

Die ventrale Rumpfmuskulatur von Menobanchus, Menopoma und Amphiuma, verglichen mit den gleichen Muskeln anderer Urodelen.

Von

F. Maurer in Jena.

Hierzu Tafel 1—3 und 5 Figuren im Text.

Bei meinen früheren Untersuchungen über die ventrale Rumpfmuskulatur der Urodelen (Morph. Jahrbuch, Bd. XVIII) habe ich einige Formen, die mir damals nicht zur Verfügung standen, nicht berücksichtigen können, besonders die Cryptobranchiaten Menopoma und Amphiuma.

Aus meinen früheren Schilderungen ergab sich schon, daß bei dem Aufbau der ventralen Rumpfmuskulatur der Urodelen ein Grundplan besteht, der einerseits den Anschluß an die Fische gestattet, andererseits auch die Zustände der Reptilien vorbereitet. Es ist aber auch wertvoll, genauer die Mannigfaltigkeit der Ausbildung dieser Muskelgruppe innerhalb der Urodelen selbst kennen zu lernen. Unsere Erkenntnis wird dadurch nur gewinnen.

Außer den beiden noch nicht untersuchten Formen gehe ich nochmals genauer auf Necturus (*Menobanchus lateralis*) ein, weil diese Form früher von mir nur nebenbei mit geschildert worden ist, und als ein Zustand, der, wie Siredon, eine Grundlage für die Verhältnisse bei Caducibranchiaten darbietet, besondere Beachtung verdient.

Es war meine Absicht, noch eine größere Anzahl von Caducibranchiaten jetzt mit zu bearbeiten. Es würde dies aber noch zu lange Zeit dauern. Die bis jetzt mir vorliegenden Beobachtungen sind in ihrer Veröffentlichung schon verzögert worden durch andere Aufgaben, die mich in den beiden letzten Jahren ganz in Anspruch nahmen. So will ich nun nicht säumen, meine seitherigen Befunde den Fachgenossen vorzulegen und behalte mir vor, andere Formen später zu behandeln. Durch meine früheren Untersuchungen, nicht

nur der Urodelen und Anuren, sondern auch an Reptilien und Säugetieren, sind manche Fragen des Muskelsystems allgemeiner Art angeregt worden, die auch durch die kleine vorliegende Untersuchung vielleicht weitere Förderung erfahren. *Menopoma* scheint mir besonderes Interesse zu verdienen, weil diese Form, wie *Cryptobranchus japonicus*, offenbar in besonderer Weise von dem primitiven Verhalten sich entfernt, namentlich hinsichtlich der Ausbildung des *Musculus obliquus externus trunci* sowie des *Musculus rectus*.

Amphiuma ist als schlangenartig verlängerte Form mit den verkümmerten Extremitäten ebenfalls von großer Bedeutung, weil an ihr wohl der Einfluß der besonderen Lokomotion sich auch gerade im Aufbau der ventralen Rumpfmuskulatur erkennen lassen wird. Auch ist vielleicht zu entscheiden, ob die so einfachen Extremitäten wirklich, wie RABL annimmt, primitive Bildungen sind, oder nicht vielmehr als rückgebildeter Zustand beurteilt werden müssen.

Ueber die embryonale Entwicklung der Rumpfmuskulatur kann ich von den hier zu schildernden Formen leider nichts berichten. Ich bedauere dies um so mehr, als seither außer meinen früheren Schilderungen über die Entwicklung dieser Muskeln bei *Siredon* und Anuren keine neueren Untersuchungen über die so wichtige Frage angestellt worden sind. Ein Moment allerdings gestattet vielleicht Schlüsse auf die Entwicklung. Das ist die Innervation. Die speziellen Verhältnisse der Nerven ließen mich bei den Untersuchungen der *Musculi serrati postici* der Säugetiere mit Sicherheit die genetische Zugehörigkeit dieser Muskeln zu den *Musculis intercostales* nachweisen. Vielleicht gelingt es auch, aus dem speziellen Verhalten der Nerven des *Obliquus externus superficialis* und des *Transversus trunci* die genetische Zugehörigkeit jenes zum *Obliquus externus profundus*, dieses zum *Obliquus internus* zu erschließen. Darüber kann ich leider bis jetzt nur fragmentarische Angaben machen.

Bei den Feststellungen der Tatsachen ist zunächst zu eruieren, wie sich die Schichten verhalten. Ich unterscheide, wie früher, 1) die Gruppe der seitlichen ventralen Rumpfmuskeln, 2) das ventral abschließende System des *Rectus* und 3) den *Musc. subvertebralis*.

Bei den seitlichen Muskeln ist zu beachten: 1) die Zahl der Schichten, 2) das Verhalten der Segmentierung, ob sämtliche Muskeln von Myosepten gleichmäßig durchsetzt sind und dadurch fest zusammengehalten sind, oder ob zum Teil die Myosepten ge-

schwunden und bestimmte Muskeln dadurch eine größere Selbständigkeit gewonnen haben, 3) ist, wie gesagt, das spezielle Verhalten der Nerven festzustellen.

Der Rectus hat sich bei den seither untersuchten Formen insofern verschieden gezeigt, als er zunächst einfach als ventraler Abschluß der beiden primären seitlichen Rumpfmuskeln, des Obliquus externus profundus und Obliquus internus bestand. Dann trat eine Sonderung dieses Muskels auf, indem ein sekundärer Rectus als oberflächlicher Muskel zur Ausbildung kam. Der primäre Rectus wurde dadurch zum Rectus profundus. Es fragt sich nun, in welcher Weise dieser Muskel bei den drei uns hier beschäftigenden Urodelen sich in die von anderen Formen bekannt gewordenen Zustände einreihen läßt.

Der Musculus subvertebralis ist bald als einfacher Muskel nachweisbar, bald sind mediale und laterale Portionen an ihm unterscheidbar.

Ich erinnere zum Schluß noch daran, daß ich genetisch zwei Gruppen der ventralen Rumpfmuskulatur unterschieden habe: 1) eine primäre Gruppe, *Musc. obliquus internus, externus profundus* und den primären Rectus (*Rectus profundus*). Diese gehen direkt aus den ventralen Myotomfortsätzen bei Siredon und Triton hervor und sind im Larvenstadium am stärksten entwickelt; 2) eine sekundäre Gruppe: *Obliquus externus superficialis, Transversus* und *Rectus superficialis*. Diese bilden sich später durch Abspaltung von den primären Muskeln aus, sind also indirekte Derivate der ventralen Myotomfortsätze. Sie erfahren beim Uebergang zum Landleben eine mächtigere Entwicklung, wogegen die primären Muskeln zugleich mehr oder weniger sich rückbilden. Es erscheint zwar auffallend, daß bei wasserlebenden Urodelenlarven, Perennibranchiaten und Cryptobranchiaten die sekundären Muskeln überhaupt zur Anlage kommen, daß sie nicht vielmehr erst später nach dem Uebergang zum Leben auf dem Lande entstehen, allein wie ich früher schon hervorhob, dürfen wir das Wasserleben der heutigen Urodelen nicht ohne weiteres als eine primitive Lebensweise auffassen, sondern wir müssen es als eine später wieder erworbene Lebensführung beurteilen, denn sonst würde auch die Entwicklung der Lunge bei den wasserlebenden Perennibranchiaten und bei den Larven der Caducibranchiaten ganz unverständlich sein. Ich komme später noch einmal auf diese allgemeineren Fragen zurück.

Die Literatur über die Amphibienmuskulatur habe ich in früheren Veröffentlichungen eingehend besprochen (*Morphol. Jahrb.*,

Bd. XVIII, p. 76 ff.). Neueres ist seither nicht bekannt geworden, es erübrigt, nochmals darauf einzugehen.

Zunächst wende ich mich jetzt zur Schilderung der Befunde:

Menobranhus lateralis (Necturus). Es liegt mir ein Exemplar von 35 cm Länge vor. Die Zahl der Rumpfsegmente beträgt 20.

Wenn man das Tier nach vorsichtiger Abpräparation der Haut in Seitenlage bringt, so erkennt man die oberflächliche Muskellage. Dorsal wie ventral bestehen deutliche Myosepten. Die gesamte Muskulatur erscheint bei Betrachtung der Oberfläche durchgehend segmentiert. Die Fasern der dorsalen Rumpfmuskulatur verlaufen, wenigstens in der oberflächlichen Lage, gerade, vom Kopf zum Schwanz. Die Seitenlinie tritt deutlich hervor, aber sie wird kompliziert durch das Verhalten des Ursprungs der Fasern des oberflächlichen seitlichen ventralen Rumpfmuskels, den ich nach Vergleichung mit den Muskeln anderer Urodelenlarven und Siredon als

I. *Musc. obliquus externus superficialis trunci* bezeichne (Taf. 1, Fig. 1). Dieser Muskel zeigt bei *Necturus* folgendes Verhalten: Er besteht aus 17 Muskelsegmenten. Bei einem früher untersuchten Objekte besaß er nur 16 Segmente, es kommen hierin also wohl individuelle Verschiedenheiten vor. Der Ursprung seiner einzelnen Segmente beginnt etwas dorsal von der Seitenlinie und seine Fasern nehmen einen schräg ventral und schwanzwärts gerichteten Verlauf. Alle Fasern entspringen an einem Myoseptum und inserieren am nächstfolgenden. Ventralwärts endet der Muskel mit seinen Fasern in einem freien Rande und hier überlagert er etwas den lateralen Rand des *Rectus*. Er stimmt somit ganz überein mit dem gleichen Muskel von *Siredon* und *Salamandra*. Hinsichtlich seiner Mächtigkeit ist hervorzuheben, daß er sehr schwach ausgebildet ist. Er stellt nur eine zarte Muskelschicht dar. Der vordere Rand der ersten Zacke dieses Muskels ist frei und man muß den Schultergürtel mit seinen Muskeln herunterklappen, um ihn sichtbar zu machen. Die beiden letzten Segmente des Muskels nehmen ventralwärts Ansatz am Becken. Der Muskel ist, wie sich aus der Schilderung ergibt, durchweg gleichmäßig segmentiert.

II. *Musc. obliquus externus profundus*: Trägt man den vorher geschilderten Muskel, und zwar jedes Segment besonders, vorsichtig ab, so kommt in zweiter Schicht ein viel kräftigerer Muskel zum Vorschein (Taf. 1, Fig. 2). Er schließt

sich längs der Seitenlinie an den dorsalen Rumpfmuskel direkt an. Er wird hier noch von der Seitenlinie an ventralwärts eine kurze Strecke weit bedeckt von einem zarten Muskelstreifen aus gerade verlaufenden Fasern, der ventral mit freiem Rande aufhört. Er ist in Taf. 1, Fig. 2 (*) und auf dem Querschnitt (Taf. 2, Fig. 6) bei * zu erkennen. Er entspricht dem früher von mir schon bei Siren, Triton und Salamandra beschriebenen *Musculus rectus lateralis*. Die Fasern des *Obl. ext. profundus* verlaufen von der Seitenlinie an eine kurze Strecke ventral zuerst genau so gerade vom Kopf zum Schwanz, wie die Fasern des dorsalen Rumpfmuskels, dann gehen sie in einen leicht schrägen Verlauf von dorsal- und kopfwärts nach ventral- und schwanzwärts über, also ebenso wie die Fasern des oberflächlichen *Obliquus externus*, aber weniger steil. Der Muskel ist durchgehend segmentiert, seine Fasern verlaufen von Myoseptum zu Myoseptum. Ventralwärts nehmen seine Fasern allmählich wieder geraden Verlauf an und gehen kontinuierlich in den *Rectus trunci* über. Er setzt sich aus 21 Segmenten zusammen. Die 4 vorderen Segmente erreichen dorsalwärts nicht mehr die Seitenlinie. Der Kiemendarm drängt seine vorderste Portion ventralwärts und er geht mit den folgenden Muskeln gemeinsam zum Zungenbeinapparat. Das letzte Segment auch dieses Muskels nimmt ventral Ansatz am Becken. Die bindegewebigen Myosepten stehen mit denen des *Obliquus externus superficialis*, sowie mit denjenigen des folgenden Muskels in festem Zusammenhang. Trägt man den *Obl. externus profundus* vorsichtig ab, so kommt als dritte Schicht zutage:

III. der *Musculus obliquus internus trunci* (Taf. 1, Fig. 3). Auch dieser ist eine sehr dicke Muskelschicht und besteht aus 21 Segmenten. Er schließt sich wie der vorhergenannte Muskel in der Seitenlinie direkt an den dorsalen Rumpfmuskel an, und zwar zeigen seine Fasern einen leicht schrägen Verlauf von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts, also umgekehrt schräg wie der vorige und genau so wie der *Obliquus internus* bei sämtlichen Wirbeltieren in seinem Faserverlauf sich verhält. Der Muskel ist durchgehend segmentiert, seine Fasern verlaufen von Myoseptum zu Myoseptum. Ventralwärts nehmen sie geraden Verlauf an und gehen, wie die Fasern des *Obliquus externus profundus*, kontinuierlich in die Fasermasse des *Musculus rectus trunci* über. Die Fasern des letzten Myomers sind ventral am Becken befestigt, kopfwärts setzt sich der Muskel am Zungenbeinapparat an.

Trägt man diesen Muskel ab und nimmt man dabei zugleich den *Musculus rectus trunci* mit fort, so tritt als vierte und letzte Schicht IV. der *Musculus transversus trunci* zutage (Taf. 1, Fig. 4). Er beginnt dorsal gerade unter der Seitenlinie, wo seine Fasern zum Teil von einer zarten Aponeurose, weiterhin aber von den Myosepten entspringen. Er besteht aus 17 Segmenten. Seine Fasern verlaufen schräg im Sinne des *Obliquus internus*, aber viel steiler; immerhin nicht ganz quer. In der größeren dorsalen Hälfte des Muskels ist er durch Myosepten gleichmäßig segmentiert, unter seiner Mitte hören aber die Myosepten auf und in seiner kleineren ventralen Hälfte bildet der Muskel eine gleichmäßige unsegmentierte Platte. Die Fasern gehen ventralwärts frei in eine zarte Sehne über, die sich bis zur ventralen Mittellinie erstreckt. Dieser Zustand stimmt vollkommen mit dem Verhalten des gleichen Muskels bei *Siredon* überein. Das Kopfeende des Muskels, also sein erstes Segment, schließt sich an das hintere Ende des Herzbeutels an. Sein letztes Segment steht mit dem Becken in Verbindung. Die Dicke des Muskels ist sehr gering. Er bildet im Gegensatz zu dem mächtigen *Obliquus externus profundus* und *Obliquus internus* eine sehr schwächliche Muskellage, ebenso wie der *Obliquus externus superficialis*. Er ist auch, wie der letztgenannte, ein völlig selbständiger, von den anderen Rumpfmuskeln scharf getrennter Muskel. Nur durch seine Myosepten ist er mit ihnen fest verbunden. Ich betone hier noch besonders, daß alle vier seitliche Bauchmuskeln durch die bindegewebigen Septen, die gemeinsam alle vier Muskeln durchsetzen, miteinander in festem Zusammenhange stehen.

Ventral an die seitlichen ventralen Rumpfmuskeln schließt sich das System des *Musculus rectus trunci* an (Taf. 3, Fig. 5, außerdem Taf. 1, Fig. 1—3 und Taf. 2, Fig. 6). Diesen Muskelkomplex übersieht man am besten in der Ventralansicht, das Tier in Rückenlage gebracht (Taf. 3, Fig. 5).

Auf der rechten Körperhälfte ist der *Rectus* dargestellt, wie er nach Abtragung der Haut erscheint. Er ist ein durchweg segmentierter Muskel, aus 13 Segmenten bestehend. Kopfwärts vom ersten Myomer geht der *Rectus* direkt in die Fasermasse des *Pectoralis major* über. Medialwärts erstreckt sich der Muskel bis zur Mediaulinie, während sein lateraler Rand gerade von den ventralen Enden der Myomeren des *Obliquus externus superficialis* überlagert wird. Der ganze auf der rechten Rumpfhälfte dargestellte Muskel ist nur der *Rectus superficialis*, wie aus der

Abbildung der linken Körperhälfte auf Fig. 5 ersichtlich. Hier ist nach Abpräparation des obliquus externus superficialis der freie laterale Rand des Rectus superficialis sichtbar geworden. Er ist an den 5 ersten Segmenten des Muskels, der mit dem distalen Ursprungsteil des Pectoralis major erhalten ist, auf der rechten Seite der Fig. 5 erkennbar. Dieser Rectus superficialis ergibt sich bei seiner Abpräparation von seinem lateralen Rande aus gegen die Mittellinie zu als eine sehr schwächliche Muskellage. Sie ist nicht ganz selbständig, denn wenn diese oberflächliche Portion des Rectus auch einen freien lateralen Rand hat, von dem aus sie leicht abzuheben ist, so zeigt sich doch beim Lospräparieren gegen die ventrale Mittellinie zu, daß das mediale Drittel dieses oberflächlichen Rectus kontinuierlich mit der Fasermasse des tiefen Rectus zusammenhängt (Taf. 2, Fig. 6).

