© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über die Entwicklung des Herzens und der grofsen Gefäfsstämme bei den Selachiern.

Von

Paul Mayer.

Mit Tafel 11 und 12.

Die Darstellung, welche wir über die frühesten Zustände der Gefäße bei den Selachiern in den Lehrbüchern[1] antreffen, fußt, wie es scheint, ausschließlich auf Balfour. Dieser spricht sich in seiner Entwicklungsgeschichte der Haifische p. 230 ff. etwa folgendermaßen aus. Im Stadium *G* zeige sich unmittelbar hinter der Kiemenregion zwischen der Wand des Schlundes und dem Darmfaserblatte ein Hohlraum, das Herz. Es habe zuerst noch keine Musculatur, sondern bestehe nur aus einem Endothel. Es sei von vorn herein unpaar; wenigstens habe er »failed to find in Elasmobranchs any traces of two distinct cavities coalescing to form the heart« (p. 231) und sehe daher auch das ursprünglich doppelte Herz der übrigen Wirbelthiere als eine secundäre Bildung an. Die Aorta werde wie bei allen Vertebraten doppelt angelegt; die Anordnung der Arterien biete keine Besonderheiten dar. Dagegen sei das Venensystem anfänglich stark von dem definitiven Zustande verschieden. So entwickeln sich die Cardinalvenen erst verhältnismäßig spät. Zunächst bestehe nämlich nur eine einzige unpaare Vene als directe Fortsetzung des Herzens nach hinten und liege als solche ventral vom Darme, sowohl in seinem präanalen als auch in seinem postanalen Abschnitte. [Balfour bezeichnet sie als Vena splanchnica oder subintestinalis; der letztere Name verdient, weil er rein morphologischer Natur ist, den Vorzug und ist auch allgemein angenommen worden.] In der Gegend der Cloake, wo der Darm mit der Haut in Berührung steht, müsse

[1] Ich citire hier als das neueste nur das Wiedersheim'sche »Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere« in der 2. Auflage von 1886, wo p. 673 ff. die Organe des Kreislaufes abgehandelt werden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sich die Subintestinalis natürlich gabeln; gewöhnlich seien ihre beiden Zweige von ungleichem Durchmesser. Nach ihrer Vereinigung hinter dem After verlaufe sie wiederum unpaar als Caudalis unter dem Darme bis dicht an das Ende des Schwanzes.

Dieser einfache Zustand, welcher Balfour zum Vergleiche des Circulationssystemes bei Würmern und Wirbelthieren veranlasst, dauere bis zum Stadium *K* fort, um alsdann sich von Grund aus zu ändern. Dies geschehe theils durch den Schwund des postanalen Darmes — falle er fort, so hindere im Schwanztheile nichts die Subintestinalis daran, so weit dorsal zu rücken, dass sie unmittelbar unter die Aorta zu liegen komme — theils durch das Auftreten der Cardinalvenen. Diese »make their appearance before the close of stage *K*, and very soon unite behind with the unpaired section of the caudal vein«. Sei die Vereinigung erfolgt, so zerfalle die Subintestinalis »in front into a number of smaller vessels«. Von den beiden Zweigen um die Cloake schwinde erst der unbedeutende, dann der mächtige, und die Cardinales bleiben so als directe Fortsetzung der Caudalis nach vorn übrig. »This latter then becomes prolonged forwards, and the two posterior cardinals open into it some little distance in front of the hind end of the kidneys« (p. 234).

Diese knappen Angaben über die Cardinales, welche Balfour als nachträgliche Erwerbungen der echten Vertebraten bezeichnet, sind mir in ihrem letzten Satze, den ich desswegen auch wörtlich angeführt habe, nicht ganz klar geworden. Sie erfahren aber in der »Comparative Embryology« Vol. 2 p. 535 ff. nur einen Zusatz dahin, dass die Subintestinalis nicht zu Grunde gehe, sondern dass das größte unter den »smaller vessels«, in welche sie zerfalle, als besondere Vene der Spiralklappe erhalten bleibe; im Übrigen ist Balfour's Bericht vom venösen und arteriellen Gefäßsystem (über das Herz vgl. unten p. 357) der nämliche, wie ich ihn oben kurz wiedergab.

Was ich selbst an eigenen Beobachtungen zu bieten habe, darf im Großen und Ganzen als eine Bestätigung der Balfour'schen Darstellung angesehen werden. Jedoch kann ich einigermaßen in so fern über ihn hinausgehen, als es mir gelungen ist, auf noch früheren Stadien die Duplicität der Gefäße, das Herz nicht ausgeschlossen, theils streng zu beweisen, theils wenigstens sehr wahrscheinlich zu machen. Dass ich in Folge hiervon einzelne von Balfour's phylogenetischen Schlüssen nicht anerkennen darf, braucht kaum besonders hervorgehoben zu werden; ich werde am Schlusse meiner Arbeit noch darauf zu sprechen kommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entwicklung der Aorta.

Sie ist zwar im Rumpfe bedeutend früher vorhanden als im Schwanze, legt sich aber in beiden Regionen des Körpers gleichartig an, so dass es einerlei ist, ob man ein jüngeres Stadium mehr vorn oder ein älteres mehr hinten untersucht. Man wird auf dünnen Querschnitten (von 5—10 μ) stets finden, dass das Mesoderm entweder mit seinem ventralen freien Rande sich direct nach innen und oben umbiegt, oder aber aus seiner ventralen Portion Zellen und Zellhäufchen hervorgehen lässt (*Torpedo* Taf. 12 Fig. 5, 6, *Scyllium* Taf. 12 Fig. 11); in beiden Fällen wandern diese mit Ausläufern versehenen Zellen am Darme entlang und gruppiren sich schließlich derart, dass sie Hohlräume begrenzen. Von einer soliden Anlage der Gefäße mit nachträglicher Aushöhlung habe ich mich nirgend mit Sicherheit überzeugen können, möchte sie auch nicht einmal für wahrscheinlich halten; nur ist es bei so jungen Embryonen ungemein schwierig zu entscheiden, ob Lücken im Mesoderm (z. B. Taf. 12 Fig. 14 *g*) Kunstproducte sind oder echte Gefäße — in diesem Falle natürlich Venen — darstellen, welche durch Auseinanderweichen von Mesodermzellen zu Stande gekommen sind. Dem sei aber wie ihm wolle, so viel ist gewiss, dass eine Zeitlang das ganze arterielle Gefäßsystem in Rumpf und Schwanz sich auf diese beiden Aorten beschränkt, welche — und auch Balfour zeichnet (Taf. 10 Fig. 6) und beschreibt es in ähnlicher Weise — dicht neben einander zwischen Chorda und Darm verlaufen. Sie treten ontogenetisch später auf als der subchordale Strang oder, wie ich ihn kürzer nennen möchte, die Subchorda; hiernach könnte es den Anschein gewinnen, als sei diese es, welche ihre Verschmelzung zum unpaaren Gefäße hindere. Dies ist jedoch nicht richtig. Zwar liegt, so lange die Subchorda noch mit ihrem Mutterboden, dem Darme, zusammenhängt (z. B. Taf. 12 Fig. 3), die rein physikalische Unmöglichkeit zur Vereinigung vor; indessen sieht man doch, wie die Abbildungen Fig. 1 und Fig. 14 beweisen, dass sie sich bereits vom Darme abgelöst hat und nur noch an der Chorda hängt, ehe die bis dahin paaren Aorten in den Zwischenraum hineinwandern und unpaar werden. Diese beiden Processe stehen aber zeitlich einander sehr nahe.

Entwicklung der Subintestinalis und ihrer Zweige im Schwanze.

Wenn Balfour sagt: »There is at first one single primitive vein continous in front with the heart« etc., so hat er die frühesten

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Stadien auf das Venensystem hin nicht untersucht, oder aber seine Schnitte waren nicht gut genug, um ihm einen Einblick in diese Verhältnisse zu erlauben. Ich bin natürlich weit entfernt davon, ihm hierüber einen Vorwurf machen zu wollen, denn seine Entwicklungsgeschichte der Selachier ist so voll von neuen Thatsachen und Schlüssen, dass es leicht verzeihlich erscheint, wenn er einem einzelnen Punkte vielleicht weniger Aufmerksamkeit zuwandte, als die Sache verdiente. Die erste Anlage der Subintestinalis ist nämlich durchaus nicht einfach, sondern doppelt. Wie überhaupt die großen Venenstämme in ihrem Auftreten den Arterien vorauszueilen scheinen, so findet man auch am Rumpfe und Schwanze junger Embryonen bereits sehr umfangreiche Venen, wenn die beiden Aorten entweder überhaupt noch gar nicht vorhanden oder noch sehr klein sind. Auf recht frühen Stadien fehlt im hinteren Theile des Körpers jegliche Spur von Gefäßen, während sie im Rumpfe schon deutlich sind. Gleichwohl erfolgt das Wachsthum der Venen nicht von vorn nach hinten, vielmehr scheint der Ort, von wo es ausgeht, an der Übergangsstelle des Rumpfes in den Schwanz zu liegen. Es ist mir aber nicht möglich gewesen, dies mit voller Sicherheit zu ermitteln, und zwar aus folgendem Grunde. In dem Abschnitte, wo der Darm noch in offener Communication mit dem Dotter steht, sind bei sehr jungen Embryonen die Venen rechts und links vom Darme zwar hinten ungemein groß und deutlich, liegen auch ziemlich hoch; je weiter man aber bei Betrachtung der Schnitte nach vorn kommt, desto mehr sieht man sie an den Seiten des Darmes nach unten wandern und schließlich aus dem eigentlichen Embryo auf den Dotter übergehen. (Man vergleiche Taf. 12 Fig. 12, wo noch gar keine Gefäße sondern erst ihre Anlagen vorhanden sind, mit Fig. 13 und dem noch weiter vorn geführten, in Fig. 14 abgebildeten Schnitte). Sehr viel mehr nach vorn rücken alsdann wiederum Gefäße aus dem Dotter in den Körper des Embryo herein und münden bald ins Herz. Eine Strecke weit sind daher thatsächlich auf diesen ganz jungen Stadien die Venen noch nicht im Embryo s. str. vorhanden; wie sie sich aber auf dem Dotter verhalten, habe ich nicht sicher feststellen können, weil die Schnitte diese Partien nicht oder nur lückenhaft enthielten. Wahrscheinlich jedoch stehen die Längsvenen, welche in den Dotter hinausbiegen, und die, welche weiter vorn aus ihm wieder in den Embryo hereingelangen, mit einander in Zusammenhang. Jedenfalls begleitet später auch an den Stellen, wo zur Zeit noch keine Venen sichtbar sind, je eine den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Darm continuirlich rechts und links, während zugleich je eine andere ihnen mehr oder weniger parallel in der Dotterhaut verläuft. Man hätte dann freilich die Wahl, ob man die letzteren Venen als die hauptsächlichen und die eigentlichen Darmvenen als ihre Zweige betrachten will, oder umgekehrt; wenn man aber sieht, dass die Darmvenen im Schwanze sich direct in die Darmvenen des Rumpfes fortsetzen, so wird man diese auch trotz ihres geringeren Kalibers für die hauptsächlichen und diejenigen der Dotterhaut für ihre Abzweigungen zu halten geneigt sein. Überhaupt muss man ja die Dotterhaut, sobald in ihr alle 3 Blätter vertreten sind, als die laterale und ventrale Wand des Rumpfes auffassen, die nur in frühen Stadien gegenüber dem dorsalen Theile des Embryo enorm umfangreich ist und daher auch eine ergiebige Verzweigung der Gefäße bereits dann aufweist, wenn im Embryo s. str. die Längsstämme, wie gleich gezeigt werden soll, kaum erst Zweige abgeben.

Diese Auseinandersetzung gewinnt an Interesse, wenn man sich die Anschauungen von His[1] vergegenwärtigt, den ich hier zu citiren habe, weil er auch über die Haifische Thatsächliches beibringt. Er sagt nämlich Folgendes: »Bei Plagiostomen ist der Raum des embryonalen Körpers zur Zeit der ersten Bildung nicht so knapp ausgespart, wie bei Knochenfischen und es treten hier verhältnismäßig früh die Spaltlücken zwischen den einzelnen Primitivorganen auf. Dieselben sind aber, wie dies ja auch die Abbildungen von Balfour bestätigen, Anfangs völlig leer und dann nimmt die Ausfüllung derselben ihren Anfang mit dem Hereintreten, theils von einzelnen Zellen theils von Zellensträngen aus dem Gefäßhofe. Bei Embryonen von Balfour's Stadien *G* oder *H* finde ich außerhalb des Körpers Gefäßanlagen und Blutinseln schon angelegt und es treten Fortsätze derselben bis in die Nähe des Körpers; dieser enthält indessen noch keine Blutgefäße, sondern nur vereinzelte Zellen (Leucocyten) in den Lücken um die Chorda herum.« Dies ist vollkommen richtig. In den Gefäßen der Dotterhaut ist das Blut früher vorhanden, als im Embryo s. str., auch sind die Gefäße selbst eher da. Aber dies ändert an der Phylogenese der Kreislaufsorgane nichts, weder im Allgemeinen, noch in diesem speciellen Punkte. Denn weil das Mesoderm, aus welchem sie sich entwickeln, zeitlich und räumlich den beiden primären Keimblättern folgt, so liegen die

[1] W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). in: Arch. Anat. Phys. Anat. Abth. 1882 p. 62—108. Citat p. 87.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

allerersten Gefäße doch am Darm, und zwar, da ja der Dotter ventral zuletzt umwachsen wird, lateral.

