

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 5—11.

IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier.

Einleitung.

Es ist nicht zufällig gewesen, dass die Reihe der Untersuchungen, deren Veröffentlichung ich unter dem obigen Titel begonnen habe, mit der Erörterung derjenigen Probleme anhub, welche den Mund und die Hypophysis betreffen. Die Frage nach der Natur des Mundes ist der Angelpunkt, um den sich das ganze morphogenetische Problem des Wirbelthierkörpers dreht, und die Erkenntnis, dass derselbe aus früheren Kiemenspalten hervorgegangen sei, der Eckstein, auf dem ein völlig neues Gebäude der Vertebraten-Morphologie sich aufrichten muss und sich aufrichten lässt. Wer sich einbildet, es handle sich nur darum, durch jenen Nachweis von der Kiemenspalten-Natur des Mundes die Homologie von Rückenmark und Bauchmark festzustellen, oder gar nur die an sich sehr wenig sagende Ansicht GEOFFROY'S des Älteren zu erhärten, »die Insecten seien auf dem Rücken laufende Wirbelthiere« — woraus dann sich folgern lässt, die Wirbelthiere seien auf dem Rücken laufende Insecten, — der verkennt völlig die Tragweite der Phylogenie, deren Inhalt wahrlich nicht mit der noch so detaillirten graphischen Aufzeichnung einiger Stammbäume erschöpft ist, die vielmehr die genaue, ich möchte fast sagen aetenmäßige, Darlegung des ganzen Entwicklungsganges sämtlicher heute lebender Thiere, vor Allem aber der Wirbelthiere, als des höchsten und aus nahe-liegenden Gründen interessantesten und wichtigsten Organismenstammes zu geben verpflichtet und fähig ist. Aber der Organismus heißt

Organismus, weil er aus Organen besteht; seine Geschichte schreiben, heißt also die Geschichte seiner sämtlichen Organe schreiben. Sich vorstellen, man habe nur irgend ein der Chorda ähnliches oder gleichgelagertes Derivat des Entoderms zu suchen, um darauf gestützt von Vorfahren der Wirbelthiere zu reden, oder aber Segmentaltrichter so oder so zu deuten, um Verwandtschaften bewiesen oder abgewiesen zu haben, heißt mit den phylogenetischen Problemen Hasard spielen; nur diejenige Hypothese, welche Chorda, Segmentalorgane, Kiemen, Auge, Ohr, Nase, Mund, After, Flossen etc., kurz den ganzen Körper bis in seine feinsten Ausgestaltungen mit gleicher Sorgfalt behandelt und auf einfachere Grundlagen reducirt, — nur eine solche überaus umfangreiche Arbeit kann als dem gewaltigen Problem adäquat betrachtet werden; und zu einer solchen Behandlung desselben schicken sich die vorliegenden »Studien« an.

Das Vorausstellen des Mundes beruht auf der Absicht, den Punkt hervorzuheben, auf dessen Entscheidung Alles ankommt. Die Entscheidung selbst aber ist nicht allein aus der Untersuchung des Mundes abzuleiten, wie denn auch die früheren Capitel bei Weitem nicht, ja nicht einmal annähernd, erschöpfen, was zu sagen ist¹; vielmehr müssen von allen Seiten Hilfstuppen herbeigeführt werden, welche die an sich nicht unzweifelhaften, aus der Bildung des Mundes selbst genommenen Argumente bekräftigen und das Zurückkommen auf dieselben, ihre Ausdehnung auf weitere Gebiete erforderlich machen. Solche Hilfsargumente bietet der Wirbelthierkörper aber fast in jedem Organe: die Auswahl und die Reihenfolge der Einführung derselben richtet sich aber nicht nach der sog. Dignität der Organe, sondern nach ihrer Beweiskraft für die Lösung des Grundproblems.

Es sind nun, seitdem ich im »Ursprung der Wirbelthiere« die ausschlaggebende Bedeutung der Frage nach der Natur des Mundes hervorhob, von zwei Seiten Versuche gemacht worden, diese Frage anders zu beantworten als ich. Der eine Versuch ging von Prof. SEMPER aus: die Meinung dieses Forschers ist indess mehr auf Diagramme fundirt, als auf Betrachtung wirklich phylogenetischer Processe. Ich lasse sie daher vor der Hand auf sich beruhen.

¹ In der III. Studie (Hypophysis v. Petromyzon) habe ich schon erwähnt, dass ich von Neuem die Entstehung des Mundes und der Hypophysis der Teleostier auf die Beteiligung von Ectoderm und Entoderm untersucht habe: Ich bin dabei eben so wie Prof. HOFFMANN (Zur Ontogenie der Knochenfische, Arch. f. mikr. Anatomie 23 p. 99) zur Erkenntnis gekommen, dass in der That Ectoderm die Mundbucht und die Hypophysis bildet. Ausführlicher werde ich später darüber sprechen.

Der zweite Forscher ist mein verstorbener Freund BALFOUR, welcher meinen Auffassungen über die Mundfrage sich nicht anzuschließen vermochte, und eine andere Hypothese aufstellte, der zufolge der gegenwärtige Mund der Wirbelthiere auch zugleich der Urmund sei, welcher bei den Vorfahren der jetzigen Vertebraten als Saugmund fungirt habe. Diese Hypothese stützt BALFOUR auf die Natur des Cyclostomen-Mauls, auf das Vorkommen von Saugnäpfen bei Amphibienlarven, bei *Lepidosteus* und bei den Ascidien. Man mag darüber nachlesen, was er in der *Comp. Embryology* II, p. 263 sagt.

Dieser Auffassung den Boden zu entziehen und dadurch die meinige erneut zu stützen, ward für mich die nächste Aufgabe. Das Hauptargument BALFOUR's liegt in seiner Auffassung des knorpeligen Kiemenskelettes der Petromyzonten, aus dessen Beschaffenheit sowohl er, wie viele, ja wohl alle seiner Vorgänger, den Beweis schöpfen zu können meinten, die Petromyzonten hätten nie Kiefer besessen. Die Beweisführung stützt sich auf die Meinung, Kiefer seien umgewandelte »innere« Kiemenbogen; die Petromyzonten besäßen keine inneren Kiemenbogen, sondern nur ein »äußeres« Kiemenskelett, von dem die letzten Spuren bei den übrigen Wirbelthieren in den sog. »äußeren« Kiemenbogen der Selachier noch vorhanden seien. Ohne Kiefer sei aber ein beißendes Maul nicht zu denken; da also zur Zeit der bereits bestehenden Function des Saugmauls keine inneren Kiemenbogen vorhanden seien, könne eben auch gar nicht von einer Umwandlung derselben aus Kiemenspalten geredet werden.

Es entstand also für mich die Aufgabe, nachzuweisen, dass die Petromyzonten von Hause aus kein Saugmaul gehabt, dass sie vielmehr Kiefer besessen, die aber jetzt verloren sind; um diesen Nachweis zu liefern, musste ich vor allen Dingen den Satz von der Homologie der sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier mit dem Knorpelskelett der Petromyzonten auf seine Tragkraft prüfen, event. die darauf gegründeten, sehr weit greifenden Folgerungen zurückweisen.

Dieser Nachweis lässt sich nun freilich nicht ausschließlich auf dem gewöhnlichen Wege der »vergleichenden Untersuchung« fertiger Structuren bewirken, sie erfordert vielmehr die ausgiebigste Berücksichtigung der Embryologie. Wollte ich mich darauf beschränken, die Homologisirung der sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier mit dem gesammten Kiemenskelett der Petromyzonten als unrichtig nachzuweisen, so hätte ich nichts weiter zu thun, als die Entstehung jener beiden Knorpel im Haifisch-Embryo darzustellen und damit die *toto coclo* verschiedene Entstehung des Knorpelskeletts der Petromyzontenkiemen zu vergleichen: danach

würde Jeder sofort die Unrichtigkeit dieses Vergleichs einsehen; ich hätte meine These bewiesen und könnte die Folgerungen daraus ziehen.

Aber einmal im Begriff, die Structur und Bildungsweise des Kiemenskeletts zweier so wichtiger Gruppen, wie Selachier und Petro-myzonten, in einigen Details zu verfolgen, halte ich es dem Gesamtzweck, den ich mit diesen »Studien« verfolge, förderlicher, wenn ich mich gleich daran gebe, Bau und Entstehung der Wirbelthierkiemen in verschiedenen Richtungen zu verfolgen, — überzeugt, dass eine solche Untersuchung sehr viel dazu beitragen wird, unrichtige Vorstellungen zu bannen, und einer einheitlichen Betrachtung dieser und anderer Structuren den Weg zu ebnen. Ich werde dabei mit der genauen Darstellung der Entwicklungsweise der Selachierkiemen beginnen. Ich wähle zu dieser Darstellung die Bogen, welche zwischen der zweiten und vierten echten Kiemenspalte liegen; dazu bestimmt mich die Rücksicht auf die Complicationen, welche sowohl die vorderen als die hinteren Kiemenbogen, die ersteren durch den Zungenbein-Kieferapparat, die letzteren durch die Brustflossen erlitten haben, oder erlitten haben könnten. Einer der mittleren Kiemenbogen ist wegen der Abwesenheit solcher Complicationen das günstigere, typischere Object.

Ich beginne mit der Beschreibung eines Stadiums, in welchem bereits die zu dem betreffenden Bogen gehörige Abtheilung der Kopfhöhlen den größten Theil ihres Lumens verloren hat und sich anschickt, aus ihren Wandungen die Musculatur des Kiemenbogens zu bilden. In allzugroße Einzelheiten werde ich mich um so weniger einlassen, als schon die größeren Züge dieser Ausbildung des Neuen und Überraschenden genug bieten, und hier nur diejenigen Faeta dargestellt werden sollen, welche directen Bezug auf die morphologischen Probleme haben, deren Erledigung uns interessirt. Der Reichthum der Details ist so groß, dass ich sonst fürchten müsste, vom Hundertsten ins Tausendste zu gerathen, und darüber die Hauptaufgabe zu versäumen. Zudem wird sich ohnedies bald die Gelegenheit bieten, einige dieser Details, besonders auch die Entstehungsweise der Kopfhöhlen selbst zu schildern, um dadurch Anhaltspunkte zur Beurtheilung anderweiter Probleme der beträchtlichsten Natur zu erhalten.

1. Die Entstehung und Differenzirung der Kiemenbogengefäße.

Der Horizontalschnitt des Kiemenbogens (Taf. 5 Fig. 1 und 2) bildet zu dieser Zeit ein Oval, dessen Längsdurchmesser schräg gegen den Querschnitt des Körpers gerichtet ist. Umgeben ist er durch eine

dichte Schicht von hohen Epithelzellen, deren nach außen gerichtete schmalste Zone aus Ectoderm-, die ganze übrige Partie aus Entodermzellen gebildet ist. Einen Unterschied dieser beiden Zellarten vermag man nicht wahrzunehmen. An der nach außen und hinten gerichteten Stelle beginnt eine kleine Ausstülpung sich geltend zu machen, die wie eine Blase erscheint (Fig. 2 *KA*). Es ist die erste Andeutung eines Kiemenblattes. Am Grunde dieser Ausstülpung findet sich das primitive Blutgefäß des Kiemenbogens (Fig. 1 und 2 *A*), welches als einfacher, aber bereits von einer deutlichen Schicht Mesodermzellen umgebener, innerlich glatt umrandeter Hohlraum erscheint, ziemlich erfüllt von Blutkörpern, deren Zahl aber freilich sehr variiren kann. Die Mitte des Kiemenbogens wird eingenommen von den Wandungen der Kopfhöhle (Fig. 1 und 2 *Mu*). Dieselbe hat ihr Lumen verloren, bildet also zunächst nur eine Doppelreihe von Zellen, die aber nach der Darmseite zu etwas zahlreicher, ja wohl mehrreihig sind, zumal auch der Schnitt nicht gerade auf die Querebene der Kopfhöhle gerathen ist. An der entgegengesetzten Seite bleibt noch das Lumen schwach erkennbar bestehen, die es umgebenden Zellen erhalten sich auch noch am längsten in ihrer ursprünglichen Gestalt. Die Gestalt der Kopfhöhlenwandung ist auf der hinteren Seite etwas concav zufolge des Druckes, den der Gefäßbogen ausübt. Auf der vorderen Seite dagegen, welche ziemlich gerade verläuft, liegen nahe der Mitte einige mattgefärbte Zellen, die einer Art zu sein scheinen: es sind Nervenzellen, die den Vagusast des Bogens bilden (Fig. 2 *N*). Der Rest des Innenraums des ganzen Kiemenbogens wird aus Mesodermzellen gebildet, welche lose an einander liegen, nur zwischen Blutgefäß und Ausstülpung des Kiemenblattes etwas dichter gefügt sind.

Dies die Ingredienzien, aus denen der Kiemenbogen sich in diesem Stadium zusammensetzt, deren Aus- und Umbildung nun weiter verfolgt werden soll.

Zunächst aber wird es gut sein, darzustellen, wie der hier abgebildete Schnitt in seinen nach oben und nach unten belegenen Fortsetzungen sich darstellt. Nach oben läuft die Kopfhöhlenwandung blind aus; das Blutgefäß biegt nach oben und hinten um und wird ein Aortenbogen, der sich zunächst in die zugehörige Aorta derselben Seite ergießt; der Nerv mündet in sein großes Ganglion, welches über der oberen Commissur der zweiten Kiemenspalte liegt. Es ist aber bemerkenswerth, dass er, je weiter nach dem Rücken resp. nach dem Ganglion zu, sich um so mehr nach außen, d. h. dicht an das äußere Epithel des Bogens begiebt, und sich demgemäß von den Urmuskel-

zellen der Kopfhöhlenwandung entfernt. Nach unten erweitert sich die Kopfhöhlenwandung wieder zu einer wirklichen Höhlung, deren Wandungen schließlich in die Pericardialhäute sich fortsetzen, wie es schon durch VAN WIJHE (Über die Mesodermsegmente und die Entw. der Nerven d. Selachier-Kopfes. Verh. kgl. Akad. v. Wetensch. Amsterdam 1882. p. 10) mit Recht gegenüber BALFOUR's Angaben behauptet wird; das Gefäß biegt nach innen und unten um und bildet einen der Hauptäste der Kiemenarterie; der Nerv bleibt innig an der Vorderwand der Kopfhöhle angeschlossen und endet in den Zellen derselben in der Nähe des Pericardiums.

Es sei noch gestattet, die Bemerkung zu machen, dass in noch früherem Stadium der Gefäßbogen näher der visceralen Seite des gesammten Kiemenbogens befindlich ist, und erst allmählich weiter nach außen rückt.

Diese Bewegung behält er auch bei, wenn die weitere Entwicklung Platz greift, welche dazu führt, Nebenströme für das Blut zu bilden. Diese Nebenströme sind eine Consequenz der Kiemenblattbildung. So wie diese sich ausstülpfen — es geschieht zuerst an dem hinteren und von der Mitte zu nach unten gelegenen Rande — bilden sich gleichzeitig Hohlräume in ihnen, welche mit dem Hauptgefäßstamm communiciren. Das zurückkehrende Blut sucht sich allmählich eigne Canäle nach hinten von dem Gefäßstamm: diese kleinen Gefäßschleifen münden in einen allmählich sich bildenden gemeinsamen feinen Gefäßstamm aus, welcher sich weiter zum Rücken hinauf wieder in den Hauptstamm ergießt. Es ist dieser kleine Nebenstrom der Anfang der Kiemenvenen (Taf. 5 Fig. 3 und 4 H. V.).

Etwas später stülpfen sich auch an der Vorderseite des Kiemenbogens, in der unmittelbaren Nähe des Nervenstammes, Kiemenblätter aus; gleichzeitig damit bilden sich auch hier kleine Gefäßschleifen und ein kleiner Nebenfluss für den aufsteigenden Blutstrom, dessen Hauptbewegung freilich immer noch in dem Hauptgefäß vor sich geht. Zwischen den beiden kleinen Venenstämmchen existiren zwei Querbrücken (Taf. 5 Fig. 4, 5, 10, 11 *Comm.*), von denen eine allmählich ganz besonders groß wird: wir werden sie später wieder antreffen und mittels ihrer Existenz eine sehr wichtige topographische Bestimmung vornehmen, und daran anknüpfend eine Correctur bisheriger Auffassungen vornehmen können, deren Tragweite sehr bedeutend ist.

Beide Venenstämmchen münden also anfänglich in den Hauptgefäßstamm wieder ein.

Es ist hier der Ort, gleich auf einen wichtigen Punkt hinzuweisen, der später gleichfalls wieder zur Sprache kommen wird.

Bei dem ausgewachsenen Haifisch findet sich ein ganz anderer Gefäßverlauf in den Kiemenbogen, als in den hier beschriebenen Anfangsstadien des Embryo. Das Blut tritt durch die Kiemenarterie in den Kiemenbogen ein, getrieben vom Herzstoß. Durch die Zweige, welche von der Arterie in die Kiemenblättchen gehen, tritt es in diese ein, und läuft zurück in die Venen. Der Querschnitt der Arterie vermindert sich, je weiter hinauf sie gegen den Rücken geht, der Querschnitt der beiderseitigen Kiemenvenen vergrößert sich in derselben Weise, nur mit dem Unterschiede, dass vor der Hälfte ihres Verlaufs, etwas unter dem mittleren Gelenk der Mittelstücke des Kiemenbogens die vordere Kiemenvene durch die Queranastomose einen großen Theil des Blutes der hinteren empfängt und zufolge davon einen sehr viel bedeutenderen Querschnitt annimmt, als sie bis dahin hatte, während umgekehrt die hintere stark abnimmt.

Wenn ich als vordere Kiemenvene diejenige beschreibe, welche in jedem Visceralbogen näher dem Auge, als hintere diejenige bezeichne, welche näher der Brustflosse liegt, so weiche ich darin von der herkömmlichen Terminologie ab; nicht ohne triftigen Grund.

Es hängt nämlich viel davon ab, ob man die Kiemenblättchenreihen der Selachier und auch die der übrigen Fische als zu einem Bogen, oder zu einer Spalte resp. Kiemensack gehörig betrachten soll. Das könnte an sich irrelevant erscheinen, ist es aber durchaus nicht im phylogenetischen Sinne. Bekanntlich existiren bei den Myxinoiden scharf bestimmte Kiemensäcke mit inneren und äußeren Kiemengängen; bei den Teleostiern dagegen als entgegengesetztem Pole giebt es keine Säcke, vielmehr Kiemenbögen mit doppelter Reihe von Kiemenblättchen. Welcher dieser beiden Bildungen kommt die Priorität zu?

Der bisherige Standpunkt neigte sich zu Gunsten der Kiemensäcke, — in dem »Ursprung der Wirbelthiere« p. 45 habe ich den andern eingenommen. Dass ich Recht habe, werde ich im Laufe dieser Aufsätze auf das Eingehendste erweisen: anticipirend ändere ich aber demzufolge die Terminologie und nenne die Venenstämme vordere resp. hintere, je nachdem sie sich zu dem Kiemenbogen, nicht zu dem Kiemensack gelagert finden.

Die Embryologie der Selachier kommt nun meinen Anschauungen in so fern zu Hilfe, als die ursprüngliche Aortenwurzel identisch ist mit der ursprünglichen Kiemenarterie, deren dorsales Stück eben Aortenwurzel heißt. Im weiteren Verlauf der Entwicklung, den ich oben darstellte, bilden sich Nebenströme als Kiemenvenen aus, welche freilich anfänglich in die dorsale Partie der Arterie einmünden: die

vordere dieser Kiemenvenen vergrößert sich aber in ihrem dorsalen Stück beträchtlich, da sie durch die Quercommissur auch den Haupttheil des Blutes der hinteren Vene empfängt. So giebt es ein Stadium, wo die vordere Vene eben so groß ist, wie die Arterie und wo beide gemeinsam in den Aortenbogen sich ergießen, der aber eben nur das dorsale Stück der Arterie ist. Aber auch dabei bleibt es nicht stehen. Vielmehr wächst die Vene auf Kosten der Arterie, welche zusammen mit der hinteren Vene sich als kleine Gefäße in den nun dominirend gewordenen vorderen Venenstamm ergießen. Hierauf verliert die Arterie vollkommen den Zusammenhang mit der vorderen Vene, die nun allein den Aortenbogen darstellt; und da das Blut aus der Arterie nicht weiter kann, so verliert sie auch allmählich den Zustrom aus der bedeutend kleineren hinteren Vene; diese wird selbständig und findet eine Verbindung mit dem vorbeilaufenden Aortenbogen des nächst folgenden Kiemenbogens, so dass schließlich jeder Aortenbogen sein Blut aus zwei sehr ungleich großen Venen zweier verschiedener Kiemenbogen erhält.

Diese Verhältnisse haben, wie gesagt, beträchtliche phylogenetische Bedeutung, deshalb stelle ich sie hier cursorisch dar, lasse aber im Übrigen die Entwicklung der weiteren Blutgefäße der Kiemenbogen, speciell auch die des nutritiven Systems, auf sich beruhen. Später freilich wird auch das erörtert werden.

2. Differenzirung der Kiemenbogenmuskulatur.

Die Veränderungen, welche der Muskelschlauch (Kopfhöhle) des auf Fig. 1 u. 2 im Querschnitt dargestellten Kiemenbogens erleidet, sind im Wesentlichen die folgenden.

Der Schlauch, dessen Durchmesser anfänglich nahezu überall gleich war, auf dem dargestellten Schnitt aber schon beträchtlich ungleich geworden ist, indem die Spitze und die Basis sich stark von einander entfernen, wodurch die Mitte gedehnt und ausgezogen wird, setzt diese Bewegung fort. Die Elemente, welche die Mitte zusammensetzen, werden aus hohen, mit ihrem Längsdurchmesser dem verstrichenen Lumen zugekehrten Zellen zu eubischen, dann zu runden und schließlich zu länglichen Zellen, deren Querdurchmesser beträchtlich den Höhendurchmesser übertrifft. Zugleich rücken die Zellen beider Wände, die sich bisher einander gegenüber standen, durch einander, so dass es scheint, als befände sich hier nur eine Reihe Zellen; diese Verdünnung der Mitte geht gleichzeitig mit der Vergrößerung des Arterienstammes und der Entwicklung der Venenstämme vor sich; die verdünnte Mitte des

Muskelschlauches trennt dabei die Arterie von dem vorderen Venenstamm (Taf. 5 Fig. 3, 4, 6, 7, 8); dabei erfährt der Muskelschlauch auch eine Krümmung. Ja, sobald sich die Commissuren der Venenstämme bilden, wird auch an diesen Stellen die Continuität des Muskelschlauches unterbrochen. An der dünnsten Stelle verläuft ferner der Vagusast. Die Spitze, d. h. also das distale Ende des Schlauches behält seine rundliche Form bei, die Zellen bleiben in ihrer ursprünglichen Gestalt, d. h. sie convergiren gegen den Mittelpunkt und sind beträchtlich höher als lang und breit; auch bleibt ein schmaler Hohlraum bestehen, — der Rest der ursprünglichen Kopfhöhle. Die Basis dagegen scheint die stärkste Zunahme der Zellen zu erfahren: die Zellen bleiben dabei hoch, und dicht an einander gelagert, und statt wie die Mitte die Reihen durch einander zu schieben, vergrößert sich vielmehr ihre Zahl, so dass bald 3—5 Reihen über einander erscheinen. Diese Vermehrung der Zellen am proximalen Ende des Schlauches scheint bedingt zu sein durch die Lagerung am concaven Theil des Kiemenbogens: bei gleich starkem Wachsthum muss es hier zu einer Anhäufung kommen; auch zeigt sich nichts derart weder am obersten, dorsalen Ende des Muskelschlauches, noch am ventralen, wo er in die Pericardialwandung übergeht. Wir werden bald erkennen, dass diese Betrachtung nicht nutzlos ist.

Durch Blutgefäße, Nerv, und durch die eigene Verdünnung geschieden, zerfällt der Muskelschlauch also mehr und mehr in einen äußeren und einen inneren Theil.

Während dies geschieht, geht auch eine Veränderung in den, alle diese Theile umgebenden Mesodermzellen vor sich.

Ich erwähnte schon, dass die Räume der Hauptblutströme von scharfen Rändern umgeben werden; noch sind das freilich keine Gefäßwände, aber es ist die Vorbereitung zu ihrer Herstellung. Die Zellen des Mesoderms, welche diese Räume zunächst umgeben, verbinden sich allmählich zu festen Wandungen und schließen dadurch die Blutströme zu wirklichen Gefäßen ein.

Gleichzeitig tritt aber am proximalen Ende des Kiemenbogens, gleich hinter der Mitte, eine Verdichtung der Mesodermzellen ein. Während sie auf der distalen Hälfte sich lockern, und jede einzelne Zelle durch Ausläufer mit ihren Nachbarn in Verbindung tritt, pressen sich die am proximalen, dem Darm zugewandten Ende des Bogens befindlichen dichter und dichter an einander; von Ausläufern sieht man nichts, vielmehr runden sich alle Zellen, dann platten sie sich gegenseitig ab, und schließlich entsteht zur Zeit, wo die mehr ventral gelegene der beiden Quercommissuren der Venen sich kräftig zu entwickeln

anfängt, dicht dahinter, in dem Winkel zwischen dem proximalen Theil des Muskelschlauches, der Quereommissur und der hinteren Vene eine Anhäufung von Zellen, welche eine unregelmäßig concentrische Lagerung aufweist: der erste Anfang des knorpeligen Kiemensbogens (Taf. 5 Fig. 4, 5 *J.K.*).

Derselbe liegt also im Anbeginn hinter d. h. analwärts von dem proximalen Theil des Muskelschlauches. Die Bildung desselben schreitet von der Mitte nach beiden Enden, d. h. gegen den Rücken wie gegen den Bauch zu, fort. In dem Abschnitt aber, welcher zwischen der oberen und der unteren venösen Gefäßcommissur liegt, wo also bereits der Zusammenhang zwischen proximaler und distaler Portion des Muskelschlauches gelockert, ja nahezu ganz gewichen ist, erfolgt die Verdichtung des Mesodermgewebes auch auf der andern Seite, neben der vorderen Vene, so dass die wenigen Zellen des Muskelschlauches, welche zwischen beiden concentrisch gelagerten Mesodermzellmassen befindlich sind, fast ganz verschwinden (Taf. 5 Fig. 8 u. 9).

Nach oben wie nach unten setzt sich nun die Knorpelbildung fort, aber stärker gekrümmt, als der Muskelschlauch, so dass des letzteren proximale Portion außerhalb des Knorpels bleibt, letzterer also auch nicht in eine vordere und hintere Partie zerfällt.

Es tritt nun eine Erscheinung auf, welche die Entwicklung der Visceralbogen und aller ihrer Componenten sehr complicirt, zu deren richtiger Darstellung ich etwas weiter ausholen muss.

Von vorn herein ist der Embryo der Selachier nicht auf einer geraden Längsachse gebildet, vielmehr ist dieselbe je weiter gegen das Vorderende zu, um so mehr gekrümmt. Die Krümmung ist am stärksten im Kopfe. Dadurch aber ist die Linie der Rückencontour sehr viel länger als die der Bauchcontour; ja, da der Darm, dessen Ausstülpungen die Kiemensäcke vorstellen, nicht bis an das Ende des Vorderkörpers geht, vielmehr weit davor schon endet, — oder, wenn man will, anfängt, — so liegt es in der Natur der Sache, dass die Kiemenspalten mit ihren Höhendurchmessern mehr oder weniger radial um einen Mittelpunkt gestellt sind, welcher im Dottersack liegt. Sonach stehen die Kiemenspalten nicht senkrecht zu der Horizontalebene des Körpers. Aber sie stehen eben so wenig senkrecht zur Verticalebene, vielmehr sind sie je weiter nach hinten, in um so spitzerem Winkel gegen die verticale Längsebene geneigt, und je weiter die Entwicklung vorschreitet, um so stärker wird diese Neigung.

Dies muss man im Auge behalten, um den jetzt zu beschreibenden Vorgang richtig zu verstehen.

Die Kiemenspalten liegen anfänglich nahezu auf der Mitte des Körpers, wenn schon immer mehr dem Bauch zu, als dem Rücken.

Je weiter in der Entwicklung vorschreitend, um so mehr findet sich aber die äußere Kiemenspalte nach dem Bauche zu gewendet, während die innere vom Darm aus sogar erst nach oben gerichtet erscheint.

Die Wachstumsprocesse, welche diese Verschiebungen hervorbringen, liegen zum wesentlichsten Theil in den dorsalen Theilen der Visceralbogen, welche, statt immer weiter gegen den Rücken hin zu wachsen, vielmehr die Kiemenspalten überdachend erst nach außen und dann nach unten wachsen.

In Folge dieser Wendung schiebt sich die dorsale Portion der Muskelschläuche jedes Visceralbogens zugleich nach hinten und nach außen (Taf. 5 Fig. 5), ja allmählich nach unten. Dadurch wird das Dach jeder Kiemenspalte viel länger, die Kiemenspalte selbst, je weiter nach außen um so kleiner und niedriger.

Eine umgekehrte Wachstumsrichtung nimmt aber der knorpelige Bogen. Er wächst zwar auch nach hinten und allmählich nach unten, aber sein Wachstum richtet sich nach innen unter die Wirbelsäule.

In Folge dieser verschiedenen Wachstumsrichtungen verändert sich die relative Lagerung von Muskelschlauch und Knorpelbogen beträchtlich, und es geschieht, dass die proximale Portion des dorsalen Stückes des Muskelschlauches an die Hinterseite des dazu gehörigen oberen Stückes des knorpeligen Bogens geräth; sie macht also eine Drehung fast um die ganze Peripherie des Knorpelbogens herum, da sie eigentlich an die Innenseite inseriren sollte, aber nun den ganzen Weg um die Vorder- und Außenseite zurückgelegt hat, um sich schließlich an der Hinterseite zu inseriren (Taf. 7 Fig. 1, 2, 4 *M. int. arc.*).

Zugleich aber geräth sie in die Nähe des benachbarten hinteren knorpeligen Bogens, und inserirt sich auch an ihn.

Die Richtung der Muskelfasern, die sich aus den Muskelschläuchen entwickeln, ist von Hause aus eine auf die Horizontalebene des Körpers senkrechte. Sie bleibt es auch an der Mitte der Kiemendiaphragmen, und vor Allen an den proximalen Stücken, welche von Anfang an sich von dem ganzen Schlauch abgetrennt haben (Taf. 7 Fig. 1—6 *M. add.*).

Die Fasern aber, welche dorsal liegen und durch den eben beschriebenen Wachstumsprocess nach hinten, außen und unten gerathen, nehmen auch die entsprechenden Richtungen an, und so kommt es, dass die dorsale proximale Portion des Schlauches sehräg, ja nahezu horizontal gelagert ist, während die distale nicht nur sehräg

sich richtet, sondern sogar über die Horizontalebene hinaus nach unten geht (Taf. 5 Fig. 5 *Mu.*, Taf. 7 Fig. 1—6).

Fragen wir nun danach, welche Muskeln aus diesen Processen resultiren, so erkennen wir in den distalen Portionen, welche im Innern jedes Visceralbogens aus den Mittelstücken sich hervorbilden, die *Musculi interbranchiales*¹ (Taf. 7 Fig. 1—4 *M. int.*). Die dorsalen, nach hinten, außen und unten umgebogenen distalen Portionen des Muskelschlauches werden zum *M. constrictor superficialis*, dessen weitere Ausgestaltung erst beschrieben werden soll, wenn die weitere Entwicklung des Knorpelskeletts dargestellt sein wird.

Aus den dorsalen proximalen Theilen des Muskelschlauches gehen hervor: die *Musculi interarcuales*, welche die späteren obersten Gliedstücke jedes Knorpelbogens mit denen des folgenden resp. mit den oberen Mittelstücken des zugehörigen Bogens verbinden. Auch die Bäuche dieser Muskeln, welche quer herüber von dem oberen Ende des oberen Mittelstückes zu dem gleichnamigen Theil des folgenden Knorpelbogens ziehen, gehören zu diesen Portionen².

Der merkwürdige Muskel, welcher gleich zu Anfang als proximale Portion des gesammten Muskelschlauches erst durch die Venen-Commissuren und nachher durch den Knorpelbogen abgetrennt wurde, entwickelt sich zum *Adductor arcus visceralis*³ (Taf. 6 Fig. 4—7, Taf. 7 Fig. 1—6). Die Insertion dieses Muskels hat GEGENBAUR⁴ Anlass zu Betrachtungen gegeben, die nicht hinreichend begründet erscheinen, auf die ich aber erst später eingehen will, nach Darstellung der Entwicklung des Knorpelskelettes. Schon hier aber will ich aussprechen, dass beide Autoren, GEGENBAUR wie VETTER, einen viel bedenklicheren Fehler gemacht haben, indem sie den *Adductor mandibulae* als homodynam mit den *Adductores arcuum visceralium* beschreiben. Die später darzustellende Entwicklungsgeschichte des gesammten Kiefer- und Zungenbeinapparates wird erweisen, dass der *Adductor mandibulae* vielmehr mit den gesammten Muskeln eines oder mehrerer Visceralbogen homodynam ist, über-

¹ VETTER, Kiemen- und Kiefern musculatur der Fische. Jenaische Zeitschr. VIII.

² Es ist sonach nicht richtig, wenn VETTER (l. c. p. 445) den Verlauf so darstellt, dass diese Muskeln zu dem vorhergehenden Bogen ziehen. Sie gehören immer dem Muskelschlauche des vorderen der beiden Bogen an, die sie mit einander verbinden.

³ VETTER, l. c. p. 446.

⁴ GEGENBAUR, Kopfskelett p. 149, 150.

haupt aber Verhältnisse darbietet, welche ihn durchaus isolirt erscheinen lassen.

Die ventralen Portionen der Visceralbogen-Muskelschläuche entwickeln sich in analoger Weise wie die dorsalen; die wesentlicheren Unterschiede werden hervorgebracht durch die ursprünglichen Beziehungen zum Pericardium, und durch die Complicationen, welche das Vor- und Herabrücken der aus den Urwirbeln resultirenden Körpermuscultur mit sich bringt.