Der Rectus profundus ist viel mächtiger als der Rectus superficialis, stellt aber keinen selbständigen Muskel dar. Ich habe ihn bei der Schilderung des Obliquus externus profundus und des Obliquus internus trunci schon genannt. Er erstreckt sich vom Becken bis zum Hyoidapparat (Taf. 3, Fig. 5 linke Körperhälfte, rechte Seite der Figur). Hier erscheint der Rectus profundus als die kontinuierliche Fortsetzung des Obliquus externus profundus. Am 5. und 6. Segment vor dem Becken ist der Obliquus externus profundus mit seinem Teil des Rectus profundus (*R.p.e*) weggenommen und man erkennt, wie auch der hier zutage tretende Obliquus internus ventralwärts kontinuierlich in den Rectus profundus (*R.p.i*) übergeht. Der letztere besteht also aus den ventralen Abschnitten des Obliquus externus profundus und des Obliquus internus, die aber nicht bis zur ventralen Mittellinie voneinander getrennt sind, sondern an ihren ventralen Enden sich zu einer einheitlichen Muskelmasse vereinigen. Der ganze Rectus ist ebenso wie die beiden Muskeln, aus deren ventralen Teilen er sich aufbaut, durchgehend segmentiert und es besteht der Rectus profundus aus 19 Segmenten.

Als ein letzter ventraler Rumpfmuskel ist der Musculus subvertebralis zu nennen, der ähnlich wie bei dem nachher zu betrachtenden Menopoma besteht. Von Necturus ist er auf dem Querschnitt (Taf. 2, Fig. 6, s.v.) abgebildet. Es sind nahe der Mittellinie an der Ventralfläche der Wirbelkörper beginnende Muskelplatten, die von Wirbel zu Wirbel ziehen: die medialen Fasern ganz gerade, die seitlichen, die Ansatz an den Rippen und den Myosepten gewinnen, schräg von schwanz- und medial- nach

kopf- und lateralwärts. Das laterale Ende dieses Muskels wird vom dorsalen Anfang des Transversus trunci noch eben überlagert. Der Muskel kann auch als Transversus dorsalis bezeichnet werden.

Zur Ergänzung der geschilderten Verhältnisse füge ich den Querschnitt durch die Rumpfmittle von *Necturus* bei (Fig. 6). Hier sieht man die verschiedene Stärke der Muskeln sowie ihre gegenseitigen Beziehungen, die in allen Segmenten im wesentlichen sich gleich verhalten. Zunächst erkennt man, daß die dorsale Muskelmasse in sich abgeschlossen und in der Seitenlinie von der ventralen Muskulatur getrennt ist. Die letztere läßt 3 Bezirke unterscheiden: 1) den subvertebralen Bezirk, der von dem einzigen *Musculus subvertebralis* gebildet wird. Er wurde schon geschildert. Auf dem Querschnitt erkennt man, daß er ein Muskel von mittlerer Stärke ist; 2) der laterale Bezirk umfaßt die seitlichen ventralen Rumpfmuskeln, die in ihren 4 Schichten erkennbar sind. Hinsichtlich ihrer Stärkenausbildung zeigt sich, daß die beiden mittleren Schichten: *Obliquus externus profundus* und *Obliquus internus* doppelt so starke Dickenausbildung besitzen, wie der äußere *Obliquus externus superficialis* und der innere *Transversus*, die viel schwächere Schichten bilden. Der *Obliquus externus profundus* ist an seinem dorsalen Ende gerade unter der Mittellinie kompliziert durch eine zarte, seiner Außenfläche eine kurze Strecke weit auflagernde Lage gerade verlaufender Fasern, *Rectus lateralis* (*); 3) den ventralen Bezirk, welcher den *Rectus* umfaßt. Eine kurze Strecke weit wird dieser Bezirk an seiner Außenfläche vom *Obliquus externus superficialis*, an seiner Innenfläche vom *Transversus* überlagert. Diese beiden Muskeln gehen dann in zarte Sehnenplatten über, die sich bis zur *Linea alba* erstrecken.

Ueber die Innervation der ventralen Rumpfmuskeln bei *Menobranchus* kann ich nur fragmentarische Mitteilungen machen. Da diese Form durchweg segmentierte Muskeln besitzt, ist zunächst leicht zu konstatieren, daß die Muskeln jedes Myomers alle von dem Spinalnerven des betreffenden Segmentes versorgt werden. Der Stamm des ventralen Spinalnervenastes verläuft, nachdem er aus dem Foramen intervertebrale herausgetreten ist, zwischen den Muskelfasern der ventralen Muskelmasse, bedeckt vom *Musc. subvertebralis* bei der Betrachtung von der inneren Rumpfwand. Er tritt dann unter den Ursprung des *Transversus* und nimmt weiter seinen Weg zwischen diesem Muskel und dem *Obliquus internus*, wie dies bekannt ist. Nun kam es mir darauf

an, festzustellen, in welcher Weise die motorischen Nerven für die 4 Schichten der Bauchmuskeln in einem Segment vom Nervenstamme abgehen. Da fand ich folgendes:

Der Nervenstamm, der gerade hinter dem Myoseptum verläuft, welches die vordere Grenze des Segmentes bildet, gibt, ehe er unter die Transversuszacke tritt, einen Zweig ab, welcher den *Obliquus internus* durchbohrt und zwischen ihm und dem *Obliquus externus profundus* verlaufend zu diesen Muskeln kleine Zweige entsendet. Dann gibt der Stamm des Nerven in der Strecke zwischen *Transversus* und *Obliquus internus* zwei kleine Zweige zum *Transversus* ab, welche als ein dorsaler und ventraler unterschieden werden können. Sie treten vom Stamme aus schwanzwärts sofort zum *Transversus*, in dem sie sich aufzweigen. Zwischen beiden Aesten für den *Transversus* ist die Abgangsstelle des *Ramus lateralis* des Nerven, der nach außen zur Haut tritt. In unmittelbarer Umgebung des Abgangs dieses starken Hautastes, sowohl dorsal wie ventral von ihm treten 3—4 kleine Muskeläste ab, die nach Durchbohrung der Muskeln sowohl den *Obliquus internus* als *Obliquus externus profundus* und *superficialis* versorgen. Die Zweige für den *Obliquus externus superficialis* lassen sich in ihrem Endverlauf leicht nachweisen, indem man eine Zacke dieses Muskels an ihrer Insertion, am hinteren Myoseptum ihres Segmentes abtrennt und nach vorn zurückschlägt. Dann erkennt man, daß zu dem Muskel gerade unter der Seitenlinie 2—3 kleine Nerven treten, welche zwischen den Fasern des *Obliquus externus profundus* hervortreten. Ferner tritt noch ein kleiner Zweig nahe dem ventralen Ende des *Obliquus externus superficialis* zwischen den Fasern des *Obliquus externus profundus* durchtretend zu jenem Muskel. Auch an diesem Muskel kann man also dorsale und ventrale Nerven unterscheiden. Die dorsalen Zweige zum *Obliquus externus superficialis* entspringen in der Umgebung des Abgangs des *Ramus externus lateralis* aus dem Hauptstamm und mit ihnen entspringen auch Zweige für *Obliquus externus profundus* und *internus*, die im Verhältnis zu dem oben geschilderten Zweig ventral liegen.

Zusammenfassend kann man also sagen: Jeder der 4 seitlichen Bauchmuskeln enthält einen dorsalen und einen ventralen Nerven. Alle gehen unmittelbar aus dem ventralen Spinalnervenstamm hervor. Davon, daß die Nerven für den *Obliquus externus superficialis* aus den Nerven des *Obliquus externus profundus* oder die Nerven des *Transversus* aus den motorischen Nerven des *Obliquus internus* hervorgehen, kann ich nichts nachweisen. Die Nerven

für *Obliquus externus profundus* und *internus* entspringen gemeinsam aus dem Stamm, die Nerven für *Transversus* und *Obliquus externus superficialis* entspringen selbständig aus dem Spinalnervensamm. Der *Rectus* bezieht seine Nerven aus dem ventralen Ende der Spinalnerven. Ich habe nur einige Segmente untersucht und die Verhältnisse sehr gleichartig gefunden. Eine eingehende Gesamtuntersuchung über das spezielle Verhalten dieser Nerven wäre sehr erwünscht. Es geht über den Rahmen dieser Arbeit.

Menopoma alleghaniensis. Es liegt mir ein Exemplar von 38 cm Länge vor, welches lebend in meine Hände kam und von mir in Formolalkohol konserviert wurde. Die Muskulatur erwies sich dabei sehr gut fixiert und ließ sich vortrefflich auspräparieren. Das Integument wurde von einem längs der dorsalen Mittellinie ausgeführten Schnitt aus ventralwärts herabpräpariert. Ich finde vom Kopf bis zum Becken 21 Muskelsegmente. Die dorsale Rumpfmuskulatur ist gleichmäßig segmentiert und ihre Fasern zeigen geraden Verlauf. Am 5. Segment beginnt der oberflächliche, seitliche ventrale Rumpfmuskel. Die Seitenlinie als Grenze zwischen dorsaler und ventraler Muskulatur ist deutlich erkennbar. Die Schultermuskulatur erstreckt sich vom 4. bis 7. Segment. Sie wurde dorsal vorsichtig abgetrennt und mit der Scapula ventralwärts herabgeschlagen. Dann liegt der vorderste Teil der ventralen Rumpfmuskulatur frei zutage (Taf. 2, Fig. 7).

I. Der *Musculus obliquus externus trunci* besteht nur aus einer einzigen, sehr kräftigen Muskelschicht. Ein *Obliquus externus superficialis* und *profundus* sind nicht als trennbare Muskelschichten ausgebildet. Der einzige *Obliquus externus* zeigt aber doch ein in verschiedener Beziehung eigenartiges Verhalten. Taf. 2, Fig. 7 zeigt den Muskel in seiner ganzen Flächenausdehnung und in seinem Faserverlauf. Er besteht aus 17 Segmenten. Er entspringt in der Höhe der Seitenlinie in Form von Zacken, die zum Teil die Seitenlinie dorsalwärts ein wenig überschreiten. Im Bereich der 3 ersten Segmente ist der Muskel nicht von Myosepten durchsetzt, erscheint demnach in seinem Bauch unsegmentiert, nur die Zackenursprünge lassen seine metamere Gliederung erkennen. Vom 4. Myomer an lassen sich an der Muskelplatte eine dorsale und eine ventrale Hälfte unterscheiden. In der ventralen Hälfte erscheinen regelmäßige Myosepten, während die dorsale Hälfte keine Myosepten besitzt. Das wird indessen verständlich, wenn man die Zackenursprünge des Muskels genauer be-

trachtet. Man erkennt da, wie die einzelnen Zacken vom dorsalen Beginn an durch tiefe Einschnitte voneinander getrennt sind. Was die Insertion des Muskels, d. h. sein Verhalten am ventralen Ende betrifft, so zeigt sich, daß eine zarte Muskelfaserlage den lateralen Rand des *Rectus trunci* um ein geringes ventralwärts überlagert. Die freien Enden der Fasern gehen in eine feine Sehnenplatte über, die mit dem Integument fest verbunden ist. Dieses Verhalten zeigen aber nur die oberflächlichsten Fasern. Die Hauptmasse des Muskels geht ventralwärts kontinuierlich in den *Rectus* über. Auf Taf. 2, Fig. 7 und Taf. 3, Fig. 10 ist dies dargestellt, ebenso im Querschnitt auf Taf. 2, Fig. 12. Der dorsale Ursprungsteil ist im ganzen selbständiger, wie es dieser Muskel bei anderen Amphibien zeigt. Seine Beurteilung, besonders hinsichtlich seiner Beziehung zum *Obliquus externus superficialis* und *profundus*, soll später erörtert werden (p. 29).

II. Trägt man den *Obliquus externus* von der Seitenlinie her ventralwärts ab, so kommt darunter als zweite Schicht der *Obliquus internus trunci* zum Vorschein (Taf. 2, Fig. 8). Er besteht aus 21 Segmenten. Dorsal beginnt er an der Seitenlinie mit Fasern, die leicht schräg von schwanz- und dorsalwärts nach kopf- und ventralwärts, sehr wenig steil verlaufen. Der ganze Muskel ist gleichmäßig segmentiert, die Myosepten durchsetzen ihn in seiner ganzen Ausdehnung. Ventralwärts geht er kontinuierlich in die Masse des *Rectus* über. Auf Taf. 2, Fig. 11 ist am Segment *d* dieser Uebergang zu erkennen, auch im Querschnittsbild auf Taf. 2, Fig. 12. Die 4 vorderen Myomeren (Fig. 8) bilden nur den vorderen Teil des *Rectus*. Die 3 hintersten Segmente stehen ventralwärts mit dem Becken in Verbindung, haben keine Beziehung mehr zum *Rectus*. Der Muskel zeigt eine beträchtliche Dickenausbildung.

Löst man diesen Muskel ab, so findet man darunter als tiefste Schicht III. den *Musculus transversus trunci* mit 17 Segmenten (Taf. 2, Fig. 9). Er ist durchweg segmentiert. Er beginnt mit Zacken an der Seitenlinie, und seine Fasern, von Myoseptum zu Myoseptum verlaufend, ziehen in schräger, ziemlich steiler Richtung von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts. Die erste Zacke liegt im Bereich der vorderen Extremität gerade hinter dem *Pericardium*. Die letzte Zacke steht in Beziehung zum Becken. Ventralwärts geht jedes Myomer, indem seine Faserenden ventralwärts in konvexer Linie endigen, in eine zarte sehnige Membran über, die bis zur ventralen Mittellinie verläuft. Innerhalb dieses Muskels folgt die seröse Membran, welche die *Pleuroperi-*

tonealhöhle auskleidet. Zum Rectus besitzt dieser Muskel keine Beziehung, sein ventrales Ende liegt innerhalb des Rectus, und zwar in seiner ganzen Ausdehnung. Er stimmt darin mit dem Transversus aller anderen Urodelen überein.

Den ventralen Abschluß der gesamten ventralen Rumpfmuskulatur bildet der *Musculus rectus trunci* (Taf. 3, Fig. 10 und Taf. 2 Fig. 7, 8, 11 u. 12). Er erstreckt sich vom Becken nach vorn bis zum Zungenbein. Er besteht aus 18 Segmenten, die durch gleichmäßig ausgebildete Myosepten getrennt sind. Am 8. Segment von vorn gerechnet hebt sich der *Pectoralis major* vom Rectus ab (Fig. 8 u. 10 *p.m.*). Man kann keinen Rectus superficialis und profundus als trennbare Muskeln unterscheiden. Vielmehr ist dieser Muskel hier durchaus einheitlich.

Die medialen Ränder der beiderseitigen Recti berühren sich in der ventralen Mittellinie. Ein lateraler Rand des Rectus ist nicht frei zu erkennen, weil er um ein wenig von den oberflächlichsten Fasern des *Musculus obliquus externus trunci* überlagert wird. Ein freier lateraler Rand des Rectus besteht überhaupt nicht so scharf wie bei anderen Formen, da die Fasern des *Obliquus externus* und *internus trunci* unter allmählicher Annahme eines geraden Verlaufs kontinuierlich in den Rectus übergehen (Querschnitt Fig. 12, Fig. 8 u. 10). In den 10 hinteren Segmenten ist der Muskel durchaus einheitlich. Trotzdem ist in ihm das Material des Rectus superficialis und profundus der anderen Urodelen enthalten, denn die oberflächlichen Fasern sind nicht bis zum Zungenbein verfolgbar, sondern gehen am 8. Segment in den *Pectoralis major* über. Trennt man mit dem letztgenannten Muskel den Schultergürtel mit der zugehörigen Muskulatur und der oberen Extremität ab (Fig. 10 links), so erkennt man, wie die tieferen Fasern des Rectus in dessen 8 vorderen Segmenten unter dem Schulterapparat gleichmäßig segmentiert nach vorn bis zum Zungenbein verlaufen. Das vorderste Segment ist nach vorn zugespitzt und inseriert an der ventralen Fläche der Copula des Hyoidbogens, einige Fasern inserieren auch an den ventralen Enden des 3. und 4. Kiemenbogens.

