

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 2—5.

XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier.

Einleitung.

Vor nahezu fünfzig Jahren las JOH. MÜLLER vor der Berliner Akademie den dritten Theil seiner Vergl. Anatomie der Myxinoiden — am 11. Nov. und 9. Dec. des Jahres 1839. Der zweite Abschnitt dieses, die Angiologie behandelnden Theiles seiner neuen Grundlegung der Vergl. Anatomie beschäftigte sich mit dem »Gefäßsystem der Nebenkienem und accessorischen Athemorgane und mit der Natur der Nebenkienem der Fische« und beginnt mit folgender historischer Einleitung:

»Unter dem Namen Nebenkienem kennt man gewisse blutreiche, den wahren Kiemem täuschend ähnliche, aber viel kleinere Organe, welche bei den meisten Knochenfischen am Gaumentheil der Kiemenhöhle, hinter dem queren Gaumenmuskel, vor oder nach außen von dem oberen Ende der Kiemem liegen, und einen Kamm von Blättchen mit Knorpelstrahlen und federiger Vertheilung der Blutgefäße darstellen. Man ist erst spät auf sie aufmerksam geworden; Broussonet (Ichthyologie. Dec. I. Lond. 1782) beschrieb sie zuerst bei mehreren Fischen und sprach die jetzt ziemlich allgemein verbreitete Meinung aus, dass diese Organe dieselbe Athemfunction wie die Kiemem haben. Die Blätter dieser Nebenkienem, die er Pseudobranchie

nennt, sind nach ihm niemals doppelt, wie an den Kiemen, sondern einfach, sie sind nicht auf einem knöchernen Bogen fixirt und bilden an ihrer Basis eine Art Wulst und die Haut, welche die Kiemenhöhle bekleidet, bedeckt sie zum Theil. Nach ihm ist die Arterie der Pseudobranchie ein Zweig des Astes der Kiemenarterie zur äußersten Kieme Rosenthal beschrieb (Verh. d. Ges. Naturf. Freunde 1829) die Pseudobranchien bei mehreren Fischen und vermisste sie bei einigen Meckel (Syst. d. vergl. Anat. VI. p. 179. 1833) führte diese Untersuchung über eine größere Anzahl Fische fort und gab ein Verzeichnis von 44 Gattungen mit Nebenkienem und 29 Gattungen ohne dieselben Mehrere ausgezeichnete Beobachter neuerer Zeit sprachen sich zufolge des den Nebenkienem und Kiemen analogen Ursprungs der Gefäße für die Identität der Kiemen und Nebenkienem aus, wie Rathke und Meckel; und auch Lereboullet, wiewohl er sich nicht auf den Ursprung der Gefäße dieser Pseudobranchien berief, scheint die Ähnlichkeit im Bau beider Organe in diesem Sinne auszulegen und stellt auch die respiratorische erste halbe Kieme der Störe und Chimären mit den Nebenkienem der Knochenfische in eine Kategorie.«

Von den Autoren, die JOH. MÜLLER hier erwähnt, beansprucht RATHKE die größte Beachtung, da man voraussetzen darf, dass er in seinem berühmten Werke »Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere, Riga u. Dorpat 1832«, die einschlägigen Fragen mit der Gründlichkeit und dem Scharf- und Weitblick behandelt habe, die allen seinen Arbeiten einen so dauernden Werth verleiht. Zudem ist der später hervorgetretene Zwiespalt über die Homologie-Bestimmung der in dieser Studie behandelten Organe allem Anscheine nach auf Äußerungen und Anschauungen RATHKE's zurückzuführen, und so erscheint es geboten, theils der Unparteilichkeit zu Liebe, theils um weiteres Licht auf die Art und Weise zu werfen, wie einseitig und ungründlich später diese Frage behandelt worden, wörtlich zu citiren, was RATHKE zur Sache bemerkt. Es heißt l. c. p. 52:

»Außer den soeben beschriebenen Kiemen kommt bei vielen Grätenfischen, ja, wie es mir scheint, wohl bei der Mehrzahl derselben, noch ein Paar anderer und sehr viel kleinerer vor, die man mit dem Namen Nebenkienem belegt hat. Eine jede von ihnen besteht aus einer kurzen und meistens durchweg ganz einfachen Reihe von Kiemenblättchen, die an denjenigen Theil der Mundhöhlenhaut, welcher die innere Fläche des Quadratknochens bekleidet, angeheftet und schräg von

oben und vorn nach unten und hinten gerichtet ist, so dass also die Blättchen selber ziemlich gerade von vorn nach hinten gehen.«

RATHKE beschreibt den Bau der Kiemenblättchen dieser Nebenkienmen und in einer Anmerkung die Beziehungen der Blutgefäße, wie sie nach seiner Auffassung zwischen der Nebenkieme und den Hauptkiemen so wie den Gefäßen des Kopfes bestehen. Er schreibt (l. c. p. 53):

»Das Blut, welches diesen Nebenkienmen zuströmt, kommt namentlich bei den Clupeen und Salmen, die ich darauf näher untersucht habe, aus einigen Venen des Kopfes her. Die vorzüglichste von ihnen gehört entweder zur unteren Wand des Schädels oder vielleicht, was mir jedoch weniger der Fall zu sein schien, zum Gehirn, und theilt sich auf der oberen Fläche der hinteren Hälfte vom Körper des Keilbeines in zwei divergirende Äste, deren jeder dann in das obere Ende der Kieme seiner Seite eindringt und die meisten Blättchen der Kieme mit Blut versorgt. Die übrigen und kleinen Venen gehören dem Kiemendeckel an und dringen in das untere Ende der Kieme ein. Seinen Abzug aber aus diesem Gebilde nimmt das Blut durch eine enge, sehr lange und ganz einfache Arterie, die schräg nach unten und vorn zum Zungenbeinbogen derselben Seite hingeht, innerhalb derselben bis zu der Stelle läuft, wo sich dieser Bogen mit dem der anderen Seite verbindet und endlich in das untere Ende der Vene von der ersten Hauptkieme derselben Seite übergeht.«

Gegen diese RATHKE'sche Auffassung wendet sich später HYRTL und gegen Beide JOH. MÜLLER, wie ich nachher anführen werde. RATHKE fährt aber auf p. 54 fort, die vergl.-anatomischen Beziehungen der Nebenkienmen der Teleostier zu behandeln und schreibt:

