahrenholzschen Organe Seitenlinienorgane („organes lateraux“) seien. Er sagt, daß sie bei *Polypterus weeksi* den Fahrenholzschen Organen von *Lepidosiren*, nach der Beschreibung von FAHRENHOLZ (1929), und denen von *Protopterus dolloi*, nach der Beschreibung von CORDIER (1936), in allen Punkten gleichen. Im folgenden wird gezeigt, daß diese Aussage unzutreffend ist.

### Material und Methode

Es wurden die folgenden Arten bezüglich ihrer Fahrenholzschen Organe untersucht:

Dipnoi: Ceratodiformes: Ceratodidae: *Neoceratodus forsteri* (KREFFT), australischer Lungenfisch, 80 cm; Lepidosireniformes: Lepidosirenidae: *Lepidosiren paradoxa* FITZIMON, südamerikanischer Lungenfisch, 60 cm; Protopteridae: *Protopterus spec.*, 4,5 cm lange Larve, *Protopterus dolloi* BOULENGER, afrikanischer Lungenfisch, 30 cm.

Brachiopterygii: Polypteriformes: Polypteridae: *Polypterus delhezi* BOULENGER, afrikanischer Flösselhecht, 18 cm; *Calamoichthys calabaricus* J. A. SMITH, afrikanischer Flösselaal, 30 cm.

*Neoceratodus*, *Lepidosiren* und die *Protopterus*-Larve wurden mir großzügigerweise von Herrn Dr. F. TEROFAL und der Zoologischen Sammlung des Bayerischen Staates als Alkoholmaterial überlassen. Beiden danke ich herzlich für das wertvolle Material. Diese Fische wurden nach ihrem Tod in Formalin fixiert und später in 70% Äthylalkohol übertragen. Die übrigen

Arten wurden lebend besorgt. Diese Tiere eigneten sich für besondere Methoden, wie die Imprägnierung der Nervenfasern nach BODIAN-ZIESMER. Sie wurden in Urethan betäubt und entsprechend der nachfolgenden Färbung oder Imprägnierung in Bouin oder Formalin-Eisessig-Alkohol 80% (5:5:90) fixiert. Nach Entkalkung in 6% Salpetersäure oder 50% Ameisensäure wurde über die Alkoholreihe und Benzol in Paraffin eingebettet. Es wurden Schnittserien hergestellt. Die Schnittdicke betrug 6, 8, 10, 12 und 16  $\mu$ . Die folgenden Färbungen wurden angewandt: Hämalau (P. MAYER)-Eosin, Toluidinblau, Azan, Molybdän-hämatoxylin (HELD), Kernechtrot-Pikroindigocarmin, Kernechtrot-Lichtgrün-Orange G, Paraldehydfuchsin, Paraldehydfuchsin-Kernechtrot-Lichtgrün-Orange G, Versilberung der Neurofibrillen nach BODIAN-ZIESMER (Literatur vgl. ROMEIS, 1948 und ADAM und CZIHAK, 1964). Bei der Barbituratvorbehandlung für die nachfolgende Silberimprägnierung wurde Papaverin oder Tabakabsud (Tabak aus den Zigaretten „Ernte 23“) verwendet. Nur nach der Behandlung mit Tabak waren die Zellkerne angefärbt. Dadurch waren die Fahrenholzschen Organe auch im Hellfeld gut zu erkennen. Die Untersuchung der Präparate erfolgte mit dem Stativ W von Zeiss. Zahlreiche Schnitte wurden mit dem Ultraphot von Zeiss im Hellfeld photographiert. Dabei wurde ein Grünfilter und IP 15 Film von AGFA verwendet.

Um die Verteilung der Fahrenholzschen Organe zu prüfen, wurde von *Calamoichthys*, *Polypterus* und *Protopterus dolloi* (a) die Kopfhaut, (b) ein Hautstück von der Körpermitte und (c) ein Hautstück aus der Schwanzregion untersucht. Von diesen Arten und auch von der *Protopterus*-Larve wurden ganze Köpfe quer geschnitten. Von *Calamoichthys* und von *Protopterus dolloi* wurden auch Längsschnitte (Frontalebene) von ganzen Köpfen angefertigt. Von *Neoceratodus* und *Lepidosiren* wurde je ein 15  $\times$  15 mm großes Hautstück vom Oberkiefer, zwischen der Schnauzenspitze und dem Auge, an das Maul angrenzend, untersucht. Diese Stelle wurde gewählt, weil ich bei *Protopterus dolloi* hier besonders viele Fahrenholzsche Organe gefunden hatte.

### Dipnoi

1. *Epidermis*: Die Epidermis des 30 cm langen *Protopterus dolloi* (Abb. 1a) ist am Kopf 150—250  $\mu$  dick. Am Körper und am Schwanz ist sie wesentlich dünner. Die Kopfepidermis besteht aus etwa 7 Zellschichten. Die oberste Lage trägt einen 8  $\mu$  dicken, quergestreiften „Cuticularsaum“. Auffallend sind die riesigen Zellen mit einem basalen Zellkern. Die Färbung mit Paraldehydfuchsin zeigt, daß es sich bei ihnen um Schleimzellen handelt (Abb. 1b). Diese Schleimzellen sind ganz mit einem strukturierten Sekret gefüllt. Sie münden mit einem feinen Porus an der Epidermisoberfläche. Die Schleimzellen reichen von der Epidermisoberfläche bis zur Basalschicht der Epidermis. Sie sind bis zu 200  $\mu$  hoch, mit einem Durchmesser von 35  $\mu$ . Weil die Schleimzellen durch ihre Größe und Form wesentlich von den Becherzellen der Teleostei abweichen und gar nicht becherförmig sind, sollten sie nicht als „Becherzellen“ bezeichnet werden. Es wird vorgeschlagen, sie, ihrer Funktion entsprechend, als „Schleimzellen“ zu bezeichnen. Die Schleimzellen sind in der Kopfepidermis besonders zahlreich und fehlen in der Epidermis der Brust- und Bauchflossen fast völlig. Ein Flächenschnitt durch die Haut des Schädeldaches zeigt, daß sie dicht nebeneinander liegen. Pro qmm Hautfläche finden sich etwa 550 Stück. Auch die gewöhnlichen Epidermiszellen zeichnen sich durch ihre Größe aus. Die Basalzellen sind 25  $\mu$  breit und 50  $\mu$  hoch. Auffallend ist die Größe der Zellkerne. Die Zellkerne der Epidermiszellen sind oval oder rundlich, mit einem Durchmesser von 20—30  $\mu$ .

Die Kopfepidermis des 60 cm langen *Lepidosiren* ist 200—350  $\mu$  dick. Sie besteht aus etwa 8 Lagen von Zellen. Die oberste Lage trägt einen „Cuticularsaum“. Auffallend sind die riesigen Schleimzellen, die fast die ganze Höhe der Epidermis einnehmen. Sie gleichen denen von *Protopterus dolloi* und öffnen wie

diese an der Hautoberfläche mit einem engen Porus. Die Schleimzellen sind bis zu  $300\ \mu$  hoch, mit einem Durchmesser von  $50\ \mu$ . Die übrigen Epidermiszellen sind groß, mit riesigen Zellkernen (Durchmesser etwa  $25\ \mu$ ). Die Epidermis von *Lepidosiren* gleicht derjenigen von *Protopterus*. Dies gilt für ihren Bau, ihre Dicke, ihre Schleimzellen und die gewöhnlichen Epidermiszellen. Die Epidermis ist nur etwas dicker als die des kleineren *Protopterus*.

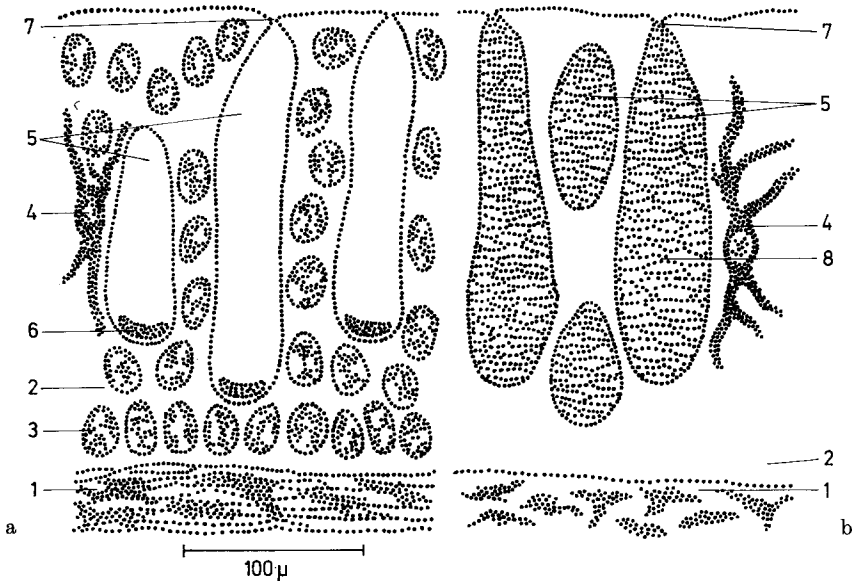


Abb. 1a u. b. Kopfhaut von *Protopterus dolloi*. Bouin, a Azan, b Paraldehydfuchsin, Objektiv 16. Abbildungsmaßstab 240:1. Abkürzungen wie in Abb. 2

Die Kopfepidermis des 80 cm langen *Neoceratodus* ist mit  $100\text{--}150\ \mu$  Dicke nur etwa halb so stark wie die der geprüften Lepidosireniformes. Sie besteht aus etwa 6 Zellschichten. Die oberste Lage bilden abgeflachte Zellen mit einem flachen Zellkern (Länge  $15\ \mu$ , Breite  $5\ \mu$ ). Große Schleimzellen (Höhe  $100\ \mu$ , Breite  $25\ \mu$ ) mit einem basalen Zellkern sind sehr zahlreich. Ihr Zellkern ist rund, im Gegensatz zu dem abgeflachten Zellkern in den Schleimzellen der Lepidosireniformes, mit einem Durchmesser von  $15\ \mu$ . Ein Flächenschnitt durch die Kopfhaut zeigt, daß etwa 4000 Schleimzellen pro qmm Hautfläche vorkommen. Die Basalzellen der Epidermis sind etwa  $12\ \mu$  breit und  $35\ \mu$  hoch mit ovalen Zellkernen von  $15\ \mu$  Länge und  $8\ \mu$  Breite. Die Epidermis von *Neoceratodus* weicht in vielen Punkten von derjenigen der Lepidosireniformes ab: sie ist dünner, die Zahl der Zellschichten ist etwas geringer, die Schleimzellen und auch die gewöhnlichen Epidermiszellen sind kleiner. Gemeinsam sind der Epidermis aller rezenten Dipnoi die vielen, riesigen Schleimzellen.