Ich betone: eine Zeit lang finden wir zwei kontinuirliche Venen im Körper des Embryo, je eine rechts und links vom Darme. Vorn münden sie ins Herz, hinten laufen sie frei aus und biegen nicht etwa in die beiden Aorten um. Außer ihnen, aber im Zusammenhange mit ihnen, verläuft im Dotter eine große Vene links und eine eben solche rechts, von denen auch bereits Zweige abgehen mögen. Lange aber dauert dieser Zustand nicht. Denn schon auf etwas späteren Stadien werden die beiden Körpervenen unpaar. Dies geschieht im Allgemeinen in der Richtung von vorn nach hinten, jedoch im Rumpfe wesentlich anders als im Schwanze. Da sich nämlich der Darm in seinem mittleren Theile später zu einem Rohre schließt, als hinten, so liegt hier gewissermaßen ein mechanisches Hindernis zur Vereinigung der paaren Venen vor. Dies scheint mir das Verhalten zu erklären, wie ich es in Taf. 12 Fig. 9, 8 und 7 wiedergegeben habe, wo bei bereits unpaarer Aorta die Venen weiter vorn noch paar, hinten schon unpaar sind. Alsdann findet, wie das Vorkommen von Blutkörperchen in den Gefäßen und die Existenz des Herzens nahe legen, schon Circulation statt; allerdings erst im präanalen Körpertheile, denn weiter nach hinten fehlen die Gefäße überhaupt noch. Es ist nun interessant zu sehen, wie außer der (paaren oder unpaaren) Aorta und der (paaren oder unpaaren) Subintestinalis bereits Quergefäße vorhanden sind. Dieselben (Taf. 11 Fig. 17, Taf. 12 Fig. 7, 8, 10 etc.) umgürten den Darm und auch nur ihn; denn außer ihnen sind im Rumpfe und Schwanze absolut keine Spuren von Gefäßen oder selbst nur Anlagen dazu wahrnehmbar, lassen auch noch geraume Zeit auf sich warten. Dieses eigenthümliche Verhalten bleibt im Schwanz ungemein lange bestehen; denn sogar bei *Torpedo*-Embryonen von 12 mm Länge sind die Quergefäße noch vorhanden, führen auch Blut (Taf. 11 Fig. 17). Es ist daher jede Möglichkeit dazu ausgeschlossen, dass wir es hier mit Kunstproducten zu thun haben könnten; einzig und allein ließe sich zugeben, dass ihr so verschiedenartig weites Lumen mitunter nicht der Natur entspreche. Da sie aber nicht genau senkrecht zur Längsachse des Embryo verlaufen, so habe ich nur vergleichsweise selten die Communication von Aorta und Subintestinalis auf ein und demselben Schnitte (Taf. 12 Fig. 7) angetroffen. Da ferner diese sehr zarten Gebilde auf Längsschnitten viel weniger auffallen, als auf Querschnitten, so bin ich mir nicht

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

darüber ins Klare gekommen, ob sie metamer sind. Höchst wahrscheinlich nicht; denn obwohl sich die Darmwand in einigermaßen segmentalen Abständen verdünnt, so dass Platz für entsprechende Anschwellungen der Vene bleibt, welche ja zwischen Darm und Muskeln liegt, so geht doch nicht von jeder solchen Anschwellung ein Quergefäß nach oben zur Aorta ab. Allerdings wäre es möglich, dass die Ungleichmäßigkeiten nur in der nicht genau gleichzeitigen Entwicklung aller dieser Gefäße ihren Grund hätten, was bei den zu nur kurzer Existenz bestimmten Organen (dem Schwanzdarme sowohl als auch diesen Gefäßen selber) vielleicht nicht auffällig erscheinen möchte. Übrigens darf ich nicht versäumen, darauf hinzuweisen, dass bereits SCHNEIDER[1] die Quergefäße gezeichnet hat, allerdings unrichtig, und dass er sie darum auch irrthümlich als Lymphräume gedeutet hat. KOWALEVSKI[2] dagegen, welcher 9 Jahre früher (1870) gleichfalls einige Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Selachier bekannt machte, darunter den berühmten Canalis neurentericus, kam damals nicht weiter als bis zur Erkennung vereinzelter Zellen zwischen Darm und Mesoderm, obwohl die Zeichnungen bei gutem Willen die beiden Venen und ein Stück eines Quergefäßes erkennen lassen[2].

Die Vereinigung der beiden Hauptvenen zur Subintestinalis stößt, wie gesagt, im Rumpfe so lange auf ein Hindernis, als der Darm ventral noch mit dem Dotter zusammenhängt. Während dieser Periode vollzieht sie sich im Schwanze bereits in der Art, dass beide Venen ventral vom Darme zusammenrücken und verschmelzen. Dies

[1] ANTON SCHNEIDER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879. Taf. 12 Fig. 1. Text p. 98: »Dann legt sich die Darmfaserplatte an den Darm, es bleibt aber noch eine geraume Strecke an beiden Seiten des Darmes, ein ziemlich weiter von Bindegewebszellen ausgekleideter Raum, welchen man wohl als Lymphraum betrachten darf.« Ich wurde auf diese ziemlich verborgene Stelle erst ganz am Schlusse meiner Untersuchungen aufmerksam.

[2] A. KOWALEVSKI, Zur Entwicklungsgeschichte der Haie, nach Beobachtungen an *Mustelus laevis* und *Acanthias vulgaris*. in: Schrift. Nat. Ges. Kiew 1. Bd. 1871 (russisch) p. 163—187 Taf. 7 und 8. Es heißt auf p. 178: »Der Schnitt ..... zeigt uns das Auftreten eines ganz neuen Systems von Zellen, die zwischen dem Darmdrüsenblatte und der Darmfaserplatte des mittleren Blattes liegen. Diese Zellen verbreiten sich auch nach oben und lagern sich zwischen Nervenrohr, Haut und Chorda. Aus diesen Zellen entstehen die Gefäße und sie entsprechen den Zellen des Hühnchens, welche HIS aus dem weißen Dotter ableitet und welche nach den Beobachtungen dieses Forschers durch den Keimwall in die Spalte zwischen den beiden Hüllen des Darmcanales dringen sollen.« Hiervon könne aber bei Plagiostomen keine Rede sein.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sollte streng in der Richtung von vorn nach hinten geschehen, da ja auch die Schwanzsegmente selbst in dieser Richtung zu sprossen scheinen, so dass in jedem jüngeren Metamere dieselben Vorgänge von Neuem sich abspielen, die ein älteres bereits durchgemacht hat. Aber auch hier finden wir Unregelmäßigkeiten. In dem Maße, wie der postanale Darm sich rückbildet, werden die ihn umspinnenden Gefäße relativ (vielleicht auch absolut) kürzer und dicker, so dass er zuletzt förmlich in einem Sinus zu liegen scheint, welcher indessen eigene Wandungen besitzt und so ganz deutlich seinen Ursprung zu erkennen giebt (Taf. 11 Fig. 17). Weil der Darm sich aber durchaus nicht etwa ebenfalls in der Richtung von vorn nach hinten rückbildet, sondern eher in der entgegengesetzten, so ergeben sich daraus Complicationen. So ist z. B. bei *Torpedo* in (ob segmentalen?) Intervallen die Darmwand ventral in einen Zipfel ausgezogen, so dass die Subintestinalis alsdann noch paar bleibt, während sie vor und hinter einer solchen Stelle bereits unpaar ist. (Ähnliche Verhältnisse kommen bei der Verschmelzung der beiden Aorten vor, die zuerst stellenweise erfolgt, so dass Stücke der unpaaren mit paaren abwechseln.) Wie groß diese Abweichungen sein können, das zeigen die Fig. 12—17 der Taf. 11, welche alle einer einzigen Schnittserie angehören und den postanalen Theil des Embryo betreffen. Ganz hinten (Fig. 17) haben wir paare Venen, dann eine unpaare Subintestinalis, darauf bei kaum größerem Darme paare, dann wieder ihre Verschmelzung unter dem Darme; dieser fehlt weiter nach vorn gänzlich, tritt aber dann nochmals auf (Fig. 13), und nun liegen die Venen als Subintestinalis bereits über dem Darme, um diese Lage bis vor den After beizubehalten. Bei einem anderen Embryo habe ich ferner dorsal vom Darme eine kleine Vene beobachtet (Fig. 18), welche in Volum und Lage auf den Folgeschnitten etwas schwankt. Und so werden, bis aus dem ursprünglich doppelten Gefäße ein einheitliches geworden ist, wohl allerlei im Einzelnen unverständliche Processe auftreten, die aber doch schließlich zur Verschmelzung führen. Was aus dem postanalen Darm wird — ob Mesodermzellen oder ob Nährmaterial für Leucocyten — habe ich eben so wenig feststellen können, wie das weitere Geschick der Quergefäße um den Darm, die gleichfalls zu Grunde gehen, so dass sie auf späteren Stadien nur noch ganz nahe dem Ende des Schwanzes zu finden sind.

Während so im Schwanze des Embryo bei dem frühzeitigen Abschlusse des Körpers auf der Bauchseite die beiden Venen sich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf ziemlich einfache Weise vereinigen, gehen im Rumpfe wegen des Nahrungsdotters noch allerlei andere Processe nebenher und erschweren die definitive Gestaltung der Hauptvene ungemein. Ehe ich daher die Subintestinalis in diesem Theile ihres Verlaufes besprechen kann, muss ich die Dotter- und Nabelgefäße erörtern.

Circulation auf dem Dottersacke. Nabelgefäfse.

Im Großen und Ganzen kann ich der Darstellung, welche Balfour (Haifische, p. 235 ff.) von der Circulation auf dem Dottersacke entwirft, nur zustimmen; gleich ihm habe ich die Hauptstadien lebend beobachtet und das Meiste auf Schnitten controllirt. Der Embryo ist freilich, so lange er noch sehr jung ist, zu undurchsichtig, um Beobachtungen über den Blutstrom zu ermöglichen, was um so mehr zu bedauern ist, als ich gern den Kreislauf in den paaren Gefäßen gesehen hätte. Bei *Pristiurus* z. B. von etwa 4 mm Länge (bei natürlicher Krümmung; dies würde reichlich 5 mm bei künstlich gestrecktem Körper ergeben), der bereits Bewegungen mit Kopf und Schwanz macht, sieht man allerdings das Herz schlagen, aber das ist auch Alles. Dagegen kann man später, wenn das Blut erst lebhaft roth geworden ist, schon mit einer guten Lupe die Strömungsverhältnisse in der Haut des Dottersackes und auch in den Hauptgefäßen des Embryo leicht wahrnehmen.

Balfour nun beschreibt 5 Stadien: im ersten, wo das Blastoderm bereits etwa die Hälfte des Dotters überzieht, findet er nur die Arteria omphalica[1], die sich an ihrem Ende in zwei bogenförmige Äste gabelt, nimmt aber das Vorhandensein von Venen am verdickten Rande des Blastoderms an. Ich habe hierzu nur zu bemerken, dass zwar die Arterie mit ihren zwei Ästen alsdann in der That vorhanden und auch, wie conservirte und gefärbte Präparate lehren, mit Flüssigkeit und zelligen Elementen gefüllt ist; da aber die rothen Blutkörperchen noch fehlen, so lässt sich auf der weißen Unterlage, welche der Dotter bietet, die Circulation nicht verfolgen.

Im zweiten Stadium überzieht das Blastoderm den Dotter bis auf eine kleine fast kreisförmige Stelle. Diese wird von den beiden Ästen einer starken Vene umfasst, welche von dort aus sich direct auf den Embryo zu wendet; die beiden Äste der Arterie

[1] His (Über die Bildung der Haifischembryonen. in: Zeit. Anat. Entw. 2. Bd. 1877 p. 115 Taf. 7 Fig. 9) nennt sie »Gefäßstreifen« und unterscheidet ferner einen »Blutstreifen«, längs dessen später eine Vene [omphalica?] verlaufe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

erstrecken sich weit über den Bereich des Embryo hinaus und berühren sich, indem sie den venösen Kreis umfassen, mit ihren Enden beinahe, bilden also eine fast geschlossene weite Ellipse. Ich kann die Richtigkeit dieser Darstellung lediglich bestätigen.

Im dritten Stadium ist der Dotter völlig vom Blastoderm eingehüllt, darum auch der venöse Kreis verschwunden; der arterielle Ring verbreitet sich bereits über den halben Dotter. Ein wenig später, im 4. Stadium, ist der Theil des Dotters ohne arterielle Gefäße nur noch klein, und im 5. und letzten sogar ganz in Fortfall gekommen, so dass nun sowohl der venöse als auch der arterielle Gefäßstamm ohne jegliche Ringbildung sich einfach baumförmig auf dem Dottersacke verbreiten.