Wie an der dorsalen Seite schlägt sich auch an der ventralen die proximale Portion des Muskelschlauches um die Fortsetzung des Knorpelbogens herum und bildet die tiefen Portionen des *Musculus constrictor superficialis*¹; diesen Namen verdienen sie freilich nur *cum grano salis*, denn der *Constrictor superficialis* sollte nur aus denjenigen Muskeln bestehen, welche von den distalen Portionen der ursprünglichen Muskelschläuche abstammen. In der That sind diese Muskeln auch vorhanden, aber in der VETTER'schen Monographie falsch gedeutet worden. Er beschreibt sie als einen Theil der *M. coraco-areuales*, unter dem Namen *M. coraco-branchiales*; sie haben aber ursprünglich nichts gemein mit *M. coraco-hyoidens*, setzen sich vielmehr nur an ihn an, durch eine Fascie von ihm getrennt. Der *M. coraco-hyoidens* ist ein echter Körpermuskel, aus den Urwirbeln herstammend, und hat genetisch nichts mit der Visceralbogen-Muscultur zu schaffen².

Der Zusammenhang der einzelnen Muskelschläuche der Visceralbogen mit dem Pericardium löst sich allmählich, sobald die Knorpel sich bilden, an welche die Muskelfasern sich ansetzen.

Ich wende mich nun zu der

3. Differenzirung der knorpeligen Theile des Visceralbogens.

Im vorigen Abschnitt ward bereits dargestellt, wie der Knorpelbogen³ sich zuerst in der Mitte zwischen den beiden Venencommissuren

¹ VETTER, l. c. p. 410 und 450.

² Hierauf hat schon VAN WIJUE aufmerksam gemacht l. c. p. 11.

Es herrscht beträchtliche Verwirrung sowohl in der Nomenclatur, wie auch in der Deutung der gesammten, zwischen Unterkiefer und Schultergürtel liegenden Musculatur. JOHANNES MÜLLER, GÖTTE, SCHNEIDER und VETTER haben darüber gearbeitet, aber wenig Einstimmigkeit erzielt. In einer späteren Studie, welche das Muskelsystem in toto behandeln wird, hoffe ich diese Verwirrung zu heben.

³ d. h. der wahre, sog. innere; dass dieser Ausdruck indess unpassend ist, wird Jedem begreiflich werden, der die jetzt folgende Darstellung der Entwicklung

aus den sich verdichtenden Mesodermmzellen anlegt (Taf. 5 Fig. 4 u. 5 *J. K.*); es ist zugleich auch gesagt, dass er sich nach oben und unten fortsetzt, und dass er auf der hinter der zugehörigen Musculatur gelegenen Seite zuerst sich bildet. Erst etwas später, wenn die Trennung des Muskelschlauches in eine proximale (*Adductor*) und distale (*Constrictor*) Portion vor sich gegangen ist, greift die Knorpelbildung um die Vorderseite der abgeschnürten proximalen Partie herum (Taf. 6 Fig. 1—9).

In diesem Stadium nehmen wir die weitere Entwicklung nun auf.

Aus dem ursprünglichen Knorpelstück, welches zuerst entsteht, gehen die beiden mittleren Bogenstücke hervor. Sie reichen nach oben und nach unten bis an die Partien, wo der proximale Theil des Muskelschlauches wieder durch eine dünne Lamelle mit dem distalen in Zusammenhang tritt. Es geschieht hierdurch, dass die mittleren Bogenstücke auf ihrer Innenseite ausgehöhlt sind, dass diese Höhle die Insertionspunkte für die *Adductores* bildet, welche am breitesten gerade in der Mitte erscheinen. An dieser Stelle bleibt der Knorpel ohne Höhlung, und es ist gerade auch an dieser Stelle, wo die untere und bleibende Venencommissur liegt, und wo sich das Gelenk bildet, welches das obere und untere Mittelstück von einander scheidet.

Wo nun die proximale Partie des Muskelschlauches sich um den Knorpelbogen herumschlägt, entsteht eben sowohl dorsal wie ventral je ein neues Gelenk, und dadurch gliedert sich das Basale am Rücken und das *Copulare* am Bauch von den Mittelstücken ab, je weiter die Entwicklung fortschreitet, und eine Trennung der proximalen Portion des Muskelschlauches in *Adductor* und *Interarcualis* an der dorsalen, und *Adductor* und *Coracobranchialis* an der ventralen Seite sich ausbildet.

Die weiteren Differenzirungsvorgänge bestehen in der Ausbildung der Gelenke, Verbreiterung oder Leistenbildung der Muskelinsertionspunkte und in der mehr oder weniger verschränkten Lagerung der einzelnen Muskelportionen und Knorpelstücke. Darauf will ich nicht weiter eingehen. Nur einen Punkt will ich noch berühren.

Ich erwähnte vorhin Betrachtungen, welche GEGENBAUR angestellt hat, um die merkwürdige Insertion der *Adductores* in Höhlungen statt auf Vorwölbungen resp. Verdickungen zu erklären. GEGENBAUR meint, dass hierdurch eine *Öconomie* des Raumes hergestellt werde, da

des ganzen Knorpelskelettes liest, und daraus die Überzeugung schöpft, dass von äußeren Knorpelbogen nur missbräuchlich die Rede sein kann.

bei Zunahme der Musculatur und Verdickung ihres Ansatzpunktes die Schlundpartie eingeengt würde, welche von den Visceralbogen umgeben wird. Dies mag zugegeben werden, erklärt aber nicht das Zustandekommen des Verhältnisses. Wir werden schwerlich fehl gehen, wenn wir voraussetzen, dass von Hause aus der ganze Knorpelbogen aus einem einzigen Stück bestanden habe, welches hinter dem zugehörigen Muskelschlauche gelegen gewesen, ja vielleicht sogar neben, d. h. nach innen von dessen proximaler Portion. Höchst wahrscheinlich war von Anfang an dieser Bogen viel weniger gekrümmt, als er jetzt erscheint. Ich erwähnte schon vorhin Erscheinungen in der Bildung der dorsalen Partien der Visceralbogen, welche eine Bewegung nach außen hinten und unten der Muskelschläuche annehmen lassen, setzte aber hinzu, dass die oberen Knorpelbogenstücke eine verschiedene Beugung nach innen erleiden. Wir werden gleich eine andere Reihe von Erscheinungen kennen lernen, welche sich nur auf dieselbe Weise erklären lassen, nämlich die Abschnürung der obersten Theile der epithelialen Wandungen der dorsalen Kiemenspalten-Commissuren. Auch diese Erscheinung weist darauf hin, dass eine von oben nach unten gehende Umbeugung stattgefunden hat, — ehe sie stattfand mussten also alle Theile des Visceralbogens weniger gekrümmt erscheinen, also auch der Knorpelbogen steiler gerichtet sein.

Es steht nun offenbar hiermit in Zusammenhang, dass die Vertiefungen für die Insertion der Adductores am größten sind bei den Rochen, welche die Abplattung des gesammten Körpers am weitesten getrieben haben (Taf. 7 Fig. 5 u. 6). Am geringsten entwickelt sind dagegen diese Gruben und die zugehörigen Adductores bei den Notidaniden, und bei diesen letzteren sind die Visceralbogen auch noch am steilsten, die äußeren Kiemenspalten am höchsten.

Stellen wir uns nun vor, dass durch die Depression des Körpers die ursprünglich aus einem Stück bestehenden Knorpelbogen gekrümmt wurden, so leuchtet ein, dass die proximalen Portionen des Muskelschlauches auf die innere Seite der größten Krümmung des Knorpelbogens gerathen mussten, dass sie also auch hier eine Insertion fanden. Wo sie um den Knorpel sich herumschlängten, war offenbar ein *Locus minoris resistentiae*, und dort entstanden Gelenke: es gliederten sich sowohl das Basale, wie das Copulare von dem bisher einheitlichen Knorpelbogen ab. Die Insertionspunkte der innen vom Knorpelbogen befindlichen proximalen Portion bedurften stärkerer Ansatzpunkte, um nun allein und selbständig das abgetrennte Mittelstück zu beugen: es wuchs also der Knorpel allmählich von vorn um den Muskelbauch der

jetzt schon als Adductoren zu bezeichnenden Muskel herum: gleichzeitig aber schwächte sich der Beugepunkt des Mittelstückes und ward zu einem Gelenk, welches nun das obere und untere Mittelstück des gesammten Knorpelbogens herstellte.

Die oberen und unteren Theile der proximalen Portion des Muskelschlauches, welche nicht mit auf die Innenseite des Knorpels geriethen, dienten nun ihrerseits dazu, die oberen und unteren Enden des getheilten Mittelstückes zu fixiren, resp. als Antagonisten zu wirken, während die Adductoren sich contrahirten.

Wäre diese Theilung der proximalen Portion des Muskelschlauches in mittlere Adductores, dorsale Interarcuales und ventrale Coraco-brachiales nicht erfolgt, wären vielmehr diese Muskelmassen in einem Stück geblieben, so hätten sie bei gleicher Abplattung des Körpers dazu führen müssen ausschließlich das dorsale und ventrale Ende der knorpeligen Bogen einander zu nähern, und dadurch den gesammten Knorpelbogen stärker zu beugen: warum das bei den Selachiern nicht erfolgt, oder allmählich aufgegeben worden, ist vielleicht noch herauszubringen; vielleicht ist der von GEGENBAUR angegebene Grund der richtige. Mittheilen möchte ich aber schon hier, dass an einer andern Abtheilung der Wirbelthiere dieses ursprünglichere Verhalten noch existirt: nämlich bei den Petromyzonten; dies wird weiter unten dargestellt werden, wo ich die Entwicklung der Visceralbogen von *Petromyzon Planeri* beschreiben werde.

Bei dieser Darstellung der Entwicklung und Gliederung des Knorpelbogens habe ich eines knorpeligen Stückes nicht gedacht, welches meist, und vorzüglich von GEGENBAUR, als ein typischer, ursprünglich jedem Visceralbogen zukommender Skeletttheil betrachtet wird: der Copula. Ich habe durch meine entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen keinen Anhaltspunkt für die Theorie gewonnen, dass jedem Visceralbogen eine besondere Copula von Hause aus zuertheilt gewesen sei, — ich bin im Gegentheil zu sehr abweichenden Vermuthungen geführt worden, denen zufolge die Copulae einen von hinten nach vorn vorgeschobenen Skeletttheil darstellen, etwa in der Weise wie die *Musculi coraco-hyoideus* und *coraco-mandibularis*, oder wie vielleicht am Rücken der *Musculus subspinalis*¹. Da sich aber diese Auffassung nicht hinreichend begründen lässt, ohne einen großen Apparat von neuen embryologischen Thatsachen und darauf gegründeten

¹ VETTER, l. c. p. 444.

morphogenetischen Anschauungen beizubringen, so verschiebe ich die Erörterung dieser Fragen auf spätere Gelegenheit¹.

Ich wende mich nun zur Betrachtung der Kiemenstrahlen.

Dieselben entstehen wesentlich später als die Knorpelbogen selber, — ein Umstand, der von großer Bedeutung für gleich zu erörternde Verhältnisse ist.

Zuerst entstehen wiederum Verdichtungen der Mesodermszellen zwischen der Kiemenarterie und der hinteren Vene, in der Nähe des Knorpelbogens, aber von diesem beträchtlich getrennt, und keinesfalls als ein Auswuchs desselben. Diese Verdichtungen geschehen zuerst auf derselben Höhe, wo auch der Beginn des Knorpelbogens stattfand. Von da schreiten sie nach oben, hauptsächlich aber nach unten zu fort, und während sich immer mehr solcher kugliger Mesodermverdichtungen anlegen, wachsen die zuerst entstandenen zu Stäben aus.

Auf diese einfache Weise entstehen die sämtlichen Knorpelstrahlen der Kiemenbogen. Erst wenn sie beträchtlich an Größe zugenommen haben, nähern sie sich mit ihrer Basis mehr den Mittelstücken der Knorpelbogen, so dass sie auf ihnen ruhen, ohne doch ankylotisch zu verwachsen.

Mit den Muskeln des Diaphragmas gehen sie keine specielle Verbindung ein, denn während letztere sich an die vordere Kante der Mittelstücke inseriren, befestigen sich die Knorpelstrahlen an die hintere (Taf. 6 Fig. 1—9, Taf. 7 Fig. 1—6 *K.St.*).

Weitere Einzelheiten in der Ausbildung der Knorpelstrahlen haben für die hier zu erörternden Fragen keine Bedeutung, — nur eine, in

¹ VETTER hat in seiner vortrefflichen Arbeit über die Kiemenmuskulatur schon darauf hingewiesen, dass die *M. coraco-hyoideus* und *coraco-mandibularis* (er sagt freilich *coraco-arcuales*, doch habe ich schon oben darauf aufmerksam gemacht, dass gerade diese Muskeln den Visceralbogen zukommen) mit ihrer Innervation durch den *N. hypoglossus*, resp. vom 1. und 2. Spinalnerven aus dem Kreise der übrigen Muskeln des Kiemenapparates heraustreten. Er stützt sich dabei auf die wichtigen Arbeiten GEGENBAUR's über die Kopfnerven der Selachier. Unzweifelhaft ist dies ein Thema von der einschneidendsten Bedeutung für die gesammte Auffassung des Wirbelthierkopfes: ich will darum auch schon hier aussprechen, dass ich mit verschiedenen Angaben des letzten Untersuchers, Dr. VAN WIJHE (Über die Mesodermsegmente und die Nervenentwicklung des Selachierkopfes), durchaus nicht in allen Einzelheiten übereinstimme und besonders in der Auffassung des Hypoglossus als ventraler Wurzeln von Spinalnerven, deren dorsale Wurzeln bei den Selachiern zu Grunde gegangen sind, vielmehr auf Seiten GEGENBAUR's und BALFOUR's stehe. Diese ventralen Wurzeln haben mit dem Vagus nichts zu schaffen, und VAN WIJHE's ingenüose Combinationen erscheinen mir nicht stichhaltig. Ich behalte mir vor, meine Einwendungen an anderer Stelle ausführlicher zu begründen.

dieselbe Kategorie fallende Bildung nimmt freilich ein ganz außerordentliches Interesse in Anspruch und soll jetzt kurz in ihrer Entwicklung betrachtet werden.

Ich erwähnte, dass die Knorpelstrahlen der Mitte des Bogens zuerst entstehen, und dass nach dem Bauch und Rücken zu allmählich die übrigen ihren Anfang nehmen. Diese Knorpelstrahlen setzen sich alle an die Mittelstücke des Bogens an. Nur zwei, die beiden äußersten, machenⁿ davon eine Ausnahme. Sie entstehen so hoch dorsal und so tief ventral, dass sie die Mittelstücke nicht mehr erreichen, vielmehr mit ihren Ursprüngen darüber befindlich bleiben. Auch stehen sie in andrer Beziehung in Ausnahmezustand. Während alle übrigen Knorpelstrahlen gerade gerichtet sind, d. h. von ihrem Anfangspunkt bis zum Endpunkt eine verhältnismäßig gerade Längsachse haben, die nur gelegentlich wellenförmig gebogen ist, erfahren die beiden dorsal-ventralen Knorpelstrahlen, sobald sie im Wachsthum vorschreiten, eine Krümmung, der dorsale nach unten, der ventrale nach oben. Ist einmal diese Krümmung erfolgt, so wachsen sie gegen einander zu, jeder zunächst der Außenseite des Kiemendiaphragmas, zu dem er gehört. Sie bleiben ziemlich schlank, und die Basis, welche, wie gesagt, nie articulirt, sondern nur durch Bandmasse mit den Basal- und Copularstücken des zugehörigen Bogens in Verbindung tritt, bleibt anfänglich spitz, und wird später plattenförmig breit, aber die Platten erreichen keine beträchtliche Dicke. Wie an die übrigen Kiemenstrahlen, so setzen sich auch an diese beiden terminalen keine Muskelbündel direct an; sie dienen eben auch nur dazu, die Diaphragmen zu stützen und gespannt zu halten. Der dorsale Strahl endet bei *Pristiurus* oberhalb der äußeren Kiemenspaltencommissur, der ventrale Strahl erreicht ihn bei Weitem nicht (Taf. 7 Fig. 1—4 A. K.).

Außen von diesen beiden terminalen Knorpelstrahlen findet sich diejenige Musculatur, die ich oben als diejenige Partie des *M. constrictor superficialis* beschrieben habe, welche durch dorsale wie ventrale Umbiegung des oberen wie unteren Endes des Muskelschlauches jedes Visceralbogens hervorgebracht wird.

Es leuchtet hierdurch von selbst ein wie so diese beiden Strahlen im Gegensatz zu allen andern eine so veränderte Lage erhalten konnten. Sie haben nämlich an der mehrfach erwähnten Umwachsung der Kiemenspalten Theil genommen. Ursprünglich waren sie sicherlich wie die andern Strahlen gerade gerichtet; als aber die Verkleinerung und Überdachung der Kiemenspalten begann, wurde ihre Spitze umgebogen, und ihr Wachsthum dadurch gegen einander

gerichtet. Wahrscheinlich waren auch die übrigen Strahlen, mit Ausnahme der mittleren, anfänglich größer: aber der eben erwähnte und oben beschriebene Process der Umwachsung der Kiemenspalten brachte es mit sich, dass die Strahlen nach oben und nach unten kleiner wurden.

Ich erwähnte oben, dass auch ein Theil des Kiemenspalten-Wandungsepithel selbst von diesem Process betroffen worden sei: dies wird weiter unten näher besprochen werden, und es wird dabei ein interessantes Organ, die Thymus, welche bis zu den Säugethieren und dem Menschen hinauf immer räthselhaft geblieben ist, in ihrem Ursprung kennen gelernt werden. Hier wird es aber dazu dienen, den Process zu illustriren, durch welchen die obersten und untersten Kiemenstrahlen zu demjenigen Skeletttheil wurden, welchen GEGENBAUR mit einem besonderen Namen »die äußeren Kiemenbogen« belegt hat, und an dessen Existenz die allerbemerkenswerthesten Folgerungen geknüpft worden sind.

Die Sache hat eine so große Wichtigkeit für Fragen von der größten Tragweite, dass ich es für geboten halte, wörtlich zu citiren, was in der Litteratur bisher über diese »äußeren Kiemenbogen« zu finden ist, zumal es sich um die Ansichten von Autoritäten der vergl. Anatomie wie RATHKE, CUVIER, JOHANNES MÜLLER, GEGENBAUR und BALFOUR handelt und gleichzeitig Bau und Lage der betreffenden Knorpel in den ausgebildeten Formen deutlich wird.

Im Jahre 1832 erschienen RATHKE'S »Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere«. Die Bedeutung dieser Schrift für die damalige Zeit ist gar nicht hoch genug anzuschlagen: sogar heute noch, nach einem halben Jahrhundert, bildet sie eine der wichtigsten Grundlagen unserer Kenntniss dieses bedeutsamen Organ-systemes.

Auf p. 64 dieses Werkes spricht RATHKE folgenden Satz aus:

»Der wesentlichste Unterschied zwischen dem Kiemenapparate des Ammocoetes und dem der Plagiostomen besteht darin, dass bei jenem nicht 4, sondern 5 ganze Kiemen vorkommen, und dass bei jenem in dem inneren Rande der Kiemen gar keine Knorpel gebildet sind, dafür aber sich in dem äußeren Rande derselben ein System von Knorpeln und Muskeln entwickelt hat, von dem bei den Plagiostomen nur erst sehr schwache Spuren vorhanden sind.«

Auf p. 83 heißt es dann weiter:

»Der zu den Kiemendecken der Haifische gehörigen Knorpelstreifen kommen jederseits zwei Reihen vor; die eine derselben befindet sich oberhalb, die andere aber unterhalb der äußeren Öffnungen der Kiemenhöhlen. In jeder Körperhälfte nämlich sind immer je zwei von ihnen

einander gegenüber gestellt, verlaufen parallel mit dem äußeren Rande einer einzelnen Kieme, sind mit der fibrösen Platte derselben fest verbunden, begrenzen diese Platte nach außen, und stehen, wo die ihnen zunächst befindlichen äußeren Öffnungen der Kiemenhöhlen liegen, mehr oder weniger von einander entfernt. Die Zahl dieser Knorpel ist jedoch nicht in allen Arten der Haifische dieselbe. In *Squalus acanthias* z. B. sind nicht bloß alle ganze Kiemen, sondern auch die halbe Kieme damit versehen; in *Sq. galeus* dagegen, dergleichen bei *Sq. canicula* und *Sq. stellaris* fehlen sie der halben und der hinteren ganzen Kieme.

»Die Knorpel der oberen Reihe reichen beinahe bis an die Wirbelsäule und sind hier am breitesten: die der unteren Reihe aber endigen sich in einiger Entfernung von der senkrechten Mittelebene des Körpers, besitzen an ihren unteren Enden die größte Breite, und sind mittels dieser Enden verschiedenen Theilen des Körpers angeheftet. Bei *Sq. galeus* z. B., dergleichen bei *Sq. canicula* und *stellaris* sind diese Enden mit den fibrösen Scheiden verbunden, die von unten her diejenigen Muskeln bekleiden, welche vom Gürtel der Brustflossen zu den untersten Segmenten der knorpeligen Kiemenbogen sich hin begeben. Bei *Sq. acanthias* dagegen ist das hinterste, oder das fünfte Paar jener Knorpelstreifen unmittelbar an den Gürtel der Brustflossen, das vierte und dritte Paar an die fibröse Umkleidung des Herzbeutels, das zweite und vorderste Paar aber, wie bei *Sq. galeus*, an einige fibröse Muskelscheiden geknüpft. Weder bei dem einen noch bei dem anderen Haifische aber habe ich gefunden, dass jene Knorpelstreifen oben an die Wirbelsäule, oder unten an die knorpeligen Kiemenbogen durch besondere Bänder angeheftet wären.

»Was die Form der in Rede stehenden Theile anbelangt, so ist dieselbe sehr einfach, und es wäre darüber nur noch dies zu bemerken, dass ein jeder mehrmals schwach gebogen ist und zwar bei *Sq. galeus*, *stellaris* und *canicula* zweimal, bei *Sq. acanthias* aber dreimal.

»Außer den soeben beschriebenen Knorpeln liegen innerhalb der Kiemendecken noch besondere Schichten von Muskelfasern, und auch von diesen findet sich bei den Grätenfischen noch keine Spur vor. Eine solche Schicht geht von jedem jener Knorpel, und das jederseits sowohl in der oberen als in der unteren Hälfte des Körpers, schräg nach hinten und zu dem Gürtel der Brustflossen, und die oberen wie die unteren dieser Schichten decken sich von vorn nach hinten einander mehr oder weniger. Dann aber kommt zu diesen Schichten jederseits oben wie unten noch eine andere hinzu. Die der unteren Körperhälfte entsteht breit von dem

Zungenbeinbogen und schickt ihre strahlenförmig auslaufenden Fasern zum Theil nach innen gegen die gleiche Schicht der anderen Seite, zum Theil, indem sie die nächstfolgende, oder die vorderste der oben angegebenen Schichten etwas deckt, gegen den Gürtel der Brustflossen. In der oberen Hälfte des Körpers aber geht jederseits eine ähnliche Schicht vom Quadratknorpel aus, und heftet sich gleichfalls an den Gürtel der Brustflossen an. — Offenbar geht der Zweck dieser Muskeln dahin, den Respirationsapparat zu verkürzen und zu verengen, der Zweck der Knorpel aber, die zu dem äußeren Rande der Kiemen gehören, dahin, theils Insertionspunkte für die meisten der so eben beschriebenen Muskeln darzubieten, theils auch die Platten, unter deren Form die Kiemen der Hai-fische erscheinen, zu spannen, und durch ihre Elasticität den ganzen Kiemenapparat, wenn bei der Athmung jene Muskeln in ihrer Wirkung nachgelassen haben, zu erweitern.

»Bei den Rochen haben sich die Kiemendecken nach demselben Typus, wie bei den Haien, gebildet, auf dieselbe Weise, wie bei diesen, mit den Kiemen verbunden und auch eine ähnliche innere Ausbildung, wie bei ihnen, erhalten. Um nicht unnöthigerweise hier viel Worte zu machen, will ich jetzt nur die Knorpel beschreiben, die ich auch in den Rochen, und namentlich in *Raja aquila*, auf den äußeren Rändern der Kiemen gefunden habe. Ihrer kommen jederseits 4 Paare vor, und diese stehen mit den vier ganzen Kiemen in Verbindung. Jede solche Kieme nämlich besitzt zwei von jenen Knorpeln, und der eine von ihnen befindet sich in der oberen, der andere in der unteren Hälfte des Körpers, beide aber stehen sehr weit von einander ab. Die oberen Enden der oberen Knorpel stützen sich auf die obersten Segmente der Kiemenbogen, die unteren Enden der unteren dagegen auf die breite und überhaupt sehr große Platte, welche sich zwischen den unteren Enden der vorderen Kiemenbogen befindet. — Was endlich die Größe und Form dieser Theile anbelangt, so sind sie alle in beiden Rücksichten sich höchst ähnlich, und ein jeder von ihnen stellt eine dünne Platte dar, die nur eine mit dem äußeren Rande der Kieme, dem sie angeheftet ist, correspondirende Krümmung hat, nicht aber etwa, wie in den Haien, seitwärts geschwungen ist, und die als ein lang ausgezogenes Dreieck erscheint, dessen Spitze nach außen, dessen Basis aber der senkrechten Mittelebene des Körpers zugekehrt ist. Wegen ihrer zum Theil nicht unbeträchtlichen Breite endlich liegen sowohl die oberen als die unteren einer jeden Seitenhälfte an ihrem inneren Ende einander dicht an, so dass es auf den ersten Blick scheint, als wären sowohl jene, als diese, an dem erwähnten Ende unter einander völlig verschmolzen. Bei andern Rochen dagegen habe ich diese

Knorpelstreifen zugleich vermisst, namentlich bei *Raja rostrata*, *Raja Miraletus* und *Torpedo marmorata*. Statt ihrer fand ich nur sehr dünne fibröse Bänder.

»Ein ähnlich wie in den Haien und etlichen Rochen gelagertes und die Kiemen umgebendes System von Knorpeln findet man auch bei *Ammocoetes* und den *Petromyzen*¹. Nur ist dieses System in den erwähnten *Cyclostomen* weit mehr als in den oben genannten *Plagiostomen* ausgebildet: und in dieser größeren Ausbildung desselben liegt wohl ohne Zweifel die Ursache, dass sich bei den *Cyclostomen* innerhalb der Kiemen kein solcher Skeletttheil erzeugt und entwickelt hat, der den Kiemenstützen der übrigen Fische entspräche.

»Bei *Ammocoetes* findet man in jeder Körperhälfte und zunächst hinter dem Kopfe, von oben nach unten verlaufende, auf einander folgende, mehrfach gebogene und einander parallele Knorpelstreifen, deren jeder den äußeren Rand einer Kieme umgiebt und innig mit ihm verbunden ist. Von der Mitte seiner Länge ferner sendet ein jeder zwei mäßig lange, nicht weit von einander abstehende und einander fast parallele Fortsätze nach vorn hin, mittels deren er die vor ihm liegende äußere Kiemenöffnung von oben und unten umfasst, nicht aber auch die vor ihm liegenden Knorpelpartien erreicht. Alle diese senkrechten Knorpelstreifen sind oben mit dem Stamme der Wirbelsäule verschmolzen, unten aber in jeder Seitenhälfte des Körpers mit einem langen, bandförmigen und vielfach, obschon nur mäßig stark geschwungenen Knorpel, der vom Schädel, mit dem er durch Fasergewebe verbunden ist, bis zu dem hintersten jener senkrechten Knorpel verläuft, und dem der anderen Seitenhälfte abwechselnd mehr und weniger genähert ist. Eine Andeutung eines solchen Verbindungsstreifens kommt auch schon bei *Squalus acanthias* vor, indem bei diesem Fische jederseits schon einige von den unteren Knorpelstreifen der Kiemendecken unter einem Bogen in einander übergehen.

»Mehr noch ausgebildet, als bei *Ammocoetes*, ist das die Kiemen umgebende Knorpelsystem bei den *Petromyzen*. Die beiden Querfortsätze nämlich, die ja von dem einen der senkrechten Knorpel gegen den andern hin laufen, stehen nicht, wie bei *Ammocoetes*, von diesem ab, sondern erreichen ihn, und sind mit ihm verschmolzen. Die beiden langen Knorpelstreifen ferner, die bei *Ammocoetes* an der unteren Seite des Körpers verlaufen und die senkrechten Knorpel jeder Seitenhälfte unter

¹ Zu RATIKÉ'S Zeiten wusste man noch nicht, dass *Ammocoetes* die Larvenform von *Petromyzon* ist.

einander verbinden, kommen zwar auch noch bei *Petromyzon Planeri* vor, stehen hier ebenfalls abwechselnd mehr und weniger weit von einander ab, und sind hier auch mehrfach geschwungen: bei *Petr. fluviatilis* jedoch und *Petr. marinus* kommt an Stelle dieser beiden nur ein einziger, aber breiterer Knorpelstreifen vor, wodurch nun die Knorpel beider Seitenhälften unter einander verbunden sind. Dagegen ist bei *Petromyzon fluviatilis* und *Planeri* ein jeder der sieben senkrechten Knorpel, mit Ausnahme nur des hintersten, in drei besondere und durch Fasergewebe nur lose unter einander verbundene Glieder zerfallen, von denen das mittlere das größte ist, und zu dem die oben angegebenen Querfortsätze gehören.

»Augenscheinlich ist das Knorpelsystem der Cyclostomen, das ich soeben beschrieben habe, am nächsten mit demjenigen verwandt, welches die Kiemen der Haifische umfasst. Dafür spricht theils die Lage, theils auch die Verbindung derselben mit anderen Körpertheilen. Denn einige Theile dieses Systemes, und zwar die wesentlichsten, sind, wie die erwähnten Knorpelstreifen der Haifische, mit dem äußeren Rande der Kiemenplatten verbunden und haben eine senkrechte Stellung; sie alle werden ferner von Muskeln, die zur Biegung des Körpers bestimmt sind, bedeckt; und endlich sind auch die des hintersten Paares in den Petromyzen wie in *Squalus acanthias*, mit der knorpeligen Kapsel des Herzens verschmolzen.

»Wie in den Plagiostomen sind auch bei *Ammocoetes* und den *Petromyzonten* die Knorpel der Kiemendecken durch Muskeln unter einander verbunden, und diese Muskeln dienen ebenfalls dazu, die Athmung zu vollführen, und zwar ebenfalls nur die Expiration oder die Austreibung des Wassers aus den vielen Höhlen, die von den Kiemen und deren sehr zusammengesetzten Decken umschlossen werden. Alle diese Muskeln sind jedoch auf eine ganz andere Weise gelagert und verbunden, als bei den Plagiostomen. Sie liegen nämlich nicht außerhalb der Knorpel der Kiemendecken, sondern innerhalb derselben, verlaufen nicht schräg von vorn nach hinten, sondern geradewegs von oben nach unten, sind oben an die Wirbelsäule, unten aber an den Knorpelstreifen, der alle Knorpel jeder Seite unter einander verbindet, angeheftet, und es liegt jederseits nicht ein Theil von ihnen in der oberen, ein anderer Theil in der unteren Körperhälfte, sondern alle Fasern gehen ununterbrochen aus der oberen in die untere Körperhälfte über, so dass jederseits nur eine einzige Reihe solcher Muskelschichten vorhanden ist. Übrigens aber ist in jeder Seitenhälfte des Körpers immer je eine solche Schicht zwischen je zweien Kiemen, und überdies noch eine solche Schicht vor der vorderen halben Kieme

ausgespannt, so dass also bei *Ammocoetes* und bei den *Petromyzen* 7 Paare dieser Schichten vorhanden sind.«

Zum Schluss dieser Darstellung erwähnt RATHKE noch, dass zwischen der Cutis und den Knorpeln des Kiemenapparates sowohl bei *Ammocoetes* wie bei *Petromyzon* die großen Leibesmuskeln liegen, welche durch die Kiemenlöcher und -gänge in einen dorsalen und ventralen Abschnitt geschieden sind, mit der Bewegung, Öffnung und Verschluss der Kiemenlöcher nichts zu schaffen haben, vielmehr die schlängelnde Leibesbewegung vollziehen helfen.

Auf RATHKE folgt CUVIER's Darstellung in der von DUVERNOY besorgten und im Jahre 1840 publicirten zweiten Ausgabe der »Leçons d'Anatomic Comparée de CUVIER«, wo es Tom. VII p. 307 heißt:

»Côtes sternales et vertébrales. Pour compléter la description de la charpente branchiale des *Squales* nous devons indiquer ici de petits arceaux cartilagineux, au nombre de trois, qui sont attachés sous les tégumens de la face inférieure du corps, à la circonférence du diaphragme musculo-tendineux, qui sépare les deux séries de lames de la deuxième, troisième et quatrième branchie. Leur extrémité inférieure, celle qui s'approche de la ligne moyenne, est épaisse et fourchue. L'autre s'est effilée et très-mince; elle atteint à peine la partie inférieure de l'orifice branchial.

»Je les ai observés dès 1804, dans les *Roussettes* et l'*Émissole*, et dans ce dernier, j'en ai vu de semblables entourant la circonférence des branchies du côté supérieur. Celles-ci seraient des rudiments de côtes vertébrales, tandis que les premiers sont des vestiges de côtes sternales.

»Cet appareil, qui paraît ici pour la première fois dans la classe des poissons, s'y montre à l'état rudimentaire; nous le retrouverons plus complet dans les *Suceurs*.«

Weiter heißt es auf p. 313:

»Les *Suceurs* s'éloignent beaucoup de tous les autres poissons par la charpente de leurs branchies, qui est ici entièrement extérieure. Il n'y a plus d'arceaux cartilagineux sur lesquels viendraient s'appuyer les lames branchiales, ni des rayons de même nature qui divergent, dans les *Sélaciens*, de la convexité de ces arcs vers la circonférence des branchies.

»Les petites côtes branchiales des *Squales* sont fort développées dans les *Suceurs* et forment une espèce de cage thoracique très remarquable, qui a pour effet de soutenir les parois des poches branchiales et de maintenir ces cavités développées.«

Es wird dann der Skelettapparat der *Ammocoetes* und *Petromyzon* im Anschluss an RATHKE's frühere Monographien beschrieben und hinzugefügt (l. c. p. 314):

»Les analogies de cette cage branchiale n' ont pas été expliquées de la même manière par les anatomistes. Nous venons de la décrire avec Mr. Cuvier comme un développement des côtes branchiales. C'est aussi l'opinion de Mr. Rathke.« (?)