2. *Neuromasten und Geschmacksknospen*: Bei *Protopterus dolloi* und der *Protopterus*-Larve fügen sich alle Neuromasten in die Seitenlinien ein. Die Neuromasten durchsetzen bei *Protopterus* und *Lepidosiren* die ganze Höhe der

Epidermis. Sie gleichen bei *Protopterus* den Neuromasten aus den Seitenlinienkanälen völlig. Die Sinneszellen unterscheiden sich durch die zentrale Lage ihrer Zellkerne und deren runde Form von den Stützzellen mit ovalen Zellkernen, die basal liegen. Die rundlichen Zellkerne der Sinneszellen messen bei *Protopterus* 13  $\mu$  im Durchmesser, bei *Lepidosiren* 16  $\mu$ . Die länglichen Zellkerne der Stützzellen sind bei *Protopterus* 20  $\mu$  lang und 10  $\mu$  breit, bei *Lepidosiren* 25  $\mu$  lang und 12  $\mu$  breit. Gegen die benachbarte Epidermis hin wird der Neuromast durch sog. Deck- oder Mantelzellen mit langen, sehr abgeflachten Zellkernen abgeschirmt. Der Neuromast besitzt eine kleine, grubenartige Vertiefung (Durchmesser 8—12  $\mu$ ), in der die Cilien der Sinneszellen zu erkennen sind. Er hat bei *Lepidosiren* 100  $\mu$  Durchmesser, bei einer Höhe von 175  $\mu$ . Bei *Protopterus dolloi* ist er etwa 100  $\mu$ , bei der *Protopterus*-Larve 30  $\mu$  breit und hoch. Die 45 mm lange Larve besitzt noch keine Seitenlinienkanäle.

Neurogemmae besitzen Sinnes-, Stütz- und Mantelzellen, und sind bei den Teleostei Geschmacksorgane. Weil die Sinnesknospen in der Haut von *Protopterus* und *Lepidosiren* von den Geschmacksknospen der Teleostei abweichen, zweifle ich daran, daß sie Geschmacksorgane sind. Bei *Protopterus* wurden sie nur in der Kopfhaut gefunden. Sie sind hier viel seltener als bei *Lepidosiren*.

3. *Verteilung, Gestalt und Größe der Fahrenholzischen Organe*: Die Organe sind am Kopf, hauptsächlich in Schnauzennähe, besonders zahlreich und kommen in geringer Zahl auch in der Haut des Rumpfes, Schwanzes und der unpaaren Flossen vor. In einem Hautstück des Schwanzes von *Protopterus dolloi* von 300 qmm Größe wurden nur wenige Fahrenholzische Organe gefunden. In einem ebenso großen Hautstück aus der Schnauzenregion sind mehrere tausend Organe. Flächenschnitte durch die Schnauzenhaut zeigen, daß hier etwa 20 Organe auf 1 qmm treffen. Auf den paarigen Flossen von *Protopterus dolloi* wurden keine Fahrenholzischen Organe festgestellt. Bei *Lepidosiren* und besonders bei *Neoceratodus* stehen sie manchmal in Gruppen beisammen. Bei allen Gattungen der Dipnoi sind sie unregelmäßig angeordnet.

Die Gestalt der Fahrenholzischen Organe ist bei *Protopterus dolloi* schlauchförmig. Die Epidermiseinsenkungen besitzen ein erweitertes, kugeliges Ende (Abb. 2). Diese Erweiterung ist darauf zurückzuführen, daß das Lumen des Organs distal und basal etwa gleich weit ist, das auskleidende Epithel in der distalen Hälfte aber einschichtig und in der basalen Hälfte zweischichtig ist. Die Gestalt der Organe von *Lepidosiren* (Abb. 2b) entspricht völlig der von *Protopterus* (Abb. 2a). Bei *Lepidosiren* können zwei sehr nahe nebeneinander liegende Organe einen gemeinsamen Ausführgang haben (Abb. 3a, b). Etwas derartiges wurde bei den beiden anderen Gattungen nicht beobachtet. Die Organe von *Neoceratodus* (Abb. 3c) haben, in Übereinstimmung mit der dünneren Epidermis, einen kürzeren Ausführgang. Durch ihre Becherform unterscheiden sie sich von den mehr schlauchförmigen Organen der Lepidosireniformes.

Die Größe der Fahrenholzischen Organe wechselt nur in mäßigen Grenzen. Bei dem 30 cm großen *Protopterus dolloi* sind die Organe 270  $\mu$  lang, mit einem maximalen Durchmesser von 90  $\mu$  im verdickten, basalen Teil. Ihr Lumen ist 225  $\mu$  tief und im Durchmesser 20—35  $\mu$ . Ihre Öffnung ist 15—30  $\mu$  weit. Die Organe der 45 mm großen *Protopterus*-Larve sind 130  $\mu$  lang, mit einem maximalen äußeren Durchmesser von 50  $\mu$ . Ihr Lumen ist 100  $\mu$  tief, 20  $\mu$  weit. Sie

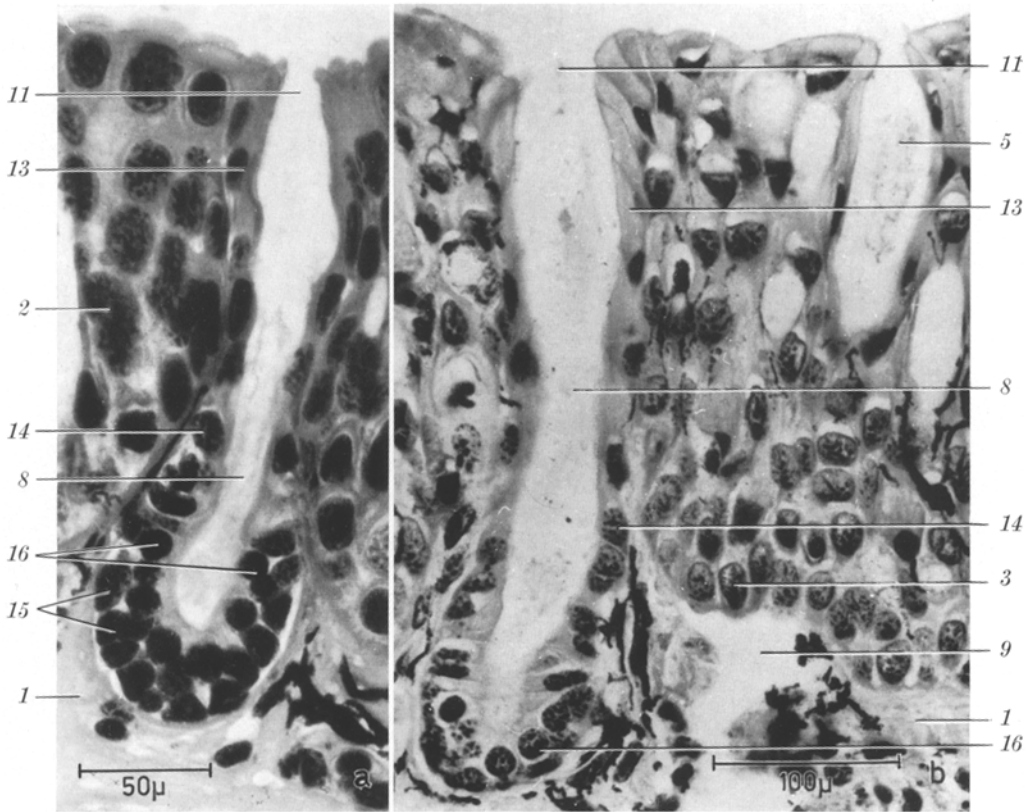


Abb. 2 a u. b. Fahrenheitisches Organ. a *Protopterus dolloi*, Bouin, Azan, Objektiv 16, 340:1, b *Lepidosiren*, Formalin, HE, Objektiv 16, 240:1. Abkürzungen: 1 Cutis, 2 Epidermis, 3 Basalzelle, 4 Pigmentzelle, 5 Schleimzelle, 6 Zellkern der Schleimzelle, 7 Öffnung der Schleimzelle, 8 Schleim, 9 Zerreißung, 10 Fahrenheitisches Organ, 11 Öffnung des Fahrenheitischen Organes, 12 gemeinsamer Ausführgang von 2 Fahrenheitischen Organen, 13 Zylindrzelle, 14 Wandzelle, 15 Stützzelle, 16 Sinneszelle

unterscheiden sich nur durch ihre geringere Größe von denen des 30 cm langen *Protopterus dolloi*. Bei dem 60 cm großen *Lepidosiren* sind die Organe 400  $\mu$  lang, mit einem maximalen äußeren Durchmesser von 100  $\mu$  im basalen Teil. Ihr Lumen ist 350  $\mu$  tief, mit einem Durchmesser von 50  $\mu$ . Ihre Öffnung ist 30  $\mu$  weit. Sie sind etwas länger als die Organe des kleineren *Protopterus dolloi*. Bei *Neoceratodus* sind sie 110  $\mu$  lang, mit einem maximalen äußeren Durchmesser von 80  $\mu$  im basalen Teil. Ihr Lumen ist 85  $\mu$  tief, mit einem Durchmesser von 40  $\mu$ . Ihre Öffnung ist 20  $\mu$  weit. Sie sind also wesentlich weniger tief als die der *Lepidosiren*form, bei etwa gleichem Durchmesser. Ihr Halsteil ist kürzer.

