Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische.

Von

Dr. F. Maurer,
Assistent am anatomischen Institut in Jena.

Mit Tafel XI u. XII.

Von den knorpeligen, resp. knöchernen Bogenpaaren, welche sich bei Fischen am Anfang des Darmkanals in der Wandung der Mund- und Rachenhöhle eingelagert finden, hat sich bei Teleostiern bekanntlich nur ein Theil als wahre Kiemenbogen, das heißt als Träger respirirender Kiemenstrahlen erhalten.

Es sind in der Regel vier, seltener drei oder nur zwei Bogenpaare. Die beiden vor diesen gelagerten Paare haben sich ihrer Funktion gemäß in anderer Richtung ausgebildet. Der erste dient als Kieferbogen der Nahrungsaufnahme, der zweite, der Zungenbeinbogen, hat die Funktion eines Schutzapparates der wahren Kiemenbogen übernommen, sein unterer Theil bildet außerdem die Stütze der Zunge. Auf ihre Homologie mit den wahren Kiemenbogen werden wir unter Anderem durch verschiedene kiemenartige Bildungen, die sich an ihnen finden, hingewiesen. Bei Selachiern findet sich der Zungenbeinbogen noch kaum verschieden von den wahren Kiemenbogen, hat noch respiratorische Funktion. Auch in der Spalte zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen findet sich ein kleines, kiemenartig gebautes Organ, die sogenannte Spritzlochkieme.

Sie lagert der vorderen Wand des Spritzlochkanales an, ist jedoch nicht mehr respirirendes Organ. Bei Ganoiden, bei welchen der obere Theil des Zungenbeinbogens als Hyomandibulare sich zum Träger des Unterkiefers entwickelt hat, bei welchen ferner der Kiemendeckel großentheils im Zusammenhange mit diesem Bogen

gebildet wird, findet sich entsprechend der Spritzlochkieme der Selachier eine Pseudobranchie, die nicht mehr respirirt; ferner neben dieser eine aus einer Reihe Kiemenstrahlen bestehende Kiemendeckelkieme, die respiratorische Funktion hat.

Bei Teleostiern hat sich gleichfalls ein Organ erhalten, das in seinen Lageverhältnissen der Kieme des Zungenbeinbogens bei Selachiern, so wie der Kiemendeckelkieme der Ganoiden entspricht. Die Spritzlochkieme der Selachier, die sich bei Ganoiden als Pseudobranchie noch findet und dem Kieferbogen angehört, ist bei Teleostiern ganz rückgebildet. Auf die Zulässigkeit der Bezeichnung »Pseudobranchie« werde ich am Schlusse noch zurückkommen.

Die Pseudobranchien der Knochenfische sind längst bekannt und mehrfach beschrieben worden. Der Name »Pseudobranchie« rührt von Broussonet her, welcher betont, dass das Organ im Gegensatz zu den wahren Kiemen nur einfache Blättchen habe, dass ferner eine knöcherne Stütze fehle. Er gesteht ihr respiratorische Funktion zu.

Später hat Rathke das Organ bei Clupeen und Salmonen untersucht. Auch er lässt es kiemenartig gebaut sein. Das Blut fließt der Nebenkieme aus verschiedenen Kopfvenen zu, sammelt sich aus ihr wieder in ein Gefäß, welches sich mit dem Hauptstamme der Kiemenvenen vereinigt. Auch nach ihm bleiben demnach die Pseudobranchien respiratorische Organe. Darin stimmen mit Rathke noch Meckel und Lereboullet überein. Hyrtl war der Erste, welcher bewies, dass die Nebenkiemen mit arteriellem Blute versorgt werden. Am genauesten untersucht wurden die Pseudobranchien der Fische von Joh. Müller. Er stellte im Hinblick auf die Art ihrer Blutversorgung fest, dass sie keine respiratorische Bedeutung haben können und fand sie ferner bei einer großen Anzahl von Knochenfischen auf, bei welchen man sie in Folge ihrer unter der Schleimhaut versteckten Lage nicht gekannt hatte. Joh. Müller zeigte außerdem, dass ihre Ausbildung für die Systematik von hohem Interesse ist. Seine Abhandlung liegt der vorliegen Arbeit hauptsächlich zu Grunde.

In der neueren Litteratur findet sich nichts Genaueres über die Pseudobranchien. Weder ihr feinerer Bau noch ihre Entwicklung, besonders bei verdeckten Formen, ist seither bekannt geworden. Als Herr Geheimrath Gegenbaur mich auf diese Fragen hinwies, war es mir daher eine angenehme Aufgabe, dieselben zum Gegenstande der folgenden Untersuchungen zu machen.

Was die Verbreitung der Pseudobranchien unter den Teleostiern

anlangt, so giebt Joh. Müller ein genaues Verzeichnis der Fischarten, welche freie, verdeckte oder keine Pseudobranchien besitzen und möchte ich darüber auf ihn verweisen. — Die Lage des Organs betreffend, so findet es sich der Innenfläche des Kiemendeckels an dessen Basis, d. h. seiner Anheftungsstelle am Schädel angelagert, nach außen und etwas nach vorn von der Insertion des ersten wahren Kiemenbogens an die Basis cranii.

Die Nebenkieme besteht aus einer verschiedenen Anzahl von Federn, welche dicht neben einander gelagert sind und deren jede sich makroskopisch wie ein Kiemenstrahl darstellt. Dieselben sind mit ihrer Basis dem Kiemendeckel angeheftet, ihre Spitze ragt frei nach oben. Sie zeigen sich indessen nicht bei allen Knochenfischen in dieser Weise frei vorliegend, sondern sind bei manchen von der Rachenschleimhaut überkleidet. Danach unterscheidet Joh. Müller zwei Formen, nämlich freie oder kiemenartige und verdeckte oder drüsige Pseudobranchien. Erstere Form findet sich z. B. bei Alausa und Barbus, letztere bei Esox und Gadus. Nun beschreibt Joh. Müller diese Organe auch bei Salmo und giebt an, dass bei diesem die Federn zur unteren Hälfte von einer derben fibrösen Haut und Schleimhaut überzogen, nur in ihrer oberen Hälfte frei seien. Er rechnet diese Formen kurzweg den freien Nebenkiemen zu: ich möchte sie indessen als Übergangsform zwischen freie und verdeckte stellen, und werde noch darauf zurückkommen. Diese Form findet sich auch bei Tinca.

Was die Blutversorgung des Organes betrifft, so ist dieselbe bei erwachsenen Thieren von Joh. Müller festgestellt und möchte ich nur daran erinnern, dass drei Arten zu unterscheiden sind. Erstens können die Pseudobranchien ihr Blut beziehen aus einem Zweige des Circulus cephalicus, der aus dem dorsalen Zusammenfluss der Kiemenvenen entsteht. So finden wir es bei Esox. Ferner kann ihnen Blut zufließen durch die Arteria hyoidea, welche aus der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene entsteht. Diese Form wird durch Salmo repräsentirt. Endlich kann auch die Versorgung mit Blut aus diesen beiden Gefäßen stattfinden, wie es sich z. B. bei Gadus verhält. Bei letzterem fließen die beiden Blutgefäße in der Nähe der Basis der Pseudobranchie zusammen, so dass nur ein Stämmchen in das Organ eintritt. In allen Fällen wird demnach die Nebenkieme von Kiemenvenen d. h arterielles Blut führenden Gefäßen versorgt. Das Blut hat, bevor es zur Nebenkieme gelangt, schon die wahren Kiemen passirt. Die Vene, welche das Blut aus

der Pseudobranchie abführt, stellt immer die Arteria ophthalmica magna dar, welche ausschließlich die Choroidea des Auges versorgt.

Man hat sich bei den Injektionen, die zur Untersuchung unentbehrlich sind, nach diesen Verhältnissen zu richten. Bei Gadus kann man von der Aorta thoracica oder der Arteria hyoidea aus die Pseudobranchie injiciren. Bei Salmo ist die Arteria hyoidea zu wählen, weil bei Injektion von der Aorta aus der größte Theil der Masse in die wahren Kiemen fließt, und eine Füllung der Nebenkieme zu hohen Druck erfordern würde.

Bei Esox ist die Aorta am geeignetsten, weil die Arterie der Pseudobranchie hier aus dem Gebiet der Aortenwurzeln direkt entspringt.

Bei allen Formen kann man die Nebenkieme von der Arteria ophthalmica magna aus allein injiciren.