JOHANNES MÜLLER hat in seiner »Vergl. Anatomie der Myxinoiden« die Erörterung dieser Fragen nicht ausführlich vorgenommen; dass er aber die Anschauungen RATHKE's theilt, geht aus seinen Definitionen der verschiedenen Ordnungen der Fische hervor. So sagt er von den Plagiostomen: »Kiemen am äußeren Rande angewachsen. Sie haben in der Regel in den Bedeckungen der Kiemen eigne Knorpelstücke im Fleisch.«

Und von den Cyclostomen: »Knorpelskelett ohne Rippen, ohne wahre Kiefer; keine Brust- und Bauchflossen; keine wahren Kiemenbogen oder innere Kiemenstützen; zuweilen äußere Knorpel zur Decke der Kiemen.«

Damit ist also die Annahme der RATHKE'schen Anschauungen vollkommen ausgedrückt.

Es folgen GEGENBAUR's »Grundzüge der vergl. Anatomie 2. Auflage 1870«. In diesem Werke heißt es auf p. 665:

»Bei den Cyclostomen besteht das Visceralskelett aus complicirteren Knorpelleisten, die jederseits sowohl oben an der Seite des Rückgrates, als unten unter sich in Zusammenhang stehen. Ihre oberflächliche Lagerung lässt sie als äußeres Kiemengerüste bezeichnen; von diesem sind auch noch bei Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden, obgleich bereits ein anderer innerer Stützapparat besteht. Der letztere wird von da durch die ganze Reihe der Wirbelthiere ausschließlicher Repräsentant des Visceralskeletts.«

Und auf p. 670:

»An dem hiervon (nämlich dem Kiemengitter des Amphioxus) ganz verschiedenen Kiemengerüste der Cyclostomen ist abgesehen von der knorpeligen Beschaffenheit eine Sonderung der Bogen in einen dorsalen und einen ventralen und endlich einen dazwischen liegenden Theil bemerkenswerth. Nur an letzterem besteht ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen diesen drei Theilen. Die mittleren Stücke sind bei Petromyzon sämmtlich über und unter den äußeren Kiemenöffnungen unter einander verbunden, und stellen ein für letztere bestimmtes Gerüste her.«

Vom letzten der 8 Bogen geht eine in Strahlen auslaufende Knorpelplatte medianwärts, und umfasst den Herzbeutel.

»Von diesem complicirten Apparate sind die oben und unten unter einander durch eine Längsleiste vereinigten Stücke in das äußere Kiemenskelett der Selachier übergegangen. Wenn man sich jedes dieser Stücke verlängert denkt, erhält man die bei Selachiern vorkommenden Verhältnisse. Daraus erklärt sich zugleich, wesshalb jene Bogen bei Selachiern nicht aus einem Stücke gebildet werden, dass sie vielmehr getrennt sind, und dass ihre beiden Theile an einander vorüberlaufen. Dies äußere Kiemenskelett ist bei den Rochen verschwunden. Bei Haien hat es Rathke beschrieben von *Acanthias*, *Galeus*, *Scyllium*. Ich finde es sehr entwickelt bei *Zygaena* und *Heterodontus*.«

GEGENBAUR acceptirt also *sans façon* die RATHKE'sche Auffassung, ohne nach einer neuen Begründung sich umzusehen.

Zwei Jahre später, in 1872, publicirt er das dritte Heft der »Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Wirbelthiere«, enthaltend »das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbelthiere«. Darin sind hundert Seiten der Erörterung des Visceralskelettes gewidmet. Gleich in den einleitenden Bemerkungen dieses Abschnittes p. 134 ff. heißt es:

»Man unterscheidet die hinteren unter sich mehr gleichartigen Bogen, welche das Gerüste der Kiementaschen bilden, als *Kiemenbogen*, und zwar als *innere*, da noch ein zwar nicht allgemein verbreitetes System von *äußeren Bogen* unter der Oberfläche der *Septa* der Kiementaschen vorkommt.«

Auf p. 164—166 folgt dann eine längere Auseinandersetzung über die »äußeren Kiemenbogen«. Es heißt dort:

»Dieser bis jetzt noch sehr wenig bekannt gewordene Theil des Kiemenskelettes wurde von Rathke bei einigen Haien sorgfältig beschrieben, und zwar bei *Acanthias*, *Scyllium* und einer als *Squalus galeus* bezeichneten Art, an deren Identität mit einer Art der Gattung *Galeus* ich Zweifel hege. Nach Rathke erwähnt Cuvier dieser Skeletttheile von *Scyllium* und *Mustelus*. Sonst finde ich derselben nicht weiter gedacht, wie denn namentlich in dem großen Werk über Anatomie der Wirbelthiere von Owen dieses Bogensystem als nicht existirend behandelt wird.

»Das allgemeine Verhalten dieser Bogen besteht in Folgendem: Zwei Knorpelstücke, ein oberes und ein unteres, begleiten einen Kiemenbogen derart, dass das obere über dem dorsalen Endgliede des inneren Kiemenbogens beginnend, nach außen über die beiderseitigen Kiemen tritt und

dort seitlich herabgelungend in der zwischen zwei Kiementaschen befindlichen Duplicatur des Integumentes endigt. Das untere Stück beginnt gleichfalls nahe am inneren Kiemenskelette, und zwar in der Nähe der Copularia, und begiebt sich von der Musculatur bedeckt gleichfalls nach außen, um wieder in die erwähnte Hautfalte emporzusteigen. Diese Knorpel finden sich also auf einer Strecke ihres Weges im Septum der Kiementaschen entweder an allen kiementragenden Bogen, auch am Zungenbeinbogen vor, wie bei *Centrophorus*, oder sie bestehen nur an den ersten vier Kiemenbogen (bei *Cestracion*, *Scymnus*, *Galeus* etc.) oder sie sind nur an einigen dieser Bogen vorhanden.

»Am bedeutendsten finde ich diesen Apparat bei *Cestracion* entwickelt, den ich deshalb genauer beschreiben will. Die starken gegen ihr Ende zu verjüngten Knorpelstübe greifen hier fast mit einem Viertel ihrer Länge über einander, auf welcher Strecke sie dicht an einander geschlossen sind. Die oberen beginnen mit einer plattenartigen Ausdehnung, mit welcher sie unter einander zu einem Längsstreifen verschmolzen sind. Mit der Wirbelsäule ergiebt sich kein Zusammenhang; wohl aber ist ein solcher mit den Kiemenbogen erkennbar, da der erwähnte Streifen mittels Bindegewebes dem dorsalen Endstücke der Bogen sich anheftet. Die unteren beginnen mit einer zugespitzten Platte, die, einem Angelhaken ähnlich, nach hinten und außen einen Fortsatz absendet. Erst nach dieser Bildung legt sich der nun drehrunde Knorpelstab der bezüglichen Kieme an. An dem letzten Knorpelstabe fehlt der Haken und der Anfangstheil ist einfach plattenförmig verbreitert.

Bei den andern untersuchten Haien erreichen sich die einem Bogen zugehörigen Stücke nicht mehr, und zwar scheinen die dorsalen die zuerst sich rückbildenden zu sein. Sehr ansehnlich sind die ventralen Stücke bei *Scymnus*, *Galeus*, *Mustelus* und *Centrophorus*. Bei *Galeus* liegen die Anfangstheile der ventralen Stücke nach vorn gekrümmt und paarweise an einander geheftet unter dem Stamme der Kiemenarterie und des *Bulbus arteriosus*.

»Bei *Centrophorus calceus* sind die Anfänge der Bogen plattenartig verbreitert, bis auf den letzten, der zugespitzt beginnt. Diese Theile liegen ziemlich weit von der Medianlinie, so dass die Verbindung der beiderseitigen nicht zu Stande kommt. Die Platte des dritten und vierten Knorpels ist gabelig getheilt und an der des zweiten besteht ein Ansatz dazu. Dieser Gabeltheilung gedenkt auch *Cuvier*, der sie jedoch als eine allgemeine Einrichtung anzusehen scheint. Schon bei *Centrophorus granulosus* sind die plattenförmigen Anfangsstücke der unteren Bogen mit der Andeutung einer Theilung versehen. *Spinax* besitzt obere und

untere Spangen am ersten bis vierten Kiemenbogen, die unteren erstrecken sich bis über die Mitte der Kiemen hinauf, die oberen sind viel schwächer und kürzer. Nicht unbedeutend sind die Spangen bei Prionodon, wo die ventralen die dorsalen nur wenig an Größe übertreffen.

»In geringerer Entwicklung bestehen die äußeren Bogen bei *Hexanchus*, nur die unteren besitzen noch ein ansehnliches Volum. Weniger sind diese bei *Heptanchus* ausgeprägt.

»Bei den Rochen sind diese Bogen vermisst worden¹. Ich finde aber Rudimente der ventralen Bogen bei *Rhynchobatus*. Sie liegen an der Verbindung der unteren Mittelglieder der Bogen mit den Copularien, und zwar bestehen jederseits vier kleine Knorpelchen für die vier ersten Kiemenbogen. Auch dem Zungenbein kommt ein solches zu, es ist größer als die anderen und läuft in einem vorwärts und auswärts gerichteten Knorpel aus.

»Auch bei *Trygon* sind solch' kleine sehr ungleich entwickelte Knorpelchen vorhanden.

»Über die Bedeutung dieser Skeletttheile ist von *Cuvier* die Meinung geäußert worden, dass die oberen den Rippen, die unteren den Sterno-costalstücken entsprechen. Es ist nicht nöthig, dieser Vergleichung mit großem Apparate entgegenzutreten, denn sie widerlegt sich durch die oberflächliche Lagerung, wie durch den Mangel der Continuität der oberen und der unteren Stücke. Wenn aber *Cuvier* ferner bemerkt, dass in dem äußeren Bogensystem eine Übereinstimmung mit dem Kiemen-skelette der *Petromyzonten* gefunden werden könnte², so wird dem nur beizustimmen sein. Zwar fehlen die vermittelnden Formen, durch deren Kenntniss eine Feststellung jener Beziehung möglich wäre, aber in der Lagerung und der Anordnung jener Knorpel, besonders aber in der dorsalen Verbindung der Knorpel (bei *Cestracion*) ergiebt sich so viel des Verwandtschaftlichen, dass in diesen äußeren Kiemenbogen der *Selachier* ein von einer den *Selachiern* und *Cyclostomen* gemeinsamen Stammform ererbter Theil des Skelettes gesehen werden kann. Die Veränderungen dieses Theiles sind aber offenbar nach zwei divergenten Richtungen vor sich gegangen, so dass von dem vorausgesetzten Gemeinsamen nur Einzelnes sich erhielt.

¹ GEGENBAUR scheint übersehen zu haben, dass RATHKE sie ausführlich von *Raja aquila* beschreibt, l. c. p. 85, oben Seite 122.

² Wir haben oben gesehen, dass CUVIER nicht der Urheber dieser Auffassung ist, sie vielmehr von RATHKE entlehnt hat.

Dass nur die Haie die entwickeltere Form, wenn auch nur in einigen Gattungen, besitzen, während bei den meisten Rückbildungen bestehen, dass ferner bei den Rochen nur in wenigen Gattungen Rudimente des Bogensystems vorkommen, indess die andern auch dieser entbehren: dies ist wieder für die Stellung der Selachier zu den Ganoiden und Teleostiern bemerkenswerth. Indem den Selachiern eine Anzahl zuweilen sehr ansehnlicher Skeletttheile zukommt, die auf verwandtschaftliche Beziehungen zu den Cyclostomen schließen lassen, wird dieses Verhältnis da als ein entfernteres sich darstellen, wo von jenem Skelette keine Spur existirt. In diesem Falle sind die lebenden Ganoiden und Knochenfische, die also auch hierin als weiter differenzirte, von dem mit den Selachiern gemeinsamen Ausgangspunkt entfernter stehende Abtheilungen erscheinen.»

Und noch weitere Folgerungen nach anderer Richtung knüpft GEGENBAUR an die hier verhandelten Verhältnisse, wenn er in seinem Aufsatz »Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere« (Morpholog. Jahrbuch II, p. 416 und 417) sagt:

»Leitet sich das Archipterygium von einer im Kiemenskelett vorhandenen Bildung ab, und darf der Gliedmaßengürtel als ein aus einem ursprünglichen Verbands gelöster, mit inneren Kiemenbogen homodynamer Bogen betrachtet werden, so schließen sich die gesammten Gliedmaßen der Wirbelthiere morphologisch dem Kiemenapparate, ihr Skelett dem Kiemenskelett an. Dass die Gliedmaßen den Cyclostomen fehlen, ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann¹ (??), dass aber eben so der gesammte Apparat der inneren Kiemenbogen sammt deren Derivaten fehlt, ist gewiss nicht ohne Bedeutung.«

Schließlich ist noch der Angaben BALFOUR's zu gedenken, der sich in seiner »Comparative Embryology II, p. 68 u. 69« folgendermaßen ausspricht:

¹ Ob in der That jede Spur dieser Gliedmaßen bei den Cyclostomen fehlt, wollen wir dahingestellt sein lassen; eine spätere »Studie« wird sich mit dieser Frage beschäftigen. Mir erscheint es aber als ein unbegründetes Vorurtheil, dass alle Rückbildungen von Organen »Spuren« hinterlassen müssten. Auf welche physische Nothwendigkeit sollte sich ein solches Gesetz gründen? Warum soll nicht ein Organ bis auf die letzte Spur nicht nur in erwachsenen, sondern auch in den sich entwickelnden Individuen verschwinden können? Nur um den Phylogenetikern vor Irrthümern zu schützen? Es wäre sehr hübsch, wenn die Natur solche Rücksichten genommen hätte: manche schlimme phylogenetische Theorie wäre dann wohl nicht gedruckt worden. In der That hinterlässt die Natur Spuren aller Organe, die sie einmal geschaffen hatte, — aber diese Spuren sind nicht immer mittels Scalpells oder Linsensystems nachzuweisen, — ihre Wahrnehmung gelingt meist nur durch einen gut gehandhabten Apparat von Deductionen.

»Dohrn was the first to bring into prominence the degenerate character of the Cyclostomata. I cannot however assent to his view that they are descended from a relatively highly-organized type of fish. It appears to me almost certain, that they belong to a group of fishes in which a true skeleton of branchial bars had not become developed, the branchial skeleton they possess being simply an extra-branchial system; while I see no reason to suppose that a true branchial skeleton has disappeared. If the primitive Cyclostomata had not true branchial bars, they could not have had jaws, because jaws are essentially developed from the mandibular branchial bar.«

Dass RATHKE, CUVIER und JOHANNES MÜLLER so urtheilten, ist schließlich noch begreiflich, da keinem von ihnen embryologische Untersuchungen zu Gebote standen. Immerhin hat RATHKE auf beträchtliche Verschiedenheiten in der Lagerung und gegenseitigen Disposition der Knorpel und Musculatur bei Haifischen und Petromyzonten hingewiesen. Auch GEGENBAUR hat, getreu seinem Standpunkt, der vergleichenden Anatomie und ihrer Methodik einen sehr hohen, gelegentlich sogar höheren Werth beizumessen, als der Ontogenie (siehe Kopfskelett der Selachier p. 299—301), sich begnügt, vermeintliche Ähnlichkeiten der Lagerung und Beziehungen herbeizuziehen und dadurch die von seinen Vorgängern überkommenen Anschauungen ins Extrem auszubilden, — wobei denn wohl auch die *Amphioxus-Tunicaten*-Ursprungstheorie ihren sehr entscheidenden Einfluss geäußert hat.

Von BALFOUR aber muss es Wunder nehmen, dass er nicht den wahren Thatbestand erkannt hat, und wohl nur die Überhäufung mit Arbeit hat ihn verhindert, bei seinen vergleichenden embryologischen Untersuchungen der Selachier und Petromyzonten den verhängnisvollen Irrthum einzusehen, den seine Vorgänger machten, und der ihn nun auch in der verkehrten Theorie über die gegenseitigen Abstammungsbeziehungen der Selachier, Cyclostomen, Amphioxus und Tunicaten bestärkt hat.

Nach den oben gegebenen Darstellungen über die factische Entwicklung der »äußeren Kiemenbogen« dürfte es kaum mehr erforderlich sein, die Fehler jener Autoren im Einzelnen nachzuweisen. Aber es erscheint mir doch aus allgemeinen Gründen nicht unzweckmäßig, an diesem Beispiel den Beweis zu liefern, auf was für Grundlagen man bisher das Gebäude der Wirbelthiermorphologie mit solcher Sicherheit auführen zu können vermeint hat, dass es in allen Hand- und Lehrbüchern wiederholt und mit dem Scheine des *Κτῆμα εἰς αἰὲν* umgeben werden konnte.

Die Behauptung, dass von dem vermeintlichen »äußeren Kiemengerüste der Cyclostomen auch noch bei den Selachiern zuweilen sehr deutliche Spuren vorhanden seien, obgleich bereits ein anderer innerer Stützapparat bestehe«¹, involvire eine Reihe bedenklicher Annahmen und methodologischer Versäumnisse. Dieselben bestehen darin, dass für möglich gehalten wird, es könne *ex novo*, von keiner präformirten Basis aus, in einem Kiemenapparat, der bereits sehr complicirte Knorpelbildungen besitzt, wie der der Petromyzonten, ein System neuer Knorpel entstehen, welches nicht nur die alten vollständig zu verdrängen im Stande wäre, sondern auch eine solche Bedeutung gewönne, um in serialer Wiederholung aus sich Skeletttheile von der allumfassenden Bedeutung der Kiefer, des Schulter- und Beckengürtels hervorgehen zu lassen. Wenn solche Annahmen ohne Weiteres erlaubt sind, so hört in der That alle Verpflichtung auf, die Ursprünge einzelner Organe und Körpertheile durch Umbildungen nicht durch Neubildungen zu erklären, und die Feststellung der Homologieen, die in den letzten Jahrzehnten fast den gesammten Inhalt der vergl. Anatomie ausmachte, wird ein willkürliches Spiel.

Man hätte sich fragen müssen: welche Function wird denn einen so mächtigen Knorpel wie den sogenannten inneren Kiemenbogen, ins Leben rufen? Offenbar doch nur Muskelcontractionen. Welcher Art aber hätten die Muskelcontractionen sein müssen, die aus indifferentem Bindegewebe einen Knorpelbogen von der Gestalt der Kiemenbogen hervorgehen lassen? Welche Muskeln waren groß und stark genug, um eine solche Leistung zu übernehmen? Die Antwort könnte nur die sein, dass es die großen Körpermuskeln selber gewesen seien. Die Frage verändert sich aber dann zu der folgenden Gestalt: hatten denn die Cyclostomen nicht dieselben Muskeln, wie die Vorfahren der Selachier? Warum entstanden denn bei ihnen keine inneren Kiemenbogen, vielmehr nur die sogenannten äußeren? Und weiter: wenn die Körpermusculatur an dem vorderen Theil des Körpers solche Knorpelspannen hervorbrachte, — schuf sie deren nicht auch am übrigen Körper? Darauf erfolgt die Antwort, dass die sogenannten unteren Bogen resp. die Rippen die Repräsentanten dieser Knorpel seien. Die Gegenfrage lautet wiederum: warum haben denn die Cyclostomen keine Rippen und keine unteren Bogen? warum kommen sie ohne dieselben aus, während sie doch eine mächtige Musculatur besitzen? Die Antwort sucht man bis heute vergebens, wohl aber trifft man überall die Behauptung, die Cyclo-

¹ GEGENBAUR, Grundzüge pag. 665.

stomen hätten eben noch keine Rippen gebildet, woraus denn nach den obigen Antworten (die man ausführlicher bei GEGENBAUR, Kopfskelett der Selachier pag. 256 nachlesen kann) natürlich folgt, sie hätten auch keine inneren Kiemenbogen gebildet, und woraus dann wieder folgt, sie hätten keine Kiefer und keinen Schulter- und Beckengürtel haben können.

Bedenkt man nun aber, welche gewaltigen Zeiträume für die Entstehung eines so großen Apparates, wie der unteren Bogen, erforderlich gewesen sein muss, — ganz abgesehen davon, dass sich gar keine Ursache erfinden lässt, die ihn hervorrief, wenn es möglich war, dass solche Thiere wie die Cyclostomen ohne ihn auskamen, — welche Zeiträume ferner die vorausgesetzten Umbildungen derselben in einen Kiemenbogenapparat erforderten (falls diese Umbildung in der That richtig wäre, was sie nicht ist, wie weiter unten gezeigt werden soll), und wie dann erst wieder hieraus Zungenbein, Kiefer, Schultergürtel und Beckengürtel mit all den daran befindlichen Organen sich ausbildeten, so macht es einen geradezu wunderbaren Eindruck, behaupten zu hören: die »äußeren Kiemenbogen« der Selachier seien der letzte Rest des Knorpelskeletts der Petromyzonten. »Zwar fehlen die vermittelnden Formen, durch deren Kenntniss eine Feststellung jener Beziehung möglich wäre,« heißt es freilich; aber worauf gründet sich denn diese ganze Theorie? »Die Veränderungen des von einer den Selachiern und Cyclostomen gemeinsamen Stammform ererbten Theiles des Skelettes sind aber offenbar nach zwei divergenten Richtungen vor sich gegangen, so dass von dem vorausgesetzten Gemeinsamen nur Einzelnes sich erhielt.« Es wäre interessant, zu hören, welches Gemeinsame vorausgesetzt wird.

Doch es ist nutzlos, die Haltlosigkeit dieser Auffassung durch immer eingehendere Aufdeckung ihrer Widersprüche noch weiter zu erweisen. Es liegt eben ein grundsätzlicher Fehler in der Behandlung der ganzen Frage vor, — und nicht bloß dieser Frage allein, — welcher darin besteht, sich die Organisation jedes Thieres — und darum auch die aller construirten oder construirbaren Vorfahren — nicht zu jeder Phase seiner individuellen Existenz, als lebend und im Gebrauch aller bei ihm vorhandenen, vorausgesetzten oder postulirten Organe vorzustellen, jedes Organ aber in steter Wechselwirkung mit allen übrigen desselben Körpers und im Zusammenhang mit der Lebensweise des Thieres zu denken. »Lagerung und Anordnung« einzelner Körpertheile sind ja gewiss Kategorien, welche für viele Fragen der Morphologie von größter Bedeutung sind, aber selbst bei gewissenhaftester Handhabung können sie für sich allein nicht den Ausschlag geben. Wäre

statt dieser sogenannten »vergleichenden« Untersuchung die Embryologie consultirt worden, so hätte sich die Natur der »äußeren« Kiemenbogen als terminaler, dorsaler und ventraler Knorpelstrahlen sofort ergeben; es hätte sich ferner ergeben, dass sie geradezu die spätesten Knorpelbildungen sind, welche in jedem Visceralbogen auftreten, und dass der innere Kiemenbogen schon längst besteht, ehe der »äußere« das vermeintliche Erbstück uralter Vorfahren, überhaupt gebildet wird. Die Möglichkeit solcher embryonalen Untersuchung war vollkommen da zur Zeit, als das »Kopfskelett der Selachier« erschien, denn schon im folgenden Jahre unternahm BALFOUR seine Untersuchungen an Haifisembryonen, die er freilich nicht so weit führte, um die Entstehung des Knorpelskelettes zu eruiren. Eben so hätte die genaue Untersuchung der Entstehung des Kiemenskelettes der Petromyzonten vorangehen sollen, ehe man sich entschloss, es mir nichts dir nichts zu einem sogenannten extrabranchialen zu stempeln, — man würde dann gesehen haben, dass die Kiemenknorpel der Petromyzonten wahre innere und nicht sogenannte äußere sind, dass ihre Visceralbogen in fast allen Beziehungen sich mit denen der Selachier homologisiren lassen und dass die Unterschiede sich sehr leicht begreifen, wenn man die verschiedene Lebensweise in Betracht zieht. Diese beiden embryologischen Untersuchungen durfte man nicht unterlassen, bevor man sich für berechtigt hielt, so weitgreifende Folgerungen auszusprechen; und sie würden, objectiv angestellt, vor vielen anderen Missgriffen bewahrt haben. Das wird erst vollkommen klar werden, sobald in einem der folgenden Aufsätze die Differenzirung der Visceralbogen der Petromyzonten zur Darstellung gelangen wird. —

Ich gehe nun über zur Beschreibung der

4. Differenzirung der Kiemenblättchen und der sogenannten äußeren Kiemenfäden der Selachier.

Der Beginn der eigentlichen Kiemenbildung findet statt, sobald die ersten vier Kiemenspalten durchgebrochen sind, und auch die Mundspalte geöffnet ist. Man erkennt dann an dem ersten wahren Kiemenbogen, auf seiner nach hinten und außen gerichteten, stark abgerundeten Kante eine halbkuglige Vorwölbung der äußeren Epithelschicht, welche ziemlich auf der Mitte, — der Höhe des Visceralbogens nach gemessen, — sich findet. Diese halbkuglige Vorwölbung des Epithels

ist aber nicht leer, vielmehr ist sie zunächst auf der Innenseite umgeben von einer Schicht Mesodermzellen, und diese wiederum wird nach außen, gegen die Epithelschicht gedrängt durch eine kleine Ausbuchtung des ursprünglichen Gefäßbogens, in dessen nächster Nähe also die erste Bildung der Kiemen stattfindet (Taf. 5 Fig. 1, 2, 3).

Sobald diese erste Vorwölbung am vordersten Kiemenbogen stattgefunden hat, beginnt sie auch am nächstfolgenden in derselben Weise, und gleichfalls in unmittelbarer Anlagerung an den Gefäßbogen. Gleichzeitig mit dieser entsteht am ersten Kiemenbogen eine zweite Vorwölbung des Epithels, dicht unterhalb der ersten, also nach dem Bauche zu. Auch diese zeigt die gleiche innere Auskleidung mit Mesodermzellen, und eine Ausbuchtung des Gefäßbogens.

Dieselbe Bildung schreitet nun auch hinten weiter fort, indem allmählich immer mehr Ausstülpungen an ein und demselben Visceralbogen entstehen, und zugleich nach hinten fortschreitend weitere Bogen in Angriff genommen werden.

Während das aber geschieht, bleiben die ersten Ausstülpungen in ihrer Bildung nicht stehen, vielmehr verlängern sie sich zu kleinen Säcken (Taf. 5 Fig. 3, 4, 6). Gleichzeitig macht sich auch die erste Differenzirung der Blutbahn geltend. Die kleine Ausbuchtung, welche vom Gefäßbogen gegen die Ausstülpung des Kiemenblattes sich richtet, — und diese Ausbuchtung ist das *Punctum saliens*, so wie das *Primum movens* des ganzen Processes, — verlängert sich gleichfalls; dabei ist natürlich von einer Gefäßwand noch keine Rede, wohl aber ist die Contur des Gefäßbogenlumens eine glatte, d. h. die Zellen des Mesoderms, die es umgeben, ordnen sich alle derart, dass ihre Kerne nach außen, nicht nach innen gegen das Lumen vorspringen, ja diese Kerne nehmen eine längliche Gestalt an, und ihr Längsdurchmesser liegt niemals radial gegen das Lumen vielmehr parallel oder als Tangente auf dasselbe. Die Bewegung der wenigen Blutkörperchen, die in diesen Anfangsstadien durch die Gefäßlumina hindurchgleiten, wird so nicht gehemmt.

An der Spitze der verlängerten Ausstülpung macht sich nun bemerklich, dass nach hinten zu eine kleine Lücke in dem umgebenden Mesodermgewebe entsteht, dass diese Lücke sich in den Visceralbogen fortsetzt und neben und hinter dem ursprünglichen Gefäßbogen sich in paralleler Richtung mit demselben erhält, und ähnliche Seitenströme aus den weiter nach unten folgenden Kiemenblattausstülpungen empfängt. Dies ist der Anfang des Venensystems der Visceralbogen.

Schon ehe diese Bildung des venösen Blutlaufs anfängt sieht man nun auf der Vorderseite jedes Bogens, — und auch hier handelt es sich um ein Fortschreiten vom ersten Kiemenbogen zu den nächstfolgenden — eine Verdichtung des Epithels vor sich gehen gerade an der Stelle, wo der Nerv des Visceralbogen von dem betreffenden Ganglion nach unten sich zieht. Sobald dann der Beginn des hinteren venösen Stämmchens sich markirt hat, fängt an dieser Epithelverdichtung die Ausbildung der vorderen Kiemenblättchen an, freilich etwas tiefer gegen den Bauch zu, als die erste, hintere Reihe; in ihrer Ausbildung folgt sie durchaus dem Gange dieser letzteren.

Auch am Zungenbeinbogen und am Spritzloch wölben sich jetzt diese Ausstülpungen hervor, in all und jedem denen der Kiemenbogen gleich, nur freilich entsteht weder bei dem einen noch bei dem anderen eine vordere Blättchenreihe. Doch davon wird ein späterer Abschnitt handeln.

Die weitere Differenzirung geht nun quantitativ wie qualitativ fort. In ersterer Hinsicht macht sich aber ein beträchtlicher Unterschied zwischen den Blättern der vorderen und der hinteren Reihe geltend. Während die vorderen niemals mit ihren Spitzen über die Kiemenspaltenränder hinausragen, sich allmählich zu wahren Kiemenblättchen ausbilden, — wie nachher noch eingehender dargestellt werden soll, — verlängern sich die hinteren zu den sogenannten Kiemenfäden, welche in rapider Entwicklung weit über die Grenze der Kiemenspalten hinauswachsen und in diesem Wachsthum fortfahren, bis beinah gegen das Ende der Embryonalperiode¹. Die geweblichen Theile, welche an diesem Wachsthum Theil nehmen, sind das Epithel, ferner eine Schicht Mesodermzellen, welche schon ursprünglich in der ersten Ausstülpung der Fäden sich befand, und schließlich die feine Schicht Mesodermzellen, welche von Anfang an die Gefäßlumina umgab, und welche jetzt zu einem wahren Endothel sich ausbildet, also den Gefäßen eine eigene Wandung gewährt.

Da aber mit der sackartigen Verlängerung der ersten Ausstülpung Hand in Hand die Differenzirung einer eignen venösen Blutbahn sowohl im Visceralbogen selbst, wie in den Blättchen und Fäden ging, und diese Differenzirung eben auch zu einer eignen Wandung des venösen Theiles der Gefäße führt, so bemerkt man, dass allmählich zwischen beiden Gefäßen der Kiemenblättchen und Fäden, die Arterie und die Vene, Mesodermzellen eine Brücke, oder, wenn man will, eine Scheidewand bilden,

¹ BALFOUR giebt an, die Kiemen beider Reihen bildeten diese langen Fäden (Comp. Embryol. II. p. 51); dies ist aber ein Irrthum: nur die hintere Reihe bildet sie.

welche allmählich breiter und breiter wird, so dass der Querschnitt eines der hinteren Kiemenfäden beinahe einer 8 entspricht, nur mit dem Unterschied, dass der Kreuzungspunkt eine verlängerte Gestalt hat, und aus Mesodermzellen von derselben Art besteht, wie diejenigen sind, welche die Gefäße umgeben und dem äußeren Epithel dicht anliegen. An der Spitze der Kiemenfäden biegt der arterielle Strom in den venösen um, das Lumen der beiden Gefäße ist hier am weitesten.

Im Gegensatz zur Verlängerung der hinteren Kiemenausstülpungen bleiben, wie gesagt, die vorderen immer auf den Innenraum der Kiemenspalte beschränkt.

Bei beiden Reihen macht sich aber bald genug bemerkbar, dass die innere Seite der Ausstülpung näher an dem Visceralbogen verbleibt, wodurch die Basis selbst allmählich breiter wird und jene Gestalt angebahnt wird, welche an den Kiemenblättchen der erwachsenen Selachier bekannt ist. Auch die secundäre Faltenbildung tritt auf, und damit der lacunäre Blutlauf innerhalb dieser Falten.

Das sind Verhältnisse, deren genauere Ermittlung nicht hierher gehört, da kein unmittelbar morphologisches Problem sich daran knüpft.

Wohl aber habe ich über die Verlängerungen der hinteren Reihe, die sogenannten äußeren Kiemenfäden einige Mittheilungen zu machen, die, obschon noch nicht abgeschlossen, doch ein Licht auf ihre Function und damit auf ihre Existenz werfen.

Es haben sich viele Autoren den Kopf darüber zerbrochen, welche Bedeutung wohl diesen langen Fäden zukäme. Man hat sie mit den äußeren Kiemen der Amphibien verglichen und eine Parallelität in so fern zwischen beiden Bildungen aufgestellt, als beide nur eine vorübergehende Existenz, — wenigstens die der Anuren, — haben, und dass sie frei, außen am Körper befindlich seien. BALFOUR hat in seiner *Comp. Embr.* II p. 110 u. 116 mit Recht darauf hingewiesen, dass bedeutende Unterschiede in beiden Bildungen bezüglich ihrer Entstehung vorhanden seien. Die langen Kiemenfäden der Selachier seien nur Verlängerungen ursprünglich entodermaler Ausstülpungen, während die äußeren Kiemen der Amphibien unzweifelhaft ectodermalen Ursprungs seien. Ich werde zwar den Werth dieser Unterscheidung gleich weiter besprechen, muss aber meinerseits zugeben, dass die Amphibienkiemen nicht in unmittelbare Beziehung zu den Kiemenfäden der Selachier-Embryonen gesetzt werden dürfen.

Es ist mir nämlich gelungen, die wahre Function der letzteren aufzufinden. Es fiel mir auf, dass bei Embryonen reiferen Alters in den Wurzeln der Venen dieser langen Fäden eine durch Carmin gelbröth-

lich gefärbte Masse sich vorfand. Anfänglich hielt ich dieselbe für eine zufällige Erscheinung; als ich sie aber bei höher entwickelten Embryonen regelmäßig und ausschließlich in den Wurzeln und Stämmen der hinteren Kiemenvenen, dann auch in deren Fortsetzungen, also den Aortenwurzeln wiederfand, so fing ich an, der Sache nachzugehen und vermochte sehr bald festzustellen, dass die ganzen äußeren Kiemenfäden mit einer Dotteremulsion angefüllt waren, in welcher die Blutkörperchen nicht nur suspendirt waren, sondern von der jedes sich angefüllt zeigte. Diese Dotteremulsion zeigte sich niemals, — mit Ausnahme des Zungenbeinbogens, worüber später — in den Kiemenarterienstämmen, noch viel weniger im Herzen selber; daraus ging hervor, dass sie erst während des Kreislaufs durch die Kiemengefäße in das Blut gerathen sein konnte. Und da diese Masse niemals in den Venen der vorderen Kiemenblätter sich vorfand, immer aber in denen der hinteren, auch in denen der Spritzlochkieme, so war damit jede andere Provenienz als aus den verlängerten Kiemenfäden ausgeschlossen.

