

Die Homologie der Wirbeltierkiemen.

Von

Privatdozent Dr. med. **E. Jacobshagen**,

Assistent am anatomischen Institut zu Jena.

Mit Tafel 6 und 7.

Ist es Aufgabe der Anatomie, den Bau eines Organismus zu untersuchen und seine Gesetzmäßigkeit klarzustellen, dann bleibt es der vergleichenden Anatomie vorbehalten, in der Mannigfaltigkeit organischer Formen den großen Bildungsgesetzen nachzugehen, die sie beherrschen. Blicken wir auf den langen Weg zurück, den die vergleichende Anatomie seit den Tagen eines Aristoteles hinter sich hat, dann können wir feststellen, daß sie in ihrer ersten Periode anatomische Beobachtungen sammelte und scheinbar gleichartige zu rubrizieren suchte. Auf ihr und CUVIER fußend, haben GOETHE, GEOFFROY ST. HILAIRE und OWEN eine zweite Epoche der vergleichenden Forschung eingeleitet. Man trennte die physiologische Gleichwertigkeit oder Analogie der Formen von der anatomischen, der Homologie. Ist auch erstere gewiß nicht gleichgültig für den Morphologen, in erster Linie gehört sie doch wohl in die Interessensphäre des Physiologen. Dagegen ist das erste Ziel des vergleichenden Anatomen: Der Nachweis homologer Formen.

So hat es GEGENBAUR stets mit Nachdruck bezeichnet. Trotzdem hat man uns neuerdings klarzumachen versucht, daß die von HAECKEL und GEGENBAUR beeinflussten vergleichenden Anatomen eigentlich nur Phylogenie trieben. Das Zutreffende dieser Vorwürfe wird dann ja wohl auch durch die nachfolgenden Ausführungen nachgewiesen werden.

Haben wir innerhalb eines Tierstammes Organe als homolog nachgewiesen, dann erst eröffnet sich uns durch Vergleichung eine

Einsicht in den wahren Umfang der Formentfaltung. Und nunmehr gilt es, Wesen und Ursache der verschiedenen Gestaltung zu ergründen. Dabei ergibt sich jedem, der die Deszendenztheorie als Arbeitshypothese benutzt, doch wohl von selbst die Aufgabe, der wahrscheinlichen Geschichte der Organe in der Phylogenie nachzuspüren, eingedenk des unanfechtbaren Ausspruchs A. v. HUMBOLDTS: „Das Sein wird in seinem Umfang und inneren Sein vollständig erst als ein Gewordenes erkannt.“ Über den bedeutenden subjektiven heuristischen Wert phylogenetischer Spekulationen kann unter Fachgenossen wohl kaum Streit entstehen. Objektiv haben sie seit HÄECKELS monumentaler „Generellen Morphologie“ uns zu einer Fülle empirischer Kenntnisse verholfen als Produkte nachhaltiger Anregungen. „Viel Irrtum und ein Fünkchen Wahrheit“ teilen die phylogenetischen mit allen anderen wissenschaftlichen Spekulationen und bezeichnen damit die Stufenfolge mühsam zu erkämpfender Einsicht.

Einen äußerst wichtigen Begleitwert stammesgeschichtlicher Forschung aber erblicke ich darin, daß sie jederzeit jenen sonderbaren Optimismus in die gebührende Bahn weisen wird, der immer wieder mit der Miene exakter Empirik aus dem Bau eines Organs keck auf seine Funktion und umgekehrt Schlüsse ziehen zu dürfen wähnt, ohne jede Berücksichtigung des phylogenetischen Erbgutes, das doch den einzigen Boden einer Funktionsanpassung abgeben kann!

Wäre uns der Gang der Phylogenie klar, so ständen wir damit nicht am Ziel vergleichend-anatomischen Wissens. Den Ursachen der Phylogenie hieße es nachgehen. Zu diesem Ziele können viele Wege eingeschlagen werden. Die exakte Erblichkeitsforschung, die Entwicklungsmechanik und ökologische Disziplinen werden zweifellos hier manches Rätsel zu lösen berufen sein.

Wie aber zur Lösung der großen Probleme der Biologie die Homologieforschung und die phylogenetische entbehrt oder ersetzt werden könnte, ist nicht einzusehen.

Daher darf die üppige Fülle literarischer Arbeiten auf benachbarten Gebieten auch bei weiter zunehmender Leere auf dem Arbeitsfeld der vergleichenden Anatomie, darf die durch ein belletristisches Gewand nicht berechtigter gewordene niederreißende Kritik GEGENBAURschen Erbes, wie sie in jüngster Zeit zu üben beliebt ist — wurde doch auch von jenem Kritiker bisher kein belebender Hauch verspürt — nicht darüber täuschen, daß es Pflicht bleibt, von Moden der Biologie sich fernzuhalten.

Die oft behandelte Homologiefrage der Wirbeltierkiemen ist nicht befriedigend gelöst worden. Ich erinnere an die Arbeiten GEGENBAURS, GOETTES, MOROFFS und GREILS. Andererseits ist soviel unbenutztes Tatsachenmaterial herangeschafft, daß sich seine Sichtung und Vergleichung empfahl. Den letzten Anstoß zu den nachfolgenden Ausführungen gab die SPENGLERS bekannter Arbeit von 1890 entnommene Erkenntnis, daß *Amphioxus* durchaus nicht in den Kiemengängen, sondern mit den lateralen Kiemensbogenflächen, die die mediale Wand des Peribranchialraums bilden, respirieren müsse. Damit war hier das Integument als ältestes Kiemengebiet aufgefunden. Bei näherer Nachprüfung ergab sich die gemeinsame Herkunft auch sämtlicher Craniotierkiemen aus der vom Integument überkleideten lateralen Kiemensbogenfläche, so daß ich glaube, der Homologiefrage der Kiemen eine befriedigende Antwort geben zu können.

Vor Eintritt in das engere Thema habe ich meine Nomenklatur zu erklären. Unter Kiemen werden von mir nur die direkt der Respiration in tropfbarflüssigen Medien dienenden Organbildungen der Kiemensbogen verstanden, weshalb **nur auf sie** sich meine Vergleichung ausdehnt.

In der Ontogenese aller Wirbeltiere treten sehr früh im vordersten Urdarmabschnitt seitliche „Kiemensbuchten“ am Entoderm in paariger Anordnung und wechselnder Zahl auf. Sie stülpen sich als mehr minder tiefe, meist hohle, seltener solide Bildungen gegen das Ektoderm vor. Wo sie mit letzterem später in Verbindung treten, da erscheint auch am Ektoderm bald eine gewöhnlich sehr flache Kiemensbucht. Die beide Kiemensbuchten trennende Kiemenshaut schwindet später meist und dann führen links und rechts Gänge vom Darm zur Oberhaut, Gänge in metamerer Anordnung. Ich nenne sie „Kiemengänge“ und unterscheide an ihnen die mediale „innere Kiemengangsöffnung“, in den Darm von der lateralen „äußeren Kiemengangsöffnung“ auf die Körperhaut. Die einzelnen Kiemengänge sind durch Scheidewände, „Kiemensbögen“ voneinander getrennt. Die in ihnen angeordneten Skelettbögen nenne ich Viszeralbögen.

I. Acranier.

Der erwachsene *Amphioxus* hat über 100 Paar Kiemengänge. Die äußeren Öffnungen dieser Gänge münden in den Peribranchialraum aus, der eine Bildung des Integumentes ist

(vgl. BOVERI). Das durch den Mund aufgenommene Atemwasser durchströmt die ursprünglich quer, später aber von vorn medial nach hinten lateral gerichteten Kiemengänge, gelangt in den Peribranchialraum und fließt aus diesem durch den ventral hinten gelegenen Branchioporus ab. Will man daher die äußeren Kiemengangsöffnungen beobachten, dann muß man die laterale Wand des Peribranchialraumes abtragen (Metapleuralfalte). Im Geiste nehmen wir diese Operation vor!

Für das klare Verständnis des Kiemenkorbcs des erwachsenen Amphioxus sei es gestattet, die bekannte Entwicklung einer äußeren Kiemengangsöffnung (Taf. 6, Fig. 1) in Erinnerung zu bringen (vgl. HALLER, Vergl. Anatomie, Jena 1902, Fig. 530).

Unter der durchsichtig gedachten Epidermis sehen wir die äußere Kiemengangsöffnung von einem Skelettring anfangs umzogen. Sobald dann die Mitte der dorsalen Kiemengangswand als Zungenfortsatz herabwuchert, wird auf dessen Lateralfäche auch der Skelettring in diese Bildung einbezogen (*B*). Hat der Zungenfortsatz den Boden des Kiemenganges erreicht (*C*), dann ist durch ihn auch die äußere Kiemengangsöffnung in zwei zerlegt, eine vordere, eine hintere. Beide Kiemengangshälften und ihre äußeren Mündungen vertiefen sich darauf nach ventral und hinten und bald sprossen von einem Kiemebogen zum anderen ganz lateral schmale, quere Verbindungen aus, die Synaptikeln (*D*). Ihre Anlage erfolgt jeweils nahe der Hypobranchialrinne und in regelmäßigen Abständen in dem Maße, wie die Vertiefung der Kiemengänge und Öffnungen zunimmt. Letzterer folgt der Skelettring durch appositionelles Wachstum an seinem Ventralende. Die Synaptikeln lehnen sich am Zungenfortsatz an dessen Lateralfäche und enthalten unter der Epidermis gleichfalls ein feines Skelettstäbchen, das vom Skelettring der Kiemengangsöffnung ausgeht. Schließlich pflegt jede Kiemengangsöffnung in 16—18 Löcher zerlegt zu sein. Es stellt dann die Lateralwand des Kiemenkorbcs ein eigenartiges feines Gitterwerk dar, das jederseits von wenigstens 1600 spaltartigen Poren durchbrochen wird. Nur die Genese gestattet den Anschluß dieses Endzustandes an die bekannten ganz andersartigen Befunde der Cranioten.

Im Querschnitt erscheint der Kiemendarm des erwachsenen Amphioxus seitlich stark abgeplattet. Seine Dorsalwand besitzt die flimmernde Epibranchialrinne, seine Ventralwand die von einem besonderen Skelettapparat gestützte, weit komplizierter gebaute

Hypobranchialrinne. Die Seitenwände zeigen die schlitzartigen inneren Kiemengangsöffnungen, die schräg von oral und dorsal nach kaudal und ventral gerichtet sind und durch die ebenso orientierten Zungenfortsätze in je eine vordere und eine hintere innere Kiemengangsöffnung zerlegt werden. Daß die laterale Oberfläche der Kiemenbögen die mediale Wand des Peribranchialraumes ist, wurde oben schon erwähnt. Es muß aber noch hervorgehoben werden, daß der Peribranchialraum dorsal und lateral vom subchordalen Cöloin (SPENDEL) eine Strecke weit überlagert wird, indem dies Cöloin an den Kiemenbögen bis in Höhe des dorsalsten Synaptikels, an den Zungenfortsätzen aber weniger weit ventral herabreicht. Die demnach vorhandene Trennwand zwischen dem subchordalen Cöloin und Peribranchialraum ist das Ligamentum denticulatum JOH. MÜLLERS. Taf. 6, Fig. 2 zeigt seinen Verlauf im Längsschnitt.

Unter der Hypobranchialrinne des Kiemendarmes verläuft die unpaare Aorta ventralis. Ihr Blut strömt von hinten nach vorn. Sie gibt in jeden Kiemenbogen eine Kiemenbogenarterie ab. Dorsal jederseits der Epibranchialrinne verläuft die Aorta dorsalis. Ihr Blut fließt kaudalwärts.

Zwischen Aorta ventralis und die paarige Aorta dorsalis ist der Apparat der Kiemenbogengefäße eingeschaltet. Er mag die wichtige Frage entscheiden: wo atmet Amphioxus?

Am Kiemenbogen tritt eine verschiedene Ausbildung an seinem medial vorderen und lateral hinteren Ende hervor. Wie wir allein unter der Epidermis der lateralen Kiemenbogenoberfläche dem Viszeralskelett begegnen, so liegt auch lediglich dort der Cöloin Kanal, d. h. eine zwischen Skelett und Epidermis gelegene Kommunikation des subchordalen Cöloins mit dem ventralen Endostylcöloin. Sonst ist der Kiemenbogen ein fast rein epitheliales Gebilde, das unter dünner Basalmembran drei Blutgefäße einschließt. In ähnlicher Art ist der Zungenfortsatz gebaut. Auch hier liegt nahe unter der Lateralfäche der Skelettstab, aber es fehlt der Cöloin Kanal ganz und es kommen hier nur zwei Blutgefäße vor.

Wir wollen uns die Blutversorgung des Kiemenkorbcs zunächst an einem halb durchsichtig gedachten Stück der Lateralfäche des Kiemenkorbcs nach Entfernung der Metapleuralfalte einmal ansehen (Taf. 6, Fig. 2). Die Gefäße sind ganz nach den Angaben von SPENDEL und von BOVERI eingezeichnet. Nahe dem ventralen Kiemenbogenende sehen wir die Kiemenbogenarterie

sich zwiebelartig in einen Bulbillus, eine pulsierende Strecke, erweitern, aus dem ein ansehnliches Gefäß als „Hauptgefäß“ seinen Ursprung nimmt. Es läuft auf der Lateralfläche des Viszeralskelettes dorsalwärts, ganz anfangs zwischen diesem und dem Cöloomkanal, umzieht dann aber schnell von hinten her den Cöloomkanal und tritt direkt unter die Epidermis der lateralen Kiemenbogenoberfläche, unter der es bis zum dorsalen Kiemenbogenende verbleibt, um dann in einem Längsgefäßplexus des Lig. denticulatum (BOVERI) zu enden, der selbst wieder von Zeit zu Zeit durch einen queren Ast mit der Dorsalaorta verbunden ist. Aber die Hauptblutmenge gelangt nicht bis ins Lig. denticulatum, sondern strömt schon vorher aus dem Hauptgefäß ab durch die Synaptikelgefäße, die zwischen Peribranchialraumepithel und Viszeralstab ihren Weg nehmen und im Zungenfortsatz in das Skelettstabgefäß desselben einmünden.

Ergänzen wir dieses Bild durch Betrachtung eines schematischen Längsschnittes durch einen Kiemenbogen und einen Zungenfortsatz (Taf. 6, Fig. 3, *a* u. *b*).

Unter dem Lateralflächenepithel des Kiemenbogens verläuft das „Hauptgefäß“, dann kommt der Cöloomkanal, dann das Viszeralskelett. Letzteres ist ausgehöhlt und führt in seinem Innern ein „Skelettstabgefäß“, das mit dem „Hauptgefäß“ wiederholt zusammenhängt. Von dem „Hauptgefäß“ unterscheidet es sich durch geringeres Kaliber (BOVERI). Sein Blut muß ventrodorsalwärts fließen. Der Ventralaorta entspringen direkt kleine Arterien, die sich zur Hypobranchialrinne begeben. Aus ihnen erhebt sich ein enges Gefäß („Nebengefäß“), das am Ventralende jedes Kiemenbogens in diesen hineinzieht und unter dem Epithel der medialen Kiemenbogenfläche dorsalwärts verläuft, um schließlich im Gefäßplexus des Lig. denticulatum oder in dessen Kommunikationsäste mit den Dorsalaorten zu enden.

Im Zungenfortsatz fehlt das „Hauptgefäß“ unter der Epidermis seiner Lateralfläche, ebenso der Cöloomkanal. Es folgt vielmehr gleich der Viszeralbogen, der hohl ist und in dieser Höhlung ein kleines Blutgefäß, das „Skelettstabgefäß“, führt. Dieses erhält all sein Blut aus den Synaptikelgefäßen. Mit der Ventralaorta steht es in keinem direkteren Zusammenhang. Sein Dorsalende mündet in den Längsplexus des Lig. denticulatum, sein Ventralende hängt mit dem zweiten Gefäß des Zungenfortsatzes, dem „Nebengefäß“ zusammen. Auch letzteres pflegt dorsal in den Plexus des Lig. denticulatum sich zu ergießen und ermangelt, wie

das Skelettstabgefäß des Zungenfortsatzes, ventral der direkten Verbindung mit der Ventralaorta oder den Gefäßen der Hypobranchialrinne. Im Zungenfortsatz dürfte daher das Blut der Synaptikelgefäße zum Teil durch das Skelettstabgefäß direkt dorsalwärts in den Plexus des Lig. denticulatum abströmen, zum anderen Teil vom „Skelettstabgefäß“ ventral auf dem Umwege des „Nebengefäßes“ dorthin gelangen.

Meines Erachtens kann aus diesen Tatsachen nur geschlossen werden:

1. Das Skelettstab- und Nebengefäß des Zungenfortsatzes sind als Kiemenvenen anzusehen.

2. Im Hauptgefäß des Kiemenbogens und seinen Synaptikelgefäßen haben wir dagegen den Komplex der Kiemenarterien vor uns.

3. Das Skelettstabgefäß des Kiemenbogens und das „Nebengefäß“ des letzteren können nur als ernährende Gefäße ohne höhere Bedeutung beurteilt werden.

Sind „Hauptgefäß“ und Synaptikelgefäße als Kiemenarterien anzusehen, dann ist damit klar, daß auf der lateralen Oberfläche der Kiemenbögen und Synaptikeln, zum Teil auch noch auf der Lateralfäche des Zungenfortsatzes respiratorisches Epithel zu suchen ist.

Ein eigenes Epithel wurde an diesen Orten bekanntlich schon von LANGERHANS nachgewiesen, das seither von zahlreichen Untersuchern beschrieben wurde. Am Vorder- und Hinterrand der Lateralfächen der Kiemenbögen und Zungenfortsätze findet man einen schmalen Zellstreifen von nur 3—4 Zellbreiten, der sich aus nahezu kubischen Epithelzellen aufbaut. Wie diese Zellen wesentlich niedriger sind als die langen Wimperzellen der Vorder- und Hinterfläche der Kiemenbögen, so sind sie auch von bedeutend größerer Breite als sie. Jede Zelle trägt eine Geißel und beherbergt in ihrem Plasma eine recht wechselnde Menge roter bis rotbrauner Pigmentkörnchen.

Die ganze Mittelpartie der Lateralfächen zeigt ein anderes Epithel, das sich aus zwei Zellarten zusammensetzt. Die erste ist von ovaler Form und ihre Längsachse steht senkrecht auf der Lateralfäche. Es handelt sich um relativ große Zellen, deren kleiner Kern am unteren Zellende gelegen ist. Er ist von spärlicher Plasmamenge umgeben. Im übrigen erscheint der Zelleib ganz hell und enthält nach LANGERHANS oft Konkremente. K. C. SCHNEIDER faßt diese „granulierte“ Zellform als Drüsenelement auf. Sie besitzen jede eine schwer nachweisbare Geißel (LANGERHANS).

Eingekeilt zwischen ihnen trifft man sehr schmale Zellen mit stark körnigem Plasma und immer deutlicher Geißel. Ihre Oberfläche ist gewöhnlich pilzartig verbreitert, der Kern liegt in verschiedener Höhe und ist seitlich stark abgeplattet.

Die Lateralfäche der Synaptikel zeigt ein Epithel, das mit dem oben erwähnten der Randstreifen der Kiemenbögen und Zungenfortsätze übereinstimmt, indessen frei von Pigment ist.

Unter diesem respiratorischen Epithel ist die Basalmembran reduziert, wo nicht gar gänzlich geschwunden, so daß die Gefäße unmittelbar unter den Zellen verlaufen. Auch darin verhält sich die laterale Kiemenbogenoberfläche ganz anders wie die drei anderen, deren Basalmembran sehr deutlich und ansehnlich ist.

Wir gelangen so zu dem Ergebnis, daß ganz offenbar die laterale Kiemenbogenoberfläche und ihre Sonderungen — laterale Zungenfortsatzfläche und laterale Synaptikelfläche — als respirierende „Kiemen“ des Amphioxus anzusehen sind. Da diese Flächen dem Integument angehören, ist also die Kiemenatmung der Acranier eine modifizierte Hautatmung.