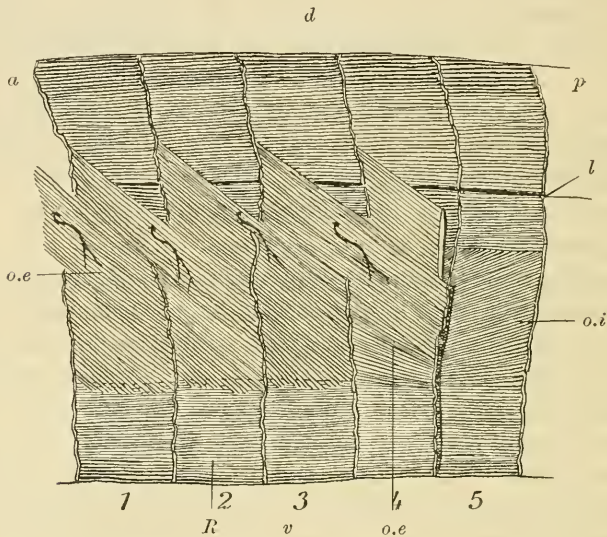
Als letzter der ventralen Rumpfmuskeln ist noch der *Musculus subvertebralis* zu nennen. Auf Taf. 2, Fig. 11 ist er in einigen Segmenten der Rumpfmittle dargestellt. Man kann zwei Portionen an ihm unterscheiden: eine mediale *sv.m.* und eine laterale *sv.l.* Die mediale Portion ist ein feines, gerade verlaufendes Muskelbündel, nahe der Mittellinie an der ventralen Fläche der Wirbel-

körper angeordnet. Die Bündel folgen sich regelmäßig, von Wirbelkörper zu Wirbelkörper verlaufend. Die laterale Portion dieses Muskels besteht aus einer breiteren Muskellage in jedem Segment, deren Fasern schräg von Myoseptum zu Myoseptum, unmittelbar am Wirbelkörper beginnend, lateralwärts sich bis fast gegen die Seitenlinie erstrecken. Taf. 2, Fig. 11 zeigt dies von innen. An den Segmenten *a*, *b* und *c* ist nur das Peritoneum weggenommen. Man erkennt die beiden Portionen des Subvertebralis und sieht den lateralen Rand des Muskels hervortreten durch den ventralen Spinalnervenstamm, der hier eine kurze Strecke weit auf dem *Obliquus internus* erscheint, um ventralwärts (in der Figur lateralwärts) wieder unter dem dorsalen Rande der Transversuszacken zu verschwinden. Der Faserverlauf der lateralen Portion des Subvertebralis ist schräg von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts gerichtet, wie man aus der Fig. 11 sieht, ähnlich wie der Faserverlauf des *Transversus*. Man kann den Muskel deshalb mit Recht als *Musculus transversus dorsalis* bezeichnen.

Ich füge abschließend und ergänzend in Taf. 2, Fig. 12 noch ein Querschnittbild durch die Rumpfmittle von *Menopoma* bei, an welchem man die Beziehungen der Muskeln zueinander erkennen kann. Auf der linken Seite der Figur sieht man die ventrale Muskulatur von der dorsalen ganz getrennt. An der Seite des Rumpfes bestehen in der Rumpfwand die 3 genannten Muskeln: *Obliquus externus*, *internus* und *Transversus trunci*. Die beiden erstgenannten sind von gleicher Dicke, etwa 2 mm Durchmesser, der *Transversus* ist etwas schwächer. Ventralwärts sieht man die beiden erstgenannten Muskeln in den einheitlichen *Rectus* übergehen. Der letztere erreicht zugespitzt die ventrale Mittellinie. Der *Transversus* endet ventral frei. Dorsal schließt sich an ihn der *Musculus subvertebralis*, dessen beide Portionen unter dem Wirbelkörper, sowie dem Querfortsatze und der Rippe zu erkennen sind. Auf der rechten Seite der Figur sieht man, daß oberflächliche Fasern des *Obliquus externus* Besonderheiten zeigen, insofern sie dorsalwärts etwas die Seitenlinie überlagern (Fig. 12 *), ventralwärts aber über den *Rectus* um ein wenig ventral vorgeschoben sind (Fig. 12 **).

Cryptobranchus japonicus (*Sieboldia maxima*). Im Anschluß an *Menopoma* möchte ich noch einmal auf *Cryptobranchus* zurückkommen, weil ich sehe, daß ich in meiner früheren Schilderung (*Morph. Jahrb.*, Bd. XVIII, p. 98—99) einen Punkt nicht

genauer berücksichtigt habe, der mir jetzt Bedeutung zu haben scheint. Ganz besonders instruktiv ist ein offenbar individueller Zufallsbefund an dem mir jetzt vorliegenden großen Exemplar. Er betrifft den *Obliquus externus* dieser Form. Dieser Muskel ist bekanntlich, wie bei *Menopoma*, nur in einfacher Schicht ausgebildet, ein oberflächlicher und ein tiefer Muskel sind nicht zu unterscheiden. Bei dem Objekt, das mir jetzt vorliegt, ist das obere Drittel des Muskels nicht von Myosepten durchsetzt, die letzteren beschränken sich auf die ventralen zwei Drittel des Muskels. Also auch hier ist ein dorsal beginnender und ventral-



Textfig. 1. *Sieboldia maxima*. 1—5 einige Segmente der Rumpfmittle in Seitenansicht. *o.e* Musculus obliquus externus, *o.i* Musc. obliquus internus, *R* Musc. rectus, *l* Seitenlinie, *d* Rücken, *v* Bauch. *a* Richtung nach dem Kopf, *p* Richtung nach dem Schwanz.

wärts fortschreitender Schwund der Segmentierung des Muskels nachweisbar. Auf der Textfig. 1 habe ich 5 Segmente aus der Rumpfmittle des Tieres in Seitenansicht dargestellt. Man erkennt hier, daß das Myoseptum zwischen dem 2. und 3. Segment von links (2—3) noch fast ganz ausgebildet ist, während es an den übrigen Segmenten reduziert ist. Dieser Befund weist darauf hin, daß die Reduktion hier erst anfängt. Sie beginnt dorsal und schreitet ventralwärts fort. Der obere Teil des Muskels ist durch diese Ausbildung freier in seiner Aktion als der ventrale Teil des Muskels und die übrigen ventralen Muskeln.

Ich füge noch hinzu, daß an der Stelle, welche dem oberen, nicht von Septen durchsetzten Teil des Obliquus externus entspricht, das Integument sich in der bekannten Seitenfalte von der Muskulatur abhebt, im Gegensatz zu dem Verhalten am übrigen Körper, wo das Integument glatt und fest der Muskulatur angeschlossen ist.

Hinsichtlich der tieferen Muskeln, Obliquus internus und Transversus, sowie des Rectus, ist von dieser Form meinen früheren Schilderungen nichts mehr hinzuzufügen, sie stimmen auch ganz mit Menopoma alleghaniensis überein.

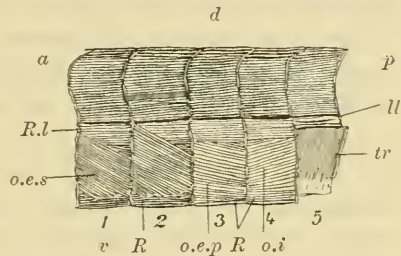
Proteus. Die Verhältnisse von Proteus habe ich schon früher geschildert (Morph. Jahrb., Bd. XVIII, p. 97), dort aber nur eine Abbildung von innen gegeben. Ich füge hier in Textfig. 2 eine Darstellung von 5 Segmenten der Rumpfmittle bei, in welcher die 4 Schichten der ventralen Rumpfmuskeln in der Ansicht von der Seite erkennbar sind.

Proteus zeigt noch eine Besonderheit, die ich bei keiner anderen Urodelenform fand. Ich untersuchte jetzt 2 Exemplare, das eine hatte 20 cm, das andere 27 cm Gesamtlänge. Die Haut läßt sich leicht abziehen, es liegt unter ihr ein recht beträchtlich ausgebildeter Panniculus adiposus. Reichliche Fetttrübchen sind über den ganzen Rumpf ausgebreitet und bilden besonders unter dem dorsalen

Hautsaum eine reichliche Masse, welche sich tief zwischen die beiden Hälften der dorsalen Rumpfmuskulatur einsenkt. Histologisch besteht dieser Panniculus adiposus, der unmittelbar unter der straffen Lederhaut liegt, aus typischen Fettzellen mit je einem großen Fetttropfen und wandständigem Kern.

Die dorsale Muskulatur zeigt an der Oberfläche nur gerade, von Myoseptum zu Myoseptum verlaufende Fasern.

Die Seitenlinie tritt scharf hervor. Auch die ventrale Muskulatur ist segmentiert mit Ausnahme des Transversus, der eine



Textfig. 2. Proteus, 5 Segmente der Rumpfmittle in Seitenansicht zur Demonstration der Rumpfmuskulatur. *d* Rückenfläche, *v* Bauchfläche, *a* kopfwärts, *p* schwanzwärts, *ll* Seitenlinie, *R.l* Musc. rectus lateralis, 1—5 die Segmente, von vorn nach hinten sich folgend, *o.e.s* Musc. obl. ext. superf., *o.e.p* Musc. obl. ext. prof., *o.i* Musc. obl. int., *tr* Musc. transversus, *R* Musc. rectus.

unsegmentierte Platte darstellt. Er ist von mir schon früher abgebildet worden.

Unter der Seitenlinie sieht man den Rectus lateralis. Er wird in jedem Segment in seiner vorderen, dem Kopf zugewendeten Hälfte von den Ursprungszacken des Obliquus externus superficialis bedeckt. Dies ist an den beiden vordersten Segmenten (1 und 2) der Textfig. 2 zu erkennen. Am 3. Segment (3) ist der oberflächliche Obliquus externus abgetragen und der Obliquus externus profundus freigelegt. Ich hebe nochmals hervor, daß der Faserverlauf der beiden Obliqui externi bei Proteus fast gleich schräg gerichtet ist, so daß es verständlich ist, daß von den übrigen Autoren der Obliquus externus superficialis übersehen wurde. Er besteht aber sicherlich und läßt sich einerseits an seinem zarten dorsalen Ursprungsteil abheben vom tiefen Obl. externus, andererseits endigen ventralwärts seine Fasern in gleich zarter Lage frei auf der äußeren Oberfläche des Rectus, während die Fasern des Obliquus externus profundus dorsalwärts unter dem freien Rande des Rectus lateralis hervortretend ventralwärts unter Umbiegung in geraden Verlauf kontinuierlich in die Fasermasse des Rectus übergehen.

Auch der Obliquus internus, im 4. Segment der Textfig. 2 dargestellt, läßt seine Fasern ventral in den Rectus übergehen. Dorsal geht er, wie der Obliquus externus profundus unter dem Rectus lateralis, aus der einheitlichen Rumpfmuskelmasse hervor. Der Transversus, im Segment 5 der Textfig. 2 dargestellt, ist eine einheitliche zarte Muskelplatte, wie bei dem nachher zu schildernden Amphiuma.

Festzuhalten ist von Proteus, daß die Beziehung der ganzen Rumpfmuskulatur zum Integument keine so innige ist, wie bei den übrigen Urodelen, weil zwischen beide ein mechanisch sie voneinander trennender Panniculus adiposus eingeschaltet ist. Ferner ist die ventrale Rumpfmuskulatur in ihren 4 Schichten noch dadurch ausgezeichnet, daß Obliquus externus superficialis und profundus sowie der Obliquus internus und der Rectus durchweg segmentiert sind. Die Myosepten sind einheitlich, die drei äußeren seitlichen Bauchmuskeln sind durch sie zusammengehalten, keiner von ihnen hat eine selbständige Aktionsmöglichkeit. Dagegen ist der Transversus von ihnen getrennt. Als einziger nicht segmentierter Muskel ist er selbständig in seinen Bewegungen.

Amphiuma ist schon mehrfach untersucht worden, ich schildere gleichwohl hier die tatsächlichen Verhältnisse genauer, weil nur dann die Einreihung dieser Form in den von mir aufgestellten Plan vom Aufbau der ventralen Rumpfmuskulatur möglich ist.

Es liegt mir ein kleines Exemplar von 31 cm Gesamtlänge vor. Davon kommen 9 cm auf den Schwanz. Ich zähle am Rectus nach Abtragung der Haut vom Zungenbein bis zum Beckengürtel 60 Segmente. Das Tier ist vortrefflich konserviert, so daß die Muskulatur sehr gut dargestellt werden kann. Trotz der geringen Länge des Tieres, Amphiuma kann eine Länge von einem Meter erreichen, sind die Muskeln doch vollkommen fertig entwickelt, wie die folgende Schilderung zeigen wird.

Bei dem Abpräparieren der Haut von der dorsalen Mittellinie herab (das Tier in Rückenlage gebracht) bemerkt man eine Besonderheit in der Beziehung des Integuments zum unterliegenden Bindegewebe sowie zur Rumpfmuskulatur, auf die ich hier noch hinweisen möchte: Von der dorsalen Mittellinie an bis zur Seitenlinie läßt sich die Haut nur schwer, Schnitt für Schnitt, mit dem Skalpell abpräparieren. Das kommt daher, daß im Bereich der dorsalen Rumpfmuskulatur unter der Lederhaut eine straffe, glänzende Fascie einerseits nach außen mit der Lederhaut, andererseits in der Tiefe mit den unterliegenden Muskeln fest verwachsen ist. Da wo der oberflächliche, seitliche, ventrale Rumpfmuskel beginnt, also etwas dorsal von der Seitenlinie und ventralwärts bis zum Ende dieses Muskels, da wo der sich an ihn anschließende Rectus beginnt, löst sich die Haut von dem oberflächlichen seitlichen Bauchmuskel leicht ab. Es ist hier unter der Haut eine dicke, durch Formolalkohol stark gequollene, sehr lockere Bindegewebsschicht zwischen Haut und Muskel ausgebildet. Weiter ventral im ganzen Bereiche des Musculus rectus trunci, von dessen lateralem bis zum medialen Rande, der an der Mittellinie liegt, ist das Integument wieder schwer abzupräparieren, weil hier ebenso wie dorsal eine aponeurotische Fascie zwischen Haut und Muskulatur eingeschaltet ist. Der Faserverlauf der ventralen Aponeurose setzt denjenigen der Muskelfasern des oberflächlichen seitlichen Bauchmuskels fort.

Wenn man nach Abtragung der Haut das Tier in Seitenlage bringt, so kann man sich über die oberflächliche Muskelschicht sowie über die Zahl der Myomeren leicht orientieren.

Die dorsale Rumpfmuskulatur besteht aus 62 Segmenten vom Kopf bis zur hinteren Extremität. Ihre Fasern zeigen alle einen geraden Verlauf. Die Muskelmasse erstreckt sich von der dorsalen Mittellinie bis zur Seitenlinie. Die letztere ist verdeckt vom Ursprung des oberflächlichsten ventralen Rumpfmuskels (Taf. 3, Fig. 13). Die ganze dorsale Muskulatur ist gleichmäßig segmentiert, d. h. von regelmäßigen, die ganze Dicke des Muskels durchgreifenden Myosepten durchsetzt.

Die ventralen Rumpfmuskeln lassen seitlich eine deutliche Ausbildung von 4 ganz getrennten Muskeln erkennen. Ventral bildet ein sehr breiter Rectus den Abschluß: Er erstreckt sich bis zur ventralen Mittellinie, wo er sich dem anderseitigen Rectus bis zur Berührung nähert.

Der oberflächlichste, seitliche ventrale Rumpfmuskel ist der *Musculus obliquus externus superficialis* (Taf. 3, Fig. 13 *o.e.s.*). Er beginnt unmittelbar hinter dem rudimentären Schultergürtel, und seine erste Zacke wird von dem schwächtigen *Latissimus dorsi* überlagert. Schlägt man den Schultergürtel mit seinen Muskelchen ventralwärts herab und trennt ihn mit der vorderen Extremität ab, so übersieht man den vordersten Teil des *Obl. ext. superficialis*. Dieser Muskel erstreckt sich durch 58 Segmente. Während er vorn an der angegebenen Stelle mit freiem Rande beginnt, endigt er mit dem Rumpf am Beckengürtel. Der Muskel ist, was ich ganz besonders hervorhebe, eine durchaus einheitliche Muskelplatte, zeigt nirgends eine Spur von Myosepten, ist also im Aufbau seines Bauches nicht segmentiert.

Seine Fasern zeigen den bekannten Verlauf, schräg von dorsal- und kopfwärts nach ventral- und schwanzwärts. Dabei ist der Verlauf außerordentlich steil, fast dorsoventral. Der Ursprung läßt keine deutlichen Zacken unterscheiden, sondern bildet eine ganz gerade Linie, die etwas dorsal über der Seitenlinie liegt. Daß der Muskel trotzdem als ein metamerer aufgefaßt werden muß, ergibt seine regelmäßig metamere Innervation durch die ventralen Aeste der Spinalnerven. Der Muskel ist keine zarte Faserlage, wie bei den meisten Perennibranchiaten, sondern bildet eine außerordentlich kräftige Lage von etwa 12 Fasern Dicke. Ventralwärts inseriert die ganze Muskelplatte so, daß ihre Fasern in einer fast gerade verlaufenden Linie endigen. Dieses Ende der Muskelfasern liegt noch auf dem *Obliquus externus profundus*, erreicht also nicht den lateralen Rectusrand (Taf. 2, Fig. 14). Die Fasern

gehen hier in eine zarte aber außerordentlich resistente Aponeurose über. Ihre Faserbündel setzen die Richtung der Muskelfasern des Obliquus ext. superf. fort und formieren eine vordere Rectusscheide, die sich in der ventralen Mittellinie mit dem anderseitigen gleichen Gebilde vereinigt.