4. *Feinbau und Innervierung der Fahrenheitischen Organe*: Es handelt sich um epidermale Hohlorgane, die an der Epidermisoberfläche münden. Ansonsten haben die Fahrenheitischen Organe mit den Hautdrüsen der Amphibien nichts gemeinsam und keine Ähnlichkeit. Mit ihrem basalen Teil sind die Organe der Dipnoi immer in die Cutis eingesenkt (Abb. 4). Ihre Mündung wird von einer

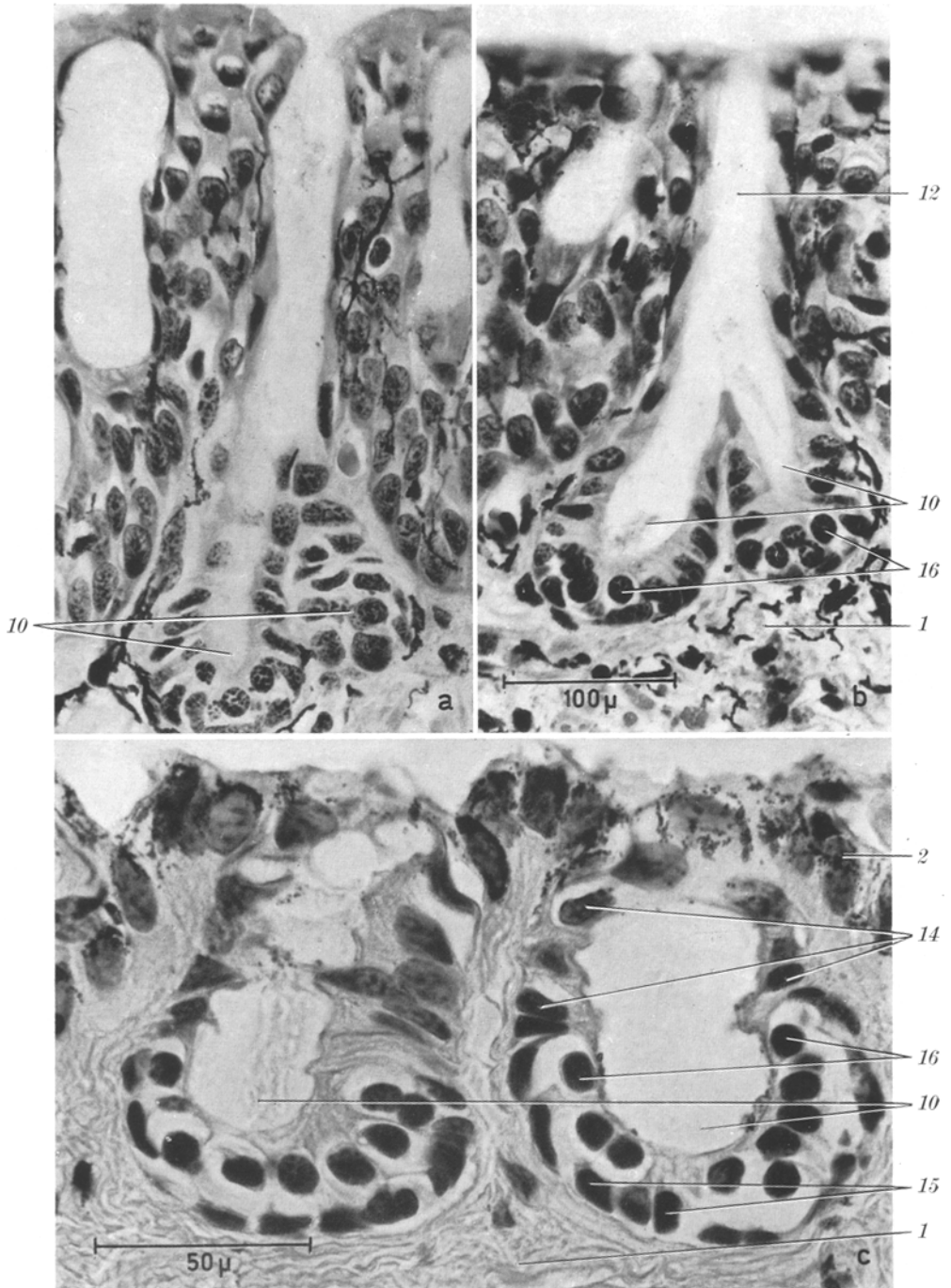


Abb. 3a—c. Fahrenholz'sches Organ. a und b *Lepidosiren*, Formalin, HE, Objektiv 16, 240:1. c *Neoceratodus*, Formalin, HE, Objektiv 40, 600:1. Abkürzungen wie in Abb. 2



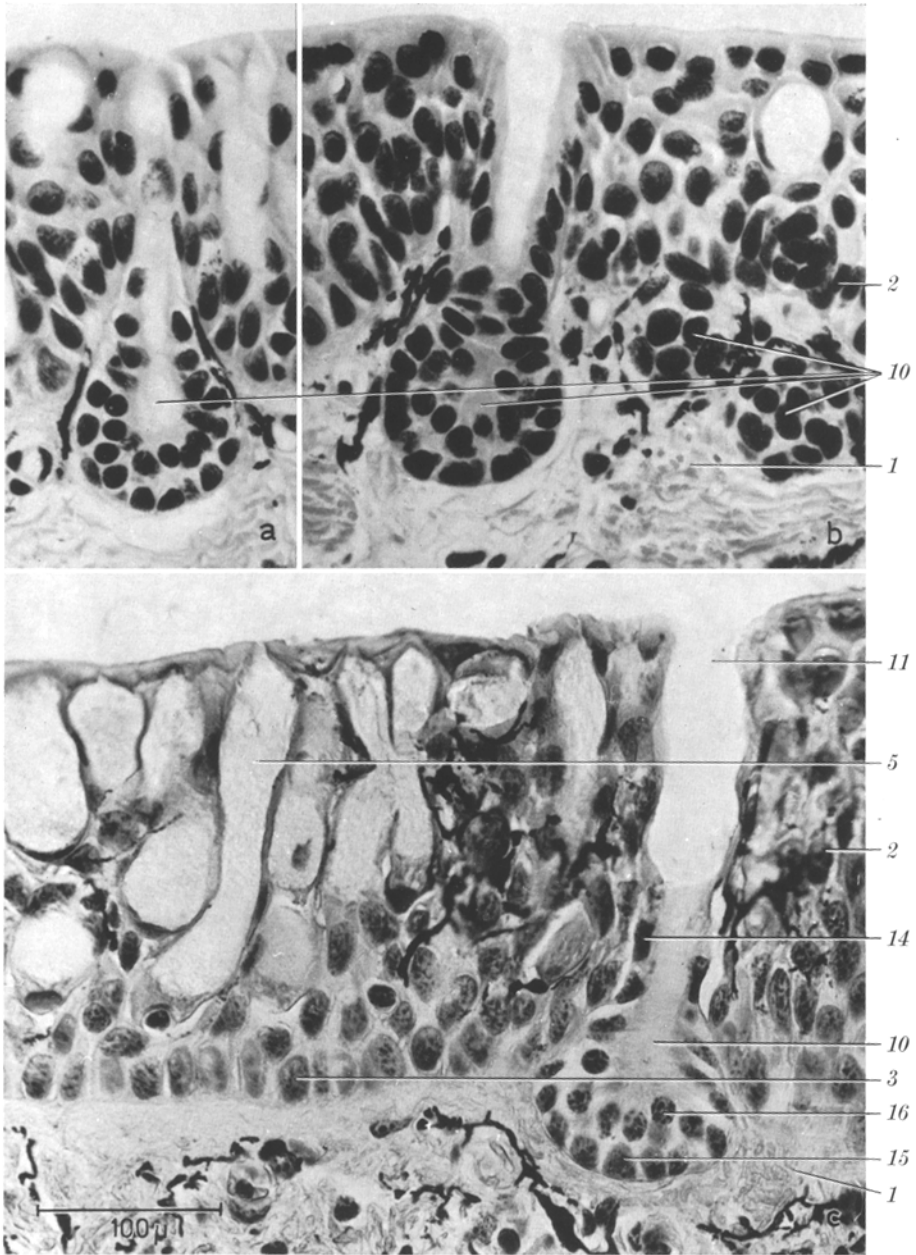


Abb. 4a—c. Fahrenholz'sches Organ. a und b *Protopterus dolloi*, Formalin-Eisessig-Alkohol, HE. c *Lepidosiren*, Formalin, HE, Objektiv 16, 240:1. Abkürzungen wie in Abb. 2

Reihe hoher, zylinderförmiger Zellen umgeben. Sie tragen bei den Lepidosireni-formes einen „Cuticularsaum“. Basalwärts schließen mehrere Reihen Zylinderzellen an. Sie besitzen je einen ziemlich langen, schmalen Zellkern. Die Zylinder-