Der Stamm der Arterie wie der Vene verläuft in der Basis der Nebenkieme und zwar trifft man beim Einschneiden von der Schleimhaut aus zuerst auf die Vene, tiefer liegt die Arterie. Die Gefäße verlaufen längs der Basis und stehen mit jeder Feder durch je ein Stämmchen in Verbindung. Die genaueren Verhältnisse sind später zu besprechen.

Am eingehendsten untersuchte ich zunächst die Pseudobranchie von Esox lucius (Taf. XI Fig. 1). Sie ist wohl die am meisten modificirte Form. Nicht allein, dass sie unter der Rachenschleimhaut verdeckt liegt, auch ihre Lage ist nicht an der Basis des Kiemendeckels, sondern das Organ findet sich beim Hecht näher der Medianlinie, beiderseits der Basis cranii angelagert. Außerdem besteht es nicht aus einer einfachen Reihe von Federn, sondern es finden sich zwei Lagen, und die Federn sind so unregelmäßig gekrümmt, besonders in der oberflächlichen Schicht, dass bei bloßer Betrachtung das Ganze den Eindruck einer acinösen Drüse macht. Trotzdem möchte ich den Ausdruck »drüsige« Pseudobranchie vollkommen streichen, da sich nirgends ein acinöser Bau, ein Lumen oder ein Ausführungsgang nachweisen lässt. Bei der eigenthümlichen Lage und Ausbildung des Organs drängt sich naturgemäß die Frage auf: Kommen diese Verhältnisse der Nebenkieme des Hechtes von Anfang an zu, oder finden sich Jugendzustände, welche das Organ den freien Pseudobranchien anderer Knochenfische näher stehend erscheinen lassen? Ehe ich indessen zu diesen entwicklungsgeschichtlichen Fragen übergehe, erscheint es zweckmäßig, die Verhältnisse der Pseudobranchie, besonders ihren feineren Bau, beim ausgebildeten Hechte kurz klar zu legen.

Was zunächst die Lage des Organs anlangt, so bringt man es sich am besten zur Anschauung, indem man den Kopf des Hechtes auf den Rücken legt und die Copulae der Kiemenbogen so wie das Zungenbein und den Unterkiefer der Mittellinie entsprechend ventral längsspaltet. Spannt man sodann die getrennten Theile nach beiden Seiten aus einander, so ist die dorsale Gaumen- und Rachenwand leicht zugänglich gemacht. Man präparirt nun daselbst die Schleimhaut von vorn nach hinten ab und hat noch ein Stück des queren Gaumenmuskels an dessen hinterem Rande zu entfernen. Dann liegt die Pseudobranchie zu Tage, beiderseits vor und lateral von der Ansatzstelle des ersten Kiemenbogens, seitlich der Schädelbasis angelagert. Hat man durch die Aorta, wie es hier am zweckmäßigsten ist, Masse in die Gefäße injicirt, so muss man ein Stück aus der Kontinuität des Parasphenoid entfernen, um den Circulus cephalicus vollständig präpariren zu können. Man hat dann zugleich das gröbere Gefäßverhältnis der Pseudobranchie dargestellt (Taf. XI Fig. 1). Letztere zeigt sich als ein spindelförmiges Organ, schräg von vorn und medial nach hinten und lateral gelagert. Nach hinten und außen ist es ziemlich scharf zugespitzt, während es vorn und innen an der Ein- resp. Austrittsstelle der Gefäße dicker und rundlicher ist. Bei oberflächlicher Betrachtung sieht das Ganze wie eine acinöse Drüse aus. Wenn man aber die bindegewebige Hülle, die es umkleidet, entfernt, so sieht man schon mit bloßem Auge, dass es aus einer Anzahl zarter weißer Federchen zusammengesetzt ist. Noch besser bringt man dies zur Anschauung, wenn man das Organ herauspräparirt und für sich untersucht. Man findet es dann aus zwei Schichten von Federn bestehend. Die tiefere Lage (Taf. XI Fig. 2) hat eine Reihe von 12 Federn, die theils gestreckt, meist aber an der Spitze oder auch in ihrer ganzen Länge gekrümmt sind. Indessen liegen die Federn in dieser Schicht noch deutlich regelmäßig neben einander, sind schräg nach oben, außen und hinten gerichtet. In der oberflächlichen Lage (Taf. XI Fig. 3) sind die Federn viel unregelmäßiger verbogen und in Folge dessen schwerer zu entwirren. Doch gelingt es auch hier und es finden sich ebenfalls 11 oder 12 Federn. Die tiefere Lage stellt eine Platte dar, während die oberflächliche mit ihren stark gewundenen Federn mehr walzenförmig ist, wodurch die spindelförmige Gestalt des ganzen Organs bedingt wird. Am unteren Rande der Pseudobranchie, den Hecht in natürlicher Lage schwimmend gedacht, verlaufen der Längsachse des Organs entsprechend die zu- und abführenden Hauptgefäße. Dieselben bestehen

in einer Arterie und einer Vene, und zwar ist jede derselben den beiden Federlagen gemäß in zwei Äste getheilt, die sich erst an ihrer Ein- resp. Austrittsstelle am vorderen medialen Ende der Nebenkieme zu je einem Stamme vereinigen. Das Blut zuführende Gefäß, die Arterie der Pseudobranchie, ist ein 2 mm langer Ast des Circulus cephalicus, der 1 cm vor der Einmündungsstelle der ersten Kiemenvene abgeht (die Maße entsprechen einem Exemplar von 35 cm Körperlänge). Das Gefäß entspringt fast vereint mit einem Zweige, der parallel dem Parasphenoid beiderseits nach vorn zur Nase verläuft. Das Blut abführende Gefäß, die Vene der Pseudobranchie, stellt die Arteria ophthalmica magna dar. Sie verläuft zuerst nach vorn und medial, anastomosirt mit dem gleichen Gefäße der andern Seite und schlägt sich dann um den genannten zur Nase verlaufenden Ast des Circulus cephalicus, um nach vorn und außen mit dem Opticus, demselben an seiner unteren Fläche dicht angelagert, zum Auge zu treten.

Isolirt man eine Feder der Nebenkieme, um ihren Bau kennen zu lernen, so sieht man mit der Lupe, dass sie einen mittleren Kiel besitzt, welchem beiderseits je eine Reihe zarter weißer Blättchen angeheftet sind. Letztere sitzen dem Kiel schräg an, derart, dass sie nach außen und oben, der Federspitze zu gerichtet sind. Mehr kann man mit der Lupe kaum erkennen. — Um den mikroskopischen Bau der Federn kennen zu lernen, legte ich Schrägschnitte durch eine solche, nachdem sie in Paraffin eingebettet war. Der Schnitt soll so verlaufen, dass man auf der einen Seite des Kiels eine Lamelle in Flächenansicht bekommt, während auf der anderen Seite mehrere Lamellen quer und schräg getroffen werden (Taf. XI Fig. 4). Man sieht dann zunächst im Kiel einerseits die Arterie und davor einen Knorpel, andrerseits die Vene, alle drei quer getroffen. Von der Arterie zum Knorpel und zur Vene verlaufen spindelförmige, zum Theil verästelte Zellen mit länglichen Kernen.

Auf der Seite des Kiels, auf welcher mehrere Lamellen in Quer- und Schrägschnitten getroffen sind, sieht man, wie jede solche aus drei Schichten besteht: einer mittleren Blutkapillarschicht und auf jeder Seite derselben eine einschichtige Zelllage, die aus großen fast kubischen, an manchen Stellen selbst cylindrischen Zellen mit großen runden Kernen zusammengesetzt ist.

An dem Flächenschnitt durch eine Lamelle auf der anderen Seite des Kiels bekommt man ein verschiedenes Bild, je nachdem man eine der Zelllagen oder die Blutkapillarschicht trifft.