Leider habe ich diese Verhältnisse erst untersucht, als ich kein lebendes Material mehr besaß, muss mir also die Aufklärung des Thatbestandes, wie der Dotter in die Kiemenfäden hineingeräth, vorbehalten. Nur das kann ich noch sagen, dass ich die freien Enden der Fäden mit einer weniger intensiv gefärbten und weniger geronnenen Masse gefüllt fand. Denn als ich Schnitte durch einen eben eingebetteten Embryo machte, zeigte es sich, dass der Inhalt der Fäden an ihrem distalen Ende noch nicht völlig erhärtet war, trotzdem der Embryo in Sublimat getödtet und die übliche Reihe der Alkoholstadien so wie der Öle und Paraffinlösungen durchgemacht hatte. Die Farbe dieser nicht erhärteten Masse war leicht gelblich, ohne röthliche Tinction, während an der Wurzel der Kiemenfäden die Masse eben sowohl consistenter, wie auch durch Carmin geröthet war.

Da ich diese Dottermasse sowohl bei Haien wie bei Rochen vorgefunden habe, und eben so bei eierlegenden, wie bei lebendig gebärenden, so ist anzunehmen, dass diese Function der äußeren Kiemenfäden eine sehr alte ist, und dass sie es wesentlich ist, welche die Existenz dieser merkwürdigen Bildung rechtfertigt.

Ob sie freilich ausschließlich von ihr hervorgerufen, ist eine andere Frage. Wundern muss man sich, dass die Kiemen der vorderen Reihe keinen Antheil an dieser Function nehmen, die doch dabei nur hätte gewinnen können. Es ist übrigens der Mühe werth ausdrücklich festzustellen, dass auch das arterielle Gefäß der Kiemenfäden mit Dotter erfüllt ist; woraus folgt, dass eine Endosmose durch die ganze Peri-

pherie der Fäden hindurchgeht. Gleichfalls der Bemerkung werth ist der Umstand, dass die Enden der langen Fäden bei *Raja* und *Torpedo* eine blasenförmige Erweiterung aufweisen, — die vielleicht mit dieser Function in Zusammenhang steht.

Unter allgemeinerem Gesichtspunkte ist hierdurch ein sehr interessantes Beispiel einer Function und Structur geboten, welches der Embryo für sich selber geschaffen hat. Wie die Placentarbildungen nur durch die Bedürfnisse des embryonalen Lebens erzeugt, nicht aber auf phylogenetische Recapitulation von Urzuständen zu beziehen sind, so scheint auch die Dotter-, also Nahrung- aufnehmende Thätigkeit der äußeren Kiemenfäden nur vom Embryo selbst erworben und ausgebildet zu sein. Und da nach Verlauf des Embryolebens diese Bildungen zu Grunde gehen, und die Identität der vorderen und hinteren Kiemenblättchen-Reihen eine vollständige wird, so zeigt es auch an, dass nicht etwa eine Formation früherer Entwicklungsstufen bei den heutigen Selachiern ausgefallen ist.

Es bleibt mir noch übrig hervorzuheben, dass JOHANNES MÜLLER in seiner vielseitigen und an Kühnheit der Auffassungen unerreichten »Vergleichenden Anatomie der Myxinoiden III. Über das Gefäßsystem p. 240« eine Vermuthung J. DAVY'S¹ (Philosophical Transactions 1834 p. 2) nicht unwahrscheinlich findet, wonach die langen Kiemenfäden zur Aufnahme von Nahrung dienen. Es heißt dort wörtlich:

»Ein andres ist es mit den fadenartigen Verlängerungen der eigentlichen Kiemen der Embryonen. Indessen ist auch hier die Athemfunction nicht erwiesen. Die eierlegenden Seyllien und Rochen haben im Fötuszustande Kiemenfäden, obgleich die Embryonen in hornigen Schalen eingeschlossen sind. HOME behauptet zwar, dass das Seewasser durch Schlitzte Zugang habe. CUVIER bemerkt indess, dass diese Schlitzte durch ein Häutchen geschlossen sind. Unter diesen Umständen ist die Ansicht J. DAVY'S nicht unwahrscheinlich, dass diese Fäden wenigstens zugleich, wo nicht ganz, zur Absorption von Nahrungsstoffen dienen. Die Embryonen der Plagiostomen, welche im Uterus ausgebrütet werden, saugen, mag es nun durch den Dottersack oder die Kiemenfäden geschehen, einen großen Theil Nahrungsstoffe von außen ein. Denn vor dem Erscheinen des Embryo wog das Ei eines *Torpedo* nach DAVY'S Versuchen 182 Gran, nach dem Erscheinen des Embryo 177 Gran, das Gewicht eines reifen Fötus betrug beinah das Dreifache, nämlich 479 Gran.«

¹ Leider konnte ich diese Stelle nicht auffinden; es scheint im Citat ein Druckfehler vorzuliegen.

Nach diesem Exeurse über die Bedeutung und Function der äußeren Kiemenfäden der Selachier, will ich noch einen anderen allgemeinen Gesichtspunkt erörtern, welcher sich auf die Natur und den Ursprung der Kiemenblättchen überhaupt bezieht. In seiner Schrift »A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes« sagt BALFOUR p. 211:

»From the mode of development of the gill-clefts, it appears that their walls are lined externally by hypoblast, and therefore that the external gills are processes of the walls of the alimentary tract, i. e. are covered by an hypoblastic, and not an epiblastic layer. It should be remembered however, that after the gill-slits become open, the point where the hypoblast joins the epiblast ceases to be determinable, so that some doubt hangs over the above statement.

»The identification of the layer to which the gills belong is not without interest. If the external gills have an epiblastic origin, they may be reasonably regarded as homologous with the external gills of Annelids; but, if derived from the hypoblast, this view becomes, to say the least, very much less probable.«

Da also auch bei dieser Gelegenheit die Frage ob Anneliden, ob Tunicaten — denn bei letzteren sind die Kiemenspalten essentiell an die Darmwand geknüpft, — sich hervordrängt, so will ich, späteren genaueren Erörterungen vorgreifend, hier schon betonen, dass ich diese Frage in anderem Lichte sehe.

Meines Erachtens sind die Kiemen zunächst weder ecto- noch entodermal, sondern sie sind durchaus dem Mesoderm angehörend. Das, was die Kieme zur Kieme macht, ist ein Blutgefäß, — keine noch so verzwickte Falten- oder Fadenbildung des Ectoderms oder des Darms ist dadurch allein eine Kieme. Von Hause aus mag sowohl die ganze Haut eines Thieres oder auch der ganze Darm respirirend sein: das mag man halten wie man will. Localisirte Athmung ist aber vor allen Dingen an Blutgefäße gebunden, welche durch irgend eine Veranstaltung in möglichst unmittelbarem Contact mit Wasser zu gerathen haben. Wo dieser Contact am leichtesten zu haben ist, da wird eine Kieme entstehen, d. h. es wird ein Blutstrom die Körperwandung, oder die Darmwandung, oder irgend welche andere Canalwand, welche respirables Wasser enthält, vor sich her schieben, um von allen Seiten dem Gasaustausch vorzuarbeiten.

Bei den Fischen — und nicht bei den Selachiern allein — spätere Darstellung der Entwicklung der Teleostierkiemen wird es auch von diesen erhärten, eben so wie von den Petromyzonten, — ist das Primum movens der Kiemenblättchen-Bildungsprocess die Ausstülpung

eines Theiles derjenigen Epithelwand, welche sich zunächst dem Gefäßbogen befindet; zugleich mit ihr stülpt sich eine Schicht Mesoderm aus, und innerhalb derselben liegt eine Aussackung des Arterienbogens. Der Process geht von innen nach außen: es entsteht nicht etwa eine hohle Vorwölbung des Epithels, in welche nachträglich Mesodermzellen einwandern und schließlich Blutkörperchen gerathen. Ja bei Teleostiern entsteht sogar erst eine Mesodermshlinge, die aber solid bleibt, und sich mit der benachbarten gegenseitig abplattet, ehe sie das Epithel vor sich hertreibt. Gesetzt nun, die Kiemenspalten wären noch nicht durchgebrochen, die Darmsäcke berührten noch nicht das gerade über sie wegziehende Ectoderm, dies vielmehr buchte sich gegen die Darmsäcke ein: was würde die Folge sein? Der Gefäßbogen würde nach wie vor eine Mesodermfalte vor sich hertreiben, diese würde an das Ectoderm anstoßen, es ausstülpfen, — und die Kiemenfäden fingen mit Ectoderm an. Dass es bei den heute wirklich bestehenden Fischkiemen in anderer Reihenfolge zugeht, dass erst Darmsäcke sich bilden, welche das Ectoderm durchbrechen und dass die Gefäßwucherung factisch Entodermüberzüge besitzt, will ich sehr gern zugeben. Aber dass hierdurch eine unübersteigliche Schranke zwischen Fisch- und Annelidenkiemen gezogen, und ihre Homologisirung auf immer abgewiesen sei, das kann ich nicht anerkennen. Die Frage liegt viel complicirter, als dass sie mit einer so simplen embryologischen Beobachtung entschieden werden könnte, zugleich aber bietet sie so weittragende Gesichtspunkte, dass ich ihrer ausführlichen Erörterung erst später näher treten werde.

5. Entstehung und Bedeutung der Thymus der Selachier.

Man könnte es sonderbar finden, dass mitten in die Erörterungen über Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen ein Capitel über die Entstehung und Bedeutung der Thymusdrüse geräth. Zwar ist die Zeit vorüber, wo die Thymus als Mesodermgebilde betrachtet ward, oder wo sie als »Lymphdrüse« in den allgemeinen Topf dieser dunkelsten aller Drüsenbildungen des Wirbelthierkörpers geworfen wurde. Auch der Name »Blutgefäßdrüse«, der all jenen zweifelhaften Gebilden gegeben ward, deren Function, Structur und Entstehung unbekannt war, ist gewichen, und die specielleren Titel »Winterschlafdrüse«, »Fettdrüsen« etc., werden als absonderlich und für die Anschauungen einer vergangenen Periode charakteristisch angesehen, aber nicht mehr

ernsthaft erörtert. Die letzten Jahre haben an die Stelle dieser Auffassungen und Vermuthungen eine andere, richtigere gesetzt: die Thymus ist in ihren Beziehungen zum Kiemenapparat erkannt worden, — nur darüber streitet man sich noch, welcher Kiemenspalte sie gleich zu setzen sei, ob der ersten, zweiten, dritten oder vierten. Bei diesem Streit, — KÖLLIKER, STIEDA und BORN sind es hauptsächlich, die als die Autoren dieser Wendung zu betrachten sind — übersieht man aber, dass es auch eine Thymus der Fische giebt, dass dies Organ also gleichzeitig mit allen Kiemenspalten existirt; und da sogar Formen wie *Hexanchus* und *Heptanchus* die Thymusdrüse besitzen, so kann keine Rede davon sein, dass die Thymus aus der Umwandlung irgend einer bestimmten Kiemenspalte hervorgegangen sei, und der Streit darüber, aus der wie vielen? wird von selbst hinfällig.

Wenn aber die Thymus nicht durch die Umwandlung einer Kiemenspalte hervorgegangen ist, welches ist denn ihre Natur und Entstehung?

Darauf soll jetzt die definitive Antwort und damit die Lösung eines sehr alten und viel umworbenen Problems gegeben werden.

Zur Zeit, wenn schon die äußeren Kiemenfäden eine mittlere Länge erreicht, die Kiemenstrahlen aber noch nicht aus dem Mesoderm sich differenzirt haben, bemerkt man an der oberen Commissur der vordersten, zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen gelegenen Spalte eine Wucherung des Epithels ihrer Wandung (Taf. 8 Fig. 1 u. 2). Es entsteht an dieser Stelle eine Art von Knospe, welche erst nach oben und vorn wächst, bald aber nach außen umgebogen wird.

Bald nachdem diese Bildung an der ersten Kiemenspalte sich angelegt hat, geht eine ähnliche Entwicklung an der zweiten vor sich; dieser wiederum folgt die dritte; dann die vierte, schließlich auch die fünfte. Es ist aber bemerkenswerth, dass die Größe dieser Wucherungen von vorn nach hinten abnimmt, ja dass die der letzten Kiemenspalte bei den Haifischen sehr rasch im Wachsthum aufhört und verschwindet.

An diesen knospenförmigen Wucherungen nimmt nur die innere Schicht des Epithels Antheil, die äußere zieht in dünner Lage darüber weg.

Bei den Rochen, — ich habe *Torpedo* und *Raja* untersucht, — erstreckt sich diese Wucherung auf beiden Seiten der Spalte etwas tiefer herab, — oder aber, richtiger ausgedrückt, wenn die Wucherung beginnt, setzt sich noch das Lumen der Spalte in sie hinein fort; bei den Haifischen habe ich ein solehes Lumen nicht beobachtet.

Gleich von Anbeginn an scheinen in die Masse der

wuchernden Epithelzellen auch Zellen des Mesoderms einzuwandern, wenigstens sieht man an Embryonen, welche mit Chromsäure oder Pikrinsäure behandelt sind, einen deutlichen Unterschied zweier Zellarten in den Wucherungen, und richtet man die Aufmerksamkeit auf die Elemente der umgebenden Mesodermmassen, so trifft man eine Menge Zellen, welche denen der Wucherungen gleichen. Solche Zellen findet man aber nicht zwischen den Epithelzellen der Kiemenwandungen.

Blutkörperchen dagegen dringen anfänglich nicht in die Wucherungen ein; wohl aber liegen neben ihnen kleine wandungslose Bluträume, mit Blutkörperchen gefüllt; sie sind aber durch Bindegewebe von den Wucherungen geschieden.

Diese Wucherungen nun nehmen stark zu und schnüren sich dann von den Kiemenspalten ab. Bei *Mustelus*, *Scyllium* und *Pristiurus* kann man beobachten, wie längere Zeit ein schmaler Stiel die Hauptmasse der wuchernden Zellen mit dem Epithel der Kiemenspalte verbindet; zumal an der ersten Spalte ist dies oft sehr deutlich, und der Stiel erhält sich noch, wenn auch die Masse selbst in verschiedene Lobuli sich zu gliedern beginnt.

Die Größe dieser Wucherungen ist so beträchtlich, dass, wenn einmal die embryonale Entwicklung ihrem Ende zueilt, die Zellmassen der einen Kiemenspalte an die der folgenden anstoßen, während sie zugleich nach unten in den Raum des zugehörigen vorderen Kiemenbogens hineinwachsen. Sie liegen in der Nähe der Vagus-Ganglien und können von Unerfahrenen leicht damit verwechselt werden, besonders im Anfang, wo ihr Umfang nicht größer ist, als der der Ganglien. Aber eben sowohl die Structur der sie erfüllenden Zellen, so wie später ihre sehr viel bedeutendere Größe können vor solcher Verwechslung sichern.

Bei den oben genannten Haifischen erreichen nur die Wucherungen der ersten drei Spalten bedeutendere Entwicklung; die der vierten bleibt ganz klein; die fünfte verfällt gleich beim Beginn einer Rückbildung.

Bei den genannten Rochen wird dagegen auch die Wucherung der vierten Spalte bedeutend, und die fünfte bleibt klein.

Wahrscheinlich variiren diese Verhältnisse bei den einzelnen Gruppen der Selachier.

Betreffs der topographischen Verhältnisse dieser Bildungen ist es von Wichtigkeit zu constatiren, dass sie immer unterhalb der nach außen, hinten und unten umgebenen Partien der dorsalen Kiemenbogenmuskulatur liegen, dass aber beim Beginn der Abschnürung vom

Kiemenspaltenepithel jede der Wucherungen unter die Musculatur des vorhergehenden Bogens geräth (Taf. 7 Fig. 5 u. 6 *Thy*). Zweitens ist es von Wichtigkeit zu betonen, dass der terminale oberste Kiemenstrahl, der sogenannte äußere Kiemenbogen mit seiner Umbiegungsstelle unterhalb der ursprünglich abgeschnürten Wucherung liegt, so dass er dieselbe von der zugehörigen Kiemenspalte scheidet; die Wucherung liegt gleichfalls vor dem Kiemenstrahl des zugehörigen Bogens.

Diese Daten reichen hin, um im Zusammenhang mit den oben dargestellten Verhältnissen einen Einblick in die Vorgänge zu gewähren, welche zu der Absehnürung einer so beträchtlichen Portion des ursprünglichen Kiemenspaltenepithels geführt haben.

Ich betonte oben, dass im Laufe der Entwicklung der Visceralbogen ein Zeitpunkt eintritt, in dem die oberen, dorsalen Partien sich nach außen, hinten und unten umbeugen, dass die Umbeugung in der Bildung der zusammenhängenden Partien des *Musculus constrictor superficialis* ihren Ausdruck findet, der eigentlich nur die distale Portion des *M. interbranchialis* ist, und wie dieser zwischen je zwei Kiemenspalten das betreffende Septum von oben nach unten durchziehen sollte, — und sicherlich in früheren phylogenetischen Stadien durchgezogen hat. Dieser Umbeugung verdanken auch die äußersten Kiemenstrahlen, die sogenannten äußeren Kiemenbogen, ihre Lage und Krümmung, — dieser Umbeugung verdankt nun auch offenbar die Wucherung und Absehnürung der dorsalen Portionen des Kiemenspaltenepithels ihren Ursprung.

Stellen wir uns vor, diese Umbeugung wäre nicht erfolgt, so hätten wir außerordentlich hohe Kiemenspalten vor uns, welche nahezu bis an die dorsale Mittellinie gereicht haben würden, — wie sie ventralwärts ja beinahe an die Mitte stößt. Wir würden die Muskeln des Diaphragmas in verticalem, nur etwas tangential gerichtetem Verlauf gesehen haben, und die »äußeren« Kiemenbogen würden wahrscheinlich wie die übrigen Knorpelstrahlen radial nach außen gerichtet gewesen sein. Wahrscheinlich würde auch das Basale des Kiemenbogens mehr in der Richtung der Mittelstücke des Bogens verharret haben, — ja wahrscheinlich existirte damals überhaupt nicht die Gliederung der Kiemenbogen in vier discrete Stücke.

Dann aber wäre auch die obere Partie des Kiemenspaltenepithels nicht abgeschnürt, vielmehr wären aus ihm gleichfalls Kiemenblättchen gebildet worden, — es ist also der zureichende Grund zur Bildung dieser Wucherungen und ihrer Absehnürung in jener dorsalen Über-

lagerung der Kiemenspalten durch die Musculatur der Visceralbogen zu erkennen.

Man fragt nun begreiflicher Weise, welches der Grund dieser Überlagerung gewesen?

Darauf behalte ich mir die Antwort vor. denn sie setzt die vorhergehende Darstellung einer ganzen Reihe von Processen voraus, die bisher noch nicht dargestellt ja, ich darf wohl sagen, von Niemand erkannt worden sind, deren Verständnis aber unerlässlich auch für die hier behandelten Themata ist.

Ich will nun noch ein paar Worte über die Deutung dieser Kiemenspaltenabschnürungen und über die bisherigen Anschauungen sagen, welche man von der Entstehung der Thymus hatte.

Dass die beschriebenen Körper in der That die Thymus der Sela- chier vorstellen, geht aus ihrer Lagerung mit Evidenz hervor.

Der erste Autor, welcher mit voller Klarheit die Thymus der Fische erkannt hat, ist ALEX. ECKER gewesen, der darüber in dem vortrefflichen Aufsatz »Blutgefäßdrüsen« in WAGNER'S Handwörterbuch für Physiologie IV p. 125 das Nachfolgende bemerkt:

»Ganz an derselben Stelle, — nämlich wie beim Axolotl und den oben genannten fischähnlichen Batrachiern liegt bei den Plagiostomen ein Organ, das ich für die Thymus halten muss. Ich habe dasselbe während meines Aufenthaltes in Triest im Jahre 1847 bei verschiedenen Plagiostomen, u. A. den Genera *Mustelus*, *Galeus*, *Squatina*, *Raja*, *Myliobatis*, *Torpedo* untersucht. Es liegt nach außen von den großen Rückenmuskeln zwischen diesen und der Kiemenhöhle hinter dem Spritzloch; nach oben zu ist es breit und von einem platten Muskel bedeckt, nach unten dringt es keilförmig zwischen Kiemenbogen und Rückenmuskeln ein. Diese ganze Drüse besteht aus Lappen und Lüppchen von röthlich grauer Farbe, ist weich und von einem reichen Gefäßnetz umgeben. Jedes Lüppchen besteht aus mehreren Blasen, die durch ein klebriges Bindegewebe verbunden und schwer zu isoliren sind. Die Blasen von etwa $\frac{1}{2}$ " im Durchmesser sind geschlossen, von einer structurlosen Membran gebildet und von einem Gefäßnetz und einer Bindegewebehülle, in welcher die größeren Gefäße verlaufen, umgeben. Beim Anschneiden entleert diese Drüse eine milchige ganz dem Thymusinhalte der Säuge- thiere ähnliche Flüssigkeit, welche nebst feinkörniger Masse körnige Kerne von 0,005—0,010 mm und Zellen enthält. Die Gründe, welche dafür sprechen, dass diese Drüse, welche auch von Robin (*L'institut*, 10. Février 1847 — *Annales d. sc. nat. 3ème série. Zoologie. 1847 p. 202*) in demselben Jahre beschrieben und zuerst als Analogon des

elektrischen Organs, dann als »hintere Schilddrüse« gedeutet wurde, wirklich die Thymus sei, sind namentlich ihre Lage, welche ganz der bei den fischähnlichen Batrachiern entspricht, und ihre Erklärung, wie schon oben bemerkt, in dem Dazwischentreten des Kiemenapparates findet, und dann die Ähnlichkeit des Inhalts im äußeren Aussehen sowohl als den mikroskopischen Bestandtheilen mit dem der Thymus der höheren Wirbelthiere. Dass die Drüse aus zahlreichen Blasen besteht, spricht nicht gegen diese Deutung; sehen wir doch schon bei den Vögeln und noch mehr bei den Reptilien, z. B. den Schlangen, statt einer einfachen Röhre mehrere getrennte Blasen oder Schläuche auftreten. Bei dem Stör und den Cyclostomen fand ich nichts einer Thymus Analoges, und eben so wenig bis jetzt bei den Knochenfischen. Dass die drüsigen Organe, welche Stannius für die Thymus hält, als Schilddrüse zu deuten sind, ist schon oben (siehe Schilddrüse) bemerkt.«

Diese Beschreibung ECKER's passt Wort für Wort auf die Gebilde, deren Entstehung und Formation oben beschrieben worden ist, die ich also mit Grund für die Thymus halte. Dass ECKER Recht hat, wenn er, trotz des Bestehens zahlreicher Blasen, das ganze Gebilde für die Thymus erachtet, beweist die Abstammung desselben aus 4 resp. 5 Kiemenpalten (ich kann gleich hier aussprechen, dass auch am Spritzloch sich ein Ansatz zur Thymusbildung bemerkbar macht, dass er aber wie der gleiche Versuch an der hintersten Kiemenpalte früh sich rückbildet). Und da ECKER gefunden hat, dass bei jungen Enten, jungen Fringillen die Thymus aus 5—6 vollkommen von einander getrennten Abtheilungen besteht, so könnte man sich vielleicht vorstellen, dass sie auch noch bei diesen Thieren ihren Ursprung aus mehreren Kiemenpalten nimmt, obwohl nicht auszuschließen ist, dass auch ein Zerfall der einzelnen Wucherungen des Kiemenpaltenepithels in mehrere Abtheilungen vorkommen kann, ja sogar wohl auch bei den Fischen vorkommt. Dass ECKER bei dem Stör und den Cyclostomen, ja sogar bei den Teleostiern keine Thymus fand, ist nicht hinreichend, die Nichtexistenz derselben bei diesen Thieren für erwiesen zu halten: für die Teleostier hat STANNIUS ihr Vorkommen erwiesen, und ich werde ihre Entwicklung bei *Belone* später darstellen¹. Wahrscheinlich findet sie sich auch bei den

¹ Neuerdings hat Dr. F. MAURER in einer Arbeit, betitelt: »Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchien der Knochenfische« (Morph. Jahrb. IX. p. 246) die Möglichkeit erörtert, dass die Pseudobranchie zu Verwechslungen mit der Thyreoidea und Thymus geführt haben könnte. Er schließt selbst die Thyreoidea aus, da er ihre gleichzeitige Anwesenheit bei allen von ihm untersuchten Fischen constatirt hat, wobei er sagt: »In wie weit diese Bildungen (d. h. die Acini der Thyreo-

Ganoiden, — wie es sich bei den Amphibien und den Cyclostomen verhält, werden wir in einem der späteren Abschnitte dieser Untersuchungen erfahren.

dea) etwa entwicklungsgeschichtlich zu den Kiemenbogen in Beziehung stehen, bleibt vorerst dahingestellt.« Eine der nächsten »Studien« wird die wahre Natur der *Gl. thyreoidea* und ihre Beziehungen zu den Kiemenbogen hoffentlich in das rechte Licht rücken. Sie hat keine Beziehungen zu der Pseudobranchie. Dagegen sagt der Verfasser von der Thymus das Nachfolgende: »*Was die Thymus anlangt, so sind die Verhältnisse weniger klar. Leydig giebt in seinem Werke (Anat.-histol. Untersuchungen über Fische und Reptilien) an, dass die Thymus der Knochenfische unter der die Kiemenhöhle auskleidenden Haut liege, in der Gegend der häutigen Commissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbinde, längs des Os scapulare Cuvieri. Was den Bau betrifft, so soll sie aus Acinis bestehen, welche in eine weite Höhle münden, die durch die ganze Länge der Drüse zieht, gefüllt ist mit zäher Flüssigkeit und zelligen Elementen; ein Ausführungsang fehlt. Stannius giebt (Handbuch der Wirbelthiere, die Fische) von der Thymus der Knochenfische an, dass sie gelagert sei an der hinteren Grenze des Schultergürtels, längs der Scapula, auf dem Truncus lateralis nervi vagi. Sie sei von eigener häutiger Hülle umschlossen. Den Bau unlangend, so sei die Oberfläche höckerig, durch vorragende Acini. Letztere enthielten zähe gelbe Flüssigkeit mit Zellkernen, Pigmentzellen, Fettkugeln und -zellen.*

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

Ich bin in der Lage, diese Bedenken und Zweifel des Autors zu heben. Die Thymus der Knochenfische existirt allerdings an der von LEYDIG scharf und genau umschriebenen Localität, und hat nichts mit der Pseudobranchie oder der Kopfniere zu thun. Sie tritt schon früh im Embryo auf und liegt an der Basis des Kiemendeckels, wo man sie als rundes Klümpchen von Zellen, umschlossen von scharfer Membran, sehr leicht auffinden kann. Bei den Embryonen von *Belone* liegt sie auf der Höhe der Vena jugularis, unterhalb der knorpligen Anlage des Labyrinthes. Mit der Kopfniere kann sie eben so wenig verwechselt werden wie mit der Pseudobranchie. Die Kopfniere liegt der Chorda dicht an und ist von der Thymus durch den ganzen Kiemenapparat und die Kiemenhöhle getrennt, und die Pseudobranchie liegt weit vor der Thymus näher dem Auge zu.

Ich benutze diese Gelegenheit, um zwei Irrthümer anzudeuten, welche in der eben citirten Arbeit MAURER'S über die Pseudobranchie und in dem Aufsatz von Prof. HOFMANN »Zur Ontogenie der Knochenfische« (Archiv f. mikroskop. Anat. XXIII, p. 77 ff.) mit Bezug auf die Pseudobranchie in ihren Beziehungen zur Kiemendeckelkieme und zur *Gl. choroidalis* sich vorfinden. Beide sind zu diesen Irrthümern veranlasst durch GEGENBAUR'S »Grundzüge der vergl. Anatomie«. Dort heißt es auf p. 807 u. 809, die Pseudobranchie der Teleostier entspreche der Kiemendeckelkieme der Ganoiden, und mit gesperrtem Druck wird hervorgehoben, »*die sog. Pseudobranchie der Teleostier ist eine undre als die der Selachier, mit der sie meist wegen der übereinstimmenden Anordnung der Blutgefäße zusammengeworfen ward, sie ist die Kieme des Zungenbeinbogens, die Opercularkieme*«. Ich habe mich vergeblich nach einer Begründung dieser Sentenz in GEGENBAUR'S Schriften umgesehen, eine Begründung, die um so mehr erwartet werden durfte, als derjenige,

Werfen wir nun von dem hier gewonnenen Standpunkte einen Blick auf die herrschenden Auffassungen über die Entstehung der Thymus, so ergibt sich, dass die Forschungen leider auch in dieser Frage meist den schwierigsten und umständlichsten Weg eingeschlagen haben. Man untersuchte an Vögeln und Säugethieren, wo die Verhältnisse sehr complicirt sind, und wo auf eine klare Erkenntnis um so weniger gerechnet werden durfte, als der technischen Schwierigkeit noch die Deutungsschwierigkeit sich hinzugesellte. Freilich lag es nahe, an Säugethieren unmittelbar zu forschen, weil die Thymus ein äußerst interessantes Organ in physiologischer und pathologischer Hinsicht ist, und weil man hoffte, in beiden Richtungen durch embryologische Untersuchung Aufschlüsse zu gewinnen. Die Frage nach der eigentlichen Function der Thymus ist heute so ungelöst wie früher: die merkwürdigen Erscheinungen ihrer Entstehung und frühzeitigen Involution warten auf hinreichende Erklärung: wegen der pathologischen Veränderungen, die an ihr stattfinden, bedarf man aber einer klaren Erkenntnis ihrer Entstehungsweise, wodurch allein ihre constituirenden Theile richtig zu deuten und deren pathologische Umbildungen zu begreifen sind.

Die Autoren, welche zuletzt die embryonale Entstehung der Thymus behandelt haben, sind KÖLLIKER (Entw. d. Menschen u. d. höheren

welcher sich des »Zusammenwerfens« schuldig gemacht hat, kein geringerer als JOHANNES MÜLLER ist, und zwar in einem Aufsatz, der mehr wie irgend ein anderer das in letzter Zeit so vielfach missbrauchte Epitheton »classisch« verdient. In der That sind die Untersuchungen JOH. MÜLLER'S über den Kiemenapparat und die Gefäßverbindungen der Fische (Myxinoiden) ein wahres Muster vorzüglicher Handhabung der von mehreren seiner Nachfolger etwas compromittirten »vergleichenden Untersuchungsmethode« und es muss Wunder nehmen, die von ihm festgestellten Resultate so ohne Weiteres bei Seite geworfen zu sehen. Ich werde in einer der folgenden »Studien« beweisen, dass JOH. MÜLLER vollkommen im Rechte war, als er die Pseudobranchie der Knochenfische mit der Spritzlochkieme der Selachier und Ganoiden homologisirte, und dass die ihm zu Theil gewordene Rectificirung besser unterblieben wäre. Zu welcher Verwirrung dieselbe Anlass gegeben, erweist die Arbeit Prof. HOFFMANN'S, welcher, einer Andeutung BALFOUR'S folgend, in der Choroidaldrüse der Teleostier das Homologon der Spritzlochkieme sieht und sogar ihre vermeintliche Umformung beschreibt. Zu dieser nicht glücklichen Auffassung der Choroidaldrüse war BALFOUR gekommen durch ein vor vielen Jahren stattgefundenes Gespräch mit mir, worin ich gesagt hatte, die Chorioidealdrüse repräsentire eine der vor dem Munde liegenden Kiemen (siehe BALFOUR, Comp. Embryol. II, p. 265). BALFOUR theilte meine Auffassung nicht, erbat aber meine Erlaubnis, diese von mir herrührende Hypothese in sein Werk aufnehmen zu können. Ich werde später auf dieselbe zurückkommen, muss aber schon hier aussprechen, dass die HOFFMANN'SCHE Durchführung von BALFOUR'S Interpretation keinerlei Stütze in den zu meiner Kenntnis gekommenen embryologischen Thatsachen findet.

Thiere p. 875—882), STIEDA (Untersuchungen über die Entwickl. d. Glandula thymus, thyreoidea und carotica. Leipzig 1881), BORN (»Über die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren.« Arch. f. mikr. Anat. XXII, p. 271 ff.). Alle drei stimmen darin überein, die Thymus für ein epitheliales Organ zu erklären, und sie aus einer Kiemenspalte hervorgehen zu lassen.

KÖLLIKER, der Zeit nach der frühere, hat an Kaninchenembryonen gearbeitet, und beschreibt ein Organ von 15—18 mm Länge, das er an Embryonen von 14—16 Tagen gefunden hat. Das Organ besteht aus einem Schlauche, der von Epithelzellen gebildet wird und ziemlich dicke Wandungen, aber ein kleines Lumen besitzt. Das untere Ende besetzt sich mit 5—8 warzen-, keulen- oder walzenförmigen Knospen: aufwärts wird das Organ schmaler, die Knospen spärlicher und kleiner und schwinden schließlich gänzlich, so dass nur ein einfacher Canal übrig bleibt, der auch in die Knospen geht, deren Enden jedoch solid erscheinen. Dieses ganze Gebilde lag in der Gegend der früheren zweiten Kiemenspalte. KÖLLIKER betont aber ausdrücklich, er habe auch in der Gegend der dritten und vierten Spalte ähnliche Bildungen gesehen.