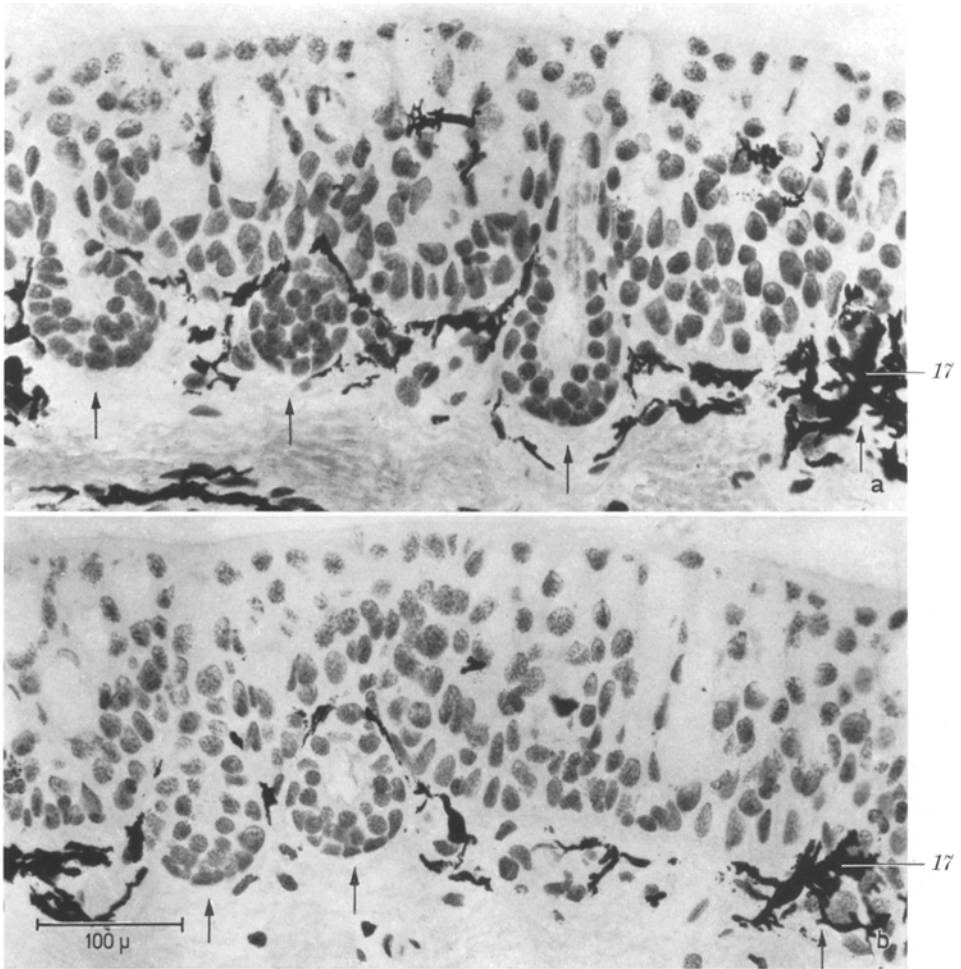


Abb. 5a u. b. Fahrenholzsche Organe von *Protopterus dolloi*. Formalin-Eisessig-Alkohol, Tabakabsud, Silberimprägnierung nach BODIAN-ZIESMER, Objektiv 16, 190:1. Die Pfeile deuten auf die Fahrenholzschen Organe. 17 Nervenfasern

zellen sind schräg, dachziegelartig angeordnet: ihr distaler Teil ist dem Lumen zugewandt. Die nach unten zu folgenden Wandzellen sind aufgerichtet: ihre Schmalseite weist Richtung Lumen. Die Kerne dieser Zellen sind kürzer und breiter als die der distalen Zylinderzellen. Die Wandzellen besitzen bei *Protopterus dolloi* keine sekretorischen Fähigkeiten, ebensowenig wie alle anderen Zellen der Fahrenholzschen Organe. Dasselbe kann für die anderen Dipnoi angenommen werden. An die Wandzellen schließen nach unten zu zwei Epithellagen an: dem Lumen der Krypte zugewandt die Sinneszellen mit großen, runden Zellkernen (Durchmesser bei *Protopterus dolloi*  $15\ \mu$ , bei *Lepidosiren*  $17\ \mu$ , bei *Neoceratodus*  $10\ \mu$ ), daran angrenzend und dem Lumen abgewandt, die Stützzellen mit großen, unregelmäßig geformten Zellkernen. Ein Cilium wurde an den Sinneszellen der

Fahrenholzischen Organe der Dipnoi nicht gefunden. Das Lumen der Organe von *Protopterus dolloi* enthält, wie die Färbung mit Paraldehydfuchsin zeigt, eine geringe Menge Schleim. Weil dem Fahrenholzischen Organ Schleimzellen und Drüsenzellen fehlen, muß der Schleim von außen in das Organ hineingelangt sein. Es handelt sich also um Hautschleim aus den großen Schleimzellen der Epidermis. Auch die Organe der anderen Gattungen enthalten Schleim in ihrem Lumen. Die Fahrenholzischen Organe aller geprüften Dipnoi sind im Prinzip gleich. Diejenigen der *Protopterus*-Larve weichen in ihrem Bau nicht von denen der größeren Dipnoi ab. Sie unterscheiden sich von ihnen nur durch ihre geringere Größe, die kleinere Zahl von Zellen und deren geringere Ausmaße. Es wird angenommen, daß die Organe bei der Larve und bei den adulten Tieren funktionstüchtig sind.

Um zu prüfen, ob die Fahrenholzischen Organe innerviert werden, wurden die Neurofibrillen nach BODIAN-ZIESMER versilbert. So konnte bei *Protopterus dolloi* gezeigt werden, daß die Organe von der Seite her innerviert werden (Abb. 5). Die Nervenfasern verlaufen dicht unter der Epidermis und bilden ein enges Netzwerk, das die basale Hälfte der Organe umgibt. Der Nachweis einer Innervierung der Fahrenholzischen Organe und des Fehlens von Drüsenzellen berechtigt die Annahme, daß es sich tatsächlich um Sinnesorgane handelt. Weil die Organe von *Lepidosiren* und *Neoceratodus* in ihrem Bau denen von *Protopterus* gleichen, kann gefolgert werden, daß auch sie innerviert werden und Sinnesorgane darstellen.

### Brachiopterygii

1. *Epidermis*: Die Epidermis von *Calamoichthys calabaricus* (Abb. 6) gleicht der von *Polypterus delhezi*. Sie unterscheidet sich deutlich von der Epidermis der Dipnoi und erinnert eher an die Haut der Teleostei. Die Epidermis eines 30 cm langen *Calamoichthys* ist am Kopf 100—200  $\mu$  dick und besteht aus 8—12 Zellschichten. Die oberste Lage trägt einen 5  $\mu$  dicken, quergestreiften „Cuticularsaum“. Den riesigen Schleimzellen der Dipnoi vergleichbare Gebilde fehlen. Dagegen finden sich zahlreiche, sehr große Zellen mit einem zentralen Zellkern, die an die sog. „Kolbenzellen“ von *Anguilla*, *Carapus* und an die Schreckstoffzellen der Ostariophysi und Gonorhynchiformes erinnern (vgl. OXNER, 1905; PFEIFFER, 1960, 1963, 1967). Zwei Typen von schleimbildenden Zellen lassen sich unterscheiden: a) Becherzellen und b) sog. „Kolbenzellen“. Die Becherzellen sind 30  $\mu$  hoch und 15  $\mu$  breit und besitzen einen basalen, flachen Zellkern. Sie ähneln den Becherzellen der Teleostei, sind sehr zahlreich und bedecken in einer Lage einen großen Teil der Haut. Die Becherzellen enthalten Schleim: ihr Inhalt färbt sich mit Paraldehydfuchsin. Die sog. „Kolbenzellen“ (Abb. 6a) sind 60—120  $\mu$  hoch und etwa 25  $\mu$  breit, also wesentlich größer als die Becherzellen. Sie besitzen einen zentralen Zellkern und färben sich, soweit sie in tieferen Lagen der Epidermis sind, nicht mit Paraldehydfuchsin. Aber, sobald sie zur Epidermisoberfläche aufrücken, bilden sie Schleim, wie die Färbung mit Paraldehydfuchsin zeigt (Abb. 6b). Diese paraldehydfuchsin-positiven Zellen münden an der Epidermisoberfläche, wo sie ihren Inhalt entleeren, wie die Becherzellen. Die Hautoberfläche von *Calamoichthys* und *Polypterus* wird von einer Schleimschicht bedeckt.

2. *Neuromasten und Geschmacksknospen*: Die freien Neuromasten und die Maculae der Seitenlinienkanäle bilden keine Besonderheiten. Geschmacksk-