Über das 3. Stadium besitze ich keine eigenen Beobachtungen; das 4. und 5. sind mit Ausnahme eines einzigen Punktes richtig geschildert. Balfour sagt nämlich: »The venous trunk leaves the body on the right side, and the arterial on the left« (p. 237). Dies wird manchem Leser ziemlich bedeutungslos erscheinen und kam auch mir anfänglich so vor. Ich nahm mir aber doch die Zeit, nicht nur einige lebende Embryonen, sondern auch Quer- und Längsschnitte daraufhin anzusehen und fand, dass bei *Pristiurus*, *Raja*, *Torpedo*, *Mustelus* und den beiden *Scyllium*-Arten die Lageverhältnisse der Umbilical-Arterie und -Vene umgekehrt sind. Übrigens giebt Balfour auf Taf. 11 Fig. 9 eine richtige Abbildung, so dass mir sein Irrthum im Texte nicht recht verständlich ist. Schneider wiederum sagt von *Spinax acanthias* ausdrücklich, die Arterie gehe rechts von der Aorta ab, zeichnet sie aber in mehreren Figuren der Tafel 12 links[1]. Auch Leydig[2] bildet sie für *Acanthias* links ab, da er aber im Texte »ein oder zwei (?) Äste hinaus in den Gefäßhof«

[1] Sollten diese Abweichungen zwischen Beschreibung und Abbildung darin ihren Grund haben, dass die Schnitte beim Ordnen auf dem Objectträger mit der Unterseite nach oben geriethen, oder wurde der Embryo in der Richtung von hinten nach vorn geschnitten? Wahrscheinlich war Letzteres der Fall, denn auch bei der Beschreibung wird derselbe Weg eingeschlagen. — So lange mir für mein Thema der Unterschied in den beiden Antimeren noch ohne besondere Bedeutung erschien, hatte ich meine eigenen Zeichnungen einfach so angefertigt, wie die Schnitte auf dem Objectträger lagen, habe aber später durch den Lithographen alle diejenigen spiegelbildlich umdrehen lassen, welche von hinten nach vorn aufgereiht waren. Darum entspricht nun in sämmtlichen Abbildungen der Tafeln 11 und 12 die rechte Seite der Figur der linken des Körpers, wie dies allgemein gebräuchlich ist.

[2] F. Leydig, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. p. 98. Taf. 4 Fig. 3.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dringen lässt, so ist dem sonst so scharfsichtigen Beobachter, dessen Zeichnung im Übrigen genau ist, wohl ein Irrthum untergelaufen[1].

Bei lebenden Embryonen von *Pristiurus*, die etwa 15 mm lang waren, konnte ich deutlich erkennen, dass die alsdann bereits längst unpaare Subintestinalis in ihrem ganzen Verlaufe (also die Caudalis s. str. und die Vene in der Spiralklappe; s. hierüber weiter unten p. 355) sehr viel Blut führe, während die Cardinales posteriores noch verhältnismäßig unbedeutend waren. Die Subintestinalis bog am Hinterrande des Dotterstranges ein wenig aus dem Rumpfe heraus in jenen hinein und mündete in die ihr aus dem Dotter entgegenkommende, sehr viel mächtigere Nabelvene. Die Nabelarterie ging etwa in der Höhe des Herzens rechts von der Aorta ab und verlief rechts schräg nach hinten und unten, um in den Dotterstrang zu gelangen. Genau dasselbe, nur mit Umkehrung von rechts und links, ist auch in der LEYDIG'schen Zeichnung wiedergegeben. Dies aber stellt für die oben genannten Selachier den fertigen Zustand dar, wie er bis zum Aufhören des Dotterkreislaufes anhält, und es fragt sich daher, wie gelangen wir zu den beiden unpaaren Nabelgefäßen? BALFOUR bemerkt nur so nebenher, die Circulation auf dem Dotter sei gänzlich von der bei den Amnioten verschieden, macht aber keinen Versuch zu ihrer Erklärung, und nach ihm scheint sich Niemand mehr um diesen Gegenstand gekümmert zu haben.

Oben zeigte ich, dass auf einem noch sehr jungen Stadium der Embryo im Rumpfe und Schwanze nur folgende Gefäße hat, die ausnahmslos am Darme oder in seiner unmittelbaren Nähe verlaufen: Eine vorn unpaare, hinten noch paare Aorta; von ihr aus hinten Quergefäße um den Darm herum zu den Venen; endlich diese selber als zwei weite Gefäße, die vorn ins Herz münden. Im Dotter ist noch nichts von einer regelmäßigen Anordnung der Venen zu finden, und von Arterien kann, wie wir gleich sehen werden, hier überhaupt noch keine Rede sein. Es sind aber Gefäße vorhanden und sie führen auch bereits zellige Elemente, wenn gleich noch kein rothes Blut. Dieses Stadium ist jünger als das erste BALFOUR'sche und begreift Embryonen von weniger als 4 mm Länge in sich.

Es liegt nun ungemein nahe, aus der definitiven Einrichtung

[1] KOWALEVSKI's Abbildungen vom Dotterkreislaufe sind, wie alle zu seiner Arbeit gehörigen, leider so unglaublich schlecht lithographirt, dass sie für unseren Zweck nicht zu benutzen sind. Weitere Angaben habe ich in der Litteratur nicht aufgefunden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Nabelgefäße folgenden Rückschluss auf jenen einfacheren Zustand zu machen: Die Nabelvene ist die directe Fortsetzung der inzwischen bereits unpaar gewordenen Subintestinalis, die Nabelarterie dagegen die Verlängerung irgend eines mittlerweile entstandenen Quergefäßes der Rumpfgegend. In der That trifft diese einfache Conjectur theilweise das Richtige; ich habe aber erst sehr zahlreiche Querschnittserien durchmustern und in Gedanken wieder aufbauen müssen, ehe ich das wirklich bestehende interessantere Verhalten genau kennen und begreifen lernte.

Der Beschreibung des auf jenes junge Stadium unmittelbar folgenden möchte ich eine Abbildung (Taf. 11 Fig. 1) zu Grunde legen, die ich nach einer Schnittserie selber reconstruirt und durch einen geübten Zeichner plastisch habe wiedergeben lassen[1]. Sie stellt den größten Theil des Darmes und der Gefäße eines etwa 4 mm langen *Pristiurus* dar. Man sieht zunächst hinter dem Anus *A* — er ist noch nicht offen und nur durch die Vorwölbung des Darmes nach unten zu kenntlich — die doppelte Aorta mit den

[1] Ich habe, um ein eigenes Urtheil über den Werth von Reconstructionen zu gewinnen, selber zwei ausgeführt. Bei jeder trug ich die Querschnitte der Arterien und Venen sowohl auf die Sagittal- als auf die Horizontalebene auf und erhielt so je zwei Projectionen. Da aber die Gefäße sich in diesen Bildern auch mit Farben nur schwierig aus einander halten lassen, so musste ich dazu übergehen, aus den Projectionen unter Zuhilfenahme der Querschnitte vom Zeichner eine körperliche Ansicht anfertigen zu lassen, welche die thatsächlichen Verhältnisse möglichst getreu wiedergäbe. Das Resultat scheint mir aber in keinem Verhältnisse zur aufgewandten Mühe zu stehen. Denn erstlich habe ich doch schon einige Verzerrungen in den Contouren der Gefäße weggelassen, da ich sie mit mehr oder weniger Recht auf fehlerhafte Schnitte zurückführen durfte, bin also immerhin etwas schematisch verfahren. Ferner muss ich doch auch neben der Totalansicht, damit sie Glauben erwecke, die entscheidenden Schnitte (Taf. 11 Fig. 7—11) abbilden, und wenn ich dies einmal thun muss, so genügt als Beigabe auch ein ganz einfaches Schema, wie es sich mir bei Durchmusterung der Schnittserien in der Phantasie gestaltet. Ja, ich bin alsdann in der vortheilhaften Lage, dass ich störendes Beiwerk vermeiden kann. Überhaupt darf man heut zu Tage dem zoologisch geschulten Leser schon zumuthen, sich aus einer Anzahl getreu wiedergegebener Querschnitte selbst eine Anschauung von der Anordnung auch complicirter Organe zu bilden, vorausgesetzt, dass der begleitende Text klar ist.

In unserem speciellen Falle ist die Reconstruction des postanalen Theiles in so fern beträchtlich schematisirt, als ich die von den Aorten oder den Venen ausgehenden Stümpfe von Quergefäßen weggelassen und nur die wenigen gezeichnet habe, die zweifellos vom arteriellen bis in den venösen Längsstamm reichten. Sie sind ferner genau quer ausgefallen, weil ich sie, statt ihre unregelmäßigen Erweiterungen und ihren allmählichen Übergang in die Aorta resp. Längsvene zu berücksichtigen, einfach als enge Rohre projicirte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Quergefäßen. Ganz vorn ruht auf dem hier schon geschlossenen Darme das Herz *H*, in welches von hinten her die beiden Venen einmünden. Während aber die linke sehr mächtig ist und sogar auf der größten Strecke des nach dem Dotter zu offenen Theiles des Darmes allein besteht, sind von der rechten nur noch Stücke vorhanden, nämlich ganz vorn bei *x* eines, ferner ein anderes bei *y* und endlich eines in der Aftergegend. Mit anderen Worten: die Venen sind nur hinter dem After noch unverändert paar und auch von gleichen Dimensionen; weiter nach vorn haben wir ein sehr geräumiges unpaares Stück — also eine Subintestinalis — das sich auch bei *Vu* als Nabelvene in den Dotter hinein fortsetzt; dann tritt, so wie der offene Darm beginnt, auch der paare Zustand wieder auf, um bis zum Herzen anzudauern. Allerdings nur potentia, weil auf einem großen Theile des Darmes das rechte Gefäß fehlt. Es war aber bekanntlich früher vorhanden und führte also, falls überhaupt alsdann bereits eine geregelte Circulation bestand, gleich der linken Vene das Blut von hinten nach vorn. Jetzt hingegen lässt der Stumpf *y* sein Blut nach hinten strömen, damit es zur Subintestinalis gelange[1]. (Bei *Torpedo* konnte ich ihn als enges Gefäß sehr viel weiter nach vorn, fast bis zur Höhe des Punktes *q* verfolgen.) Sehen wir also von dem vorderen Stücke für einen Augenblick ab, so haben wir eigentlich nur noch links eine Vene, und nichts hindert sie daran, in dem Maße, wie der Darm sich schließt, mehr und mehr ventral zu rücken, die Reste des rechten Gefäßes sich zu incorporiren und so zur Subintestinalis zu werden, die nach dieser Darstellung also nur in ihrem Schwanztheile ein wirklich unpaares, im Rumpfe dagegen mehr ein asymmetrisches Gefäß sein würde (vgl. hierüber auch unten p. 354).

Die Lage der Nabelvene auf der linken Seite wäre also gerechtfertigt; wie aber kommt die Nabelarterie zu Stande? Einfach dadurch, dass ein Stück der rechten Vene durch segmentale Quergefäße mit der Aorta in Verbindung tritt und mit dem anderen Ende in den Dotter hinaus wächst. In der Figur steht die Vene noch in offener Communication mit dem Herzen, aber dies dauert nicht lange (s. hierüber unten p. 352), und dann ist jede Spur der ursprünglichen Bedeutung der Nabelarterie verschwunden. Geht man aber in der Ontogenese zurück, so findet man nicht nur ein einziges derartiges Quergefäß, sondern mehrere. Ich

[1] Die Gabelung in die beiden dünnen Zweige mag zufällig sein, wurde aber genau nach den Schnitten copirt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

habe an verschiedenen Embryonen von *Scyllium canicula*, *Torpedo*, *Pristiurus* und *Mustelus* bis zu 6, meist jedoch mit Sicherheit nur 4 gezählt. Dass sie segmental auftreten, lässt sich sowohl an der gleichen Zahl Querschnitte erkennen, welche zwischen je zweien liegen, als auch daran, dass genau oder fast genau gegenüber jedem Quergefäße die Aorta auch auf der linken Seite einen Zweig abgiebt (Taf. 11 Fig. 2). Dieser geht allerdings nicht um den Darm herum und öffnet sich nicht in die linke Vene, sondern endet nach kurzem Verlaufe blind, zeigt aber doch, dass wir es hier mit metameren Gebilden zu thun haben. Diese vier (oder sechs) Äste nun vereinigen sich nach kurzem Verlaufe zu einem Längsstamme, welcher auf jüngeren Stadien sich noch weit nach hinten am Darme entlang erstreckt, genau gegenüber der linken Vene, mithin als Stück der rechten Vene aufzufassen ist. Später freilich verschiebt er sich derart, dass er schräg zur ursprünglichen Längsrichtung verläuft (Taf. 11 Fig. 1) und dann mehr den Eindruck eines Längsgefäßes macht. Zugleich schließen sich von den Quergefäßen alle der Reihe nach bis auf eins der beiden von Hause aus bedeutenderen, und dieses bildet nun das Anfangsstück der definitiven Nabelarterie. Bei *Torpedo ocellata* ist dies an Embryonen von 11 mm Länge der Fall; solche von 9 mm zeigen noch 2, solche von 8 mm noch 3 Communicationen zwischen der Aorta und der rechten Vene, während die Abbildung Taf. 11 Fig. 2 und 3 einem Embryo von etwa 6,5 mm entstammt.

Da um die Zeit, wenn die Nabelarterie definitiv gebildet ist, noch keine äußeren Kiemen vorhanden sind, so wird die Athmung, d. h. die Oxydation des Blutes weniger im Kopfe des Embryo als auf dem Dottersacke erfolgen. Hieraus erklärt sich denn auch die Nothwendigkeit eines sehr geräumigen Gefäßes, welches das Blut vom Herzen aus zu ihm hinführt, ergiebt sich aber zugleich, dass die Versorgung der einzelnen Organe mit sauerstoffreichem Blute eine ganz andere sein wird als später. Ferner ist zu beachten, dass selbst bei einem schon so weit entwickelten Embryo von allen Organen des Körpers nur der Darm und seine Anhänge, welche in dieser Periode sich zu bilden beginnen, reichlich mit Blut versorgt werden (in so fern an oder in ihnen die Längs- und Quergefäße verlaufen), während sogar das Nervensystem der Gefäße noch völlig entbehrt.