Auf Fig. 13 (Taf. 3) ist dieser Muskel von den 12 vordersten und 10 hintersten Rumpfsegmenten dargestellt. An den 38 dazwischen fortgelassenen Segmenten besteht ganz das gleiche Verhalten.

Um zur zweiten Muskellage, ohne Verletzung befürchten zu müssen, zu gelangen, ist es am zweckmäßigsten, den Obliquus externus superficialis genau in der Mitte seiner Fasern vom Kopf nach dem Schwanz zu quer zu durchschneiden und dorsal- sowie ventralwärts zurückzuschlagen. Dann erscheint der Musculus obliquus externus profundus. Er ist aus 62 Segmenten aufgebaut und von gleichmäßig sich folgenden Myosepten durchsetzt, also regelmäßig segmentiert. Seine Fasern schließen sich nicht ganz dicht an die dorsale Rumpfmuskulatur an. Sie sind in der Seitenlinie nicht nur durch Bindegewebe von ihr getrennt, sondern es beginnt der Muskel dorsal mit einem deutlichen freien Rande, schräg, entsprechend dem Faserverlauf des Muskels, etwas ventral von der Seitenlinie. Dorsal von diesem freien Rande sind die obersten Fasern der nächst tieferen Muskellage, des Obliquus internus, zu sehen, der dorsalwärts sich etwas höher erstreckt. Der Verlauf der Fasern des Obliquus externus profundus ist ebenso wie am vorher geschilderten Muskel schräg von dorsal- und kopf- nach ventral- und schwanzwärts gerichtet, aber lange nicht so steil. Die Fasern nehmen ventralwärts allmählich einen geraden Verlauf an und gehen kontinuierlich in den Musculus rectus über, dessen oberflächliche Faserlage sie bis zur ventralen Mittellinie bilden. Der Muskel ist auf Taf. 3, Fig. 13 an zwei hinteren Segmenten der vorderen Hälfte der Figur dargestellt (*o.e.p.*). Nach vorne, dem Kopf zu, erkennt man, daß der Muskel ebenso wie der folgende sich bis zu dem Visceralskelett erstreckt, als ein Teil des Rectus trunci. Der Muskel setzt sich aus gleichmäßig ausgebildeten Segmenten zusammen, die vom Zungenbein in 62 Segmenten bis zum rudimentären Becken sich erstrecken, wo dieser Muskel und mit ihm alle seitlichen Bauchmuskeln ihr Ende finden.

In bezug auf die Ausbildung erscheint der Obliquus externus profundus nicht wesentlich stärker als der sehr kräftig ausgebildete Obl. ext. superficialis, was ich hiernit besonders hervorhebe.

Präpariert man den *Obliquus externus profundus* von seinem Beginne an ventralwärts von Segment zu Segment ab, indem man seine Fasern in der Mitte ihrer Länge quer durchschneidet und an den Myosepten abtrennt, so erkennt man zunächst, daß er mit dem nächstfolgenden Muskel durch die Myosepten fest verbunden ist, da diese den beiden Muskeln gemeinsam zugehören. Der unter dem *Obliquus externus profundus* folgende Muskel ist der *Musculus obliquus internus* (Taf. 2, Fig. 13 *o.i.*, die zwei letzten Segmente der vorderen Hälfte der Figur zeigen ihn). Er schließt sich unmittelbar an die dorsale Rumpfmuskelmasse an, von ihr nur durch einen feinen Bindegewebsstreifen getrennt. Er beginnt also unmittelbar unter der Seitenlinie. Wie der vorige ist er regelmäßig segmentiert und von gleichmäßig sich folgenden Myosepten gemeinsam mit dem *Obliquus externus profundus* durchsetzt. Er zählt wie dieser 62 Segmente, die vom Visceralskelett bis zum Beckengürtel sich erstrecken. Ebenso kräftig ausgebildet ist er von der gleichen Dicke wie der *Obliquus externus profundus*. Seine Fasern verlaufen, wie bei allen Formen, schräg von dorsal- und schwanzwärts nach ventral- und kopfwärts, und zwar sehr wenig schräg. Ventralwärts geht ihr schräger Verlauf allmählich in einen geraden über und in einer Linie, die etwa die Ansatzstellen der vorderen und hinteren Extremität einer Seite am Rumpf miteinander verbindet, setzt sich der *Obliquus internus* kontinuierlich in den *Musculus rectus* fort; der letztere hat also hier keinen freien lateralen Rand.

Nimmt man den *Obliquus internus* von der Seitenlinie an ventralwärts ab, so kommt unter ihm als tiefste Schicht der seitlichen ventralen Rumpfmuskeln der *Musculus transversus trunci* zum Vorschein. Er ist auf Taf. 3, Fig. 13 auf den zwei vordersten Segmenten der hinteren Hälfte der Figur dargestellt (*Tr*). Er bildet eine in ihrer ganzen Länge unsegmentierte Muskelplatte von geringer Mächtigkeit. Er ist der schwächste der seitlichen Bauchmuskeln, auch tatsächlich schwächer ausgebildet als der *Obliquus externus superficialis*. Sein Ursprung ist naturgemäß ein segmentierter, insofern er in Zacken von den Querfortsätzen der Wirbel ausgeht. Die erste Zacke liegt wie bei allen Urodelen unmittelbar hinter dem Herzbeutel. Die Fasern verlaufen dorsoventral herab, im ventralen Verlauf zugleich leicht kopfwärts gerichtet, also im Sinne des *Musculus obliquus internus trunci*. Er besteht aus 60 Segmenten. Die Fasern der letzten Ursprungszacke nehmen ihren Ansatz am Becken. Die Insertion sämtlicher

Fasern findet ventral innerhalb des Rectus in der Weise statt, daß in einer Linie, welche die Ansatzstellen der vorderen und hinteren Extremität am Rumpf einer Seite miteinander verbindet, die Muskelfasern mit ihren Enden in eine zarte Aponeurose übergehen, welche als innere Lamelle der Rectusscheide sich bis zur Linea alba erstreckt.

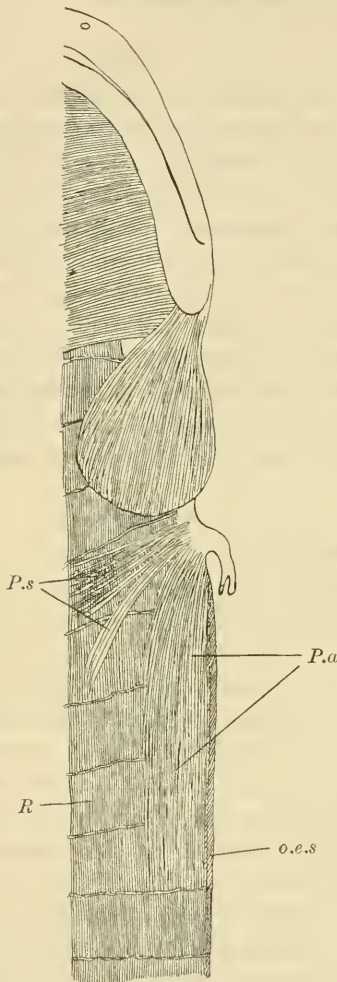
Durch das Fehlen der Myosepten in diesem Muskel ist noch ein weiteres Verhalten des Muskels veranlaßt. Er ist ebenso wie der *Obliquus externus superficialis* ganz frei von einer Verbindung mit dem nächst angrenzenden Muskel. *Obliquus externus profundus* und *Obliquus internus* bilden, durch die Myosepten verbunden, trotz ihres entgegengesetzten Faserverlaufes eine Einheit, zu der auch der Rectus gehört. Trennt man den *Obliquus internus* durch und präpariert ihn ab, so merkt man, daß zwischen ihm und dem *Transversus* ein weiter Abstand ist, erfüllt mit sehr zartem Bindegewebe, dessen weite Saftspalten viel Gewebsflüssigkeit enthalten. Dadurch wird der *Transversus* zu einem recht selbständigen Muskel, der mit dem anderseitigen zusammen einen unmittelbar den *Ingesta* der Bauchhöhle anliegenden Tragmuskel für diese *Ingesta* bildet.

Innerhalb des *Transversus* folgt die tiefe Bauchfascie und dann die Serosa der Rumpfhöhle (Pleuroperitonealhöhle).

Als weiterer ventraler Bauchmuskel ist noch der Rectus zu betrachten, der den ventralen Abschluß des gesamten ventralen Muskelsystems bildet.

Der Rectus ist bei *Amphiuma* ein sehr einfacher Muskel. Er ist gleichmäßig segmentiert. Indem Teile des *Pectoralis major* mit Rectusfasern in Verbindung treten, kann man einen oberflächlichen und tiefen Teil unterscheiden, aber sie bilden keine so scharf getrennte Schichten wie bei anderen Urodelen. Auch ist der Rectus kein selbständiger Muskel, sondern er geht dorsoventralwärts kontinuierlich aus dem *Musculus obliquus externus profundus* und dem *Obliquus internus* hervor, die in ihm sich vereinigen und damit ihren ventralen Abschluß finden. Schwanzwärts erstreckt sich der Rectus bis zu dem rudimentären Beckengürtel, ohne daß hierbei besondere Komplikationen nachweisbar wären. Kopfwärts ist zu beachten, daß auch bei *Amphiuma* ein recht kräftiger *Pectoralis major* mit den oberflächlichen Fasern des Rectus in Verbindung steht. Die sternale Portion des Muskels ist schwach entwickelt (Textfig. 3 *P.s*). Dagegen geht die sehr mächtig ausgebildete *Pars abdominalis* in die oberflächlichen Fasern

des Rectus über als ein breites Band, das sich über 5 Segmente nach hinten erstreckt (Textfig. 3 *P.a*). Dies ist natürlich nur als ein sekundärer Anschluß aufzufassen. Allein es erhält diese Tatsache doch Bedeutung, denn diese mächtige nach hinten ziehende

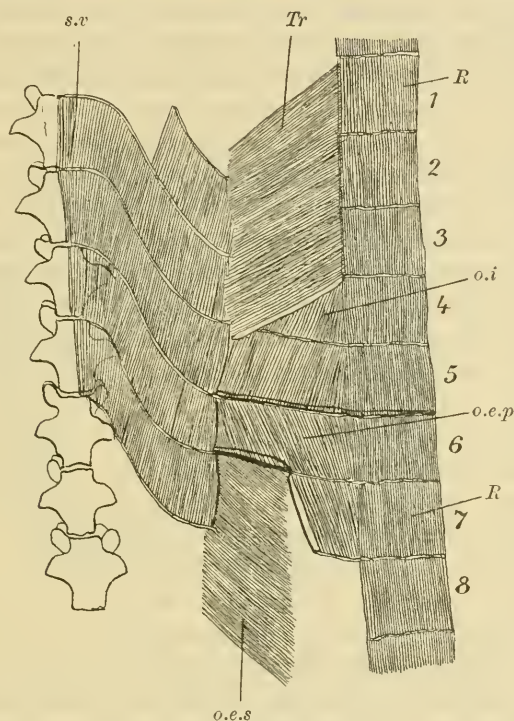


Textfig. 3. Amphiuma. Ventrale Ansicht des vorderen Rumpfteils (linke Körperhälfte) zur Demonstration der Beziehung des Musculus pectoralis zum Musculus rectus trunci. *R* Musc. rectus, *P.a* Pars abdominalis des Musc. pectoralis, *P.s* Pars stenalis desselben Muskels, *o.e.s* Musc. obl. ext. superficialis.

Portion des Pectoralis steht nicht im Verhältnis zur kleinen Vorderextremität. Sie wird aber verständlich, wenn wir folgendes überlegen: Der Pectoralis major bewegt hier nicht nur den Schultergürtel, sondern durch den Anschluß an den Rectus gewinnt er auch Bedeutung für die Lokomotion, die durch die Rumpfmuskulatur ausgeführt wird. Diese Art der Lokomotion ist aber bei Amphiuma die alleinige, da die Extremitäten keine in Betracht kommende Rolle mehr dabei spielen können. Der Pectoralis kann aber primär sich nur von der vorderen Extremität aus entwickelt haben. Von der Rumpfmuskulatur aus kann er sich nicht entfaltet haben. Seine stärkere Ausbildung hier beweist also, daß die Ursache seiner ersten Bildung, das ist die Vorderextremität, einmal mächtig entfaltet gewesen sein muß, so wie sie es bei anderen Urodelen noch heute ist. Erfährt die Extremität eine Rückbildung, so können Teile des Pectoralis, die durch den Anschluß an die ventrale Rumpfmuskulatur neue Aufgaben gefunden haben, dieser entsprechend erhalten bleiben. Ich sehe also in der Tatsache, daß der abdominale Teil des Pectoralis major hier bei Amphiuma in so mächtigem Maße erhalten

ist, einen sicheren Beweis dafür, daß die vordere Extremität einmal mächtiger entwickelt war, daß ihre Kleinheit nicht primär ist, sondern den Zustand einer sekundären Verkümmerng darstellt.

Die Hauptmasse des Rectus erstreckt sich kopfwärts zum Zungenbeinapparat, wo er teils medial an den Copulis, teils lateral an den Kiemenbogen seine Insertion nimmt.



Textfig. 4. Amphiuma. 8 Segmente der Rumpfmittle zur Demonstration der ventralen Rumpfmuskulatur (1—8). Linke Körperhälfte, Rumpfwand von der Innenfläche gesehen, nach Wegnahme des Peritoneums. Von oben nach unten sind allmählich die Lagen der seitlichen Bauchmuskeln nach außen fortschreitend abgetragen, um die Schichtung zu zeigen. *s.v.* Musc. subvertebralis, *Tr* Musc. transversus trunci, *R* Musc. rectus, *o.i.* Musc. obl. internus, *o.e.p.* Musc. obl. externus profundus, *o.e.s.* Musc. obl. externus superficialis.

Als letzter ventraler Rumpfmuskel ist der Musculus subvertebralis zu besprechen (Textfig. 4 und 5 *sv*). Er ist bei Amphiuma sehr mächtig, besonders in die Breite ausgebildet (Textfig. 4). Verschiedene Portionen sind nur dadurch zu unterscheiden, daß die medialen Fasern von Wirbelkörper zu Wirbelkörper ziehen, während die lateralen Fasern ihren Verlauf von

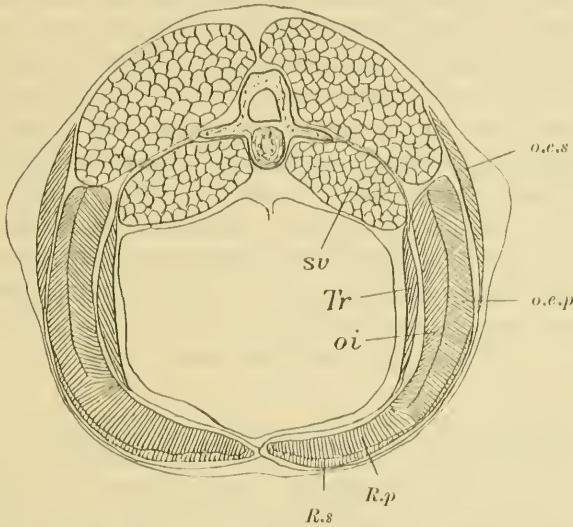
Myoseptum zu Myoseptum nehmen. Bei manchen Formen, wie bei Menopoma, ist die vertebrale Portion getrennt von der lateralen und es ist dann, wie oben geschildert, ein Subvertebralis medialis und lateralis zu unterscheiden (Taf. 2, Fig. 11). Hier ist der ganze Muskel einheitlich und seine Fasern nehmen einen mehr geraden Verlauf. Die lateralen Fasern verlaufen etwas schräg im Sinne des Obliquus internus. Der Muskel ist hier so kräftig, daß er sich an seinem lateralen Rande als mächtiger Wulst gegen die dünneren seitlichen Bauchmuskeln abhebt. Ich habe von den Rumpfmuskeln dieser Form zwei Querschnittbilder gegeben. Taf. 2, Fig. 14, zeigt einen Querschnitt zwischen zwei Wirbeln, während Textfigur 5 den Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels darstellt. Auf der Textfigur erkennt man den mächtigen Musculus subvertebralis. Ferner sieht man hier die mächtigen Querfortsätze des Wirbels. Sie stellen breite schräggestellte Lamellen dar, welche mit gezähneltem Rande lateralwärts in die außerordentlich derben Intermuscularsepten übergehen. Von diesen mächtigen Septen entspringt auch der Transversus trunci.