Hat man eine der ersteren vor sich, so erkennt man wieder die großen, auf der Fläche polygonalen Zellen mit ihren großen runden Kernen, deren jeder einen oder mehrere Nucleoli enthält. Trifft man die Kapillarschicht, so sieht man, wenn das Präparat injicirt ist, am schönsten die Blutvertheilung in der Lamelle (Taf. XI Fig. 5). Dieselbe habe ich wesentlich anders gefunden, als Joh. Müller sie in seiner vergleichenden Anatomie der Myxinoiden angiebt, bei der Besprechung der Pseudobranchien der Knochenfische in dem Kapitel über das: »Gefäßsystem der Pseudobranchien«. Er sagt daselbst, dass die feinere Vertheilung des Blutes in der Nebenkieme nur im Allgemeinen derjenigen der wahren Kieme entspreche, indem die von der Arterie der Feder in jedes Blättchen abgehenden Ästchen in großen Bogen durch die Blättchen treten, um sich zur Vene auf der anderen Seite zu vereinigen, während bei den wahren Kiemen ein feinmaschiges Kapillarnetz sich finde. Im Gegensatz dazu sah ich die Kapillarbildung vollständig derjenigen der wahren Kieme entsprechend. Von der Arterie im Kiel geht ein kurzes Ästchen in die getroffene Lamelle, löst sich sofort in ein feinmaschiges Kapillarnetz auf und sammelt sich auf der anderen Seite wieder zu einem ebenfalls sehr kurzen Stämmchen, das sich in die Federvene ergießt. In den Maschen der Kapillaren liegen die kleinen Zellkerne dieser mittleren Lamellenschicht, welche sich mit Boraxkarmin viel intensiver färben, als die großen Kerne der Zellen der beiden äußeren Lagen.

Auf Längsschnitten durch eine Feder erkennt man außer den drei Schichten der Lamellen, dass von der Arterie des Kiels zu jedem Blättchen ein Ästchen tritt. Zuweilen entspringen die Zweige zu mehreren Lamellen gemeinsam, theilen sich erst direkt vor den Blättchen in 2—4 Ästchen, je nach der Zahl, die zu versorgen ist.

Somit kann man sich jetzt das ganze Gefäßsystem der Pseudobranchie konstruiren:

Das Organ ist in den arteriellen Kreislauf eingeschaltet, erhält Blut, welches die wahren Kiemen schon durchströmt hat. Das vom Circulus cephalicus an der oben bezeichneten Stelle abgehende Gefäß, die Arterie der Pseudobranchie, verläuft längs der Basis des Organs. Sie ist gemäß der doppelten Federlage in zwei Äste getheilt. Aus diesen Hauptästen geht zu jeder Feder ein Stämmchen ab, das in deren Kiel auf der einen Seite bis zur Spitze verläuft. Von ihm tritt zu jeder Lamelle ein Ästchen, welches sich in ein feinmaschiges Kapillarnetz auflöst. Dieses sammelt sich wieder in

ein venöses Ästchen, das sich in die auf der gegenüber liegenden Seite des Kiels laufende Vene der Feder ergießt. Die venösen Stämmchen der 24 Federn fließen zusammen zu zwei größeren Gefäßen, deren jedes längs der Basis einer Federlage verläuft und zwar oberflächlicher als die entsprechende Arterie. Diese beiden Venenstämme vereinigen sich am vorderen medialen Ende der Nebenkieme zur Pseudobranchialvene, die sich im weiteren Verlaufe als Arteria ophthalmica magna ergiebt.

Legt man Schnitte durch das ganze Organ, so bekommt man in Folge der Krümmungen der Federn eine Masse von Quer-, Schräg- und Längsschnitten dieser in einem Bilde, was das Verständnis Anfangs sehr erschwert. Man untersucht daher praktischer eine einzelne Feder zuerst in der beschriebenen Weise, worauf man sich auch in dem verworrenen Bilde eines ganzen Schnittes leichter zurecht findet. Besonders wichtig ist diese einzelne Untersuchung, um das Verhalten des Knorpels zu erkennen. Bei Schnitten durch das ganze Organ erhält man vielfach Schrägschnitte einzelner Federn, in welchen man keinen Knorpel sieht, wobei man indess nicht sicher ist, ob der betreffenden Feder ein Knorpel wirklich fehlt oder ob er nur bei der Schnittrichtung zufällig nicht getroffen ist. Legt man Querschnitte durch eine isolirte Feder, wobei der Knorpel, wenn vorhanden, getroffen sein muss, so findet man ihn merkwürdigerweise nicht in jeder Feder. In den Federn, in welchen er nachweisbar ist, lagert er immer im Kiel, zwischen Arterie und Vene, ersterer genähert. Er ist stabförmig; an den Biegungen der Feder ist er dünner als an gestreckten Stellen. Man findet Knorpel in jeder Pseudobranchie, aber nicht in jeder Feder derselben. Irgend welche Regel in Betreff des Vorhandenseins oder Fehlens war ich nicht im Stande nachzuweisen. Es gilt dies übrigens nur für die Pseudobranchie des erwachsenen Hechtes.

Was die Größe der Hechte anlangt, an welchen ich diese Untersuchungen der wohl als ausgebildet anzusehenden Nebenkiemen anstellte, so waren es Thiere von 30—50 cm Körperlänge. Um die Größenverhältnisse der Pseudobranchien wenigstens an einem Exemplare anzugeben, so betrug die Länge des rechten Organs bei einem Hechte von 37 cm Körperlänge 17 mm. Seine Dicke betrug von oben nach unten, entsprechend der Längsrichtung der Federn gemessen, 6,5 mm. Die Zahl der Federn betrug rechts in der oberflächlichen Lage 12, links 11. Die tiefere Lage hatte beiderseits 12 Federn. Die linke Pseudobranchie war 16,5 mm lang, sonst waren die Maße

wie rechts. Bei diesen größeren Thieren ist das Verhältnis der Organgröße zur Körperlänge ein konstantes; auf die Größenverhältnisse bei Jugendformen werde ich noch zurückkommen. Betrachtet man den gesammten Bau des Organs, so ist auffallend, wie kiemenähnlich derselbe ist. Zunächst entspricht jede Feder einem Kiemenstrahl. Im Kiel liegt eine längs verlaufende Arterie und eine eben solche Vene, außerdem in vielen Fällen ein Knorpelstab. Seitlich sitzen am Kiel zwei Reihen von Lamellen, genau wie die Kiemenläppchen. Die Gefäßvertheilung innerhalb der Feder entspricht ebenfalls vollkommen derjenigen im wahren Kiemenstrahl. Die einschichtigen Zelllagen, welche das Kapillarnetz des Blättchens überziehen, können dem Kiemenepithel entsprechen.

Es besteht ferner die Pseudobranchie des Hechtes aus zwei Lagen von Federn und könnte dies ebenfalls den Verhältnissen bei den wahren Kiemen entsprechen. Indessen findet sich bei allen Teleostiern mit freien, so wie bei Gadus mit verdeckten Pseudobranchien nur eine einfache Federlage und ist daher zunächst zu eruiren, ob eine doppelte Lage sich bei der Nebenkieme des Hechtes primär angelegt findet. Es ist ferner zu untersuchen, ob das Organ von Anfang an der Schädelbasis angelagert und von der Rachenschleimhaut überzogen ist. Damit fällt dann die Entscheidung, ob die beschriebenen großen Zellen der Lamellen wirklich Epithelzellen sind, zusammen. Es ist endlich noch der Blutzufluss zu beachten, d. h. zu untersuchen, ob die Pseudobranchie im Jugendzustande ebenfalls ausschließlich vom Circulus cephalicus aus versorgt wird.

Um zur Erledigung dieser Fragen die Nebenkieme in möglichst frühen Entwicklungsstadien zur Ansicht zu bringen, fertigte ich Schnittserien durch den ganzen Kopf junger Hechte an, theils Querschnitte, theils Horizontalschnitte.

Die jüngsten Hechte, die mir zur Verfügung standen, waren als 6 Tage alt bezeichnet, und hatten eine Körperlänge von 11 mm. Sie waren in Chromsäure gehärtet und in 85 procentigem Alkohol aufbewahrt. — Was die Präparation anlangt, so wurden die ganzen Thiere mit Boraxkarmin durchgefärbt und nach den üblichen Regeln in Paraffin eingebettet. Zum Schneiden bediente ich mich des Schlittenmikrotoms nach Thoma. Die Dicke der Schnitte betrug 0,01 mm, wobei kein Schnitt verloren ging. Zur rascheren Orientirung machte ich zuerst Schnitte von 0,02 mm Dicke. Zur Fixirung derselben auf dem Objektträger wandte ich die Schellackmethode nach Giessbrecht an, die allen Anforderungen entsprach. — Auf Kopfquerschnit-

ten war die Pseudobranchie bald gefunden. Sie erschien in der Serie von vorn nach hinten im dritten Schnitte hinter dem Auge bei 0,01 mm Schnittdicke. Sie stellt sich dar als eine fast kreisrunde, dem Hyomandibulare angelagerte Zellenmasse, die in ihrem unteren Drittel von mehrschichtigem Epithel überzogen, von ihm durch eine dünne Lage verästelter Bindegewebszellen getrennt ist (Taf. XI Fig. 6). Das ganze springt knopfartig in die Rachenhöhle vor, liegt ziemlich hoch in der Nähe der Schädelbasis, ist ihr aber nicht direkt angelagert, da das Epithel, welches die Schädelbasis überzieht, über dem Organe vorbei zum Hyomandibulare verläuft, um von ihm aus erst auf die Pseudobranchie überzugehen.