KÖLLIKER hebt nun die große Schwierigkeit hervor, die Entwicklung und den Bau der embryonalen Thymus mit der Structur des älteren und fertigen Organes in Einklang zu bringen, das nicht entfernt einem epithelialen Organ gleicht, vielmehr aus einem gefäßhaltigen Reticulum mit lymphkörperartigen Zellen in seinen Maschen besteht, und schließt seine Darstellung mit den Worten (p. 880):

»Vor nicht langer Zeit hätte man kaum die Annahme machen dürfen, dass ein aus dem äußeren oder inneren Keimblatte hervorgehendes Organ später in eine Art gefäßhaltige Bindesubstanz sich umwandelt. Nachdem nun aber die merkwürdigen Umwandlungen gewisser Theile des Medullarrohres bekannt geworden sind, wie sie in der Zirbel, dem kleinen Lappen der Hypophysis und dem primitiven hohlen Opticus namentlich vor sich gehen, kann auch das, was ich bei der Umbildung einer Kiemenspalte in die Thymus gefunden habe, nicht mehr allzusehr auffallen. Immerhin muss hervorgehoben werden, dass vom Drüsenblatte ähnliche Umbildungen sonst nicht bekannt sind, und dass es sich bei der Thymus doch um ein Organ von einer gewissen functionellen Bedeutung handelt, was bei der Zirbel und dem Hirnanhang nicht der Fall ist.«

Diesen Äußerungen gegenüber ist es vielleicht von Interesse, dass ich oben betonte, wie von Anfang an in die epithelialen Wucherungen eine fast gleich große Zahl von Mesodermelementen einwandern. Dieser

Umstand kann auch schwerlich Wunder nehmen. Dringt doch in jedes Kiemenblättchen, ja sogar in die äußersten Enden der langen Kiemenfäden Mesoderm hinein, theils um die Wandungen der Gefäße selbst zu bilden, theils um sie vom Epithel und unter einander zu scheiden und den Fäden eine Stütze zu gewähren. Wenn ich also Recht habe, die Wucherungen der oberen Winkel der Kiemenspalten darauf zurückzuführen, dass aus ihrem Materiale ursprünglich auch Kiemenblättchen gebildet wurden, dass diese aber zufolge der Überdachung durch die dorsalen Abschnitte der Diaphragmen nicht mehr zur definitiven Entwicklung gelangen, so muss man geradezu verlangen, dass Mesoderm-elemente in die Thymuswucherungen eingehen, die, ursprünglich dazu bestimmt das Gerüst der Kiemenblättchen zu bilden, jetzt von dieser Aufgabe frei, zu allerhand anderer Verwendung gelangen.

Dass KÖLLIKER hervorhebt, wie auffallend diese Umwandlung eines epithelialen Organes in eine Lymphdrüse sei, ist von dem bisherigen Standpunkt der Embryologie begreiflich: im Verlaufe dieser »Studien« werden wir aber noch viel auffallendere Umwandlungen kennen lernen, und es wird manche herkömmliche Vorstellung dabei arg erschüttert werden, aber nur um gesünderen und auf viel breiterer Basis ruhenden Anschauungen Platz zu machen.

STIEDA hat in sehr ausführlicher Weise nicht nur den Ursprung der Thymus bei mehreren Säugethieren erforscht, er erörtert auch sehr gründlich die wichtigen Fragen, welche die Pathologie des Organs betreffen. Es würde zu viel Raum wegnehmen, wollte ich in extenso wiederholen, was er hierüber sagt. Genüge es, folgende Hauptpunkte hervorzuheben (l. c. p. 28 ff.).

»Die embryonale Thymusdrüse ist ein epitheliales Gebilde, welches folgendermaßen zu Stande kommt. Nachdem die Anfangs durch die Kiemenspalten von einander getrennten Visceralbogen mit einander verwachsen sind, und gleichzeitig dabei die Spalten sich geschlossen haben, wird bei einer (der letzten oder vorletzten) Kiemenspalte ein Theil des die Spalte auskleidenden Epithels von dem Bindegewebe der Körpersubstanz umwachsen. — Das in die Leibessubstanz hineingezogene Epithel der Visceralspalte fängt nun an zu wuchern, um neue epitheliale Organe zu bilden. — Die erste Wucherung des Epithels giebt die Anlage zur Thymus-Drüse. Es wächst vom abgeschnürten Epithel der Kiemenspalte ein beträchtlicher epithelialer Fortsatz nach vorn und unten (beim Schaf hohl, beim Schwein ein hier und da mit einem kleinen Lumen ausgestatteter Strang). Mit dem größeren Wachsthum des Embryo hält das Wachsthum der embryonalen Thymus nicht gleichen Schritt: die Thymus wächst

langsam. Es löst sich früher oder später der Zusammenhang mit dem Epithel der Kiemenspalte und dem Epithel der Rachenspalte. — Beim Herabwachsen nähern sich die epithelialen Anlagen der beiderseitigen Thymusdrüsen einander, so dass ihre unteren Abschnitte sich früh neben einander lagern. Jede epitheliale Anlage ist von einer starken bindegewebigen Hülle umgeben, — mitunter legen sich beide Anlagen, scheinbar in eine Hülle eingeschlossen, eng an einander. Erst später verwachsen die beiden unteren Partien des Organs so, dass ein einziges Organ daraus wird, von dem die seitlichen Fortsätze nach oben zu sich erstrecken.»

Es ist unschwer, in dieser Darstellung *mutatis mutandis* dieselben Organe wieder zu erkennen, die oben beschrieben worden sind. Freilich handelt es sich nur um das Derivat einer einzigen Schlundspalte; aber einmal lernten wir oben schon die Unterschiede in der Theilnahme der verschiedenen Spalten bei Haien und Rochen kennen, und zweitens ist es nicht unmöglich, dass die *Glandula carotica* der Rest der Thymusbildung einer anderen Kiemenspalte sei. Wesentlich ist aber, dass eine Wucherung des distalen — also des dorsalen — Endes der Kiemenspalte zur Bildung jenes Körpers führt, in dem die *HASSALS'schen* Körperchen nachher auftreten. Gerade einer solchen Wucherung an den dorsalen Theilen der Kiemenspalten der Selachier verdankt die Thymus derselben ihre Existenz.

Die Bedeutung dieser Feststellungen sieht *STIEDA* mit Recht in der erleichterten Lösung der Frage nach der Natur eben dieser *HASSALS'schen* Körperchen, deren Charakter als Bindegewebs-Elemente oder veränderter Epithelien zu zahlreichen, ungeschlichteten Debatten geführt hat. Ich hoffe durch den obigen Hinweis auf den Eintritt von Mesoderm-Elementen in die epithelialen Thymus-Wucherungen diese Frage einer Lösung näher geführt zu haben, — hoffentlich aber hört die Thymus von nun an auf, bald hierhin, bald dorthin geworfen und zu der Kategorie jener räthselhaften Organe gezählt zu werden, deren Verständnis von einer fernen Zukunft erwartet wird.

BORN liefert eine sehr genaue Darstellung des Ursprungs der Thymus, die in den meisten Einzelheiten die *KÖLLIKER'sche* und *STIEDA'sche* Darstellung bestätigt und ergänzt. Alle stimmen, wie gesagt, darin überein, in der Thymus ein epitheliales, mit den Kiemenspalten genetisch zusammenhängendes Organ zu erblicken: wir werden hoffentlich nach den oben gegebenen Nachweisen nun bald eine umfangreichere Abhandlung erhalten, welche die Natur, Entstehung und Bedeutung der Thymus ins rechte Licht rückt.

V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei *Petromyzon Planeri*.

Die Entwicklung des Visceralbogensystems von *Petromyzon* genau zu beschreiben, ist eine überaus schwierige Aufgabe nicht nur wegen der Kleinheit der Verhältnisse, vielmehr noch wegen der vielen Verschiebungen und Compressionen, welche bei dem Hineintreten der Kiemen in das Innere der Kiemen- und Darmhöhle stattgefunden haben.

Dennoch ist es möglich, einige der entscheidendsten Facta klar zu legen, aus denen mit Sicherheit geschlossen werden kann, dass die Trennung, welche die bisherige Morphologie zwischen eigentlichen Fischen und Petromyzonten glaubte annehmen zu müssen, auf irrthümlicher Interpretation von Verhältnissen beruhte, welche in ihrem Zustandekommen nur begriffen werden müssen, um sofort die viel größere und nähere Zusammengehörigkeit der beiden Gruppen erkennen zu lassen.

Durch SCOTT's und BALFOUR's Forschungen wissen wir bereits, dass die erste Spur der Visceralbogen in der Gestalt von Kopfhöhlen auftreten, wie sie von den Selachiern bekannt geworden sind. Dieselben liegen als gerundete Zellschläuche zwischen den einzelnen Divertikeln des Darms, aus welchen die Kiemenspalten hervorgehen. Außen sind sie umgeben vom einschichtigen Ectoderm, innen vom Entoderm der beiden sie begrenzenden Kiemenspaltenwände: außerdem finden sich noch Mesodermzellen rund um sie herum. Die eigentlichen Muskelschläuche zeigen einen kleinen, kaum wahrnehmbaren Hohlraum.

Es ist leider nicht erkennbar, welche sogenannten Myotome diesen Muskelschläuchen entsprechen. Es liegen zwar die regelmäßigen Myotome der Rumpfmusculatur auch über dem ganzen Kiemenapparat der Petromyzonten; aber die Behauptung, dass diesen Myotomen die Muskelschläuche der Visceralbogen zugehörig seien, hätte so viel Problematisches und verlangt eine so weitläufige Discussion nicht nur dieser Frage, sondern auch der ganzen Hirnnervenprobleme, dass ich sie wiederum, wie so vieles Andere, vertage.

Wohl aber lässt sich feststellen, dass gegenüber den Vorgängen in der Entwicklung der Visceralbogen der Selachier ein Unterschied bei den Petromyzonten sich geltend macht, auf welchen bereits BALFOUR hingewiesen hat. Es betrifft die relative Lagerung des ursprünglichen Gefäßbogens. Derselbe liegt nicht, wie bei den Haifischen näher dem

distalen Ende des Bogens, vielmehr so nah als möglich dem proximalen. Die Bedeutung und das Zustandekommen dieser Abweichung werden wir weiter unten zu betrachten haben.

Das Lumen des Arterienbogens macht sich erst bemerkbar, wenn die Configuration des ganzen Bogens sich etwas geändert hat. Ist er anfänglich mit seiner Querachse rechtwinklig auf die Längsachse des Körpers gerichtet, so macht sich bald eine Drehung derselben nach hinten bemerkbar, so dass sie zur Längsachse des Körpers einen allmählich immer spitzer werdenden Winkel macht. Dem entsprechend verlängert sich auch der Visceralbogen, und nimmt auf dem horizontalen Querschnitt eine kegelförmige Gestalt mit abgerundeter Basis an. In dieser Basis befindet sich die Arterie (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Art.*).

Mit der Verlängerung des ganzen Bogens hat sich auch der ursprünglich im horizontalen Querschnitt rund angelegte Muskelschlauch verlängert, wodurch es hervorgebracht wird, dass die ihn bildenden Zellen sich in zwei neben einander liegende Reihen gruppieren, deren eine von mir als viscerale, die andere als parietale bezeichnet werden soll (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Pa.M.* u. *Vi.M.*).

Gleichzeitig differenzirt sich aus dem Mesodermgewebe des Bogens, und zwar an der vor dem Muskelschlauch gelegenen Seite, außen von der parietalen Schicht, zwischen ihr und der vorhergehenden Kiemen-spaltenwandung der zu dem Bogen gehörige Knorpel (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Kn.*). Es ist schwer davon etwas Anderes zu sagen, als dass eine Anzahl der Mesodermzellen sich näher zusammenthun, eine auf dem Querschnitt runde Contur erlangen und von nun an als Knorpel erkennbar werden. In den vorderen Visceralbogen gehen diese Differenzirungen eher vor sich, als in den hinteren.

Die viscerale Wandung des Muskelschlauches verdickt sich nun stärker, als die parietale, zugleich aber tritt ein Ereignis ein, dessen Bedeutung Jedem, der die obige Darstellung der Entwicklung der Visceralbogen der Selachier verfolgt hat, sofort einleuchten wird.

Es sondert sich nämlich ein proximales und ein distales Stück des Muskelschlauches von einander, und zwischen Beide tritt auf eine gewisse Strecke der Knorpelbogen (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *M.add.* u. *M.constr.*). Das distale Stück ist bei Weitem größer, als das proximale, an beiden aber lässt sich mit voller Klarheit die Betheiligung der parietalen wie visceralen Schicht unterscheiden.

Verfolgt man aber nun in Horizontalschnitten die relative Lagerung des Knorpels zu den Schichten des Muskelschlauches, so wird man

gewahr, dass schon jetzt, also in sehr frühem Stadium mehrfache Biegungen des Knorpels zu Stande kommen, die ihren optischen Ausdruck auf den Querschnitten in einer abwechselnd inneren, äußeren und mittleren Lage des Knorpels zu den Muskeln finden (Taf. 10 Fig. 3 u. 4 *Kn.*).

Diese Biegungen nehmen fortgesetzt zu; es ist als ob das ursprüngliche Wachstum des Knorpels durch ihm entzogenen Raum nicht anders könne, als ihn zu biegen und zu beugen, wobei denn sein dorsales Ende horizontal unter die Wirbelsäule, sein ventrales aber ganz umgebogen nach vorn und innen gerichtet wird. Die mittlere Partie aber geräth in die Nähe der vorhergehenden Kiemenspalte, und nimmt dort wieder eine Beugung an, die es leichter ist abzubilden, als zu beschreiben (Taf. 10 Fig. 2 *K.Kn.*).

Während dieser passiven Evolutionen des Knorpels macht sich eine histologische Differenzirung sehr merkwürdiger Art in den beiden Schichten der Muskeln bemerklich. Die viscerale erlangt die vollkommenste Querstreifung, die parietale dagegen bleibt auf sogenannten embryonalem Typus stehen, d. h. aus ihren Zellen werden sehr lange Schläuche, welche — übrigens eben so wie die der visceralen Partie, — die ganze Länge der Visceralbogen durchziehen, aber nur corticale Querstreifung zeigen, während die Kerne der einzelnen Zellen in der Mitte des langen Schlauches einer hinter dem andern liegen.

Alle Muskeln der Visceralbogen des *Ammocoetes* erstrecken sich über die ganze Circumferenz der Kiemenhöhle, eben sowohl die proximale Partie, wie die distale. Sie inseriren sich alle dorsal an der Chorda, welcher die dorsalen Knorpelenden der Kiemenbogen dicht angelagert und durch bindegewebige Umbüllungen fest verbunden sind. Am Bauch finden sie ihre Insertion neben der großen Thyreoidea, gleichfalls an faserigem Bindegewebe, welchem die ventralen Enden der Kiemenknorpel eingelagert sind. Dorsal wie ventral verwachsen bekanntlich die Enden der einzelnen Kiemenbogen jeder Seite mit einander, so dass dorsale und ventrale Längsknorpel entstehen, welche dem Muskelsystem zur genügenden Insertion dienen. Hervorgehoben muss aber schon hier werden, dass die Muskeln sich erst sehr spät an einzelne Stellen der Knorpelstäbe inseriren, anfänglich vielmehr am Knorpel vorbeiziehen und am Bauch wie am Rücken mit denen der anderen Seite verschmelzen, so dass große Schleifen zu Stande kommen. Es ist wichtig, dies hervorzuheben: denn stellt man sich vor, dass die Knorpel völlig zu Grunde gingen, so würden die Muskeln schleifenförmig in einander laufen, — ein Verhältnis, welches bei den Myxinoiden factisch eingetreten ist, bei denen ja nur noch der Knorpel des *Ductus oesophageo-cutaneus* erhal-

ten blieb. Diese Homologie der Kiemenmuskeln der Petromyzonten und Myxinoiden zu erweisen, wird später meine Aufgabe sein.

Der große Unterschied des Selachier-, resp. auch Teleostier- und Ganoiden-Kiemenapparates von dem der Petromyzonten besteht nun darin, dass die eigentlichen Kiemenblätter und Blättchen bei jenen nach außen, bei diesen nach innen gerichtet sind (Taf. 11 Fig. 1—8). Und diese Lagerung haben sie schon von Anfang an im Embryo. Die Schleimhaut der Kiemenspalten treibt Fortsätze auf beiden Seiten der Diaphragmen, aber gegen das Lumen des Darmcanals gerichtet. Dem entsprechend ist denn auch die äußere Kiemenspalte sehr reducirt an Ausdehnung, ja es ist leicht sie völlig zu schließen. Trotzdem aber muss ein geregelter Zu- und Ausstrom des Wassers erfolgen können. Zu seiner Regelung dienen offenbar auch hier die Visceralbogenmuskeln. Urtheilen wir nun nach der Insertion und dem Verlauf der einzelnen Theile, so müssen wir in den Muskeln der proximalen Partie Adductoren der Kiemenbogen erkennen, d. h. Muskeln, deren Contraction die ventrale Fläche des Kiemenapparates gegen die dorsale hebt (Taf. 10 Fig. 2, Taf. 11 Fig. 2, 3, 4, 5, 7 u. 8 *Add.*), also wahrscheinlich die äußeren Kiemenspalten öffnet, so dass Wasser in sie eintritt. Entgegengesetzt wirken vielleicht die langen Muskeln der distalen Partie (Taf. 10 Fig. 2, Taf. 11 Fig. 2—5, 7 u. 8 *M.constr.*), welche wir wohl mit Recht als Constrictoren bezeichnen, da ihre Zusammenziehung den ganzen Kiemen Darm verengern und ihn von oben, unten und von den Seiten zusammenpressen muss. Bekanntlich saugen die Petromyzonten das Wasser durch die Kiemenspalten eben so ein, wie sie es durch sie ausstoßen; ob sich an diesem Process die große Körpermusculatur theiligt, vermag ich aber nicht zu sagen.

Es ist nicht meine Absicht, eine ausführliche Darstellung der gesamten Entwicklung des Kiemenapparates zu geben. Ich habe nur das Ziel vor Augen, Argumente für die Discussion der Homologiebestimmungen zwischen Cyclostomen- und Selachier-Visceralbogen zu gewinnen. Dazu reichen die Angaben aus, die ich jetzt gemacht habe, und deren Tragweite ich nun erörtern will.

Ich habe oben wörtlich abgedruckt, was RATHKE, CUVIER, JOHANNES MÜLLER, GEGENBAUR und BALFOUR über die vermeintliche Homologie der sogenannten »äußeren« Kiemenbogen der Selachier mit dem Kiemenknorpelskelett der Cyclostomen gesagt haben, und habe durch die Darstellung von der wirklichen Entstehung jener beiden Selachierknorpel diese Auffassung als irrig nachgewiesen.

Dieser Nachweis stützte sich auf die sehr späte Entstehung jener

Knorpel, auf ihre doppelte Anlage, auf ihre Lagerung und auf ihren Charakter als Knorpelstrahlen, welcher sie zwar in gewisse secundäre Beziehungen mit den äußeren Theilen des Constrictor superficialis brachte, ihnen aber keinerlei Bedeutung für die eigentlichen Muskelactionen der Visceralmuskulatur verlieh. Sie können darum auch fehlen, ohne dass ein ernster Nachtheil für die Functionirung dieser Muskulatur erwächst.

Die Grundlage des Knorpelskeletts der Petromyzonten legt sich dagegen durch einen einzelnen Knorpelbogen an, welcher schon entsteht, wenn noch gar keine Kiemenblättchen vorhanden sind, ja ehe noch irgend eine ernstliche Differenzirung der Muskeln erfolgt ist (Taf. 10 Fig. 1 *Kn.*). Er legt sich in der Mitte zuerst an und wächst nach beiden Seiten, ventral- und dorsalwärts. Dorsalwärts legt er sich an die Chorda, ventralwärts umfasst er die ganzen Kiemen bis an den durch die mächtige Entwicklung der Thyreoidea in zwei Äste gespaltenen Arterienstiel. Er durchbricht die Visceralmuskulatur, scheidet sie in einen proximalen und distalen Theil; aus letzterem gehen die Constrictores, aus ersterem der Adductor hervor. Der Knorpel theilt sich beim *Ammocoetes* nie in mehrere Stücke, schlingt sich aber in mehrfachen Beugungen um die Muskulatur herum, so dass er bald visceralwärts, bald parietalwärts von derselben gefunden wird. Er bildet die Hauptstütze für die gesammte Visceralmuskulatur, sein Fehlen würde zur Folge haben, dass die Kiemenmuskeln schleifenförmig in sich selbst zurückliefen, d. h. dass sie ungefähr so aussehen würden, wie die Constrictores der Kiemen von *Bdellostoma*, wie sie von JOHANNES MÜLLER beschrieben werden.

Welcher Vergleichspunkt also zwischen diesen Knorpeln und den sogenannten äußeren Kiemenbögen der Selachier gefunden werden kann, ist, — ich wiederhole es mit allem Nachdruck, — gänzlich unfindlich. Dagegen ist kein Zweifel, dass sie vollkommen homolog den eigentlichen inneren Kiemenbögen der Selachier sind. Das beweist ihre frühe Entstehung, ihr Verhältnis und ihre anfängliche Lagerung zwischen proximaler und distaler Portion der Visceralmuskulatur, die Insertion dieser letzteren, und die, von mir noch nicht geschilderte, weil erst spät auftretende Entwicklung secundärer Knorpel an den mittleren Partien des Hauptknorpels, eine Entwicklung, welche offenbar die letzte Andeutung der Knorpelstrahlen bildet, wenn schon sie, den gänzlich veränderten Lagerungsbeziehungen der Kiemen selbst entsprechend, auch andere Verhältnisse aufweist, als die Knorpelstrahlbildung der Selachier und Teleostier.

Vergleicht man die Gestalt der Selachierkiemenbogen mit der der Petromyzonten, so ist die Hauptähnlichkeit die Getrenntheit der ersteren in vier Stücke. Stellt man sich aber vor, dieser Zerfall fände nicht statt, es bliebe vielmehr der Bogen von der äußersten Spitze des Basale bis zur entgegengesetzten des Copulare ein einziges Stück, stellt man sich ferner vor, die Muskeln, Constrictores und Interbranchialis als Theilproducte der Portio distalis sowohl, wie Adductores, Interarcuales und die Coracobranchiales als Proximale blieben alle in continuirlicher vom Rücken zum Bauch verlaufender Verbindung, so würden sie genau den Muskeln entsprechen, welche wir beim *Ammocoetes* finden. Darüber kann so wenig ein Zweifel bestehen, dass sogar bei einer solchen Verbindung der Theilstücke der Portio proximalis der Kiemenbogen der Selachier dieselben Beugungen machen müsste, wie es der Kiemenbogen des *Ammocoetes* thut. Schlagender kann der Vergleich nicht durchgeführt werden.

Es bleibt nur eine Frage zu erledigen. Was ist das Prius, was das Posterius? Waren die Knorpel der Selachier einst ein Stück? Waren ihre Muskeln einst lange, vom Rücken zum Bauch laufende, mannigfach gekrümmte Schläuche?

Was die Continuität des Knorpels anlangt, so wird wohl Niemand zweifeln, dass die Theilung in 4 Stücke erst nachträglich erfolgt ist, und dass ursprünglich ein einziger Knorpelstab vorhanden war. Sehen wir doch die Teleostierkiemenbogen gleichfalls aus einem einzigen Stück gebildet. Ob die Muskeln jemals dieselbe lange schlauchförmige Gestalt gehabt haben, wie die der Petromyzonten, bleibt fraglich, — es ist aber auch nicht nöthig, mit Ja oder Nein zu antworten. Es ist sehr wohl denkbar, dass Beide, Selachier wie Petromyzonten, Umbildungen einer gemeinsamen Grundlage sind, — ja, durch die in einer früheren »Studie etc.« gegebenen Nachweise von der Homologie des Nasenganges der Petromyzonten mit der Hypophysis der übrigen Vertebraten¹, erweist sich die Annahme als nothwendig, dass die Petro-

¹ Ich benutze gern diese Gelegenheit, um mein Bedauern auszusprechen, dass mir bei der Abfassung jener III. Studie die früher schon geäußerten Vermuthungen GOETTE's über die Homologie des Nasenganges mit der Hypophysis entgangen sind. Prof. GOETTE hat durchaus Recht, sich die Priorität dieses Vergleiches zu vindiciren, und ich spreche das hier um so lieber aus, als ich bei aller fundamentalen Verschiedenheit des theoretischen Standpunktes und bei äußerst zahlreichen Abweichungen der Deutung im Einzelnen doch in Prof. GOETTE's Werk über die Entwicklung der Unke eine der bedeutendsten Vermehrungen des Thatsachenschatzes der Wirbelthierembryologie erblicke, die uns seit REMAK geworden sind.

myzonten von vor den Selachiern und Ganoiden liegenden Wirbelthieren abstammen, deren Hypophysis noch als unabhängige Kiemenpalte fungirte. Es ist also wohl am sichersten anzunehmen, dass die Visceralbogenbildungen der Selachier und Petromyzonten gleichfalls verschieden gerichtete Differenzirungen einer von gemeinsamen Vorfahren ererbten Anlage sind.

Die Frage ist darum sehr wichtig, weil, wie ich schon andeutete, die merkwürdige Kiemenorganisation der Myxinoiden direct aus der der Petromyzonten abzuleiten ist¹. Ich habe im Großen und Ganzen diese Ableitung bereits im »Ursprung der Wirbelthiere« p. 45 ff. dargestellt. Es ist mir doppelt erfreulich, jetzt nach genauer Durchforschung des Thatbestandes die damals a priori gemachten Deductionen aufrecht erhalten zu können. Das Zugrundegehen der Kiemenknorpel, ihr einziger Überrest im Knorpel des Ductus oesophageus, die schleifenförmige Bildung der Kiemenmusculatur, die sackförmige Structur der Kiemen, — Alles das ist in der That nur ein weiterer Schritt auf der von den Petromyzonten eingeschlagenen Bahn, auf welcher eben das Wesentliche war, die Kiemenblättchen statt nach außen, nach innen gelangen zu lassen. Es hat schon Prof. HUXLEY darauf aufmerksam gemacht², dass man durchaus nicht nöthig habe, die Cyclostomenkiemen als Bildungen sui generis bei Seite zu stellen, dass es vielmehr ausreiche sie einfach als ins Innere gerückte, mit den Selachier- oder Teleostierkiemen homologe Bildungen zu betrachten. um auch in den Skelettverhältnissen der beiden Gruppen viel mehr Berührungspunkte zu finden, als man annehmen zu dürfen glaubte. Auch P. FÜRBRINGER scheint sich dieser Auffassung anzuschließen, nach der genauen Untersuchung der Musculatur³.

Ich habe im »Ursprung der Wirbelthiere« die Meinung zu entwickeln gesucht, dass die Lebensweise der Cyclostomen die ausreichende Erklärung für diese Umlagerung der Kiemen hergäbe. Ein Thier, das den größten Theil seines Lebens im Schlamm steckt, oder das sich an andere Fische oder sonstige schwimmende Gegenstände ansaugt und bewegungslos daran hängen bleibt, würde sehr gefährdet sein, wenn

¹ Die auffallende Verdrängung der Myxinoiden-Kiemen nach hinten und ihre Ausmündung in ganz andern Segmenten als bei den übrigen Vertebraten wird, als ein sehr wichtiges Problem, gebührend an anderer Stelle behandelt werden.

² The nature of the craniofacial apparatus of Petromyzon. Journ. of Anat. and Phys. X, p. 425.

³ Unt. z. vergl. Anat. d. Muscul. d. Kopfskeletts d. Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift IX, 1.

es so wichtige Organe, wie die Kiemen, ungeschützt außen am Körper hängen ließe. Ich machte damals schon darauf aufmerksam, dass die Kiemen fast aller Thiere durch besondere Vorrichtungen verborgen und geschützt werden. Wüssten wir mehr von der Lebensweise und der Physiologie der Cyclostomen, so würden wir vielleicht begreifen, warum gerade die Verlegung ins Innere des Darmes die beste Art war, das Leben der Individuen zu sichern: hoffentlich werden wir mit der Zeit darauf gerichtete Untersuchungen vorgenommen sehen. Rrückten aber die Kiemen ins Innere, so begreift sich auch die Anlage des Arterienbogens innerhalb, statt außerhalb des Knorpelbogens. Ich habe oft die Thatsache bemerkt, dass die gegenseitige Lagerung des Circulations-Centrums und der Athemorgane sich nach einander in der Weise modelt, dass sie wenn irgend möglich Nachbarn werden. Fand also ein allmähliches Einrücken der vorderen und hinteren Kiemenblättchenreihe jedes Visceralbogens in das Innere der Kiemenspalten statt, so musste auch die Arterie mitrücken, und als jene an der inneren Fläche des Darms ankamen, durfte man auch die Arterie dort zu finden erwarten. Also auch dieser Unterschied, auf den BALFOUR (Comp. Embryol. II p. 471) solchen Nachdruck legt, um daraus die Verschiedenheit der Kiemenknorpel der Cyclostomen und Selachier herzuleiten, erscheint mir nicht stichhaltig.

Somit ergibt sich, dass der ursprünglich von RATHKE herbeigezogene Vergleich der Kiemenknorpel der Petromyzonten mit den als »äußeren« Bogen charakterisirten Knorpelstücken der Selachier keinerlei Anlass zu Homologiebestimmung bietet, noch weniger also phylogenetische Schlüsse zulässt, wie sie GEGENBAUR gezogen hat, und ihm nach alle übrigen Autoren.

Die Knorpel der Selachier entwickeln sich immer als zwei von Haus aus getrennte, von denen der eine dorsal, der andere ventral gelegen ist, während ihr Wachsthum, zufolge der oben beschriebenen Überlagerung der äußeren Kiemenspalten durch die dorsalen Partien der Diaphragmen, einander entgegengerichtet ist. Die Visceralbogenknorpel der Petromyzonten dagegen entwickeln sich als ein einziger gerader, in der Folge mannigfach gebogener Knorpelstab von der Mitte aus, und wächst ventral- und dorsalwärts aus, hat also gerade entgegengesetzte Tendenzen.

Die Knorpel der Selachier entwickeln sich erst, nachdem alle übrigen Theile der Visceralbogen nahezu fertig differenzirt sind, als letzte Elemente des knorpeligen Skelettes. Die Knorpel der Petromyzonten dagegen entstehen sofort am Beginn der gesammten Differenzirungsvorgänge der Visceralbogen.

Die Knorpel der Selachier gerathen nach außen zufolge jener Abplattung und Überlagerung der äußeren Kiemenspalten, sie haben nur Beziehungen zu den äußersten Schichten des *M. constrictor superficialis*. Die Knorpel der Petromyzonten dagegen gerathen nur zum Theil nach außen, d. h. in die Nähe der Haut zufolge der Einlagerung der Kiemen und der Hauptblutgefäße in die Darmhöhle, sie haben Beziehungen zu allen Muskeln der Visceralbogen, vorzüglich zur Gruppe der proximalen Theilungsproducte der Kopfhöhlen.

Aus alledem folgt, dass die sogenannten äußeren Kiemenbogen der Selachier nichts sind als terminale Knorpelstrahlen der Diaphragmen, zugehörig dem Basale und Copulare der betreffenden inneren Kiemenbogen, während die Knorpel des *Ammocoetes* eben diesen inneren Kiemenbogen der Selachier in jeder Beziehung homolog sind. sie aber dadurch unterscheiden, dass sie nicht mehr, — oder wenn man will, — noch nicht in einzelne Gliedstücke zerfallen.

Damit fallen nun aber jene Folgerungen zusammen, die GEGENBAUR und BALFOUR gezogen hatten. Die Petromyzonten sollten keine Kiefer gehabt haben, weil sie keine wahren inneren Kiemenbogen hätten. Statt dessen dürfen wir jetzt sagen, die Petromyzonten, welche innere Kiemenbogen besitzen, haben keine Kiefer mehr, — wahrscheinlich weil sie dieselben zufolge der Umgestaltung ihres Maules zum Saugmaul verloren haben. GEGENBAUR behauptet ferner, die Petromyzonten hätten keine Gliedmaßen haben können, weil die Gliedmaßen umgewandelte Kiemen seien, der Schultergürtel dem inneren Kiemenbogen homodynam sei, und das Archipterygium auf Kiemenstrahlen und ihre Ausgestaltung reducirt werden könne. Auch diese Folgerung fällt, ganz abgesehen von der völligen Haltlosigkeit der Archipterygiumtheorie, welche die nächste »Studie« erweisen wird, schon durch die Erkenntnis der wahren Natur der Kiemenknorpel der Petromyzonten, mehr noch aber durch den Nachweis, dass in der That noch Rudimente der Beckenflosse bei Petromyzon vorhanden sind, — worüber später gehandelt werden wird.

Durch diese veränderten Folgerungen verändern sich aber die Grundlagen der bisherigen Phylogeniebestimmungen zwischen Cyclostomen und Fischen vollständig. Die Meinung, in den sogenannten »äußeren« Kiemenbogen der Selachier den letzten Rest einer archaischen Structur zu besitzen, welche aus Urzeiten her stammt und die Cyclostomen als letzte Reste dieser Urfische erscheinen ließ, stürzt zusammen; damit aber stürzt auch der stärkste Pfeiler der Brücke, welche die Fische mit *Amphioxus* und den Tunicaten verband, — letztere treten

in eine nahezu vollständige Isolirung, wenn man ihnen doch, nach wie vor, die Vorfahrenrechte der Wirbelthiere zuerkennen will. Dieser bisher allgemein gehegten Anschauung habe ich die entgegengesetzte gegenüber gestellt: in Cyclostomen, *Amphioxus* und Tunicaten degenerirte und reducirte Fische zu erblicken. Der Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese ist freilich noch nicht erbracht, auch nicht einmal durch die hier gelieferte Auseinandersetzung von der Natur der Kiemenknorpel. Ich darf aber dennoch diesen Aufsatz mit dem Versprechen schließen, dass ich den Beweis in einigen der nächsten »Studien« vollkräftig liefern werde, in denen aus einander gesetzt werden soll, wie gewisse Organe und Structuren der Cyclostomen, des *Amphioxus* und der Tunicaten nur erklärbar sind, wenn als ihre Vorfahren Fische angenommen werden, welche mit den heute lebenden Fischen die aller-nächsten phylogenetischen Beziehungen besaßen. Diese Darlegungen setzen aber voraus, dass vorher die wahre Natur des Kieferapparates und der Flossen, paarigen wie unpaaren, erkannt werde, — und diese beiden Apparate, die eigentlichen Hauptprobleme der bisherigen Morphologie der Vertebraten, sollen den Inhalt der nächsten »Studien« bilden.

VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier.