Der Spinalnerv verläuft von den Foramina intervertebralia aus, bei der Ansicht von der ventralen Seite aus (Textfig. 4) gesehen, bedeckt vom breiten Musculus subvertebralis. Er tritt dann an dessen lateralem Rande sofort unter den Transversus, um zwischen diesem und dem Obliquus internus weiter zu ziehen.

Textfig. 4 zeigt die Verhältnisse der ventralen Rumpfmuskulatur an einigen Segmenten der Rumpfmittle. In der ventralen Mittellinie wurde die Bauchwand der Länge nach gespalten und nach beiden Seiten auseinander geschlagen. Nachdem die Baucheingeweide mit den großen Blutgefäßen abgetragen waren, wurden das Peritoneum und die tiefe Bauchfascie, beides sehr resistente Membranen, abpräpariert und dadurch die Innenfläche der gesamten Bauchmuskulatur von der Wirbelsäule bis zur Linea alba freigelegt. Die 3 oberen Segmente der Textfigur 4 zeigen deren Verhältnisse: *S.v.*, *Tr.*, *R.*

Subvertebralis, Transversus und Rectus grenzen an die Innenfläche der Bauchwand. Am 4. und 5. Segment ist der Transversus abgetragen und dadurch der Obliquus internus sichtbar gemacht. Sein Uebergang in den Rectus ist erkennbar. Am 6. und 7. Segment ist dann auch der Obliquus internus abgetrennt. Damit tritt der Obliquus externus profundus zutage. Am 7. Segment ist dessen dorsaler Teil auch entfernt und man erkennt den Obli-

quus externus superficialis (*o.e.s.*). Daß auch der Obliquus externus profundus kontinuierlich in den Rectus übergeht, ist auf der Abbildung wohl zu erkennen. Endlich ist auf der Figur zu sehen, daß die Myosepten gleichmäßig von der Wirbelsäule bis zur Linea alba durch verlaufen. Durch sie werden alle primären ventralen Rumpfmuskeln zusammen gehalten. Nur die sekundären, und zwar nur der Musculus obliquus externus superficialis und der Transversus haben sich von diesem Zusammenhang freigemacht und stellen selbständig bewegliche Muskelplatten dar.



Textfig. 5. Amphiuma. Querschnitt durch ein Segment der Rumpfmittle. Schnitt durch die Mitte des Wirbels zur Demonstration der Muskulatur. *sv* Musc. subvertebralis, *o.e.s* Musc. obl. externus superficialis, *o.e.p* Musc. obl. externus profundus, *oi* Musc. obl. internus, *Tr* Musc. transversus, *R.s* Musc. rectus superficialis, *R.p* Musc. rectus profundus.

Innervation der Muskeln. Von Menobranchus habe ich einige Angaben über das Verhalten der motorischen Nerven innerhalb eines Muskelsegmentes gemacht. Dort handelte es sich um eine Form mit völlig segmentierten Muskeln. In Amphiuma handelt es sich nun um eine Art, bei welcher der Obliquus externus superficialis und der Transversus unsegmentierte Muskelplatten sind, während Obliquus externus profundus und Obliquus internus durchweg segmentiert sind. Auch hier untersuchte ich das Verhalten der motorischen Nerven in einzelnen Segmenten und fand folgendes: Die beiden nicht segmentierten Muskeln erhalten aus jedem Spinal-

nerven einen einzigen Nerven, und zwar treten beide von oben her (dorsal) zum Muskel. Es sind also nicht, wie bei *Menobranchus*, dorsale und ventrale Nerven zu jedem Muskel tretend nachweisbar.

Im Speziellen zeigt sich bei Betrachtung von der Innenseite der Rumpfwand der *Ramus ventralis* jedes Spinalnerven zwischen *Transversus* und *Obliquus internus* verlaufend. Trennt man den *Transversus* an seinem ventralen Ende ab und schlägt ihn dorsalwärts zurück, so übersieht man den Verlauf des Nervenstammes und findet, daß dorsal vom Stamm ausgehend ein Ast sofort zum *Transversus* tritt. Dann findet man die Abgangsstelle des *Ramus lateralis* und in seiner Nähe verlassen andere Nerven den Stamm, die zu *Obliquus externus profundus* und *Obliquus internus* treten, und einer geht nach außen zum *Obliquus externus superficialis*. Diesen kann man von außen leicht nachweisen, wenn man den *Musculus obliquus externus superficialis* an seinem ventralen Ende quer durchtrennt und dorsalwärts zurückschlägt. Dann sieht man ihn nahe dem dorsalen Ende, d. h. dem Ursprung zwischen die Muskelfasern eintreten. Ich habe an anderen Segmenten den *Obliquus externus* dorsal abgetrennt und herabgeschlagen, ebenso den *Transversus*, um festzustellen, ob nicht ventral noch ein Nerv zu den Muskeln tritt, konnte aber nichts nachweisen.

Beurteilung der Befunde und Folgerungen.

Unter den drei geschilderten Urodelenformen nimmt *Menobranchus* hinsichtlich der Ausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur die primitivste Stellung ein. *Menopoma* sowie *Amphiuma* sind abgeänderte Formen, beide in verschiedenem Sinne.

Ich betrachte den Zustand der ventralen Rumpfmuskulatur, wie er bei *Siredon* sich entwickelt und wie er im fertigen Zustand bei *Siredon* und bei dem hier genauer geschilderten *Menobranchus* sich findet, als den primitivsten Befund der urodelen Amphibien.

Das hat seinen Grund in der Entwicklung dieser Muskeln bei *Siredon*. Wir finden nämlich hierbei ein Stadium, in welchem die ventrale Rumpfmuskulatur noch völlig mit dieser Muskelgruppe der Fische übereinstimmt. Ich habe früher schon ausgeführt, daß bei *Selachiern* nur ein einziger seitlicher Bauchmuskel besteht: es ist der *Obliquus internus* der sämtlichen höheren Wirbeltiere. Ventralwärts setzt sich dieser Muskel in einen primitiven *Rectus* fort. Bei *Teleostiern* bildet sich außerhalb dieses *Obliquus internus* als zweite Lage ein *Obliquus externus* aus mit gekreuztem Faserverlauf.

Er entspricht dem primären *Obliquus externus*, der später zum *Obliquus externus profundus* bei Urodelen wird. Diese beiden ersten schrägen seitlichen Bauchmuskeln gehen dorsal hervor aus der dorsalen Rumpfmuskelmasse (ventraler Myotomfortsatz) und setzen sich ventralwärts fort in den *Rectus trunci*, in dem sich beide vereinigen. Ihr schräger Faserverlauf nimmt ventralwärts allmählich gerade Richtung an.

Auch bei *Siredon* sehen wir, daß der *Obliquus internus* der erste ventrale Muskel des Embryo ist. Er entwickelt sich zuerst aus der medialen Lamelle des ventralen Myotomfortsatzes. Dann entsteht aus dem ventralen Ende des genannten Fortsatzes der primäre *Rectus* und dann erst bildet sich der lateral vom *Obliquus internus* gelegene primäre *Obliquus externus*, der sich sowohl von der ventralen Kante des ventralen Myotomfortsatzes dorsalwärts, als auch von der dorsalen Kuppe des Urwirbels ventralwärts entwickelt, nachdem die Zellen der lateralen Myotomlamelle sich zu Bindegewebszellen (*Coriumblatt*) aus ihrem epithelialen Verbände zerteilt haben (*Morphol. Jahrb.*, Bd. XVIII, p. 139).

Während in dem ersten Stadium der ventralen Rumpfmuskulatur bei *Siredon*, in welchem nur ein *Obliquus internus* mit ventral abschließendem *Rectus* besteht, der Zustand der Selachier zu erkennen ist, zeigt das zweite Stadium, in welchem *Obliquus internus*, *externus* und *Rectus* ausgebildet sind, ganz den bleibenden Zustand der Teleostier. Alle diese Muskeln sind, ihrer Entwicklung aus den Myotomen entsprechend, durchweg regelmäßig segmentiert. Diese erste Muskulatur der Urodelen habe ich als die primäre ventrale Rumpfmuskulatur bezeichnet. Bei *Siredon* geht aber nun die Entwicklung weiter, indem sich innerhalb des *Obliquus internus* der *Musculus transversus trunci* und außerhalb des primären *Obliquus externus* ein *Obliquus externus superficialis* entwickelt. Nachdem sich auch am *Rectus* Sonderungen vollzogen haben, durch welche ein oberflächlicher, später entstehender Teil von einem primären tiefen *Rectus* unterscheidbar wird, ist die Entwicklung der larvalen Muskulatur bei *Siredon* abgeschlossen. Die zuletzt geschilderten Muskeln stellen die sekundäre ventrale Rumpfmuskulatur dar. Sie bleibt bei *Siredon* stets schwächer ausgebildet als die primäre, ist aber ebenso wie diese durchweg segmentiert. Ich habe früher genau geschildert, daß die sekundären Muskeln sich aus dem Material der primären Muskeln entwickeln (*Morphol. Jahrb.*, Bd. 18, p. 120—147). Darauf ist hier nicht näher einzugehen. Auch die Veränderungen, welche die Muskeln während

und nach der Metamorphose durchmachen, sollen hier nicht näher betrachtet werden, da ja die drei hier untersuchten Formen als perennibranchiate und cryptobranchiate dauernd larvale Zustände der Muskeln behalten. Ich will nur darauf hinweisen, daß bei allen caducibranchiaten Formen der Urodelen die sekundären ventralen Rumpfmuskeln sich sehr kräftig ausbilden, während die primären eine Rückbildung in verschiedenem Maße erfahren. Aber auch bei dauerndem Wasserleben, wie es die Perenni- und Cryptobranchiaten zeigen, bleiben die ventralen Rumpfmuskeln nicht immer in dem bei Siredon geschilderten Zustande bestehen. Siredon selbst zeigt dies ja allerdings und Menobranchus stimmt mit ihm im wesentlichen überein. Bei anderen Formen aber finden wir Weiterbildungen, die nun zu beurteilen sind. Wir gehen vom primitiven Zustand des Menobranchus aus: Hier findet man deutlich die 4 Schichten der seitlichen ventralen Rumpfmuskeln und den Rectus als ventralen Abschluß. Auch zeigt sich auf dem Querschnittbild, daß die primären Muskeln, d. h. der Obliquus externus profundus und Obliquus internus mit dem Rectus profundus bedeutend mächtiger ausgebildet sind als die sekundären: Obliquus externus superficialis, Transversus und Rectus superficialis. Was endlich ganz besonders zu betonen ist: Alle ventralen Rumpfmuskeln sind bis auf eine Ausnahme, auf die ich sofort eingehen werde, durchweg segmentiert. Sie bestehen aus einzelnen metameren Segmenten, welche durch bindegewebige Myosepten voneinander getrennt sind. Dies ist unter allen Umständen ein primitiver Zustand. Darin stimmen diese Amphibien auch mit den Fischen (Selachiern und Teleostiern) überein. Es kommt hier noch hinzu, daß die Myosepten der verschiedenen Muskeln nicht voneinander getrennt sind, sondern einheitlich durch alle Muskeln durchgreifen. Die 4 seitlichen Bauchmuskeln sind dadurch in allen ihren Segmenten fest miteinander verbunden. Durch diesen Zusammenhang aller Muskeln an den Myosepten ist natürlich eine selbständige Aktion der einzelnen Muskeln in hohem Grade beschränkt. Dies Hindernis wird noch vergrößert durch die Tatsache, daß die bindegewebigen Myosepten auch mit dem Integument in direkter Verbindung stehen. Diese Verhältnisse bestehen bei Menobranchus ebenso wie bei Siredon. Ein einziger seitlicher Bauchmuskel ist nicht ganz segmentiert, das ist der Transversus. Er zeigt die Myosepten, welche dorsal am Ursprung des Muskels beginnen, nicht bis zum ventralen Ende des Muskels herab verlaufend. Die Myosepten erstrecken sich nur durch die oberen zwei Drittel des Muskels, dann hören

sie auf und das ventrale Drittel des Muskels ist eine einheitliche Platte. Das hat zur Folge, daß der ventrale Teil des Muskels frei ist von den übrigen Bauchmuskeln, während der dorsale Teil mit ihnen durch die Myosepten fest verbunden ist. Der ventrale Teil ist also selbständig und frei in seiner Aktion. Ich betone, daß beim *Transversus* der Schwund der Myosepten ventral beginnt.

Betrachten wir nunmehr *Menopoma*, so finden wir in mehrfacher Beziehung bedeutsame Abweichungen von den primitiven Zuständen. Zunächst bestehen nicht 4, sondern 3 seitliche Bauchmuskeln, da nur ein einziger *Obliquus externus* nachzuweisen ist. Aus den speziellen Verhältnissen dieses Muskels ergibt sich aber, daß in ihm sowohl der *Obliquus externus superficialis*, als auch der *profundus* der anderen Urodelen enthalten ist. Das zeigt sowohl der dorsale Ursprung seiner Zacken als auch deren ventrale Insertion, ferner auch die Mächtigkeit der Dicke des Muskels. Die oberflächlichsten Fasern des Muskels übergreifen dorsalwärts die Seitenlinie, wie es die Fasern des *Obliquus externus superficialis* anderer Urodelen auch tun, während die Fasern des *Obliquus externus profundus* dies niemals tun. Diese Lage beginnt genau unter dem Septum der Seitenlinie, das die ventrale von der dorsalen Rumpfmuskulatur trennt. Bei *Menopoma* zeigen nun die oberflächlichen Fasern in ganz dünner Schicht jenes Verhalten, während die tiefere Hauptmasse der Fasern den letzteren Befund darstellt. Der Ursprung der Zacken ergibt also für den *Obliquus externus* hier, daß eine zarte oberflächliche Lage dem *Obliquus externus superficialis*, die Hauptmasse der tieferen Fasern aber dem *Obliquus externus profundus* der anderen Urodelen entspricht. Die Insertion am ventralen Ende der einzelnen Zacken zeigt ein ähnliches Verhalten. Indem die oberflächlichen Fasern in dünner Schicht den lateralen Rand des oberflächlichen *Rectus ventralwärts* ein wenig überlagern, zeigen sie das Verhalten des *Obliquus externus superficialis*, dagegen entspricht die Hauptmasse der tieferen Fasern dem *Obliquus externus profundus* der anderen Urodelen, da sie ventralwärts kontinuierlich in die Fasermasse des *Rectus profundus* übergehen.

Wir können also mit Recht sagen: der einzige *Obliquus externus trunci* bei *Menopoma* enthält die beiden *Obliqui externi* der übrigen Urodelen und ich füge hinzu, daß *Cryptobranchus japonicus*, *Sieboldia maxima* mit *Menopoma* übereinstimmt. Es fragt sich nun weiter, wie der Befund zu beurteilen ist. Ich glaube,

man kann jetzt ein klareres Urteil darüber gewinnen als früher. Es handelt sich zunächst darum, zu entscheiden, ob der Befund des einheitlichen *Obliquus externus* ein primitiver ist in dem Sinne, daß eine Abspaltung des oberflächlichen *Obliquus externus* unterblieben ist. Der Ansicht bin ich nicht, und zwar deshalb nicht, weil der Muskel in anderer Hinsicht durchaus kein primitives Verhalten zeigt: die dorsale Hälfte des Muskels hat die Myosepten verloren und ist zu einer einheitlichen unsegmentierten Muskelplatte geworden. Von *Sieboldia maxima* habe ich in Textfig. 1 gezeigt, wie der Schwund der Myosepten noch ungleichmäßig sein kann und sicher dorsal beginnt und ventralwärts fortschreitet. Soweit der Muskel nicht mehr segmentiert ist, hat er sich nach außen vom Integument frei gemacht. Hier besteht die charakteristische, seitlich vorspringende Hautfalte. Ihre Prominenz ist mit bedingt durch eine reichliche Ausbildung von Gallertgewebe unter dem straffen Corium. Dieses Gewebe erstreckt sich bis zur Oberfläche des Muskels. Aber nicht nur gegen die Haut nach außen, sondern auch nach innen, gegen den folgenden Muskel, den *Obliquus internus*, hat sich der *Obliquus externus*, soweit er einheitlich geworden, d. h. die Myosepten verloren hat, frei gemacht. Dadurch erhält er in seiner dorsalen Hälfte eine viel freiere Beweglichkeit. Die ventrale Hälfte des Muskels ist dagegen segmentiert und die Myosepten gehen ventralwärts in diejenigen des *Rectus* über, in der Tiefe stehen sie mit den Myosepten der tieferen Bauchmuskeln in fester Verbindung. *Obliquus internus*, *Transversus* und *Rectus* sind durchweg gleichmäßig segmentiert und sie bilden, durch die einheitlichen Myosepten zusammengehalten, auch einen gemeinsamen Muskelapparat der ventralen Rumpfwandung.