Was den feineren Bau anlangt, so ist er nur an einzelnen Schnitten zu verstehen, da das ganze Organ im Schrägschnitt getroffen, mehr den Eindruck einer ungeordneten Zellenmasse macht. Besonders in Acht zu nehmen hat man sich bei Kopfquerschnitten mit der Beurtheilung der Frage, ob die Pseudobranchie frei, oder als ganzes Organ von Epithel überzogen ist. Man trifft nämlich in den ersten Schnitten so wie zwischen den einzelnen Federanlagen nur die Basis einer Feder, wobei das Epithel des getroffenen Blättchens natürlich direkt mit dem Epithel der Rachenhöhle zusammenhängt und einen Überzug des ganzen Organs vortäuscht. Nur in den Schnitten, in welchen man die Spitze einer Feder trifft, erkennt man als Wichtigstes zunächst, dass schon Federn angelegt sind und ferner das richtige Verhältnis derart, dass das Epithel sich sowohl zwischen die einzelnen Federn, als auch zwischen die Anlagen der einzelnen Federblättchen in einzelliger Schicht einsenkt (Taf. XI Fig. 7).

Wenn ich von Federn und Blättchenanlagen in diesem Stadium spreche, so bezieht sicht dies darauf, dass man schon deutlich einen Kiel erkennt, der durch quergestellte Zellen mit großen ovalen Kernen gebildet ist. Außerdem sieht man schon in ihm längs verlaufende Gefäße, die mit embryonalen Blutkörperchen gefüllt und daher nicht zu verkennen sind. Seitlich an diesem Kiel sitzen ebenfalls in Quer- und Schrägschnitt getroffene Blättchen an, welche schon die drei Schichten erkennen lassen. Die mittlere spätere Kapillarschicht besteht aus quergestellten Zellen, wenigstens in der Nähe der Spitze der Feder, während die beiden äußeren Schichten aus je einer Zellenlage bestehen, deren Formelemente sich jetzt als wirkliche Epithelzellen deutlich nachweisen lassen, indem sie an der Grenze des Organs in das Rachenwandepithel direkt übergehen. Man trifft häufig auf demselben Schnitt zwei Federn der gleichen

Pseudobranchie, so dass es den Eindruck macht, als sei eine doppelte Federlage schon in diesem Stadium vorhanden. Dass dieses Verhältnis indess nur durch den schrägen Verlauf des Schnittes durch das Organ bedingt ist, zeigt sich erstens durch Vergleich mit jungen Salmonen, bei welchen man auf Kopfquerschnitten oft zwei, selbst drei Pseudobranchialfedern findet, während doch die Nebenkieme des Lachses zeitlebens nur eine einfache Federlage zeigt; andererseits durch Vergleichung mit Horizontalschnitten durch Hechtköpfe gleichen Alters, an welchen man überhaupt über die ganze Konfiguration und den feineren Bau des Organes klarer wird. Man erkennt nicht nur deutlich wieder das Lageverhältnis zum Hyomandibulare, sondern auch die schräge Lagerung des ganzen Organs. Ferner kann man die Zahl der angelegten Federn feststellen, da der Schnitt die Nebenkieme in ihrer ganzen Länge durchzieht.

Es zeigt sich zunächst als am meisten in die Augen springend, dass sich nur eine einfache Lage von Federn findet. Diese besteht aus drei mittleren deutlich zu trennenden Federn, während zu beiden Seiten die Anlagen von einerseits vier, andererseits fünf Federn zu erkennen sind. Wenn man das Epithel beachtet, so zeigt sich, dass es sich genau so verhält wie das Epithel an den wahren Kiemen in diesem Stadium, d. h. die einzelnen Federn sind getrennt durch zwischen sie einbiegendes Epithel und eben so gehen die später die Lamellen überziehenden großen Zellen direkt in dasselbe über. Demnach sind sie unzweifelhaft als Epithelzellen aufzufassen. Ferner erkennt man, dass die im Kiel jeder Feder querlagernden Zellen neben den Gefäßen die Knorpelanlage darstellen und zwar vermisst man dieselbe in keiner Feder.

Fassen wir Alles, was wir an der Pseudobranchie des Hechtes finden, zusammen, so zeigt sich dieselbe der medialen Fläche des Hyomandibulare mit ihrer Basis angeheftet. Die Spitzen der Federn ragen nach oben und sind frei. Es finden sich zwölf Federn in einfacher Lage angelegt. Das Mundhöhlenepithel, welches am Querschnitt betrachtet mehrschichtig von unten heraufzieht, biegt, an die Pseudobranchie gelangt, nach der Medianlinie zu um und umkleidet von unten her etwa ein Drittel des Organs, so dass gerade die Basis, d. h. die Ansatzstelle ans Hyomandibulare davon überzogen ist. Das Epithel lagert hier der Pseudobranchie nicht direkt an, sondern ist durch lockeres Bindegewebe mit verästelten, zum Theil pigmentirten Zellen davon getrennt. In diesem Bindegewebe liegt an der am weitesten in die Mundhöhle prominirenden Stelle ein Gefäß, das

im Querschnitt getroffen ist und sich im Verlauf der Serie als Arteria ophthalmica magna, d. h. Pseudobranchialvene ergiebt (Taf. XI Fig. 6 *v*). Von diesem Gefäße an biegt das Epithel einschichtig auf die einzelnen Lamellen der Federn über; der Übergang ist deutlich zu erkennen. Von der Pseudobranchie setzt sich dann das Epithel wieder fort, zunächst das obere Ende des Hyomandibulare, resp. den ihm angelagerten Muskel überziehend, um dann auf die Schädelbasis überzugreifen und die obere Rachenwand zu bedecken. Es ist in diesem Stadium noch als sehr wichtig das Verhalten des Blutzuflusses zur Pseudobranchie zu beachten. Man erkennt, obgleich Injektionen bei den schon gehärteten Thieren unmöglich sind, die Gefäße leicht durch die Füllung mit embryonalen Blutkörperchen, kleinen rundlichen Zellen mit hellem Protoplasma und runden, sehr intensiv gefärbten Kernen. Es zeigt sich schon bei diesem Jugendstadium der Ast, der vom Circulus cephalicus kommend die Nebenkieme versorgt. Daneben findet sich aber ein gleich großes Gefäß, das vom Hyomandibulare aus, dieses durchsetzend, zur Pseudobranchie tritt (Taf. XI Fig. 6 *a*). Dieses letzte Gefäß entspricht in seinem Verlauf vollkommen der Arteria hyoidea, wie sie bei vielen Knochenfischen im ausgebildeten Zustande sich findet. Sie stellt die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene dar, verläuft innen längs des Zungenbeins nach oben, durchbohrt das Hyomandibulare und tritt zur Pseudobranchie an deren Basis. Das ganz gleiche Gefäß konnte ich bei jungen Cyprinoiden und Salmonen auf Querschnitten nachweisen. Bei diesen persistirt es durchs ganze Leben. An Horizontalschnitten durch den Kopf eines 6 Tage alten Hechtes sieht man, dass dieses Gefäß in der Basis der Nebenkieme selbst mit dem vom Circulus cephalicus kommenden Aste anastomosirt. Bei Hechten von 2—3 cm Körperlänge konnte ich nur ein ganz enges Lumen von diesem Gefäße nachweisen, theils an Quer- theils an Horizontalschnitten: bei Hechten von 12—13 cm Körperlänge fand ich keine Spur mehr von einem Aste der Arteria hyoidea zur Pseudobranchie, obgleich an diesen Thieren Injektionen leicht gelangen.