Wie über den Ursprung des Schädels, resp. des ganzen Kopfes die Debatten in der Wissenschaft schon über hundert Jahre dauern und eine außerordentlich umfangreiche Litteratur hervorgerufen haben, so sind auch Hand und Fuß, Arm und Bein Themata geworden, welche schier unerschöpfliche Discussionen zu Tage fördern.

In früheren Zeiten begnügte man sich mit der sorgfältigen anatomischen Untersuchung, hauptsächlich des Skelettes; neuerdings hat sich aber die Embryologie entschließen müssen, Hand anzulegen, um das Zustandekommen all der verwickelten Skelettverhältnisse aufzuklären. Eine energische Wendung hat aber die Untersuchung erst genommen, seit sich zwei ziemlich schroff entgegenstehende Auffassungen über den phylogenetischen Ursprung der Extremitäten herausgebildet haben, deren eine in den Extremitäten ungebildete Kiemenbogen nebst diesen zugehörigen Kiemenstrahlen sieht, während die andere auf die Ähnlichkeit der paarigen Flossen der Selachier mit den unpaaren fußend, erstere für die Reste einer auf beiden Seiten des Körpers verlaufenden, den dorsalen und analen ähnlichen, lateralen Falte erklärt.

Der Kampf dieser beiden Auffassungen scheint mit wechselndem

Erfolge bald da, bald dorthin zu gehen, — eine eigentliche Entscheidung ist nicht erfolgt.

Es mag gestattet sein, neue Untersuchungen und neue Argumente in die Arena zu führen.

1. Entstehung und Differenzirung der paarigen Flossenmuscultur.

Es muss wohl in den technischen Schwierigkeiten der Untersuchung gelegen haben, dass bis auf den heutigen Tag Niemand mit einiger Genauigkeit anzugeben gewusst hat, von welchen präformirten Elementen des Wirbelthierembryo die Extremitätenmuscultur ihren Ausgang nimmt. Es sind zwar Angaben von REMAK, KÖLLIKER, GOETTE, KLEINENBERG, BALFOUR vorhanden, aber Niemand hat den Process mit ausreichender Genauigkeit studirt; und zumal BALFOUR, obschon er nahe daran war, die ganze Wahrheit zu erkennen, hat doch nicht weit genug seine Untersuchungen ausgeführt, und sich dadurch die Einsicht in Beziehungen verschlossen, nach deren Zusammenhang er und viele Andere vergeblich geforscht haben.

In der *Comp. Embryology* II p. 555 heißt es:

»The limb muscles are formed in Elasmobranchii, coincidently with the cartilaginous skeleton, as two bands of longitudinal fibres on the dorsal and ventral surfaces of the limbs. The cells, from which these muscles originate, are derived from the muscle-plates. When the ends of the muscle-plates reach the level of the limbs they bend outwards and enter the tissue of the limbs. Small portions of several muscle-plates come in this way to be situated within the limbs, and are very soon segmented off from the remainder of the muscle-plates. The portions of the muscle-plates thus introduced soon loose their original distinctness. There can however be but little doubt, that they supply the tissue for the muscles of the limbs. The muscle-plates themselves, after giving off buds to the limbs, grow downwards, and soon cease to show any trace of having given off these buds.«

Diese Darstellung ist nicht unrichtig, sie ist aber sehr unvollständig. Ich will versuchen, sie zu vervollständigen, und beginne meine Darstellung mit den Muskeln der Brustflosse von *Pristiurus*.

Es ist aus BALFOUR's Werk über die Embryologie der Selachier bekannt, dass der erste Beginn der Extremitätenbildung in der Entstehung einer Hautfalte zu erkennen ist, welche dicht hinter dem Kiemenapparat beginnt und bis zum Anus fortsehreitet. Diese Falte besteht

anfänglich nur aus säulenartig neben einander gestellten Ectodermzellen.

Allmählich schiebt sich die vordere Partie dieser Falten etwas aus einander, es wächst eine Quantität Mesodermelemente hinein; dadurch erhält sie eine etwas abgerundete Contur. Etwas später geschieht dasselbe in der Nähe des Anus. Diese beiden Vorwölbungen, deren Entstehungsweise BALFOUR mit vollem Recht mit der Entstehung der nachher zu besprechenden unpaaren Flossen vergleicht, bilden die Anfänge der Brust- und Beckenflosse.

Zur Zeit da alle Kiemenspalten schon durchgebrochen sind, und die ersten Anfänge der knorpligen Kiemebogen sich zeigen, erkennt man nun, wie die Rumpfmotome (Urwirbel), welche in nächster Nähe der Brustflosse gelegen sind, kleine Fortsätze bilden, welche wie Säckchen dem Körper des Myotoms, auf seiner ventralen Seite, ansitzen. Jedes Myotom producirt zwei solcher Säckchen oder Knospen, ein vorderes und ein hinteres (Taf. 9 Fig. 2—4 *Mkn.*). Während die Lagerung der unteren Partien der Myotome aber schräg, d. h. von hinten nach vorn gerichtet ist, bleiben die Knospen vielmehr gerade nach unten vor Allem aber nach außen gerichtet. Die Knospen, welche anfänglich eine kuglige Gestalt haben, verlängern sich allmählich und schnüren sich von den zugehörigen Myotomen ab (Taf. 8 Fig. 3 u. 4 *Mkn.*). Die Zahl der Myotome zu bestimmen, welche sich in dieser Weise an der Bildung der Brustflossenmuskulatur betheiligen, ist schwierig, — aus Gründen, die ich gleich entwickeln werde. Eben so wenig kann ich mit Sicherheit angeben, welches Myotom oralwärts das erste sei, von dem aus Muskelknospen zur Brustflosse abgegeben werden. Vor der Hand kommt es auch darauf nicht an.

Da die Flossen schräg gerichtet sind, so ist es gleichfalls etwas schwierig, glückliche Schnitte in horizontaler und sagittaler Richtung zu führen, — dagegen gelingen die transversalen leicht, ergeben aber nicht so gute Resultate, wegen der Ähnlichkeit der die Muskelknospen umgebenden Mesodermmassen. Indessen gelingt es doch, zu beobachten, dass die Muskelknospen, nachdem sie sich von den Myotomen abgeschnürt haben, sich wiederum verlängern, dann theilen und auf diese Weise je eine dorsale und ventrale secundäre Knospe bilden (Taf. 8 Fig. 3 *D.Mkn.*, *V.Mkn.*). Es bilden sich mithin aus jedem Myotom vier getrennte Muskelmassen, die erste durch Trennung in transversaler, die zweite in horizontaler Richtung.

Das sind die Elemente, durch deren Auswachsen die ganze Extremitätenmuskulatur zu Stande kommt.

Die einzelnen Knospenabschnitte begeben sich nahe an die dorsale resp. ventrale Fläche der Flosse, — die Mitte bleibt frei, d. h. sie ist von Mesodermzellen dicht erfüllt (Taf. 9 Fig. 8, 9, 10).

Die Umwandlung der Zellen der Muskelknospen erfolgt erst, wenn alle einzelnen Knospen an ihrer definitiven Stelle angekommen sind, — bis das Geschehen verharren sie alle in ihrer embryonalen Zellnatur.

2. Bildung des Flossenskeletts der Brustflosse.

Wenn die einzelnen Componenten der Flossenmuseulatur alle an ihre definitiven Stellen gelangt sind, fängt der Verknorpelungsprocess des zwischen den einzelnen Muskelknospen in der Mitte befindlichen Mesodermgewebes an.

Die ersten Spuren der Verknorpelung zeigen sich an der Basis der Flosse; aber gleich darauf rückt zwischen je zwei Muskelportionen ein Knorpelstrahl gegen die äußere Peripherie der Flosse vor. Da diese Strahlen distalwärts sich verschmälern, da andererseits der Basalrand der Flosse sich auch verschmälert, so begreift sich, dass die Strahlen an ihren Enden deutlich geschieden sind, an ihrer Basis aber so nahe an einander liegen, dass sie wie ein einziger Knorpel erscheinen, von dem aus die Strahlen distalwärts auszuwachsen scheinen.

Eine andere Knorpelentwicklung greift gleichzeitig am vordersten Rande der Flosse, zwischen ihr und den Myotomen des Rumpfes Platz. Sie hat aber eine andere Entwicklung, denn sie umgreift, von der Mitte ausgehend, in rascher Entwicklung fast den ganzen Umfang des Körpers dorsalwärts, wie ventralwärts. Es ist die Anlage des Schultergürtels.

Ich gehe auf dieselbe hier weiter nicht ein, da zu dem richtigen Verständnis dieser Bildung umfassende Erörterungen gehören, die ich an dieser Stelle wiederum nicht zu geben gesonnen bin.

3. Die Nerven der Brustflosse.

Eben so viele Spinalnerven begeben sich in die Flosse, als Myotome an der Herstellung der Flossenmuseulatur betheiligt sind. Aus der Richtung der Nervenstämme kann man aber erkennen, dass die Flosse ein concentrirtes Gebilde ist, denn während die vordersten Spinalnerven sich schräg von vorn nach hinten richten, um in die Flosse zu gerathen, sind die hintersten äußerst schräg in umgedrehter Richtung

gelagert, um gleichfalls mit den ihnen zugehörigen Muskelknospen in Contact zu bleiben.

Die Nerven durchbrechen zur Zeit, da die Muskelknospen sich absehnüren, die zugehörigen Myotome etwas oberhalb dieser Abschnürungsstelle und folgen den Entwicklungen der letzteren¹. Die näheren Umstände übergehe ich.

4. Die Beckenflosse.

Alles was von der Entstehung der Muskeln, der Knorpelstrahlen und der Nerven bei der Brustflosse gesagt ward, gilt auch von der Beckenflosse (Taf. 8 Fig. 6—8). Ein dem Schultergürtel homodynamer Knorpel fehlt aber. Das Os pubis ist nur eine nach innen gerichtete Verlängerung des durch Verschmelzung der Knorpelstrahlen zu Stande gebrachten Skeletttheiles.

Auf diese Befunde gestützt ist bereits ein entscheidendes Urtheil über die sich entgegensetzenden Gliedmaßentheorien möglich. Weder das uniseriale noch das biserialc Archypterygium GEGENBAUR's und HUXLEY's finden die geringste Stütze in den Erscheinungen der Selachierflossenentwicklung. BALFOUR's Opposition gegen diese Theorie ist vollständig berechtigt, und ich muss ihm auch beitreten in der Meinung, dass die Correctur, welche GEGENBAUR seiner ursprünglichen Annahme eines uniserialen Archypterygium hat zu Theil werden lassen, durch die auf die Ceratodusflosse gestützte Theorie des biserialen sich, wenn möglich, noch weiter von der Wahrheit entfernt.

Ich würde es nicht für erforderlich geachtet haben, die Archypterygiumtheorie ausführlich zu bekämpfen, da sie meines Erachtens gar keine Stütze mehr in den Thatsachen findet, wäre sie nicht in dem jüngst erschienenen »Lehrbuch der Anatomie des Menschen« 1883 p. 227

¹ Es liegt mir fern, mich in diesen phylogenetischen Arbeiten auf histogene-tische Controversen einzulassen, aber an dieser Stelle möchte ich auch meiner-seits auf die Seite derjenigen treten, welche die Verbindung zwischen Nerv und Muskel nicht präformirt sein, d. h. durch ontogenetisch frühzeitige Einheit von Nerv und Muskelfasern entstehen lassen, vielmehr annehmen, dass diese Verbin-dung prädestinirt sei, nämlich durch den durch Erblichkeit geregelten Lauf der Zellen, welcher es hervorbringt, dass der Nerv die ihm zugehörige Muskel-partie im Wachsthum erreicht. Meine Beobachtungen erlauben mir auch anzunehmen, dass auf diesem Wege der Nerv durch Vermehrung seiner Zellen wächst, und dass Ausläufer dieser Zellen in Verbindung mit Muskelzellen treten.

seitens GEGENBAUR's einfach wiederholt worden, ohne dass auch nur mit einem Worte der entgegenstehenden, von THACHER, MIVART, BALFOUR vertretenen, Faltentheorie gedacht wäre. GEGENBAUR bezieht sich im Gegentheil auf die Kiemenursprungstheorie, *»weil von diesem Gesichtspunkte aus eine Reihe sehr wichtiger Thatsachen auch im Bau des Menschen verständlicher wird. Das betrifft vor Allem die Musculatur und die Nerven der Gliedmaßen«*. GEGENBAUR wiederholt nun seine alte Theorie vom Wandern der Gliedmaßen, die ursprünglich dicht auf die Kiemen folgten, und umgewandelte Kiemen darstellen sollen. *»Damit hat sich eine Lageveränderung verbunden, eine Wanderung der Gliedmaßen nach hinten zu, auf welchem Wege die hintere am weitesten sich von ihrem Ausgangspunkte entfernt hat.«*

Dass die Gliedmaßen »wandern«, mag einmal zugegeben werden, obwohl dies Wandern doch eum grano salis zu verstehen ist, und in jedem einzelnen Fall recht genau untersucht und auf die dabei obwaltenden Verhältnisse der Nerven, Muskeln, Skeletttheile etc. viel eingehender Rücksicht genommen werden sollte, als bisher geschah. Vielleicht wird gerade eine sorgfältige Untersuchung der Teleostierentwicklung, die aber über den Kreis der Embryonalentwicklung hinaus zu verfolgen wäre, hierauf mehr Licht werfen.

Das Wandern in dem Sinne, wie GEGENBAUR es aber hier annimmt und wie er es schon im Jahre 1871 in Jena in einer Sitzung der medicinischen Gesellschaft aus einander setzte, als er zum ersten Male seine Theorie vom Ursprung der Extremitäten mittheilte, hat schwerlich je stattgefunden. GEGENBAUR stützt sich auch nicht auf irgend welche Beobachtung, vielmehr ist es nur ein Postulat seiner Theorie von der Herkunft der Extremitäten durch Umwandlung von Kiemen. Fällt diese Theorie, so erledigt sich auch ganz von selbst das Postulat nach dem »Wandern« der hinteren Extremität, — ganz abgesehen von den positiven Beweisen des Gegentheils.

Und somit will ich die Theorie der Entstehung der Extremitäten aus Kiemen, der ich selbst früher anhing, sogar schon ehe ich GEGENBAUR's Meinung kannte, aber immer in dem Sinne, dass zwischen Brust- und Beckenflosse die fehlenden segmentalen Kiemen ausgefallen seien (vgl. auch Ursprung der Wirbelthiere p. 12 ff.), wie ich hoffe, für immer beseitigen, und dazu mich gerade der Untersuchungen über den Ursprung der Musculatur bedienen.

Die Musculatur der Kiemenbogen geht, wie wir oben sahen, aus den Muskelschläuchen der von BALFOUR zuerst beschriebenen Kopfhöhlen hervor. Die Kopfhöhlen haben, wie VAN WILHE mit Recht und

in scharfsinniger Weise hervorhob (l. c. p. 4 ff.), ihre Homodynamie mit der Wandung der Pleuroperitonealhöhle, nur gewisse dorsale Abschnitte derselben lassen sich den Urwirbeln homodynam annehmen, und gerade diese Abschnitte gehen nicht in die Bildung der Kiemenmuskulatur über. Wie weit diese dorsalen Theile der Kopfhöhlen den Urwirbeln (Myotomen) gleichzusetzen sind, darüber bin ich anderer Meinung als VAN WIJHE, und werde seiner Zeit mich darüber aussprechen. Hier genügt das Hervorheben der Thatsache, dass die sämtlichen Muskeln der Visceralbogen aus den Kopfhöhlen stammen (der *M. subspinalis*, *coraco-hyoideus* und *coraco-mandibularis* gehören nicht zu den Kiemenmuskeln: vgl. oben p. 114).

In der vorliegenden »Studie« wird nun nachgewiesen, dass die Muskulatur der Extremitäten durch Ursprung aus den Urwirbeln, den Myotomen, entsteht. Damit ist ein fundamentaler Unterschied gegeben. Die Urwirbel liegen von Anfang an dorsal von der Wandung der Pleuroperitonealhöhle, sind die von ihr abgegliederten dorsalen Theile der ursprünglichen Mesodermfalten des Entoderms. Bildeten die den Urwirbeln entsprechenden dorsalen Stücke der Kopfhöhlen Muskelknospen, wie die Urwirbel des Rumpfes und Schwanzes, so würden diese Knospen dorsal von den Muskelschläuchen der Kiemenbogen ihren Ursprung nehmen, d. h. die Fortsetzung der Brustflossenmuskulatur würde über dem *M. trapezius*, über den dorsalen Theilen des *M. constrictor* und über den *M. interarcuales* liegen. Umgekehrt: bildeten sich am Rumpf noch Kiemenpalten und Kiemenbogen, so würden sie ventralwärts von den Extremitäten liegen, und das Material ihrer Muskeln müsste aus den Wandungen der Pleuroperitonealhöhle genommen werden.

Dies sind Folgerungen von großer Tragweite, denn sie stürzen einen beträchtlichen Theil des bisherigen Fundamentes der Wirbelthiermorphologie über den Haufen.

Der GEGENBAUR'schen Doctrin zufolge sollen Kiefer, Kiemenbogen, Schultergürtel, Rippen und untere Bogen des Schwanzes alle homodynam resp. serial-homolog sein (siehe Kopfskelett der Selachier p. 250 ff.), ja, ein ausgedehnter Apparat von Gründen wird in Bewegung gesetzt, um zu erweisen, dass die Visceralbogen ursprünglich Auswüchse des Achsen-skeletts, speciell seines cranialen Theiles, seien. Diese Anstrengungen werden ganz besonders groß, wo es sich um die Beweise für die Thesis handelt, der Kieferbogen sei erst secundär vom Schädel abgegliedert. Darauf wird im Speciellen an anderer Stelle eingegangen werden. Hier

aber muss ausgesprochen werden, dass diese ganze Anschauung nicht zu halten ist. Wie weit Rippen und untere Bogen identisch sind, soll jetzt nicht erörtert werden, auch nicht, ob sie ursprünglich dem Achsenskelett continuirlich angehört und nur secundär davon abgegliedert seien (die Rippen nämlich); dass aber die Kiemen- und Kieferbogen nichts mit den Rippen und unteren Bogen zu thun haben, das muss hier behauptet werden, so lange nicht der Beweis erbracht ist, dass sie die nur ventral erhaltenen Theile der früher auch am Kopf vorhanden gewesenen, zwischen den hier verschwundenen Urwirbeln befindlich gewesenen Knorpelspangen, oder Kopfripen, seien, — ein Beweis, der nirgends versucht ist und schwerlich Aussicht hat, je erbracht zu werden. Mir ist keine Thatsache bekannt, die dafür zu verwerthen wäre. Die knorpeligen Bestandtheile der Visceralbogen bleiben vielmehr im Gegensatz zu den Rippen des Rumpfes und unteren Bogen des Schwanzes ventrale Bogen der Pleuroperitonealgegend des Kopfes. Existirten seriale Homologa derselben am Rumpf, so müssten sie zu den Seiten der Pleuroperitonealhöhle liegen, auch müssten sie die Gliedmaßen dorsalwärts schieben, würden also der ventralen Mittellinie zunächst liegen. Am Schwanztheil könnten sie überhaupt keinen Platz mehr finden, weil mit dem postanalen Darmabschnitt auch der postonale Abschnitt der Pleuroperitonealhöhle abortirt ist.

Der Schwanz der Wirbelthiere repräsentirt heut zu Tage vorwiegend dorsale Theile seiner ursprünglichen Composition, nur die Caudalvene ist ein Überrest des alten Bauchtheiles. Umgekehrt darf man sagen: der Kopf der Wirbelthiere repräsentirt vorwiegend ventrale Theile seiner ursprünglichen Zusammensetzung, nur das Gehirn und Rückenmark ist vom Rückentheil überblieben. Vollständig ist in gewissem Sinne nur der Rumpf zwischen Brust- und Bauchflosse, beide inclusive.

Doch dies nur nebenbei, — wenschon es von größter Bedeutung ist.

Ist aber die Musculatur der Kiemen und Flossen nicht aus gemeinschaftlichem Ursprung, also nicht die letztere aus ersterer abzuleiten, so sind auch die knorpeligen Theile der Flossen nicht mit knorpeligen Kiemenstrahlen zu vergleichen. Letztere sind in einer verticalen Ebene über und unter einander gelagert, erstere in einer horizontalen Ebene neben einander.

Die Kiemenstrahlen entsprechen immer einem Metamer, so viel ihrer auch sind, die Flossenstrahlen entsprechen immer einer großen Zahl von Metameren von 10—30. Jedes einzelne Metamer liefert nur

immer je zwei Flossenstrahlen, zwischen den zwei dorsalen und zwei ventralen Muskelknospen des einzelnen Urwirbels, und diese zwei Flossenstrahlen liegen horizontal neben einander.

Eben so steht es mit den Nerven. Die Nerven jedes Visceralbogens, — abgesehen von Verschmelzungen, wie im Kiefer- und Hyoidbogen¹ — entsprechen einem Spinalnerven (— weitere Complicationen werden an anderer Stelle besprochen werden —); die Nerven der Flossen dagegen sind immer ein Vielfaches von Spinalnerven, wenigstens eben so viel wie Urwirbel an ihrer Musculatur beteiligt sind.

Durch all diese Erwägungen wird also die Archipterygiumtheorie widerlegt; die Brust- und Beckenflossen der Selachier ergeben vielmehr eine Structur, welche deutliches Zeugnis davon ablegt, wie ursprünglich jedes Metamer (annähernd berechnet sind es für die Brustflosse 12—14, für die Beckenflosse 10—12), dessen Myotome zur Flossenmusculatur beisteuerten, ein Flosselement, bestehend aus zwei dorsalen und zwei ventralen Muskelbündeln, zwei Knorpelstrahlen und einem zugehörigen Spinalnervenast, abgab.

Die Betheiligung so vieler Spinalnerven an dem Plexus der Brustflosse wie an dem Plexus der Beckenflosse ist ein eben so starkes Argument gegen die Archipterygiumtheorie wie der hier erbrachte Nachweis, dass jedem Spinalnerv, der in diesen Plexus eintritt, auch ein vom zugehörigen Myotom ausgehender Beitrag zur Musculatur sich zugesellt, und dass je zwei Knorpelstrahlen dieser Musculatur angehören. Die Versuche, welche von verschiedenen Forschern gemacht sind, die Basalplatten des Metapterygium und des Beckens der Haifisch- und Ganoidenflossen als erst secundär gegliedert anzusehen, fallen gleichfalls zu Boden: diese Knorpel danken ihre massive Fügung nur der basalen Verbindung der Knorpelstrahlen.

So weit wäre ich also geneigt, mich durchaus auf die Seite der THACHER - BALFOUR - MIVART'schen sogenannten Seitenflossentheorie zu stellen. — mit ausdrücklicher Reserve: über die Bedeutung des Schultergürtels erst später mich auszusprechen.

Die genannten drei Forscher gehen nun aber so weit, auf diese Befunde gestützt, von dem Vorhandensein seitlicher continuirlicher Flossenalt zu sprechen, welche eben so wie die unpaaren

¹ Die Speculationen GEGENBAUR's über diese Theile des Visceralbogensystems, vor Allem die Auseinandersetzungen über Ursprung und Bedeutung des Hyomandibulare, müssen gleichfalls beanstandet werden. Eine der nächsten »Studien« wird sich damit beschäftigen.

Rücken- und Bauchflossen den Körper der Selachiervorfahren umgaben. Während von diesen letzteren so bedeutende, ja nahezu vollkommene Bildungen erhalten blieben, seien von den lateralen Flossenfalten eben nur die Brust- und Beckenflosse übrig geblieben. Und damit es auch hier nicht an dem Elemente fehle, welches für die Wirbelthiermorphologie so verhängnisvoll geworden ist, werden die bekanteten seitlichen Falten des *Amphioxus* citirt, als Rest der eigentlichen Urzeitsbildung seitlicher Flossenfalten der Wirbelthiervorfahren.

Diesen Schlüssen versage ich meine Zustimmung, und werde jetzt den Beweis erbringen, dass sie eben so unhaltbar sind, wie die GEGENBAUR-HUXLEY'sche uni- und biseriale Archipterygiumtheorie.

5. Wie verhält sich der zwischen Brust- und Beckenflosse gelegene Rumpftheil mit Bezug auf die vermeintliche Seitenfalte?

An diese sehr natürliche Frage hat keiner der drei Urheber der Seitenflossenfaltentheorie gedacht. Und doch ist sie sehr wichtig.

Ich beschrieb oben, dass die äußersten Myotome, welche an der Muskelbildung der Brustflosse Theil nehmen, sich, — die einen von vorn, die andern von hinten — schräg gegen die Basis der Flosse begeben, und ihre Muskelknospen darin ablagern.

Was thun nun die auf die äußersten dieser Flossenbildungsmyotome folgenden Segmente?

Sie bilden wie die vorhergehenden gleichfalls Muskelknospen, welche aber nicht zur weiteren Entwicklung gelangen, und allmählich zu Grunde gehen (Taf. 8 Fig. 5, Taf. 9 Fig. 7 u. 8).

Diese Thatsache scheint nun gerade im Gegentheil die Seitenflossenfaltentheorie zu stützen. Dem wenn die zwischen Brust- und Beckenflossen, dieser Theorie zufolge, vorauszusetzende Strecke der Falte nicht zu Grunde gegangen wäre, so würden diese Muskelknospen sich eben so ausgebildet haben, wie die der Brust- und Beckenflosse, und wir hätten eine vollständige Seitenrumpfflosse gehabt.

Das scheint so, ist aber doch nicht richtig. Gehen wir weiter.

Betrachtet man die Lagerung der Brust- und Beckenflosse zu einander und zum Rumpf, so wird man gewahr werden, dass die Linie, welche von der ersteren zur zweiten gezogen wird, nicht eine der Längsachse des Thieres parallele, vielmehr gegen die Mittellinie des Bauches,

genauer gesagt: gegen die Afteröffnung convergirende ist (Taf. 8 Fig. 3 bis 9). Offenbar hat die ausgefallene Partie der Falte eben auch diese Richtung gehabt, ja, die Embryonen von *Centrina* zeigen noch mit der größten Deutlichkeit eine starke Hautfalte, welche Brust- und Beckenflosse verbinden.

Der Linie dieser Falte folgend zieht sich auch die untere Grenze der Myotome zwischen Körperwand und Darm gegen den After hin, und so werden, dieser Linie entsprechend, auch die Muskelknospen abgeworfen, welche die Musculatur der ganzen Flosse einstens gebildet haben.

Aber der After ist nur der Endpunkt des Darmes, nicht zugleich der Endpunkt der Myotome. Letztere fahren vielmehr mit größter Regelmäßigkeit fort, auch hinter dem Ende der Beckenflosse ihre Muskelknospen abzuwerfen (Taf. 8 Fig. 9 u. 10). Gehen diese nun auch zu Grunde, wie die der Myotome des Rumpfes zwischen Brust- und Beckenflosse?

6. Entwicklung der unpaaren ventralen Flosse der Selachier.

Die ventrale Hautfalte, aus welcher die ventrale unpaare Flosse hervorgeht, legt sich an, wenn die hintersten Myotome des Rumpfes sich definitiv von den zugehörigen Abschnitten der Leibeshöhle getrennt haben. In demselben Stadium erkennt man auch die Anlage der Beckenflossenfalte, die genau eben so erscheint, wie die unpaare Falte.

Die weitere Entwicklung der beiden Falten, paarigen und unpaaren, gleicht sich durchaus. Die obere Ectodermleiste wird durch eine Mesodermwucherung hinausgedrängt, bei den paarigen Flossen zu einer außen gerundeten, vorspringenden Platte, bei der unpaaren continuirlich unter der ganzen Länge des Schwanzes (Taf. 8 Fig. 11). Letztere erreicht eine den Höhendurchmesser des Schwanzes, je weiter nach der Spitze zu, um so beträchtlicher übertreffende Ausdehnung, ohne dass in ihr eine andere Differenzirung Platz greift, als dass das Mesodermgewebe sich lockert.

Verfolgt man nun den Lauf der Beckenflosse von vorn nach hinten, so erkennt man, dass sie in ihrer Anheftung an den Rumpf in der oben bezeichneten Weise immer stärker convergirt, so dass sie schließlich statt seitlich vom Körper abzustehen vielmehr senkrecht beiderseits neben dem After sich zeigt (Taf. 8 Fig. 8).

Ihrer Ansatzlinie folgt innen die ventrale Grenzlinie der Myotome; die von diesen abgelösten Muskelknospen liegen an der Basis der senkrecht herabhängenden Beckenflosse. Die Nerven, welche zu ihnen treten, durchbohren nicht mehr die Myotome wie bei der Brustflosse, sondern begeben sich direct auf der Innenseite derselben zu den Muskelknospen.

Das Abwerfen der Muskelknospen seitens der Myotome dauert aber hinter dem Ende der Beckenflosse genau in derselben Weise fort, wie hinter der Brustflosse. Die abgeworfenen Knospen liegen an der Stelle, wo später die Basis der unpaaren Flosse sich befindet; dicht über ihnen enden ventral die Myotome, auf gleicher Höhe liegt die *Vena caudalis*, die Fortsetzung der *Vena subintestinalis*. Die Spinalnerven fahren fort, sich an die Muskelknospen zu inseriren, indem sie in ihrem Lauf direct senkrecht nach unten steigen.

Es ist mir nun zwar noch nicht gelungen, die directe Umwandlung dieser postanalen Muskelknospen in Muskelfasern zu verfolgen; auch kann ich nicht behaupten, dass sie sich überhaupt in Muskelfasern verwandeln; es ist sehr wohl möglich, dass sie abortiren, wie die Muskelknospen des Rumpfes zwischen Brust- und Beckenflosse. Es besteht aber trotzdem die größte Wahrscheinlichkeit, dass diese postanalen Muskelknospen, resp. die auf der ganzen Länge des Schwanzes ihnen folgenden, homodynamen Partien der Myotome, seien sie nun zuerst definitiv abgeschnürte Knospen, oder mit den Myotomen in Contact oder Continuität bleibende Muskelpartien, sich zu den Muskeln der unpaaren ventralen Flosse umwandeln, welche unpaare Flosse somit ursprünglich eben so wie Brust- und Beckenflosse paarig gewesen sein muss.

Betrachtet man nämlich die definitive Musculatur der ventralen unpaaren Flosse, ihre Lagerung zu der Rumpfmusculatur, ihre Innervirung, ihre Lagerung in der Flosse selbst, so kann es Niemand entgehen, dass diese drei Instanzen völlig congruent mit denen sind, die ich oben als die Beziehungen der postanalen Muskelknospen beschrieben habe.

Und fragt man sich ferner, woher denn die Musculatur der unpaaren Flosse hätte genommen werden sollen, wenn nicht von den ventralen Enden der Myotome, so wird man zugeben müssen, dass in der That keine andre Quelle dafür übrig bleibt.

Auf die außerordentliche Ähnlichkeit der unpaaren und paarigen Flossen ist schon von vielen Autoren hingewiesen worden, — ja, es ist mir eine besondere Freude, hervorheben zu können, dass schon im Jahre

1871 von Prof. HUMPHRY¹ in Cambridge eine Hypothese geäußert ward, welche durchaus mit den hier gegebenen Nachweisen harmonirt; dass aber Prof. HUMPHRY nicht durchdrang mit seinen Meinungen, lag wohl hauptsächlich an dem mangelnden Nachweis über den Ursprung der Flossenmusculatur.

Es ist nicht meine Absicht, an dieser Stelle von dem Skelett der unpaaren Flosse mehr zu sagen, als dass es gleichfalls, wie das der paarigen von Anfang an in einer Reihe von einfachen knorpiligen Flossenstrahlen besteht. Die weiteren Differenzirungen, die Verbindung derselben mit andern knorpiligen Elementen will ich erst ausführlicher behandeln, wenn ich das eigentliche sogenannte Achsenskelett bespreche.

Es liegt aber nahe, da die ventrale unpaare Flosse als hervorgegangen aus paarigen lateralen anzusehen ist, zu fragen: wie verhält sich denn die dorsale unpaare Flosse? Darauf soll die Antwort nun folgen.

7. Die unpaare dorsale Flosse der Selachier.

Die dorsale Flosse folgt auch ihrerseits der bereits bekannten Bildungsweise der lateralen und ventralen Flossen. Anfänglich als eine Falte des Ectoderms angedeutet, schiebt sie sich nach oben empor, das Mesodermgewebe drängt sie hinaus, und sie bildet gleichzeitig mit den andern einen dorsalen Kiel, auf dem Querschnitt einem gleichschenkeligen Dreieck gleichend, dessen Basis je nach der Region und nach dem Entwicklungsstadium breiter oder schmaler erscheint (Taf. 8 Fig. 7—11).

Das Punctum saliens ist auch hier die Frage nach der Herkunft der Musculatur. Die Antwort ist sehr einfach: Die Musculatur entsteht genau so, wie die der paarigen und der unpaaren ventralen Flossen: durch Abwerfen oder Abschnürung von Muskelknospen aus dem dorsalen Ende der Myotome. Die Knospen sind mit äußerster Regelmäßigkeit gebildet, und lagern sich genau an die Basis der auf dem Durchschnitt dreieckigen Flosse (Taf. 8 Fig. 7, 9 und 10 *D.Mkn.*). Hier wandeln sie sich allmählich in Muskelfasern um, genau in der Weise der Muskelknospen der paarigen Flossen, nur mit dem Unterschiede, dass es zu keiner sagittalen Trennung in äußere und innere Knospen kommt, vielmehr bleiben sie in einem einzigen Bündel verbunden.

Bald nach ihrer Anlagerung an die Basis der Flosse entstehen im

¹ Journal of Anat. and Physiology. V. p. 59 ff.

Mesodermgewebe derselben eben so wie in Brust-, Becken- und Bauchflossen einfache unpaare Knorpelstrahlen, die anfänglich ohne jede Verbindung mit andern Skelettelementen bleiben. Ihre späteren Beziehungen und Verbindungen werde ich gleichfalls erst schildern, wenn ich die Verhältnisse des Achsenskelettes darstelle.

Die Innervation dieser Muskelknospen resp. Muskelbündel erfolgt durch einen aufsteigenden Ramus dorsalis der Spinalnerven. Derselbe scheint unmittelbar von den unteren Wurzeln derselben auszugehen, aber freilich so nah dem dorsalen Ganglion gelagert, dass es schwierig erscheint, die Nichtbetheiligung dorsaler Fasern behaupten zu wollen.