II. Selachier, Ganoiden, Teleosteer, Dipnoer.

A. Die inneren Kiemen.

Statt glatten respiratorischen Epithelflächen begegnen wir an den inneren Kiemen der angeführten Wirbeltiergruppen respiratorischen Epithelfaltungen. Es sind Kiemenblättchen ausgebildet, die ich als primäre und sekundäre unterscheide. Die primären sind bei allen schräg zur Längsachse des Körpers orientiert, so daß sie von medial vorn nach lateral hinten verlaufen. Es handelt sich um parallele, niedrige, annähernd horizontale, dorsoventral abgeplattete schmale Leisten an der Vorder- und Hinterwand der Kiemengänge. Da sie medial nicht bis zum Darm-lumen reichen und lateral nur um ein winziges Stück die Kiemenbogenwand überragen, übertrifft die Kiemengangswand bei *Ceratodus* und den *Holocephalen* bereits die primären Kiemenblätter an Länge. Weit mehr noch ist dieser Zustand bekanntlich bei *Squalaceen* und *Rajaceen* ausgeprägt, indem die Kiemengangswände das laterale Ende der primären Kiemenblätter in einem meist sehr ansehnlichen freien Septalabschnitt überragen. Bei den an sich meist etwa gleichlangen primären Kiemenblättern der *Ganoiden*, *Teleosteer* und zweilungigen *Dipnoer* finden wir durchweg kürzere, oft ganz kurze Kiemengangswände. Sie werden von

den primären Kiemenblättern daher lateralwärts mehrweniger weit überragt. In diesem ihren freien Teil erscheinen die Kiemenblätter dann messerförmig. Es ist aber zu beachten, daß auch bei *Ceratodus* und den Selachiern das distalste Ende der primären Kiemenblätter in ein mehrminder kurzes dolchartiges Stückchen ausläuft, indem sich seine festgewachsene Basis in diesem Abschnitt von der Unterlage löst. In all unseren Gruppen schwanken Zahl und Länge der primären Kiemenblätter. Weniger veränderlich sind ihre Höhen- und Breitenmaße.

Auf der dorsalen wie ventralen Fläche der primären Kiemenblätter erheben sich die senkrecht gestellten sekundären Kiemenblättchen. Ihre Länge ist demnach gering, mehr noch ihre Höhe. Ihr freier Rand ist glatt; unbedeutend, aber ganz gleichmäßig, ihr gegenseitiger Abstand. Meist bleiben Basis und freier Rand der primären Kiemenblätter unbesetzt. Die Reihen der dorsalen sekundären Kiemenblätter alternieren ziemlich regelmäßig mit denen der ventralen an jedem primären Kiemenblatt (vgl. Taf. 6, Fig. 4).

Diese zarten, blutreichen, beim lebenden Tier blutrot gefärbten sekundären Kiemenblätter sind seit langem als der eigentlich respiratorische Apparat der Kiemen bekannt.

Wir legen uns daher die Frage vor: Sind die **sekundären** Kiemenblättchen unserer vier Craniotengruppen einander homolog?

Studieren wir den Aufbau der sekundären Kiemenblättchen, dann erkennen wir nahezu übereinstimmendes Verhalten:

- a) Sowohl hinsichtlich des Stützgerüsts,
- b) als auch des epithelialen Überzuges.

Ersteres ist zuerst von BIÉTRIX völlig richtig erkannt. Schon LEUKARTS Schüler DRÖSCHER und RIESS hatten gefunden, daß zwischen den beiden Lagen des epithelialen Kiemenblättchenüberzuges das Kapillarnetz ganz ausschließlich in einer Schicht und Ebene angeordnet sei. BIÉTRIX, GIACOMINI, PLEHN, und FAUSSEK zeigten dann, daß der Zwischenraum zwischen den Netzkapillaren nicht, wie DRÖSCHER gemeint hatte, „von homogenem Bindegewebe, das sehr deutlich ellipsoidische Kerne mit Kernkörperchen zeigt“, ausgefüllt werde, sondern daß besondere epithelioiden Stützzellen, Pilasterzellen, hier vorhanden sind. Mit einem breiten Fuß sitzen sie dem medialen, mit der entgegengesetzten und gleichgestalteten Seite der lateralen Epitheldecke an. In der Mitte sind sie mehrminder schlank. Ihr Plasma ist

granuliert, ihr Kern groß. Nach FAUSSEK sollen manchmal zwei Kerne da sein. Das fand ich nie. Wohl fügten sich oft 2—3 Pilasterzellen fest zu einer Säule zusammen, unter entsprechender Umgestaltung der Berührungsflächen, aber jede Zellindividualität blieb erhalten. Fuß- und Kopfverbreiterung der Pilasterzellen ist mehr homogen. Durch sie hängen die benachbarten Zellen miteinander zusammen und zeigen dem Epithel zugewandt die schmale, kontinuierliche, hyaline Basalmembran des Epithels direkt aufgelagert. Außer durch die Pilasterzellen sollen die Basalmembran der medialen und lateralen Epithellage noch direkt durch hyaline Fädchen (colonettes) miteinander im Zusammenhang stehen. Diese Fädchen, die BIÉTRIX besonders an Glycerinpräparaten sah, hat FAUSSEK an Kanadabalsam-Präparaten nicht finden können. In der subepithelialen Basalmembran, die schon WILLIAMS und DRÖSCHER kannten, hat PLEHN immer Kerne gefunden. OPPEL hat sie öfter, ebenso wie die Basalmembran selbst, ganz vermißt. Die taillenartigen Verjüngungen der Pilasterzellen in ihrem Mittelstück lassen nun zwischen diesen Kiemenstützzellen ein Hohlkanalsystem zustande kommen, in dem Blut zirkuliert. Und zwar wird dieser Blutstrom nicht anderweitig mehr umwandelt, so daß die Pilasterzellen nicht nur Kiemenstützzellen, sondern auch Kapillarepithel der sekundären Kiemenblättchen darstellen. (Abbildungen z. B. in OPPELS Lehrbuch.)

In diese ganz eigenartige und bisher nur von den sekundären Kiemenblättchen bekannten Doppelfunktion geraten die Pilasterzellen wenigstens bei Knochenfischen (BIÉTRIX, MOROFF) ontogenetisch sehr zeitig hinein. Mesodermale Wucherungen an der Dorsal- und Ventralfläche der primären Kiemenblätter leiten die Bildung der sekundären Kiemenblättchen ein. In diese junge Anlage sproßt von den zwei Blutgefäßen der primären Kiemenblätter jederseits ein Spaltraum hinein, im mesodermalen Zellmaterial eine Gefäßschlinge ohne eigene Umwandlung herstellend. Indem bei weiterem Wachstum der sekundären Kiemenblättchen von dieser spaltartigen Gefäßschlinge aus seitlich neue Spalten zwischen den Mesodermzellen auftauchen und die schließlich meist einzeln liegenden Mesodermzellen Pilasterzellform annehmen, kommt der endgültige Zustand direkt zustande, ohne daß wir die Rückbildung eines erst angelegten Kapillarepithels und seinen Ersatz durch außerhalb desselben gelegene Elemente des Bindegewebes oder aber die direkte Umbildung eines Kapillarepithels in Pilasterzellen beobachten könnten.

Der beschriebene Bau des Stützgerüsts der sekundären Kiemenblätter ist durch OPPEL bei *Mustelus laevis* und *Torpedo marmorata* bestätigt. Ich habe ihn bei *Chlamydoselachus*, *Hep-tanchus*, *Scyllium*, *Acanthias* und *Trygon pastinaca* auch gefunden. OPPEL beobachtete ihn bei *Acipenser*, ich bei *Calamoichthys*. BIÉTRIX, FAUSSEK, PLEHN, MOROFF und OPPEL haben ihn von Teleostern berichtet (*Perca*, *Cottus*, *Labrus Crenilabrus*, *Conger*, *Salmo* usw.). Auch bei *Ceratodus* und *Protopterus* findet man ihn.

Auch das Verhalten des epithelialen Überzuges der sekundären Kiemenblättchen in allen vier Wirbeltiergruppen spricht zugunsten der Homologie.

Schon WILLIAMS und OWEN fanden ein einschichtiges Pflasterepithel überall, während die Nachbarschaft der sekundären Kiemenblättchen ein mehrschichtiges Epithel aufweist. Das Epithel der sekundären Kiemenblättchen ist kubisch, nie ganz platt. Seine Zellen sind bald recht ansehnlich, bald nur klein. Immer enthalten sie große Kerne und springen mit ihrer freien Fläche meist etwas kugelsegmentartig vor. Gewöhnlich sind die Zellen scharf gegeneinander abgesetzt, seltener sind die Zellgrenzen schwer nachweisbar. Ihr Plasmakörper ist feingranuliert. Schleimzellen und ähnliche Elemente fehlen im respiratorischen Epithel. Also zeigt auch das Epithel eine spezifische Ausbildung, gleichartig in unseren vier Craniotengruppen.

Zu dieser Übereinstimmung im Aufbau der respirierenden sekundären Kiemenblättchen kommt nun noch die gesetzmäßige und gleiche Verbindung dieser Gebilde mit den primären Kiemenblättern. Hinzu kommt als Zeugnis der Homologie, ferner die gleiche Herkunft aller sekundären Kiemenblättchen aus den primären, deren dorsale und ventrale Sprossen sie darstellen.

Wir hätten demgemäß den Nachweis zu führen, daß diese primären Kiemenblätter einander entsprechen.

Keineswegs sind bekanntlich die primären Kiemenblätter überall gleichgebaut, doch stellen sie überall Sonderungen aus den Kiemenbögen, also aus der Trennwand benachbarter Kiemen-gänge dar.

Es erheben sich allgemein in der Ontogenie die primären Kiemenblätter als knopfartige Epithelbuckel mit darunterliegendem mesodermalen Zellmaterial. Sie wachsen zunächst in kurze Fäden aus und die Basis dieser Fäden wird dann in laterokaudaler und horizontaler Richtung quergezogen, wobei die freie Spitze in gleicher Richtung vorrückt. Aber natürlich ist nun zu zeigen,

ob alle primären Kiemenblätter vom gleichen Ort ausgehen oder nicht.

Ich beginne mit Darstellung der Verhältnisse bei *Ceratodus* (vgl. Taf. 6, Fig. 5). GREIL fand bei Embryonen (vom Stadium 44), die vor 8 Tagen ausgeschlüpft waren, zunächst am 3. Kiemenbogen, 8 Tage später auch am 4. und nach weiteren 8 Tagen auch am 5. Kiemenbogen „an der lateralen Konvexität der Kiemenbögen“ zwei Reihen von primären Kiemenblättern sich anlegen, eine vordere und eine hintere Reihe. Beide Reihen entstanden gleichzeitig und lagen von vornherein „nach außen von den Kiemenspalten“. Der erwachsene *Ceratodus* zeigt, wie die Selachier, sehr lange Kiemengänge, deren Vorder- und Hinterwand mit annähernd horizontal verlaufenden primären Kiemenblättern besetzt ist. Ihre am Kiemenbogen festsetzende Basis beginnt medial ziemlich dicht am Darm und endet lateral ganz dicht vor dem lateralen Ende des ganz schmalen Kiemenbogens, über den noch die dolchartigen lateralen freien Kiemenblattenden um ein Weniges hinwegschauen. Es ist also die Anlage der primären Kiemenblätter von der lateralen Kiemenbogenfläche später auf die Vorder- und Hinterfläche desselben gerückt. Dies erfolgt auf die gleiche Weise, wie es GOETTE (s. unten) schon früher für *Acipenser* angegeben hat (vgl. auch Taf. 6, Fig. 5 b). Die ontogenetisch sehr frühzeitig erfolgende Anlage der primären Kiemenblätter in Verbindung mit der gleich zu erwähnenden Fortentwicklung macht den Befund am Erwachsenen leicht verständlich.

Ich komme zu den Ganoiden.

Mir sind da nur GOETTES wichtige Beobachtungen über *Acipenser* bekannt (vgl. Taf. 6, Fig. 6). Auch hier entstehen die primären Kiemenblätter in zwei Reihen auf der lateralen Kiemenbogenfläche und liegen anfangs außerhalb der hier leicht nachweisbaren temporären Trennwand der aufeinanderzu gerichteten entodermalen und ektodermalen Kiemenbuchten. Die zwei Kiemenblattreihen wachsen zu mächtigen Gebilden heran, die nicht durch eine mittlere selbstständige Septumwucherung voneinander getrennt werden, wie wir das besonders bei Selachiern finden. Vielmehr überzeugt man sich nach GOETTE leicht, „daß der Kiemenwulst“ (unsere laterale Kiemenbogenfläche) „mit seiner ganzen Oberfläche in die beiden Kiemenreihen auswächst, so daß er ihre verbundenen Basen darstellt“. Der laterale Kiemenbogenrand wird beim Erwachsenen fast um ein Drittel von den messerförmigen freien Enden der primären Kiemenblätter überragt.

Flüchtigen Angaben F. W. MÜLLERS entnehme ich, daß bei *Lepidosteus* Embryonen die erste Kiemenanlage kurz nach dem Ausschlüpfen (10,7 mm Länge) zu beobachten ist, daß 16 mm lange Embryonen zwei Reihen solcher Anlagen an jedem Kiemenbogen darbieten, und daß bei 26 mm langen Larven „lange primäre Kiemenblättchen mit vereinzelt sekundären Fortsätzen“ angetroffen werden.

Die Kiemenentwicklung der Teleosteer ist zuerst von RATHKE, dann besonders von MOROFF und GOETTE gründlich studiert (*Zoarces*, Lachs und Forelle). Auch hier ist die laterale Kiemenbogenfläche der Mutterboden der primären Kiemenblätter. Zunächst wölbt sich die Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche in einen dorso-ventral ziehenden flachen Kamm vor und dann tauchen auf den dachartigen Schrägen dieser lateralen Flächen die Kiemenblätter auf (vgl. Taf. 6, Fig. 7). Die meist vorhandenen Septumandeutungen kommen ebenso wie bei *Ceratodus* und dem Stör zustande.

Nun die Entwicklung der Selachier-Kiemen! GOETTE untersuchte *Torpedo*. Tiefe Kiemenbuchten gehen vom vordersten Urdarmende seitlich aus. Sie stoßen an ganz eben angedeutete Ektodermbuchten. Dann reißt die Trennwand zwischen beiden Buchtensystemen ein. Die Kiemengänge sind offen. Noch ist die laterale Kiemenbogenoberfläche glatt. Nun aber beginnt sie, sich lateral vorzuwölben. Daß dem so ist, erweist ein Vergleich der vorderen mit den hinteren Kiemenbogen am gleichen Embryo, die noch eine glatte Lateralfäche haben. Die Kiemenbildung schreitet nacheinander von vorn nach hinten weiter. Beim laterokaudalen Auswachsen des Kiemenbogens eilt die Mitte der Lateralfäche in Bildung eines Septums voraus. Am Fuß seiner dachartigen Schrägen tauchen die Kiemenblätter erst hinten auf, dann auch vorn (vgl. Taf. 6, Fig. 8 und 9). Die mit dem Septalfuß verwachsenen mittleren Hälften der Kiemenblattbasen beider Reihen verlängern sich zugleich mit dem Wachstum des Kiemenbogens in laterokaudaler Richtung. Wo später die Basis der primären Kiemenblätter lateral endet, da beginnt der freie Außenteil des Septums, der sich deckelartig in mehrminder großer Ausdehnung dorsal und lateral dem nächstfolgenden Kiemenseptum anfügt, so die ventral geöffneten „Kiementaschen“ des erwachsenen Rochens bildend. Im ganzen ebenso verhält sich *Acanthias* (MOROFF).

Wir sehen also, übereinstimmend gehen die Kiemen der Dipnoer, Ganoiden, Teleosteer und Selachier aus der lateralen Kiemenbogenoberfläche hervor.

Gleicher Aufbau, gleiche Verbindung und Herkunft erweist die sekundären Kiemenblättchen der genannten Gruppen als „speziell homolog“.

Es ist aber die laterale Kiemenbogenoberfläche Bereich des Integumentes, und wie wir die Kiemen des Amphioxus als Hautkiemen zu beurteilen haben, so ergibt es sich, daß auch die „inneren“ Kiemen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer Differenzierungen der Haut darstellen.

GREIL hat auf Grund ontogenetischer Untersuchungen angegeben, daß bei *Ceratodus* „sich das Ektoderm an der Berührungsstelle mit den Schlundtaschen keilförmig in diese eindrängt, diese gewissermaßen durchsetzend, bis der Grund der Schlundtaschen erreicht ist. Dann erfolgt, meist von innen nach außen, aber auch in umgekehrter Richtung, „im Bereiche dieser ektodermalen Zellplatte der Durchbruch der Schlundtaschen bzw. die Eröffnung der Kiemenspalten. Daraus ergibt sich, daß die Kiemenspalten an ihren Oberflächen von einer ektodermalen Zellschicht überkleidet sind“. Nach GREIL dringt das Ektoderm auch im Bereiche der Mundspalte weit ins entodermale Gebiet vor, „ein Prozeß, der mit der Bildung der Zähne in innigem Zusammenhange steht“. Ferner hat GREIL angegeben, daß sich Komplexe entodermaler Zellen von den Schlundtaschen her bis zur lateralen Kiemenbogenfläche unter dem Ektoderm vorschöben und die auf der Lateralfläche zur Anlage kommenden primären Kiemenblätter innen vom Entoderm und darüber erst vom Ektoderm überzogen seien. Es sollen die Entodermzellen die Kiemen liefern, nachdem sie zuvor die tiefste der zwei Ektodermlagen („Sinnesschicht“ im Gegensatz zur „Deckschicht“) verdrängten. Die Deckschicht des Ektoderms spielt nach GREIL bei der Kiemenbildung „eine mehr passive Rolle“. 1913 bezeichnet GREIL vorsichtiger diese Ansicht als die wahrscheinlichere. Worauf stützen sich GREILS Angaben, daß diese oder jene Zellen ektodermal oder entodermal seien? Ursprünglich zeigen Ekto- und Entodermzellen eine so gleichmäßige Beladung mit Dotter, daß sie nicht zu unterscheiden sind. In etwas älteren Stadien aber weist das Ektoderm weniger Dotterkörner auf als das Entoderm. Da nun die tiefste Lage des zweischichtigen Epithels der lateralen Kiemenbogenoberfläche beim *Ceratodus* viel Dotterkörner enthält, hält GREIL hier das Ektoderm durch entodermale Zellen für ersetzt. Nun und nimmer kann vorerst die Berechtigung eines solchen Schlusses einfach anerkannt werden, denn über die Ursachen des mehrminderstarken

Beladenseins mit Dotter von embryonalen Zellen herrscht noch großes Dunkel. Mit Recht hat MARCUS den Ausspruch getan: „In dieser Frage muß das Hauptgewicht auf die Zellverbände gelegt werden, denn der Dottergehalt kann ebensogut durch physiologische Vorgänge innerhalb der Zelle modifiziert werden.“ Bei Anwendung dieses Kriteriums aber konnte MARCUS die Ergebnisse GREILS für die Amphibien nicht bestätigen, obwohl ihm auch GREILS eigene Präparate zur Verfügung standen. Nähere Angaben über das Schwinden der Sinnesschicht des Ektoderms kann GREIL auch 1913 nicht machen.

Muß man also GREILS Angaben über die entscheidende Beteiligung des Entoderms am Aufbau der Ceratoduskiemen vom rein ontogenetischen Standpunkt schon als sachlich einstweilen nicht genügend gestützt ansehen, so kommt man meines Erachtens notwendig zu ihrer Ablehnung, wenn man von anderer Seite unserem Problem näher tritt. Wenn nämlich GREIL das Vordringen von Ektoderm von der Mundbucht her „weit ins entodermale Gebiet“ hinein als Erklärung für die weit rückwärts erfolgende Bildung der Zähne des Ceratodus heranzieht, dann hat er ja ohne Zweifel das richtige Verständnis dafür, wenn ich ähnlich verfare. Schon DUVERNOY hat nach DRÖSCHER angegeben, daß auf den primären Kiemenblättern von Raja große Placoidorgane zu finden seien. An zwei großen Exemplaren von Raja clavata fand ich das zwar nicht bestätigt, wohl aber begegnete ich bei Trygon pastinaca Placoidzähnen, deren Anordnung Taf. 6, Fig. 10 angibt. Auch bei Carcharias (obtusirostris?) fand ich viele Placoidzähne auf den primären Kiemenblättern. Hier waren sie am ganzen freien Kiemenblattrand zu finden. Ihre Größe war viel geringer. Wenn bei diesen Selachiern die „Sinnesschicht“ am Kiemenbogenektoderm embryonal verdrängt sein sollte, dann wird sie das ohne Zweifel unter dem ganzen Integument der Selachier wohl auch sein. Daß ich bei Acanthias zwischen den primären Kiemenblättern Placoidzähne fand, erwähne ich nur nebenbei zur Information für solche Fachgenossen, die für die Zweckmäßigkeit aller Dinge eine besondere Zuneigung verspüren.