Die definitive Ursprungsstelle der Nabelarterie liegt genau in der Höhe, wo vorn der Urnierengang beginnt. Dies geht auch aus der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Leydig'schen Abbildung hervor. Zwei Exemplare von *Mustelus* mit 48 resp. 49 Segmenten (als das erste betrachte ich hier das unmittelbar hinter den Kiemen gelegene; das letzte am Schwanzende ist ungemein lang und umfasst eine große Anzahl erst potentia vorhandener) zeigten die vordere Grenze der Arterie in der Höhe des 6., die hintere in der des 8. Segmentes; bei einem jüngeren von nur 41 Segmenten reichte die Ursprungsstelle vom 5.—8. Bei *Torpedo* fand ich sie vom 6.—10. und auch bei *Pristiurus* war in einem Falle ihr Vorderrand in der Höhe des 6. Segmentes, so dass man für sämmtliche Selachier eine Constanz in der Lagerung annehmen und die Differenzen auf die Schwierigkeit, den Anfangspunkt der Zählung richtig festzustellen, schieben darf. Die Nabelvene tritt viel weiter hinten in den Körper ein; bei den größeren so eben genannten Exemplaren von *Mustelus* verläuft ihr Vorderrand etwa in der Höhe des 12. Segmentes, später jedoch rückt sie, weil der Darm sich von hinten her allmählich schließt und der Nabelstrang enger wird, der Arterie ganz nahe.

Nach dem Angeführten besteht also die Nabelarterie aus einem rechten Quergefäße, einem Stücke der rechten Hauptvene und einem Zweige der letzteren zur und auf der Dotterhaut. Wenn ich also in dieser Weise die beiden Nabelgefäße morphologisch erklärt zu haben glaube, so bliebe doch noch zu eruiren übrig, warum die Vene links, die Arterie rechts liegt, und warum nicht das Umgekehrte der Fall ist. Ich gestehe offen, dass ich hierüber nicht einmal eine Muthmaßung hege und a priori auch nicht einsehe, warum sie bei letzterer Lage nicht eben so gut ihre Dienste leisten könnten.

Entwicklung der Subintestinalis im Rumpfe. Cardinales posteriores.

Hat sich die Verbindung zwischen dem Herzen und demjenigen Abschnitte der rechten Vene gelöst, welcher einen Theil der Nabelarterie bildet (Taf. 11 Fig. 1 bei *x*), so geht der vordere Stumpf nicht etwa zu Grunde, sondern bleibt bestehen, ja erweitert sich auf späteren Stadien bedeutend und wird zu einem der beiden großen Gefäße, welche das Blut aus der Leber ins Herz, genauer zunächst in den Sinus venosus leiten. Balfour lässt (Comp. Embr. pag. 536) die Lebervenen sämmtlich aus der Subintestinalis hervorgehen, Schneider hingegen trifft in seinen Abbildungen bereits das Richtige, obwohl er den Gegenstand nicht nur sehr cursorisch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

behandelt, sondern auch nicht recht übersichtlich dargestellt hat. Ich mache auf das kurze Capitel »Darm und Dottergefäße der Haifischembryonen verglichen mit denen des *Amphioxus* und *Petromyzon*« (l. p. 344 cit. p. 96—98) aus dem Grunde aufmerksam, weil Balfour die Schneider'sche Arbeit für die Selachier nicht benutzt hat. Die »primäre Darmvene« [nach der gebräuchlichen Benennung die Subintestinalis] soll bei einem Embryo von 11 mm [es ist *Acanthias* gemeint; seine »Lymphräume« wurden bereits oben p. 344 erwähnt], der erst die Cardinales anteriores besitzt, hinten nur unterhalb des geschlossenen Darmes verlaufen; wo der Darm offen ist, fehle sie, weiter nach vorn trete jedoch wieder eine »Vene der Darmfalte« auf, welche sich in die Leber begebe und vor ihr in den Sinus venosus münde. Links seien vorn zwei Venen vorhanden, die Nabelvene und eine andere, welche sich mit der rechten Vene vereinige. Offenbar hat Schneider, dem nur ein Exemplar ohne Dottersack zur Verfügung stand, den Zusammenhang von Nabelvene und Subintestinalis am Hinterrande des Nabelstranges nicht erkannt und deutet nun die Befunde, so gut es geht. — An Embryonen von 18 mm, ähnlich auch bei solchen von 13 und 15 mm Länge, zerfalle die Subintestinalis vor dem After in einen ventralen und einen dorsalen Ast; letzterer trete in die Spiralfalte und vereinige sich weiter nach vorn mit einer kleinen Vene zur Vena mesaraica. Diese bilde zusammen mit der Nabelvene die Pfortader und gelange so in die Leber; der ventrale Ast scheine weiter vorn an der Mündung des Ductus choledochus blind zu enden. »Die Dottersackarterie giebt nur einen sehr dünnen Ast zum Darm, welcher bald [zeitlich oder räumlich?] verschwindet, so dass vermuthlich das Blut unmittelbar aus der Aorta an den Darm gelangen wird.« Dies ist nun freilich bei Embryonen von *Mustelus* und *Pristiurus*, die ich daraufhin untersuchte, im gleichen Alter nicht der Fall; es wäre ja aber möglich, dass bei *Acanthias* noch ein Stück der rechten Vene nach vorn von der Nabelarterie in Zusammenhang mit ihr bliebe, und dieses könnte dann wohl den »dünneren Ast« vorstellen. — Bei noch älteren Embryonen sei die »primäre Darmvene« verschwunden, die Vena mesaraica erstrecke sich aber auch bei Erwachsenen noch durch die ganze Darmfalte. Wenn aber die Mesaraica nach Schneider's eigener Angabe aus der Subintestinalis und einer »kleinen« Vene entsteht, warum lässt er nicht jene persistiren? Hier ist, wie Jeder mir zugeben wird, die Balfour'sche Darstellung genau derselben Thatsachen prägnanter.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie Balfour ganz richtig bemerkt, rückt im Schwanze, indem der Darm verschwindet (Taf. 11 Fig. 23, 22), die Subintestinalis so weit dorsal, dass sie als Supraintestinalis bezeichnet werden könnte. Sie bleibt aber als solche einstweilen noch doppelt, wandert dann (Fig. 20) in der Höhe des Afters rechts und links vom Darme langsam ventralwärts, so dass sie weiter vorn im Rumpfe wiederum eine paare (Fig. 19) und erst noch mehr vorn (Fig. 25) eine unpaare (asymmetrische) Subintestinalis ist. Mithin erhält sich der ursprüngliche Zustand am längsten in der Aftergegend. Die Balfour'sche Angabe, von den beiden Gefäßen am After sei gewöhnlich das eine bedeutend größer als das andere, kann ich dahin erweitern, dass es bei *Torpedo* und *Scyllium stellare* das rechte ist. Meist sind auch beide oberhalb des Darmes hier und da durch kleinere Gefäße verbunden (Taf. 11 Fig. 21) oder aber geradezu unpaar. — Die unpaar gewordene Subintestinalis (Fig. 25 *vs*) verläuft nun unter dem Darme nach vorn bis zum Dotterstrange; meist liegt sie nicht genau ventral, sondern schräg links, wird aber beim Zusammenflusse mit der Nabelvene entschieden links und behält diese Lage bis zur Einmündung in den Sinus venosus bei.

Diese einfachen Verhältnisse compliciren sich durch das Auftreten der Cardinales posteriores. Auf welchem Wege sie entstehen, lässt Balfour im Unklaren; er betont eben nur ihr spätes Auftreten. Auch ich habe nicht viel mehr ermittelt, denn bei Embryonen von diesem Alter ist die Unterscheidung bloßer Lücken im Bindegewebe von wirklichen Venen ungemein schwierig, ja vielleicht für unsere heutigen mikrotechnischen Hilfsmittel geradezu unmöglich. Indessen kann ich doch melden, dass sie in der Richtung von vorn nach hinten wachsen. Wenigstens sieht man verhältnismäßig früh bereits dicht hinter der Region des Herzens neben der Aorta zwei Gefäße, die ich nach ihrer Lage für die Cardinales posteriores halten möchte, und die nach hinten zu undeutlich werden, d. h. auf manchen Schnitten völlig unsichtbar sind, dann wieder erscheinen etc. Mitunter sind sie nur gerade so weit, dass ein Blutkörperchen bequem darin Platz hat, und dann ist es durchaus Sache des Zufalls, ob man sie wahrnimmt oder nicht. Wenn aber längst schon die Supraintestinalis unpaar geworden ist, sind die Cardinales an der Stelle der späteren Vereinigung mit ihr noch nicht zu finden. Dieses späte Auftreten bringt es daher auch mit sich, dass beide Cardinales, um sich mit der unpaaren Supraintestinalis verbinden zu können, selbst erst auf eine kurze Strecke in der Mittellinie zusammenfließen und, unpaar

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geworden, dorsal in jenes Gefäß einmünden (Taf. 11 Fig. 27). An dieser Stelle fehlt natürlich der »Interrenal body«, welcher sich (Fig. 26) weiter nach vorn zwischen beiden Cardinales vorfindet.

Nach erfolgter Verschmelzung hat die Subintestinalis viel von ihrer früheren Bedeutung als Hauptvene verloren. Balfour giebt an (s. oben p. 339), sie zerfalle in eine Anzahl Venen, von denen die bedeutendste eine in der Falte der Spiralklappe verlaufende sei. Für mich ist indessen nicht diese Vene, sondern die ventral vom Darmlumen hinziehende ihrer Lage wegen die eigentliche Subintestinalis, trotzdem sie an Umfang erheblich eingebüßt hat. Bei älteren Embryonen liegt sie aber schon ein beträchtliches Stück vor dem After nicht mehr genau ventral vom Spiraldarm, sondern gabelt sich in zwei seitliche Zweige (Taf. 11 Fig. 4 resp. 5 *vs*). Von diesen scheint dann nur der eine noch die Verbindung mit der Supraintestinalis (oder was dasselbe heißt: der nun definitiv dorsal vom Darme gelegenen Caudalis, Fig. 6 *vc*) aufrecht zu erhalten. Nach vorn lässt sie sich dann noch bis zur Nabelvene verfolgen, allerdings stellenweise nur mit Mühe. Ob und wie weit sie bei Erwachsenen noch fortbestehe, habe ich nicht selber untersucht; auch die leider sehr kurze vorläufige Mittheilung von Parker[1], welcher das Gefäßsystem von erwachsenen *Mustelus* eingehend studirt zu haben scheint und auf die embryologischen Verhältnisse Rücksicht nimmt, lässt uns hier im Stiche.

Nach Parker besteht bei *Mustelus* eine geräumige »Intra-Intestinalvene«, die im freien Rande der Spiralklappe verläuft und sich in die Leberpfortader ergießt. Jene ist ein unzweifelhafter Überrest der linken Hauptvene des Embryo, man darf also auch die Pfortader als ihre directe Fortsetzung dahin rechnen, und nicht nur diese, sondern auch von den beiden Venen, welche aus der Leber zum Sinus venosus führen, die linke, während die rechte, wie schon oben erwähnt, die gleichnamige Hauptvene des Embryo ist. Ferner gehören noch hierher die präanalen Stücke der beiden Hauptvenen, welche Parker

[1] T. Jeff. Parker, On the Blood-vessels of *Mustelus antarcticus*: a Contribution to the Morphology of the Vascular system in the Vertebrata. in: Proc. R. Soc. London Vol. 40 1886 p. 472—474. Ich glaube hier auf die Angaben früherer Autoren (z. B. Sappey's) nicht näher eingehen zu brauchen, hoffe aber bald schon Gelegenheit dazu zu finden. Hingegen freue ich mich darüber, dass Parker die sonst stets als Lymphgefäße betrachteten großen Bahnen unter der Seitenlinie für Venen erklärt, da ich selbst unabhängig von ihm zu dem gleichen Resultate gekommen bin.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als Nierenpfortadern bezeichnet und die sich hinten zur Caudalis vereinigen, während sie vorn nicht mehr unmittelbar, sondern erst vermittels des Nierenkreislaufes in die Cardinales übergehen. Hiernach würde also das unpaare Stück der Cardinales, dessen ich so eben für *Pristiurus* gedachte, im erwachsenen Thiere grob anatomisch mit zur Caudalis gehören.

Aus diesem kurzen Abrisse dürfte zur Genüge hervorgehen, dass die Circulation im jungen Embryo eine andere ist als im älteren und in diesem wieder eine verschiedene von der im ausgebildeten Thiere. Zuerst ganz einfach zwei Aorten, welche das Blut nach hinten, und zwei Hauptvenen, welche es von da nach vorn ins Herz führen; an die linke unter ihnen ist gleich von Anfang an die venöse Bahn auf dem Dotter angeschlossen. Dann die Verödung eines Theiles der rechten Vene, die Umwandlung eines anderen zu einem Stücke der Nabelarterie, etwas später auch das Auftreten der Cardinales. Nun also fließt, während der arterielle Strom auch den Dotter zu versorgen hat, sonst aber ungeändert bleibt, das Blut aus dem Schwanze durch die Caudalis nach vorn und von hier theils in den Cardinales direct zum Herzen, theils in der linken Hauptvene (Subintestinalis) zur Leber, um aus ihr entweder durch die linke oder die rechte Lebervene (Reste der gleichnamigen Hauptvenen) ins Herz zu gelangen. Endlich büßt nach Aufhören des Dotterkreislaufes die Subintestinalis ihren Charakter als Hauptvene gänzlich ein, und nur Äste von ihr verharren bei ihrer ursprünglichen Function, Darmgefäße zu sein; zugleich wird der Nierenkreislauf eingeschaltet.

Entwicklung des Herzens.