»Auch bei den Stören trifft man Nebenkienmen an, jedoch nicht, wie bei vielen Grätenfischen, nur ein Paar derselben, sondern zwei Paare. Beide sind der Form und Größe nach von einander gar sehr verschieden, und die des einen Paares haben ihre Lage zum größeren Theile vor, zum kleineren Theile gegenüber den Quadratknorpeln, die des anderen Paares aber sind der inneren Seite der Kiemendeckel angeheftet. Die des ersteren Paares, oder die vorderen, sind die kleineren und haben eine ähnliche Stellung und auch eine ähnliche Form, als die gewöhnlichen Nebenkienmen der Grätenfische, insbesondere derjenigen, bei welchen die beiden Reihen der Blättchen einer jeden Hauptkieme unter einander zum Theil verwachsen sind Auch scheinen ihre Blutgefäße von denselben Theilen zu kommen und zu denselben Theilen zu gehen, wie bei den Grätenfischen. Das Merk-

würdigste aber an ihnen ist der Umstand, dass sie von vorn her die innere Mündung eines ziemlich langen Ganges verdecken, der dicht vor dem Quadratknorpel seine Lage hat, mit einer Fortsetzung der Schleimhaut der Mundhöhle ausgekleidet ist, immer enger werdend nach außen und oben hinaufsteigt und sich mit einer verhältnismäßig nur kleinen Mündung an der Außenfläche des Kopfes öffnet. Die andere und sehr viel größere Nebenkieme hat ihre Lage an der inneren Seite des Kiemendeckels und besteht aus einer großen Anzahl gefiederter Blättchen, die alle von vorn (vom Quadratknorpel) nach hinten strahlenförmig aus einander fahren, mit ihren Enden beinahe bis an den hinteren Rand des Kiemendeckels reichen, fast nach ihrer ganzen Länge mit der Haut, die des Kiemendeckels innere Seite bekleidet, verwachsen sind und eben so viele dünne Knorpelstäbe einschließen. Die Stäbe gehen jedoch nicht etwa in den harten Theil des Kiemendeckels über, sondern sind nach ihrer ganzen Länge nur durch Haut und Zellstoff mit ihm verbunden. Die Arterie dieser Kieme ist, wie die Arterie einer jeden Hauptkieme, ein Zweig der großen Kiemenschlagader, und ihre Vene hilft, wie die Vene einer jeden Hauptkieme, die Wurzel der Aorta zusammensetzen. Das Gebilde, von dem zuletzt die Rede war, ist seiner Lage und Verbindung mit dem Quadratbeine halber wohl ohne Zweifel als das Analogon der Nebenkieme der Grätenfische zu betrachten, hauptsächlich dadurch, dass es mit dem Kiemendeckel verwachsen ist, und dass seine Blutgefäße mit den übrigen Blutgefäßen des Körpers in etwas anderen Verbindungen stehen. Die kleinere Nebenkieme der Störe dagegen, obschon sie eine ähnliche Form und eine ähnliche Gefäßverbindung als die Nebenkieme der Grätenfische besitzt, scheint dennoch ein ganz neues Gebilde zu sein, da sie nicht, was vorzüglich von Wichtigkeit ist, wie die Nebenkieme der Grätenfische mit dem Quadratbeine selbst in Verbindung steht, sondern vor demselben gelagert und befestigt ist. Der Ursprung ihrer Gefäße kann gegen diese Deutung wohl keinen Einwand geben, weil bei den verschiedenen Wirbelthieren die Blutgefäße hinsichtlich ihres Ursprunges und ihres Verlaufes so große Verschiedenheiten darbieten, wie kein anderer Theil weiter.«

Auf p. 56 begründet RATHKE fernerhin, dass die große Nebenkieme der Störe mit der ersten sog. halben Kieme der Haifische homolog sei und nennt sogar das erste Kiemendiaphragma der Haifische ihren Kiemendeckel, und in consequenter, wenn auch, wie wir sehen werden, irriger Auffassung sagt er auf p. 60:

»dass die halbe Kieme der Haifische in Hinsicht ihrer Lage und

ihrer Verbindung der gewöhnlichen Nebenkieme der meisten Grätenfische analog ist, und sich von dieser hauptsächlich nur durch ihre größere Ausbreitung unterscheidet.

Es wird dem aufmerksamen Leser dieses ganzen Citates nicht entgehen, dass sich RATHKE selbst in einen Widerspruch verwickelt. Anfänglich scheint er geneigt, die vordere Nebenkieme der Störe mit der Teleostier-Nebenkieme zu vergleichen, wie er denn besonders die Gleichartigkeit ihrer Blutgefäßausrüstung hervorhebt. In sehr richtiger Weise betont er die Lagerung der Stör-Nebenkieme vor dem Spritzlochcanal, wodurch ja die einzige wirklich entscheidende topographische Bestimmung gegeben ist, gegenüber dem Wirrarr von vor, gegenüber, auf, an, hinter dem Quadratknöchel, mit welchen Bezeichnungen er selbst, noch mehr aber seine Nachfolger operirt haben. Und diese Lagerung der Teleostier-Nebenkieme z. Th. hinter dem Quadratknöchel, wie bei *Cyclopterus lumpus*, bestimmen ihn denn auch schließlich, die Homologisirung der Teleostier-Nebenkieme mit der zweiten, Kiemendeckelkieme, der Störe zu behaupten, und dem schweren Einwurf der anderen Blutgefäßverbindung mit der Bemerkung aus dem Wege zu gehen, »die Blutgefäße der verschiedenen Wirbelthiere böten hinsichtlich ihres Ursprunges und Verlaufes so große Verschiedenheiten, wie kein anderer Theil,« ergo könne man sie nicht berücksichtigen.

Es könnte fast als Ironie erscheinen, dass dieser Satz von demselben Manne geäußert worden, der später mehr als irgend ein Anderer dazu beigetragen hat, die Gesetzmäßigkeit des arteriellen Gefäß-Ursprunges und Verlaufes bei den Embryonen der Wirbelthiere festzustellen, und dessen Schema der Aortenbogen-Entwicklung noch heute die Ultima ratio aller Handbücher der vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte ist. Indess: RATHKE veröffentlichte sein Werk über den Kiemenapparat im Jahre 1832, und wenn er auch damals nicht voraussah, wie wichtig die Gefäßbeziehungen gerade des Kiemenapparates mit dem Gehirn und Auge sein würden, so hat er doch später diesen Irrthum glänzend reparirt.