Der *Obliquus externus* ist durch das hier besprochene Verhalten ein Doppelmuskel. Ich fasse ihn so entstanden auf, daß in Embryonalstadien 2 *Obliqui externi* bestanden haben, der oberflächliche, eine dünne Schicht bildend, hat sich mit dem tiefen infolge gleichen Faserverlaufs wieder vereinigt, so daß die einheitliche Muskellage kein primärer Zustand ist. Diese Auffassung ist allerdings noch durch entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zu beweisen. Ich folgere sie nur aus den geschilderten Befunden beim erwachsenen Tier, die anders nicht verständlich sind. *Proteus* mag hierfür ein vermittelndes Stadium darstellen. Hier bestehen 2 *Obliqui externi*. An Ursprung und Insertion ist der oberflächliche Muskel leicht abgrenzbar und abhebbar. Aber

in den mittleren Teilen sind oberflächlicher und tiefer *Obliquus externus* durch den gleichen Faserverlauf so verbunden, daß die früheren Untersucher alle bei *Proteus* nur einen einzigen *Obliquus internus* geschildert haben. Es besteht übrigens ein ähnliches Verhalten an den tiefen Bauchmuskeln von *Salamandra maculata*. Dort findet man an Stelle des *Obliquus internus* und *Transversus*, die bei den Larven in ebenso gesondertem Zustande wie bei *Siredon* nachweisbar sind, nach der Metamorphose nur einen einzigen Muskel, durch die Verschmelzung der beiden Larvenmuskeln entstanden. Ich habe dies früher ausführlich geschildert (*Morphol. Jahrb.*, Bd. 18, p. 108—111).

Amphiuma ist nach meiner Auffassung die am weitesten umgebildete Form hinsichtlich des metameren Aufbaues der Muskeln. Es sind hier die 4 Schichten in der seitlichen Bauchwand zwar erhalten, aber sowohl der *Obliquus externus superficialis* als auch der *Transversus trunci* sind ohne jedes Myoseptum, stellen durchaus einheitliche unsegmentierte Muskelplatten dar. Das findet sich bei keiner anderen untersuchten Urodelenform. Unter *Caducibranchiaten* zeigt nur *Triton taeniatus* nach der Metamorphose einen unsegmentierten *Obliquus externus superficialis*, aber der *Transversus* ist in seinen mittleren Teilen segmentiert. Nach dem Verhalten der seitlichen Bauchmuskeln kann *Amphiuma* nicht als eine primitive Form der Urodelen aufgefaßt werden. Oben habe ich schon darauf hingewiesen, daß auch das Verhalten des *Pectoralis* dafür spricht, daß die Extremitäten dieser Form einst eine stärkere Ausbildung gezeigt haben müssen.

Wenn wir von dem primitiven Zustande der Urodelen, wie er oben geschildert wurde, ausgehen, so findet man Weiterbildung bei bestimmten Formen nach zwei Richtungen: erstens eine Verminderung der 4 Schichten, so daß nur 3 nachweisbar sind, und zweitens eine Aufgabe des metameren Aufbaues der Muskeln unter Schwund der bindegewebigen Myosepten. Die Muskeln werden dann zu einheitlichen Platten, deren Aufbau aus Segmenten noch durch die Zackenursprünge und die metamere Innervation erkennbar ist. Der Schwund der Myosepten ist für die Selbständigkeit der Aktion eines Muskels von größter Bedeutung, weil dadurch der Muskel mechanisch frei wird von den benachbarten Muskelschichten.

Bei *Menopoma* wie bei *Cryptobranchus japonius* (*Sieboldia maxima*) kommt die Reduktion der 4 Schichten auf 3 zustande durch Ausbildung eines einzigen *Obliquus externus*, der nach

seinem ganzen Verhalten die Elemente der beiden *Obliqui externi* anderer Urodelen enthält. Bei *Salamandra maculata* verbinden sich dagegen der *Obliquus internus* und *transversus* zu einem einzigen Muskel und dadurch bleiben nur 3 seitliche Bauchmuskeln erhalten: der *Obliquus externus* ist hier in 2 Schichten, als *superficialis* und *profundus*, vorhanden.

Die zweite Form der Weiterbildung der seitlichen Bauchmuskeln, die Aufgabe der äußeren Segmentierung unter Schwund der Myosepten ist schon vorbereitet bei einigen bis jetzt besprochenen Formen. Bei *Menopoma* (*Cryptobranchus*, *Sieboldia*) ist am *Obliquus externus* ein Beginn des Myoseptenschwundes nachweisbar, und zwar dorsal vom Ursprung aus ein Drittel oder die Hälfte ventralwärts herab (Textfig. 1). Bei diesen Formen sind alle übrigen seitlichen Bauchmuskeln, auch der *Transversus*, ganz durchweg segmentiert.

Bei anderen Formen, z. B. *Menobranchus*, *Siredon* findet man einen Schwund der Myosepten am *Transversus*. Auch da ist dieser Schwund auf einen Teil des Muskels beschränkt, aber er beginnt ventral an der Insertion und streckt sich dorsalwärts, so daß das ventrale Drittel oder die ventrale Hälfte des Muskels einheitlich wird. Auch hierbei sind alle übrigen seitlichen Bauchmuskeln durchweg segmentiert.

Bei Siren ist nach meinen früheren Untersuchungen (*Morphol. Jahrb.*, Bd. XVIII, Taf. 5, Fig. 8) eine andere Form des *Transversus* nachweisbar: hier greifen die dorsalen Fasern des Metamers in das nächst hintere Segment über, während die ventralen Fasern in das nächst vordere Segment sich erstrecken; nur ein mittlerer Teil des Muskels ist ganz segmentiert. Ähnlich verhält es sich bei Triton. Nur bei *Amphiuma* besteht ein völliger Schwund der Myosepten im *Transversus*, so daß er eine einheitliche Muskelplatte darstellt. Dies ist also die am meisten weitergebildete Form, vom Zustand des jungen *Siredon* sowie der Triton- und Salamanderlarven aus beurteilt.

Betrachten wir das System des *Rectus*, so ist bei allen Urodelen ein primärer *Rectus* vorhanden, welcher aus der ventralen Vereinigung des *Obliquus externus profundus* und *Obliquus internus* besteht. Die Fasern dieser beiden Muskeln nehmen ventralwärts allmählich einen geraden Verlauf an und verbinden sich zum einheitlichen *Rectus*. Daß dies entwicklungsgeschichtlich begründet ist, wurde von *Siredon* früher eingehend geschildert (*Morphol. Jahrb.*, Bd. XVIII, p. 120—147). Bei Triton- und Sala-

manderlarven zeigt sich das gleiche. Von diesem primären Rectus aus bildet sich bei Siredon und den Caducibranchiaten stets ein sekundärer Rectus aus, welcher nicht nur medialwärts vom primären Rectus als schmaler Streifen bis zur ventralen Mittellinie sich erstreckt, sondern auch weiter lateral über dem primären Rectus eine oberflächliche Schicht bildet, über deren lateralen Rand die Fasern des Obliquus externus superficialis ein wenig ventralwärts übergreifen. Auch bei den meisten Perennibranchiaten läßt sich diese Sonderung des Rectus nachweisen. Immer kann man kopfwärts die verschiedenen Anschlüsse des primären und sekundären Rectus unterscheiden. Der primäre Rectus verhält sich als Rectus profundus und erreicht in kontinuierlicher Fortsetzung des Obliquus externus profundus und internus das Zungenbein, während der sekundäre Rectus als Rectus superficialis in seinen medialen Fasern an der Sternalplatte sein vorderes Ende findet und seine lateralen Fasern in den Musculus pectoralis kontinuierlich übergehen läßt. Bei Amphiuma ist, wie bei Proteus, eine Sonderung der Rectusmasse in eine oberflächliche und tiefe Schicht nicht möglich, daß aber in dem außerordentlich breiten und sehr kräftigen Rectus hier das Material der beiden Recti der übrigen Urodelen enthalten ist, ergibt sich aus seinem Verhalten nach vorn, dem Kopf zu.

Auch bei Amphiuma stehen die oberflächlichen Fasern des Rectus in dessen lateralem Teil in beträchtlicher Breite nach vorn mit der Pars abdominalis des Pectoralis derart in Verbindung, daß der Pectoralis eine kontinuierliche Fortsetzung des oberflächlichen Rectus zu sein scheint.

Die Bedeutung der verschiedenen Ausbildung der ventralen Rumpfmuskeln bei den geschilderten Formen.

Die ungleiche Ausbildung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den Urodelen ist wohl durch sehr mannigfaltige Gründe veranlaßt. Unter anderen spielt hierbei jedenfalls die verschiedene Art der Lokomotion der Tiere eine wichtige Rolle. Diese ist wieder bedingt zum Teil durch die Lebensweise im Wasser oder auf dem Lande, zum Teil aber auch durch die gesamte Körperform der Tiere. Als einen weiteren Faktor betrachte ich die verschiedene Art der Fortpflanzung. Die ventrale Muskulatur wird bei Formen, welche nach kurzer oder längerer Tragzeit lebendige

Junge zur Welt bringen, in ganz anderem Maße in Anspruch genommen, als bei eierlegenden Arten. Endlich ist auf die Verschiedenheit im histologischen Bau der Muskelemente zu achten, die für die Art der Lokomotion von Bedeutung ist.

Der Einfluß des Uebergangs vom Wasser- zum Luftleben ist früher schon von mir genauer dargestellt worden. Die primäre Muskulatur zeigt bei den Larven der Caducibranchiaten und bei den Perennibranchiaten eine stärkere Entfaltung, während die sekundäre Muskelgruppe sehr zart bleibt. Nach der Metamorphose bildet sich die sekundäre Muskelgruppe sehr stark aus, während die primären Muskeln eine Reduktion in verschiedenem Maße erfahren. Die besondere Ausbildung, welche der Rectus profundus bei Salamandra erfährt, ist meines Erachtens als eine Anpassung an die Embryonalentwicklung in utero zu betrachten. Er findet sich in gleicher Weise bei Salamandra maculata und atra. Die mächtigen Uterusschläuche bedürfen, wenn sie mit den Embryonen erfüllt sind, eines Tragemuskels. Diese Aufgabe erfüllt der selbständig gewordene riemenartige Rectus profundus. Dieser Muskel ist auch in anderer Beziehung von Interesse: er bietet das einzige Beispiel, daß ein durchweg metamerer Muskel (er ist von regelmäßig sich folgenden Myosepten durchsetzt) sich ganz frei gemacht hat von der Verbindung mit den Myosepten der übrigen ventralen Rumpfmuskeln und dadurch auch eine selbständige Beweglichkeit erworben hat. Wo dies sonst vorkommt, ist es stets, wie wir gleich zu betrachten haben, verknüpft mit dem Schwund der Myosepten in einem Muskel.

In anderer Weise macht sich eine Anpassung der Muskeln bei Perennibranchiaten geltend. Bei diesen dauernd im Wasser lebenden Formen sind ungleiche Ausbildungen wohl durch die Verschiedenheit der gesamten Körperform der Tiere bedingt. Je gedrungenere die Tiere gebaut sind, um so ähnlicher ist der Dauerzustand dem primitiven Verhalten. Dies zeigt außer Siredon besonders Menobranchus. Hier ist nur eine schwerfällige langsame Bewegung möglich, wie sie vom Axolotl bekannt ist. Alle Muskeln sind durch die Myosepten zusammengehalten, keiner von ihnen hat selbständige Aktionsmöglichkeit. Hervorheben möchte ich hier die beginnende Selbständigkeit des Transversus, von seinem ventralen Ende anfangend. Diese Umbildung, auf einem Schwund der Myosepten beruhend, der dem ventralen Teil des Muskels gestattet, sich selbständig zu kontrahieren, hat offenbar keinen Einfluß auf die Lokomotion. Die Bewegungen dieses Muskels sind so, wie er

bei Siredon und Menobranchus besteht, offenbar nur von Bedeutung für die Eingeweide der Leibeshöhle.

Anders verhält es sich bei dem *Obliquus externus superficialis*, dessen dorsale Portionen bei *Menopoma* (*Cryptobranchus*, *Sieboldia*) die Myosepten verlieren und dadurch sich frei machen von den übrigen seitlichen Rumpfmuskeln. Bei allen Perennibranchiaten bleiben die sekundären Muskeln viel mächtiger als die primären. Die primären behalten ihren metameren Aufbau stets bei. Das Freiwerden des *Obliquus externus* von oben her unter Schwund der Myosepten kommt nicht nur diesem, sondern auch dem darunter liegenden *Obliquus internus* zugute. Die seitlichen schlängelnden Bewegungen dieser etwas mehr gestreckten Formen werden dadurch viel energischer und flinker. Und was hier begonnen ist, wird bei den ganz langgestreckten schlangenförmigen Arten, wie bei *Amphiuma*, noch weiter ausgebildet. Hier ist der ganze *Obliquus externus superficialis* frei von Myosepten und frei von der Verbindung mit den unterliegenden Muskeln, aber auch der *Transversus* hat sich hier ganz frei gemacht.

Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus die Verhältnisse von *Amphiuma*, so wird das Verhalten der Muskulatur verständlich. Bei den langgestreckten Formen ist es aber auch verständlich, daß die Extremitäten eine Verkümmerng erfahren, da sie für die Bewegungen des schlangenartigen Körpers auch als Steuerorgane wohl keine Bedeutung mehr haben können. Wir haben eine Parallele hierzu in der Gruppe der Reptilien, wo wir unter den Sauriern bei den Gattungen *Seps* und *Anguis* den allmählichen bis gänzlichen Schwund der Extremitäten vor uns sehen. Kein Mensch wird hier die Vorstellung gewinnen, als bildeten sich primitive Extremitäten bei *Seps* aus.

Für das Verhalten der Muskeln in ihrem unsegmentierten Verhalten bei *Amphiuma* als Anpassung an die schlangenartige Ausbildung des Körpers haben wir auch eine Parallele in dem Befund dieser Muskeln bei *Bdellostoma*. Auch hier besteht, wie zuerst JOHANNES MÜLLER geschildert und abgebildet hat, ein unsegmentierter *Obliquus externus*, fast genau wie bei *Amphiuma*. Auch bei *Bdellostoma* ist dieser Zustand sicher kein primitiver. Die Rumpfmuskulatur muß, da sie aus den Myomeren hervorgeht, in ihrer Anlage segmentiert sein. Bei den Petromyzonten bleibt sie es ja auch in ihrer Gesamtheit. Es liegt mir selbstverständlich fern, diese Befunde in einen phylogenetischen Zusammenhang bringen zu wollen, aber wir sehen,

wie die Natur unter gleichen Bedingungen auch dieselben Wege der Anpassung geht. Ich bedaure, daß die ontogenetische Entwicklung der eigentümlichen Rumpfmuskulatur von *Bdellostoma* noch nicht bekannt geworden ist.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich noch einmal darauf hinweisen, daß bezüglich der Genese der Bauchmuskeln sehr verschiedene Auffassungen bestanden, die aber nicht auf der Beobachtung der ontogenetischen Vorgänge beruhten, sondern Deutungen aus den fertigen Zuständen waren. Wenn es auch wahrscheinlich erscheint, daß die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei allen Wirbeltieren in ihren Grundzügen gleichartig verläuft, so kann diese Auffassung doch erst als bewiesen gelten, wenn die ontogenetischen Vorgänge von *Bdellostoma* bekannt geworden sind. Bei Amphibien und Reptilien ist es mir gelungen, die einheitliche Entwicklung der gesamten Rumpfmuskulatur aus den Myomeren durch Differenzierung der ventralen Myotomfortsätze nachzuweisen.

Diese Tatsachen stehen in Widerspruch mit der Auffassung eines Teiles der ventralen Muskeln als visceraler Muskeln. Unter letztere Auffassung fiel besonders der *Transversus*. Es würde dann anzunehmen sein, daß nicht nur die Myotome, sondern auch die Parietalplatten des Mesoderms imstande sind, Rumpfmuskeln auszubilden. Die aus den Parietalplatten hervorgehenden Muskeln müssen dann von vornherein unsegmentiert sein, entsprechend der unsegmentierten Beschaffenheit des Hautfaserblattes der Parietalplatten. Es würde auch möglich sein, daß die ganze sekundäre Bauchmuskelgruppe aus den Parietalplatten hervorgeht, wenn man sich vorstellt, daß die ventralen Myotomfortsätze in das von dem Hautfaserblatt ausgebildete Zellenmaterial hineinwachsen. Wenn dann unter Arbeitsteilung dieser Zellen ein Teil zu Bindegewebe, ein anderer Teil zu quergestreiften Muskelfasern wird, so können diese zum Teil außerhalb, zum Teil innerhalb und zum Teil ventral von dem ventralen Myotomfortsatze liegen. Die innerhalb liegenden bilden den *Transversus*, die außerhalb liegenden den *Obliquus externus superficialis* und die ventral angeordneten den *Rectus superficialis*. Das ist aber genau die sekundäre Muskelgruppe der Urodelen. Daß dies bei Amphibien, und zwar bei Urodelen sowohl als bei Anuren und ferner bei *Lacerta* unter den Reptilien nicht der Fall ist, wurde von mir nachgewiesen. Bei Amphibien spielt sich die Entwicklung in zwei Etappen ab. Zuerst bilden sich die primären Muskeln embryonal. Später bei der jungen Larve kommen die sekundären Muskeln zur Ausbildung. Bei *Lacerta* differenziert

sich die gesamte, so sehr reich geschichtete ventrale Rumpfmuskulatur embryonal aus der stets einheitlichen Zellenmasse der ventralen Myotomfortsätze.