Ein uraltes Spirituspräparat von den Kiemen des Teleosteers Orthogoriscus mola, das in unserer Sammlung wohl schon diluvii testis war, zeigte mir, daß auch bei den Teleosteern gelegentlich Zähne an den primären Kiemenblättern vorkommen (vgl. Taf. 7, Fig. 11). Ich finde, daß schon J. MECKEL ihrer im VI. Band seines „System der vergleichenden Anatomie“ mit folgenden Worten gedenkt:

„Bei *Orthogoriscus mola* findet sich ein ungewöhnlicher Bau der Kiemenblätter. Alle sind an ihren beiden Rändern mit einem sehr harten, rauhen, steinartigen Längenvorsprunge bekleidet, von denen der äußere etwas stärker als der innere ist, und durch welche die vordere und hintere Fläche des Kiemenblattes bedeutend vertieft werden. Auf nicht unmerkwürdige Weise stellen jene Erhabenheiten die Beschaffenheit der äußeren Haut des Tieres dar.“

Daß das Kiemenepithel der Selachier und Teleosteer ein ektodermales geblieben ist, wird trotz GREIL kaum länger zu bestreiten sein. Daß sich die Kiemen der Ganoiden und Dipnoer anders hinsichtlich des Epithels verhalten als die Selachier und Teleosteer, wird angesichts der oben dargetanen Homologie kaum jemand annehmen wollen.

GREIL freilich findet 1913 mit einem Male im Vorkommen von Zahnbildungen bei *Ceratodus* keine Instanz mehr für die Entscheidung, ob wir Ektoderm- oder Entodermgebiet vor uns haben. Er meint, es sei „durchaus nicht ausgeschlossen, daß auch Entodermzellen Schmelz produzieren können, denn diese zelluläre Potenz kommt nicht etwa durch erbungleiche Austeilung regionär lokalisierter Fähigkeiten und Plassonten der Keimzelle nur den Ektodermzellen allein zu, sondern ist vielmehr ererbtes Gemeingut aller indifferenten Zellen, welches nur unter ganz bestimmten, epigenetisch erworbenen Differenzierungsbedingungen in situationeller Auslese und Steigerung einer zellulären Potenz — eine Komponente der Differenzierungsbereitschaft — verwertet und hochgezüchtet wird. Zweifellos spielen in dieser Differenzierungslage auch mechanische Momente, das gegenseitige Anstauen der am oralen Darmende miteinander verbundenen und ringenden Keimblattderivate und dessen Folgeerscheinungen eine wesentliche Rolle“. Wenn auch diese Worte am Schlusse einer sehr dankenswerten und mühevollen Arbeit stehen, so kann doch wohl nur eine etwas eigene Wirkung von ihnen ausgehen auf denjenigen, der auf die Geschichte der biologischen Wissenschaften zurückschaut. Jahrhunderten war die Konstanz der Arten etwas Heiliges und selbst einem CUVIER Feststehendes. Das schwere Ringen um die Deszendenztheorie hat wahrlich Gründe genug aufgezeigt, die zugunsten der Konstanz sprachen. Die zähe Vererbung nahezu jeglicher Struktur ist uns heute lebendiger vor Augen geführt als je zuvor. Können die experimentelle Entwicklungsgeschichte, die Entwicklungsmechanik und die exakte Erbllichkeitsforschung uns wirklich zu der Überzeugung bringen, daß die Natur, wenn es ihr Spaß macht, aus allem alles machen kann, wie das schließlich doch wohl die Konsequenz des GREILSchen Satzes wäre? Ist die freie Wissenschaft der Ontogenie nicht höchst exakt ins Phantastische geraten? Mein konservativeres Gemüt zieht die Keimblättermystik solcher exakten Schwärmerei einstweilen bescheiden vor, trägt sie doch den Erfahrungstatsachen der Vererbung gründlicher Rechnung. Diese stehen uns

klar vor Augen, so sehr auch das Wesen der Vererbung selbst noch von Dunkel umhüllt wird. Dagegen hielt ich unsere Kenntnisse darüber für unbefriedigend, ob und wie weit die äußeren Lebensbedingungen neue, erbübertragbare Strukturen schaffen.

Wenn ich also die ektodermale Abkunft des Kiemenepithels der sekundären Kiemenblättchen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer für nahezu erwiesen halte, dann lehne ich es andererseits doch entschieden ab, für die Ektodermalität der Kiemen hier eingetreten zu sein. Die Kiemen ergeben sich uns als Gebilde des Integumentes vielmehr, sowohl seiner ektodermalen Epidermis als seines mesodermalen Coriums. Erstere bildete sich zum spezifischen respiratorischen Epithel der sekundären Kiemenblättchen um, letzteres lieferte die Pilasterzellen und vielleicht auch die Basalmembran.

Bei den Knochenfischen haben die inneren Kiemen mannigfache Ausbildung erfahren. Darin tritt teilweise die weite phyletische Divergenz der Teleosteer hervor (Zustände der Lophobranchii!). Andererseits kann man bei ein und demselben Tier an verschiedenen Kiemenbögen nicht nur, sondern sogar an verschiedenen Strecken eines Bogens eine spezielle Ausgestaltung an den inneren Kiemen beobachten. Durch HENNINGER (Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen, in: Zool. Jahrbücher, 1907 Anat., Bd. XXV) und vor allem durch RAUTHERS geistvolle Untersuchungen [Die akzessorischen Atmungsorgane der Knochenfische, in: Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie 1910, Bd. II] wissen wir, daß die sogenannten akzessorischen Kiemenorgane der Siluridengenera: *Clarias* und *Saccobranchus* (RAUTHER), sowie der Labyrinthici: *Anabas*, *Trichogaster*, *Macropodus* (HENNINGER) und *Betta* (RAUTHER) sowohl in den Wandungen ihrer Divertikel wie in den baumartigen oder labyrinthförmigen Vorwölbungen im Innern dieser Divertikel als solche eigentümliche Sonderungen innerer Kiemen aufzufassen sind. Vermutlich wird man bald derartige Bildungen noch in größerer Zahl bei Knochenfischen auffinden, vielleicht auch etwas andersartige Differenzierungen. Ihre Genese ist noch in Dunkel gehüllt. Sie wird vielleicht geeignet sein, uns neue Gesichtspunkte für das große Problem der Lungenherkunft zu liefern.

Desgleichen erinnere ich daran, daß die Spritzlochkieme und die Pseudobranchie in den Bereich jener Bildungen gehören, welche die spezielle Homologie innerer Kiemen unserer Gruppe umfaßt.

Wenn RAUTHER geneigt ist, die erwähnten akzessorischen Kiemenorgane der Teleosteer wegen ihrer mehr dorsalen Lage am Kiemenbogen im näheren Zusammenhang mit den äußeren Amphibienkiemen zu bringen, so vermag ich ihm darin nicht zu folgen. Der Aufbau der inneren Fisch- und äußeren Amphibienkiemen ist denn doch trotz FAUSSEKS Befund bei *Proteus* (s. unten S. 120) recht verschieden, desgleichen die Ontogenie der äußeren Kiemen der Amphibien und zweilungigen Dipnoer von einem einzigen Knoten auf

der Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche und der inneren Fisch- und Amphibienkiemen aus zwei dorsoventralverlaufenden Knötchenreihen auf der Lateralfäche.

B. Die Fadenkiemen.

Diese Kiemenart ist für alle Selachier und einige wenige Teleosteer bisher angegeben (Heterotis, Gymnarchus, Cobitis). Fadenkiemen bestehen nur in embryonaler Zeit eine Weile und verschwinden bald wieder. Sie stellen unverästelte und gewöhnlich drehrunde, mehrminderlange Fäden dar. Manchmal sind sie zweiseitig leicht abgeplattet oder spiralgedreht (*Callorhynchus*, *Cobitis*). Sie ragen im Stadium der höchsten Entfaltung lang aus den äußeren Kiemengangsöffnungen heraus und sind daher gewöhnlich als „äußere“ Kiemen aufgeführt. Dieser Sitte können wir uns nicht anschließen, sind sie doch von den eigentlichen äußeren Kiemen in ihrer Genese weit getrennt. Die „äußeren Kiemen“ haben ihren Sitz dauernd außerhalb der Kiemengänge an der Lateralfäche der Kiemenbögen, dagegen liegt die Basis der Fadenkiemen in den Kiemengängen selbst. Es stellen die Fadenkiemen Verlängerungen der freien, basal nicht angewachsenen Enden der embryonalen primären Kiemenblätter dar (vgl. Taf. 7, Fig. 12). Ihre Ausbildung geht ansehnlicherer Entfaltung des Apparates der sekundären Kiemenblättchen bei diesen Tieren voraus und weicht mit Zunahme der letzteren einem von distal nach proximal fortschreitenden Verkümmierungsprozeß, der gewöhnlich bald zum völligen Schwund der Fadenkiemen führt.

Es versteht sich von vornherein, daß die Fadenkiemen auch nicht mit den sekundären Kiemenblättchen der inneren Kiemen der Selachier und Teleosteer zu homologisieren sind. Denn es stellen ja die Fadenkiemen Differenzierungen der lateralen, die sekundären Kiemenblättchen dagegen Sonderungen der dorsalen und ventralen Fläche der primären Kiemenblätter dar.

Auch der feinere Aufbau trennt beide Kiemenarten. Ein einschichtiges Plattenepithel überzieht die Fadenkiemen. In ihrem Inneren treffen wir eine einzige Blutgefäßschlinge. Ihr zuführender Ast steigt auf einer Seite dicht unter dem Kiemenepithel distalwärts und biegt an der Kiemenspitze, wo er sich zu erweitern pflegt, in ein venöses Gefäßstück um, das auf der Gegenseite unter dem Epithel zur Kiemenfadenbasis zurückläuft. Bei *Callorhynchus* läuft ein Gefäß, länger als das andere, in Spiralen um das kürzere,

so jede Fadenkieme spiraldrehend (Taf. 7, Fig. 13). Die Gefäßschlinge wird von eigenem Epithel umwandet. Zwischen Kapillarepithel und Fadenkiemenepithel ist eine Basalmembran nicht nachweisbar. Die Fadenkiemenachse zwischen zu- und abführendem Blutgefäß nimmt ein Strang embryonalen Bindegewebes ein. Also keine Spur der so typischen Pilasterzellen der sekundären Kiemenblättchen!

Trotz dieses ungleichen Baues wird man die Fadenkiemen nicht allzuweit von den sekundären Kiemenblättchen abrücken wollen, stellen beide doch Sonderungen der dem Integument entstammenden primären Kiemenblätter dar. Von besonderem Belange ist die Tatsache, daß die Fadenkiemen Verlängerungen der primären Kiemenblätter in einer Zeit darstellen, wo die primären Kiemenblätter noch selbst fadenförmig in der Hauptsache sind, ferner daß ihr Bau Eigentümlichkeiten zeigt, die bei Selachiern und Teleostern (MOROFF) den primären Kiemenblättern auch eine Weile zukommen, ehe diese ihre nachmalige Kompliziertheit erreichen und endlich, daß ihre Rückbildung mit der Ausbildung der sekundären Kiemenblättchen Hand in Hand geht. Wir haben wohl Grund, anzunehmen, daß die Fadenkiemen uns noch den Bauplan erhalten zeigen, den die ältesten inneren Craniotenkiemen ursprünglich vor Ausbildung der sekundären Kiemenblättchen aufwiesen. Seine Umwandlung in den Bau der sekundären Kiemenblättchen bleibt näher nachzuweisen.

C. Die äußeren Kiemen.

Sie sind auf die Gruppe der zweilungigen Dipnoer und die Crossopterygier beschränkt. Bei *Lepidosiren paradoxa*, *Protopterus annectens*, bei *Polypterus* und *Calamoichthys* läßt sich an ihnen ein Stamm und ihm ansitzende Fiedern unterscheiden. Der Stamm erhebt sich von ovaler Basis, deren Längsachse gewöhnlich dorsoventral orientiert ist. Er stellt einen langen, medial und lateral abgeplatteten Keil dar, der horizontal liegt und kaudalwärts gerichtet ist. Bei einem Monat alten *Lepidosiren* (KERR) (vgl. Taf. 7, Fig. 14c) und etwa gleichalterigen *Protopterus* (BUDGETT) sitzt der dorsalen und ventralen Stammkante je eine Reihe fadenartiger, sehr zierlicher, medial und kaudal gerichteter Fiedern an. Sie sind unverzweigt und die proximalen Fiedern sind länger als die distalen. Etwas ältere *Protopterus*larven zeigen mindestens bisweilen eine andere Anordnung der Fiedern. Hier ist nämlich dazu noch die mediale Stammfläche mit Fiedern bedeckt mit Ausnahme eines schmalen mittleren Längsstreifens (W. PETERS). Nach CLEMENS Untersuchungen an 16 Exemplaren des *Protopterus* wissen wir, daß gewöhnlich später die ganze mediale Stammfläche

Fiedern in unregelmäßiger Verteilung zeigt. Verkümmervorgänge scheinen an den mehr distal gelegenen Fiedern gern aufzutreten. Es tritt demnach bei älteren Protopteruslarven eine kompliziertere Bildung der äußeren Kiemen hervor, als sie an jungen Larven und bei Lepidosiren vorkommt. Andererseits tritt bei Protopterus mit zunehmendem Alter im ganzen doch eine Reduktion an dem ganzen Apparat hervor, auf die noch zurückzukommen sein wird.

Im Wesentlichen gleicher Befund wie bei Lepidosiren ist STEINDACHNER bei zwei Exemplaren von $8-8\frac{2}{3}$ " Länge des Crossopterygiers *Polypterus Lapradei* begegnet. Nur standen die Fiedern hier dichter beisammen. Bei einem dritten Tier derselben Art, von nur 7" Länge, war, wie bei dem von PETERS 1845 beschriebenen Protopterus, die ganze mediale Kiemenstammfläche mit Ausnahme eines schmalen Mittelstreifens von Fiedern eingenommen. Bei jungen *Calamoichthys calabaricus* ist der Befund komplizierter. Hier ist nämlich die dorsale und ventrale Kiemenstammkante mit über einem Dutzend keilförmiger, abgeplatteter, schräg nach hinten gerichteter Äste versehen und der Fiederbesatz findet sich an der Medialfläche des ganzen Apparates. Die von BUDGETT abgebildete Larve des *Polypterus senegalus* ist wohl ebenso gebaut.

Die Fiedern, beim lebenden Tier durch blutrote Farbe ausgezeichnet, sind die eigentlich respiratorischen Teile der Außenkiemen. Sie zeigen bei den Dipnoern und Crossopterygiern übereinstimmenden Bau.

CLEMENS fand bei Protopterus wie bei *Calamoichthys* die Fiedern von einschichtigem Plattenepithel überzogen. Ihre Achse bildete ein dünner Bindegewebsstrang. Zwischen ihm und dem Epithel liegt eine gänzlich unverästelte Gefäßschlinge. Das zuführende Gefäß entstammt (wie bei Lepidosiren nach KERR) der Kiemenarterie des zugehörigen Kiemenbogens. Es biegt am Distalende in die gleichfalls unverzweigte Vene um und ergießt sich in eine der lateral im Kiemenstamme gelegenen größeren Venen.

Der makroskopische und mikroskopische Aufbau der äußeren Kiemen spricht also für eine Homologie dieser Bildungen bei Dipnoern und Ganoiden. Besteht Homologie?

Wir fragen nach der Verbindung der Fiedern. Mit der dorsalen und ventralen Kiemenstammkante oder dazu mit der medialen Stammfläche sind sie verbunden. Sie gingen aus ihnen

hervor. Demgemäß müssen wir feststellen, ob die Stämme der äußeren Kiemen gleichwertig sind.

Über die Ontogenie der äußeren Kiemen des Lepidosiren sind wir durch KERR genau unterrichtet. Embryonen zeigten 4 Tage vor dem Ausschlüpfen an den Dorsalenden der Lateralfläche des 3.—6. Kiemenbogens (Mandibular- und Hyoidbogen eingerechnet) je eine knopfartige Erhebung, zu der die Kiemenarterie des betreffenden Kiemenbogens tritt (vgl. Taf. 7, Fig. 14 a). Diese Gebilde wachsen fadenartig dorsal empor und es tauchen nach wenigen Tagen schon auf ihrer lateralen Fläche (s. Taf. 7, Fig. 14 b) zwei Längsreihen feiner Knöpfchen auf als Anlage der Fiedern. Kurz danach nähern sich die Basen der jederseits vier Außenkiemenstämme und erreichen die Vereinigung auf einen Wurzelstumpf. Nicht ohne Einfluß auf letzteren Prozeß ist vielleicht die Entfaltung des Operculums. Dies entsteht als senkrecht gestellte Leiste dicht unter und vor der Basis der äußeren Kiemen und schiebt sich dann nach rückwärts über die Außenflächen der Kiemenbögen 3—6 hinweg. Dabei wird die Basis der äußeren Kiemen zweifellos bedrängt, ihre gegenseitige Annäherung begünstigt. KERRS Abbildungen zeigen, daß schon vor dem Auswachsen der Opercularfalte an den Außenkiemen eine Drehung einsetzt, die dahinführt, daß die Lateralfläche der Kiemenstämme, welche anfangs die Fiederanlagen trägt, erst nach schräg hinten und ventral, dann nach medial gekehrt wird (s. meine Taf. 7, Fig. 14 c). Bei Protopterus ist der Befund im wesentlichen gleich. Nur werden nach BUDGETT die drei letzten Kiemenstämme relativ länger als bei Lepidosiren und die Vereinigung der jederseits vier Stämme auf eine Wurzel erfolgt zu einem späteren Zeitpunkt, nämlich, wenn die Kiemen ihre höchste Ausbildung erlangt haben. Dann rückt auch die Kiemenwurzel mehr nach vorn, der Stamm der ersten Kieme mehr ventralwärts, der der vierten mehr dorsalwärts.

Während bei Lepidosiren nach der späten Eröffnung der Kiemengänge bei einem Monat alten Tieren die Rückbildung der äußeren Kiemen eingeleitet und bis zur 6. Woche durchgeführt wird, bleiben die äußeren Kiemen des Protopterus zum Teil gewöhnlich zeitlebens bestehen.

Außer BUDGETT hat nur CLAUS vier äußere Kiemenpaare bei Protopterus gesehen. Die meisten Autoren haben offenbar ältere Protopteruslarven untersucht und fanden hier nur drei Kiemen, indem die des 3. Kiemenbogens fehlte, oder gar nur zwei, indem

dazu wohl noch die des 6. Kiemenbogens in Verlust geraten war. ALBRECHT hat einen Protopterus mit links einer, rechts zwei Kiemen abgebildet. M'DONNEL hat sie bei einem von acht untersuchten Tieren ganz vermißt, AYERS bei einer Reihe von Exemplaren aus dem weißen Nil. Offenbar kann der Rückbildungsprozeß also sehr weit gehen. Die endgültige Lage der Außenkiemen dicht hinter und über dem Hinterrand des Operculums zeigt am besten KERRS Abbildung von Lepidosiren (Taf. 7, Fig. 14c).

Für die Dipnoer ist also erwiesen, daß die laterale Kiemenbogenfläche der Mutterboden der äußeren Kiemen ist, dem erst der Kiemenstamm entspringt, der auf seiner Lateralfläche die Fiedern treibt. KERR gibt ausdrücklich an, daß „entodermales“ Zellmaterial am Aufbau dieser Kiemen nicht teilnehme. Für die Crossopterygier fehlt mir die genaue Kenntnis der Kiemenentwicklung¹⁾. Aber sie wird auch nicht zu sehr vermißt, denn hier liegen die Verhältnisse sehr einfach. Die bisher untersuchten Larven dieser Tiere zeigten einmütig nur am 2. Kiemenbogen Außenkiemen. Und zwar saßen sie hier auf der nach außen und vorn gewandten Fläche desselben genau am Hinterrand des Operculums, von dem aus ihr Fuß auf den Anfang der Membrana branchiostega hinübergriff. Auch hier sitzen sie dem Dorsalende des Kiemenbogens genähert (vgl. CLEMENS).

Es gehen also auch sie sicher aus der lateralen Kiemenbogenfläche hervor und damit ist es ausgemacht, daß die äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und der Crossopterygier einander speziell homolog sind. Ferner sehen wir, daß auch die äußeren Kiemen Differenzierungen des Integumentes darstellen, ebenso wie die inneren Kiemen. Trotzdem besteht zwischen äußeren und inneren Kiemen ein Unterschied. Dieser tritt nicht nur im endgültigen feineren Aufbau beider hervor, sondern mehr noch in ihrer zeitlich so getrennten und verschiedenen Anlage. Onto- und phylogenetisch älter sind meines

1) KERRS Aufsatz über die Entwicklung des *Polypterus senegalus* in Bd. XII von: *The Work of JOHN SAMUEL BUDGETT BALFOUR* student of the University of Cambridge, mir nicht zugänglich, enthält vermutlich diesbezügliche Angaben, da KERR 1906 generell auch für die Crossopterygier angibt, daß die äußeren Kiemen auf der Lateralfläche der Kiemenbögen lange Zeit vor Eröffnung der Kiemengänge angelegt würden. Ihr Epithelbezug würde wie bei denen des Lepidosiren dem Ektoderm entstammen, nach jener allgemeinen Angabe KERRS.

Erachtens die inneren Kiemen, darüber läßt der Standort der äußeren Crossopterygierkiemen kaum Zweifel.