Glücklicherweise ergriff wenige Jahre später JOH. MÜLLER dasselbe Problem, und unter seiner mächtigen Hand ward das Thema der Pseudobranchien eines der bestbehandelten und an Resultaten reichsten der vergl. Anatomie, wie er denn auch selbst l. c. p. 217 sagt:

»Von der drüsigen Form der Pseudobranchie aus war die Untersuchung eröffnet worden, die allmähliche speciellere Kenntnis des Ge-

füßsystems dieser Organe sowohl als der kiemenartigen Nebenkiemen stieß auf so merkwürdige Strukturverhältnisse, dass ich keinen Anstand nehme, den Bau der Nebenkiemen unter die merkwürdigsten Thatsachen der vergl. Anatomie zu rechnen.«

Und so führt ihn die Entdeckung der sog. drüsigen Form der Pseudobranchien zunächst zur Feststellung der Identität derselben mit den freien Formen — eine Feststellung, die sich aus den schrittweisen Übergängen der einen Form in die andere ergab. 280 Gattungen von Knochenfischen wurden auf diese Frage hin untersucht, wobei 39 ohne Nebenkiemen befunden wurden, 43 hatten unsichtbare oder verdeckte drüsige Formen, 198 besaßen die freie Form. Ihre Lagerung wurde genau bestimmt, glücklicherweise aber auf die Stellung gegenüber, vor oder hinter dem Quadratknorpel kein Gewicht gelegt, dagegen aber das allerhöchste auf die Gefäßbeziehungen.

Und dabei ergaben sich denn die bemerkenswerthesten Thatsachen.

Zunächst wendet sich JOH. MÜLLER gegen die von RATHKE gegebene Darstellung des Blutlaufes, die er wörtlich citirt, mit folgenden Worten:

»Gegen diesen Fluss spricht die Vertheilung der Kräfte am Kreislauf des Blutes. Denn das Blut, was aus den Körpervenen den Nebenkiemen zufließen könnte, steht unter dem Druck des Herzens, abgezogen den Widerstand des Capillargefäßsystems der Kiemen und desjenigen des Körpers, durch welche beide es durchgegangen ist. Das Blut in den Kiemenvenen hingegen steht unter stärkerem Druck, nämlich dem Druck des Herzens, abgezogen den Widerstand des Capillargefäßsystems der Kiemen; folglich kann ein mit den Körpervenem zusammenhängendes Gefäß der Nebenkieme das Blut nur den Körpervenem, nicht der Nebenkieme, das mit den wahren Kiemen zusammenhängende Gefäß nur das Blut zur Nebenkieme führen.

»Hyrtl in seiner ausgezeichneten Arbeit über das Gefäßsystem der Fische (Medicin. Jahrbücher des österreich. Staates. Neueste Folge Bd. XV. 1838) fand jedoch den Ursprung der Gefäße dieser Nebenkiemen abweichend von dem der Kiemen. Nach ihm entspringen die Arterien der Nebenkiemen, wie die des Kiemendeckels, Zungenbeins aus der Verlängerung der ersten Kiemenvene nach unten, während die meisten Theile des Körpers aus der Verlängerung der Kiemenvenem nach oben oder aus dem Aortensysteme ihre Arterien erhalten. Hiernach schließt Hyrtl, dass die Nebenkieme den Charakter einer Kieme verliere. Die Venen der Nebenkieme müssten, sagt derselbe,

wenn sie wahre Kieme wäre, sich in die Kiemenvenen einmünden, dagegen sie nach Hyrtl bei *Salmo hucho* in die Jugularvene übergehen.«

In der That schreibt HYRTL (l. c. p. 243) das Folgende:

»Bei *Accipenser sturio*, *Salmo hucho* geht die Verlängerung der ersten Kiemenvene, nachdem sie aus dem Gefäßcanale des ersten Kiemenbogens herausgetreten ist, und in die hier befindliche Musculatur Zweige nach Art einer Arterie abgesendet hat, zur inneren Fläche und dann zum oberen Rande des Zungenbeines, betritt eine Furche, welche in der ganzen Länge des Knochens nach rückwärts läuft, schickt zu jedem *Radius branchiostegus* einen Zweig, tritt an die vordere Fläche des Zungenbeingelenkes, dann an der äußeren Fläche des Quadratknöchens zur inneren desselben Knochens, und gelangt so zu den Nebenkienem, in welchen sie sich nach Art einer Arterie verliert.«

Und in einer Anmerkung fügt er hinzu:

»Dieser Umstand ist von größter Wichtigkeit, weil dadurch die sog. Nebenkieme den Charakter einer Kieme verliert, was auch durch die durchaus differente mikroskopische Gefäßverüstelung bestätigt wird. Die Venen der Kiemenstämme müssten, wenn sie eine wahre Kieme wäre, sich in die Kiemenvenen einmünden, und nicht in die Jugularvene, was doch beim Huchen geschieht.«

JOH. MÜLLER seinerseits beschreibt nun folgendermaßen den Gefäßverlauf der Pseudobranchie (l. c. p. 220 ff.):

»Die Arterien der Pseudobranchien« [nämlich der von ihm »drüsige« Form genannten] »sind in allen Fällen durchaus dieselben, wie die der gewöhnlichen Nebenkienem, nämlich entweder ein Ast der *Arteria hyoidea*, die dann vom Kiemendeckel her zur Nebenkieme tritt, oder ein Ast des von Hyrtl entdeckten *Circulus cephalicus* wie beim Hecht, oder sie entspringt von beiden Seiten her, wie bei den *Lota*, *Gadus*, *Lucioperca*, *Perca* u. A. Die *Arteria hyoidea* entspringt aus dem Bauchende der ersten Kiemenvene; durchbohrt oft zuerst das untere Ende des Zungenbeins wie bei den *Cyprinus*, *Gadus* u. A., folgt dem oberen Rande des Zungenbeinbogens, Äste an das Zungenbein und die Kiemendecken abgebend, kommt dann am unteren Rande des *Os temporale*, das *Suspensorium* des Unterkiefers durchbohrend, an der inneren Seite des Kiemendeckels zum Vorschein, und geht nach Abgabe einiger Zweige zur Haut an der Innenseite des Kiemendeckels direct zum vorderen Rande der Nebenkieme. Sie anastomosirt bei ihrem Erscheinen am Kiemendeckel mit einem Kiemendeckelzweige der *Carotis posterior* bei *Lucioperca* oder in der Nähe der Nebenkieme mit einem Zweige aus dem vorderen

Stücke des Circulus cephalicus, wie bei den Gadus, wodurch ein Circulus cephalicus lateralis entsteht.«

Hieran schließt sich die Beschreibung des Gefäßverlaufes innerhalb der Blättchen der Pseudobranchie — eine Beschreibung, die ich hier nicht zu wiederholen brauche. Wohl aber habe ich anzuführen, was JOH. MÜLLER über den Verlauf der Vene der Pseudobranchie sagt. Es heißt l. c. p. 222:

»Der wichtigste Punkt in der Organisation der Nebenkiemen, mögen sie die eine oder die andere (drüsige oder freie) Form haben, ist ihr Verhältnis zum Auge, welches so constant zu sein scheint, dass diese Nebenkiemen zwar nicht zum Athmen, aber zum Sehen der Fische in engsten Verhältnisse stehen. Nicht alle Theile des Auges erhalten nämlich bei den Fischen mit Nebenkiemen ihr Blut aus dem Arteriensystem des Circulus cephalicus. Dahin gehören nur die Iris, Sclerotica, der Sehnerv mit den von ihm abhängigen Theilen und die Augenmuskeln, deren Arterien vom Arteriensystem ausgefüllt werden. Alles Blut hingegen, welches der Glandula choroidalis und der von ihr abhängigen Choroida zugeführt wird, kommt nicht aus dem Arteriensystem zunächst, sondern durch die Arteria ophthalmica magna von der Nebenkieme, deren Vene sich in der Art einer Pfortader in eine Arterie verwandelt und bei den Knochenfischen keinen Theil mit Blut versieht als die Glandula choroidalis des Auges, aus welcher das Blut durch eine eben so große Vene, Vena ophthalmica magna, in die obere Jugularvene geführt wird.