Es war nur natürlich, dass ich bei der Auffindung der zwei Hauptvenen, die sich in der oben geschilderten Weise erst nachträglich zur Subintestinalis vereinigen, auch an der Balfour'schen Darstellung von der Bildung des Herzens Zweifel zu hegen begann und, was mir ursprünglich zu thun fern gelegen hatte, eigene Untersuchungen darüber anstellte. In der That ist die Beschreibung und die einzige Abbildung, welche er giebt, ziemlich dürftig, wenigstens so weit das Endocardium dabei in Frage kommt. Was er dagegen vom Myo- und Ectocardium angiebt, trifft im Wesentlichen das Richtige, so dass ich nur Kleinigkeiten hinzuzufügen habe.

Auf einem Stadium, welches noch keine Gefäßanlagen zeigt, liegt das Darmfaserblatt auch ventral dem Darme dicht an; bei noch jüngeren Embryonen besteht es überhaupt ventral noch gar nicht,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

weil die beiden Mesodermplatten bei ihrem Wachsthum an den Seiten des Darmes entlang sich in der Mittellinie noch nicht getroffen haben. Später jedoch, d. h. nach ihrer Vereinigung, hebt es sich vom Darme ab, und in den hierdurch entstandenen Hohlraum hinein wächst nun das Endocardium in einer gleich zu erörternden Weise. Erst geraume Zeit nachher schließt sich durch Faltenbildung von rechts und links her auch dorsal das Darmfaserblatt um das Herz (Taf. 12 Fig. 4) und wird so zur Musculatur und serösen Hülle desselben; eine Zeitlang besteht noch eine Verbindung zwischen Herz und Darm durch ein Mesocardium (Fig. 3). Der dorsale Verschluss des Myocardiums erfolgt in der Richtung von hinten nach vorn, wie auch die Abbildungen (Fig. 18 und 19) darthun[1].

Während also die äußere Herzwand dem Verständnisse keinerlei Schwierigkeiten bereitet, verhält es sich mit dem eigentlichen Herzrohre, dem »Endothel« oder Endocardium nicht so einfach. In der Embryologie der Selachier sagt Balfour darüber wörtlich p. 230:

»The cavity of the heart is circumscribed by a more or less complete epithelioid (endothelial) layer of flattened cells, connected with the splanchnic wall of the heart by protoplasmic processes. The origin of this lining layer I could not certainly determine, but its connection with the splanchnic mesoblast suggests that it is probably a derivative of this. In front the cavity of the heart is bounded by the approximation of the splanchnic mesoblast to the wall of the throat, and behind by the stalk connecting the alimentary canal with the yolk-sack.« Hieraus geht zunächst so viel hervor, dass Balfour das Herz selbständig entstehen lässt, da es ja nach vorn und nach hinten abgeschlossen, d. h. noch ohne Verbindung mit anderen Gefäßen sein soll. In der Vergleichenden Embryologie wiederholt er die Abbildung und giebt dazu folgende abweichende Beschreibung (p. 521): »The inner epithelioid tube takes its origin at the time when the general cavity of the heart is being formed by the separation of splanchnic mesoblast from the hypoblast. During this process a layer of mesoblast remains close to the hypoblast, but connected with the main mass of the mesoblast by protoplasmic processes.« Diese werden allerdings auch abgebildet, dagegen sind auf der Figur die Zellen durchaus nicht »close to the hypoblast«, vielmehr in sehr weiter Entfernung davon. Für das, was nun kommt, fehlt überhaupt jegliche Abbildung: »a second layer next becomes

[1] Kowalevski giebt Taf. 8 Fig. 36 und 37 zwei Zeichnungen, welche meinen Fig. 4 und 20 entsprechen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

split from the splanchnic mesoblast, connected with the first layer by the above-mentioned protoplasmic processes. These two layers« — es bleibt unklar, welche Schichten eigentlich gemeint sind — »form together the epithelioid lining of the heart; between them is the cavity of the heart, which soon looses the protoplasmic trabeculae which at first traverse it. The cavity of the heart may thus be described as being formed by a hollowing out of the splanchnic mesoblast, and resembles in its mode of origin that of other large vascular trunks.«

Mit dem Resultate, so weit es in dem letzten Satze niedergelegt ist, bin ich durchaus einverstanden, in so fern Balfour das Herz genau so entstehen lässt wie die großen Gefäße überhaupt. Dabei mag das Hohlwerden einer soliden Mesodermmasse auf sich beruhen bleiben. Aber dass die Wandung sich in zwei getrennten Perioden abschnüre, ist eben so wenig plausibel wie das Schicksal der Plasmafortsätze, welche das Herz anfänglich durchziehen sollen. Es macht den Eindruck, als habe Balfour in seiner zweiten Publication ohne neue Beobachtungen die alten unvollkommenen neu zu deuten unternommen. Dies haben vielleicht auch Andere gefühlt, indessen scheint es, so weit meine Litteraturkenntnis reicht, erst ein Einziger ausgesprochen zu haben. Dies ist C. Rabl, auf dessen kleine jüngst erschienene Schrift[1] ich erst aufmerksam wurde, als meine eigenen Untersuchungen bereits vollendet waren. Obwohl ich im Endergebnisse, wie man weiter unten sehen wird, total von ihm abweiche, so ist es mir doch lieb hier hervorheben zu können, dass er das Punctum saliens so richtig aufgefasst hat. Er sagt p. 268 ff.: »In der Litteratur giebt sich in der Ableitung des Endothelsäckchens eine große Unsicherheit zu erkennen. Am vorsichtigsten ist Kölliker, der der Frage nach dem Ursprunge des von ihm sogenannten »inneren Herzhäutchens« ganz aus dem Wege geht und sich damit begnügt, die Existenz dieses Häutchens zu constatiren. Balfour ist gleichfalls bei seiner Untersuchung der Selachierentwicklung im Unklaren geblieben« [und nun folgt ein Theil des obigen Citates]. »Aber sowohl die ganze Beschreibung des Vorganges, als auch die beigegebenen Abbildungen sind so wenig vertrauenerweckend, dass ich, selbst wenn Balfour's Ansicht« [nämlich die Ableitung des Herzrohres vom Darmfaserblatte] »sich als richtig herausstellen sollte, unmöglich darauf ein Gewicht legen könnte.« Darauf bespricht Rabl

[1] Carl Rabl, Über die Bildung des Herzens der Amphibien. in: Morph. Jahrb. 12. Bd. 1886 p. 252—274. Taf. 15 u. 16.

die Arbeiten von Goette, Kölliker und Hensen und sagt dann p. 270: »Man hat sich so sehr daran gewöhnt, das Herz und die Gefäße aus dem Mesoderm entstehen zu lassen oder sie etwa gar aus einem eigenen Gefäßblatte, dessen Existenz ich bestreite, abzuleiten, dass man es für gewagt halten muss, an dieser liebgewordenen Ansicht zu rütteln. Aber man hat eben zu wenig bedacht, dass Herz und Gefäße aus zwei wesentlich von einander verschiedenen Theilen bestehen und dass das eigentlich Wesentliche des Gefäßsystems im Endothel liegt.«

Also auch für Rabl ist die äußere Wand des Herzens nur ein Accessorium und das Endocardium das eigentliche Herzrohr. Über die Entstehung dieses letzteren aber habe ich einiges Neue beizubringen.

Verfolgt man auf dem Stadium, welches ich oben p. 341 bei der Auseinandersetzung über die Venen zuerst besprach, diese beiden Gefäße weiter nach vorn, so sieht man, wie in dem Maße als der Darm sich schließt und der Embryo sich vorn vom Dotter abhebt, die bis dahin ausgesprochen lateralen Venen einander näher treten und schließlich in der ventralen Mittellinie dicht neben einander verlaufen (Taf. 12 Fig. 2). Dies dauert noch auf einer ganzen Reihe von Schnitten an, wobei nur zu bemerken ist, dass die Höhle ein und desselben Gefäßes bald sehr ausgedehnt, bald weniger geräumig sein kann. Mitunter sind auch die Wände so dicht an einander gepresst, dass es schwer ist, sie deutlich als zwei getrennte Membranen zu erkennen. Zuletzt jedoch d. h. noch weiter nach vorn hin fallen die inneren Wände fort (Fig. 3) und wir haben ein einheitliches unpaares Rohr, ein »Endothelsäckchen« vor uns (Fig. 18). Lange dauert indessen dieser unpaare Zustand nicht an, denn gar bald erfolgt bereits die nochmalige Trennung in einen rechten und linken Zweig, die Kiemenbogen (Fig. 20). Bei dem besprochenen Embryo z. B. sehe ich von dem Punkte an, wo der Darm sich ventral schließt, noch auf 19 Schnitten mehr oder weniger deutlich die beiden genau parallel neben einander liegenden Venen, und von da bis zur Gabelung in die Aortenbogen sind es nur 32 Schnitte. Da nun die vorderen Kiemen sich früher entwickeln, als die hinteren, so ersieht man leicht, dass das wirklich unpaare Stück des Gefäßes noch viel kürzer ist. Ein anderes Exemplar ergab die Zahlen 14 und 33; eines von *Scyllium stellare* 8 und 18. Ein ganz junger Embryo von *Pristiurus* zeigte zunächst 10 Schnitte lang noch starke Divergenz der beiden Venen in ihrem ventralen Theile, also genau

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wie in Fig. 2, dann 8 Schnitte lang innerhalb des völlig geschlossenen Myocardiums die beiden Gefäße, allerdings hier und da zusammengefallen und darum weniger deutlich, dann 10 Schnitte lang ein wirklich einheitliches Lumen, worauf bereits eine Kiemenarterie abging und das unpaare Stück überhaupt nur noch 8 Schnitte weiter nach vorn zu verfolgen war.

Aus dem Angeführten ergiebt sich klar, dass es mir nicht gelungen ist, die beiden Hauptvenen dicht neben einander innerhalb des einheitlichen Myocardiums nach vorn bis zu der Stelle verlaufen zu sehen, wo jede eine Kiemenarterie abgäbe. Wir hätten es in diesem gewissermaßen idealen Falle ganz streng mit paaren Anlagen zu thun gehabt. Es besteht also ontogenetisch von Hause aus ein unpaares Endocardium. Zwar dürfte dieses weniger dem eigentlichen Herzen als dem Bulbus arteriosus entsprechen, wie mir aus Vergleichen von Querschnittserien hervorzugehen scheint; indessen ist hierauf kein Gewicht zu legen, da ja immerhin auf einer wenn auch kleinen Strecke das Rohr, heiße es späterhin wie es wolle, in der That unpaar ist. Aber ich kann mit Bestimmtheit darthun, dass auch dieses Stück, obwohl als fertiges Rohr unpaar, doch aus zwei seitlichen Hälften zusammentritt. Zunächst lässt sich an jüngeren Embryonen constatiren, dass nicht nur die äußere Herzwand, sondern auch das Endocardium von hinten nach vorn wächst; dies legt den Gedanken nahe, dass nur darum nicht auch hier zwei Rohre neben einander existiren, weil sie überhaupt ontogenetisch nicht so früh gebildet werden, sondern als directe Verlängerung zweier bereits unpaar gewordener Venen auftreten. Man sieht also gerade auf diesen jungen Stadien (Fig. 15 und 16) in der Region, wo später das unpaare Rohr zu liegen kommt, noch nichts davon, wohl aber zeigt es sich, dass die beiden Mesodermplatten an ihrem freien (ventralen) Rande nach dem Darme zu einige Zellen von sich abschnüren, also im Principe genau so wie ich es oben p. 340 für den Schwanztheil des Embryo angegeben habe (vgl. auch Fig. 6 und 11). Rücken dann die Platten einander in der Mediane nahe, so nehmen sie die Gefäßanlagen mit sich, und bei ihrer Verschmelzung und Abhebung vom Darme vereinigen sich auch die Abkömmlinge des Darmfaserblattes zum Endocardium. Leider geht der ganze Process ungemein rasch vor sich, auch sind die Embryonen in diesem Alter äußerlich noch kaum von einander verschieden, so dass man erst, wenn man sie geschnitten hat, über ihre Entwicklungsstufe ins Klare kommt. Dies aber hindert ein planmäßiges Vorgehen und lässt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

es immerhin als möglich erscheinen, dass die beiden Rohrhälften, deren ich eben gedachte, bevor sie zum unpaaren Rohre zusammentreten, doch bereits jede ein Rohr für sich bildeten. In dieser Weise möchte ich Schnitte deuten, wie den in Fig. 17 abgebildeten; auch habe ich auf späteren Stadien hier und da noch ein Doppelrohr wahrgenommen (Fig. 19). Hier dürfte aber nur ein glücklicher Zufall das gewünschte Zwischenstadium liefern.

Zusammenfassung der Resultate und Schlüsse.