Es begegnen uns bei Selachiern, Ganoiden, Teleostern und Dipnoern demnach drei Arten von Kiemen: Innere Kiemen, Fadenkiemen, äußere Kiemen. Die Fadenkiemen stellen sich als larvale, früh auftretende Differenzierungen der Distalenden primärer innerer Kiemenblätter dar und gehen ontogenetisch der Entfaltung der sekundären Kiemenblättchen der inneren Kiemen voraus, schwinden im gleichen Maße auch, wie die sekundären zur Ausbildung gelangen. Indem sie denselben Aufbau wie die primären Kiemenblätter in früher Entwicklungszeit aufweisen, liefern sie uns eine sachliche Unterlage für die Annahme, daß sie ein phylogenetisch wichtiges Stadium der Geschichte der inneren Kiemen uns vor Augen führen. War bei *Amphioxus* die respirierende laterale Kiemenbogenfläche glatt, so wird sie bei den Ahnen der Cranioten knopfartige Erhebungen und später Fäden besessen haben, wie das vergleichend-anatomische Überlegungen nahelegen. Dieses phylogenetische Stadium wird unendlich lange bestanden haben, denn die Ontogenie der inneren Kiemen zeigt ja die Gestaltung der primären Kiemenblätter gänzlich an das laterokaudale Auswachsen der Kiemenbögen geknüpft und dies kann phylogenetisch nur in fabelhaft langen Zeiträumen erreicht worden sein, wie das der Aufbau der Kiemenbögen der Selachier mit seinem komplizierten Skelettapparat und bei Holocephalen, Dipnoern und den anderen Fischen die außerordentliche Entfaltung des wichtigen Operculums belegt.

Besteht so wohl eine genetische Brücke zwischen Fadenkiemen und inneren Kiemen, so ist eine solche zwischen inneren und äußeren Kiemen meines Erachtens nicht anzunehmen. Ganz außerordentlich weit muß ontogenetisch schon die Kiemenregion der Crossopterygier wenigstens entwickelt sein, ehe am kaudalsten Ende des Operculums am Übergang in die *Membrana branchiostega* die Anlage der äußeren Kiemen erfolgen kann. In der Phylogenie kann dies zeitliche Verhältnis zwischen inneren und äußeren Kiemen nicht viel anderes gewesen sein. Epigonen innerer Kiemen vielmehr stellen wohl die äußeren Kiemen der Crossopterygier dar, deren Entwicklung in Gestalt nur eines Knötchens auf der Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche einsetzt. Und doch sind die Beziehungen innerer und äußerer Kiemen zueinander so außerordentlich wichtig und interessant, erheben sich doch beide

aus der Lateralfläche der Kiemenbögen, beide aus dem Integument. Beide erheben sich erst fadenartig, beide erhalten dann einen biserialen Besatz zarterer respirierender Organe, beide zeigen auch in dem Abflachen der Epidermis zu einem niedrigeren, einschichtigen Epithel und in der innigen Annäherung des Gefäßapparates an das respiratorische Epithel gleiche Differenzierungsrichtung.

Hier ist nicht der Ort, der Kiemenphylogenie nachzugehen, auch nicht, nach mechanischen Erklärungen dieser Dinge zu suchen. Aber die wichtige Tatsache der integumentalen Herkunft der Kiemen soll doch noch unterstrichen werden durch einen Hinweis darauf, daß kiemenartige Fadenbildungen am Integument auch weit außerhalb der Kiemenregion in unseren Gruppen einmal vorkommen. Während der Fortpflanzungsperiode treten an den paarigen Hinterextremitäten männlicher *Lepidosiren paradoxa* von LANKESTER zuerst beschriebene lange, schlanke Fäden auf, die, ganz wie die Fiedern der äußeren Kiemen, an der medialen Hinterfläche der Organe sitzen und wie KERRS schöne Abbildungen (meine Taf. 7, Fig. 15 a u. b) zeigen, mindestens im ganzen distalen Abschnitt der Extremität außerhalb der Brutzeit kurze, in zwei Längsreihen stehende Knöpfe oder Fädchen darstellen. Kurz vor der Fortpflanzungszeit nimmt ihre Zahl und Länge zu und allgemein wird nun die ganze Medialfläche der Extremität mit Fäden besetzt, ganz wie an den äußeren Kiemen des *Protopterus* der erst biseriale Fiederbesatz einem allgemeinen Fiederbesatz der ganzen medialen Kiemenstammfläche Platz macht. Nach der Fortpflanzungszeit geht der Apparat auf sein Ausgangsstadium wieder zurück. Im Stadium seiner Blüte sind die Fäden blutrot gefärbt und KERR gibt an, der Oberfläche dieser Fäden liege ein reiches Kapillarnetz nahe, das ein intra-epidermoidales Netzwerk bilde. Ihm kann gewiß kaum eine andere als respiratorische Bedeutung zukommen, die es vermutlich dem die Brut hütenden Männchen ermöglicht, ohne zur Lungenatmung greifen zu müssen, bei der Brut zu bleiben (vgl. auch: AGAR, W. E., On the appearance of vascular filaments on the pectoral fin of *Lepidosiren paradoxa*, Anat. Anz. 1908, Bd. XXXIII). Daß diese Organe nicht nur für das Kiemenproblem, sondern ebenso für die Beurteilung der Herkunft der Extremitäten von Belang sind, versteht sich von selbst. Dabei erscheint es mir sehr wichtig, daß respiratorische Einrichtungen am Integument des Körpers in unseren Gruppen außer-

halb der Kiemenbögen und der Extremität meines Wissens fast nirgends bestehen¹⁾).

III. Cyclostomen.

Es bestehen nur innere Kiemen. Primäre und sekundäre Kiemenblätter sind unterscheidbar. Auch hier liegen die primären Kiemenblätter an der Vorder- und Hinterwand der Kiemengänge. Ihre Befestigung am Kiemenbogen, ihre Richtung, ihre Dimensionen, ihr Besatz mit sekundären Kiemenblättchen zeigen vollkommen denselben Bauplan, wie wir ihm bei den inneren Kiemen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer begegnet sind (vgl. auch Taf. 6, Fig. 4). Wie bei Selachiern ist der Kiemenbogen sehr viel länger als die primären Kiemenblätter. Aber auch der feinere Aufbau der sekundären Kiemenblättchen zeigt uns mit Pilasterzellen und respiratorischem einschichtigen Epithel Verhältnisse wie bei den genannten vier Gruppen.

Wenn trotzdem die Cyclostomen für sich abgehandelt werden, so geschieht es nur, weil für ihre Kiemen bisher von kompetenten Untersuchern (GOETTE, MOROFF, GREIL) behauptet wurde, sie entstünden sicher in entodermalem Bereich. Wir haben daher die Ontogenie noch einmal zu prüfen. Leider konnte ich das bisher nicht an selbstgesammeltem Material tun. Aber schon Kritik an dem bisher Erforschten scheint nützlich.

Nach GOETTE entstehen beim Petromyzonembryo acht Paar seitlicher Kiemenbuchten am vordersten Urdarmende. Sie nehmen „die ganze Länge des Vorderdarmes von der ektodermalen Mundbucht bis an den Herzbeutel“ ein. Von vorn nach hinten erfolgt ihre Anlage und Weiterentwicklung der Reihe nach. Sie haben die Form von „Furchen, die in der ganzen Höhe des Darmes senkrecht verlaufen, durch weite Mündungen mit ihm zusammenhängen und mit einem verjüngten Grunde an die Oberhaut stoßen“. Zwischen zwei Urdarmbuchten liegt je ein Kiemenbogen. (v. KUPFFERS Abbildung 4 stellt solchen Befund am Frontalschnitt des Vorderendes eines Embryo von nicht ganz 4 mm Länge dar.) Jetzt erfolgt nach der v. KUPFFERSchen Darstellung gleichzeitig die Perforation der Rachenhaut und die Eröffnung der 2. und 3. ento-

1) Die Epidermis der Kopfoberfläche von Periophthalmus sowie die der lateralen Fläche des Operculums fand RAUTHER vaskularisiert.

dermalen Kiemenbucht nach außen, bald auch die der 4.—8. Es soll nach v. KUPFFER nur eine winzige äußere Kiemengangsöffnung zu finden sein. Damit im Einklang steht GOETTES Angabe, daß der Durchbruch lediglich in der Mitte des Kiemenbuchtgrundes erfolge. Dorsaler und ventraler Kiemenbuchtgrund werden also nicht mit eröffnet. Gleich danach (Embryo von etwas über 4 mm Länge) sehen wir den Grund der entodermalen Kiemenbuchten nach lateral und rückwärts sich verschieben. Er wird jetzt quergestellt. Infolge davon ist das distale Ende der Vorderwand der Kiemenbuchten mehr lateral rückwärts gezogen. Der Kiemenbogen sondert sich nun in zwei Abschnitte, in eine quergestellte mediale dorsoventrale Leiste, den „Kiementräger“ und in eine mehr sagittal gestellte äußere Platte, die laterale „Kiemenbogenplatte“, welche letztere sich gegen ihren Hinterrand merklich verjüngt und sehr in die Länge wächst (vgl. Taf. 7, Fig. 16, 2 u. 3). Zwischen „Kiementräger“ und „Kiemenbogenplatte“ verdünnt sich der Kiemenbogen immer mehr, bis beide nur noch durch eine dünne Membran zusammenhängen (\neq). Im „Kiementräger“ taucht in der Mitte die Arterie, medial die Vene auf, ganz medial in der „Kiemenbogenplatte“ das knorpelige Viszeralskelett. Am 2. Kiemenbogen (Hyoid) unterbleibt der Sonderungsvorgang.

Schon bei einem 5 mm langen Petromyzonembryo sind nach v. KUPFFER die Anlagen der primären Kiemenblätter deutlich zu erkennen. Sie finden sich, wie bei Selachiern, zunächst nur an der kaudalen Seite der Kiemenbögen, aber nicht wie bei Selachiern, auf der Lateralfläche derselben, sondern auf dem medial gelegenen Kiementräger. Dort begegnet man ihnen auf dessen lateral gewandten Schrägen, die zur Verbindungsmembran mit der „Kiemenbogenplatte“ überleiten, als halbkugelige Vorwölbungen. Zuerst bestehen sie nur auf der Hinterfläche der Kiemenbögen wie bei Selachiern, dann werden sie auch auf dessen Vorderfläche angelegt und stehen hier etwas weiter lateralwärts. Diese Vorwölbungen wachsen bald zu Fäden aus, deren Basis zugleich breiter wird, denn es erweist sich, daß das an die Verbindungsmembran zur „Kiemenbogenplatte“ angeschlossene Stück des Kiementrägers lateralwärts in die Länge wächst, ohne daß der ihm aufsitzende mittlere Fußteil der Kiemenanlage sich von seiner Wachstumsfläche zurückzöge. „Das dreieckige Kiemenblättchen wächst aber am proximalen Rande stärker als am distalen und stellt sich dadurch schräg zum Kiementräger, der seinerseits sich nach vorn biegt“ (GOETTE). Bei Larven von 1 cm Länge

tauchen die sekundären Kiemenblättchen an der Ober- und Unterfläche der primären alternierend auf.

Bei der Metamorphose des Ammocoetes in das Petromyzon gehen „Kiementräger“ und „Kiemenbogenplatte“ wieder wie ehemals eine breite Verbindung ein (Taf. 7, Fig. 16). Die membranöse Verbindung beider Kiemenbogenteile weicht auseinander und Kiementräger und Kiemenbogenplatte sind nicht mehr unterscheidbar. GOETTE macht offenbar die Entstehung der Bluträume des Kiemenbogens von der Kiemenbogenplatte her für die Umbildung verantwortlich. Meines Erachtens erklärt das die Lage des distalen Endes der primären Kiemenblätter zum Viszeralknorpel nicht. Vermutlich verursacht das laterokaudale Auswachsen des lateralen Kiementrägerteiles vielmehr die Gestaltsänderung.

Muß an den aufgeführten Tatsachen der Ontogenie geschlossen werden, daß die Anlage der primären Kiemenblätter im Bereich des Entoderms erfolgt?

Meines Erachtens entspricht die „Kiemenbogenplatte“ nebst Verbindungshaut der Embryonen und des Ammocoetes dem freien Septalteil der Selachier, d. h. jenem Abschnitt der Mittelkante der lateralen Kiemenbogenoberfläche, welche nach Auswachsen der Basen der primären Kiemenblätter lateral derselben gelegen ist und ontogenetisch vor Entstehung der primären Kiemenblätter angelegt wird (Taf. 6, Fig. 8). Auf den Schrägen des medialen „Kiementrägers“, die zu diesem „freien Septum“ führen, entstehen die primären Kiemenblätter.

Demnach würde das Septum früh sehr viel größer ausgewachsen sein als bei Haien, und würden die Kiemen viel später an der Basis dieses Septums, und daher scheinbar nicht mehr auf der Lateralfäche, sondern in der Tiefe der Kiemengänge, angelegt werden. Die von GOETTE betonte Tatsache des laterokaudalen Auswachsens des lateralen Teiles auch am „Kiementräger“ — bewiesen durch die den Selachiern gleiche Art der Entstehung der primären Kiemenblätter — zeigt, daß meine Deutung der Kiemenbogenteile der Cyclostomen nicht in der Luft schwebt. Für meine Beurteilung spricht auch die Lage der Kiemenvene und Kiemenarterie im „Kiementräger“, übereinstimmend mit den Befunden der anderen Cranioten, während die eigenartige Lage des Viszeralknorpels und des Nerven bei wohl allgemein abgelehnter Homologie dieses Skelettes mit dem der Gnathostomen

keine Gegeninstanz abgeben dürfte, zumal phylogenetisch ohne Frage die Kiemenbogengefäße außerordentlich viel älter sind als die Viszeralbögen.

Will man aber die Berechtigung meines Vergleichs der Befunde mit denen der Selachier auch zugestehen, dann wird man sich natürlich doch fragen, kann das Ektoderm denn überhaupt den Mutterboden des Kiemenepithels hier bei *Petromyzon* abgeben?

Vorerst kann meines Erachtens diese **Möglichkeit** gar nicht abgestritten werden. Die Sonderung des Kiemenbogens in „Kiementräger“ und „Kiemenbogenplatte“ erfolgt erst nach v. KUPFFER, wenn die Kiemengänge offen sind, so daß die Behauptung, die Anlage erfolge innerhalb der Verschlussmembran, nichts entscheidet. Es kann also das Septum auf zweierlei Weise entstanden sein:

1. (Vgl. Taf. 7, Fig. 17, rechte Hälfte.) Im Laufe der Entwicklung bleibt der Vorderrand jeder äußeren Kiemengangsoffnung fest an seinen Platz und das „Septum“ wächst als Integumentfalte der lateralen Kiemenbogenoberfläche in laterokaudaler Richtung außen über die äußere Kiemengangsoffnung hinweg — oben war ja lediglich ohne Berücksichtigung der bewirkenden Ursachen von einer Verschiebung des Grundes der entodermalen Kiemenbuchten gesprochen worden —. Die Folge dieses Wachstums wäre, daß die ektodermale mediale Hinterfläche des „Septums“ jedes Kiemenbogens zusammen mit der ektodermalen lateralen Vorderfläche des „Septums“ des nächsten Kiemenbogens fortgesetzt den Kiemengang nach lateral verlängert. Der Anteil des Entoderms am Aufbau der Kiemengänge bliebe auf die winzige Strecke der Tiefe der ersten entodermalen Kiemenbucht beschränkt. Dann wäre der Ort der Kiemenanlage wohl sicher Bereich des Ektoderms.

2. (Vgl. Taf. 7, Fig. 17, linke Hälfte.) Die Ektoderm-Entodermgrenze bleibt ständig an der äußeren Kiemengangsoffnung liegen. Bei Bildung des „Septums“ wachsen Ektoderm (lateralvorn) und Entoderm (medialhinten) immer im genau gleichen Maße. Dann wären die Kiemen sicher entodermalen Ursprungs, was ihr Epithel anlangt.

Daß die laterale Eröffnung der entodermalen Kiemenbuchten nur in so geringer Ausdehnung stattfindet, entscheidet ja für keine der zwei Möglichkeiten.

Die Ontogenie muß also erneut befragt werden. GOETTES Untersuchungen bilden keinen Abschluß. Ich

bin fest davon überzeugt, sie wird zugunsten der ersten Bildungsart entscheiden. Für diese Lösung spricht der gleiche Bau der sekundären Kiemenblättchen bei Cyclostomen und Selachiern, Ganoiden, Teleostern und Dipnoern, ihre gesetzmäßige und gleiche Verbindung mit den primären, ferner auch der gleiche Modus der Kiemenontogenie. Dazu aber scheint mir nur so Licht zu fallen auf die mikroskopisch-anatomischen Befunde der ganzen Kiemengänge, die SCHAFFERS wertvolle Untersuchungen der Kiemenregion von *Ammocoetes* zutage gefördert haben¹⁾.

Die Kiemengänge von *Ammocoetes* lassen zwei Hauptabschnitte unterscheiden, einen rohrartigen lateralen und einenbeutelartig erweiterten medialen. Der weite Beutel steht mit dem Lumen des Kiemendarms durch eine dorsal und hinten eingeschnürte innere Kiemengangsoffnung in Verbindung, so daß man vom Kiemendarm aus an die mediale Dorsalfläche des Beutels nur nach Überwindung einer dorsoventral vorspringenden Kante („dorsale Kiemenkante“) gelangen kann und auf die kaudalgewandte Beutelwand nur, wenn man um das von hinten nach vorn kantenartig vorspringende mediale Kiemenbogenende, das oralwärts umgebogen ist, herunfährt. Die dorsale Kiemenkante mit dem rückwärts angeschlossenen medialen, kiemenblattfreien Kiemenbogenende bildet eine sagittal gestellte Sichel, die für uns besonderes Interesse hat. (Vgl. SCHAFFERS Abbildungen, auch in OPPEL, Bd. VI).

Nach SCHAFFER setzt sich die Epidermis (von der Lateralfläche der Kiemenbogenplatte) durch die äußere Kiemengangsoffnung in den Kiemengang fort. Dabei verschwinden zunächst aus ihr die Körnerzellen, dann auch die Kolbenzellen, während das ganze mehrschichtige Epithel, oben von einer Cuticula bedeckt, rasch in der Schichtzahl abflacht. Kurz vor einer Verschlüßklappe der lateralen Kiemengangshälfte schließt sich kontinuierlich ein höchstens zweischichtiges Pflasterepithel an, das auch noch ein Stück weit an der Lateralfläche der beutelartigen medialen Kiemengangshälfte gefunden wird. Immer einschichtig war es an der Membran, die „Kiementräger“ und „Kiemenbogenplatte“ miteinander verbindet. Im ganzen bedeckt die Beutelerweiterung ein anderes Epithel, mit ersterem aber gewöhnlich

1) Leider erschwert die Schreibweise SCHAFFERS den Gebrauch dieser wesentlichen Arbeit bedeutend. (SCHAFFER, Arch. f. mikr. Ant., Bd. XLV).

in allmählichem, kontinuierlichem Übergang. In diesem Epithel folgt auf die flachzellige Basalschicht der vorigen Strecke zunächst eine Lage von Deckzellen mit gestricheltem freiem Saum. Dann aber schieben sich zwischen diese beiden Zellagen Komplexe großer Drüsenzellen ein (intraepitheliale Drüsen). Dies merkwürdige Epithel bedeckt Boden und Dach des Beutelabschnittes bis nahe an den Kiemendarm. An der Vorder- und Hinterwand des Beutels geht es in das respiratorische Epithel (ein einschichtiges Epithel mit Cuticularsaum) über, nach Schwund der zwei unteren Zellagen. Nur zwischen den primären Kiemensblättern bleibt das mit intraepithelialen Drüsen durchsetzte Epithel erhalten.

Von großem Interesse ist das Verhalten an der oben bezeichneten Sichel. Nach der inneren Kiemengangsöffnung zu bemerkt man an ihr fast überall ein mehrreihiges, schmalzelliges Flimmerepithel, das SCHAFFER beschreibt und das mich mehr an Epithelbilder von Amphioxus und Wirbellosen als an Craniotenepithel erinnert. Vom Dach, der Vorder- wie Hinterwand des Beutels treten nun das Epithel mit den intraepithelialen Drüsen sowie das respiratorische Epithel mit dem Flimmerepithel in Verbindung. Der Übergang in das Flimmerepithel kann plötzlich erfolgen oder aber es ist eine kleine Zone zwei- bis dreischichtigen Plattenepithels zwischen beide geschaltet (vgl. SCHAFFERS Fig. 9, Arch. mikr. Anat., Bd. XLV). An der Übergangsstelle der Epithelien sieht man nun oben auf dem hier zunächst flimmerhaarlosen mehrreihigen Epithel „noch eine Reihe platter kubischer Zellen“, „die mit den darunterliegenden Zylinderzellen so wenig verbunden ist, daß sie sich an Schnitten oft als zusammenhängende Lamelle abhebt“. Diese Lamelle steht in Kontinuität mit dem Plattenepithel des Kiemensbeutels. Man hat den Eindruck, als verdrängte ein durch die äußere Kiemengangsöffnung eingedrungenes Epithel, mit der Epidermis in kontinuierlichem Zusammenhang, hier gewaltsam das altertümlich anmutende mehrreihige Flimmerepithel. Bezeichnet das letztere ein entodermales, ersteres das ektodermale Epithel der ersten Kiemengangsanlage?