»— Der Verlauf der Nebenkiemenvene zum Auge ist folgender. Alles Blut, was durch die Arterie der Nebenkieme in dieser auf der einen Seite vertheilt worden, sammelt sich auf der anderen in den aus allen Federchen kommenden kleinen Venen und gelangt aus diesen in das an der Basis der Nebenkieme sich herziehende Stämmchen, welches aus keinem anderen Theil als der Nebenkieme Blut aufnimmt. — Das von der Nebenkieme kommende starke Gefäß wendet sich bei allen Fischen mit Pseudobranchien quer einwärts gegen das Keilbein, meist von einer Schicht des queren Gaumenmuskels bedeckt und hängt durch einen über dem Os basilare sphenoidum durchgehenden Zweig mit der Nebenkiemenvene der anderen Seite zusammen. Der Stamm der Vene oder die Arteria ophthalmica magna biegt dann ohne Weiteres zur Augenhöhle um und tritt ins Auge ein, ohne irgend einen Ast abgegeben zu haben.«

Nach weiteren ausführlichen Detailangaben fährt JOH. MÜLLER folgendermaßen fort (l. c. p. 224):

»Aus dem Vorstehenden ergibt sich, dass bei den von mir untersuchten Fischen alles Blut der *Arteria ophthalmica magna ad rete mirabile chorioideum* durch das Capillargefäßsystem der Nebenkiemen hindurch muss, dass es entweder hier chemisch verändert und venös der Chorioidealdrüse zuströmt, wie das Milzblut der Leber, oder dass die ganze Nebenkieme als Wundernetz berechnet ist, mit dem Widerstand ihrer Capillaren die Blutbewegung in der Chorioidea zu verlangsamen. — Eine andere Erklärung der Thatsachen lässt sich nicht einsehen. Von den zum Auge gehenden zwei starken Gefäßstämmen verbindet der eine mit dicken arteriösen Wänden das Auge und zwar zunächst die Choroidaldrüse mit der Nebenkieme, der zweite das Auge mit der vorderen Hohlvene. Entweder geht also das arterielle, der Nebenkieme zugeführte Blut durch jenen Stamm zum Auge und kehrt durch die *Vena ophthalmica magna* zur Hohlvene zurück, oder das Blut geht aus der Hohlvene oder *Jugularis subvertebralis* durch die *Vena ophthalmica magna* zum Auge und durch das andere Gefäß vom Auge zur Nebenkieme und dann zum Kiemenvenenblut. Das letztere ist unmöglich, da das Blut aus den Körpervenenstämmen keine Bewegungskraft besitzt, um, nachdem es schon das Capillargefäßsystem der Kiemen und dann des Körpers überwunden, noch zwei Capillargefäßsysteme des Auges und der Nebenkiemen zu passiren und obendrein den ganzen frischen Druck aus den Kiemenvenen gegen die Nebenkiemen überwinden müsste.

Wären die Pseudobranchien bloß in der kiemenartigen freien Form gegeben, so wäre der Ursprung ihrer Arterien aus einer Kiemenvene noch kein sicherer Beweis, dass sie nicht dem Athmen dienen. Denn das Blut, welches in den wahren Kiemen schon geathmet hat, könnte nochmal in den Nebenkiemen athmen und auf diese Weise sauerstoffreicher dem Auge zufließen. Die tief verdeckte Lage der Pseudobranchien in so vielen Fischen und die Größe dieser verdeckten drüsigen Pseudobranchien bei mehreren Fischen, wie bei den *Esox*, *Coryphaena* u. a., welche nichts weniger als einen rudimentären Zustand anzeigt, endlich der Übergang der bedeckten in die halbbedeckten, wie bei dem *Salm* u. a., beweisen zur Genüge die gänzliche Heterogenität dieser Organe von den Kiemen.«

Nachdem JOH. MÜLLER so den Gefäßverlauf der Pseudobranchien der Teleostier auf das Minutiöseste erforscht und festgestellt hat, giebt er sich an die Untersuchung derselben Structures bei Sturionen und Selachiern. Dabei sagt er l. c. p. 232.

»Die Störe haben bekanntlich zweierlei Nebenkiemen. Die große

Nebenkieme liegt am Kiemendeckel und stellt eine Wiederholung einer Kiemenhälfte dar, die zweite liegt an der vorderen Wand des Spritzloches am Gaumen und ist sehr klein, sie besteht aus Falten mit kleineren Querfalten. v. Baer hat sie zuerst, dann Rathke, Meckel, Lereboullet erwähnt. Die große Nebenkieme am Kiemendeckel, welche allgemein mit der Pseudobranchie der Knochenfische zusammengestellt wurde, ist eine respiratorische oder wahre Kieme, da sie nach Rathke's und Hyrtl's Beobachtungen, zu welchen ich meine eigenen hinzufügen kann, dunkelrothes Blut aus der Kiemenarterie wie alle Kiemen erhält und hinwieder durch ihre Vene mit den wahren Kiemenvenen zusammenhängt. Die kleine zweite, von v. Baer als Analogon der Nasenfalten der Petromyzon, von den übrigen als Nebenkieme angesehen, verglich ich bereits in meiner ersten Mittheilung über die Nebenkiemen zufolge ihrer Lage allein mit der Pseudobranchie der Knochenfische. Ihre Identität mit der Pseudobranchie geht nun aus meinen Beobachtungen über das Blutgefäßsystem derselben hervor.«

JOH. MÜLLER beschreibt nun detaillirt den Verlauf der Blutgefäße des Sturionenkopfes mit Bezug auf die in Rede stehenden Kiemendeckel- und Spritzlochnebenkiemen.

»Der Ast der Kiemenarterie zum ersten Kiemenbogen giebt auch die Arterie der Kiemendeckelkieme.