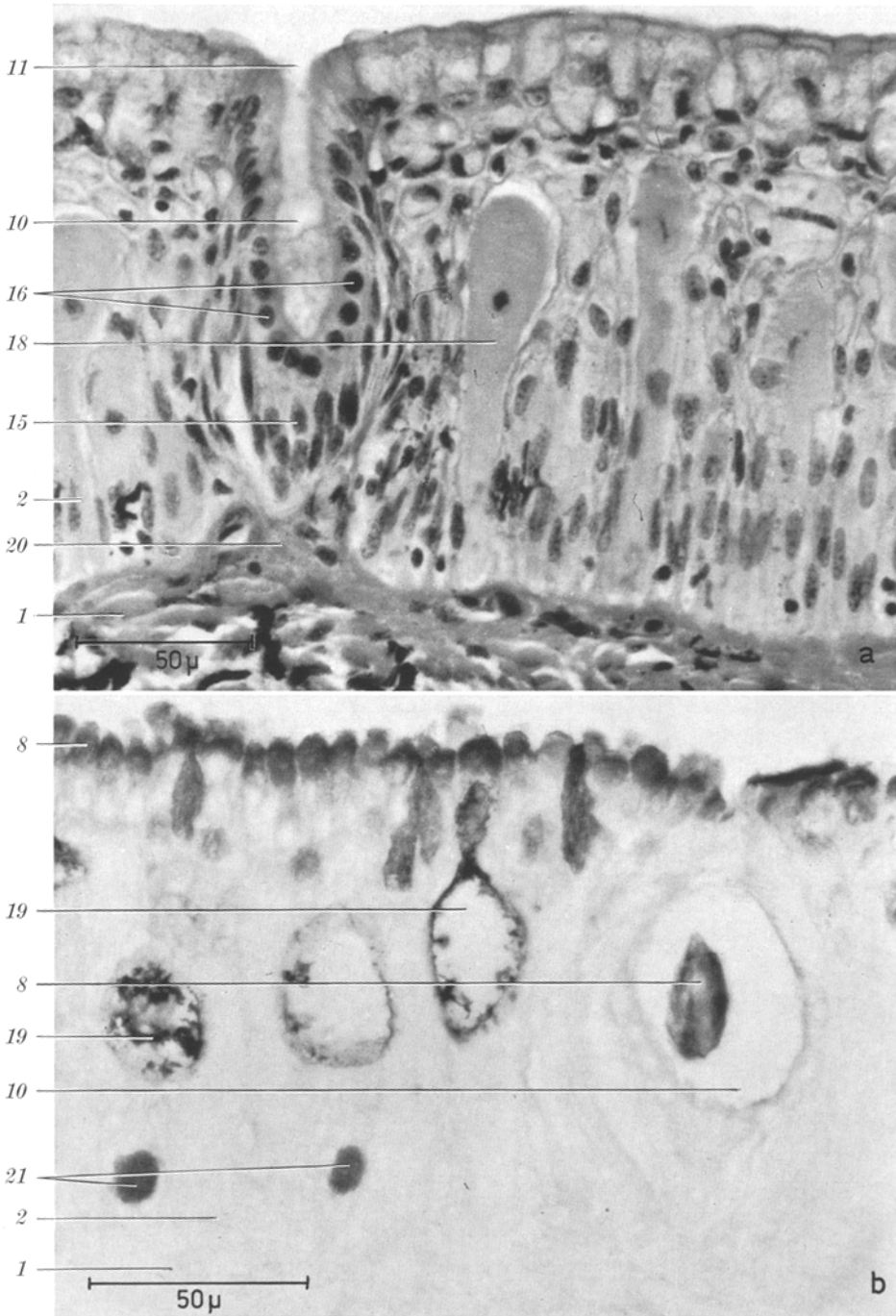


Abb. 6a u. b. Kopfhaut von *Calamoichthys* mit Fahrenholz'schem Organ. Bouin, a HE, Objektiv 40, 480:1, b Paraldehydfuchsin, Objektiv 40, 600:1. Abkürzungen wie in Abb. 7

knospen wurden auf der Körperhaut von *Calamoichthys* und *Polypterus delhezi* nicht gefunden. Sie sind in der Mundhöhle häufig, auf dem oberen und unteren Gaumen und besonders auf der Oberseite der Zungenspitze. Auf der Zungenunterseite fehlen sie fast ganz. Am Zungengrund finden sich bei *Calamoichthys* 4 Geschmacksknospen pro qmm, auf der Zungenspitze 20. Die Mundhöhle enthält etwa 1500 Geschmacksknospen. Sie sind im Präparierbinokular bereits bei zehnfacher Vergrößerung zu sehen. Auf der Zunge lassen sie sich, besonders nach Färbung mit Toluidinblau, mit bloßem Auge als kleine Erhebungen erkennen. Im Bau weichen sie nicht von den Geschmacksknospen der Teleostei ab.

3. *Verteilung, Gestalt und Größe der Fahrenheit'schen Organe:* Während die Fahrenheit'schen Organe der Dipnoi seit 1860 (KÖLLIKER) bekannt sind und bei mehreren Arten untersucht wurden, kennen wir sie bei den Brachiopterygii erst seit 1936 (GÉBARD) und nur von *Polypterus weeksi*. Ich fand sie bei *Calamoichthys calabaricus* und *Polypterus delhezi*. Das Vorkommen dieser Organe bei beiden rezenten Gattungen der Brachiopterygii berechtigt die Annahme, daß sie bei den Polypteridae allgemein verbreitet sind. Um die Fahrenheit'schen Organe der Brachiopterygii mit denen der Dipnoi vergleichen zu können, wurden sie bei beiden Gruppen mit denselben Methoden untersucht. Die Organe lassen sich auch bei den Brachiopterygii im Präparierbinokular am lebenden oder formalinfixierten Tier selbst bei vierzigfacher Vergrößerung nicht erkennen. Sie wurden deshalb, wie bei den Dipnoi, ausschließlich auf Schnittpräparaten untersucht. Am Kopf sind die Fahrenheit'schen Organe sehr zahlreich und unregelmäßig angeordnet. Besonders häufig sind sie auf der Schnauzenspitze. Am Schädeldach, auf der Höhe der Augen, finden sich bei *Calamoichthys* etwa 25 Organe pro qmm Hautfläche. In Richtung caudal werden sie seltener und hören etwa auf Höhe der Brustflossen ganz auf. Auf Schnittserien durch die Körpermitte und durch den Schwanz von *Calamoichthys* und von *Polypterus delhezi* wurde kein einziges Organ gefunden. Die untersuchte Hautfläche betrug bei beiden Arten jeweils 80 qmm in der Körpermitte und 40 qmm in Schwanznähe. Es ist anzunehmen, daß die Fahrenheit'schen Organe bei den Brachiopterygii auf die Kopfregion beschränkt sind. Sie sind am Kopf nicht überall gleich häufig. Auf den Rändern der Oberlippe und der Unterlippe wurden nur sehr wenige Organe gefunden. Auf dem Unterkiefer sind sie viel seltener als auf dem Oberkiefer. Im Maul fehlen sie.

Die Fahrenheit'schen Organe der Polypteridae sind Krypten. Sie sind nicht so schlauchförmig wie die Organe der Lepidosireniformes, sondern eher eiförmig. Bei einem 30 cm großen *Calamoichthys* sind die Organe 100—125  $\mu$  lang, mit einem äußeren Durchmesser von 60  $\mu$  im breitesten Teil, etwa auf halber Höhe. Bei einem 18 cm langen *Polypterus delhezi* sind sie nur wenig kleiner. Ihr Lumen ist bei *Calamoichthys* 60  $\mu$  tief, mit einem Durchmesser von 20  $\mu$  in der Mitte und 10—30  $\mu$  an der Öffnung.

4. *Feinbau und Innerierung der Fahrenheit'schen Organe:* Die Fahrenheit'schen Organe der Brachiopterygii sind nicht in die Cutis eingesenkt. Die Cutis bildet eine Papille, welche die Basis des Organs umgibt. Die Kryptenwand wird von zwei verschiedenen Zelltypen gebildet (Abb. 7). Den distalen Teil kleiden 4—10 Reihen langer, schmaler Wandzellen aus. Sie ragen mit sehr feinen Cilien in das Lumen hinein (Abb. 8a). Ihr Zellkern ist lang und schmal (Länge 12  $\mu$ ,