Was die wahren Kiemen in dem frühesten Stadium, das ich untersuchte, anlangt, so zeigten sich vielfach Querschnitte einzelner Kiemenstrahlen, in deren Mitte große ovale Zellen lagen, welche die Anlage des Knorpelstabes vorstellen. Zu beiden Seiten von diesen liegt je ein Gefäßquerschnitt. Das Ganze ist von einer Epithelschicht umkleidet. An der Basis des Strahles beginnt schon beiderseits die Ausbildung von Kiemenläppchen, die an der Spitze des Strahls

noch fehlen. Dabei zeigt sich die mittlere, spätere Kapillarschicht angelegt in quergestellten Zellen, zwischen welchen an manchen Stellen schon Lücken vorhanden sind. In letzteren lassen sich vielfach Blutkörperchen nachweisen. Ein gleiches Verhalten zeigt die Kapillarschicht der Pseudobranchie in diesem Stadium.

Um das weitere Verhalten der Nebenkieme zu erkennen, insbesondere die Vorgänge beim Überwachsen der Schleimhaut über das ganze Organ, mussten ältere Thiere in Serien geschnitten werden. Die betreffenden Hechte hatten eine Körperlänge von 2—3 cm. Bei ihnen zeigte sich auf dem Querschnitt, dass das ganze Organ etwas vom Hyomandibulare abgerückt, von ihm durch lockeres Bindegewebe, aus verästelten Zellen mit spindelförmigen Kernen bestehend, getrennt war. Die Spitzen der Federn ragten nicht mehr frei nach oben der Schädelbasis zu, sondern sie waren von mehrschichtigem Epithel überzogen. Dazu fand sich, dass eine Epithelduplikatur an der Basis der Pseudobranchie mit einer eben solchen vom Gaumen kommenden verwächst. Die Duplikatur hebt sich faltenartig von der Pseudobranchie so wie von der Gaumenwand ab, wird gebildet durch die darin verlaufende Arteria ophthalmica magna. Wenn beide Doppellamellen verwachsen sind, so versteht man auch, wie die Pseudobranchie des Hechtes von dem Hyomandibulare abrückend an die Schädelbasis gelangt ist. Die Verwachsung dieser Duplikaturen erfolgt von vorn nach hinten und ist in diesem Stadium bis zum hinteren Drittel fortgeschritten (Taf. XII Fig. 8—11). In Folge dessen wird ein Stück Schleimhaut taschenförmig abgeschnürt, welches indessen späterhin verschwindet, bei Hechten von 12—15 cm Körperlänge wenigstens nicht mehr nachzuweisen ist. In dem vorgenannten Stadium findet sich ebenfalls noch eine einfache Federlage, indess zeigen sich am vorderen medialen Ende des Organs die Anlagen neuer Federn, die vor der ersten Lage sich nach hinten zu erstrecken beginnen, und die oberflächliche Lage bilden. In Folge dieser späteren Entwicklung, da die Schleimhautverwachsungen schon begonnen haben und die Raumverhältnisse an der Schädelbasis engere geworden sind, werden hier die Federn mehr gekrümmt und die ganze Lage bleibt kürzer, nimmt an Dickenausdehnung mehr zu, als die erste Federlage, die noch günstigere Verhältnisse zu ihrer Ausdehnung fand. — Einer jeden Feder kommt in diesem Stadium noch ein axialer Knorpel zu, den man auf Horizontalschnitten deutlich nachweisen kann. Eben so zeigt sich die Bildung der oberflächlichen Federlage auf Horizontalschnitten am besten, während

man zum Nachweis der Schleimhautverwachsung Querschnitte nicht entbehren kann. An der ersten Federlage sind die Lamellen in diesem Stadium schon deutlich entwickelt, die Epithelzellen, welche die Kapillarschicht umkleiden, sind sehr groß. Auch an den wahren Kiemenstrahlen sind die Läppchen ausgebildet; das Epithel besteht im Gegensatz zum Pseudobranchialepithel aus kleinen platten Zellen.

Was die Vorbereitung zum Schneiden betrifft, so war natürlich Entkalken der Thiere nothwendig. Da ich wenig Zeit hatte, riskirte ich einen Versuch mit 2procentiger Salzsäure in 70procentigem Alkohol und fand, dass die Gewebe nach dreitägigem Verweilen in der Flüssigkeit nicht gelitten hatten und die Objekte gut schneidbar waren. Von 12 cm langen Hechten entkalkte ich nur die Köpfe, ließ sie 8 Tage in der genannten Flüssigkeit und erhielt brauchbare Querschnitte, obgleich das Parasphenoid nicht völlig entkalkt war. Die Gewebe waren gut erhalten.

Wenn ich oben sagte, dass die Pseudobranchialfedern bei den 2 cm langen Hechten nicht mehr mit ihrer Spitze frei nach oben der Schädelbasis zu gerichtet sind, sondern von mehrschichtigem Epithel überzogen erscheinen, so geht daraus hervor, dass dem Vorgang der Verwachsung der Duplikaturen ein anderer vorausgegangen sein muss, welcher das Organ zuerst unter eine einfache Epitheldecke brachte. Es war mir lange nicht klar, in welcher Weise dieser Vorgang aufzufassen sei, und ich glaubte, es sei bei den jugendlichsten Formen doch schon ein einfacher Epithelüberzug des ganzen Organes vorhanden. Eine Vergleichung mit Jugendzuständen von Salmo und Leuciscus zeigte indess, dass es sich hier um einfache Verwachsung des Epithels handelt, welches den Kiel jeder Feder überzieht und von diesem auf die Lamellen übergeht. Es resultirt die Verwachsung bei Esox aus dem engen Zusammenlagern der Federn, wodurch diese sich wesentlich von den wahren Kiemen unterscheiden. Bei letzteren wachsen die Strahlen frei der Länge nach aus, wodurch zugleich die Kiemenblättchen aus einander rücken können. An dem geraden Auswachsen sind die Pseudobranchialfedern durch die Schädelbasis verhindert (bei Esox). Dadurch wird einerseits die Federachse gezwungen sich zu krümmen, andererseits müssen die Lamellen dicht bei einander sitzen bleiben. Das Abrücken des Organes vom Hyomandibulare und das Herantreten an die Schädelbasis steht wohl in kausalem Zusammenhange mit der Schleimhautverwachsung und

diese mag abhängen von der ausschließlichen Blutversorgung der Pseudobranchie vom Circulus cephalicus aus.

Um die Nebenkiemen in früheren Stadien anderer Formen in Vergleichung ziehen zu können, fertigte ich Querschnitte von Salmo (14 mm lang) und Leuciscus (18 mm lang) an, bei welchen diese Organe zeitlebens, bei Salmo wenigstens an der Spitze frei sind. Es zeigte sich die Pseudobranchie eben so wie bei Esox dem Hyomandibulare angelagert. Auch verhielt sich das Epithel genau wie beim Hechte. In der Achse der Federanlage finden sich die großen quergestellten Zellen, daneben die Gefäße. Überzogen sind sie mit hohem Epithel, welches direkt in dasjenige der Rachenschleimhaut übergeht. Die durch das Hyomandibulare tretende Arteria hyoidea war ebenfalls vorhanden. Ein Ast des Circulus cephalicus zur Pseudobranchie fehlt. Es mag gerade desshalb das Organ am Hyomandibulare, resp. Kiemendeckel späterhin gelagert bleiben, weil die Blutversorgung von dieser Seite und nicht von der Basis cranii her durch einen Ast des Circulus cephalicus besorgt wird. Aus demselben Grunde bleiben die Schleimhautverwachsungen aus und kann sich das Organ frei und in einfacher Federlage ausbilden. In Übereinstimmung mit dieser Auffassung steht noch der Umstand, dass bei Gadus, bei welchem der Blutzufluss ein doppelter, sowohl vom Circulus cephalicus als von der Arteria hyoidea zeitlebens bestehen bleibt, das Organ gleichfalls von Schleimhaut überzogen, indessen nicht so nahe an die Schädelbasis gerückt ist wie bei Esox. Es wären Jugendstadien von Gadus auf die Verhältnisse der Epithelverwachsungen noch zu untersuchen. Bei Muraena fehlt die Pseudobranchie im erwachsenen Zustande ganz, wie Joh. Müller nachgewiesen hat. Um zu finden, ob sie nicht etwa embryonal vorhanden sei und erst im Verlauf der individuellen Entwicklung sich rückbilde, machte ich Kopfquerschnitte von 7 Tage alten Aalen, fand aber nirgends ein der Nebenkieme gleichendes Organ. Bei der ersten Betrachtung glaubte ich ein solches gefunden zu haben, es stellt sich das Gesehene indess bald als der Anfang des ersten Kiemenbogens heraus.

Was die ausgebildete Pseudobranchie anlangt, so untersuchte ich sie noch bei Salmo, Alausa, Tinca und Gadus.