»Die Kiemenvene setzt sich nach unten und vorn fort, folgt dem Zungenbein an dessen unterer Seite bis zur Verbindung des Zungenbeins mit dem Suspensorium des Unterkiefers, dann schlägt sie sich um das unterste Glied dieses Suspensoriums nach außen und oben und theilt sich da, wo das zweite und dritte Stück des Suspensoriums knieförmig verbunden sind, an der äußeren Seite dieses Knies in zwei Äste. Der eine begleitet das unterste Stück vom Suspensorium des Unterkiefers zu den Kiefern und verbreitet sich in den Mundtheilen und ihren Muskeln. Der andere schlägt sich nach einwärts an der unteren Seite eines dicken Muskels, der vom Cranium zu der oberen Portion des Suspensoriums vom Unterkiefer geht, gelangt über dem oberen Kieferapparat rückwärts gegen das Spritzloch und die Spritzlochnebenkieme und verzweigt sich ganz darin.

»Die Vene der Spritzlochnebenkieme geht vorwärts entlang dem Seitenrand der Basis cranii und theilt sich in zwei Äste von gleicher Stärke, der eine ist die Arteria ophthalmica, welche das Auge hinten durchbohrt, wo sie abgeht aber noch einige kleine Orbitalzweige abgiebt. Der andere durchbohrt den Knorpel der Basis cranii von unten

nach oben, hängt außer der Schädelhöhle mit dem der anderen Seite nicht zusammen und versorgt das Gehirn. Zweige dieser Arterie durchbohren die Kopfknochen, dringen in die Orbita und hängen mit den Orbitalzweigen der Carotis posterior zusammen.«

Und sehr kategorisch, aber mit vollstem Recht fährt JOH. MÜLLER fort:

»In Betreff der Vergleichung der Knochenfische, Sturionen und übrigen Knorpelfische zeigt sich jetzt als unstatthaft, die Pseudobranchie der Knochenfische als Analogon der ersten halben Kieme der Plagiostomen anzusehen, wie es bisher allgemein geschehen ist. Dieser Kieme ist vielmehr nur die Kiemendeckelkieme der Sturionen zu vergleichen. Dieser Umstand ist für die Stellung der Störe im System wichtig, zeigt ihre Verwandtschaft mit den Plagiostomen und ihre Entfernung von den Knochenfischen an, von denen kein einziger eine wahre respiratorische Kiemendeckelkieme hat.

»Durch den Besitz der Pseudobranchie am Spritzloch participiren die Störe nicht allein an den Eigenschaften der Knochenfische. Denn, wie wir zeigen werden, haben auch die Plagiostomen die Pseudobranchie der Störe, ja die Vertheilung der Blutgefäße an der Pseudobranchie stimmt bei den Stören und bei den Plagiostomen ganz überein und unterscheidet sich in gleicher Weise von der bei den Knochenfischen gewöhnlichen Anordnung.«

Und nun beschreibt JOH. MÜLLER die Verhältnisse des Spritzloches und der Spritzlochkieme bei den Haifischen und Rochen, und sagt von den Gefäßverbindungen (l. c. p. 236):

»Aus unserer Untersuchung über das Gefäßsystem dieses Organes ergibt sich mit völliger Sicherheit, dass es eine Pseudobranchie ist, und sich in allen Beziehungen der Pseudobranchie der Störe gleich verhält. Die sehr starke Arterie des kleinen Organes entspringt aus dem mittleren Theile der vorderen halben Kieme, wendet sich aufwärts über das Unterkiefergelenk zum Spritzloch und liegt in der Nähe des Spritzloches oberflächlich, so gelangt sie zur äußeren Seite des Spritzloches und vertheilt sich dann an die Blätter des Kammes auf die gewöhnliche Weise. Die Vene entspringt aus den Falten und ist die Fortsetzung der Arterie, eine Vena arteriosa. Sie steigt gegen den Gaumen herab und vertheilt sich von hier am Kopf, Gehirn und Auge, so dass Zweige in die Augenmuskeln und vorderen Theile des Kopfes, eine größere Arterie ins Auge selbst, ein anderer größerer Zweig in den Schädel eindringt.«

Was ich hier aus dem Werke JOH. MÜLLER's wiedergegeben

habe, ist nur das gerade Nothwendige und bildet einen minimalen Theil der an Reichthum des Materiales, Gründlichkeit der Durcharbeitung und Fülle der Gesichtspunkte unübertrefflichen Arbeit.

Aber daran ließ sich JOH. MÜLLER noch nicht genügen. Aus der sorgfältigen Saat erwuchs ihm noch weitere Ernte. In seiner Schrift »Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische, Berlin 1846« kommt er noch einmal auf die Pseudobranchien zurück und spricht sich l. c. p. 16 ff. folgendermaßen aus:

»In meiner Abhandlung über die Nebenkiemen und Pseudobranchien habe ich bewiesen, dass die falschen Nebenkiemen oder Pseudobranchien mit der Bedeutung der Wundernetze, bei den Plagiostomen und Sturionen sowohl als bei den Knochenfischen vorkommen, dass dagegen eine wahre accessorische Kieme vor dem ersten Kiemenbogen am Kiemendeckel bei keinem Knochenfisch erscheint und die Sturionen auszeichnet, welche sie mit den Plagiostomen gemein haben, obgleich die Plagiostomen den Kiemendeckel entbehren. Ebendasselbst wurde bewiesen, dass die Störe beides, die accessorische wahre Kiemendeckelkieme und die Pseudobranchie, letztere im Spritzloch, besitzen. Diese Eigenschaft, eine respiratorische Kiemendeckelkieme besitzen zu können, ist den Stören nicht eigen, in wie fern sie Störe, sondern, wie jetzt gezeigt werden soll, in wie fern sie Ganoiden sind, denn die Ganoiden weichen durch diesen Charakter von den Knochenfischen ab, und nähern sich wieder, wie im Klappenbau, den Plagiostomen.