Der überaus deutliche Befund bei der dorsalen Flosse spricht nun zwar sehr vernehmlich zu Gunsten der oben als höchst wahrscheinlich ausgegebenen Ursprungsweise der Musculatur der unpaaren ventralen Flosse, aber zugleich scheint er theoretische Schwierigkeiten zu bereiten, die sich gar nicht stark genug betonen lassen.

Wir sahen vorher, dass die unpaare Bauchflosse aller Wahrscheinlichkeit nach aus der Verbindung der paarigen seitlichen Flossenfalten hervorgegangen, also nicht ursprünglich unpaar ist.

Wie steht es nun aber mit der dorsalen? Es findet sich keine zweite laterale Falte, welche sich in die unpaare dorsale fortsetzen ließe, zumal diese gelegentlich bis auf den Schädel reicht. Wie lösen wir diesen Conflict?

Die Lösung ist da, aber zu ihrer Darlegung muss ich ziemlich weit ausholen.

8. Phylogenetischer Ursprung der paarigen und unpaaren Flossen.

Legen wir uns zunächst die Frage vor, welcher Umstand die ventrale Verbindung der paarigen Flossen hinter dem After hervorgebracht hat, so ergibt die Betrachtung je eines Querschnitts vor und hinter dem After augenblicklich die Antwort: das Vorhandensein resp. das Nichtvorhandensein des Darmeanals. Der Darm ist der augenscheinliche Grund für diesen Unterschied.

Es braucht natürlich nicht betont zu werden, dass der Darm nicht etwa nachträglich in den Körper hineingerathen ist, um die Flossen zu trennen, — es leuchtet vielmehr ein, dass der Darm, als Ur-Organ, allen übrigen Bildungen vorangeht, dass alle sich nach ihm zu richten haben. Wie verhält sich aber der Darm zum Schwanz?

Der erste Forscher, welcher darauf hinwies, dass anfänglich im

Wirbelthier-Embryo ein postanaler Abschnitt des Darms bestände, der sich allmählich von dem überbleibenden präanal abtrennte, war GOETTE, in seinen »Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus« (Arch. f. mikr. Anat. V. p. 115) und in der »Entwicklungsgeschichte der Unke« p. 774. Darauf beschrieb BALFOUR ein ähnliches Verhältnis von den Selachiern (Developm. of Elasmobr. Fishes p. 218 ff.). Eine Erklärung dieses merkwürdigen Verhaltens gab keiner von beiden Autoren.

Es ist aber klar, dass dieser postanale Abschnitt nicht darum gebildet wird, um später zu Grunde zu gehen, wie BALFOUR beschreibt, oder um ein Lymphgefäß zu werden, wie GOETTE angiebt. Das ist schon darum unmöglich, weil aus dem postanalen Darm eben so die Chorda sich abtrennt, wie aus dem präanal, weil ferner der Nebendarm (s. GOETTE, Archiv f. mikrosk. Anat. V. p. 115, ferner Entw. der Unke p. 269 u. 775, ferner BALFOUR l. c. p. 227, SEMPER, Stammverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen p. 39, EISIG, Zoolog. Anzeiger 1878 p. 148) sich z. Th. aus der postanalen Partie abtrennt, und schließlich, weil der bekannte Zusammenhang des Nervenrohres mit dem Darm durch eben diesen postanalen Abschnitt vermittelt wird. Alle diese Thatsachen beweisen, dass der postanale Abschnitt des Darmcanals ein von Anfang an gleichwerthiger Abschnitt des ganzen Darmtractus ist.

Wenn aber dieser postanale Abschnitt in den Vorfahren der Fische als vollkommener Darm fungirte, — wo war dann der After? Ist es denkbar, dass derselbe After schon damals und von Anfang an fungirte, den wir heute als After der Wirbelthiere kennen? Ich habe auf diese Frage schon im »Ursprung der Wirbelthiere« p. 25 geantwortet, — aber meine Auseinandersetzung hat dasselbe Schicksal gehabt, was der ganzen Schrift zu Theil ward, nur BALFOUR hat anerkannt, dass das von mir bezeichnete Problem existire und dass man es nicht todtzuschweigen könne, setzt aber hinzu »DOHRN's explanation of the new anus does not appear to me quite satisfactory« (Comp. Embryol. II, p. 268 Anm.).

Das ist sehr begreiflich bei BALFOUR's Standpunkt, der immer auf *Amphioxus* und Tunicaten gestützt bleibt, und als letzten Deus ex machina gar die Nemertinen heranzieht. Ich selbst muss durchaus auf der Richtigkeit jener damals geäußerten Anschauungen bestehen, und werde sie jetzt mit neuen Gründen versehen und weitere Folgerungen daraus ziehen.

Setzen wir den Fall, der postanale Darm wäre nicht zu Grunde gegangen, wie würde dann der jetzige Schwanz der Selachier erschei-

nen? Genau so, wie der vor dem After liegende Rumpf. Die Spiralklappenbildung des Darms, — über deren Deutung ich mir vorbehalte, später zu sprechen, — würde sich höchst wahrscheinlich weit in den Schwanz fortgesetzt haben, andre zugehörige Bildungen, wie vor Allem die Leibeshöhle, ebenfalls; der ganze Darm aber würde den Umfang des Schwanzes so ausgedehnt haben, dass die seitlichen Flossenfalten nicht in der Mittellinie des Bauches hätten zusammenstoßen können, sondern jederseits in einer, mit der Längsachse des Körpers parallelen Linie sich seitlich fortgesetzt hätten.

Hat nun die Annahme, dass der After von Anfang an dort befindlich gewesen sei, wo er jetzt sich findet, die geringste Wahrscheinlichkeit? Ist anzunehmen, dass die Speisen, welche die Vorfahren der Fische zu sich nahmen, über den After weggingen, einen langen blindgeschlossenen Darmabschnitt passirten, nur um in ihm wieder zurückzukehren und dann erst durch den After entleert zu werden? Ist es wahrscheinlich, dass dieser Körperabschnitt, welcher den postanaln Darm enthielt, sich bildete, mit Ursegmenten, Nervensystem, Chorda dorsalis, etc. etc., nur um einen langen Blindsack des Darms zu beherbergen? Davon kann keine Rede sein. Vielmehr muss mit allem Nachdruck behauptet werden, dass der postanale Darmabschnitt einstens vollgültig fungirte und an seinem Ende, welches zugleich das Ur-Ende des ganzen Körpers war, einen After besaß.

Dann aber begreifen wir auch, dass der jetzige After eine Neubildung sein muss. Zwei After können nicht von Hause aus bestanden haben: eben so wenig wie zwei Mundöffnungen. Wenn aber ein bestehender After verschwinden soll, so kann dies nur geschehen, wenn ein neuer After bereits präformirt ist. Mit einem absolut geschlossenen Darne konnten die Vorfahren der Fische begreiflicher Weise nicht existiren. Will man also nicht annehmen, dass eine zufällige Bildung, etwa eine pathologische Darmfistel der Anfang des gegenwärtigen Afters gewesen sei, so wird man sich wohl entschließen müssen, wiederum zum Recept des Functionswechsels zu greifen und darüber nachzudenken, welche Art von Öffnungen an demjenigen Theile des Darmes präformirt oder präexistent gewesen sein könnte, um aus sich eine neue Afteröffnung hervorgehen zu lassen.

Ich muss hier, ohne weitere eingehende Begründung, — die einen allzugewaltigen Umfang annehmen würde, als dass ich sie so nebensächlich aussprechen dürfte, — nochmals wiederholen, dass ich im gegenwärtigen After eine verschmolzene Kiemenspalte erblicke. Im »Ursprung der Wirbelthiere« hob ich hervor, dass ich über die Phylo-

genese der Eingeweide nicht vorbereitet sei, bestimmte Hypothesen zu äußern; ich habe Zeit gehabt, diese Lücke auszufüllen, und werde nicht ermangeln, seiner Zeit und in der richtigen Reihenfolge die Ergebnisse dieser Forschungen mitzutheilen. Dieselben erlauben mir aber durchaus daran festzuhalten, dass der After aus verschmolzenen Kiemenspalten hervorgegangen sei. Somit bestand einstens an der Stelle der jetzigen Afterspalte kein After, sondern zwei median nicht verbundene Spalten, zwischen welchen hindurch die *Vena subintestinalis* ging, die damals denn auch in ihrem weiteren Laufe, der jetzigen *Vena caudalis*, dem Darmeanal ventral unterlag.

Wird nun aber hierdurch der Umfang des Schwanzes bedeutend vergrößert, so kann dieser Umfang eben nur gewonnen werden durch Zwischenschieben der durch die Verschmelzung der seitlichen Flossenfalten ausgefallenen ventralen Theile der Leibeswand, d. h. desjenigen Theiles, von dem auf p. 168 gesagt ward, der Bauchtheil fehle dem Schwanze. Und damit würde denn eben die unpaare ventrale Flosse zu zwei seitlichen Flossen reintegrirt.

Lässt sich nun aber ein ähnlicher Vorgang voraussetzen für die Entstehung der unpaaren dorsalen Flosse? Wenn die Abstammung der Muskulatur für die ventrale Flosse das Kriterium war, um ihren ursprünglich paarigen Bau zu erweisen, — wenn ferner das Zugrundegehen des alten Afters und des postanalen Darmabschnittes den Anlass zur Verschmelzung der paarigen Flossen gab, — wenn die Bildung der Muskulatur der dorsalen Flosse parallel mit der der ventralen resp. lateralen ging, — wo ist das dem Ausfallen des Darmes parallele Ereignis, welches das Unpaarwerden der dorsalen Flosse begreiflich macht?

Nun, ich glaube, es ist nicht weit zu suchen. Es wird wohl wenig Phylogenetiker geben, die nicht überzeugt seien, dass der Medullarcanal ursprünglich eine offene Platte gewesen sei, und dass seine, in der ontogenetischen Entwicklung vor sich gehende Schließung zu einem Rohre nur die Recapitulation eines Vorganges sei, der in der Stammesgeschichte stattgefunden habe. In dieser Frage stimmen glücklicherweise auch BALFOUR und ich überein (vide *Comp. Embryol.* II, 262). Dann aber ergibt sich ganz von selber, dass eine unpaare dorsale Flosse nicht bestanden haben könne, dass ihre Bildung vielmehr erst diesem Schließungsprocess nachgefolgt sein muss. Dann würden natürlich die Muskelknospen, welche dorsalwärts von den Myotomen abgeworfen werden, sehr viel weiter seitwärts gelegen haben, dann würden die dorsalen Spinalnervenäste ebenfalls statt nach oben, vielmehr nach außen gerichtet gewesen sein. Und damit wären denn eben zwei dorsale

seitliche Flossenfalten gegeben, wie die ventralen bereits bestanden, die ihr dauerndes Paradigma in den noch heut existirenden Brust- und Beckenflossen hinterlassen haben.

Nun kommt aber noch eine Schlussfrage.

Waren denn diese Flossen von Hause aus wirklich Falten?

Dass sie in der ontogenetischen Entwicklung als Falten entstehen, ist vollkommen sicher. Wer also der Meinung ist, dass all und jede Entwicklungsweise des Embryo die unverfälschte Recapitulation der Stammesgeschichte ist, der wird nicht weiter fragen. Die Vertreter einer solchen rigorosen Fassung des sog. biogenetischen Grundgesetzes werden aber wohl je länger um so schwieriger ihren Standpunkt festhalten können. Ich habe ihn schon lange aufgegeben, ihn eigentlich nie getheilt.

Auch in dieser Frage glaube ich ein andres Verfahren einschlagen zu sollen. Wir haben jede Veranlassung, die Wirbelthiere als segmentirte Thiere anzusehen. Von der serialen Metamerie derselben ist Jedermann so überzeugt, dass es Eulen nach Athen tragen hieße, wollte ich darüber noch weiter sprechen. Im Embryo sehen wir zwar die großen Organsysteme auf einmal angelegt, aber nachträglich tritt bei vielen derselben die Segmentirung theils wie mit einem Schlage, theils von vorn nach hinten allmählich vorschreitend ein.

Wir sehen nun die Musculatur der Flossen durchaus metamerisch auftreten, wir wissen, dass ihre Nerven eben so metamerisch entstehen, auch ihr Skelett folgt denselben Bahnen, — ich glaube darin liegt für uns hinreichende Bürgschaft, um die ganzen Flossen von Hause aus uns metamerisch zu denken.

Wir sahen nun schon, dass die Archipterygiumtheorie, uniserial oder biserial, nicht haltbar war, dass trotz aller Deutungen und Umdeutungen¹ die Knorpelstrahlen der Flossen sich nicht aus Knorpelstrahlen

¹ Mr. St. GEORGE MIVART hebt hervor (l. c. p. 459): *« recent experience has abundantly shown to what different interpretations, more or less hastily assumed, special homologies may lend themselves. Thus even so distinguished a naturalist, as Prof. Gegenbaur has found it needful to change his teaching upon this subject no less than three times since 1865. These repeated modifications, however are far from being any discredit to that gifted anatomist; on the contrary, they testify, to his flexibility of mind, and to his eagerness to adopt new truths rather than to adhere with pertinacity to any original view with which his name may have become associated. Nevertheless such changes show that the subject is one apt to mislead; and I am the more persuaded of this, since I believe he will find it desirable to make yet a fourth change, as I venture to think, that even in his last view he, in common with Professor Huxley, is mistaken. »*

von Kiemen ableiten lassen. Wir mussten also der entgegenstehenden Faltheorie THACHER-BALFOUR-MIVART's den Vorrang einräumen.

Aber die ursprüngliche Lage dieser Falten konnte schwerlich die sein, welche jene Autoren annehmen. Die Falten hatten offenbar ihre Bedeutung in der Erleichterung der Locomotion und der Gleichgewichtsstellung der Thiere. Wenn aber die Locomotion doch im Wesentlichen durch die Muskeln des Körpers selbst besorgt ward, so war eine vierfache Faltenbildung vom Übel, die Balance des schwimmenden Körpers wurde durch zwei horizontale, oder durch zwei verticale Falten vollkommen gesichert: jede weitere Oberflächenvergrößerung durch Faltenbildung hätte nur die Geschwindigkeit der Bewegung hemmen können. Offenbar ist dies auch der Grund, warum wir die Verschmelzung der dorsalen Gebilde zur dorsalen unpaaren Falte, und die der ventralen hinter dem After zur unpaaren Bauchflosse gewahren.

Nehmen wir nun aber an, — und die Untersuchung hat uns dazu ein Recht gegeben, — dass zwei dorsale und zwei ventrale seitliche Falten vorhanden waren, dass aber diese Falten ursprünglich aus metamerisch getrennten Fortsätzen der Segmente bestanden, dass ferner der Darm der Wirbelthier-Vorfahren den ganzen Körper, also auch den Schwanz, durchzog, und dass das Medullarrohr noch kein Rohr, sondern eine bilateral-symmetrische Platte vorstellte, — wer kann leugnen, dass wir dann ein Thier vor uns haben, welches die augenscheinlichste Ähnlichkeit mit einem Annelid hat? Wird nicht die dorsale Reihe von Fortsätzen, also diejenige, welche neuralwärts sitzt, mit den ventralen Parapodien der Anneliden vergleichbar sein? und die ventrale, also die der Vena subintestinalis zunächst liegende, mit den dorsalen Parapodien?

Ich weiß wohl, diese meine Auffassung der Homologien des Vertebraten- und Anneliden-Körpers hat nicht das Glück gehabt, den herrschenden Autoritäten zu gefallen, — ganz im Gegentheil hat z. B. Prof. GEGENBAUR sie als das Muster¹ einer »unwissenschaftlichen, unkritischen und auf grobe Unwissenheit« basirten Verirrung hingestellt.

Das klingt zwar sehr peremptorisch, aber wir hatten schon mehr als eine Gelegenheit, Prof. GEGENBAUR Anschauungen vertreten zu sehen,

Sollte Professor GEGENBAUR bereits den vierten Wechsel seiner Ansichten vorgenommen haben, so wird er vielleicht um so eher nun auch den fünften machen, als er bei demselben wohl auch auf die Gesellschaft von Mr. GEORGE MIVART rechnen darf.

¹ GEGENBAUR, Die Stellung und Bedeutung der Morphologie. (Morph. Jahrb. I p. 5 und 6.)

welche nicht durchaus unangreifbar waren. Offen gestanden, weiß ich nicht, was wissenschaftlich, was unwissenschaftlich sei, habe sogar einige Zweifel darüber, ob Prof. GEGENBAUR mich darüber zu meiner Befriedigung aufklären könnte. Dass man grob unwissendgenannt werden darf, im Vergleich mit einem Maune von Prof. GEGENBAUR's Wissen, gebe ich um so lieber zu, als, sollte sich dieser Vorwurf etwa gegen mich richten, ich nicht vergessen kann, dass ich Prof. GEGENBAUR's Schüler war. Nur im Punkte der Kritik kann ich mich nicht so leicht ergeben, möchte vielmehr glauben, dass diesmal die kritische Vorsicht nicht auf Seiten des berühmten Anatomen war. Prof. GEGENBAUR warf mir diese Kritiklosigkeit schon vor, als ich ihm im Sommer 1871 die Anschauungen vortrug, die ich im »Ursprung der Wirbelthiere« drei Jahre später niederschrieb, — stellte immerhin aber in entfernte Aussicht, seine Meinung zu ändern, wenn ich Beweise beibrächte. Nun, einen Theil derselben enthalten diese »Studien«, ein weiterer und noch viel ausgedehnter wird in ihren Fortsetzungen gefunden werden, — vielleicht wird dann der dreifache Bannfluch der Unwissenschaftlichkeit, Unwissenheit und Kritiklosigkeit, mit der die Anneliden-Abstammungstheorie belegt worden, wieder aufgehoben, und vielleicht trifft er dann gerade die entgegengesetzte Auffassung, die sich bisher der Gunst hoher Autoritäten erfreute.

Nachtrag. — Die vorliegende Arbeit war bereits in den Druck gegeben, als in dem von GEGENBAUR herausgegebenen »Morphologischen Jahrbuch« IX, p. 117—162 eine neue Arbeit von Dr. M. DAVIDOFF: »Beiträge zur vergl. Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische« erschien, worin anlässlich genauer Schilderung der anatomischen Verhältnisse der Beckenflosse des *Ceratodus* von Neuem auf die Erörterung der Archipterygiumtheorie und der entgegenstehenden THACHER-MIVART-BALFOUR'schen Faltentheorie zurückgegriffen, und letztere als ungenügend, erstere aber als begründet dargestellt wird.

Es war anfänglich nicht meine Absicht, auf diese in den letzten Jahren mit einer gewissen Erregung geführten Debatte weiter einzugehen, als die obigen Angaben nöthig machten. Denn ich bin überzeugt, dass dieselben den Streit aus der Welt schaffen, und beiden Parteien Unrecht geben müssen, größeres freilich der GEGENBAUR'schen Archipterygiumtheorie. Da aber auch in dem WIEDERSHEIM'schen Handbuch in kurzer, aber klarer Weise die Streitfrage dargestellt und zu beantworten gesucht wird, so will ich doch noch auf verschiedene Beobach-

tungsfehler und Trugschlüsse aufmerksam machen, die bei allen bisherigen Darstellungen mit unterzulaufen scheinen.

Ich halte mich zunächst an die Darstellung WIEDERSHEIM's. Es heißt dort p. 159:

»Vorn wie hinten unterscheiden wir einen dem Rumpf angelagerten, halbringförmigen Abschnitt, den wir einerseits als Schulter-, andererseits als Beckengürtel bezeichnen. An jeder dieser beiden, in ihrer niedersten Form sehr einfachen, Knorpelspannen können wir einen dorsalen und ventralen Abschnitt unterscheiden und auf der Grenze zwischen beiden gelenkt die vom Rumpf abstehende freie Extremität. — Letztere legt sich bei Selachiern zusammen mit dem Schulter- und Beckengürtel als ein Continuum an, erst später kommt es zur Abgliederung und dadurch zur Bildung eines Schulter- und Hüftgelenks.«

Hier ist der erste Fehler. Es ist nicht richtig, dass sich Schultergürtel und Schulterflosse als ein Continuum anlegen. Im Gegentheil; der Schultergürtel hat von Hause aus nichts mit der Schulterflosse zu schaffen, es ist vielmehr eine Angliederung, nicht eine Abgliederung, welche stattfindet. Ganz im Gegentheil hierzu steht die Beckenflosse, an der kein Theil besteht, der homolog, oder homodynam mit dem Schultergürtel wäre. Es ist nur Schein, wenn von einem Beckengürtel gesprochen wird: es giebt, — wenigstens nach dem bisherigen Befunde bei Embryonen — nichts, was auf Gleichwerthigkeit mit dem Schultergürtel Anspruch erheben könnte. Die knorpeligen Theile des sog. Beckengürtels resultiren nur aus Verschmelzung der basalen Portion der Flossenstrahlen der Beckenflosse, — die knorpeligen Theile des Schultergürtels dagegen sind von den Flossenstrahlen der Brustflosse gänzlich unabhängig und existiren bereits, ehe die letzteren angelegt werden.

Ich habe mich, überlegter Weise, oben eines Meinungsausdruckes über die wahre Bedeutung des Schultergürtels enthalten, nicht weil ich darüber in Zweifel sei, sondern weil es sich um eine Reihe damit zu verbindender Auffassungen handelt, deren Darlegung an dieser Stelle für den Gang meiner Untersuchungen zu früh wäre. Wie weit der Schultergürtel in der That zu den Kiemenbogenbildungen zu rechnen sei, das wird später aus einander gesetzt werden, wenn der Boden für eine Reihe neuer Anschauungen geebnet ist.

WIEDERSHEIM fährt fort:

»Principiell existirt bei den Selachiern kein Unterschied in der Anlage der vorderen und hinteren Extremität« (das ist richtig!) »resp. des Schulter- und Beckengürtels« (und dies ist falsch!). Hier wie dort handelt es sich, ganz ähnlich wie beim Skelett der unpaaren Flossen, um eine Reihe paralleler Knorpelstrahlen, welche aber an ihrer Basis nicht getrennt sind, sondern ab origine einer

in der Flossenbasis liegenden Spange, einem Basipterygium uniserial aufsitzen (BALFOUR).«

Dies ist wiederum nicht richtig. Ein Basipterygium als einheitliche Spange existirt weder bei der Brust- noch bei der Beckenflosse. Was als Basipterygium beschrieben ist, stellt nur die verschmolzenen, weil sehr nah an einander liegenden, Basen der Flossenstrahlen dar und existirt nicht unabhängig von diesen.

»Das Vorderende dieses in der Längsachse des Körpers liegenden Basipterygiums, das dem Metapterygoid der ausgebildeten Selachierflosse entspricht und welches sich später zum Becken- und Schultergürtel abgliedert, wächst dorsal- und ventralwärts aus und umschließt spangentartig den Rumpf. Dies gilt in erster Linie für den die mächtig entwickelte Brustflosse tragenden Schultergürtel, während der Beckengürtel in der Regel auf einer ursprünglicheren Entwicklungsstufe stehen bleibt und so ein conservativeres Verhalten documentirt (BALFOUR).«

Es gilt nicht für den Schultergürtel, sondern ausschließlich für den Beckengürtel, dessen Verhalten also weder conservativer noch ursprünglicher genannt werden kann. WIEDERSHEIM fährt dann fort:

»Es muss zugegeben werden, dass sich bei der so verlaufenden Entwicklungsgeschichte der Selachierflosse die Möglichkeit einer Ableitung derselben von dem Kiemenbogen-Apparate nicht absehen lässt, obgleich sie andererseits auch keinen directen Beweis für die THACHER-BALFOUR'sche Hypothese liefert.«

In der That fällt die GEGENBAUR'sche Ableitung von Kiemen, wie wir oben sahen, völlig zusammen, aber hauptsächlich zufolge des Nachweises des Ursprungs der Musculatur der Flossen, welche dieselbe als Theilproducte der Urwirbel erkennen lässt, während die Muskeln der Kiemen als umgewandelte Producte der ventral davon liegenden Pleuro-Peritonealwandung anzusehen sind. Ferner weil die Kiemenstrahlen vertical über einander liegen und einem Segmente entsprechen, während die Flossenstrahlen horizontal hinter einander liegen und vielen Segmenten angehören, schließlich weil jede Kieme nur von einem Zweige des Vagus resp. Glossopharyngeus innervirt wird, die Flossen aber die Elemente von wenigstens 12 Spinalnerven in dem Plexus brachialis vereinigen.

WIEDERSHEIM bemerkt darüber:

»Was nun die GEGENBAUR'sche Auffassung der Entstehung der paarigen Gliedmaßen betrifft, so begründet sie ihr Autor in folgender, genialer Weise: Das Kiemen skelett besteht aus knorpeligen mit sog. Strahlen besetzten Bogen:



»Einer dieser Strahlen übertrifft die andern an Länge und kann selbst zum Träger ihrer kleinen Nachbarn werden. So bekommen wir also einen dem Kiemenbogen aufsitzenden Hauptstrahl, der secundäre Strahlen trägt. Dieses Strahlensystem, welches die Grundform der freien Extremität, das sog. Archipterygium GEGENBAUR's darstellt, kann zum Ausgangspunkt dienen für die paarigen Gliedmaßen sämtlicher Wirbelthiere. Stets handelt es sich dabei um einen mehr central gelagerten Theil d. h. um den aus den Kiemenbogen hervorgegangenen Extremitätengürtel und ein peripher sich anreihendes Strahlensystem, aus dem die freie Extremität hervorgeht. Diese Auffassung scheint durch den von WIEDERSHEIM gemachten Fund bei Dipnoern (*Protopterus*) für die Vorderextremität eine sehr bedeutende Stütze zu erhalten. Während nämlich der Schulterbogen aller Fische, wenn er auch die respiratorische Kammer nach hinten noch abschließen hilft und also eine den Kiemenbogen sehr benachbarte Lage hat, doch immerhin der Peripherie des Rumpfes näher und dem Niveau der Kiemenbogen entriückt erscheint, so verharret er bei *Protopterus* in seiner tieferen, mehr centralen Lage. Zuweilen trägt er zeitlebens functionirende äußere Kiemen und drittens wird nicht nur die Schultermusculatur, sondern die ganze freie Extremität bis zur Spitze hin- aus zum großen Theil von Vagus-Elementen versorgt.

»Wenn dadurch zum großen Theil die Ableitung der vorderen Extremität von dem Kiemenbogensystem als sehr plausibel zu betrachten ist, so muss diese auch für die hintere Extremität in gleicher Weise möglich sein, denn beide besitzen, wie BALFOUR an Selachiern gezeigt hat, principiell dieselbe Anlage. Nun erscheint mir aber dies nach der GEGENBAUR'schen Auffassung schon aus folgendem Grund nicht möglich. Wir treffen nämlich den Beckengürtel, den wir uns von seinem Locus nascendi nach GEGENBAUR mehr oder weniger weit nach rückwärts gewandert denken müssen, gerade bei solchen Thieren, wo wir die ursprünglichsten Verhältnisse anzutreffen erwarten können, wie bei den Ganoiden, Dipnoern und Selachiern, am rudimentärsten und der vorauszusetzenden Form eines Kiemenbogens am allerunähnlichsten. Wenn nun GEGENBAUR diesen Einwurf dadurch zu entkräften sucht, dass er alle jene Beckenformen für rückgebildet erklärt, so ist durchaus nicht einzusehen, warum gerade der central gelegene, also der den äußeren Einflüssen nur wenig oder gar nicht exponirte Theil des Beckengürtels eine solch bedeutende Reduction erfahren haben soll. Wo ein Reductionsprocess am Skelett auftritt, geht er stets von der Peripherie aus und schreitet von hier aus proximalwärts fort, so dass die mehr in den Rumpf einbezogenen Theile erst ganz zuletzt von ihm ergriffen werden (Extremitätengürtel der Scinke, Amphisbaenen und Gymnophionen).

»Viel ungezwungener und natürlicher erklärt sich jene Thatsache im Sinne BALFOUR's, der, wie ich oben schon vorübergehend bemerkt habe, das Becken als auf niederer Entwicklungsstufe stehen bleibend auffassen gelehrt hat, und so scheint mir, Alles erwogen, die THACHER-MIVART-BALFOUR'sche Auffassung der Entstehung der paarigen Flossen vor der GEGENBAUR'schen den Vorzug zu verdienen.«

Vorstehende Auseinandersetzung ist darum so schwankend, weil die entscheidenden Thatsachen eben so wenig zur Kenntnis WIEDERSHEIM's gekommen waren, wie zu der GEGENBAUR's oder BALFOUR's und weil überall die phylogenetisch-richtige Grundlage für die Erkenntnis der Vertebraten-Morphologie durch die Ascidien-Amphioxus-Legende

versperert ist. Die Verhältnisse des *Protopterus* bedürfen jedenfalls einer weiteren Aufklärung und werden ohne Kenntniss der embryonalen Entwicklung wohl kaum bewältigt werden können. Was nun aber den GEGENBAUR'schen Versuch angeht, eine Wanderung der hinteren Gliedmaße von vorn nach hinten herauszudeuten, — ein Versuch, der mit Eifer von seinen Schülern aufgenommen und geradezu als ein bewiesenes Factum angesehen wird (s. DAVIDOFF u. A.), so will ich mich jetzt zu einer Prüfung der geltend gemachten Argumente wenden.

Dieselben finden sich am concentrirtesten dargestellt in einem Aufsatz GEGENBAUR's: »Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen v. DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen.« Morpholog. Jahrbuch V, p. 521 ff. In diesen »Bemerkungen« bespricht GEGENBAUR auch die Theorie THACHER-MIVART's, und nimmt Stellung zu BALFOUR's Nachweis der embryonalen Falten, aus denen die Extremitäten entstehen. Ich halte es für passend, auch aus diesem Aufsatz einige Stücke zu reproduciren und mit kritischen Bemerkungen zu versehen.

Es tritt gleich von vorn herein die Frage nach der Berechtigung auf, die hintere Gliedmaße als eine »conservativere« Bildung gegenüber der Brustflosse zu betrachten. GEGENBAUR, der diesen Gesichtspunkt zuerst geltend machte, unterstützt ihn von Neuem mit Argumenten, die sich aber nicht auf den Ursprung sondern auf die aus der Flosse später sich hervorbildenden Structures beziehen. Ich erneuere meinerseits den Protest gegen diese Doctrin: sie wird durch kein werthvolles Argument gestützt, und die Argumente, zu deren Kräftigung sie dienen soll, sind an sich hinfällig. Wir brauchen aber gar keine Doctrin über Conservativismus der hinteren und Progressismus der vorderen Extremität. Nichts wird dadurch gewonnen oder klarer, — vielmehr ist Manches dunkler gemacht.

GEGENBAUR wendet sich dann gegen THACHER's Argumentation mit dem Betonen des Satzes, die Störe repräsentirten spätere Formen als die Selachier. Das ist eine viel unstrittene Behauptung, und lässt sich weder erweisen noch bestreiten. Alle dazu benutzten Argumente leiden an dem Fehler, auf dogmatischem Boden gewachsen zu sein und den Charakter des Circulus vitiosus zu besitzen.

Dann geht GEGENBAUR auf den Kern der Sache ein und sagt:

»Nun ist bei allen übrigen Gnathostomen, bei Selachiern wie bei *Chimacra*, bei *Ceratodus* wie bei den Dipnoern ein und derselbe Typus des Gliedmaßenskelettes zu erkennen, den ich Archipterygium genannt habe, und auch in den höheren Wirbelthieren nachwies. Diesen Zustand des Archipterygium habe ich dann von, ähnliche Verhältnisse bietenden Befunden des Kiemenskelettes abgeleitet und so die Gliedmaße mit einem bekannten Apparate in Zusammenhang gebracht. Die Ent-

stehung der Gliedmaße hat damit einen Ausgang gewonnen, und es wurden für die Vergleichung positive Anhaltspunkte erbracht. Solche bestehen nun für die THACHER-MIVART'sche Hypothese nicht. Das muss betont werden. Es besteht keine Einrichtung, welche den Gliedmaßen in jener Annahme homolog wäre. Das was jene Autoren in dieser Beziehung beibringen, das Skelett der medianen Flosse, gehört doch wahrlich nicht hierher und hat höchstens den Werth analoger Einrichtungen. Die in den realen Befunden vorhandene Lücke wird nun von jenen Autoren durch die Annahme, dass der Befund bei *Polyodon* den niedersten vorstelle, und durch die fernere Annahme, dass solche einzelne Knorpelstäbchen, in der Seitenfalte entstanden, sich zu einem Gliedmaßenskelett zusammengeschoben hätten, auszufüllen versucht. Und darin liegt eine wesentliche Differenz unserer Hypothesen. Ich beziehe die Verhältnisse der Gliedmaßenskelette auf etwas Bekanntes, Erwiesenes, jene beziehen das Gliedmaßenskelett auf etwas Unbekanntes, Unbewiesenes, das sie erst postuliren.«

Diese Argumentation ist in der That etwas auffallend, besonders jetzt nachdem das von THACHER-MIVART gemachte Postulat als vollkommen richtig erwiesen ist. Ist denn in aller Welt eine Hypothese nicht berechtigt logisch begründete Postulate zu machen, so viel sie will? Hat eine Hypothese nur dann erst wissenschaftlichen Werth, wenn sie mit 20 Kupfertafeln und 30 Bogen Text armirt auftritt? Eine Hypothese, die nachher als richtig erwiesen wird, muss doch wohl gesündere, berechtigtere Argumente und Postulate benutzt haben, als eine andere, von der kein Stein auf dem andern bleibt, sobald einmal die entscheidenden Thatsachen gefunden sind. GEGENBAUR behauptet, er habe durch die Verbindung des Archipterygium mit den Kiemen »für die Vergleichung positive Anhaltspunkte erbracht«. Vergleichen kann man eben Alles, es fragt sich, welche Übereinstimmung sich ergibt. Dass beide Gebilde toto coelo verschieden sind, haben wir oben gesehen, — also die vermeintlichen Vorzüge der GEGENBAUR'schen Hypothese über die andere verwandeln sich sogar ins Negative, und THACHER-MIVART-BALFOUR hatten größere Einsicht in die Sachlage, als sie die Gliedmaßen auf nichts »Bekanntes« bezogen, vielmehr etwas »Unbekanntes« postulirten. Und es ist sehr naheliegend zu argumentiren, dass das angenommene »Bekanntes«, die Kiemenbogen, eben auch nicht bekannt waren, wenigstens durchaus nicht in dem Maße, dass mit ihnen in der Weise operirt werden konnte, wie GEGENBAUR es that. Die Ontogenie der Kiemenbogen blieb GEGENBAUR eben so unbekannt, wie die der Flossen, — und nur das Dogma von dem Alles überragenden Werthe der »vergleichenden Methode« hat zur Folge haben können, dass in einer so fundamentalen Frage fortdauernd mit stumpfen Waffen gekämpft wurde. GEGENBAUR fährt dann fort:

»Anders verhielt es sich, wenn nachgewiesen wäre, dass die Elemente des Flossenskelettes in einem ontogenetisch frühen Zustande zerstreut, über eine Strecke der Seitenfalte vertheilt wären. Ein solcher Nachweis ist bis jetzt noch nicht gebracht, und so lange wird auch jene Auffassung als nicht genügend begründet gelten müssen.«

Ja wäre das erbracht gewesen, so wäre eben die Auffassung nicht nur genügend begründet, sie wäre eben erwiesen gewesen. Als Hypothese war sie ausreichend begründet auch ohne diesen Nachweis, und jedenfalls besser als die Archipterygiumtheorie.