Bei allen diesen Formen läßt sich das auch erschließen aus dem stets segmentierten Verhalten der Bauchmuskeln, das nur in bestimmten Fällen eine Aenderung erfährt, die aber stets aus dem segmentierten Zustand ableitbar ist.

Für *Bdellostoma* steht die Frage noch offen. Es ist nicht unmöglich, daß hier vielleicht noch tatsächlich der oberflächliche *Obliquus externus* aus Material der Parietalplatten hervorgeht. Ich halte es allerdings nicht für wahrscheinlich. Für *Amphiuma* bin ich aber der Ueberzeugung, daß *Obliquus externus superficialis* und *Transversus* ebenso wie bei *Siredon* und *Triton* aus dem Material der ventralen Myotomfortsätze hervorgehen. Denn diese Form gehört zu den *Cryptobranchiaten*, und wir sehen, daß unter den Urodelen neben Arten mit ganz segmentierten Muskeln auch solche vorkommen, bei welchen die Myosepten zu schwinden beginnen. Hierdurch ist der Weg bis zum völligen Schwund der Myosepten in einzelnen Muskeln gezeigt. Die oben vorgetragene Auffassung, daß wir in der verschiedenen Ausbildung Anpassungen an die Lebensweise und die Gesamtkörperform der Tiere zu erblicken haben, macht die Mannigfaltigkeit der speziellen Ausbildung der ventralen Rumpfmuskeln vollkommen verständlich.

Es war meine Absicht, an der Hand der Befunde von 3 verschiedenen Urodelen (*Perennibranchiaten* und *Cryptobranchiaten*) und unter Hinzuziehung früherer Forschungen zu zeigen, daß im Aufbau der ventralen Rumpfmuskulatur bei Urodelen zwar ein einheitlicher Plan deutlich nachweisbar ist, in der Verschiedenheit der speziellen Gestaltung aber wohl mit Recht Anpassungen zu erblicken sind, Anpassungen an die Lebensweise, die Körperform und die Art der Fortpflanzung.

Es gibt noch ein Moment, das von großer Bedeutung sein kann, das ist die histologische Ausbildung der Muskelemente.

Die schwerfälligsten Elemente sind die Muskelbänder. Wird jedes Band in eine große Zahl von runden Fasern zerteilt, so ist dies anatomisch wie physiologisch ein großer Fortschritt. Auch nach Ausbildung der Fasern walten große Verschiedenheiten in der Dicke der Fasern. Es ist ein wichtiger Unterschied, ob ein Muskelband als solches besteht, als anatomische und physiologische Einheit, oder ob der gleiche Raum von 100 selbständigen Fasern oder von 1000 solchen eingenommen wird. Der letzte Zustand

wird als der höchststehende aufzufassen sein. Man braucht nur Petromyzon, einen Knochenfisch und einen Selachier zu vergleichen in ihrer verschiedenen Art der Fortbewegung im Wasser.

Ich habe bei Amphibien auch auf diese Verhältnisse geachtet. Man findet hier bekanntlich allenthalben Muskelfasern, keine Bänder mehr, wenn auch bei einigen Formen, besonders in der Jugend, in der Anordnung der Fasern die Bandbezirke noch abgrenzbar sind. Im allgemeinen besitzen ja die Amphibien, die sich träge bewegen, Muskelfasern von relativ beträchtlichem Dickendurchmesser. Doch habe ich eine Verschiedenheit insofern gefunden, als besonders bei jüngeren Tieren die Fasern der Muskeln der sekundären Gruppe viel feiner sind als die sehr derben Fasern der Muskeln der primären Gruppe. Danach würden die sekundären Muskeln leistungsfähiger sein als die primären. Dabei ist nicht die Energie größer, wohl aber die Nuancierung der Bewegung.

Die Beobachtungen über das spezielle Verhalten der Nerven der ventralen Rumpfmuskeln in den einzelnen Segmenten und im Ganzen sind bis jetzt nur unvollständig, sie sind später weiter auszuführen.

Figurenerklärung.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>o.e</i> Musculus obliquus externus trunci	<i>sv</i> Musc. subvertebralis
<i>o.e.s</i> Musc. obliquus externus superficialis trunci	<i>sv.m</i> Musc. subvertebralis medialis
<i>o.e.p</i> Musc. obliquus externus profundus trunci	<i>sv.l</i> Musc. subvertebralis lateralis
<i>o.i</i> Musc. obliquus internus trunci	<i>p.m</i> Musc. pectoralis major
<i>Tr.</i> Musc. transversus trunci	<i>d</i> dorsale Rumpfmuskulatur
<i>R</i> Musc. rectus trunci	<i>i</i> Becken
<i>R.s.</i> Musc. rectus superficialis trunci	<i>a</i> Stumpf der vorderen Extremität
<i>R.p.</i> Musc. rectus profundus trunci	<i>p</i> Stumpf der hinteren Extremität
	<i>pc</i> Pericardium.

Tafel 1—3.

Fig. 1—6. Menobranthus lateralis (Necturus) $\frac{1}{1}$.

Fig. 1. Seitenansicht der oberflächlichsten Rumpfmuskelschicht nach Abtragung der Haut. 1 erstes, 17 letztes Segment des Musc. obliquus externus superficialis. Man erkennt, wie dieser Muskel durchgehend segmentiert, dorsal mit seinem Ursprung die Seitenlinie (*ll*) dorsalwärts überlagert und ventral mit seiner Insertion den lateralen Rand des Rectus superficialis (*R.s*) ventralwärts überlagert.

Fig. 2. Seitenansicht der zweiten Lage der ventralen Rumpfmuskulatur, wie sie nach Abtragung des Obliquus externus superficialis sichtbar wird: Obliquus externus profundus (*o.e.p*). Dieser geht ventralwärts kontinuierlich in den Musc. rectus profundus über. Die Punktlinien geben die Grenzen des abgetragenen Rectus superficialis wieder, der kopfwärts in den Pectoralis major sich

fortsetzt. Bei * ein schmaler Streifen gerade verlaufender Muskelfasern, die gerade unter der Seitenlinie dem *Obl. ext. prof.* aufgelagert sind (*Musc. rectus lateralis*). 1 erstes, 21 letztes Segment des *Obliquus ext. profundus*.

Fig. 3. Seitenansicht der dritten Schicht der seitlichen ventralen Rumpfmuskeln, *Musc. obliquus internus (o.i)*. 1 dessen erstes, 21 dessen letztes Segment. Der Muskel geht wie der vorige ventralwärts kontinuierlich in den *Musc. rectus profundus (R.p)* über.

Fig. 4. Seitenansicht der vierten Schicht der ventralen Rumpfmuskeln, *Musc. transversus trunci (Tr)*; nach Abtragung des *Obliquus internus* und *Rectus profundus*. *pc* Pericardium, *R.p* Insertion des *Rectus profundus*. Am Querschnitt bei * erkennt man, daß er aus zwei Muskelschichten zusammengesetzt ist, dem *Obliquus externus profundus* und *Obl. internus*. 1 erstes, 18 letztes Segment des *Musculus transversus trunci*.

Fig. 5, Taf. 3. Ventralansicht des Tieres zur Demonstration des Systems des *Musculus rectus trunci* und dessen Beziehungen zu den seitlichen Rumpfmuskeln. An der rechten Körperhälfte (linke Seite der Figur) ist nur die Haut abgetrennt: *Obliquus externus superficialis* und *Rectus superficialis* mit Uebergang in *Pectoralis major* dargestellt. An der linken Körperhälfte (rechte Seite der Figur) ist nach Abtragung der vorderen Extremität und ihres Gürtels, sowie des *Rectus superficialis*, von dem bei *R.s.* nur einige Segmente erhalten sind, der *Rectus profundus* dargestellt. Daß derselbe aus dem *Obliquus externus ventralwärts* sich fortsetzt, ist erkennbar. Bei *R.p.i* und *o.i*, wo der *Obl. externus prof.* mit seiner *Rectusportion* abgetragen ist, erkennt man den *Obliquus internus* und sieht, daß auch dieser ventral in den *Rectus profundus* sich fortsetzt.

Fig. 6, Taf. 2. Körperquerschnitt im Bereich eines mittleren Rumpfsegments, zur Demonstration der Verhältnisse der Schichtenbildung der ventralen Rumpfmuskeln. Bei * ein Streifen gerader Muskelfasern, welcher dem *Obl. ext. prof.* unter der Seitenlinie aufgelagert ist, *Rectus lateralis*. Die seitlichen 4 Schichten sind erkennbar. Der *Rectus superficialis* ist nur in seinem lateralen Teil ein selbständiger Muskel, medial steht er mit dem *Rectus profundus* in kontinuierlichem Zusammenhang.

Fig. 7—12. *Menopoma alleghaniensis* $\frac{1}{2}$.

Fig. 7. Seitenansicht zur Demonstration der oberflächlichsten Lage der Rumpfmuskulatur nach Abtragung der Haut. 1 erstes, 17 letztes Segment des *Musc. obliquus externus trunci (o.e)*. Myosepten erst vom 4. Segment an, und nur in der ventralen Hälfte des Muskels ausgebildet. *R* *Musc. rectus*, bei * greifen die Ursprungsfasern des *Obl. ext. dorsalwärts* über die Seitenlinie empor.

Fig. 8. Seitenansicht nach Abtragung des *Obl. ext. trunci* zur Demonstration der zweiten Schicht der ventralen Rumpfmuskulatur. 1 erstes, 21 letztes Segment des *Obliquus internus trunci (o.i)*. Der

Muskel ist regelmäßig segmentiert. Er geht ventralwärts in den *Musc. rectus* kontinuierlich über.

Fig. 9. Seitenansicht des Rumpfes nach Abtragung des *Musc. obliquus internus* und *Rectus*, zur Demonstration des *Musc. transversus trunci* (*Tr*). 1 erstes, 17 letztes Segment dieses Muskels. Der Muskel ist ganz segmentiert.

Fig. 10, Taf. 3. Ventralansicht zur Demonstration des *Musc. rectus trunci*. Auf der rechten Seite der Figur ist die oberflächliche Schicht mit dem Uebergang in den *Pectoralis major* dargestellt. Auch der Uebergang des *Musc. obl. ext. trunci* in den lateralen Rand des *Rectus* (hintere Segmente), sowie die geringe Ueberlagerung des lateralen *Rectus*randes durch die oberflächlichsten Fasern des *Obl. ext.* (vordere Segmente) ist zu erkennen. Auf der linken Seite der Figur ist der *Obliquus externus* mit dessen *Rectus*-partien abgetragen; der *Musc. obl. internus* mit dessen *Rectus*-anteil sowie die Insertion des *Rectus* am Kiemenbogenapparat ist dargestellt. Bei *Tr* ist *Obl. int.* und *Rectus* an 3 Segmenten entfernt und der *Transversus* freigelegt.

Fig. 11. 5 mittlere Rumpfsegmente der linken Körperhälfte ausgebreitet; in der Ansicht von innen. An den 3 oberen Segmenten *a*, *b* und *c* ist das Peritoneum weggenommen. Man erkennt die beiden Portionen des *Musc. subvertebralis* (*sv.m* und *sv.l*), sowie den *Musc. transversus*, der mit seinem ventralen Ende den *Rectus* (*R*), bei *a*, *b* und *c*, etwas überlagert. Am 4. Segment (*d*) ist der *Transversus* und der laterale Teil des *Subvertebralis* abgetragen zur Demonstration des *Musc. obliquus internus*, der ventralwärts, auf der Figur nach rechts hin, in den *Rectus* kontinuierlich übergeht. Am 5. Segment (*e*) ist auch der *Obliquus internus* von innen her abgetragen und man erkennt den *Musc. obliquus externus*, der ebenfalls nach der ventralen Mittellinie zu kontinuierlich in den *Rectus* übergeht. *do* dorsale, *v* ventrale Mittellinie.

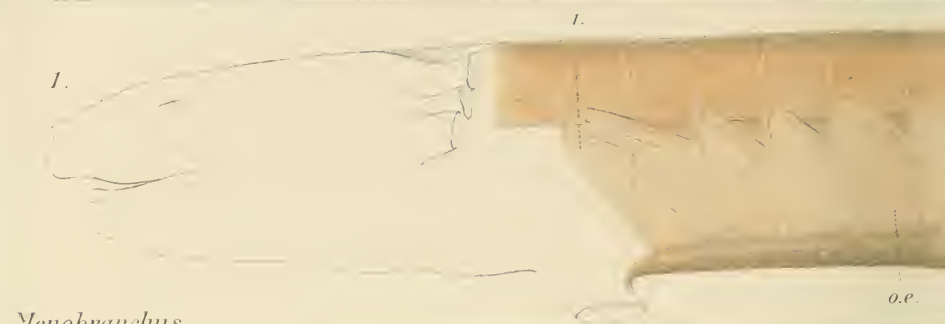
Fig. 12. Körperquerschnitt durch ein Segment in der Mitte des Rumpfes zur Demonstration der Schichten der ventralen Rumpfmuskeln. Bei * erkennt man, wie die oberflächlichen Fasern des *Musc. obliquus externus* dorsalwärts die Seitenlinie etwas überragen, bei ** sieht man, wie am ventralen Ende dieses Muskels die oberflächlichen Fasern auch den lateralen Rand des *Rectus* ein wenig ventralwärts überlagern. Es bestehen nur 3 Schichten der ventralen Rumpfmuskeln. Der *Rectus* ist die ventrale Fortsetzung des *Obliquus externus* und *internus*, die sich in diesem Muskel vereinigen. Der *Musc. subvertebralis* läßt 2 Portionen unterscheiden.

Fig. 13 u. 14. *Amphiuma didactylus*.

Fig. 13, Taf. 3. Seitenansicht nach Wegnahme der Haut, zur Demonstration der 4 Schichten der seitlichen ventralen Rumpfmuskulatur. Bei *o.e.p* ist der oberflächliche *Obl. externus* an 2 Segmenten abgetragen, man erkennt den *Obl. ext. prof.* Bei

o.i ist der Obl. ext. profundus außerdem weggenommen zur Darstellung des Obl. int. an 2 Segmenten, und bei *Tr* ist auch der Obl. int. abgetragen, um an 2 Segmenten den Transversus zu zeigen. Zwischen *o.i* und *Tr* sind 28 Körpersegmente weggelassen, sie zeigen genau die gleiche Schichtung der Bauchmuskulatur wie die übrigen Segmente.

Fig. 14, Taf. 2. Körperquerschnitt eines mittleren Rumpsegmentes zur Demonstration der ventralen Rumpfmuskelschichten. Bezeichnungen siehe oben.



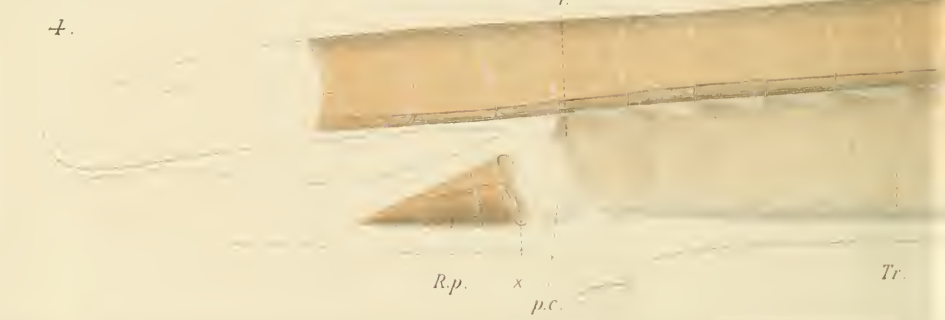
Menobranchus



Menobranchus



Menobranchus



R.p. x p.c. Tr.