»Die Einheit der Störe mit den Ganoiden ist mir lange verborgen geblieben und ich hatte sie noch nicht eingesehen, selbst als ich die zahlreichen Klappen des Polypterus kennen gelernt hatte, wie aus meinem Bericht über Agassiz' Poissons fossiles im letzten Jahresbericht hervorgeht, wo ich bereits die Mittel besaß, die Sclerodermen, Gymnodonten, Siluroiden, Goniodonten und Lophobranchier von den Ganoiden zu trennen; aber auch die Sturionen schienen mir damals noch den Ganoiden fremd zu sein. Dies war nothwendig in der ganzen Entwicklung meiner ichthyologischen Untersuchungen begründet. Es hatte sich nämlich bei den Beobachtungen über die Nebenkiemen als Eigenthümlichkeit der Störe vor den anderen Fischen mit Kiemendeckel und freien Kiemen herausgestellt, eine respiratorische Kiemendeckelkieme zu besitzen, welche bis dahin von keinem anderen Fisch mit Kiemendeckel und freien Kiemen, auch von keinem Ganoiden bekannt war. Sie fehlt auch den Polypterus und ich hatte daher bis dahin keinen hinreichenden Grund, die Störe und die Ganoiden zusammenzubringen. Dazu

kommt, dass die von den Stören untrennbaren Spatularien durch ihre Nacktheit mit den so stark beschuppten Ganoiden keine Vergleichungspunkte darboten. Nachdem ich aber Gelegenheit erhalten, *Lepidosteus* zu untersuchen und jetzt bei *Lepidosteus* gerade diese Eigenthümlichkeit einer respiratorischen Kiemendeckelkieme wiedergefunden, so war die Stellung der Störe unter den Ganoiden auf der Stelle klar und entschieden, und die früher nur von den Stören von mir nachgewiesene Eigenschaft, eine respiratorische Kiemendeckelkieme zu besitzen, wurde jetzt zu einer den Ganoiden überhaupt von der Natur zugestandenen, den eigentlichen Knochenfischen aber versagten Eigenschaft.«

JOH. MÜLLER beschreibt nun auf das Genaueste den Blutgefäßverlauf des *Lepidosteus*, wiederholt aufs Neue kategorisch, dass kein Knochenfisch die respiratorische Kiemendeckelkieme besäße und giebt schließlich (l. c. p. 19) eine Übersicht der Ganoiden mit Bezug auf ihr gleichzeitiges Vorhandensein oder Fehlen des Spritzloches, der Pseudobranchie und Kiemendeckelkieme.

Die hohe Bedeutung der Unterscheidung von Pseudobranchie und Kiemendeckelkieme geht aus all diesen Citaten wohl zur Genüge hervor, und eben so der entscheidende Nachdruck, den ein Mann wie JOH. MÜLLER auf die von ihm so peinlich und mühselig festgestellten Gefäßverbindungen legte.

Es war darum auch nicht zu verwundern, dass spätere Bearbeiter sich fast nur darauf beschränkten, MÜLLER zu excerptiren und ohne Weiteres seine Resultate als feststehend in das Archiv der Wissenschaft, *vulgo* Hand- und Lehrbücher, eintrugen. Mit vollster Anerkennung des von MÜLLER Geleisteten that es zunächst STANNIUS in seinem »Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbelthiere« Berlin 1846 p. 107 ff., ferner in der 2. Aufl. desselben Werkes aus dem Jahre 1854, worin der Verf. ausdrücklich bemerkt (l. c. p. 220):

»Unsere Kenntnisse über die Pseudobranchien und namentlich ihr Verhältnis zum Gefäßsystem verdanken wir J. Müller, der ihr Verhalten in seinem Meisterwerke, der »vergl. Anatomie des Gefäßsystems der Myxinoïden« mit bewundernswerther Genauigkeit geschildert hat.«

In der 1. Auflage seiner »Grundzüge der vergl. Anatomie« Leipzig 1859 schließt sich auch GEGENBAUR pure den Resultaten J. MÜLLER's an, indem er auf p. 567 sagt:

»— Die Zahl der Kiemen kann aber auch vermehrt sein, indem an der Innenfläche des Kiemenopeculum eine Reihe Kiemenblättchen auftritt, die als Nebenkieme bezeichnet wird. Es ist diese bei

Ganoiden und Chimaeren vorhanden und wohl von den Pseudobranchien zu unterscheiden, die einer großen Anzahl von Selachiern und Knochenfischen, auch mehreren Ganoiden zukommend, nur kiemenähnliche, aber stets arterielles Blut empfangende Gebilde darstellen, die meist an der oberen Wand der Kiemenhöhle befestigt sind. Das gleichzeitige Vorkommen von Nebenkiemen und Pseudobranchien, wie z. B. bei Lepidosteus, lehrt, dass beide Gebilde morphologisch nicht identisch sein können.«

Damit schien, bei der Autorität, welche das eben citirte Werk sich allmählich erwarb, diese Angelegenheit für immer geschlichtet, der Widerspruch, der sich zwischen RATHKE und JOH. MÜLLER herausgestellt, zu Gunsten des Letzteren beseitigt zu sein. Und das war, wie gesagt, nach so überaus eingehenden und sorgfältigen Untersuchungen des großen Berliner Anatomen nicht zu verwundern.

Allein diese Ruhe sollte nicht lange dauern.

Im Jahre 1870 erschien die sehr vergrößerte und nach darwinistischen Gesichtspunkten gänzlich umgearbeitete zweite Auflage der GEGENBAUR'schen »Grundzüge« und in ihr liest man auf p. 809:

»Die Spritzlöcher finden sich bei manchen Selachiern nur im Jugendzustande vor und werden später durch einen von der Rachenhöhle ausgehenden Blindsack angedeutet. — Die im Spritzloche vorhandenen Kiemenblättchen bilden sich in die Pseudobranchie um oder schwinden völlig, selbst wenn ein Spritzloch fortbesteht.«

• Und nun folgt mit gesperrter Schrift:

»Die sogenannte Pseudobranchie der Teleostier ist eine andere als die der Selachier, mit der sie meist wegen der übereinstimmenden Anordnung der Blutgefäße zusammengeworfen ward, sie ist die Kieme des Zungenbeinbogens, Opercularkieme.«

Fände man diese Äußerung in irgend einem der vielen Lehrbücher, wie sie dutzendweise in den letzten Jahrzehnten gekommen und gegangen sind, so würde es Niemand der Mühe werth halten, mit ihrem Verfasser darüber zu rechten und zu streiten. Aber die 2. Auflage der GEGENBAUR'schen Grundzüge steht auf einem anderen Boden, sie ist noch heute das autoritativste Lehrbuch der vergl. Anatomie, in viele Sprachen übersetzt und wird vorzüglich in ihrem die Wirbelthiere betreffenden Theile als die Grundlage unseres Wissens in der vergl. Anatomie angesehen. Der Verfasser selbst hat sie zu zwei neuen Auflagen, in wenn auch condensirter Form als »Grundriss« verarbeitet, deren letzte aus dem Jahre 1878 datirt, und auch in ihnen hält er dieselbe Doctrin aufrecht, freilich ohne an irgend einer

Stelle anzudeuten, was ihn bewogen habe, dem gewaltigen Beweisapparat eines Mannes wie JOH. MÜLLER den Rücken zu drehen und von seiner, die Fundamente aufdeckenden Arbeit über die Beziehungen des Blutgefäßsystems zu der Pseudobranchie in den Ausdrücken zu sprechen, die oben citirt sind.