GEGENBAUR will nun in *Polyodon* statt ein primitives Verhalten vielmehr reducirte Verhältnisse sehen. Das ist so lange ein willkürliches Vorgehen, als nicht die Embryologie der einzelnen Ganoiden bekannt ist. Die Tendenz, die aber dabei mitspielt, ist die: eine Art von Beckengürtel zu construiren, welcher auf einen Kiemenbogen reducirbar wäre, — denn das erfordert die Archipterygiumtheorie. Dann fährt die Darstellung folgendermaßen fort:

»Wenn wir aber für unsre Auffassung die Annahme einer Wanderung der Gliedmaße und zwar vorwiegend der hinteren, nöthig haben, so ist die gegnerische Auffassung nicht besser daran. Ihr zufolge müssen getrennt von einander entstehende, einer größeren Anzahl von Metameren entsprechende Knorpelstäbchen zusammentreten, um die Gliedmaße zu constituiren. Es werden also zwei Dinge hypothetisch, erstlich die Knorpelstäbe, und zweitens deren Zusammentreten. Eines ist so wenig wie das Andere zur Beobachtung gekommen. Nach unsrer Auffassung ist es der ganze Gliedmaßenapparat, der die Verschiebung resp. die Wanderung eingeht, und dieses ist eben so durch die Vergleichung erweisbar, wie die Constituirung der Gliedmaße selbst aus einem Kiemenbogen ableitbar ist.

»Während ich also nur eine Hypothese nöthig habe, um die Genese der Gliedmaße zu verstehen, eben die Ableitung von den Kiemen, bedarf die THACHER-MIVART'sche Annahme deren zwei, einmal des Zusammentretens von Knorpelstäbchen, und zweitens der Genese solcher Stäbchen als metamerer Gebilde in der Seitenfalte.«

Diese Argumentation zu charakterisiren fällt mir etwas schwer! Wie? Die Archipterygiumtheorie erfordere nur eine hypothetische Annahme? Ist denn die Identität der Flossenstrahlen und der Kiemenstrahlen nicht eine Hypothese? Ist es nicht rein hypothetisch, dass angenommen wird, ein mittlerer Kiemenstrahl habe sich so weit vergrößert, dass die dorsal und ventral von ihm befindlichen, statt auf dem Kiemenbogen zu articuliren, auf dem vergrößerten Kiemenstrahl selbst articuliren? Oder hat Prof. GEGENBAUR Beobachtungen zur Verfügung, die diese Hypothese zur Thatsache stempeln? Ist ferner die Identität der Musculatur der Flossen mit der eines Kiemenbogens auch nur von ferne nachzuweisen versucht worden? Wo ist der Adductor arcuum visceralium? Wo der Constrictor? Oder kennt Prof. GEGENBAUR irgend einen Kiemen-

bogen mit einer so colossalen Anzahl von Kiemenstrahlen, wie sie z. B. in den Brustflossen der Rochen sich vorfinden? Muss er nicht in all diesen Verhältnissen zu Hypothesen greifen, um seine Auffassung zu begründen?

Die Ableitung der Extremitäten von den Kiemen habe ich auch versucht, und kam auf diesen Gedanken, wie gesagt, lange, ehe Prof. GEGENBAUR seine Theorie bekannt machte. Aber eine Wanderung habe ich nie postulirt, sondern immer vorausgesetzt, dass die Kiemen an allen Segmenten des Wirbelthierkörpers vorhanden gewesen seien, sich aber nur an der Stelle der jetzigen Brust- und Beckenflosse erhalten hätten, während die übrigen zu Grunde gegangen resp. umgewandelt seien. Auch noch viele Jahre nach dieser ersten Hypothese habe ich im »Ursprung der Wirbelthiere« ähnliche Gedanken entwickelt, — und ich bin in der glücklichen Lage meine Gedanken zum größten Theile als richtig beweisen zu können. Freilich die Extremitäten sind aus den Kiemen nicht entstanden, — das war ein Irrthum, in den auch ich verfiel; aber die Annahme einer Wanderung einer Kieme von vorn nach hinten, um dort Beckenflosse zu werden, habe ich niemals auch nur entfernt für begründet gehalten und dem fruchtlosen Streit darüber geduldig zugesehen, bis meine sonstigen Beschäftigungen mir erlauben würden, meine eignen Anschauungen zu erweisen.

Es ist nun aber erstaunlich zu sehen, dass GEGENBAUR sogar die embryonalen Seitenfalten der Selachier zu Gunsten der Archipterygium-Kiementheorie verwendet. Er sagt:

»Endlich wäre noch von der Seitenfalte zu sprechen, deren Kenntniss wir BALFOUR's Untersuchungen zu danken haben. . . . An ihrem vorderen Ende legt sich die Brustflosse, am hinteren die Bauchflosse an, indem diese daselbst leistenförmig hervorsprossen. In dem Zwischenraume lässt die Linie nichts wahrnehmen, was auf in ihr entstehende metamere Gebilde beziehbar wäre. Es fragt sich nun, ob diese Verdickung, welche zu den Gliedmaßen zu gehören scheint, — mehr kann mit Sicherheit nicht von ihr ausgesagt werden, — nicht auf die Wanderung der Hintergliedmaße bezogen werden kann. Wenn die Stelle, an der eine Gliedmaße auftritt, bei Selachiern zuerst durch eine epitheliale Verdickung bezeichnet wird, so kann man sich vorstellen, dass in dem Maße, als im Verlaufe langer Generationsfolgen die Hintergliedmaße allmählich nach hinten rückte, die bei der ersten ontogenetischen Differenzirung in einer Veränderung des Epithels sich äußernde Spur des früheren Auftretens der Gliedmaßen an einer weiter vorn befindlichen Örtlichkeit sich vererbte. Aus den einzelnen Etappen, welche die genannte Gliedmaße auf ihrem Wege zurücklegte, ginge so jene lineare Verdickung des Epithels hervor. Diese Linie kann nicht in einzelne Abschnitte gesondert sein, weil die Gliedmaße ja nicht ruckweise fortschritt, sondern ihren Weg Metamer um Metamer zurücklegte. Den zurückgelegten Weg bezeichnet jene Linie, die vergänglicher Natur ist, wie der als ihr zu Grunde liegend angenommene Vorgang ein transitorischer war.

»So möchte ich denn auch die Seitenfalte zu Gunsten meiner Auffassung der Gliedmaßen deuten und denke, dass diese Deutung eben so berechtigt ist, wie jene andere, ja eigentlich noch mehr (!!). Denn wenn in der Seitenfalte der Ausdruck lateraler Fortsatzbildungen liegen soll, die ursprünglich in metamerer Vertheilung sich später in die beiden Gliedmaßen zusammengezogen hätten, so könnte die Falte auf den in die Gliedmaße übergegangenen Strecken nicht wohl existiren (??), müsste also da unterbrochen sein, oder wenn das nicht zugegeben werden soll, so wäre auch da die Wiederholung eines früheren, aber vorübergegangenen Zustandes zu statuiren, und damit würde auch für meine Deutung der Seitenfalte das Wesentliche zugestanden sein.«

Man fragt gewiss mit Recht, warum dieses ganze Spinngewebe von Wenss und Abers nicht durch autoptische Untersuchung von Hai- und Fische-embryonen verificirt ward? Wir sahen schon oben bei der Erörterung der sog. äußeren Kiemenbogen, wie unfähig sich die sog. Vergleichung der ausgewachsenen Formen erwies, das Problem zu lösen, und wie doch die schwerst wiegenden Folgerungen auf die aller ungenügendste Basis gebaut wurden. Hier haben wir denselben Vorgang. Hätte Prof. GEGENBAUR sich durch eigne Untersuchung über den Thatbestand unterrichtet, so würde er eben mit Leichtigkeit haben finden können, dass die betreffende Falte zu einem beträchtlichen Stück in die Brustflosse aufgeht, d. h. mit dem Eindringen der mesodermatischen Elemente und der Muskelknospen sich ausdehnt, und dass eben so ein beträchtliches über eine Mehrzahl von Körpersegmenten sich erstreckendes Stück zur Beckenflosse wird. Von einer durch Wanderung der hinteren Gliedmaße hervorgerufenen Hautfalte zu reden, verstehe ich nicht recht, und Prof. GEGENBAUR scheint gar nicht daran gedacht zu haben, dass auch die unpaare Rücken- und Analflosse ebenfalls erst durch Hautfalten angelegt werden. Ist denn die hintere Extremität vielleicht auch über Rücken und Bauch gewandert??

Aber damit hat die Sache noch nicht einmal ihr Ende. Es werden nun auch die Plexusbildungen der Spinalnerven herbeigezogen, um theils die Wanderung der Extremitäten zu erweisen, theils durch einen Zirkelschluss in optima forma durch sie erklärt zu werden. Es heißt p. 525.

— in der Wanderung der Gliedmaßen liegt nun ein Causalmoment für die Plexusbildung und durch v. DAVIDOFF ist deren Entstehung dargethan worden. Es wird nun in der Bildung eines N. collector die erste Stufe gezeigt, an die andre sich anreihen. Wenn wir diese Befunde nur aus stattgefundenener Lageveränderung der Hintergliedmaße sammt ihrer, eben von jenem Nerven versorgten Musculatur zu verstehen vermögen, so gilt das auch für die betreffenden Geflechte der höheren Wirbelthiere. Die hier bestehende Weiterbildung ist eine Differenzirung, die sich aus der an der Musculatur vorgegangenen Differenzirung ableiten lässt. Die Beziehung der einfacheren Geflechte der Selaehier und Ganoiden zur Gliedmaße ist auch an der

ziemlich distal von der Austrittsstelle vorhandenen Verbindung der bezüglichlichen Nerven ausgedrückt. Auch darin liegt ein niederer Zustand, der allmählich einem anderen weicht, in welchem die Nervenverbindungen näher gegen die Austrittsstelle emporrücken. Was aber bezüglich dieser Nervenverhältnisse für die hintere Gliedmaße gilt, wird auch für die vordere nicht ungültig sein. Auch an dieser ist schon bei den Selachiern ein Verschieben nach hinten zu vor sich gegangen, so dass sie über eine größere Anzahl von Metameren hinweggerückt ist. Als Causalmoment hierfür ist von mir die mächtige Entfaltung des Kiemenapparates aufgestellt worden. So ist die Gliedmaße mit neuen Metamerengebieten in Zusammenhang gebracht worden, daher hier wieder eine größere Anzahl von Nerven, die sich unter einander verbinden, in Zusammenhang mit der Gliedmaße getreten ist. Von diesem Gesichtspunkte also, dass die die Gliedmaßen versorgenden Rami ventrales der Spinalnerven durch eine allmählich entstandene Lageveränderung der Gliedmaßen sich unter einander verbinden müssen, ist es möglich die Bildung der Ansaе und der daraus ferner hervorgehenden Plexusse zu verstehen.«

Glücklicherweise haben wir oben nachweisen können, dass ganz andre und eben durchaus begreifliche Prozesse zur Plexusbildung führten, nämlich das Einbegreifen von mindestens 10, sehr häufig aber von ungleich mehr Urwirbelsegmenten und von ihnen herstammender Musculatur in die Brust- und Beckenflossen. Jeder Urwirbel zog eo ipso den ihn versorgenden Spinalnerv mit in die Flosse hinein, und, da die Flossen ursprünglich zwar mit breitester Basis dem Körper aufsitzen, nachher aber an der analwärts gelegenen Circumferenz sich ablösen und zu der, so viele und so verhängnisvolle Irrthümer der Deutung hervorrufenden Gestalt sich ausbilden, so ergiebt sich eben mit Nothwendigkeit, dass die Ansaе und Plexus zu Stande kommen mussten, um ihre Nervelemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossenmuskeln gelangen zu lassen. Von einer durch Wanderung zu erklärenden Plexusbildung kann also gar keine Rede sein, — um so weniger, als die Wanderung selbst ins Gebiet der Fabeln gehört.

Nach all diesen Darlegungen halte ich es nicht für erforderlich auch noch die letzten Äußerungen GEGENBAUR'S (in einer Besprechung der E. v. RAUTENFEL'Schen Untersuchungen der Beckenflosse der Ganoiden und Teleostier, Morph. Jahrb. IX, p. 325 und 26) der Kritik zu unterwerfen, obwohl mehrere Argumente dazu wohl auffordern. Interessant wird es aber sein, im Anschluss an die jetzt aufgedeckten Grundbeziehungen der Wirbelthierextremitäten die detaillirten Aus- und Umgestaltungen ihrer einzelnen Componenten zu verfolgen, — doch dazu wird sich später Zeit und Gelegenheit finden.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 5.

Horizontalschnitte von *Pristiurus*-Embryonen zur Darstellung der Differenzierung der Blutgefäße, Musculatur und Knorpel der Kiemenbogen.

Fig. 1 u. 2. Fünf Kiemenspalten sind durchgebrochen.

E. Epithel des Ecto- oder Entoderms, deren Grenzen nicht mehr bestimmbar sind.

A. Arterienbogen.

Mu. Muskelschläuche der Kopfhöhlen.

Me. Mesodermzellen.

N. Nerven, Vagus- oder Glossopharyngus-Äste.

Fig. 3. Alle Kiemenspalten sind durchbrochen; die hinteren Kiemenfäden sind angelegt. Die Muskelschläuche der Kopfhöhlen sind in noch verbundene distale und proximale Abschnitte ausgezogen. Die Schnitte gehen durch Hyoidbogen und 1. und 2. Kiemenbogen. Buchstabenbezeichnung wie oben. Es kommen hinzu:

K.A. Kiemenblattausstülpungen.

V.V. Vordere Vene.

H.V. Hintere -

D.Mu. Distale Portion des Muskelschlauches.

Pr.Mu. Proximale - - -

Fig. 4. Weitere Differenzierung. Anlage des Kiemenknorpels. Trennung der Muskelschläuche. Bildung der Venencommissuren. Buchstabenbezeichnung wie oben; neu:

Comm. Quercommissuren der Kiemenvenen.

I.K. Beginn der Differenzierung des inneren Kiemenbogens aus Mesodermzellen.

Fig. 5. **Sagittalschnitt** durch das Spritzloch, Hyoid- und 1. und 2. Kiemenbogen. Man erkennt die Venencommissuren, welche im zweiten Kiemenbogen die Anlage des knorpeligen Kiemenbogens zwischen sich fassen. Die Muskelschläuche sind dorsal umgebogen. Die Kiemenfäden sind nur bei dem Spritzloch in der Anlage getroffen, bei den übrigen Kiemenbogen liegen sie außerhalb des Schnittes. Die Spritzlocharterie zeigt am Ursprung die Aufnahme der Venenquercommissuren.

Sp. A. Spritzlocharterie.

Ki. Unterkieferknorpel in der Anlage.

Fig. 6—11. Horizontalschnitte vom Rücken zum Bauch durch Hyoid- und ersten Kiemenbogen, bei Fig. 8—11 auch durch Kieferbogen. Man erkennt, wie im Hyoidbogen eine Scheidung in distale und proximale Portion des Muskelschlauches nicht erfolgt, die dagegen in Fig. 7—11 im ersten Kiemenbogen vollständig durchgeführt wird.

O.Ki. Oberkiefer.

U.Ki. Unterkiefer.

Tafel 6.

Darstellung der Lagerungsbeziehungen zwischen Kiemenknorpel, Knorpelstrahlen, proximaler und distaler Muskelschlauchportionen, Arterien, Venen und Venencommissuren am Hyoid- und 1. und 2. Kiemenbogen. — *Hy.* Hyoidbogen; *I* und *II*: erster und zweiter Kiemenbogen. Die Schnitte gehen vom Rücken zum Bauch; zwischen Fig. 1 und 2 fehlt ein Schnitt, zwischen Fig. 2 und 3 dessgleichen, zwischen Fig. 4 und 5 fehlen 3 Schnitte, zwischen Fig. 5 und 6 fehlen 3 Schnitte, zwischen Fig. 6 und 7 fehlen 2 Schnitte, zwischen Fig. 7 und 8 fehlen 3 Schnitte.

Bei allen Schnitten sind die doppelt-contourirten Blutgefäße die Arterie, resp. der aus dem dorsalen Theil derselben hervorgegangene Aortenbogen. Charakteristisch ist die Lagerung der Arterie zwischen den Musculi interbranchiales, also den inneren Abschnitten der distalen Portion des Muskelschlauches und der Knorpelstrahlen, während die vordere Kiemenbogenvene vor den Muskeln, die hintere hinter den Knorpelstrahlen sich findet.

Fig. 1 zeigt einen Schnitt, welcher durch die Basalia des 1. und 2. Kiemenbogens gegangen ist; die proximalen Portionen der entsprechenden Muskelschläuche verlaufen an der Hinter- und Außenseite derselben, aus ihnen werden Theile der Musculi interarcuales. Vor den Knorpeln verlaufen die entsprechenden Aortenbogen, deren jeder aus dem Zusammenfluss der vorderen Vene des zugehörigen Visceralbogens und der hinteren des vorhergehenden sich bildet, dessen Stamm aber der dorsale Theil des ursprünglichen Arterienbogens ist.

Fig. 2 stellt einen Schnitt dar, welcher gerade die Gliederungsstelle zwischen Basale und oberem Mittelpunkt des 1. und 2. Kiemenbogens getroffen hat. Die proximale Portion des Muskelschlauches liegt dicht am oberen Mittelstücke an.

Fig. 3 zeigt, wie die proximale Portion vom Knorpel des oberen Mittelstückes umwachsen wird.

Fig. 4 zeigt die proximale Portion des Muskelschlauches des ersten Kiemenbogens vom Knorpel eingeschlossen, dieselbe stellt also die obere Partie des M. adductor dar.

Fig. 5 zeigt die proximalen Portionen in beiden Kiemenbogen als M. adductores auf der Innenseite der Mittelstücke.

Fig. 6 dessgleichen.

Fig. 7 zeigt die proximalen Portionen als untere Partien der Adductoren vom Knorpel der unteren Mittelstücke umwachsen. Der 2. Kiemenbogen zeigt die Querecommissur der Venen.

Fig. 8 zeigt dies Verhältnis noch ausgeprägter; die Knorpel der Kiemenbogen nehmen bereits durchaus horizontale Richtung und bilden die Stücke, welche nach ihrer Abgliederung Copularia heißen. Querecommissur der Venen nach dem 1. Bogen.

Fig. 9 zeigt am 2. Kiemenbogen den Muskelschlauch bereits ventral vom Kiemenbogen, der nicht mehr durch den Schnitt getroffen wurde.

Auf allen Schnitten zeigt sich das Hyoid-Hyomandibulare immer ohne Adductor.

Tafel 7.

(Embryonen von *Scyllium canicula* und *Torpedo*.)

Fig. 1—4 stellen Schnitte von *Scyllium canicula* dar, welche in einem Winkel von 50° vom Rücken zum Bauch geführt sind, um Sagittal- oder wenn man

will Querschnitte auf die Kiemenspalten und Kiemendiaphragmen darzustellen.

Hy. Hyoidbogen. *I, II, III, IV.* 1., 2., 3., 4. Kiemenbogen. *A.* Kiemenarterien. *V.V.* Vordere Venen, *H.V.* Hintere Venen. *I.K.* Innere Knorpel-Kiemenbogen. *A.K.* Sog. äußere Kiemenbogen. *K.St.* Knorpelstrahlen. *M.add.* Musc. adductores. *M.int.* Musc. interbranchiales. *M.constr.* M. constrictores. *M.int.arc.* Musc. interareuales.

Fig. 1 zeigt den der Medianlinie entferntesten, Fig. 4 den der Medianlinie nächsten Schnitt. Verfolgt man jeden Bogen auf den vier Figuren, so gewahrt man von außen nach innen

auf dem Hyoidbogen (*Hy*) bei Fig. 1 gar keine Knorpel, die erst auf Fig. 3 und 4 als die terminalen Enden der Knorpelstrahlen sich zeigen; die *M. constrictores* liegen vor ihnen. Die erste Kiemenspalte ist auf Fig. 1 und 2 unten, also ventralwärts offen, auf Fig. 3 und 4 schon geschlossen. An der Basis der durchschnittenen Kiemenfäden sieht man die doppelt-contourirten Arterienzweige durchschnitten.

Auf dem 1. Kiemenbogen (*I*) gewahrt man bei Fig. 1 zwei, bei Fig. 2 zwei, bei Fig. 3 drei, bei Fig. 4 vier Knorpelstrahlendurchschnitte. Man sieht auch bei Fig. 1 den dorsalen sog. äußeren Kiemenbogen durchschnitten, derselbe gehört aber dem inneren knorpeligen Kiemenbogen des 2. Kiemenbogens an, und ragt nur mit dem terminalen nach unten gerichteten Stück in den ersten Kiemenbogen hinüber. Der entsprechende ventrale äußere Kiemenbogen tritt erst auf Fig. 3 und 4 auf. Der Arterienstamm des ersten Kiemenbogens wird auf keinem der Schnitte getroffen, nur die primären Äste. Eben so wenig sind die Venenstämmen, die Quercommissuren und noch viel weniger ist der innere Kiemenbogen getroffen und die *M. adductores*.

Auf dem 2. Kiemenbogen (*II*) zeigt Fig. 1 drei Knorpelstrahlen, einen dorsalen und einen ventralen, dem dritten inneren knorpeligen Kiemenbogen zugehörigen äußeren Kiemenbogen (Knorpelstrahl); der Arterienstamm ist einmal der Länge nach getroffen, in der Mitte des Bogen dorsal und ventral sind Äste durchschnitten; auch die hintere Kiemenvene ist getroffen, der Länge nach; auf Fig. 2 ist ein Knorpelstrahl da durchschnitten, wo er dem inneren Kiemenbogen aufsitzt, so dass beider Elemente im Schnitt zu erkennen sind. Die Arterie ist in größerer Ausdehnung durchschnitten, die hintere Vene ist zweimal getroffen. Die hintere Kiemenblättchenreihe füllt schon außerhalb (distalwärts) des Schnittes. Bei Fig. 3 ist der innere Kiemenbogen getroffen an seiner äußeren Peripherie, der dorsale äußere Kiemenbogen zeigt seinen basalen in dem 3. Kiemenbogen wurzelnden Abschnitt. Bei Fig. 4 ist das in noch stärkerem Grade der Fall.

Auf dem 3. Kiemenbogen (*III*) ist bei Fig. 1 der innere Kiemenbogen gerade in seiner Gelenkstelle geschnitten, zeigt also Stücke des oberen und unteren Mittelstückes; und dicht darunter eine Spur der durchschnittenen Venencommissur. Bei Fig. 2 weichen die Theile der beiden Mittelstücke schon mehr aus einander, bei Fig. 3 umfassen sie von oben, unten und vorn den *M. adductor*, bei Fig. 4 trennen sie sich völlig als ein Schnitt durch das obere und einer durch das untere Mittelstück. Bei Fig. 3 sieht man wie ein Bündel der proximalen Portion des Muskelschlanchs über den Knorpel hinweg an seine Außenseite geht, um zu dem *M. interareuales* zu werden, der zum Basale des 4. Kiemenbogens geht. Auf Fig. 4 ist das noch ausgeprägter.

Der 4. Kiemenbogen (*IV*) zeigt schon bei Fig. 1 den *M. adductor*, und die

Durchschnitte der oberen und unteren Mittelstücke des innern Bogens. Bei Fig. 3 ist der Schnitt durch die Verbindung des oberen Mittelstückes mit dem zugehörigen Basale gegangen, bei Fig. 4 ist letzteres der Länge nach auf dem Schnitt getroffen, und am unteren Mittelstücke sieht man wie es beinah schon aus einander weicht, um die Adductorfasern durchzulassen zur Bildung des *M. coraco-branchialis*. Beim 4. Kiemenbogen wird der sog. äußere Kiemenbogen gar nicht mehr getroffen, sogar sein Basaltheil liegt schon außerhalb der Schnittfläche; die ventralen dagegen sind noch auf Durchschnitten zu erkennen. Die Kiemenpalten zwischen 3. und 4. Bogen hängen schon mit einander durch das entsprechende Darmstück zusammen.

Fig. 5 und 6. Sagittalschnitte durch *Torpedo*-Embryonen.

Fig. 5 ist mehr nach außen gelagert als Fig. 6, zeigt die Kiemenpalten auch in ihren dorsalen Theilen. Über den Spalten *Thy* die einzelnen, jeder Spalte zugehörigen Stücke der Thymus. *Spr.* Spritzlochspalte, *Spr.K.* Spritzlochknorpel. *Comm.* Die lange Commissur von der hinteren Hyoidvene zur Spritzlocharterie, die bei dem Hyomandibulare *Hyomand.* vorbeizieht. *Ki.* Anlage des Unterkiefers. *M.constr.* Muscul. constrictor superficialis. *M.add.* Musc. adductores. *M.lev.* ist der Hebe-muskel des Hyomandibulare. — *Aort.B.* sind die aus dem Zusammenfluss der Kiemenvenen gefüllten, aber ursprünglich die dorsalen Theile der Kiemenarterien vorstellenden Aortenbogen. *V.jug.* ist die große Vena jugularis. *N.fac.* Nervus facialis. *N.gl.ph.* Nervus glosso-pharyngeus. *N.vag.* verschiedene Äste des *N. vagus*. *Corac.* Coracoidstück des Schultergürtels. Die übrigen Buchstabenbezeichnungen wie oben.

Tafel 8.

Fig. 1 und 2. Horizontalschnitte eines Embryo von *Scyllium canicula*, um den Beginn der Thymus zu zeigen.

Thy. Anschwellung der oberen Partie des Kiemenpaltenepithels, woraus die Thymus wird. *Ven.jug.* Vena jugularis. *Urw.* Urwirbel. *Sp.G.* Spinalganglien. *Spr.* Spritzlochspalte. *I, II, III.* 1., 2., 3. Kiemenpalte.

Fig. 3—11. Querschnitte eines Embryo von *Pristiurus*, den Ursprung der Musculatur der paarigen und unpaaren Flossen darstellend.

Fig. 3. Schnitt durch die Brustflossengegend. *Ao.* Aorta. *Ven.* Venenstämme. *Ch.* Chorda. *Md.* Medulla spinalis. *Sp.G.* Spinalganglion. *S.C.* Seitenlinie. *Sp.N.* Spinalnerv. *Pl.p.H.* Pleuroperitonealhöhle. *Urw.* Urwirbel. *D.Mkn.* Dorsale, *V.Mkn.* ventrale Muskelknospe der *Br. Fl.* Brustflosse. *D.* Darmrohr.

Fig. 4. Schnitt durch das Ende der Brustflosse. Buchstaben wie oben.

Fig. 5. Schnitt durch den Rumpf zwischen Brust- und Beckenflosse.

Fig. 6. - - - Anfang der Beckenflosse.

Fig. 7. - - - die Mitte der Beckenflosse. *D.Mkn.* Dorsale Muskelknospe für die Musculatur der unpaaren Rückenflosse *R. Fl.*

Fig. 8. Schnitt durch das Ende der Beckenflosse. Die Pleuroperitonealhöhle hat schon aufgehört.

Fig. 9. Schnitt durch den After. Die Beckenflosse ist nicht mehr zu sehen, aber die unpaare Rücken- und Afterflosse sind in der Anlage zu erkennen. Für beide sind Muskelknospen vorhanden, *D.Mkn.* und *V.Mkn.*

Fig. 10. Schnitt durch den Schwanz hinter dem After. Wie oben.

Fig. 11. Schnitt weit hinten durch den Schwanz.

Tafel 9.

Darstellung der Entstehung der Extremitäten-Musculatur an Embryonen von *Pristiurus* und *Scyllium canicula*.

Urw. Urwirbel. *Mkn.* Muskelknospen. *Pl.p.H.* Pleuroperitonealhöhle. *K.B.* Kiemenbogen. *M.Sch.* Muskelschlauch der Kiemenbogen. *N.* Spinalnerven zur Bildung des Plexus brachialis. *G.* Gefäße der Flosse. *D.* Theile des Darmrohrs.

Fig. 1. Schnitt durch den dorsalen Theil der Brustflosse, oberhalb der ventralen Grenze der Urwirbel, die erst auf dem nächsten Schnitt

Fig. 2. einige Muskelknospen zeigen.

Fig. 3, 4, 5 zeigen die Muskelknospen im Begriff der Ablösung. Die vorderen Urwirbel, welche keine Muskelknospen abwerfen, vielmehr vor der Brustflosse zur Bildung der ventralen Musculatur nach unten sich begeben, sind deutlich erkennbar.

Fig. 6 zeigt Muskelknospen, welche schon außerhalb des Bereichs der Brustflosse liegen.

Fig. 7 zeigt die Brustflosse an ihrer unteren Grenze; ihre gekrümmte Fläche ist so durchschnitten, dass die ursprüngliche Hautfalte quer geschnitten erscheint. Es sind hinter ihr liegende Muskelknospen getroffen, die später abortiren.

Fig. 8 und 9 zeigen Horizontalschnitte durch weiter entwickelte Embryonen, bei denen die Muskelknospen schon alle abgelöst, sich in dorsale (*D.Mkn.*) und ventrale (*V.Mkn.*) Muskelgruppen innerhalb der Flosse geschieden haben. Fig. 8 zeigt den dorsalen, Fig. 9 den ventralen Schnitt. *N.* sind die Nerven, welche den Plexus brachialis bilden. Auf Fig. 8 erkennt man bei *Mkn.* eine Anzahl Muskelknospen, welche der Rumpfstrecke zwischen der Brust- und Beckenflosse angehören, ohne in die Musculatur einer von beiden aufzugehen.

Fig. 10 zeigt den sagittalen Querschnitt durch die Brustflosse eines eben so weit entwickelten *Pristiurus*-Embryo. Bei *Mkn.* sind die Muskelknospen noch distalwärts verbunden, bei *V.Mkn.* und *D.Mkn.* dagegen sind sie schon in dorsale und ventrale geschieden, zwischen sich den Raum für die Bildung der Knorpelstäbe lassend.

Tafel 10.

Bildung der Visceralbogen von *Petromyzon Planeri*.

Fig. 1. Sagittalschnitt einer 4 mm langen Larve. *Med.* Medulla spinalis. *G.gl.ph.* Ganglion nervi Glossopharyngei. *Vag.* Vaguswurzeln. *Ohrbl.* Ohrblase. *Ch.* Chorda. *Urw.* Urwirbel. *I-VIII.* Kiemenspalten. *K.Kn.* Knorpelstäbe des Kiemenkorbes.

Fig. 2. Querschnitt durch eine 5 mm lange Larve. *Kkn.* mehrfach gekrümmter Knorpelstab. *Constr.* Die Constrictor-Muskelbündel. *Add.* Die Adductor-Muskelbündel. *B.M.* Bauchmusculatur in der Anlage. *Ao.* Aorta. *Art.* Der durch die *Thyreoid.* Thyroidea gespaltene Arterienstiel, von dem aus rechts eine Kiemenarterie in die Aorta geht.

(Die ganze Figur ist aus drei Schnitten combinirt, um den Verlauf des Kiemenknorpels und der Musculatur zu zeigen.)

Fig. 3. Horizontalschnitt durch einen in der Bildung begriffenen Visceralbogen einer 5 mm langen Larve. *Art.* Arterienbogen. *Kn.* Knorpelbogen. *M.add.* Proximale Portion des aus der Kopfhöhle entstandenen Muskelschlauches. *M.constr.* Distale Portion desselben. *Pa.M.* Parietale Schicht des Muskelschlauches. *Vi.M.* Viscerale Schicht desselben. Der Schnitt geht etwas oberhalb der Mitte.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch drei Visceralbogen derselben Larve etwas unterhalb der Mitte. Im vordersten Bogen ist der Knorpel getroffen gerade auf der Stelle, wo er die Musculatur durchsetzt von innen nach außen. Auf den beiden folgenden Bogen liegt er außerhalb.

Tafel 11.

Querschnitte durch einen 2 $\frac{1}{2}$ cm langen Ammocoetes des *Petro-myzon Planeri*.

Fig. 1—5 stellen Schnitte durch einen vorderen, Fig. 6—8 durch einen mittleren Visceralbogen dar. Die punktirten Muskelbündel der Kiemenmusculatur stellen viscerele, die anderen parietale Bündel oder Schläuche dar.

Med. Medulla spinalis. *Ch.* Chorda. *K.H.* Kiemen- oder Darmhöhle. *K.Sp.* Kiemenspaltengänge. *Art.* Arterienbogen. *Ven.* Venen. *Vi.M.* Viscerale. *Pa.M.* parietale Kiemenmusculatur. *Add.* Proximale, dem Adductor entsprechende Portion. *Constr.* Distale, dem Constrictor gleichzusetzende Portion. *Urw.* Aus den Urwirbeln hervorgegangene Muskeln. *V.Mu.* Die ventrale Musculatur. *Thyreoid.* Die Schilddrüse. *Ch.* Chorda. *K.Kn.* Stücke des immer continuirlichen, aber durch seine Biegungen in viele Schnitte gelangenden Kiemenknorpels. *Schl.K.* sog. Schleimknorpel.