Bei Salmo salar sitzt das Organ an der medialen Fläche der Basis des Kiemendeckels. Es bestand bei einem Kopf von 19,2 cm Länge (von der Schnauzenspitze bis zum hinteren Opercularrande gemessen) jederseits aus 35 Strahlen.

Diese sitzen in einfacher Reihe mit ihrer Basis dem Kiemen-

deckel an, sind in ihrer unteren Hälfte von einer derben Schleimhaut gemeinsam überzogen, enden oben frei, wie die wahren Kiemenstrahlen. Den Vorgang bei der Verwachsung der unteren Federhälfte fasse ich gerade so auf, wie die erste Verwachsung bei Esox, d. h. das Epithel auf den prominentesten Stellen der neben einander liegenden Kiele verwächst. Der Vorgang bleibt bei Salmo nur unvollständig. Die freien Federspitzen sind nicht alle gerade gestreckt, sondern zum Theil verbogen, so dass manche über einander gelagert sind. Der längste Horizontaldurchmesser der Pseudobranchie betrug 28 mm, der größte vertikale 13 mm.

Bei Alausa und Barbus findet sich ein Unterschied gegen Salmo, in so fern die Strahlen der Nebenkieme bis zu ihrer Basis frei, nicht in ihrer unteren Hälfte von Schleimhaut gemeinsam überzogen sind.

Die Lage des Organs bei Gadus entspricht derjenigen bei Salmo, nur ist es ganz von Schleimhaut überzogen. Die Zahl der Nebenkiemenstrahlen beträgt 5; der Horizontaldurchmesser 20 mm, der Vertikaldurchmesser 12 mm bei 16 cm Kopflänge.

Was den feineren Bau der Pseudobranchie dieser Fische anlangt, so ist er im Wesentlichen dem bei Esox gleich. Bei Salmo, Tinca, Barbus fand sich ein Knorpelstab in jeder Feder, bei Gadus nur in einigen. Die Blutvertheilung innerhalb des Organs ist genau wie bei Esox. Das Verhältnis des Blutzuflusses wurde schon erörtert. Die Hauptgefäße verlaufen stets längs der Basis des Organs. Die Lamellen der Federn zeigen die drei Schichten. Die mittlere Kapillarschicht verhält sich immer kiemenartig, dagegen zeigen die deckenden Epithellagen in der Ausbildung ihrer Zellen beträchtliche Verschiedenheiten. Am größten fand ich die Zellen bei Esox. Die folgenden Maße sind einem Hechte von 40 cm Körperlänge entnommen. Die Dicke der Kapillarschicht betrug 6 μ. Im Querschnitt hatten die Pseudobranchialepithelzellen eine Höhe von 30 μ, eine Breite von 22 μ. Auf der Fläche gesehen waren die Zellen polygonal, maßen 15—20 μ. Die Kerne waren kugelig, 6—8 μ im Durchmesser. Bei Gadus betrug die Dicke der Kapillarschicht 8 μ. Die Epithelzellen waren 13 μ hoch und 20 μ breit. Die Kerne letzterer hatten einen Durchmesser von 5 μ, die Körperlänge des Gadus betrug 46 cm. Bei Tinca vulgaris von 19 cm Körperlänge betrug die Dicke der Kapillarschicht 6 μ. Die Epithelzellen hatten eine Höhe von 12 μ, Breite von 16 μ. Der Durchmesser ihrer kugeligen Kerne betrug 5 μ. Bei Salmo endlich fand sich die

Kapillarschicht 10 μ dick. Die Höhe der Epithelzellen betrug nur 6 μ, ihre Breite 21 μ. Die Kerne hatten 5 μ im Durchmesser. Die Länge des ganzen Kopfes betrug 19,2 cm. Sämmtliche angegebenen Maße sind durchschnittlich zu nehmen. Sie sollen die Ausbildung der Zellen im Allgemeinen veranschaulichen. An der Spitze der Feder, so wie dicht am Kiele sind die Elemente natürlich kleiner.

Es zeigt sich bei Vergleichung der Zahlen, dass die Epithelzellen der Nebenkiemenlamellen bei Esox am größten sind. Ihm folgt Tinca, deren Zellen im Verhältnis zur Körperlänge Esox an Größe sogar fast gleich stehen. Dann folgt Gadus und endlich Salmo. Bei letzterem namentlich sind die Zellen ganz flach.

Was die Größe des ganzen Organes anlangt, so findet man sie bei Esox in verschiedenen Stadien folgendermaßen. Bei den kleinsten Hechten von 11 mm Körperlänge maß die Pseudobranchie in ihrer größten Länge 0,7 mm, ihre Dicke betrug bei noch einfacher Federlage 0,19 mm, ihre Höhe, entsprechend der Längsrichtung der Federn 0,24 mm. Bei Hechten von 2 cm Körperlänge fand ich das Organ 1,33 mm lang, 0,27 mm dick, 0,38 mm hoch; auch hier bei noch einfacher Federlage. Bei Esox von 12,5 cm Länge war schon eine zweite oberflächliche Federlage vorhanden, überlagerte aber nur etwa die Hälfte der unteren Lage der Länge nach. Die Länge der Pseudobranchie betrug 4,2 mm, ihre Dicke vorn, wo die doppelte Lage sich findet, 2,3 mm, in der hinteren Hälfte bei nur einfacher Lage 0,9 mm. Die Höhe maß 1,3 mm.

Die Größe der Pseudobranchialzellen in den verschiedenen Stadien anlangend, so findet sie sich wie folgt: Die Dicke der Kapillarschicht betrug bei 11 mm langen Hechten 4 μ. Die Höhe der Epithelzellen 9 μ, ihre Breite 11 μ. — Bei Esox von 2 cm Körperlänge hatte die Kapillarschicht eine Dicke von ebenfalls 4 μ; die Epithelzellen eine Höhe von 10,5 μ, eine Breite von 15 μ. Der Kerndurchmesser war 8 μ. — Bei 12,5 cm langen Esoces war die Kapillarschicht der Pseudobranchiallamellen 5 μ dick, die Höhe der Epithelzellen betrug 14 μ, ihre Breite 24 μ, Kerndurchmesser nur 5 μ. Die betreffenden Zahlen vom ausgewachsenen Hecht sind schon gegeben.

Man sieht bei Vergleichung der Zahlen, dass die Gesammtgröße des Organs im Verhältnis zur Körperlänge während der Entwicklung abnimmt. Trotzdem erreichen die Epithelzellen eine hohe Ausbildung. Es wird angegeben, dass das Organ zur Laichzeit anschwelle; ich konnte darüber bis jetzt keine Beobachtungen machen.

Als ich anfing die Pseudobranchie zu untersuchen, wurde ich darauf aufmerksam gemacht, dass die Thyreoidea und Thymus der Teleostier in verschiedener Weise beschrieben worden seien und die Möglichkeit lag nahe, dass die Nebenkieme vielleicht als eine dieser Drüsen früher gedeutet wurde. Was ich über die Thyreoidea in der Litteratur fand, zeigt, dass hier die Pseudobranchie nie in Frage kam, weder dem Bau, noch der Lage nach. Stannius giebt in seinem Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere (1. Buch, Die Fische, Kapitel über Gefäßdrüsen und Fettkörper) an, dass die Schilddrüse bei Ganoiden und Teleostiern unterhalb der Copulae der Kiemenbogen lagert, den Kiemenarterienstamm an seinem vorderen Ende umgiebt. Was ihren Bau anlangt, so soll sie aus Bläschen zusammengesetzt sein, die mit klarer Flüssigkeit gefüllt und durch Bindegewebe von einander getrennt sind.

Auch nach Leydig (Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien) liegt die Schilddrüse ventral, umlagert die Kiemenarterien, hat acinösen Bau.

Das hier nach Stannius und Leydig beschriebene Organ fand ich bei allen von mir untersuchten Fischen auf. Es stellt ein paariges Packet von geschlossenen Acinis dar, die mit einschichtigem Epithel ausgekleidet und mit Flüssigkeit gefüllt sind. Sie lagern direkt dem Kiemenarterienstamm an. Bei Esox sah ich solche Acini jederseits in zwei Packeten, das hintere an der Abgangsstelle der Arterie des dritten und vierten Kiemenbogens vom gemeinsamen Kiemenarterienstamme, ein zweites weiter vorn, da wo die Kiemenarterie sich theilt, in zwei Äste für den ersten und zweiten Kiemenbogen. In wie weit diese Bildungen etwa entwicklungsgeschichtlich zu den Kiemenbogen in Beziehung stehen, bleibt vorerst dahingestellt. Bei den jüngsten Hechten fand ich schon die geschlossenen Bläschen.