Der Gang meiner Beweisführung von der wahrscheinlichen Existenz präoraler Kiemen bei den Vorfahren der heutigen Wirbelthiere bringt mich nun zu einer Darstellung der Phylogenese des Carotidensystems, welche eine der nächsten Studien enthalten wird. Diese Darlegung knüpft an die fundamentalen Thatsachen an, welche JOH. MÜLLER in den oben citirten beiden Werken festgestellt hat, verfolgt sie aber auf dem bisher kaum betretenen Boden einer Beschreibung des embryonalen Zustandekommens dieser merkwürdigen Gefäßbeziehungen und wird dabei nicht nur eine Reihe neuer und wichtiger Facta aufdecken, sondern auch den Beweis liefern, dass JOH. MÜLLER mit vollstem Rechte so nachdrückliches Gewicht auf die Gefäßverbindungen der in Rede stehenden Kiemen legte, RATHKE sehr mit Unrecht dieselben als schwankend ansah, GEGENBAUR selbst aber in die peinliche Alternative geräth, seine Correctur der JOH. MÜLLERschen Feststellung entweder als eine unüberlegte erklären zu müssen, oder aber zuzugeben, dass ihm die Tragweite der Gefäßverbindungen in vergleichend anatomischer und phylogenetischer Beziehung gänzlich unklar geblieben. Und dieser Vorwurf wiegt um so schwerer, als er wiederum die Thatsache in grelles Licht stellt, dass Prof. GEGENBAUR die vergleichende Untersuchung der Skelettverhältnisse allzu exclusiv betont und sich keine Rechenschaft davon giebt, wie die Gefäßverbindungen ein mindestens eben so fundamentaler Factor in der Organisation der Vertebraten sind, wie Skelettverhältnisse und Nervenbahnen, und dass die großen Gefäße jedenfalls phylogenetisch älter sind, als das Skelett, und ontogenetisch früher entstehen, als die Visceralknorpel und ungleich früher als die später aus und auf diesen sich bildenden Knochen.

1. Die Gefäße der Spritzlochkieme bei den Selachiern.

In der VII. Studie (Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. 1885) habe ich auf p. 5 unter der Überschrift »Entstehung und Differenzirung der Gefäße des Hyoidbogens« das Zustandekommen der Gefäßverbindungen zwischen dem Conus arteriosus und den Carotiden bei Selachiern beschrieben. Die Hauptzüge dieser Beschreibung recapitulire ich hier.

Die Hyoidarterie entspringt aus der vordersten Theilung des Conus arteriosus, welcher an dem unpaaren Körper der Thyreoidea seine vordere Grenze findet. Die Hyoidarterie geht beiderseits in den Hyoidbogen ab, steigt anfänglich gerade darin hinauf und bildet jederseits eine Aortenwurzel. Bei ihrem Aufsteigen durch den Hyoidbogen entsteht die hintere Hyoidvene als Lacune neben der anfänglich gleichfalls lacunären Arterie. Zwischen beiden Lacunen bilden sich die Gefäßschleifen in den Kiemenblättchen aus, welche, wie bekannt, am Hyoidbogen nur der aboralen Seite zukommen. Dass es auch Lacunen nach der oralen Seite giebt, habe ich schon früher erwähnt, will ich aber um so mehr hier übergehen, als davon in der Carotidenstudie ausführlicher gehandelt werden wird.

Die Hyoidarterie verläuft in späteren Embryonalstadien blind in dem Parenchym des Hyoidbogens, nachdem ihr dorsaler Theil sich von ihr abgeschnürt hat und als dorsale Fortsetzung in den Lauf der hinteren Hyoidvene übergegangen ist. (Über diesen Process, der bei allen Kiemenarterien- und Venen der Selachier stattfindet, vgl. IV. Studie, Mitth. Z. Stat. Neapel. 5. Bd. 1884, p. 107 und 108.)

Bei der Darstellung der Gefäßentwicklung der echten Kiemenbogen habe ich (vgl. IV. Studie p. 108 und 109) hervorgehoben, dass sich eine Quercommissur, außen von der Kiemenarterie, gerade an der Stelle, wo sich später der Knorpel-Kiemenbogen anlegt, zwischen der vorderen und hinteren Vene jedes Bogens bildet, und dass ein großer Theil des Blutes der hinteren Vene übergeht in die vordere Vene, welche in Folge dessen in ihrem dorsalen Theil sehr viel umfangreicher wird.

Eine solche Quercommissur entspringt auch an der mittleren Stelle der hinteren Hyoidvene; da aber keine vordere Hyoidvene mehr existirt, so müsste diese Quercommissur blind endigen — wenn sie nicht schon zur Zeit, wo alle diese Gefäßbahnen noch mehr oder weniger lacunär sind, ihr Blut in die Mitte der Arterie des Spritzlochbogens ergösse. (Vgl. VII. Studie p. 6, Taf. 1 und 2 Fig. 1a, 2b, 3, 3a, 5.)

Dies Factum mag Vielen nebensächlich und kaum der Mühe werth erscheinen, beschrieben zu werden. In Wirklichkeit besitzt es sehr bedeutende Tragweite, nicht bloß für die Entscheidung der streitigen Frage nach der Homologie der Pseudobranchie der Teleostier, sondern für die fundamentalsten Probleme der Wirbelthiermorphologie.

Wenn JOH. MÜLLER den Bau der Nebenkiemen unter die merk-

würdigsten Thatsachen der vergleichenden Anatomie rechnete (l. c. p. 218) und wenn die Gefäßverbindung und die verdeckte Lage der sog. drüsigen Pseudobranchien ihn zu dem Schlusse drängte, dass sie ein von den wirklichen Kiemen gänzlich heterogenes Organ seien, wenn er schließlich in ihnen vor allen Dingen ein Wundernetz sah, und ihre Gefäßverbindung mit einem anderen Wundernetze, der Choroidaldrüse, als ein wunderbares, der Bedeutung nach dunkles Factum betrachtete, so muss ich ihm völlig beipflichten und seinen außerordentlichen Scharfsinn bewundern, der ihn eines der wichtigsten Probleme aufdecken ließ zu einer Zeit, wo weder die technischen noch auch die logischen Mittel zu seiner Lösung existirten.

Es ist in der That ein überaus merkwürdiges Verhältnis, dass das bereits geathmet habende Blut aus den Blättern der Hyoidkieme durch die Quercommissur direct in die Spritzlocharterie geräth, dort noch einmal durch die Kiemenblätter der Spritzlochkieme circulirt, um dann in den Circulus cephalicus und den ganzen Kopfkreislauf einzugehen. Dass dies keine ursprüngliche Veranstaltung sein kann, leuchtet wohl Jedem ein, der die Kreislauf-Morphologie und -Physiologie der Wirbelthiere kennt, dass also irgend ein wichtiger Umstand eingetreten sein muss, der es aus normaleren Zuständen hervorgehen ließ, wird ebenfalls zugegeben werden müssen — dann aber steht man vor dem Problem: welches waren die ursprünglichen, normaleren Gefäßbeziehungen? und: welches waren die Einflüsse, die sie störten und die gegenwärtigen anormalen Verhältnisse zu Wege brachten?