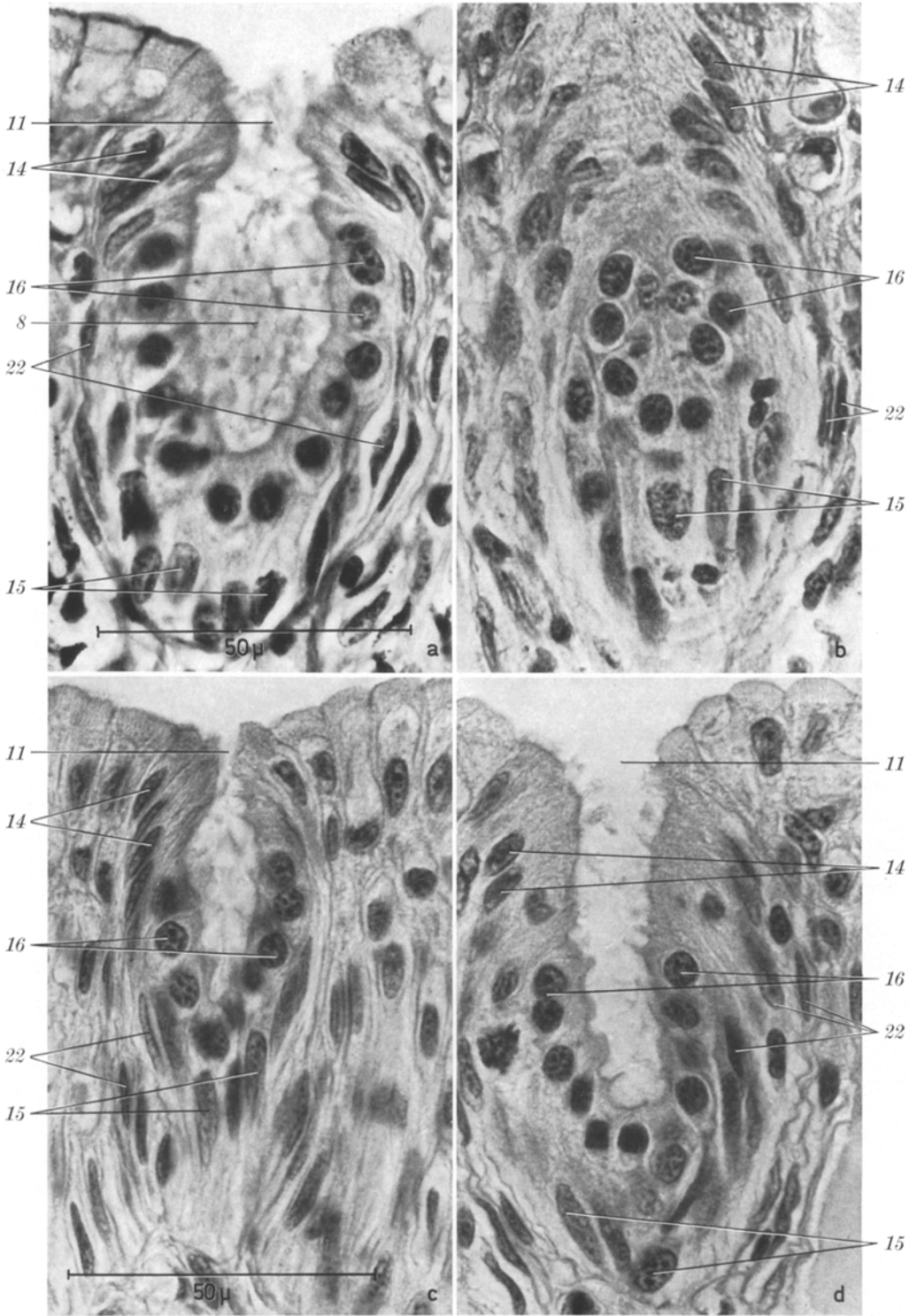


Abb. 7a—d

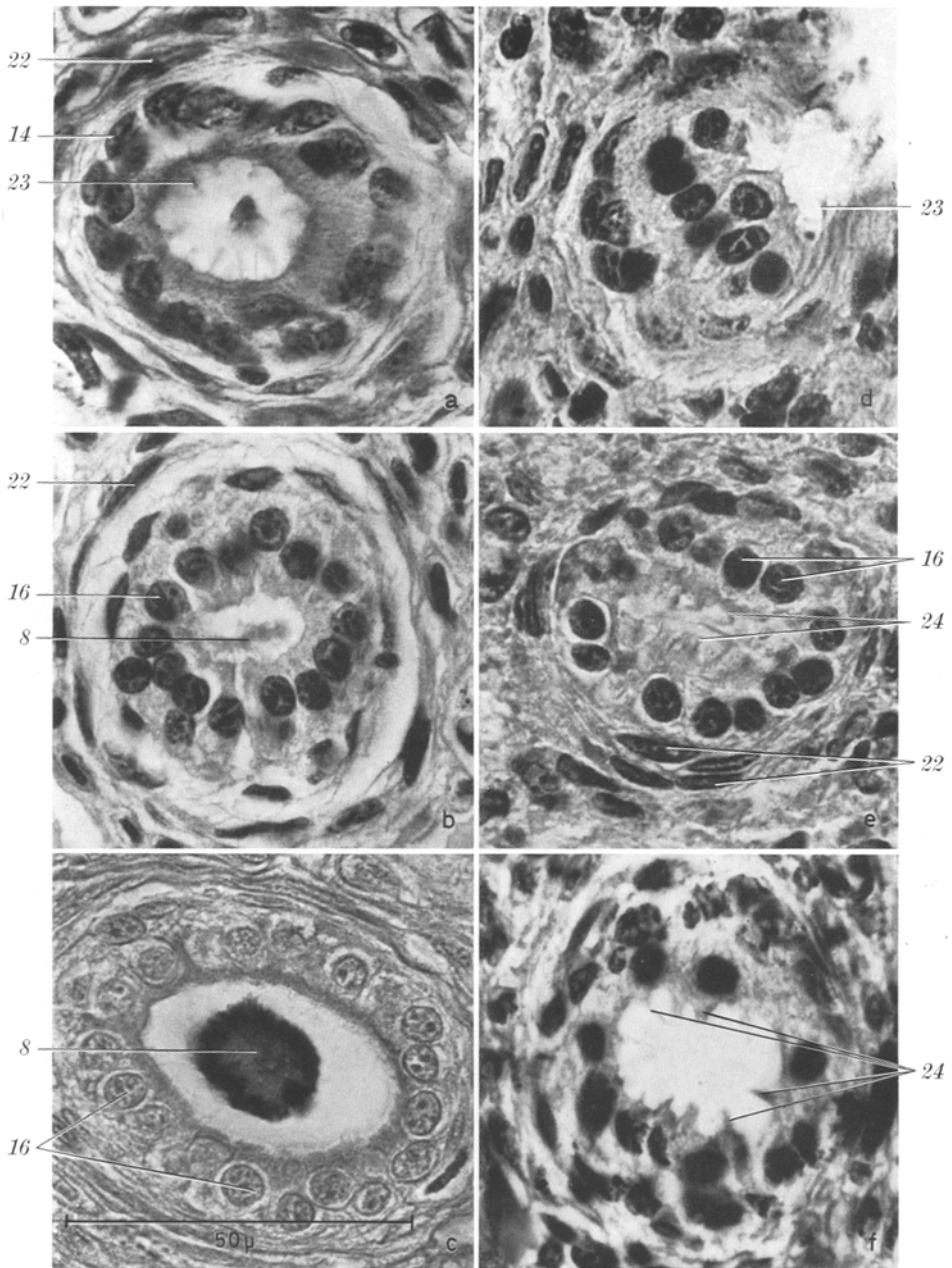


Abb. 8a—f. Fahrenholzsche Organe von *Calamoichthys*. Bouin. d schräg, die anderen quer, a distal, b basal. a und b HE; c Paraldehydfuchsin-Kernechtrot-Lichtgrün-Orange G; d, e und f Azan. Objektiv 100, 910:1. Abkürzungen wie in Abb. 7

Abb. 7a—d. Fahrenholzsche Organe, längs. Bouin, HE. a, c und d medial, b lateral. a und b *Calamoichthys*, Objektiv 100, 930:1. c und d *Polypterus delhezi*, Objektiv 100, 910:1  
 Abkürzungen: 1 Cutis, 2 Epidermis, 8 Schleim, 9 Zerreissung, 10 Fahrenholzsches Organ, 11 Öffnung des Fahrenholzsches Organes, 14 Wandzelle, 15 Stützzelle, 16 Sinneszelle, 18 sog. „Kolbenzelle“, jung, 19 sog. „Kolbenzelle“, Schleim enthaltend, 20 Cutispapille, 21 junge Becherzelle, 22 Mantelzelle, 23 Cilien der Wandzellen, 24 Cilien der Sinneszellen

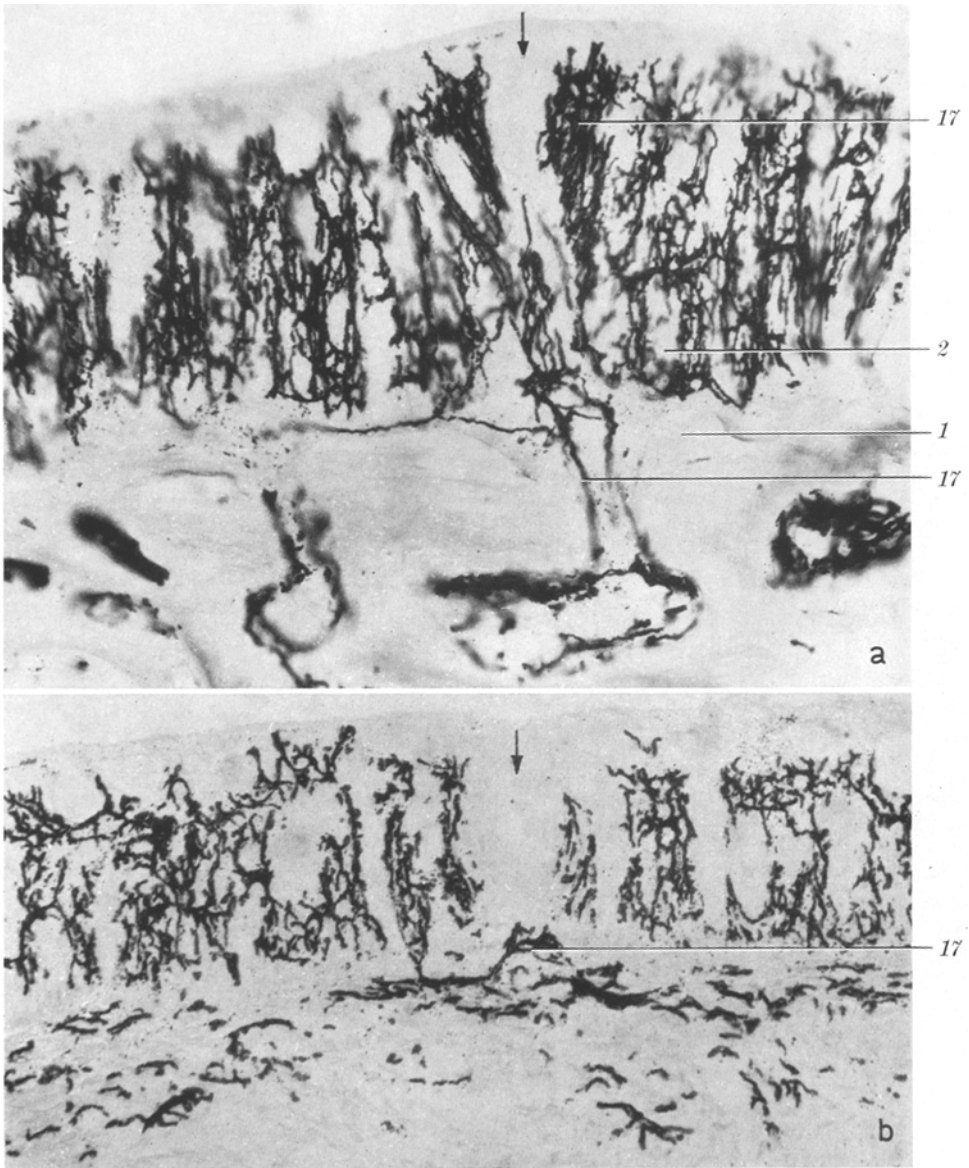


Abb. 9a—d. Kopfhaut von *Calamoichthys*. Formalin-Eisessig-Alkohol, Papaverin, Silber-  
 imprägnierung nach BODIAN-ZIESMER. a, b und c Haut quer, d Haut schräg geschnitten.  
 Schnittdicke a 16  $\mu$ , b 8  $\mu$ , c und d 10  $\mu$ . Objektiv 16, 240:1. Die Pfeile deuten auf die  
 Fahrenholz'schen Organe. 1 Cutis, 2 Epidermis, 17 Nervenfasern

Breite 3  $\mu$ ) und färbt sich mit Hämalaun (P. MAYER) nur schwach. Den basalen Teil der Kryptenwand und den Boden der Krypte kleiden 5—7 Reihen kubischer Zellen aus mit einem runden Zellkern (Durchmesser 6  $\mu$ ), der sich mit Hämalaun (MAYER) stark anfärbt. Diese kubischen Zellen besitzen je eine kräftige Cilie und