Was die Thymus anlangt, so sind die Verhältnisse weniger klar. Leydig giebt in seinem oben citirten Werke an, dass die Thymus der Knochenfische unter der die Kiemenhöhle auskleidenden Haut liege, in der Gegend der häutigen Kommissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbinde, längs des Os scapulare Cuvieri. Was den Bau betrifft, so soll sie aus Acinis bestehen, welche in eine weite Höhle münden, die durch die ganze Länge der Drüse zieht, gefüllt ist mit zäher Flüssigkeit und zelligen Elementen; ein Ausführgang fehlt. Stannius giebt in seinem oben genannten Werke von der Thymus der Knochenfische an, dass sie

gelagert sei an der hinteren Grenze des Schultergürtels, längs der Scapula, auf dem Truncus lateralis nervi vagi. Sie sei von eigener häutiger Hülle umschlossen. Den Bau anlangend, so sei die Oberfläche höckerig, durch vorragende Acini. Letztere enthielten zähe gelbe Flüssigkeit mit Zellkernen, Pigmentzellen, Fettkugeln und -Zellen.

Ein derartig gebautes und gelagertes Organ konnte ich bei den von mir untersuchten Fischen nicht nachweisen. Es kann hier möglicherweise Pseudobranchie und Kopfniere in Frage kommen, doch sind diese Verhältnisse noch genauer zu studiren.

Wenn wir nun nach einer Erklärung der Pseudobranchie suchen, so ist wohl die wichtigste Frage zunächst die: Ist sie ein den Kiemen homologes Organ? Die Blutversorgung ist derart, dass von einer respiratorischen Funktion nicht mehr die Rede sein kann. Allein, dass sie nicht mehr vorhanden ist, beweist nicht, dass sie niemals vorhanden war. Es können sich die betreffenden Gefäße eben so gut phylogenetisch rückgebildet haben, wie sich der Pseudobranchialast der Arteria hyoidea beim Hechte noch ontogenetisch rückbildet.

Was den Bau der Pseudobranchie anlangt, so habe ich ihn als vollkommen dem der wahren Kiemen entsprechend geschildert; nur sind die dem Kiemenepithel entsprechenden Zellen mächtiger entwickelt, was indessen mit der veränderten Funktion in Zusammenhang stehen mag. Ein Knorpelstab findet sich bei freien Pseudobranchien in jeder Feder, bei Esox in Jugendzuständen ebenfalls. Es beweist dies zusammen mit dem Bau schon die Homologie der Nebenkiemen mit den wahren Kiemen; auf die Lageverhältnisse komme ich gleich noch zu sprechen.

Dass die verdeckte Pseudobranchie des Hechtes den freien Nebenkiemen anderer Knochenfische homolog ist, ergiebt sich erstens aus dem Bau, zweitens aus dem Umstande, dass sie im Jugendzustande eben so frei ist wie die zeitlebens freie Pseudobranchie anderer Teleostier. Ferner ist eine Arteria hyoidea als Nebenkiemenarterie beim Hechte ebenfalls angelegt, bildet sich erst ontogenetisch zurück, so dass die Nebenkieme später ausschließlich vom Circulus cephalicus aus versorgt wird. Bei Gadus finden wir in so fern eine Mittelstellung, als hier der Blutzufluss stets ein doppelter bleibt.

Was die Lageverschiedenheit anlangt, so ist das Näherrücken der Pseudobranchie von Esox an die Schädelbasis rein durch die Schleimhautverwachsung und die genannte Veränderung des Blut-

zuflusses bedingt, zwei Vorgänge, die, wie gesagt, erst ontogenetisch stattfinden und bei der Beurtheilung des Organs nicht in Frage kommen. Es ist somit nicht mehr zweifelhaft, dass die verdeckten und freien Nebenkiemen verschiedener Knochenfische einander homologe Organe sind; eben so steht außer Frage, dass die Pseudobranchien der Knochenfische den wahren Kiemen homologe Organe darstellen.

Eine andere Frage ist die, in welchem Verhältnis die Pseudobranchie der Teleostier zur Pseudobranchie und Kiemendeckelkieme der Ganoiden, so wie zur Spritzlochkieme der Selachier steht.

Nach Joh. Müller sind Spritzlochkieme der Selachier, Pseudobranchien der Ganoiden und Teleostier homologe Organe, während die Kiemendeckelkieme der Ganoiden, welche der Kieme des Zungenbeinbogens bei Selachiern entspricht, bei Teleostiern ganz rückgebildet ist. Joh. Müller begründet dies mit dem Verhältnis der Blutversorgung.

Spritzlochkieme und Pseudobranchie erhalten immer arterielles Blut aus der ventralen Verlängerung der ersten Kiemenvene, während die Kiemendeckelkieme der Ganoiden ihr Blut aus der ersten Kiemenarterie bezieht, demnach respiratorisch fungirt. Dass die Gefäßvertheilung nicht von maßgebender Bedeutung sein kann, beweist schon das verschiedene Verhalten derselben bei den Knochenfischen. Die Lage der Teleostiernebenkieme am Hyomandibulare spricht für Zugehörigkeit dieses Organs zum Zungenbeinbogen.

Es werden demnach als Pseudobranchie in den verschiedenen Klassen der Fische ganz verschiedene Organe bezeichnet. Die Spritzlochkieme der Selachier ist homolog der Pseudobranchie der Ganoiden, nicht aber der Pseudobranchie der Knochenfische. Letztere gehört vielmehr dem Zungenbeinbogen an und ist daher homolog der vorderen Kiemenblättchenreihe in der ersten Kiementasche der Selachier, die dem Zungenbeinbogen angehört, und homolog der Kiemendeckelkieme der Ganoiden. Es ist somit richtiger das Organ bei Teleostiern nicht als Pseudobranchie sondern als Kiemendeckelkieme zu bezeichnen.

Die Kiemendeckelkieme ist, wie oben dargethan, unzweifelhaft als rückgebildete Kieme aufzufassen. Bei vielen Teleostiern aber und besonders bei Esox ist sie in anderer Beziehung mächtig entwickelt, was, wie gesagt, mit ihrer Funktion in Zusammenhang stehen mag, eine andere Erklärung könnte ich mir wenigstens nicht denken. Was diese Funktion anlangt, so hat Joh. Müller zwei Möglich-

keiten aufgestellt. Einmal soll nach der alten Auffassung der Blutgefäßdrüsen das Blut in unbekannter Weise chemisch verändert werden, andrerseits soll die rasche Auflösung in Kapillaren kurz vor Eintritt ins Auge regulirend auf den intraocularen Druck wirken. — Wenn man den Bau berücksichtigt, so ist das Fehlen eines Ausführgangs und jedes sonstigen Lumens entscheidend dafür, dass die Pseudobranchie keine Drüse sein kann. Auf der anderen Seite ist die mächtige Entwicklung der Lamellenepithelzellen auffallend, die bei Esox am stärksten ausgebildet, bei anderen Formen indess auch nicht zu verkennen ist. Diesen Zellen kommt wohl sicher eine funktionelle Bedeutung zu. Endlich ist das Verhältnis zum Auge, auf welches schon Joh. Müller aufmerksam macht, charakteristisch. Ob übrigens die Regulirung des intraocularen Druckes die Hauptfunktion ist, halte ich desshalb für sehr zweifelhaft, weil das Blut, das zur Nebenkieme kommt, die Kapillaren der wahren Kiemen schon durchlaufen hat und desshalb nicht unter direkter Einwirkung der Herzkraft mehr steht. Dass endlich die Pseudobranchien keine unentbehrlichen Organe sind, geht schon daraus hervor, dass sie vielen Teleostiern gänzlich fehlen. Etwas Positives über ihre Funktion vermag ich nicht anzugeben.

Die Resultate vorliegender Arbeit zum Schlusse kurz zusammenfassend, so sind es folgende, die ich den Beobachtungen von Joh. Müller zufügen möchte:

Die Pseudobranchie des Esox lucius lagert ursprünglich dem Hyomandibulare in derselben Weise an, wie bei Knochenfischen mit freien Nebenkiemen.

Sie ist ferner im Jugendzustande eben so frei, wird erst später verdeckt, theils durch einfache Verwachsung des Epithels der Federkiele, theils durch Verwachsung von epithelialen Doppellamellen.