Die Untersuchungen dieser theoretisch so interessanten Übergangszone mit Benutzung der Ontogenese werden zu entscheiden haben.

An der speziellen Homologie der sekundären Kiemensblättchen der inneren Cyclostomenkiemen mit denen der inneren Kiemen der Selachier, Ganoiden, Teleosteer und Dipnoer möchte ich kaum zweifeln.

IV. Amphibien.

A. Die äußeren Kiemen der Gymnophionen und Urodelen.

Die in Betracht kommenden Verhältnisse bei den Gymnophionen sind durch die Vettern SARASIN, durch BRAUER und MARCUS im wesentlichen klargelegt. Über den Bau der äußeren Urodelenkiemen finden wir bei CLEMENS eine gute Zusammenstellung. Über die Ontogenie haben uns zahlreiche Abhandlungen eines Jahrhunderts unterrichtet. Die Arbeiten von MAURER sind die wichtigsten, neuerdings haben GREILS Untersuchungen über Triton eine besondere Rolle gespielt.

Die Außenkiemen zeigen in unserer Gruppe einen gemeinsamen Bauplan. Wie die äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und Crossopterygier lassen sie einen Stamm und von ihm ausgehende Fiedern unterscheiden.

Meist ist der mit dem Distalende nach lateral hinten gerichtete Kiemenstamm einheitlich (z. B. bei Siphonops, Ichthyophis, Hypogeophis, Plethodon, Desmognathus, Gyrinophilus, Spelerpes, Salamandra, Molge, Necturus u. a.). Seine Basis zeigt dann ovale Form mit dorsoventral gerichteter Längsachse. Tiere, die nur ganz kurze Zeit durch äußere Kiemen atmen — etwa nur vor dem Ausschlüpfen — haben einen seitlich abgeplatteten Stamm mit leicht gebuckelter Lateralfläche (Gymnophionen, Salamandra atra z. B.). Tiere, die längere Zeit äußere Kiemen als Respirationsorgane verwenden, entwickeln den schlanken Stamm bald zu einem voluminöseren Gebilde, das mehrminder dreikantig wird, durch Ausbildung einer dorsolateralen Kante. Bei perennibranchiaten Formen endlich kann der Stamm schließlich, ähnlich wie bei manchem Crossopterygier, Äste treiben, die dann von beiden Kanten der Ventromedialfläche des Stammes Ausgang nehmen (Siren, Proteus, Pseudobranchus). Von ihnen gehen sogar manchmal wiederum feinere Äste aus (Siren, Proteus). Länge, Breite, Dicke und Form des Kiemenstammes schwankt zumal bei Perennibranchiaten, selbst bei derselben Art, nicht unerheblich.

Erwachsene Fiedern sind auch hier stets unverzweigt, entweder drehrund oder mehr bandartig, manchmal sind sie nahe der Basis in letzterem Falle schmaler und verbreitern sich distal blattartig etwas. Soviel bisher festgestellt ist, tritt ontogenetisch der Fiederbesatz überall in zwei Längsreihen runder Fädchen auf der ventralen Kiemenstammfläche auf. Er wird dann genau wie bei *Lepidosiren paradoxa* auf dessen Vorder- wie Hinter-

kante gedrängt und gerät so nach entsprechender Drehung der ventralen Kiemenstammfläche nach medial und hinten auf die dorsale und ventrale Stammkante. Genau wie die sekundären Kiemenblättchenreihen der primären inneren Kiemenblätter der Cyclostomen, Dipnoer und Fische, und genau wie die Fiedern der äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und Crossopterygier stehen auch bei Gymnophionen und Urodelen die beiden Fiederreihen alternierend zu einander und legen uns die Frage vor, worin die Ursache dieser Verhältnisse zu suchen sein mag.

Diese gesetzmäßige Anordnung der Fiedern tritt aber immer mehr zurück bei älteren Tieren, wo solche noch Kiemen tragen, ganz besonders also bei Perennibranchiaten. Tiere, die längere Zeit über äußere Kiemenatmung haben, zeigen, wie ältere Protopteruslarven, zu den zwei Fiederreihen das Neuauftreten von Fiedern außerhalb der Reihen. Entweder ist dann die ursprünglich ventrale Kiemenstammfläche mit mehreren Längsreihen von Kiemenfäden besetzt oder die Fiederanordnung ist unregelmäßig. Auch die anschließende später dorsale und ventrale Kiemenstammfläche können dann mit Fiedern versehen werden (Necturus). Bei Siren lacertina scheint der Fiederbesatz unregelmäßig sich schließlich auch über andere Stammteile zu verbreiten (s. CLEMENS).

Die ursprüngliche Einfachheit der Fiederstellung geht also ebenso wie die Einfachheit des Kiemenstammes immer mehr verloren, je länger das Tier durch äußere Kiemen atmet, doch ist der Anschluß der Verhältnisse in unserer Gruppe an die der äußeren Kiemen der Dipnoer und Crossopterygier gar nicht zu verkennen.

Längst weiß man, daß auch hier die Fiedern die eigentlichen Respirationsorgane sind, während der Stamm und seine eventuell vorhandenen Äste die zu- und abführenden Blutgefäße beherbergen und außerdem als Stütz-, Bewegungs- und Schutzorgane des respiratorischen Apparates aufzufassen sind.

Daher hat unsere Untersuchung eine Vergleichung dieser Fiedern untereinander vorzunehmen. Die mikroskopisch-anatomische Prüfung hat gezeigt, daß jede Fieder einen mehrminder kräftigen bindegewebigen Achsenstrahl mit einem epithelialen Überzug darstellt. Zunächst besteht der Achsenstrahl bei allen Formen aus gallertigem (embryonalem) Bindegewebe, das bei Hypogeophis laut MARCUS Bericht immer spärlicher wird, je mehr die Kiemen heranwachsen. Wo aber die äußeren Kiemen längere Zeit hindurch funktionieren, verwandelt sich das embryonale

Bindegewebe nach und nach in ein sehr locker fibrilläres. Es weist hauptsächlich senkrecht zur Längsachse der Fiedern stehende Fasern auf und beherbergt Chromatophoren in mehrminder großer Zahl. Zunächst enthält es überall nur eine unverästelte Kapillarschlinge, die in der Wachstumszeit der Kiemen aber nie ganz zum distalen Fiederende vordringt. Diese Blutgefäßschlinge liegt auf der Oberfläche des Achsenstrahles und dicht unter dem Epithel, das offenbar zunächst allgemein einschichtig und platt ist. Die freie Epithelzellfläche ist manchmal vorgebuckelt. Der Kern queroval oder kugelig. Atmet das Tier längere Zeit durch Außenkiemen, dann ändert sich mit dem Bindegewebscharakter auch meist der des Epithels und der Blutgefäßschlinge. Man kann an lebenden Salamanderlarven leicht beobachten, daß dann der zuführende und abführende Ast der Blutgefäßschlinge weitere Kapillaren ausgehen lassen, die im ganzen in distal leicht konvexem Bogen annähernd quer von der Arterie zur Vene ziehen. Dabei bewahren auch diese Kapillaren in der Hauptsache eine dem Epithel sehr genäherte Lage. Das Epithel besitzt von vornherein am distalen Fiederende, solange die Kieme wächst, mindestens Zweischichtigkeit, wobei die untere Lage als Zellproliferationszone für die weiterwachsende Fieder verantwortlich zu machen ist. Die Ansätze einer Mehrschichtigkeit treten sonst aber an der Fiederbasis wohl allgemein zuerst auf. Wohl bei allen Urodelen stellen sie sich nach einiger Zeit ein, ohne daß gewöhnlich große zusammenhängende Strecken zweischichtigen Epithels zustande kommen. Bei *Salamandra maculosa* fiel mir auf, daß über den zwei ursprünglichen Schenkeln der Blutkapillarschlinge eigentlich niemals eine Zweischichtigkeit anzutreffen war, selbst wenn, wie im proximalen Fiederteil, ringsum große zweischichtige Epithelkomplexe lagen. Dem Epithel fehlt jedenfalls oft eine Basalmembran. Zu bemerken ist noch, daß das Epithel bisweilen — wie auch sonst in der Epidermis junger Amphibien — als flimmerndes beschrieben ist. Auf alle Fälle flimmert es meist nur streckenweise — auch bei der gleichen Art — wo dann das distale Fiederende ein flimmerndes Inselchen fast regelmäßig aufweist. Bei manchen Tieren hat man keinerlei Flimmerbesatz gefunden.

Wir haben also einen Bau wie bei den Fadenkiemen der Selachier und Teleosteer und den äußeren Kiemen der zweilungigen Dipnoer und Crossopterygier. Zugleich ist nachgewiesen, daß die Fiedern unserer Gruppe im Grunde alle von derselben Art

sind. Das gilt auch trotz der im Alter der Perennibranchiaten auftauchenden Besonderheiten, die sich bei Proteus darin äußern, daß hier die Blutkapillaren recht weit werden und nicht nur auf der Oberfläche des bindegewebigen Achsenstrahls anzutreffen sind, sondern bei einer Reduktion des Bindegewebes auch dessen Inneres durchsetzen, wobei sie entfernt an die Befunde von sekundären Kiemenblättchen innerer Fischkiemen erinnern (vgl. FAUSSEK).

Die Lage der Fiedern zu den Stämmen betrachteten wir. Sie schwankte. Aber auch hier ist in der Ontogenese die erste Anlage stets bestimmt lokalisiert. Zwei Fiederserien auf der ventralen Kiemenstammfläche bilden bei jeder Außenkieme den Ausgangspunkt der Differenzierung. Es bleibt also übrig, die Herkunft des Kiemenstammes zu prüfen. Hier ist längst die laterale Kiemenbogenfläche als Ausgangspunkt der Anlage der äußeren Kiemen erkannt. Aber diese Angabe, die für die Urodelen schon etwa 100 Jahre besteht, müssen wir noch mehr präzisieren. Es ist die Mitte der Lateralfäche der Kiemenbögen 3, 4 und 5, die den Mutterboden der Kiemen abgibt (vgl. Taf. 7, Fig. 18a u. 19).

Darin zeigt sich eine neue Übereinstimmung der äußeren Kiemen unserer Gruppe mit denen der zweilungigen Dipnoer, die freilich auch am 6. Kiemenbogen noch die Anlage einer Außenkieme zeigten. Ein Blick auf die BRAUERSche Abbildung von Hypogeophis und meine eines Molge belehrt, daß die Außenkiemen nicht am Dorsalende des sich zuerst zeigenden Kiemenbogens — wie bei den zweilungigen Dipnoern — angelegt werden, sondern mehr der Mitte zu. Es muß demnach beim Heranwachsen der Embryonen der ventral der Kiemenanlage gelegene Kiemenbogenabschnitt sich vor allem entfalten. Denn bekanntlich stehen ja später alle Kiemen unserer Gruppe am Dorsalende der freien Kiemenbögen und damit oberhalb des vor und hinter ihnen gelegenen Oberendes der äußeren Kiemengangsöffnungen. Die Entstehung zweier paralleler Längsreihen von Fiedern an der Ventralfläche des größer gewordenen stumpfartigen Kiemenstammes ist bereits erwähnt. Zeitlich und der Zahl nach ist die Fiederbildung wenig regelmäßig. Neue Fiedern sprossen oft von anderen seitlich aus und gewinnen erst allmählich eigenen direkten Anschluß an den Kiemenstamm.

Gleicher Bau, gleiche Verbindung und Lage, sowie gleiche Herkunft der respirierenden Fiedern bei Gym-

nophionen und Urodelen erweisen diese somit als speziell homologe Bildungen.

Bekanntlich hat GREIL die Kiemen als entodermale Bildungen hingestellt. Bei Triton alpestris, Siredon und Salamandra atra fand er frühzeitig Entodermzellen der 2. und 3. Schlundtasche im Bereiche des 1. bzw. 2. Branchialbogens an der Innenseite des Ektoderms“ sich vorschieben, „wobei sie dessen Sinnesschicht verdrängen. Diese Entodermzellen kommen so unmittelbar unter die Deckschicht des Ektoderms zu liegen. Als bald schieben sich auch von den Vorderseiten der Schlundtaschen entodermale Zellen an der Innenseite des Ektoderms, gleichfalls unter Verdrängung seiner Sinnesschicht, vor. Schließlich stoßen die von den einander zugekehrten Seiten der 2., 3., 4. und 5. Schlundtaschen abstammenden Entodermzellen an der Innenseite des Ektoderms der drei vorderen Branchialbogen zusammen und bilden hier eine einheitliche, unmittelbar unter der Deckschicht befindliche Zelllage. Der geschilderte Prozeß beginnt in der Mitte der Schlundtaschen und schreitet von da dorsal- und ventralwärts vor. Im Bereich des Mandibular- und Hyoidbogens unterbleibt jedoch dieser Vorgang“. Die Diagnose „entodermale“ Zellen hat GREIL auch hier wieder allein auf Grund der Dotterbeladung gestellt. MARCUS, der GREILS Präparate einsah, bestätigt die richtige Schilderung der Befunde durch GREIL, wie er denn auch dessen Ceratodusbilder als korrekt ansah, ist nur nicht der Ansicht, daß die Diagnose der dotterbeladenen Zellen als Entodermzellen richtig ist und fordert den Nachweis der Keimblattzugehörigkeit nach der Zellverbindung. Er ist der Ansicht, daß auch hier die Kiemen vom Ektoderm gebildet werden, nicht vom Entoderm. Ich halte es für wichtig, daß über die angebliche Verdrängung der Sinnesschicht des Ektoderms auch hier alle sicheren Angaben von GREIL selbst fehlen, wie schon betreffs CERATODUS gemeldet wurde.

Die von GREIL beregte Frage ist gewiß schwer zu entscheiden und es liegt mir einstweilen fern, die Möglichkeit seiner Ableitungen für die Urodelen zu bestreiten. Das wesentlichste Ergebnis unserer Untersuchungen ist fraglos das, daß auch hier die Lateralfläche der Kiemenbögen Kiemen hervorbringt, jene Fläche, die einstmals sicher Bereich des Integumentes war. Sollte später dies Integument verdrängt werden, dann wird der letzte sichere Nachweis dafür noch zu führen sein.

B. Die äußeren Kiemen der Anuren.

Eine eigene Art äußerer Kiemenbildungen treffen wir bei den Anuren.

Auch hier finden wir äußere Kiemen an den Kiemenbögen 3, 4, 5, auch hier erfolgt ihre erste Anlage in Gestalt einer zapfenartigen Erhebung auf der Mitte der lateralen Kiemenbogenfläche und, wie bei Gymnophionen und Urodelen, etwa nicht am Dorsalende der sichtbaren Kiemenwülste, wie wir alle von F. ZIEGLERS Modellen her wissen. Aber dann ändert sich der Entwicklungsgang gegen den der Gymnophionen und Urodelen, denn nur eine Reihe von Fiedern geht von der Ventrafläche der zuerst angelegten Kiemenstämme aus. Diese freilich bisher nur an wenigen Anurenarten — aber wohl allen untersuchten — ganz sicher festgestellte Tatsache schließt eine komplette Homologie zwischen den äußeren Gymnophionen- und Urodelenkiemen einerseits und den äußeren Anurenkiemen völlig aus.

Betrachten wir den Bau der fertigen Anurenkiemen! Offenbar immer bleibt der Kiemenstamm einheitlich, was zum Teil gewiß mit der kurzen Gebrauchsdauer der äußeren Anurenkiemen bei nur recht kleinen Tieren in Verbindung stehen wird. Letztere ist wohl auch mit Schuld daran, daß manchmal am kaudalsten Kiemenstammpaar die Fiederbildung ganz unterbleibt. Freilich muß daran gedacht werden, daß, wie bei Hypogeophis, das dritte Kiemenpaar noch sehr spät entwickelt werden könnte, unmittelbar bevor es der bekannten Verdrängung durch das Operculum wieder weicht, und daran, daß die Beobachtungen bezüglich der Fiederbildung wohl kaum je so sorgsam geführt sind, daß kein Stadium übersehen ist. Mit anderen Worten: Sicherlich wohl tritt bei sehr vielen Anuren wenigstens auch hier ein Fiederbesatz von sehr kurzer Dauer auf, der dem Beobachter daher leicht entgeht. Wo eine Fiederbildung erfolgt an der ventralen Kiemenstammseite, da handelt es sich um die Anlage fadiger Gebilde, die selbst bei derselben Art in wechselnder Zahl und Länge vorhanden sind. Auch hier kann eine Neubildung von Fiedern wie bei den andern Amphibien durch Abspaltung von bereits gebildeten erfolgen. Die Fäden sind ziemlich drehrund und in ihrem feineren Aufbau vom Kiemenstamm wenig verschieden.

In der Längsachse der Fiedern treffen wir einen feinen Strang von gallertigem Bindegewebe, das auch schon Fibrillen enthalten kann. Nahe seiner Oberfläche treffen wir auch hier eine einzige unverästelte Blutkapillarschlinge von ansehnlicher

Weite. Das Epithel ist manchmal ganz platt und einschichtig und wird nur an der Basis kubisch (Alytes nach VOGT). Bei Rana ist es sehr stark pigmentiert, auch höher, aber offenbar auch einschichtig (CLEMENS). Seine Zellen buckeln sich an der freien Oberfläche etwas vor. Bei Alytes und Rana finden sich Flimmerhaare auf derselben.

Bekanntlich hat WEINLAND 1854 bei den Larven des Anuren *Nototrema oviferum* glockenförmige zarte Respirationsorgane gefunden, die mit einem fadenartigen langen Stiel der Lateralfläche der Kiemenbögen 3 und 4 aufsaßen. Die feinere Homologisierung der Glocke und des Stieles mit dem Kiemenstamm und den Fiedern der anderen Anuren kann natürlich erst vorgenommen werden, wenn über die Ontogenese der Nototremakiemen Genaueres bekannt wird.

Die übrigen äußeren Anurenkiemen sind jedenfalls alle einander komplett homologe Bildungen.

Wohl sind sie alle auch Derivate der lateralen Kiemenbogenoberfläche, die zunächst stets vom Ektoderm überzogen ist, aber trotzdem hat GREIL bekanntlich behauptet, daß auch diese Kiemen vom Entoderm gebildet würden.

GREIL wies darauf hin, daß bei *Rana esculenta* und *fusca*, bei *Bufo* und *Bombinator* das Schlundtaschenentoderm sich lateralwärts vorschöbe, das Epithel der lateralen Kiemenbogenoberfläche vollständig unterwüchse, dessen Sinnesschicht verdränge und, nur von der belanglosen Deckschicht des Ektoderms noch überdeckt, aktiv die Kiemenbildung übernehme. Das Unterwachsenwerden des Ektoderms von seiten des Entoderms hat schon MAURER 1888 bei RANA beschrieben. Aber nach ihm zeigt die Mittelpartie der Lateralfläche diese Unterwachsung nicht und gerade diese Strecke ist Mutterboden der Kiemen. Für *Bombinator* bestätigt dagegen EKMAN die vollständige Entodermunterwachsung der lateralen Kiemenbogenoberfläche. Bei *Rana fusca* und *esculenta* dagegen findet dieser Autor, daß die Kiemenanlage dorsal der entodermunterwachsenen Region vor sich geht. Lediglich der ventrale Fuß des Kiemenstammes fällt noch in die Unterwachsungszone. EKMAN meint, ebenso verhalte sich *Bufo*, während er unter der lateralen Kiemenbogenoberfläche von *Hyla* nur einzelne Entodermzellen findet, keine geschlossenen Komplexe.

Von einer vollständigen Verdrängung der Sinnesschicht kann EKMAN bei *Bombinator* nichts finden, nicht einmal GREIL selbst gibt darüber genaue Auskunft.

Hier gerade aber liegt doch wohl der Angelpunkt der ganzen Frage, denn GREIL betont nicht die wohl unbestrittene Teilnahme entodermaler Elemente am Aufbau der Kiemen, sondern schreibt ihnen die Kiemenbildung selbst zu. In der letzten Hinsicht aber halte ich GREIL durch EKMANS Experimente, auf die ich verweise, für widerlegt. EKMANS Experimente lehren, daß auch bei den Anuren die Abkunft der äußeren Kiemen eine integumentale geblieben ist. Welche Rolle die entodermalen Zellen unter dem Ektoderm der lateralen Kiemenbogenoberfläche spielen, wissen wir nicht, aber diese Frage berührt unser Problem auch nicht mehr.