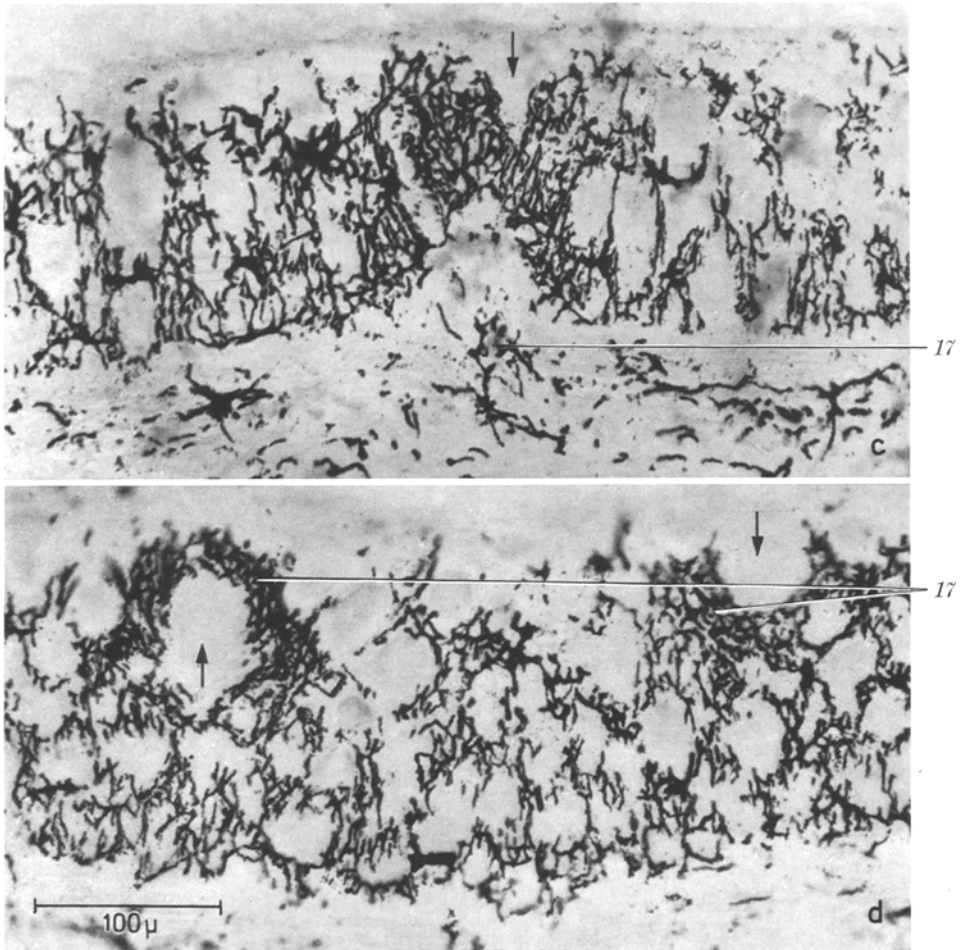


Abb. 9 c u. d

werden für Sinneszellen gehalten (Abb. 8 d—f). Ihre Cilien sind wesentlich dicker als die der schmalen Wandzellen. Die Sinneszellen werden seitlich gegen die Epidermis hin von langen, schmalen Zellen, die den Wandzellen im distalen Teil der Kryptenwand ähneln, mantelartig abgeschirmt. Diese Zellen werden als Mantelzellen bezeichnet. Basal von den Sinneszellen finden sich einige Stützzellen mit großen, eiförmigen Zellkernen, die sich mit Hämalaun schwächer anfärben als die Zellkerne der Sinneszellen. Das Lumen der Organe weist einen Inhalt auf, der nach Hämalaun-Eosin-Färbung locker strukturiert erscheint (Abb. 7 a, 8 b). Mit Paraldehydfuchsin läßt er sich besonders deutlich darstellen und erscheint als kompakte Masse (Abb. 8 c). Es handelt sich um Schleim. Weil in den Organen Schleimzellen fehlen, muß der Schleim von außen in sie hineingelangt sein, also den schleimbildenden Becherzellen und sog. „Kolbenzellen“ der Epidermis entstammen. Das Fehlen von paraldehydfuchsin-positiven Zellen

im Fahrenholzschcn Organ und sein Bau deuten darauf hin, daß es sich um ein Sinnesorgan handelt.

Die Silberimprägrierung nach BODIAN-ZIESMER (Abb. 9) zeigt, daß die Kopfepidermis von *Calamoichthys* reich innerviert wird. Freie Nervenendungen verzweigen sich in der Epidermis zu feinen Nervenetzen, die um die Seiten und die Basis der Fahrenholzschcn Organe herum besonders dicht sind. Oft läßt sich ein Nervengeflecht erkennen, das von der Cutis von unten her zur Basis des Organs zieht. Die Nervenetze, welche die Organe umspinnen, lassen sich von den freien Nervenendungen nicht unterscheiden und sind vermutlich Teile desselben Nerven. Ihre enge Verflechtung mit den freien Nervenendungen in der Kopfhaut weist darauf hin, daß die Fahrenholzschcn Organe durch den Nervus trigeminus (V), der auch die Kopfhaut sensibel versorgt, innerviert werden.

### Vergleich der Fahrenholzschcn Organe von Dipnoi und Brachiopterygii

Fahrenholzschc Organe wurden bei allen rezenten Gattungen der Brachiopterygii und Dipnoi gefunden. Während man bisher (GÉRARD, 1936) glaubte, daß die Organe bei den beiden, nicht miteinander verwandten, Fischklassen oder -unterklassen gleich seien, wird hier auf Gemeinsamkeiten und Unterschiede hingewiesen.

(a) Gemeinsame Merkmale der Fahrenholzschcn Organe der Dipnoi (*Protopterus dolloi*, *Lepidosiren paradoxa*, *Neoceratodus forsteri*) und Brachiopterygii (*Polypterus delhezi*, *Calamoichthys calabaricus*): Es handelt sich um epidermale Einsenkungen, die an der Epidermisoberfläche mit einer 10—30  $\mu$  weiten, runden Öffnung münden. Sie sind am Kopf in der Schnauzenregion besonders zahlreich. Hier treffen bis zu 25 Organe auf 1 qmm Hautfläche. Die Krypten werden in ihrem basalen Teil von einem einschichtigen Sinnesepithel ausgekleidet. Es finden sich 20—100 Sinneszellen mit je einem runden Zellkern. Der distale Teil der Krypte wird von Wandzellen mit einem dünnen, langen Zellkern ausgekleidet. An die Sinneszellen grenzen basalwärts Stützzellen an. Schleimzellen fehlen im Organ. Das Lumen enthält Schleim, der den Schleimzellen der Epidermis entstammt und von außen her in die Krypte hineingelangt ist. Die Fahrenholzschcn Organe werden innerviert: ein Nervengeflecht umgibt ihren basalen Teil. Es handelt sich um Sinnesorgane.

(b) Unterschiede zwischen den Fahrenholzschcn Organen der Dipnoi und der Brachiopterygii:

Dipnoi	Brachiopterygii
Das Organ ist in die Cutis eingesenkt.	Das Organ ist nicht in die Cutis eingesenkt. Eine Papille der Cutis ragt in die Epidermis hinein und umgibt die Basis des Organs.
Das Organ ist becher- bis schlauchförmig Die Krypte ist 85—350 $\mu$ tief.	Das Organ ist eiförmig. Die Krypte ist 60 $\mu$ tief.
Die Organe sind am Kopf besonders häufig, aber nicht auf die Kopfreion beschränkt. Sie fehlen auf den unpaaren Flossen.	Die Organe sind auf die Kopfreion beschränkt.
Die Organe sind einzeln oder auch in Gruppen beisammen und können gemeinsam ausmünden.	Die Organe sind immer einzeln, voneinander isoliert, und münden getrennt.

## Fortsetzung

Dipnoi	Brachiopterygii
Sinneszellen und Stützzellen grenzen seitlich an die übrigen Epidermiszellen an.	Sinneszellen und Stützzellen werden durch lange, abgeflachte Mantelzellen gegen die übrige Epidermis abgeschirmt.
Die distalen Wandzellen tragen, wie die obersten Epidermiszellen, einen „Cuticularsaum“.	Die Wandzellen tragen feine Cilien
Ich konnte bei den Sinneszellen kein Cilium finden, im Gegensatz zu FAHRENHOLZ (1929) und CORDIER (1936).	Jede Sinneszelle trägt ein kräftiges Cilium.
Die Zellkerne der Sinneszellen haben einen Durchmesser von 10—17 $\mu$ und sind kleiner als die Zellkerne der meisten übrigen Epidermiszellen.	Die Zellkerne der Sinneszellen haben einen Durchmesser von 6 $\mu$ und sind ebenso groß wie die Zellkerne der meisten übrigen Epidermiszellen.
Das Nervengeflecht erscheint ziemlich grob und tritt von der Seite her an die Organe heran.	Das Nervennetz ist fein und erreicht die Organe von unten her.