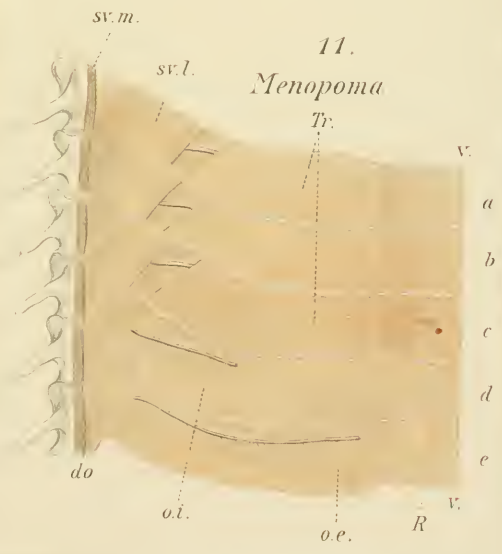
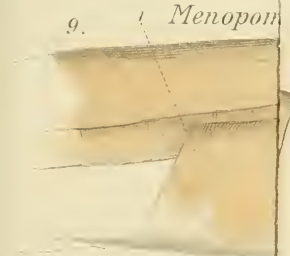
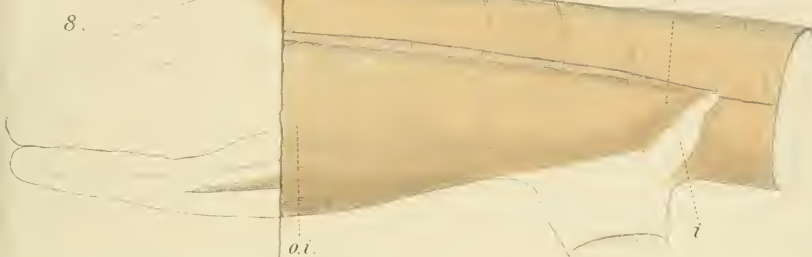
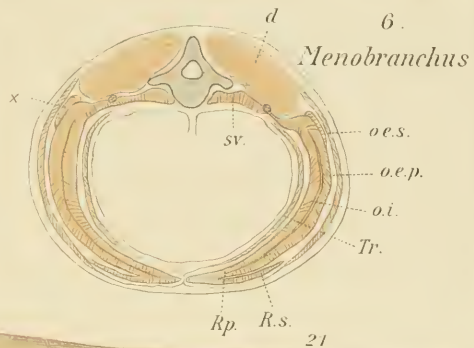
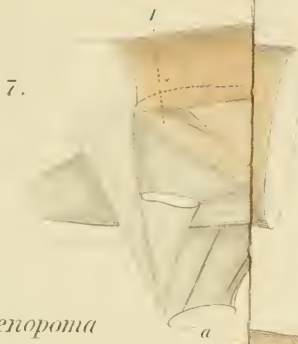




F. Maurer sc.

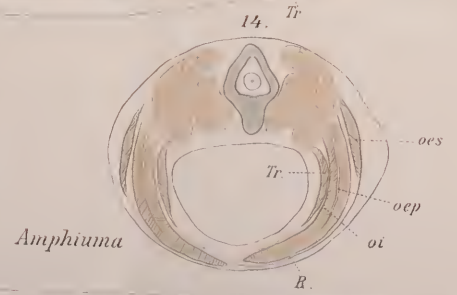
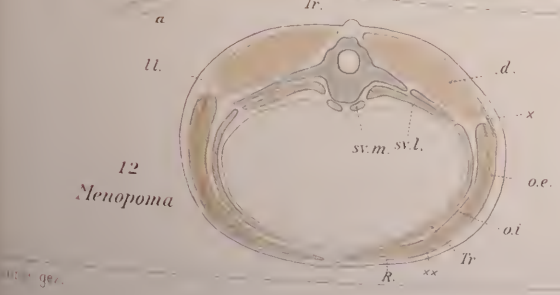
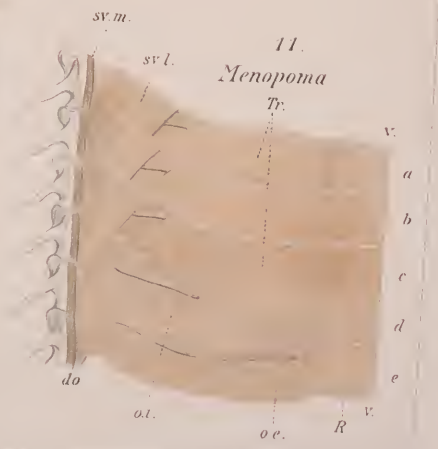
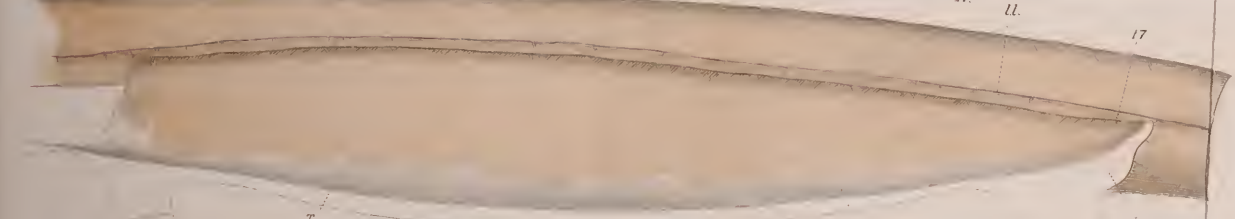
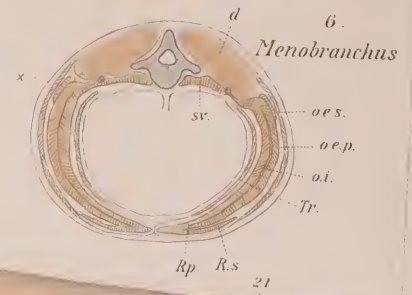
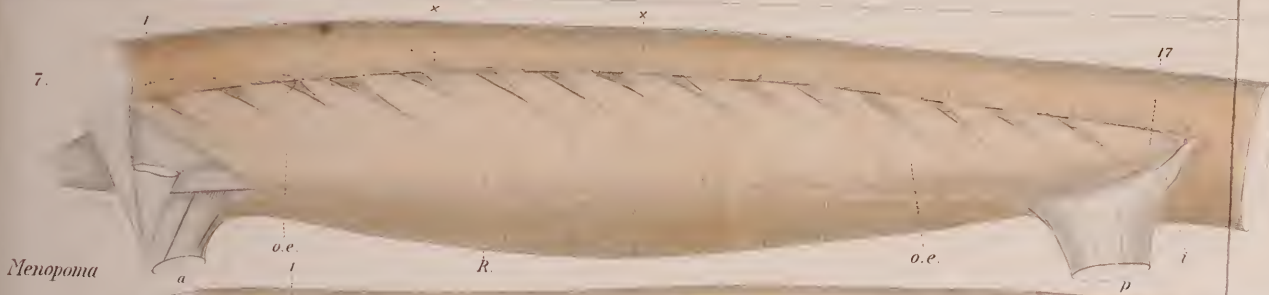
Wolke und Busch & Fischer lit. Jen.

Lith. Anst. v. A. Schuch. Jen.



12

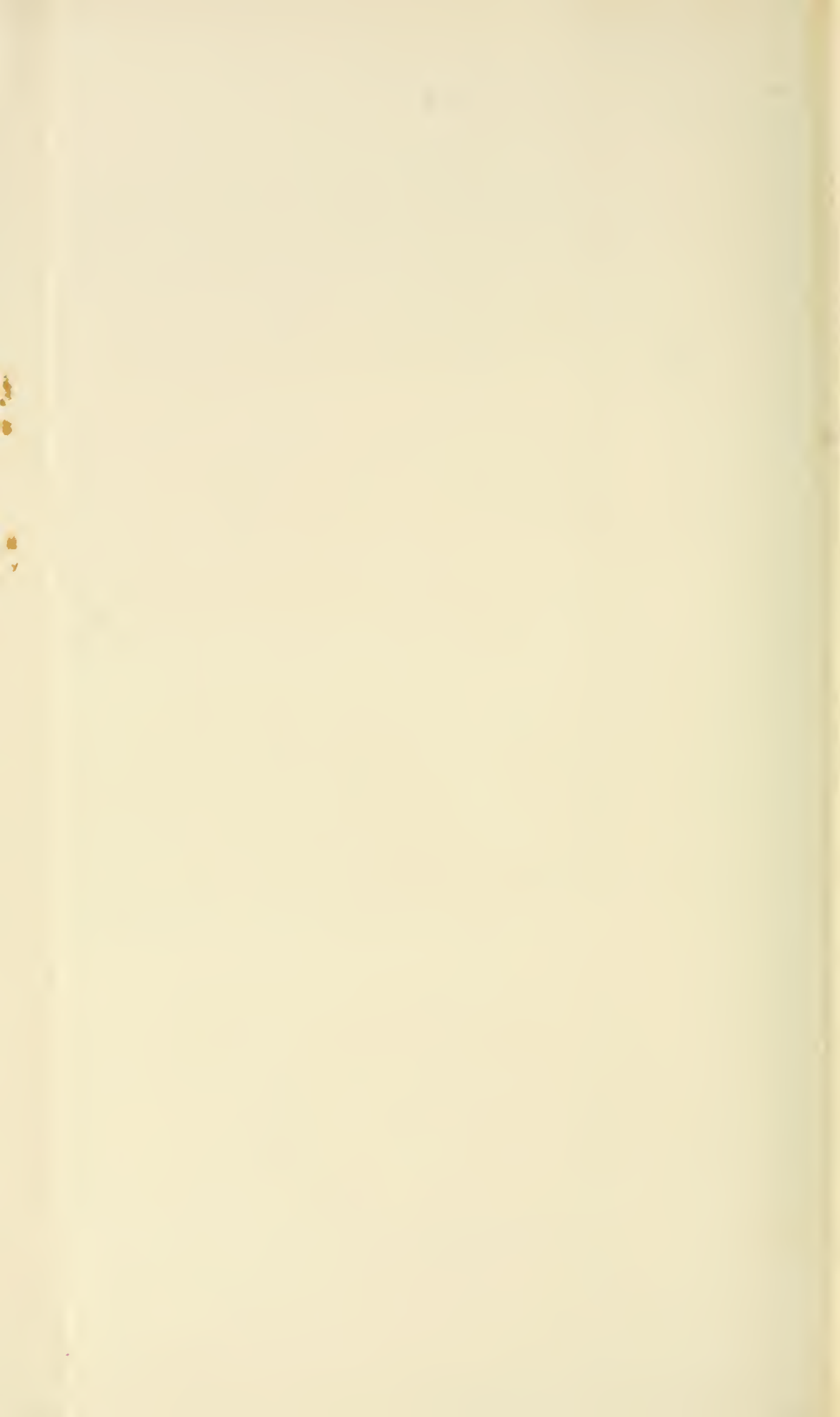
Menopoma



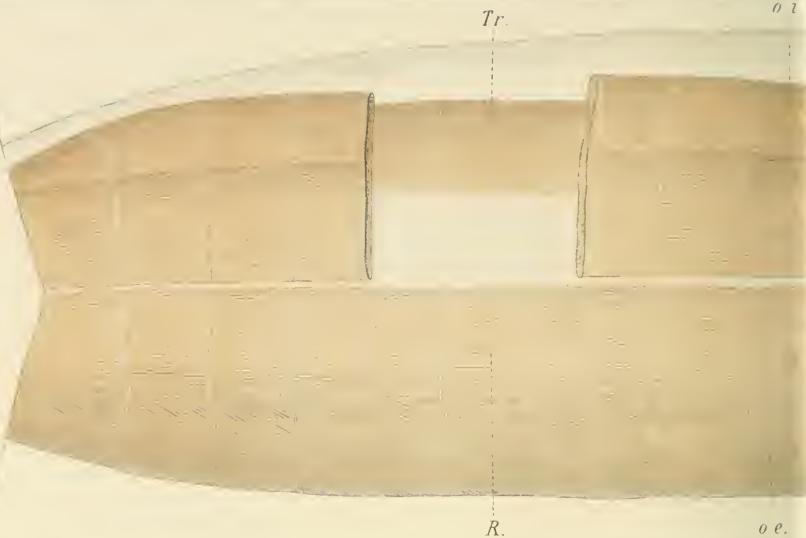
Verlag v. Gustav Fischer in Jena.

Verlag v. Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. G. Fischer in Jena.



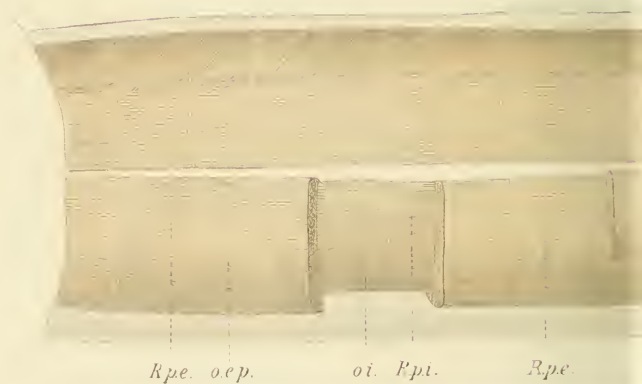
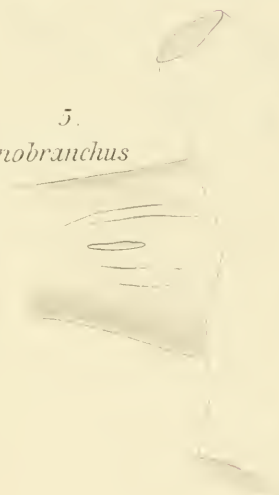
10.
Menopoma



o l

o e.

5.
Menobranchnus



13.
Amphiuma

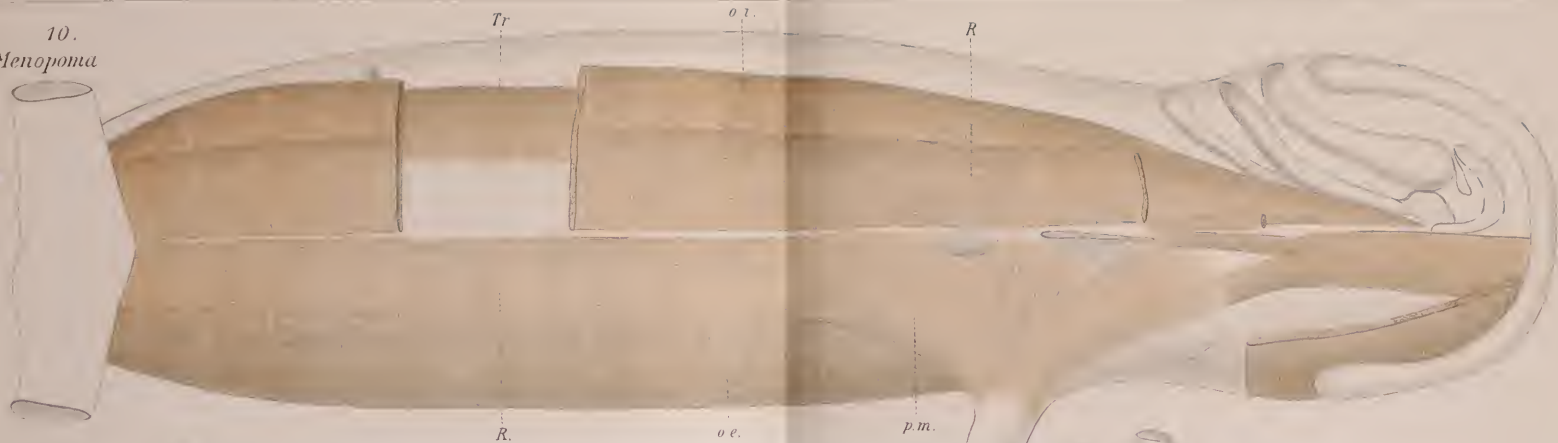


o. s

R



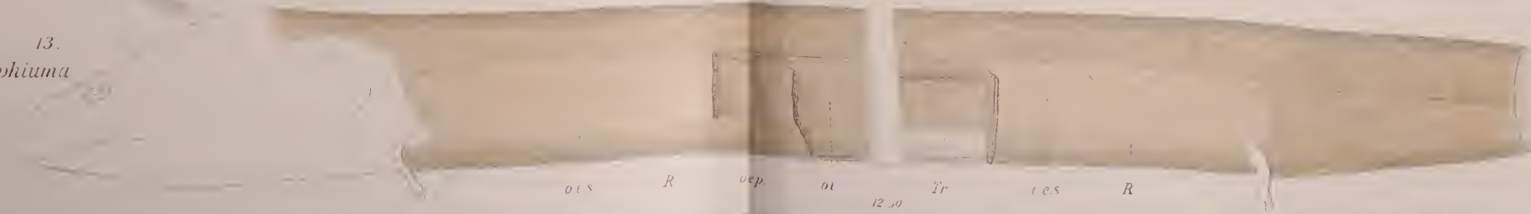
10.
Menopoma



5.
Menobranhus



13.
Amphiuma



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [NF_40](#)

Autor(en)/Author(s): Maurer Friedrich

Artikel/Article: [Die ventrale Rumpfmuskulatur von Menobanchus, Menopoma und Amphiuma, verglichen mit den gleichen Muskeln anderer Urodelen. 1-42](#)