C. Die inneren Kiemen der Anuren.

Innere Kiemen treten bei Anuren als büschelförmige Bildungen später als die äußeren Kiemen auf und finden sich auf der konvexen Lateralfäche der Kiemenbögen 3, 4, 5 und 6 (NAUE, F. E. SCHULZE). NAUE hat mit Nachdruck gegen die Ansichten von MILNE-EDWARDS, BALFOUR, CLAUS und BOAS betont, daß bei *Rana temporaria* und *esculenta* wie *Pelobates fuscus* an allen vier Bögen je zwei Kiemenbüschelreihen auftreten. Dagegen hat EKMAN neuerdings für *Bombinator* angegeben, daß der 6. Kiemenbogen nur eine Büschelreihe trage. Bei *Pelobates* ist nach SCHULZE die Reihenstellung zwar nicht zu verkennen, doch nicht so scharf ausgeprägt, wie sie NAUE fand. Wenn letzterer für die von ihm untersuchten Formen angibt, „die Kiemenbäumchen der beiden mittleren Bögen stehen am regelmäßigsten, so daß die einzelnen Bäumchen je zweier Reihen desselben Bogens einander genau gegenüberstehen“, meint SCHULZE, bei *Pelobates* sei weder ein regelmäßiges Alternieren der Glieder benachbarter Reihen, noch ein genaues Gegenüberstehen ganz konsequent durchgeführt. Vielmehr tritt nach SCHULZE „durch Ausweichen der Bäumchen aus den Hauptreihen einerseits und durch Selbständigerwerden eines Seitenzweiges zu einem gesonderten Stämmchen bei manchen Gliedern der Hinterreihe andererseits an den drei vorderen Bögen (und zwar besonders an deren Mittelteile) eine Vermehrung der Längsreihen mit teils alternierender, teils gegenständiger Stellung ein.“ MILNE-EDWARDS äußerte sich früher im selben Sinn, wenn er für die Kiemenbögen 4 und 5 hervorhebt, daß auf ihnen die Kiemenbüschel in jeder Reihe sehr dicht stünden und man in jeder Reihe ein Büschel mehr mit seinem Fuß vorgerückt, die beiden Nachbarn

aber zurückgerückt finde, so daß bei flüchtiger Betrachtung man jede Reihe als Doppelreihe ansprechen könne.

Vermutlich lösen sich die Widersprüche in dem Sinn, daß bei manchen Anuren die kaudale Reihe der inneren Kiemen am 6. Kiemenbogen tatsächlich nicht angelegt wird, daß ferner bei jüngeren Larven die Kiemenbüschel in zwei regelmäßigen Längsreihen angetroffen werden, während mit Zunahme der Kiemenbüschel bei älteren Larven die erwähnten Nebenreihen noch hinzukommen. Die Neigung zur Bildung alternierender Kiemenreihen, die auch BOAS besonders hervorgehoben hat, mag vielen Arten oder sogar Individuen ja abgehen, während sie bei anderen ganz sicher da ist.

Jedes Kiemenbäumchen erlebt sich in Gestalt eines Stammes etwa senkrecht zur Unterfläche. Nach NAUE reicht der Stamm distal bis in die Spitze des Bäumchens. Der gerade Stamm trägt ein Stück oberhalb der lateralen Kiemenbogenfläche die Krone. Diese läßt schräg distal vom Stamm ausgehende verzweigte Äste erkennen, die zu diesem um so spitzwinklicher gestellt erscheinen, je distaler ihre Abgangsstellen liegen. Die distalen Zweige und Äste sind die feinsten. Es zeigt sich, daß die Verzweigung der Kiemenkrone keine regellose ist (SCHULZE). Der vordere und laterale Kiemenstammrand und ebenso die Vorderfläche der primären und sekundären Äste bleiben unverästelt.

SCHULZE findet in der Hauptsache jedes Kiemenbäumchen aus einer sehr reich verzweigten Blutgefäßschlinge bestehend. In den feinsten Zweigen findet man zwischen den Schenkeln der ganz unverästelten Gefäßschlinge einen feinen Strang von embryonalem Bindegewebe, in dem später offenbar auch Fibrillen angetroffen werden. Im Stamm ist das Bindegewebe ansehnlicher entfaltet und drängt die Gefäßschenkel so nicht nur weiter auseinander, sondern schiebt sich sogar noch zwischen sie und das sonst der Gefäßschlinge eng aufsitzende Epithel ein. Kein Zweifel, daß nur die feineren Zweige die Organe der Respiration darstellen und verglichen werden müssen. Ihr Epithel ist, wie schon WILLIAMS und MILNE-EDWARDS wußten, einschichtig, sehr platt und stets ohne Flimmerhaare. An gröberen Ästen und am Stamm geht dies Epithel in einschichtig-kubisches über.

Die Ontogenie der inneren Anurenkiemen hat MAURER bei *Rana esculenta* untersucht. Nach ihm erheben sich auf der Lateralfläche der Kiemenbögen eine vordere und hintere Reihe von Kiemenknötchen schon sehr frühzeitig. Aber nicht immer halten

sich die Knötchen genau an die beiden Kanten der Lateralfläche in ihrem Auftreten, sondern rücken wohl auch gegeneinander vor, „so daß sie sich auf der Mitte der konvexen Oberfläche des Bogens, die vom Ektoderm überzogen ist, treffen“.

Nach EKMANS Darstellung, auf der Untersuchung mehrerer Anuren beruhend, entwickeln sich an den Kiemenbögen 3, 4 und 5 die Anlagen innerer Kiemen in Form „von einer Reihe kleiner Zapfen“ genau auf der Mitte der Lateralfläche, „teilen sich aber sehr bald, und es entstehen zwei Reihen solcher Zapfen. Sie liegen aber ganz dicht nebeneinander“. Nur Bombinator verhält sich etwas anders, indem hier der mitten auf der Lateralfläche angelegten ersten Reihe erst nach einer ganzen Weile die Anlage einer kaudalen Reihe an ihrer Basis folgt. Daß EKMANS Fig. 20 die orale Kiemenreihe über der Mitte der lateralen Kiemenbogenfläche zeigte, kann man nicht behaupten. Es erinnert vielmehr seine Figur ganz an die Anlagen von inneren Ganoiden-, Dipnoer- oder Knochenfischkiemen. Denken wir uns die beiden Knötchenreihen sehr dicht zusammengedrückt, dann ist EKMANS Befund von dem MAURERS nicht verschieden. Die biserial Anlage der inneren Kiemen auf der lateralen Kiemenbogenoberfläche verdient morphologisch besondere Beachtung. Die komplette spezielle Homologie aller inneren Anurenkiemen kann nicht fraglich sein. Auch hier wieder ist die Lateralfläche der Kiemenbögen der Mutterboden der Kiemenbildung.

GREIL hat auch für die inneren Anurenkiemen behauptet, daß ihre Bildung vom Entoderm aus erfolge. Schon MAURER hat diese Möglichkeit erwogen. Er gibt an, daß Vorder- und Hinterfläche der Kiemenbögen von Entoderm, nur die Lateralfläche von Ektoderm überzogen seien. Gerade an der Ento-Ektodermgrenze aber wurden die zwei Kiemenknötchenreihen angelegt. Da MAURER aber diese Knötchenreihen öfter mehr auf der Kiemenbogenmitte antraf, glaubte er, daß die Wahrscheinlichkeit ihrer ektodermalen Genese die größere sei. EKMAN gibt GREIL zu, daß Entodermunterschiebungen auf der Lateralfläche des Kiemenbogens vorkämen und Entoderm wohl auch in die Kiemenknötchen hineingelangen möchte, hat aber nur bei HYLA in letzteren einzelne Entodermzellen sicher beobachtet. Von einer Verdrängung der ektodermalen Sinneschicht hat aber EKMAN nirgends das Geringste gefunden.

Ergebnisse.

Unsere Untersuchung hat zunächst sieben Arten von Kiemen bei Wirbeltieren nachgewiesen (wir sehen vorerst einmal von den Cyklostomen ab). Es ergab sich, daß alle sieben Derivate der lateralen Oberfläche der Kiemenbögen darstellen und damit letzten Endes Abkömmlinge des Integumentes sind.

Ungleich im einzelnen war der Aufbau der sieben Kiemenarten, vor allem bestand da ein erheblicher Unterschied zwischen den sekundären Kiemenblättchen der Cyklostomen-, Fisch- und Dipnoerkiemen einerseits mit ihrem eigentümlichen Kapillarapparat, umwandelt von Pilasterzellen, und allen anderen Kiemen niederer Wirbeltiere andererseits. Jedoch finden wir überall die Epidermis auf eine, höchstens einmal auf zwei Zellagen erniedrigt und stets den respiratorischen Gefäßapparat in charakteristischer Lage in oberflächlicher Schicht des Coriums, womit eine gemeinsame Differenzierungsrichtung sich verrät. Wenn daher GEGENBAUR sagt: „Spezielle Homologie im engeren Sinne bezeichnet das Verhältnis zwischen zwei Organen gleicher Abstammung, die somit aus der gleichen Anlage hervorgegangen, gleiches morphologisches Verhalten darbieten,“ dann würden nach dieser Definition alle Wirbeltierkiemenarten als „speziell homologe“ Gebilde aufzufassen sein.

Beanstandungen der GEGENBAURschen Auffassung der Homologie mögen es rechtfertigen, wenn ich auf den Homologiebegriff selbst zunächst kurz eingehe.

Der Begriff der Homologie ist so alt wie der des Typus. Untrennbar scheinen beide im Geiste eines GOETHE vereint. Die durch CUVIER eröffnete Einsicht in das Wesen der anatomischen Tiertypen, die durch v. BAER vertiefte Erkenntnis, daß allen Typen auch eine eigengesetzliche — „typische“ — Entwicklung zukomme, haben dem Homologiebegriff Heimatsrecht in der vergleichenden Anatomie gegeben.

Die Typen mußten als Zeichen der Gesetzmäßigkeit in der Fülle der organischen Formen empfunden werden. Und woran erkannte man die Typen? An der gleichartigen Lage, Verbindung und Herkunft der Organe ihnen zugehöriger Tierformen. Und doch gab es innerhalb der Typen noch eine ganz ungeheure Mannigfaltigkeit der Formzustände. Aber auch ihr Beherrschtsein von großen Bildungsgesetzen war klar geworden durch Erfahrungen der CUVIERSchen Zeit. Die Kriterien des Typus zeigten auch an Organen und Organteilen im Kleinen und Kleinsten

Formengruppen, so sehr auch die Mannigfaltigkeit das Gemeinsame anfangs zu erdrücken scheinen mochte. Diese Formengruppen waren der Ausdruck weiterer Bildungsgesetze. Was hier zu Gruppen verband, bezeichnete man als Homologie. So entstammt der Homologiebegriff der vergleichenden Erfahrung, mit der er auch seine weitere Ausgestaltung empfing.

Man lernte immer mehr Formen kennen und sah dann, daß anatomisch gleichartige Zustände auch einmal verschiedener Herkunft sein können. Solche Konvergenzbildungen hat FÜRBRINGER als Homomorphieen bezeichnet.

Mit gleicher Lage und Verbindung und ähnlichem Bau gesellte sich erfahrungsgemäß die gleiche Abkunft zweier vergleichener Organe, wenn sie Tieren entstammten, die nach der Systematik ebenfalls zusammen gehörten. Die Systematik aber strebte immer mehr eine Verbreiterung ihrer Fundierung in allseitiger Organuntersuchung an. Damit entsprachen ihre Unterrubriken im wachsenden Maße Kreisen voneinander phyletisch nahestehenden Formen im Sinne der Deszendenztheorie, so daß GEGENBAUR auf Grund der vergleichenden Erfahrung Homologie als das Verhältnis zweier Organe gleicher Abstammung, wie oben erwähnt, bezeichnete. Damit war die Phylogenie als Kriterium des Homologienachweises herangezogen. Und GEGENBAUR verlangte nachdrücklich, daß genau auf die verwandtschaftlichen Verhältnisse der Tiere zu achten sei.

SPEMANN hat auf das Wandelbare unserer phyletischen Vorstellungen hingewiesen, das der vergleichenden Anatomie immer einen hypothetischen Charakter lassen müsse. Das hat niemand klarer wohl erkannt als GEGENBAUR selbst, denn er betont, daß in der Homologie und ihren verschiedenen Formen „nur der Ausdruck der vergleichenden Erfahrung“ zu suchen sei. Um das Hypothetische kommen wir gewiß niemals herum. Es wird vielmehr unsere Aufgabe die sein, zu prüfen, ob unsere augenblickliche Erfahrung die GEGENBAURsche Fassung des Homologiebegriffes duldet oder nicht. Wenn nicht, haben wir den Homologiebegriff entsprechend umzubauen, daß er Gesetzmäßiges umspannt, Ungleichartiges ausschließt.

SPEMANN meint, die kausal-analytische Betrachtungsweise der Formen müsse GEGENBAURs Homologiebegriff ablehnen. Wenn WOLFF aus dem Auge von Triton die Linse operativ entfernte, sah er vom oberen Irisrande aus dem hinteren Irisepithel, nicht

aber von der äußeren Haut über dem Augenbecher, eine neue Linse regenerieren. Diese hatte den typischen Bau der normalen Linse. Auch ist nachgewiesen, daß ein normales Linsenbläschen bei jungen Anurenembryonen und eine normal gebaute Linse entsteht, wenn man vor Auftauchen der echten Linsenanlage an die betreffende Stelle, statt des vorhandenen, ortsfremdes Ektoderm überträgt.

SPEMANN glaubt, das Linsenregenerat des Wassersalamanders oder die Linse der operierten Anurenlarve könne auf Grund der Homomorphie einen Anhänger des GEGENBAURschen Homologiebegriffs versuchen, die Homomorphie als Homologie zu beurteilen.

Ferner meint SPEMANN, es habe wohl keinen Sinn, die normale Linse eines Anurs und eine bei ihm experimentell aus ortsfremdem Ektoderm erzeugte als homomorph zu bezeichnen, denn „angenommen, daß auch die normale Linse ganz unter dem Einfluß des Augenbeckers entsteht, so sind vor Einsetzen dieses Einflusses auch die normalen Linsenbildungszellen nicht von den übrigen indifferenten Epidermiszellen verschieden und der Vorgang ist entwicklungsphysiologisch genau derselbe bei der normalen Entwicklung und im Falle des Experimentes.“ In diesem Schlußsatz liegt der Schlüssel für das Verständnis der SPEMANNschen Kritik.

Homomorphieen werden gewiß je nach dem Grade der Vollkommenheit ihrer anatomischen Übereinkunft auch entwicklungsphysiologisch manche parallele Vorgänge darbieten, ist es doch die Lebensweise, deren formgestaltenden Einfluß wir die Entstehung der Homomorphieen zuschreiben. Entwicklungsphysiologisch-gleiche Vorgänge gestatten aber doch wohl nur physiologische Einblicke, die dem vergleichenden Anatomen für die ihm gewiesenen besonderen Aufgaben bescheidenen Nutzen stiften. Er wird vorerst besten Falls durch sie in die Lage versetzt, eine Homomorphie besser zu begreifen.

Danach geht aber nicht das Hauptstreben des Morphologen. Es zielt ab auf das Verstehen der Homologieen, zu denen die Homomorphie nur einen Problemanteil stellt. Der zweite, unstrittig wichtigste Problemanteil der Homologiefrage ist sozusagen ein geometrischer.

Wie der Typusbegriff im wesentlichen ein geometrischer war und blieb — bezeichnete doch CARL ERNST v. BAER den Typus geradezu als „das Lagerungsverhältnis der organischen Ele-

mente und der Organe“ — so liegt das Entscheidende im Homologiebegriff darin, daß die von ihm umfaßten homomorphen Bildungen in der Ontogenese von geometrisch einander korrespondierenden Ausgangspunkten Ursprung nehmen. Beim Vergleich der ontogenetischen Ausgangsstadien zweier homologer Gebilde aber beziehen wir beide auf das uns vorschwebende „typische“ abstrakte Urbild des Tiertypus selbst oder auf das irgendeiner seiner anatomischen Untergruppen, zu der die zu vergleichenden Tiere in Beziehung stehen. Denn in der Ontogenese veranlaßt Cenogenese ja gelegentlich Entwicklungswege, die das „typische“ der Formenentwicklung eine Zeit lang verdecken können. Die Geschichte der Morphologie kennt Beispiele genug, in denen cenogenetische Störungen der „typischen“ Entwicklung aufs klarste nachgewiesen wurden. Die palingenetischen fraglichen Zustände dann zu erschließen, bleibt, wie GEGENBAUR so eindringlich immer betont hat, behutsamster Benutzung aller übrigen Quellen der Vergleichung vorbehalten, wird aber bei der ungleichen empirischen Basis oft erst auf längerem Wege gelingen können.

Wir definieren also: „homolog sind homomorphe Bildungen innerhalb eines Tiertypus, die ontogenetisch aus korrespondierenden Anlagen der abstrakten Urgestalt dieses Typus oder irgend einer seiner anatomisch-systematischen Untergruppen hervorgehen“. Wenn ich damit den Wortlaut der GEGENBAURschen Homologiedefinition ändere, so tue ichs im Bewußtsein voller Harmonie mit den Grundauffassungen dieses Meisters. Man hat sich daran gestoßen, daß GEGENBAUR Organe gleicher Abstammung als homolog bezeichnete, weil man glaubte, die weiße Weste eigener angeblicher Exaktheit nicht mit Rekonstruktionen der zunächst einmal doch nur erträumten Phylogenie beschmutzen zu dürfen. Gewiß, die oben auch von mir benutzten Termini: „Cenogenese“, „Palingenese“, „gleiche Abstammung“ entstammen dem Hypothesengebäude der Deszendenztheorie, doch man vergesse ja nicht, daß hinter jenen Termini wissenschaftliche Erfahrungen stehen, die ihren soliden Grund in der auf breiter empirischer Basis aufgebauten Typenlehre CUVIERS und in CARL ERNST v. BAERS Erkenntnis der typischen Entwicklung haben. Mit anderen Worten, GEGENBAURs Homologiebegriff steht und fällt nicht mit deszendenztheoretischen Vorstellungen bestimmter Art — die freilich immerhin einigen Halt haben dürften — wenn auch der Wortlaut seiner Definition diesen Eindruck bei flüchtiger Betrachtung erwecken mag. Ich

bin gewiß, Homologieen meiner Definition würden praktisch auch stets solche im Sinne der GEGENBAURschen sein.

Um aber die Bedeutung des Homologiebegriffes für die vergleichende Anatomie noch mehr ins rechte Licht zu setzen, bitte ich zu bedenken, was z. B. einem Morphologen die Homologie der Wirbeltierkiemen besagt. Sie sagt ihm: alle Kiemen der Wirbeltiere, unbeschadet ihrer Einzelausbildung, sind Abkömmlinge lateraler Kiemenbogenoberflächen. Er betrachtet die sieben Kiemenarten der Wirbeltiere fortan als ebensoviele „morphologische Funktionen“ lateraler Kiemenbogenoberflächen, wie etwa der Mathematiker den \sin . und \cos . a als Funktionen von a ansieht. Ist der Morphologe nebenbei Deszendenztheoretiker, so führt ihn diese Erkenntnis wohl zur Vorstellung, daß der in den einzelnen Wirbeltiergruppen in sieben verschiedenen Formen zur Zeit auftauchende respiratorische Grundcharakter der Lateralfläche — das a des Morphologen — durch unendlich lange phyletische Generationen fortvererbt wurde, und die Erhaltung eines uralten Attributes der Provertebratenzeit vorstellt. Zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Ästen des Wirbeltierstammes werden an dieses Attribut Reize der Umwelt herangetreten sein, die seine physiologische Leistung dank der elementaren Eigenschaft alles Lebendigen, auf Reize in bestimmter Form zu reagieren, modifizierten, „anpaßten“ und damit zu anatomischen Veränderungen der Lateralfläche führten. Das a , also der Grundcharakter der lateralen Kiemenbogenoberfläche, wird von jenem Morphologen als das Moment angesehen werden, das wesentlich dazu beiträgt, daß trotz der anatomischen Transmutation zu verschiedenen Zeiten und an verschiedenen Ästen des Wirbeltierstammes Homomorphie alle Kiemenbildung der Wirbeltiere umfaßt, wozu allerdings zu einem Teil die gemeinsame respiratorische Weiterfunktion aller Kiemen beige-steuert haben wird.

Die sieben „morphologischen Funktionen“ werden in seiner Vorstellung ihren Ursprung letzten Endes ihrer phyletischen Entstehungszeit, ihren Modus den speziellen Reizen der damaligen Umwelt und der weiteren Phylogenie verdanken.