## Diskussion

Es wurde gezeigt, daß die Fahrenholzschen Organe, wie FAHRENHOLZ (1929) bereits vermutet, tatsächlich Sinnesorgane sind. Dies gilt sowohl für die Organe der Dipnoi als auch für die, FAHRENHOLZ (1929) noch nicht bekannten, Organe der Brachiopterygii. Weil diese Fische zwei verschiedenen Unterklassen (GRASSÉ, 1958) oder Klassen (BERG, 1958) angehören, überrascht, daß sie Sinnesorgane besitzen, die einander so ähneln, daß sie mit demselben Namen bezeichnet wurden (CORDIER, 1936; GÉRARD, 1936). Aber die Fahrenholzschen Organe der Dipnoi unterscheiden sich von denen der Brachiopterygii. Sie sind einander bei den beiden systematischen Gruppen anscheinend nicht homolog, sondern analog. Ihre morphologische Ähnlichkeit hängt wohl mit einer übereinstimmenden Funktion zusammen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die Fahrenholzschen Organe bei den Dipnoi und den Brachiopterygii durch verschiedene Nerven versorgt werden. Einen Hinweis auf ihre biologische Bedeutung geben (a) ihr Vorkommen bei den Dipnoi und Brachiopterygii, (b) ihre besondere Häufigkeit am Kopf und (c) die Lebensweise der Lungenfische und Flösselhechte. Beide Gruppen haben eine vergleichbare Lebensweise. Sie sind nachtaktive, großenteils durch Lungen atmende, räuberische Bodenfische. Den Tag verbringen sie gewöhnlich ruhig, in dunklen Verstecken verborgen. Nachts schwimmen sie lebhaft umher und kommen häufiger zur Wasseroberfläche, wo sie mit dem Maul Luft schnappen. Das Luftholen kann sehr schnell geschehen. Geblendete *Calamoichthys* und *Polypterus* können ebenso gut und schnell Luft holen wie sehende. Es wäre denkbar, daß die Fahrenholzschen Organe als eine Art Tastsinnesorgane die Tiere darüber informieren, wann sie sich der Wasseroberfläche nähern. Zu dieser Anschauung würde auch die Verteilung der Organe passen: bei den Brachiopterygii sind sie auf die Kopfreion beschränkt, bei den Dipnoi hier besonders zahlreich. Gegen diese Meinung könnte man anführen, daß für die Wahrnehmung der Wasseroberfläche auch die Seitenlinienorgane ausreichen dürften. Die Augen der Polypteriformes und besonders der Lepidosireniformes sind verhältnismäßig schwach ausgebildet; eine Retinomotorik fehlt (PFEIFFER, 1968).

Wenn wir die vorliegenden Ergebnisse mit den Angaben über die Dipnoi (PARKER, 1889; FAHRENHOLZ, 1929; CORDIER, 1936) vergleichen, so ergeben sich, neben Übereinstimmungen, vor allem die folgenden Verschiedenheiten. PARKER (1889) fand bei *Protopterus* in der Haut keine Sinnesknospen. FAHRENHOLZ (1929) entdeckte bei *Lepidosiren* Neurogemmae am Kopf und, weniger zahlreich, auch am Rumpf. CORDIER (1936) fand Sinnesknospen nur in der Kopfhaut von *Protopterus*. Nun wurden bei *Protopterus* zwar Sinnesknospen ebenfalls nur in der Kopfhaut gefunden, es wird aber bezweifelt, ob es sich dabei überhaupt um Geschmacksknospen (Neurogemmae) handelt. Nach FAHRENHOLZ (1929) weisen die nach ihm benannten Organe bei *Lepidosiren* „ganz gesetzmäßig eine nahe räumliche Vereinigung“ mit den Sinnesknospen auf. Dies war bei meinem *Lepidosiren* und *Protopterus* jedoch nicht der Fall. Beide Organtypen sind bei *Lepidosiren* am Kopf häufig und unregelmäßig verteilt. FAHRENHOLZ (1929) unterschied bei *Lepidosiren* in den Organen von distal nach basal Zylinder-, Wand- und Mantelzellen. Weil sich diese Zellen nur geringfügig durch ihre Form und Lage unterscheiden, dabei aber alle an das Lumen der Krypte angrenzen, werden sie hier alle, entsprechend ihrer Anordnung, als Wandzellen bezeichnet. FAHRENHOLZ (1929) glaubte an sekretorische Fähigkeiten der Wandzellen. Diese Vermutung hat sich nicht bestätigt. FAHRENHOLZ (1929) beobachtete Cilien an den Sinneszellen seines adulten *Lepidosiren*, CORDIER (1936) fand Cilien nur an den Sinneszellen juveniler *Protopterus* und nahm deshalb an, daß die Fahrenholzschen Organe des adulten *Protopterus* atrophiert seien. Bei allen untersuchten Dipnoi, die 45 mm lange *Protopterus*-Larve eingeschlossen, konnte ich keine Cilien sehen und auch keine Hinweise auf eine Atrophie der Organe bei adulten Dipnoi finden. Die Aussage von CORDIER (1936), wonach die Fahrenholzschen Organe „ne persistent pas pendent toute la vie dans leur intégrité morphologique“ kann ich nicht bestätigen. Desgleichen kann ich die Meinung von FAHRENHOLZ (1929) nicht teilen, wonach es „ohne weiteres klar“ sei, daß die Fahrenholzschen Organe „der Gruppe der Nervenbügel“ (Neuromasten) zuzurechnen seien.

Auch bezüglich der Fahrenholzschen Organe der Brachiopterygii ergeben sich Unterschiede zu einigen in der Literatur vertretenen Meinungen, die alle auf der Veröffentlichung von GÉRARD (1936) beruhen. Auf die Unterschiede zwischen den Fahrenholzschen Organen der Dipnoi und der Brachiopterygii wurde bereits hingewiesen. GÉRARD (1936) glaubte, daß bei *Polypterus* der Nervus facialis (VII), der auch die Seitenlinienorgane des Kopfes versorgt, die Fahrenholzschen Organe innerviert. Die vorliegenden Befunde deuten eher darauf hin, daß sie vom Nervus trigeminus (V), der auch die Kopfhaut sensibel versorgt, innerviert werden. GÉRARD (1936) kam zu seiner Anschauung, weil er die Fahrenholzschen Organe, wie FAHRENHOLZ (1929), für Seitenlinienorgane hielt: „Par leur structure, les organes de Fahrenholz doivent être regardés comme des organes latéraux .... Les organes de Fahrenholz du Polyptère peuvent être homologués aux ampoules de Lorenzini des Sélaciens .... Cette forme d'organes latéraux qui se serait perdue chez les Téléostéens ...“. Belege zugunsten dieser Spekulationen gibt es nicht. Vielleicht handelt es sich gar nicht um Seitenlinienorgane. Warum die Fahrenholzschen Organe den Lorenzinischen Ampullen der Selachii, denen sie kaum ähneln, homolog sein sollten, vermag ich nicht einzu-

sehen. Nichts deutet darauf hin, daß die Fahrenholzchen Organe primitiv sind. Ob ähnliche Organe auch bei einigen Teleostei vorkommen, läßt sich vorerst nicht entscheiden, weil bisher die Haut von nur wenigen Arten (bestenfalls 200 von 20000 Arten, also 1%) untersucht wurde. Bei *Latimeria chalumnae* J. SMITH 1939, der einzigen rezenten Art der Crossopterygii, fehlen Fahrenholzche Organe und vergleichbare Strukturen (PFEIFFER, unveröffentlicht).

### Literatur

- ADAM, H., u. G. CZIHAK: Arbeitsmethoden der makroskopischen und mikroskopischen Anatomie. Stuttgart: G. Fischer 1964.
- BERG, L. S.: System der rezenten und fossilen Fischartigen und Fische. Berlin: VEB Deutscher Verlag der Wissenschaften 1958.
- CORDIER, R.: Les organes sensoriels cutanés du Protoptère. Bull. Acad. roy. Méd. Belg., Cl. d. Sci., V. sér. **22**, 474—483 (1936).
- FAHRENHOLZ, C.: Über die „Drüsen“ und die Sinnesorgane in der Haut des Lungenfisches. Z. mikr.-anat. Forsch. **16**, 55—74 (1929).
- GEGENBAUR, C.: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere mit Berücksichtigung der Wirbellosen, Bd. 1. S. 113—114. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1898.
- GÉRARD, P.: Les appareils sensoriels de l'épiderme chez *Polypterus weeksi*. Ann. Soc. roy. zool. Belg. **67**, 33—40 (1936).
- GRASSÉ, P.: Traité de Zoologie, t. 13. Paris: Masson & Cie. 1958.
- IWAI, T.: A comparative study of the taste buds in gill rakers and gill arches of teleostean fishes. Bull. Misaki Marine Biol. Inst., Kyoto Univ. **7**, 19—34 (1964).
- KERR, J. G.: The development of *Lepidosiren paradoxa*. Part 3. Development of the skin and its derivatives. Quart. J. micr. Sci., N. S. **46**, 417—459 (1903).
- Normal plates of the development of *Lepidosiren paradoxa* and *Protopterus annectens*. In: F. KEIBEL, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena: G. Fischer 1909.
- KÖLLIKER, A.: Histologisches über *Rhinocryptis (Lepidosiren) annectens* Pet. I. Von der Haut. Würzburg. naturw. Z. **1**, 11—19 (1860).
- OXNER, M.: Über die Kolbenzellen in der Epidermis der Fische. Jena: Z. Naturw. **40**, 589—646 (1905).
- PARKER, W. N.: Zur Anatomie und Physiologie von *Protopterus annectens*. Ber. naturforsch. Ges. Freiburg i. Br. **4**, 83—108 (1889).
- PFEIFFER, W.: Über die Schreckreaktion bei Fischen und die Herkunft des Schreckstoffes. Z. vergl. Physiol. **43**, 578—614 (1960).
- Vergleichende Untersuchungen über die Schreckreaktion und den Schreckstoff der Ostariophysen. Z. vergl. Physiol. **47**, 111—147 (1963).
- Schreckreaktion und Schreckstoffzellen bei Ostariophysen und Gonorhynchiformes. Z. vergl. Physiol. **56**, 380—396 (1967).
- Retina und Retinomotorik der Dipnoi und Brachiopterygii. Z. Zellforsch. **89**, 62—72 (1968).
- Das Geruchsorgan der Polypteridae (Brachiopterygii, Pisces). Z. Morph. Tiere (im Druck).
- ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. München: Oldenbourg 1948.
- SEMON, R.: Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des *Ceratodus forsteri*. In: F. KEIBEL, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Jena: G. Fischer 1901.

Dr. WOLFGANG PFEIFFER  
 Zoophysiologisches Institut  
 der Universität Tübingen  
 74 Tübingen (Germany), Hölderlinstraße 12