Im Vorstehenden glaube ich mehrere bisher nicht genau bekannte Punkte wenn auch nicht zu völliger Klarheit gebracht, so doch einigermaßen derselben näher geführt zu haben. Wenn wir von den Venae cardinales posteriores absehen, die verhältnismäßig spät auftreten und über die ich kaum mehr habe sagen können, als was man schon vor mir wusste, so war durch Balfour für die Selachier der ursprünglichste Zustand des venösen Gefäßsystems als ein unpaarer hingestellt worden. Dies hätte auffallen können, da man für die arteriellen Bahnen die Paarheit in den doppelten Aorten als das ältere Verhalten aufzufassen gewohnt war. Hingegen wissen wir jetzt für eben dieselben Selachier, dass auch die Hauptvenen paar sind (z. B. Taf. 11 Fig. 28) und erst nachträglich verschmelzen. Balfour nahm bereits 1878 die — nach ihm von Anfang an unpaare, nach mir unpaar gewordene — Subintestinalis als das Darmgefäß, die Aorta als das neurale Gefäß der Anneliden in Anspruch. Ich weiß nicht, ob er hierin allgemeinen Anklang gefunden hat, möchte aber die Homologie aufrecht erhalten, um so mehr als es mir gelungen ist, auch Quergefäße um den Darm herum aufzufinden. Ob für die Anneliden ein medianer arterieller und ein gleichfalls medianer venöser Längsstamm typisch ist oder nicht vielmehr 2 Paare seitlicher Gefäße, müssen genauere Untersuchungen lehren; jedenfalls existiren bei gewissen Oligochaeten doppelte Gefäßbahnen. Zum Beweise hierfür brauche ich nur zwei neuere Autoren zu nennen: Vejdovský[1] und Beddard[2]. Jener bestätigt für *Criodrilus* Kowalevski's Angabe vom doppelten Rückengefäße beim Embryo von *Lumbricus* und bildet nicht nur dieses Stadium, sondern auch die Verschmelzung auf Taf. 14 Fig. 10—13 ab. Beddard[2] geht noch weiter, indem

[1] Franz Vejdovský, System und Morphologie der Oligochaeten. Prag 1884. 7. Das Gefäßsystem p. 112—120.

[2] F. E. Beddard, Note on the Paired Dorsal Vessel of Certain Earthworms. in: Proc. R. Physic. Soc. Edinburgh Vol. 8. 1885 p. 424—430. Taf. 22.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

er das auch beim erwachsenen Thiere doppelte Rückengefäß von *Megascolex*, *Microchaeta* und *Acanthodrilus*[1] geradezu zum Ausgangspunkte von Betrachtungen über die Phylogenese der Vertebraten macht. Die Kiemengefäße der letzteren seien vielleicht den Darmgefäßen der Anneliden homolog, außerdem finde das doppelte Herz bei den Embryonen von Säugethieren, Vögeln und Teleostiern »a further similarity with the dorsal vessel of *Lumbricus*« (p. 427). Vielleicht wird sich auch für Polychaeten Ähnliches nachweisen lassen.

Es scheint mir daher nichts im Wege zu stehen, wenn ich, wie es schon Balfour gethan, aber jetzt an der Hand neuer Thatsachen mit größerem Rechte, das Gefäßsystem der Selachier auf das von Würmern zurückführe. Von den Quergefäßen um den Darm konnte ich zeigen, dass wenigstens die vorderen im Rumpfe streng segmental sind, während die im Bereiche des Schwanzes gelegenen allerdings jegliche Regelmäßigkeit im Auftreten eingebüßt zu haben scheinen. Dies mag damit zusammenhängen, dass ja der postanale Darm dem Untergange verfallen ist, mithin circumintestinale Gefäße als solche nur vorübergehend angelegt werden können. Gleichwohl zeigt sich ihre phylogenetische Bedeutung klar in der merkwürdigen Frühe ihres Erscheinens, lange bevor die anderen späterhin so wichtigen Quergefäße — sowohl an der Aorta als auch an der Vena caudalis — sichtbar werden, so dass anfänglich die sämmtlichen Blutbahnen des Embryo sich in unmittelbarer Nähe des Darmes befinden. Ob die definitiven Quergefäße am Rumpfe aus Anlagen hervorgehen, die mit denen der ursprünglicheren identisch sind, konnte ich leider nicht ermitteln, doch scheint mir der Umstand dagegen zu sprechen, dass alle Zweige von der Aorta zur rechten Vene sich hinterher mit Ausnahme des einen, welcher zur Arteria umbilicalis wird, wiederum schließen (s. oben p. 351). Am Kopfe dagegen bleiben bekanntlich die Quergefäße zeitlebens erhalten, obwohl sie, wie Dohrn[2] gezeigt hat, nachträglich ebenfalls andere Verbindungen eingehen. Ursprünglich sind aber auch sie nichts Anderes, als Brücken zwischen der

[1] Bei zwei Species von *Acanthodrilus* »the dorsal vessel is formed of two separate tubes, which run close together from end to end of the body« (p. 428).

[2] A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. in: Mitth. Z. Stat. Neapel 5. Bd. 1884 p. 102 ff. Es heißt hier p. 108: »die ursprüngliche Aortenwurzel ist identisch mit der ursprünglichen Kiemenarterie, deren dorsales Stück eben Aortenwurzel heißt«. Die definitiven Kiemenvenen treten erst auf, wenn schon Kiemenblättchen vorhanden sind; schließlich erhält jeder Aortenbogen sein Blut aus zwei verschiedenen Kiemenbogen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ventralen venösen unpaaren und der dorsalen arteriellen paaren Hauptbahn.

Halten wir aber den paaren Zustand der großen Längsstämme für den primitiven, den unpaaren für den abgeleiteten, so müssen wir consequenter Weise auch den einzigen Abschnitt, der uns ontogenetisch nicht mit voller Klarheit als ursprünglich doppelt entgegentritt, also Herz und Conus arteriosus anfänglich paar gewesen sein lassen. Und auf diesen Punkt, welcher bereits früher eine Controverse hervorgerufen hat, sei es mir erlaubt hier nochmals einzugehen. Von der Herzmusculatur bestreitet Niemand, dass sie durch das Zusammentreten eines rechten und eines linken Streifens des Darmfaserblattes entsteht. Gleichwohl wäre dies durchaus kein zwingender Grund dazu, phylogenetisch das Herz in seiner Eigenschaft als propulsirendes Organ paar gewesen sein zu lassen. Denn es wäre recht wohl möglich, dass das musculöse Blatt erst dann zum endothelialen Rohre in nähere Beziehung trat, als letzteres bereits unpaar geworden war, mit anderen Worten, dass dieser Abschnitt der beiden venösen Stämme nicht pulsirte und es erst dann that, als sie einheitlich geworden waren. Überhaupt lässt sich der Grund zur Näherung und Verschmelzung der beiden sonst lateral gelegenen Stämme wohl gerade darin suchen, dass ein kräftiges Organ zur Fortbewegung des Blutes unter bedeutendem Drucke auf weite Strecken hin nicht leicht doppelt existiren konnte, weil sonst complicirte nervöse Vorrichtungen zur Erzielung synchronischer Wellen hätten bestehen müssen, die nicht nöthig waren, sobald die bis dahin lateralen Venen sich zunächst auf eine kurze Strecke ihres Verlaufes in der Mediane vereinigten.

Schon aus dieser Betrachtung geht hervor, dass für mich (wie auch für C. Rabl) das sogenannte Endothel das Wichtige am Herzen und den Gefäßen überhaupt ist, die Musculatur dagegen, die ja auch bei den Venen mehr oder weniger fehlen kann, etwas Nachträgliches darstellt. Wenn aber im ausgebildeten Thiere Herz und große Gefäße ein Continuum bilden und die eigentliche Wandung überall die gleiche histologische Beschaffenheit (»Endothel«) zeigt, so widerstrebt es heut zu Tage unserer Einsicht, im Embryo das Herz aus anderen Elementen abzuleiten als die Arterien und Venen[1]. Lässt man also

[1] Rabl thut dies nur mit Zögern. So sagt er p. 263: »später wird das Endothelrohr etwas breiter und scheint in die Anlagen der Venae omphalomesentericae überzugehen, so dass alsdann auch deren Endothel ein Derivat des primitiven Endothelsäckchens darstellen würde«. Ähnlich heißt es p. 270: »Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die letzteren vom Mesoderm herrühren, so kann bei demselben Thiere das Herz nicht wohl vom Entoderme abstammen. Jedenfalls muss man diese Continuität in der Entwicklung a priori so lange als sicher betrachten, bis geradezu zwingende Beweise vom Gegentheile vorliegen. Man wende hier nicht z. B. das Verhalten des Darmes ein, der aus zwei verschiedenen Keimblättern hervorgeht; bei ihm wird eben zeitlebens die Grenze zwischen Entoderm und den ectodermalen Einstülpungen kenntlich sein. Darum auch haben einige Forscher von einem besonderen Gefäßblatte geredet, und wenn ich auch Rabl darin Recht gebe, dass er die Existenz eines solchen bestreitet, so kann ich ihm doch nicht darin beistimmen, dass er die Abstammung des Endothels vom Entoderme für »mindestens eben so wahrscheinlich« (p. 270) hält wie die vom Mesoderme. Letzteres zeigt sich bekanntermaßen als besonderes Blatt schon sehr früh; legten sich die Gefäße noch früher oder eben so zeitig an, so würde ich mich weniger positiv äußern, sobald aber das Entoderm zugleich mit einem Mesoderm existirt, hat es nur noch für die Gestaltung des Darmes und seiner Anhänge zu sorgen, nicht auch für das Blut und seine Bahnen.

Wie ich oben p. 340 gezeigt habe, gehen die Gefäße aus dem Mesoderme hervor, indem Zellen desselben sich in bestimmter Weise gruppiren, um einen Hohlraum zu begrenzen; ja sogar, wie bei der Aorta der Fall, vorher noch Wanderungen am Darme entlang auszuführen scheinen. Hieraus folgt, dass ich ein Weiterwachsen der bereits an irgend einem Punkte des Embryo vorhandenen Gefäße mir nicht durch Theilung der Wandungszellen denke, sondern durch ein Aggregiren anderer, vorher indifferenter Mesodermzellen[1]. An einem

---

Beobachtung, dass bei den Amphibien die ersten Aortenbogen durch Auswachsen des Endothelsäckchens entstehen, legt uns aber noch die Frage nahe, ob nicht vielleicht auch das Endothel aller anderen Gefäße in letzter Instanz auf die Zellen des Endothelsäckchens zurückzuführen sei, mit anderen Worten, ob nicht vielleicht alle Gefäße in derselben oder in ähnlicher Weise entstehen, wie die Capillaren.«

[1] Bei Selachiern ist, wie ich schon erwähnte, der Embryo in jungen Stadien nicht durchsichtig genug, als dass es gelänge, dies Wandern der Mesodermzellen wirklich zu beobachten. Ich musste es vielmehr aus den Schnitten erschließen. Um so erfreulicher ist es mir, dass Wenckebach in seiner jüngsten Arbeit »Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische« (Arch. Mikr. Anat. 28. Bd. 1886 p. 225—251 Taf. 16 und 17) diese Lücke an günstigeren Objecten, nämlich an pelagischen Fischeiern, mit Erfolg ausgefüllt hat und zu den Resultaten kommt: »Mesoblastzellen bilden durch selbständige amöboide Bewegungen die Wände der Blutgefäße des Dotters« (*Belone*), ferner:

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Punkte wenigstens muss natürlich die Anlage der Gefäße beginnen (vielleicht auch gleichzeitig an mehreren), und dieser Punkt (oder diese Punkte) scheint für die venösen Gefäße bei den Selachiern etwa am Ende des Rumpfes zu liegen, nicht aber weiter nach vorn in der Gegend des späteren Herzens. Warum gerade dies der Fall ist, weiß ich nicht, auch kommt für die gegenwärtige Betrachtung nichts darauf an. Es entstehen hier also zwei Gefäße, ein rechtes und ein linkes, und wachsen nach hinten langsam, nach vorn rasch aus. Hinten bleiben sie noch lange, nachdem der Embryo sich vom Dotter abgehoben hat, paar und werden erst ganz allmählich unpaar; vorn nähern sie sich rasch, verschmelzen in der Mediane und rücken nun, wie es scheint bereits als unpaares Rohr, in den Hohlraum zwischen dem Kopfdarme und den ventral verschmolzenen Mesodermbändern hinein. Hierdurch kommt das Herz und seine Verlängerung nach vorn bis zum Abgange der Kiemenarterien zu Stande.

Für die Selachier wäre also das Herz als Rohr ontogenetisch von Hause aus vielleicht unpaar. Nach Rabl's Beobachtungen gilt dies, und zwar mit Sicherheit, auch für die Urodelen. Auf der anderen Seite ist aber durch die neueren Forschungen bekannt geworden, dass bei den Säugethieren und Vögeln nicht nur das Myocardium, sondern auch das Endocardium aus einer doppelten Anlage hervorgeht, so dass hier wirklich zwei Gefäße mit einander verschmelzen. Es fragt sich daher, haben wir es in diesem Falle mit einer Wiederholung des ursprünglichen Verhaltens oder mit einer nachträglichen Abänderung in der Ontogenese zu thun. Balfour, der zuerst diese Thatsachen näher besprach (Haifische p. 232), fasst die Erscheinung als secundär auf und bringt sie mit dem Verschlusse des Darmes in Zusammenhang. »The formation of the heart as two cavities is a secondary change which has been brought about by variations in the period of the closing in of the wall of the throat.« Er verwirft also hier sowohl als auch in der Vergl. Embryologie die Ansicht, die Vertebraten hätten einst zwei Herzen gehabt. So lange der Schlund ventral noch nicht geschlossen sei, könne das Herz eben nicht unpaar entstehen. Demselben Argumente, allerdings in verbesserter Form, begegnen wir bei Rabl, nur ist für ihn der mächtige Nahrungsdotter der Grund, welcher den späten Verschluss der Schlund-

»Die Blutgefäße und das Herz sind also von mesoblastischem Ursprung und werden gebildet durch das active Treiben der Wanderzellen«, und: »Die Bildung der großen Gefäße im Körper des Embryo geht vom Herzen aus, indem das Lumen immer weiter zwischen den Organen hervordringt« (p. 242, 244, 245).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wand und damit die doppelte Anlage des Herzens herbeiführt (p. 273). Gegen Beide muss ich aber Folgendes einwenden. Zunächst mache ich genau den umgekehrten und wohl berechtigteren Schluss: War das Herz ursprünglich unpaar und wurde im Laufe der Phylogenese der Dotter so mächtig, dass er den ventralen Verschluss des Schlundes erst spät ermöglichte, nun, so unterblieb eben ontogenetisch die Bildung des Herzens in einer so frühen Periode und fand erst statt, wenn der Schlund schon geschlossen war. Gerade der Umstand, dass das Herz ursprünglich ein paares war, erlaubt es ontogenetisch schon verhältnismäßig zeitig als zwei getrennte seitliche Rohre entstehen zu lassen. Ferner aber frage ich: wenn der Dotter und die auf ihm beruhende Verlangsamung in dem ventralen Schlusse des Darmes und des Mesodermes wirklich das mechanische Hindernis[1] bildete, als welches es von Balfour und Rabl bezeichnet wird, warum treffen wir dann am Schwanze des Embryo die beiden Venen noch paar an? Warum vereinigen sie sich nicht unmittelbar, nachdem die physikalische Möglichkeit dazu vorliegt, oder warum legen sie sich nicht geradezu unpaar an, da doch der Process der Abspaltung des Endothels vom Darmfaserblatte in der ganzen Länge des Embryo genau derselbe ist? — Ich bin übrigens davon überzeugt, hätte Balfour den paaren Zustand der Subintestinalis gekannt, so würde er selber sofort das Richtige getroffen haben.