So führt die Homologiefrage den Morphologen in die großen Probleme der Entstehung und Entwicklung der organischen Formen mitten hinein. Nicht einige wenige Formmerkmale umspannend, wie die Homomorphie, läßt die Homologie vielmehr große Reihen organischer Bildungen als beherrscht von einer fundamentalen Gesetzmäßigkeit hervortreten.

In den Lagegesetzen des Typus und der Homologie sehe ich unentbehrliche Bausteine jeder generellen Morphologie des Organischen!

Angesichts dieser Verhältnisse hat es trotz SPEMANN gewiß Sinn, wenn man die aus dem Irisrand (Uvea!) des Wassersalamanders regenerierte Linse, wenn man die aus ortsfremden Ektoderm gezüchtete Anurenlinse lediglich als homomorphe Bildungen zum Normalen bezeichnet. Das im Wesentlichen physiologische Problem der Homomorphie wird damit ins richtige Licht gerückt und das Ungleiche der Genese deutlich betont. Daß in den zitierten Beispielen gerade die fundamentale Bedeutung der Keimblätterlehre hervorleuchten dürfte, halte ich morphologisch für das Bedeutksamste. Gewiß wird letzten Endes gerade in den genannten Beispielen die Homomorphie zur Homologie in gewissen Beziehungen stehen, aber in diesen Beispielen eine Notwendigkeit zu finden, den eminent wichtigen und klar umrissenen Homologiebegriff zu ändern, vermag ich nicht.

SPEMANN kann aus dem vermeintlichen Dilemma des Homologiebegriffs charakteristischerweise der Morphologie keinen Ausweg zeigen. Ihm kommt es auf das entwicklungsphysiologische Gleiche an, der Morphologie auf das morphologisch Gleiche. Klar tritt da eine tiefe Kluft der Anschauungen hervor. Aber sie liegt nicht im Problem begründet, sondern im Wesen des Forschers. Der Homologiebegriff ist eminent morphologisch und so wird er seine Ausgestaltung nur aus rein morphologischer Denkweise erhalten können. Bedarf er heute einer Neufassung? Ich glaube, nicht.

Wenden wir nunmehr unser Augenmerk der Homologie der Wirbelterkiemen im besonderen zu.

Unsere sieben Kiemenkategorien zeigen folgende grundlegenden morphologischen Eigentümlichkeiten.

1. Nur *Amphioxus* atmet mit den ganzen lateralen Kiemenbogenoberflächen, nur er mit glatten Oberflächen. Aber ihre geringen Dimensionen werden ontogenetisch frühzeitig wesentlich ausgeglichen, dadurch, daß nach vorn und hinten von ihnen Synptikel aussprossen und die Lateralfäche der Zungenfortsätze den Atmungsbezirk vergrößert.

2. Alle Cranioten atmen mit Teilen der lateralen Kiemenbogenoberflächen. Diese buckeln sich in der Ontogenie zunächst knötchenartig vor und erfahren dann eine komplizierte Umgestaltung ihrer Oberfläche, die ihren Bereich sehr bedeutend erweitert

Die Art und Weise, in dem eine laterale Kiemenbogenoberfläche bei Cranioten Kiemen entstehen läßt, wird von auffallenden Gesetzen beherrscht:

a) Die erste Kiemenanlage **aller inneren Kiemen** (der Fische, Dipnoer und Anuren) erfolgt in Gestalt einer ganzen Anzahl von kleinen Kiemenknötchen, die in zwei dorsoventral verlaufenden Reihen, einer hinteren und einer vorderen auftreten.

b) Die erste Kiemenanlage **aller äußeren Kiemen** geht auf jedem Kiemenbogen aus nur einem einzigen Knötchen auf der Mitte der Lateralfläche hervor.

Für Gruppe a) wie b) gilt das Gesetz, daß nicht die Knötchenanlage selbst direkt zur inneren und äußeren Kieme (respiratorische Kieme) wird. Überall läßt die größer werdende Knötchenanlage vielmehr erst neue Sonderungen entstehen, und diese werden dann zur atmenden Kieme. Die spezielle Art der Sonderung aus der Kiemenknötchenanlage folgt wieder verschiedenen Gesetzen:

a1. So treibt das distale Ende der primären Kiemenblätter bei Selachiern und einigen Teleostern die atmenden Fadenkiemen der Embryonalzeit.

a2. Die Anlage der sekundären Kiemenblättchen erfolgt dagegen überall durch Faltenbildung auf der dorsalen und ventralen Fläche der primären Kiemenblätter.

a3. Eigenen Gesetzen scheint die bäumchenartige Fiederbildung am Stamm der inneren Anurenkiemen zu unterliegen.

b4. Die erste Anlage aller Fiedern am Stamm äußerer Kiemen geht von der ursprünglichen Ventralfläche dieses Stammes aus. Bei Anuren entsteht eine Fiederreihe. Bei allen anderen (zweilungigen Dipnoern, Crossopterygiern, Gymnophionen, Urodelen) erscheinen zunächst zwei Reihen, zu denen gegebenen Falles später noch weitere treten können. Eigenartigerweise wird überall die ursprüngliche Ventralfläche des Kiemenstammes bald zur medial-hinteren. Wo dann zwei Fiederreihen auftauchen, trifft man die eine auf die dorsale, die zweite auf die ventrale Kante dieser Fläche gerückt. Eventuell neu auftauchende Fiederreihen treten zwischen diesen zwei primären Reihen hervor. Nur ausnahmsweise kann nach Besetzung der ganzen ehemals ventralen Kiemenstammfläche noch ein mehrminder großes Stück der ehemals vorderen und hinteren (Necturus) oder gar der ehemals dorsalen (Siren s. bei CLEMENS) Fläche Fiedern treiben. — Diesem Verhalten schließen sich die respiratorischen Fäden auf der nach-

mals medialen Fläche der hinteren Extremitäten männlicher Lepidosiren auffallend an.

Die mikroskopisch-anatomische Ausbildung der Kiemen endlich erfolgt zwar, wie wir sahen, in allgemein gleicher Richtung, läßt aber mindestens den Typus der inneren Cyklostomen-, Fisch- und Dipnoerkiemen scharf von dem aller anderen abgrenzen.

So sehen wir verschiedene Gesetze die Formenbildung der Kiemen beherrschen. Eine Verschiedenartigkeit, die in der Phylogenie der Wirbeltiere sicherlich ihren Ursprung hat.

Wollen wir nun das Homologieverhältnis der einzelnen sieben Kiemenarten zu einander klären und richten wir unsern Blick auf GEGENBAURS bekannte Homologiedefinitionen (Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I, S. 24), dann müssen wir uns überzeugen, daß unser Fall in sein Schema nicht zu bringen ist. Da dies GEGENBAURSCHE Schema nach Mahnung seines weitblickenden Schöpfers „nur der Ausdruck der vergleichenden Erfahrung“ ist, ergibt sich die Aufgabe, den Homologiebegriff entsprechend unserer Erfahrung auszubauen.

Und da möchte ich in Vorschlag bringen, den Begriff der „allgemeinen Homologie“ — als der Homologie der Symmetrie = Homotypie und der Metamerie = Homodynamie als von Homologieformen, die am selben Objekt hervortreten — zu ersetzen durch den einer „Promorphologischen Homologie“. Er hätte alle Homologie der Wirbeltier- usw. Promorphe im Sinne HAECKELS (Generelle Morphologie 1866, Bd. I) zu umfassen. Indem die Ursachen dieser Homologieform wohl in der Vorzeit des Wirbeltierstammes allein aufgefunden werden können, tritt sie in Gegensatz zu GEGENBAURS „spezieller Homologie“, die ich als „morphologische“ bezeichnen möchte. Ihre Ergründung wird der fortschreitenden Erkenntnis aller morphologischen Disziplinen leichter zugänglich sein.

Die „morphologische Homologie“, feststellbar nicht am selben, sondern nur an verschiedenen Objekten, kann in der Quantität und Qualität verschieden sein. Unter der quantitativen morphologischen Homologie verstehe ich GEGENBAURS „komplette“, sowie „inkomplette“ mit den drei Unterformen der letzteren: der „augmentativen“, der „defektiven“ und der „imitatorischen“.

Besonderen Wert legen möchte ich auf die qualitative morphologische Homologie.

Diese Qualität erhält die Homologie durch die gleiche ontogenetische Abkunft = Homogenese (im Sinne der Aus-

führung von S. 130), sowie durch das gleiche morphologische Verhalten = Homomorphie. Beide Qualitäten erweisen sich als nicht unveränderlich.

Sicherlich mußten phylogenetisch einst alle inneren und äußeren Kiemen aus Fadenkiemen ihren Ursprung nehmen, wie noch heute in der Ontogenie. Demgemäß stehen doch offenbar z. B. die heutigen inneren Kiemen (sekundäre Kiemenblättchen) in einem ausdrückbaren Homologieverhältnis zu ihren phyletischen Vorfahren vom Typ der Fadenkiemen. Dies Verhältnis der Mutter zum Kind möchte ich zum Ausdruck bringen dadurch, daß ich die morphologische Qualität der Homogenese abstufe in eine solche, die lediglich den gemeinsamen Ausgangspunkt der homologen Gebilde bezeichnet (Homogenese ersten Grades) und in solche morphologisch-homologe Qualität, die zum gemeinsamen Ursprungspunkt noch ein Stück syndromaler Weiterentwicklung kommen läßt (Homogenese II.—x. Grades).

Fadenkiemen und fertige innere Kiemen würden eine solche gestufte Homogenese besitzen, da die sekundären Kiemenblättchen erst nach Durchlaufen eines Fadenkiemenstadiums gebildet werden konnten. Bei anderen Organen kann die Homogenese viel hochgradiger sein. Homologisiere ich z. B. die Leber einer Katze mit der des Menschen, so haben beide Lebern nicht nur denselben Ursprungsort an der Ventralfläche des Rumpfdarms gleich hinter seinem Anfang (Homogenese I. Grades), sondern auch dasselbe Stadium des Lebersackes von *Amphioxus* (Homogenese II. Grades), dasselbe Stadium der verzweigten, schlauchförmigen *Ammocoetes*leber (Homogenese III. Grades), dasselbe Stadium der plexiformtubulösen Leber niederer *Gnathostomen* (Homogenese IV. Grades) und endlich dasselbe Stadium der Lappchenleber mit den Leberbälkchen höherer Säugetiere (Homogenese V. Grades) gemeinsam. Je höhere Grade die Homogenese aufweist, um so besser gesichert ist die Homologie.

Wir können uns leicht die homogenetischen Beziehungen aller Wirbeltierkiemen klar machen an einem Schema, vgl. S. 136. Die Lage der gemeinsamen Gabelung des Stammbaumes bezeichnet den Grad der Homogenese der verglichenen Kiemenarten. Man sieht z. B.: Die Kiemen des *Amphioxus* und die inneren Fischkiemen hängen nur durch eine Homogenese I. Grades miteinander zusammen, alle Craniotenkiemen unter sich durch eine Homogenese II. Grades, innere Fisch- und Froschkiemen durch eine solche IV. Grades, äußere Anuren- und Urodelen-

Tabellarische Übersicht der ideellen homogenetischen Beziehungen der Wirbeltierkiemen zueinander.

<p>Baumartig aus- sprossende Fiedern [Anuren]</p>	<p>Dorsale und ventrale sekundäre Kiemen- blättchen [Fische, Dipnoer, (Cyklo- stomen?)]</p>	<p>Homo- genese 5. Grades</p>
<p>Distale Fadenkiemen [Sela- chier, einige Teleostei]</p>	<p>Fiederbildung einzeilig [Anuren]</p>	<p>Fiederbildung zweizeilig [zweilungige Dipnoer, Crossopterygier, Gymnophionen, Urdelen]</p>
<p>Teile der Oberfläche der entstandenen primären Kiemenblätter, resp. der Kiemenstämme, sondern sich als Atmungsorgane</p>	<p>Teile der Ventralfläche des entstandenen Kiemenstammes sondern sich als Fiedern</p>	<p>Homo- genese 4. Grades</p>
<p>Als erste Anlage erscheint eine vordere und hintere dorso- ventralverlaufende Knötchenreihe</p>	<p>Als erste Anlage taucht ein Knötchen auf der Mitte der Lateralfläche auf</p>	<p>Homo- genese 3. Grades</p>
<p>Strecken der lateralen Kiemenoberflächen werden als Respirationsorgane differenziert [Ornithoten]</p>	<p>Gebietszuwachs derselben durch lateral ausprossende Synaptikel und die Lateral- fläche der Zungenfortsätze [Acranier]</p>	<p>Homo- genese 2. Grades</p>
<p>Die ganze glatte laterale Kiemenbogen- oberfläche ist Respirationsorgan [hypo- thetische Wirbeltierform]</p>	<p></p>	<p>Homo- genese 1. Grades</p>

kiemen ebenso, äußere und innere Anurenkiemen nur durch eine solche II. Grades usw.

Unser Schema drückt entsprechend unserer Definition der Homogenese zunächst abstrakte formale Beziehungen aus, aber keine phylogenetischen. Wie weit letztere vorliegen, kann meiner Ansicht nach nur eine gründliche Studie nachzuweisen suchen, die auf Grund umfassendster Neuprüfung aller uns heute zu Gebote stehenden Instanzen die phylogenetischen Beziehungen der Anamnier zu einander besser klar gestellt hat, als das bisher auf Grund der Verwertung relativ weniger Organe und Organsysteme möglich war. Die Homologieprüfung eines Organsystems gleicht einer Lotung im unbekanntem Meere. Wie die Summe zahlreicher Lotungen erst über die Morphologie des Meeresgrundes Auskunft geben kann, so erst die Fülle der Homologieforschung zahlreicher Systeme über jenen historischen Urgrund, der sich zur Mitwelt der Wirbeltiere umgeformt haben wird.

Die zweite morphologische Qualität ist die des „anatomisch-gleichen Verhaltens“ (Homomorphie). Auch sie kann gestuft sein. Manchmal gibt sie sich als glatte anatomische Übereinkunft. Das ist z. B. zwischen den sekundären Kiemenblättern der inneren Kiemen bei Cyklostomen, allen Fischen und Dipnoern der Fall. Das andere Mal ist dagegen eine wesentliche Annäherung im anatomischen Befund festzustellen, aber keine volle Übereinkunft. Das ist der Fall z. B. zwischen Fadenkiemen mit unverästelter Gefäßschlinge und normalen Gefäßwänden und den sekundären Kiemenblättchen innerer Kiemen mit dem Kapillarnetz, umwandelt von Pilasterzellen. Solche Annäherung im anatomischen Bau kann nicht als dem Wesen der Homologie fremd abgelehnt werden.

Denn, wenn auch wenigstens bei Knochenfischen die Ontogenie der sekundären Kiemenblättchen uns die Entstehung ihres eigenartigen Gefäßnetzes aus einer einfachen Kapillarschlinge der Fadenkiemen nicht mehr vorführt (vgl. S. 96), so kann jenes Gefäßnetz doch phylogenetisch aus einer anderen Bildung gar nicht entstanden sein, da ohne jeden Zweifel die einfach umwandeten Gefäße älter sind als der Gefäßapparat, den wir in den sekundären Kiemenblättchen vorfinden. Jene Ontogenie kann also nur verkürzt den stammesgeschichtlichen Vorgang darbieten. Wenn aber die morphologische Zusammengehörigkeit der Fadenkiemen, oder richtiger ihres Typus, und der inneren Kiemen als sicher anzusehen ist, dann liefert die Anatomie der inneren Anuren-

kiemen und die Anatomie der äußeren Dipnoer- und Crossopterygierkiemen, sowie die der Amphibienkiemen auch keinen Punkt, der ihre morphologische Abtrennung von den inneren Kiemen rechtfertigen könnte.

Es muß also die gestufte Qualität der „Homomorphie“ als dem Wesen der morphologischen Homologie nicht fremd, wohl zugestanden werden. Ob die Nichtübereinkunft hier phylogenetisch weiteren Abstand andeutet als die Übereinkunft, ist wohl mindestens zweifelhaft, da Anlaß zur Annahme besteht, daß die einst respirierenden primären Fischkiemenblätter vom Typ der Fadenkiemen waren. Ihre Kinder sind sozusagen die sekundären Kiemenblättchen auf ihrer Dorsal- und Ventralfläche mit ihrem viel komplizierteren Aufbau. Andererseits werden primäre Kiemenblätter der Ontogenie oder ebenso Fadenkiemen, von gleichem Bau mit den äußeren Kiemen, von letzteren trotzdem genetisch weit getrennt!

Die beiden Qualitäten der morphologischen Homologie können nun, wie man leicht einsehen wird, mit allen Quantitätsarten sich verbinden, so daß wir auf Grund unserer Kiemenuntersuchung den Homologiebegriff als wesentlich erweitert erkennen.

Wieweit die Kategorien der morphologischen Homologie der Kiemen phylogenetisch verschiedene Wege ausdrücken, kann nur phylogenetische Untersuchung des Kiemenproblems ergeben, die durch die Nachforschung nach der Homologie natürlich nicht ersetzt werden kann. Letztere hat ihr aber den Boden geebnet durch den Nachweis der Vergleichsberechtigung der Wirbeltierkiemen nicht nur, sondern auch durch objektive Klarstellung ihrer Differenzierungsrichtungen und Grade.

Aber unsere Homologiestudie hat uns auch auf einen Punkt geführt, der geeignet erscheint, neue Wege in benachbarte Gebiete der Morphologie zu suchen. Wir werden besonders zu prüfen haben die Stellung weiterer akzessorischer Kiemenorgane zur Grunderkenntnis, daß die Kiemen aller Wirbeltiere Derivate der lateralen Kiemenbogenoberflächen sind. Ja, wir werden das vielumstrittene Problem der Lungenphylogenie vom Standpunkt dieser Erkenntnis aus neu zu beleuchten suchen, desgleichen das der Herkunft der Schwimmblasen. Endlich werden wir den Blick noch weiter zurückwenden und uns die Frage vorlegen, wie kamen die Vertebraten dazu, ihre Hautatmung so an die Kiemenregion zu binden, wie wir das heute antreffen?

Literaturverzeichnis.

Einen sehr guten Nachweis der Kiemenliteratur bringt die unten zitierte Arbeit von CLEMENS. — Ich führe daher nur die über diese Zusammenstellung hinaus benutzten Arbeiten an.

- 1) BENHAM, B., The structure of the pharyngeal bars of Amphioxus. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. XXXV.
- 2) BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte und der Anatomie der Gymnophionen. Zool. Jahrbücher Anatomie 1897, Bd. X.
- 3) BRAUS, H., Über die Entstehung der Kiemen, ein Beitrag zur Homologiefrage. Zeitschr. f. Morphol. u. Anthropol. 1914, Bd. XVIII.
- 4) BREHM (ZUR STRASSEN), Tierleben, Bd. IV. Leipzig 1912.
- 5) BASHFORD, DEAN, Chimaeroid fishes and their development. Washington 1906.
- 6) BUDGETT, J. S., On the breeding habits of some West-African fishes, with an account of the external features in development of *Protopterus annectens* and a description of the Larva of *Polypterus Lapradei*. Transactions of the zoological Society of London 1903, Vol. XVI.
- 7) CLEMENS, P., Die äußeren Kiemen der Wirbeltiere. Anat. Hefte, 1. Abt., 1895, Bd. V.
- 8) DRÖSCHER, W., Beiträge zur Kenntnis der histologischen Struktur der Kiemen der Plagiostomen. Archiv f. Naturgesch., Bd. I. Berlin 1882.
- 9) EKMAN, G., Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Kiemenregion (Kiemenfäden und Kiemenpalten) einiger anurer Amphibien. Morphol. Jahrbuch 1913, Bd. XLVII.
- 10) FAUSSEK, V., Beiträge zur Histologie der Kiemen der Fische und Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. 1902, Bd. LX.
- 11) GEGENBAUR, C., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. I u. II, 1898—1901.
- 12) GOETTE, A., Über die Kiemen der Fische. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie 1901, Bd. LXIX.
- 13) GREIL, A., Über die Homologie der Anamnierkiemen. Anat. Anz. 1906, Bd. XXVIII.
- 14) Ders., Über die Entstehung der Kiemenderivate von *Ceratodus Forsteri*. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1906.
- 15) Ders., Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefäßsystems von *Ceratodus Forsteri*. Denkschr. d. med.-nat. Gesellsch. zu Jena 1913, Bd. IV.
- 16) KERR, J. G., The external features in the development of *Lepidosiren paradoxa*. Philos. Transactions of the Royal Society of London 1900, Serie B, Vol. 192.
- 17) KERR, J. G., The embryology of certain of the lower fishes, and its bearing upon Vertebrate Morphology. Proceedings of the Royal Physik. Soc. Edinburgh 1906, Bd. XVI.