Jede Feder zeigt in der Anlage einen axialen Knorpelstab, der sich bei Teleostiern mit freien Nebenkiemen erhält, bei Esox in einem Theile der Federn später nicht mehr nachweisbar ist, ohne dass darüber bestimmte Regeln anzugeben wären.

Jede Pseudobranchiallamelle besteht aus einer mittleren Kapillar- und jederseits einer einfachen Epithelschicht. Die Zellen der letzteren sind groß, polygonal, besitzen große runde Kerne mit deutlichen

Nucleolis. Bei Esox sind dieselben stärker entwickelt als bei anderen Knochenfischen.

Die gröbere Gefäßvertheilung anlangend, so ist bei Esox die im ausgebildeten Zustand einzige Zufuhr von Blut zur Pseudobranchie durch einen Ast des Circulus cephalicus nicht die einzig angelegte, sondern es findet sich bei sechs Tage alten Hechten außer diesem Gefäß ein zweites eben so starkes, welches der Arteria hyoidea anderer Teleostier entspricht. Dieses letztere Gefäß wird bei Esox früh rückgebildet, so dass es bei 12 cm langen Thieren nicht mehr nachweisbar ist.

Mit der Rückbildung dieses Gefäßes und mit der Verwachsung der epithelialen Doppellamellen rückt die Nebenkieme des Hechtes vom Hyomandibulare ab und kommt seitlich an die Basis cranii zu liegen.

Die Auflösung der Pseudobranchialarterie in die Federlamellen gleicht vollkommen der Auflösung der Arterien der wahren Kiemen in die Kiemenblättchen, d. h. es findet sich ein feinstes engmaschiges Kapillarnetz.

Die Pseudobranchie des Hechtes ist ursprünglich nur in einer einfachen Lage von Federn angelegt; erst mit der Schleimhautverwachsung beginnt vom vorderen inneren Ende des Organs her die zweite Lage auszuwachsen. Dieselbe liegt oberflächlicher als die ursprünglich vorhandene, ihre Federn sind unregelmäßiger gekrümmt, die ganze Lage ist kürzer und dicker, besteht aber, wie die erste, aus 11—12 Federn.

Die Pseudobranchie ist nach ihrem anatomischen Bau ein den wahren Kiemen homologes Organ.

Es sei hier noch bemerkt, dass vorliegende Arbeit nur einen kleinen Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien darstellt. Eine genauere Bearbeitung möchte ich mir für die nächste Zeit vorbehalten.

Es ist noch das Verhältnis zu den accessorischen Kiemen der Selachier und Ganoiden klar zu legen; ferner sind die Nebenkiemen noch bei anderen Knochenfischen auf ihre Entwicklung und ihren feineren Bau zu untersuchen. Endlich sind im Anschluss daran die Organe, die man als Schilddrüse und Thymus bei Teleostiern beschrieben hat, ihrer Entwicklung und ihrem Bau nach festzustellen.

Zum Schlusse sage ich Herrn Geheimrath Gegenbaur, so wie Hern Professor G. v. Koch für die freundliche Hilfe, so wie für das

mir in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellte Material meinen herzlichsten Dank.

Jena, Sommer, 1883.

Litteratur-Verzeichnis.

JOH. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, 2. Abschnitt: Vom Gefäßsystem der Nebenkieme und accessorischen Athemorgane, und von der Natur der Nebenkiemen der Fische. Erschienen in: Abhandlungen der königl. Akademie der Wissenschaften, Berlin 1839 (pag. 213).

JOH. MÜLLER, Archiv für Anatomie, Physiologie und wissenschaftliche Medicin, Berlin 1840 u. 41. Über Nebenkiemen und Wundernetze (Berlin 1840 pag. 101). Fortgesetzte Untersuchungen über die Pseudobranchien. Berlin 1841 pag. 263.

JOH. MÜLLER, Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische, in: WIEGMANN, ERICHSON: Archiv für Naturgeschichte, Berlin 1845 pag. 91.

C. VOGT, Embryologie des Salmones, Neuchatel 1842.

BROUSSONET, Ichthyologia, London 1782.

LEREBOULLET, Anatomie compar. de l'appareil respiratoire dans les animaux vertebrés. Paris 1838.

RATHKE, Beiträge zur Geschichte der Thierwelt, Abth. IV.

MECKEL, System der vergleichenden Anatomie, Band IV. Halle 1833.

LEYDIG, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.

STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1. Buch, Die Fische. Berlin 1854.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XI u. XII.

Fig. 1. Circulus cephalicus und Gefäße der Pseudobranchie von Esox lucius. *Ps* Pseudobranchie; *a.P* Arterie der Pseudobranchie, ein Zweig des Circulus cephalicus; *c.c* Circulus cephalicus; *a.o.m* Arteria ophthalmica magna; *n* Gefäß zu Nase und Gaumen; *I, II, III, IV* Venen der betreffenden Kiemenbogen.

Die Art der Präparation ist im Texte angegeben.

Fig. 2 und 3 stellen die beiden Federlagen der rechten Pseudobranchie eines 35 cm langen Hechtes in dreifacher Vergrößerung dar. *I* ist die tiefere Lage der rechten Pseudobranchie, von ihrer der Basis cranii zugewandten Fläche aus gesehen. Man erkennt die theils gestreckten, theils an der Spitze, theils ganz gekrümmten Federn. *II* ist die oberflächlichere Lage der gleichen Pseudobranchie, von ihrer der Rachenhöhle zugewandten Fläche aus gesehen.

Fig. 4. Schrägschnitt durch eine Pseudobranchialfeder.

a Arterie, *v* Vene, *K* Knorpel, *c* Kapillarschicht, *e* Epithelschicht. Links *c* und *e* im Schrägschnitt, rechts *c* im Flächenschnitt. Die beiden Epithelschichten gehen am freien Rande der Lamellen in einander über.

Fig. 5 zeigt die Kapillarschicht einer Lamelle injicirt.

Fig. 6. Querschnitt durch den Kopf eines 11 mm langen Esox lucius. Die Umrisse sind gezeichnet mit der Camera (Zeiss, Objectiv A, Ocular II).

Ps Pseudobranchie im Schrägschnitt. Links 3 Lamellen schräg getroffen, in der Nähe der Basis einer Feder. Rechts 2 Federn längs getroffen. Die Federn sind frei; am meisten der Medianlinie genähert liegt der Kiel der inneren Feder. — *a* Arterie der Pseudobranchie Art. hyoidea, links Durchtritt derselben durchs Hyomandibulare *Hm*, *v* Vene der Pseudobranchie = Art. ophthalmica magna, *B.c* Basis cranii, *ch* Chorda dorsalis.

Fig. 7. Die Pseudobranchie eines 11 mm langen Esox lucius aus einem gleichen Schnitt wie Fig. 6.

B.c Basis cranii; *Hm* Hyomandibulare; *K* Knorpel; *C.s* Anlage der Kapillarschicht; *e* Epithel. — Es sind zwei Federn schräg getroffen. Zunächst dem Hyomandibulare sind noch einige Lamellen einer dritten Feder im Schnitt. Das Epithel senkt sich überall zwischen die Lamellenanlagen ein.

Fig. 8, 9, 10, 11. Linke Pseudobranchie aus dem Querschnitt durch einen Kopf von Esox lucius (2,5 cm Körperlänge), in ihrem Verhältnis zu Hyomandibulare, Schädelbasis und Rachenepithel. (Zeiss A, Ocular II, Camera.)

Es soll die Verwachsung der Epitheldoppellamellen veranschaulicht werden. Bei Fig. 8 ist sie vollständig erfolgt, bei Fig. 9 zeigt sich die abgeschnürte Epitheltasche medial von der Pseudobranchie. Bei Fig. 10 und 11 ist die Verwachsung noch nicht erfolgt. Die vier Schnitte sind von einer Pseudobranchie, folgen sich von vorn nach hinten. Fig. 8 ist aus dem vorderen Drittel, Fig. 9 aus dem mittleren, Fig. 10 und 11 sind aus dem hinteren Drittel des Organs. *Ps* Pseudobranchie; *Hm* Hyomandibulare; *C* Gehirn; *K* Knorpel des ersten Kiemenbogens. *B.c* Basis cranii; *g* Gaumenepithel.

Fig. 4.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 5.

Wilh. Engelmann

Fig 8

Fig. 10

Fig 9

Fig. 11

Wilh Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 9

Autor(en)/Author(s): Maurer F.

Artikel/Article: Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische. 229-252