Wenn ich demnach für die Entwicklung des Herzens aus paarer Anlage auftrete, so möchte ich darum doch nicht Alles unterschreiben, was zwei andere Autoren über diesen Gegenstand ermittelt haben. Der eine von ihnen, Blaschek[2], wird von Rabl absichtlich nicht berücksichtigt, und ich kann allerdings auch nicht verschweigen, dass ich manchen Einzelheiten seiner Untersuchung nicht traue, andere nicht einmal recht begreife. Da er aber ausdrücklich das Endothel des Herzens und der Aorta von den »Urwirbeln« ableitet und ferner das Herz der Amphibien sich wie das der Vögel und Säugethiere entwickeln lässt, so ist es selbstverständlich, dass ich diese Übereinstimmung zwischen uns anerkenne. Etwas anders verhält es sich mit Wlad. Schimkewitsch[3], welcher an Wirbelthieren keine eigenen

[1] Ich habe oben p. 340 u. 343 selber diesen Ausdruck angewendet, verstehe ihn aber dort lediglich für den einzelnen Embryo.

[2] Albert Blaschek, Untersuchung über Herz, Pericard, Entocard und Pericardialhöhle. in: Mitth. Embr. Inst. Wien. Neue Folge. 1. Heft. 1885 p. 33—50 mit 3 Holzschnitten.

[3] Wlad. Schimkewitsch, Über die Identität der Herzbildung bei den Wirbel- und wirbellosen Thieren. und: Noch Etwas über die Identität der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Beobachtungen gemacht zu haben scheint und lediglich im Vertrauen auf die Untersuchungen Anderer zu homologisiren versucht. Er sagt p. 40: »Die Entstehung des Herzens bei den Wirbelthieren ist, trotz Balfour, ein primitiver Entwicklungsvorgang«. Dann aber verlässt er sich auf Hoffmann, um das Endocardium der Teleostier aus dem Entoderm abzuleiten, auf Seeliger, Korotnef und Salenski betreffs der Tunicaten, und darf so den kühnen Schluss ziehen (p. 385), dass: »das Herz der Arthropoden nur dem Myocardium der Wirbelthiere entspricht, aber dasjenige der Tunicaten nur dem Endocardium der Wirbelthiere«. Aber nun vergleiche man hiermit, was für die Teleostier Wenckebach gefunden hat (s. oben p. 364) und nehme Van Beneden u. Julin[1] zur Hand, welche es so stark wie nur irgend möglich betonen, dass das Herz der von ihnen untersuchten Tunicaten (*Clavelina*, *Corella*, *Salpa*) gar kein Endothel besitze (p. 321), ja dass es überhaupt dem Herzen der Vertebraten nicht homolog sei (p. 412)! Man sieht, bei dem gegenwärtigen Zustande unserer Kenntnisse, wo jede neue Arbeit von der vorigen in fundamentalen Punkten abweicht, ist es unfruchtbar, um nicht zu sagen unstatthaft, so hoch specialisirte Gruppen wie Arachniden, Hexapoden und Wirbelthiere direct mit einander zu homologisiren. Noch dazu, wenn für die Araneiden der Angabe von Schimkewitsch, dass ihnen ein Endocard fehle, die Autorität Balfour's gegenübersteht, welche durch die jüngsten Beobachtungen von Kowalevski u. Schulgin[2] lediglich ihre Bestätigung findet[3].

Neapel, Februar 1887.

Herzbildung bei den Metazoen. in: Zool. Anzeiger 8. Jahrg. 1885 p. 37—40 und 384—386 m. 6 Holzschn.

[1] E. van Beneden et Ch. Julin, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. in: Arch. Biol. Tome 6. 1886 (nicht 1885, wie auf dem Titel angegeben) p. 237—476. Taf. 7—16.

[2] A. Kowalevski und M. Schulgin, Zur Entwicklungsgeschichte des Skorpions (*Androctonus ornatus*). in: Biol. Centralbl. 6. Bd. 1886 p. 525—532. »Das fertige Herz besteht jetzt aus zwei Schichten: die innere oder das Endothel, und die äußere oder die Muskelschicht, die beide aber ausschließlich vom Mesoderm ihren Ursprung nehmen« (p. 529).

[3] Ich muss hier auch noch einen anderen Irrthum von Schimkewitsch berichtigen. Er copirt die Balfour'sche Zeichnung von der Herzanlage bei *Pristiurus* und setzt hinzu: »aber den größten Antheil an der Bildung des Herzens hat die rechte Mesodermplatte«. Hiervon findet sich jedoch in den beiden Schriften Balfour's kein Wort; sollte Schimkewitsch vielleicht den Umstand falsch gedeutet haben, dass in der Abbildung, um Raum zu sparen, das linke Antimer nur theilweise wiedergegeben ist?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

a	Aorta,	*m*	Muskel,
Au	Nabelarterie,	*mc*	Myocardium,
c	Chorda,	*mes*	Mesoderm,
cp	Leibeshöhle,	*n*	Nerv,
D	Darm,	*pd*	postanaler Darm,
enc	Endocardium,	*s*	Anlage der Segmentalorgane,
ent	Entoderm,	*sc*	Subchorda,
g	Gefäß,	*vc*	Vena caudalis,
H	Herz,	*vcp*	Vena cardinalis posterior,
h	Haut,	*vs*	Vena subintestinalis,
hv	Hauptvene,	*vsp*	Vena supraintestinalis,
ir	Interrenal body,	*Vu*	Nabelvene.

Tafel 11.

Die Arterien sind roth, die Venen violett.

Fig. 1. Darm und Hauptgefäße eines Embryo von *Pristiurus*. Die Zeichnung ist aus Schnitten reconstruirt (vgl. oben p. 349), jedoch sind die Quergefäße in der Gegend des späteren Afters *A* stark schematisch gehalten. *Au* Nabelarterie; *x* = Stelle, wo die rechte Vene sich von ihr ablöst, um zur rechten Lebervene zu werden. Bei *q* drei Quergefäße von der Aorta zum Mittelstücke der rechten Vene. *y* = hinterer Stumpf der rechten Vene. *Vu* = Nabelvene. Bei *D* ist ein Stück des hier nach dem Dotter hin offenen Darmes nicht gezeichnet, um das Darmlumen und die linke Vene deutlich werden zu lassen. Vergr. 90/1.

Fig. 2 u. 3. Nabelarterie und Aorta nebst ihren Quergefäßen, von der Seite und von oben gesehen. Gleichfalls Reconstruction nach Schnitten durch einen Embryo von *Torpedo ocellata* von etwa 6,5 mm Länge. Vergr. 90/1.

Fig. 4—6. Theile von Schnitten durch einen Embryo von *Scyllium stellare* von etwa 20 mm Länge in der Höhe der Bauchflossen. In Fig. 6 sieht man die Verbindung der Vena caudalis und jetzt bereits sehr reducirten Subintestinalis, in 5 die zwei Zweige der letzteren, welche in 4, also weiter vorn, wieder zusammengetreten sind (vgl. oben p. 335). Vergr. 50/1.

Fig. 7—11. Einige Schnitte aus dem Anfange der Serie, deren Reconstruction in Fig. 1 wiedergegeben wurde. Die rechte Vene ist in 9—11 gleich der Aorta roth, sonst gleich der linken violett. Die Darmwandung ist dunkler gehalten, als das Ecto- und Mesoderm. Die Grenze des Dotters ist in Fig. 8 nicht gezeichnet. Vergr. 50/1.

Fig. 12—17. Theile von Schnitten durch den Schwanz eines Embryo von *Torpedo ocellata* von 12 mm Länge. Man sieht die Reste des postanalen Darmes *pd* und das Verhältnis der beiden Hauptvenen zu ihnen in Fig. 17 auch die mit Blut erfüllte Verbindung der Aorta mit der linken Vene. In Fig. 13 hat der postanale Darm kein Lumen mehr, in 14 ist

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

er überhaupt nur noch mit Mühe wahrnehmbar (vgl. oben p. 345). Vergr. 130/1.

Fig. 18. Theil eines Schnittes durch den Schwanz eines Embryo von *Torpedo ocellata* ebenfalls von etwa 12 mm Länge (vgl. oben p. 345). Vergr. 130/1.

Fig. 19—24. Theile von Schnitten durch einen Embryo von *Scyllium stellare* von etwa 10 mm Länge. Man sieht die Subintestinalis bei ihrer Wanderung um den Hinterdarm, dessen postanaler Theil bereits in Auflösung begriffen ist (in 21 und 22 durch Punktirung angedeutet, in 24 genauer wiedergegeben). In Fig. 20 (Höhe des Afters) ist das Darmepithel genau ventral dicker, als rechts und links davon; dies gilt auch von der Haut, welche hier dem Darme unmittelbar anliegt. (Ähnliches zeigen die Figuren 26 und 27). Zwischen Schnitt 23 und 24 verschmelzen die beiden Venen unterhalb des Darmes eine Strecke weit und werden dann nochmals paar (vgl. oben p. 354). Vergr. 130/1.

Fig. 25—27. Theile von Schnitten durch einen Embryo von *Pristiurus* von 13 mm Länge. Man sieht in Fig. 27 die Verbindung der beiden zuvor unpaar gewordenen Cardinales *vcp* mit der Supraintestinalis (vgl. oben p. 354). In Fig. 25 schickt sich die Subintestinalis gerade dazu an, paar zu werden und in zwei Ästen um den Darm nach oben zu wandern. Vergr. 130/1.

Fig. 28. Theil eines Schnittes durch einen ziemlich jungen Embryo von *Torpedo ocellata*. Man sieht am postanalen Darme die beiden Arterien und Venen (vgl. oben p. 361). Vergr. 130/1.

Taf. 12.

Alle Figuren sind 130mal vergrößert.

Fig. 1. Theil eines Schnittes durch einen Embryo von *Torpedo marmorata*. Man sieht die rechte Aorta in Verbindung mit der gleichnamigen Vene.

Fig. 2 u. 3. Schnitte durch denselben Embryo in der Höhe des Herzens. Man sieht in Fig. 2, wie die beiden Hauptvenen sich mit ihrem dorsalen Theile an einander legen, während derselbe in Fig. 3 bereits einheitlich geworden ist. Das Myocardium *mc* ist seitlich noch gegen den Dotter zu offen (vgl. oben p. 357 u. 359).

Fig. 4. Theil eines Schnittes durch einen Embryo von *Torpedo ocellata*. Man sieht das Myocardium im Begriffe, sich dorsal zu schließen; das Endocardium zeigt undeutlich die Zusammensetzung aus zwei Rohren (vgl. oben p. 357).

Fig. 5—9. Schnitte durch einen Embryo von *Torpedo marmorata* in der Reihenfolge von hinten nach vorn; Fig. 5 ist postanal. In Fig. 5 ist die Subchorda noch mit dem Darme in Zusammenhang. Man sieht in Fig. 6 rechts ventral die Gefäßanlage als einen Zellstrang, welcher vom Darmfaserblatte ausgeht (vgl. oben p. 340); auch die Aorten sind in der Bildung begriffen. In Fig. 7 und 8 sind die Hauptgefäße bereits fertig und führen theilweise auch schon Blut.

Fig. 10. Theil eines nicht genau queren Schnittes durch einen Embryo von *Scyllium stellare*. Man sieht die Aorta in Verbindung mit der linken Hauptvene. Die Subchorda besteht aus nur 2 Zellen.