- 18) KUPFFER, C. VON, Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von Ammonoetes und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1895.
- 19) MARCUS, H., Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen, I. Archiv f. mikr. Anat. 1908, Bd. LXXI.
- 20) MECKEL, J., System der vergleichenden Anatomie 1833, Bd. VI.
- 21) MOROFF, TH., Über die Entwicklung der Kiemen der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anat. 1902, Bd. LX.
- 22) Ders., Über die Entwicklung der Kiemen bei Fischen. Archiv f. mikr. Anat. 1904, Bd. LXIV.
- 23) MÜLLER, F. W., Über die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei Lepidosteus osseus. Archiv f. mikr. Anat. 1897, Bd. XLIX.
- 24) OPPEL, A., Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere 1906, Bd. VI.
- 25) SCHAFFER, JOS., Zur Kenntnis des histologischen und anatomischen Baues von Ammonoetes. Anat. Anz. 1895, Bd. X.
- 26) Ders., Über das Epithel des Kiemendarmes von Ammonoetes nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen. Archiv f. mikr. Anat. 1895, Bd. XLV.
- 27) SCHULZE, F. E., Über die inneren Kiemen der Batrachierlarven, II. Mitteilung. Abhandl. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin 1892.
- 28) SEMON, R., Vermeintliche „äußere“ Kiemen bei Ceratodusembryonen. Anat. Anz. 1895, Bd. X.
- 29) SPEMANN, H., Zur Geschichte und Kritik des Begriffs der Homologie. Die Kultur der Gegenwart 1915, Teil III, Abt. 4.

Tafelerklärung.

Tafel 6.

Fig. 1. Amphioxus. Entwicklung einer äußeren Kiemengangsöffnung in lateraler Aufsicht. Das hellgrau gezeichnete Integument ist durchsichtig gedacht, das Viszeralskelett dunkel gehalten. *A*, *B*, *C*, *D* bezeichnen aufeinander folgende Stadien. (Schematisch.)

Fig. 2. Amphioxus. Schematische Darstellung des Verlaufs der Kiemengefäße in lateraler Aufsicht auf den Kiemendarm. Zwei Kiemerbögen sind nach Abtrennung der Metapleuralfalte und Längsdurchschneidung des sogenannten Ligamentum denticulatum dargestellt. *a* Aorta dorsalis, *g* Geflecht im Ligamentum denticulatum, *l* Durchschnitstelle des Ligamentum denticulatum inferius, *s* Synaptikel, *z* Zungenfortsatz, *b* Bulbillus der Kiemerbogenarterie. (Nach den Darstellungen von SPENGLER und BOVERI kombiniert.)

Fig. 3. Amphioxus. Schematischer vertikaler Längsschnitt: *a* eines Kiemerbogens, *b* eines Zungenfortsatzes. (Zur Ergänzung des Kreislaufschemas in Fig. 2.) *av* Aorta ventralis, *hyp.a* Hypobranchialrinnenarterien, *coel* Coelomkanal, *skg* Gefäß des Skelettstabes,

m mediales Kiemenbogengefäß, *h* Hauptgefäß, *g* Geflecht im Ligamentum denticulatum, *sg* Synaptikelgefäß, *ad* Aorta dorsalis.

Fig. 4. *Petromyzon marinus*. Stücke dreier primärer Kiemenblätter, besetzt mit alternierenden Reihen sekundärer Kiemenblättchen in Aufsicht auf eine Kiemengangswand. Typisches Bild für das Verhalten auch aller inneren Fischkiemen.

Fig. 5. *Ceratodus Forsteri*. Erstes ontogenetisches Auftreten der zwei dorsoventralen Reihen primärer Kiemenblätter: *a* nach GREILS Modell eines Kiemenbogens; *b* Horizontalschnitt eines jungen Kiemenbogens. (Schematisch.)

Fig. 6. *Acipenser*. Erstes ontogenetisches Auftreten primärer Kiemenblätter im Horizontalschnitt. Am 2. und 3. Kiemenbogen sieht man je eine vordere und hintere Reihe. In rechter Figurseite ist die Verschlussmembran der Kiemengänge noch intakt. (Nach GOETTE.)

Fig. 7. *Salmo salar*. Ontogenetische Entwicklung eines Kiemenbogens in vier Stadien. Anfangsstufe oben, Endstufe unten. In letzterer erstes Auftreten sekundärer Kiemenblättchen. Links laterale, rechts mediale Kiemenbogenoberfläche. *h* hintere, *v* vordere Knötchenreihe (vgl. S. 99). (Zusammengestellt nach GOETTE.)

Fig. 8. *Spinax niger*. Kopfregion in lateraler Ansicht (Stadium L). Septumwulst auf der Mitte der lateralen Kiemenbogenoberfläche I, II und III deutlich. Hinter ihm tauchen auf der Lateralfläche des II. Kiemenbogens vier, auf derjenigen des III. Kiemenbogens ein Kiemenknötchen als erste Anlage der Hinterreihe primärer Kiemenblätter auf.

Fig. 9. *Torpedo*. Sechs Stadien der Kiemenbogenentwicklung. Oben frühestes, unten ältestes Stadium. Links laterale, rechts mediale Kiemenbogenoberfläche. *s* Septum, *v* vordere, *h* hintere Kiemenknötchenreihe, *kn* Viszeralknorpel. (Zusammengestellt nach GOETTE.)

Fig. 10. *Trygon pastinaca*. Plakoidzähne auf dem freien Rand und der lateralen Spitze primärer Kiemenblätter nach zwei mikrophotographischen Aufnahmen.

Tafel 7.

Fig. 11. *Orthogoriscus mola*. Zähnchen auf dem stark verdickten äußeren und weniger verdickten inneren Rand eines primären Kiemenblattes. Zwischen beiden Rändern Reste sekundärer Kiemenblätter.

Fig. 12. *Torpedo*. Fadenkiemen *f* auf der Hinterfläche eines Kiemenbogens, zum Teil durch das durchsichtige Septum von vorne gesehen. (Nach GOETTE.)

Fig. 13. *Chimaera Collei*. Spiralgedrehte Fadenkiemen. (Nach BASHFORD DEAN.)

Fig. 14. a) *Protopterus annectens*. Erste knötchenförmige ontogenetische Anlage des Kiemenstammes äußerer Kiemen der Kiemenbögen III—VI auf dem Dorsalende der Lateralfläche.

b) *Lepidosiren paradoxa*. Biseriale Anlage der Fiedern äußerer Kiemen auf der erst lateralen, dann ventrokaudalen, danach medio-kaudalen Kiemenstammfläche.

c) *Lepidosiren paradoxa* auf dem Höhepunkt der Kiemenentfaltung. Zwischen 1. und 2. Kieme die Anlage der Vorderextremität (a nach BUDGETT, b und c nach KERR).

Fig. 15. *Lepidosiren paradoxa*. a) Mediale Hinterfläche einer Hinterextremität eines männlichen Tieres außerhalb der Brutzeit mit der Anlage respirierender Fäden, welche im größten Teil der Extremität zunächst in zwei Reihen stehen. b) Dieselbe Fläche bei beginnender Brutzeit. Die Fäden haben ihre größte Länge aber noch nicht erreicht. (Nach KERR.)

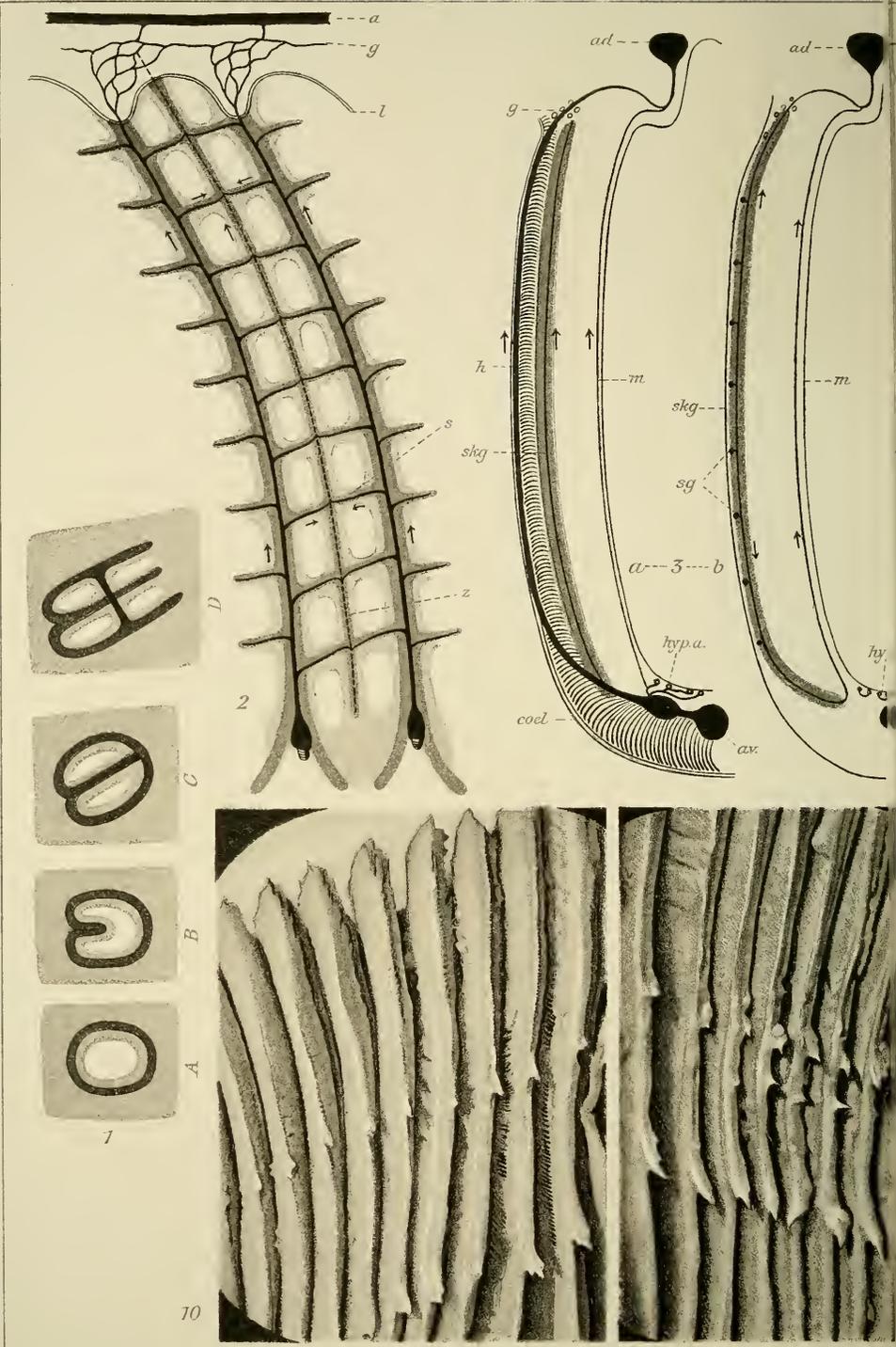
Fig. 16. *Petromyzon*. Ontogenetische Entwicklung eines Kiemenbogens in sechs Horizontalschnitten. Der runde Querschnitt des Viszeralknorpels ist dunkel gehalten. (Vgl. S. 111—113 [1—3 nach v. KUPFFER, 4—6 nach GOETTE].)

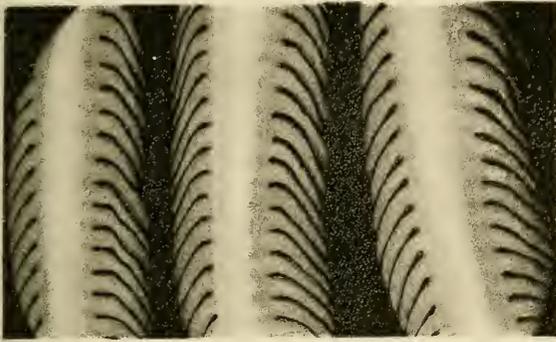
Fig. 17. *Petromyzon*. Schematische Darstellung der zwei Möglichkeiten der Verbreitung von Ektoderm (schwarz) und Entoderm (weiß) am Horizontalschnitt von vier Paar Kiemenbögen. Rechts 1., links 2. gedachter Fall. Frühestes Embryonalstadium hinten, ältestes vorn (vgl. S. 114).

Fig. 18 a—c. *Hypogeophis rostratus*. Erste ontogenetische Anlage des Kiemenstammes äußerer Kiemen auf der Lateralfläche der Kiemenbögen III und IV. a) Ventralansicht. b) Seitenansicht. c) Auftauchen der biserialen Fiederanlagen auf der zuerst lateralen, endlich aber mediokaudalen Kiemenstammfläche. (Nach A. BRAUER.)

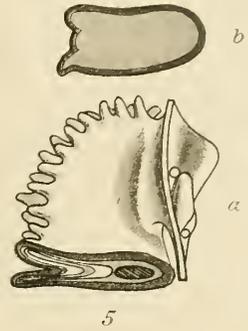
Fig. 19. *Molge alpestris*. Erste ontogenetische Anlage des Kiemenstammes der äußeren Kiemen auf der Lateralfläche des 3.—5. Kiemenbogens. Das Relief der Körperoberfläche wurde bei langsamem Drehen des Objektes in einseitigem Licht gezeichnet.

Die Zeichnungen zu Fig. 11 und 19 verdanke ich der kunstgeübten Hand des Herrn GILTSCH-Jena, zu Fig. 8 der Liebenswürdigkeit von Fräulein K. WALLENSTEIN-Köln.

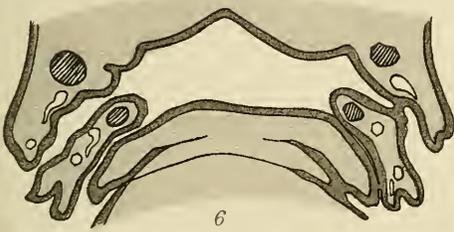




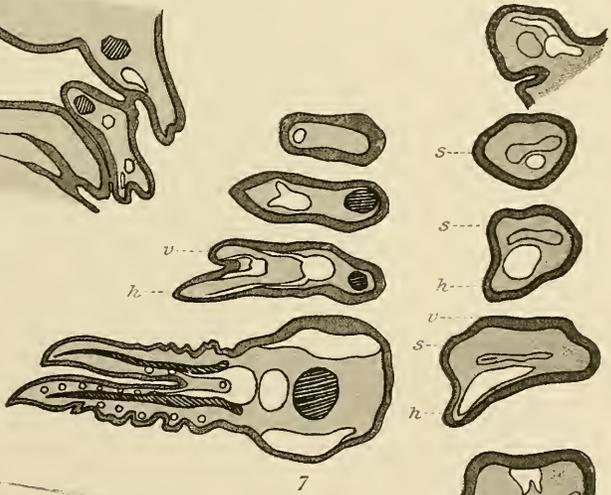
4



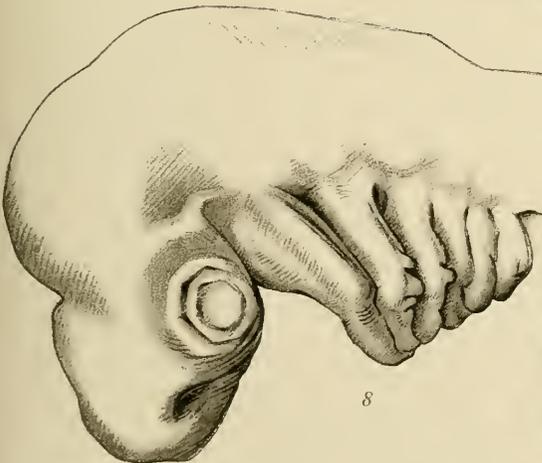
5



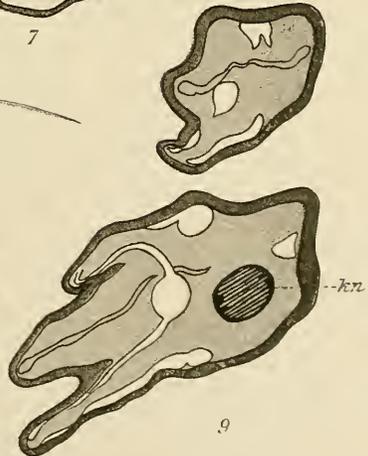
6



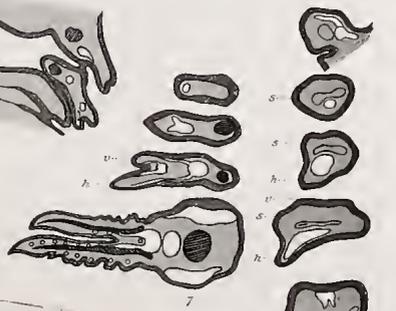
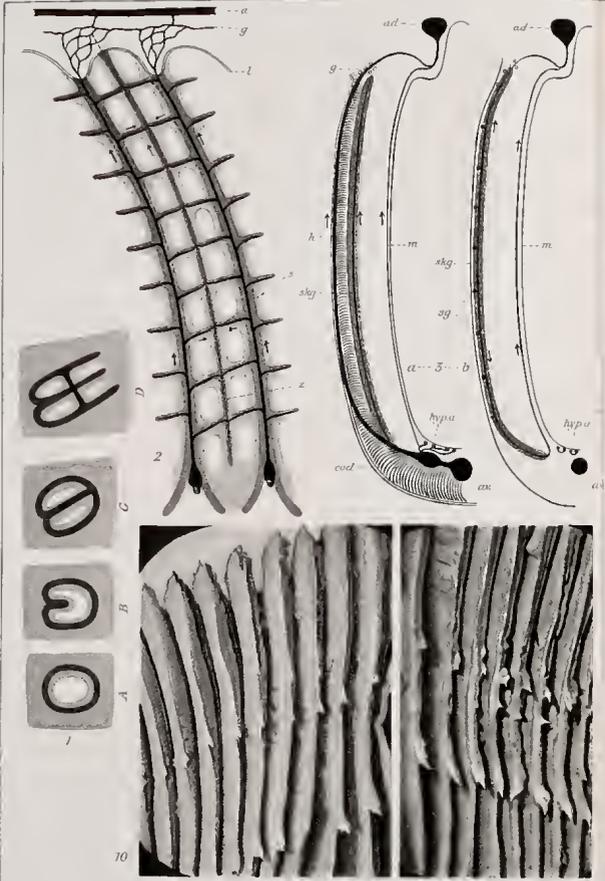
7

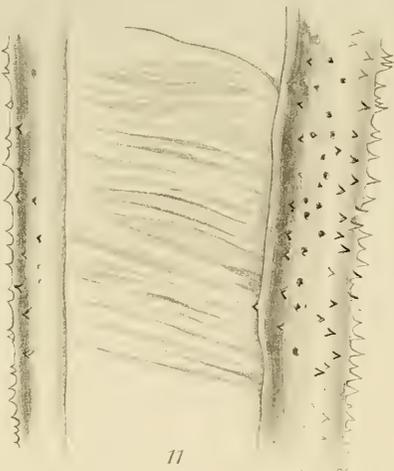


8

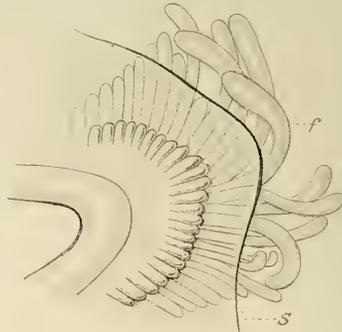


9





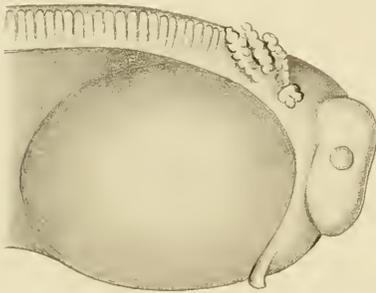
11



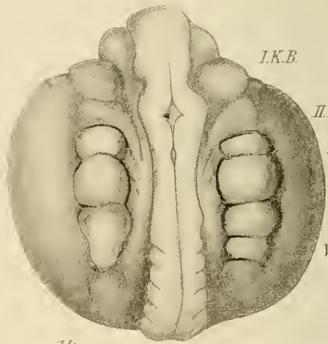
12



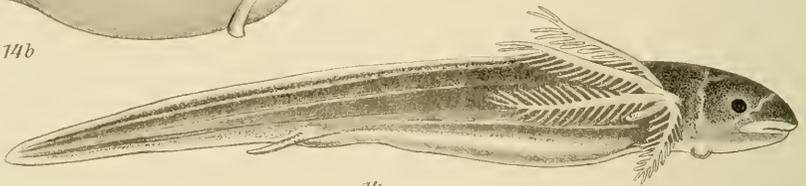
13



14b



14a



14c



15a



15b