Fig. 11. Schnitt durch einen Embryo von *Scyllium stellare* in der Höhe des offenen Darmes, um die Gefäßanlagen zu zeigen (vgl. oben p. 340).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

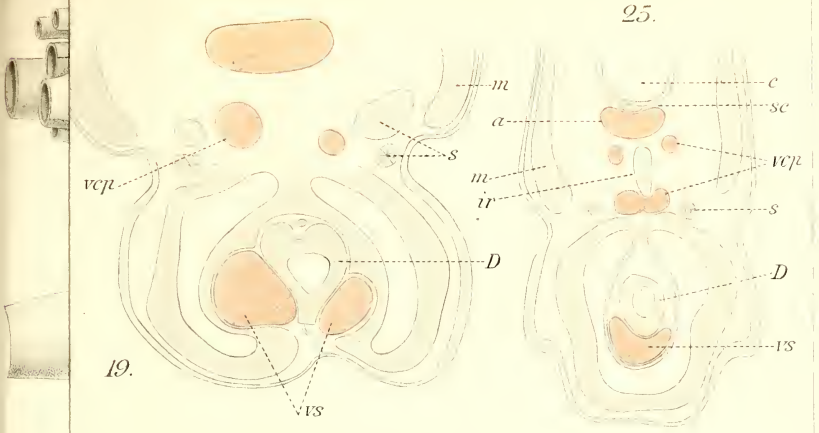
Fig. 12—14. Schnitte durch einen Embryo von *Torpedo ocellata* in der Richtung von hinten nach vorn. Fig. 12 geht durch die Stelle, wo der Schwanz sich vom Dotter abhebt. Man sieht die Gefäßanlagen, die weiter nach hinten noch gänzlich fehlen. Auch bei *g* scheint im Mesoderm, welches den Dotter einhüllt, ein Gefäß zu sein. In Fig. 13 und 14 ist der Darm ventral noch offen. Fig. 13 zeigt die Hauptvenen, aber keine Aorten, Fig. 14 letztere, aber keine Venen (vgl. oben p. 341).

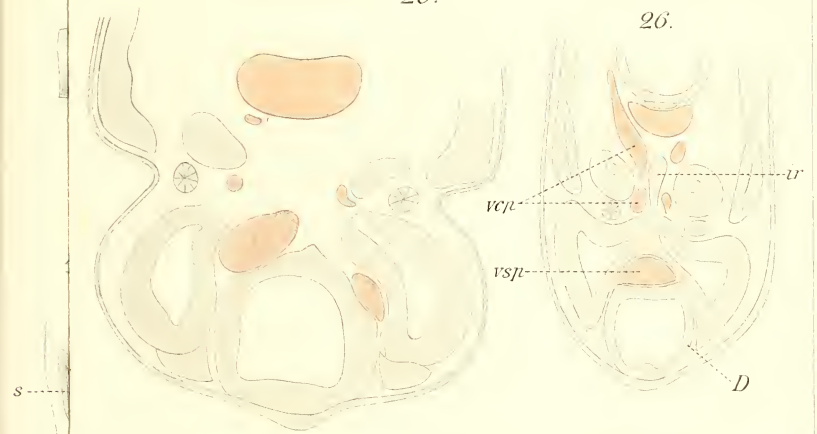
Fig. 15 u. 16. Theile von Schnitten durch einen Embryo von *Pristiurus*, und zwar Fig. 15 in der Höhe des zukünftigen Herzens, Fig. 16 weiter nach vorn. Man sieht die Gefäßanlagen vom Darmfaserblatte abgehen (vgl. oben p. 360).

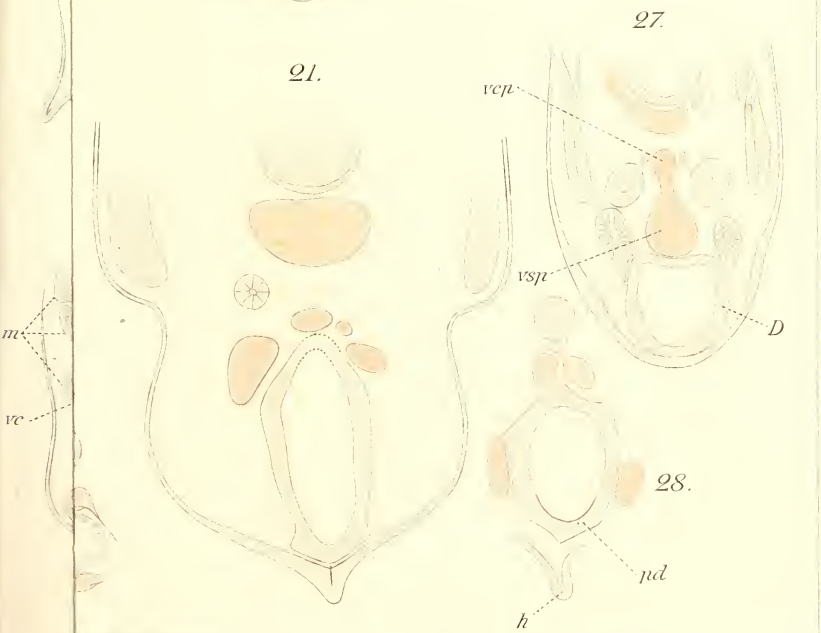
Fig. 17. Theil eines Schnittes durch einen etwas älteren Embryo von *Pristiurus*. Die Haut steht noch in Zusammenhang mit der Dotterhaut, dagegen ist Darm und Mesoderm ventral geschlossen. Das Myocardium ist dorsal offen. Man sieht undeutlich die Anlagen des Endocardiums als zwei Rohre (vgl. oben p. 361).

Fig. 18—20. Theile von Schnitten durch denselben Embryo wie in Fig. 1—3, nur weiter vorn geführt. Man sieht in Fig. 18 die Fortsetzung der rechten Hauptvene *hv* im Dotter. Das Entocardium zeigt in Fig. 19 eine schräge Scheidewand und beginnt in Fig. 20 sich seitlich zu einem Paare Kiemenarterien zu verlängern, worauf auch links die Verdickung der Darmwand nach der Haut zu hindeutet. Das Myocardium ist nur in Fig. 18 völlig geschlossen (vgl. oben p. 357 u. 359).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at







© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

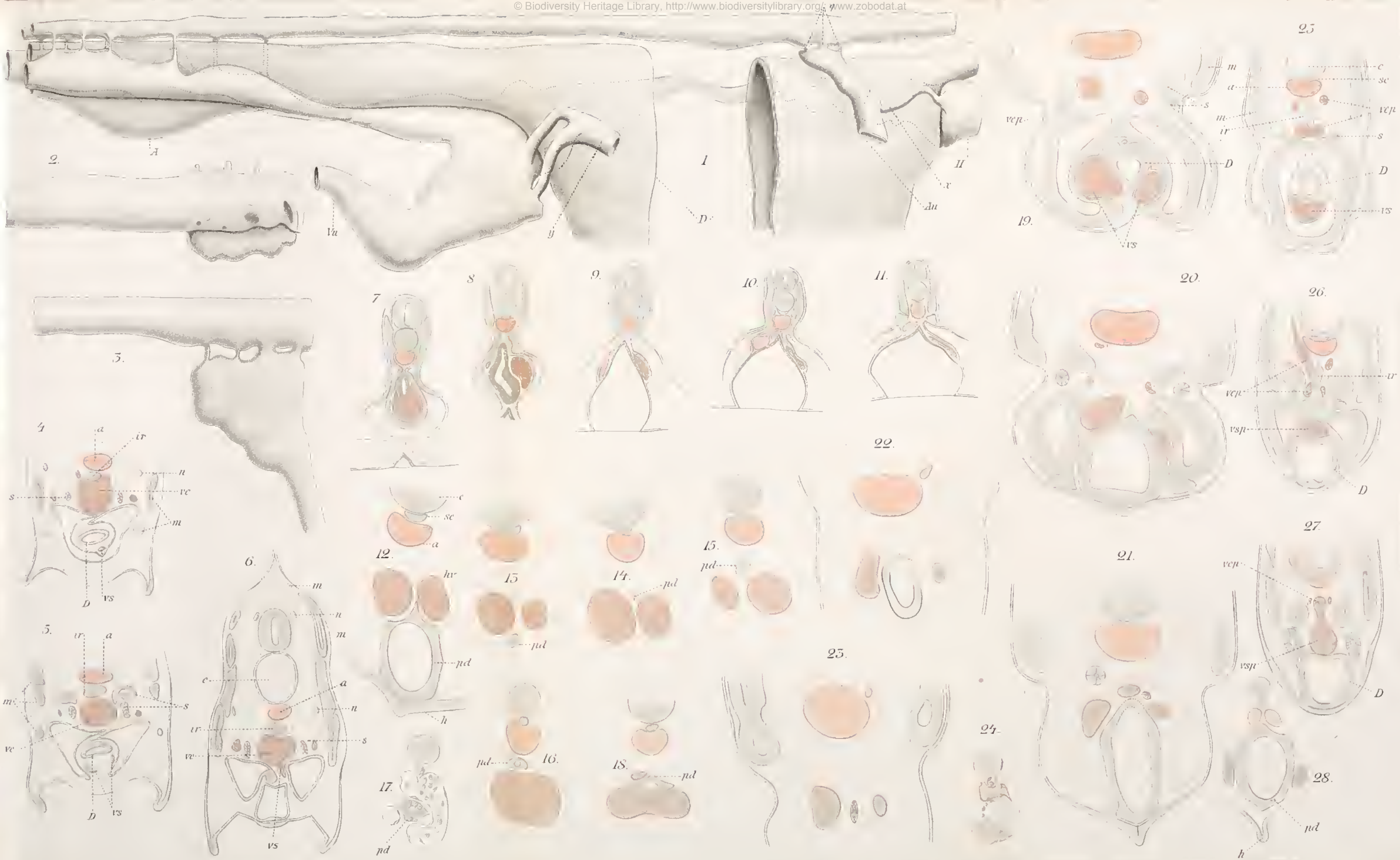
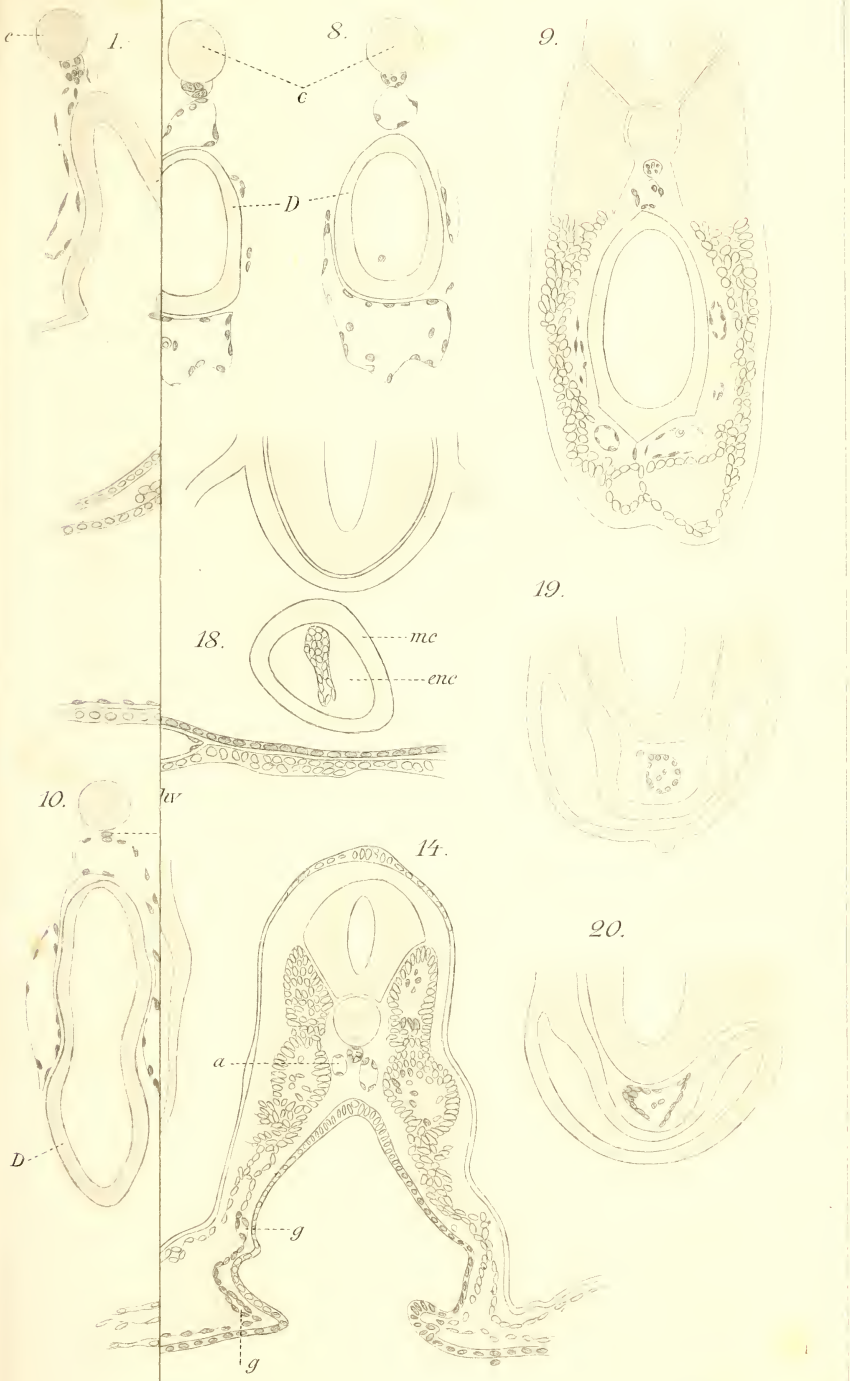


Fig. 1-3 Mercusano. 4-27 P. Mayer del.
Verl. v. R. Friedländer & Sohn, Berlin.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



P. Mayer del.

Lith. Anst. v. Werner & Winter in Frankfurt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel

Jahr/Year: 1886/87

Band/Volume: 7

Autor(en)/Author(s): Mayer Paul

Artikel/Article: Über die Entwicklung des Herzens und der großen Gefäßstämme bei den Selachiern. 338-370