JOH. MÜLLER konnte sich im Jahre 1838 diese Fragen nicht stellen; die Lehre von dem Bauplan, der aller Organisation zu Grunde lag, von den festen Typen, von der Immutabilität der Arten, verlegte ihm den Weg schon zu der richtigen Fragestellung und trieb ihn vielmehr zu dem Irrwege, in der Constitution des vermeintlichen Wundernetzes den zureichenden Grund zur Existenz der Pseudobranchie zu sehen und ihre Heterogenität von den wirklichen Kiemen zu behaupten. Er blieb vor einem Räthsel stehen; und wenn fünfzig Jahre seitdem vergangen sind, ohne dass Jemand von Neuem dies Räthsel mit derselben Intensität gefühlt hat, wie MÜLLER, — nun so liegt es wohl zum Theil daran, dass sich die Wege der Forschung schier ins Unermessliche ausgedehnt haben und vielfache neue Richtungen sich Bahn brachen, wodurch viele Kräfte absorbirt wurden, zum großen Theil aber auch an der bereits betonten Einseitigkeit, mit der Skelett- und Nervenprobleme

als diejenigen angesehen und behandelt wurden, deren Bearbeitung das Gesamtproblem der Wirbelthier-Morphologie zur Lösung führen müssten, — eine Einseitigkeit, welche JOH. MÜLLER gegenüber um so mehr einen Rückschritt bedeutet, als die für viele Fälle gewiss wohlthätige Ausscheidung physiologischer Gesichtspunkte von der Behandlung morphologischer Fragen in das Dogma umschlug: physiologische Betrachtungen müssten gänzlich von dem Bereich der auf Feststellung der Homologien ausgehenden vergleichenden Anatomie getrennt werden. Die Morphologie gerieth damit in eine Sackgasse, aus der die Umkehr dringend geboten erscheint.

Stellen wir uns die erste der beiden oben definirten Fragen zur Beantwortung, so müssen wir sofort zugestehen, dass die Spritzlochkieme von Hause aus sicherlich ihr Blut eben so wie die anderen Kiemen direct aus dem Conus arteriosus empfing, ohne Vermittlung und Betheiligung der hinteren Hyoidvene und ihrer Quercommissur. Ihre Structur als Kieme ist von vorn herein so unzweifelhaft, dass wir ihre Existenz nicht begreifen könnten, wenn wir sie nicht in Verbindung mit einem Blutgefäß uns vorstellen, das aus dem Conus arteriosus hervorgehend, kohlen säurehaltiges Blut in ihre Blättchen behufs der Athmung überführte. Die Verbindung mit der Quercommissur der hinteren Hyoidvene müssen wir also als später eingetreten betrachten und uns dieselbe bei der Reconstruction des primitiveren Verhaltens wegdenken.

Welches aber war das Gefäß, das aus dem Conus arteriosus direct in die Spritzlochkieme führte? Ist es noch erhalten, oder hat es jener anderen Verbindung zum Opfer fallen müssen?

Ich verweise wiederum auf die Darlegung in der VII. Studie p. 5—7, wo ich eine kleine, aus der Vorderseite der Arteria hyoidea zu beiden Seiten der Thyreoidea-Anlage entspringende Arteria thyreo-mandibularis beschrieben habe, und glaube nicht zu irren, wenn ich in diesem Gefäße die ursprüngliche ventrale Partie der Spritzlochkiemen-Arterie sehe. Die Frage ist nur, ob dies Gefäß nicht noch andere Bedeutung hat? Ob sie nämlich nicht in ihrem basalen Theile nur die Fortsetzung des Conus arteriosus bildet, aus dem noch weitere Kiemenarterien hätten ihren Ursprung nehmen sollen, vor allen Dingen, ob nicht eines der vielen lacunären Gefäße, welche die Anlage der Thyreoidea umgeben, ursprünglich mit diesem basalen Theile der Arteria thyreo-mandibularis in Connex stand und kohlen säurehaltiges Blut an die Schilddrüse abgab, dadurch den

ursprünglichen Charakter der Thyreoidea als ehemaliger Kieme andeutend. Ich verweise auf das hier liegende Problem mit um so größerem Nachdruck, als die Debatten über Ursprung und Bedeutung der Thyreoidea neuerdings an Intensität zu gewinnen scheinen und die Function derselben zu gleicher Zeit einen immer deutlicheren Charakter gewinnt, das Räthsel ihrer Herkunft unter dem Gesichtspunkt des Functionswechsels aber nur noch verwickelter wird. Ausführlicher wird eine besondere Studie über den Conus arteriosus der Fische davon handeln.

Dies mag sich indess verhalten, wie es wolle — der weitere Verlauf der Arteria thyreo-mandibularis scheint die Annahme zu unterstützen, dass sie der Canal war, durch welchen verbrauchtes Venenblut in die Spritzlochkieme geführt ward, um hier oxydirt zu werden.

Den Namen Arteria thyreo-mandibularis habe ich diesem Gefäß aber beigelegt, nicht, weil ich der Meinung bin, es sei die Arterie des Kieferbogens — sie wird desshalb auch hin und wieder als Arteria maxillaris beschrieben — sondern weil in sie ein Gefäß einmündet, welches aus dem Unterkiefer stammt, oder aber in dem Unterkiefer sich ausbreitet. Diese Verbindung macht das Verständnis der Arteria thyreo-mandibularis erst recht schwierig; ich will aber hier zunächst davon Abstand nehmen, auf das Problem einzugehen, welches in dieser Gefäßverbindung für den Phylogenetiker sich darbietet, und nur die Beziehungen zur Spritzlochkieme behandeln.

Es ist bekannt — und meine Darstellung (VIII. Studie p. 60) hat darauf speciell hingewiesen — dass der ventrale Abschnitt der Spritzlochspalte bei den Selachiern sich frühzeitig schließt, d. h. dass die beiden Ränder sich wieder vereinigen, nach innen eine Rinne bildend, die von mir als Pseudobranchialrinne beschriebene Bildung hervorrufend. Es ist begreiflich, dass an dieser ventralen Partie keine nach außen vorragenden Kiemenblättchen sich bilden können; die wirklich existirenden Kiemenblättchen der Spritzlochkieme befinden sich oberhalb, an dem dorsalen Theil der ursprünglich ganz offenen Spalte. Aber auch hier sitzen sie nur an dem unteren Abschnitt des übrig bleibenden Theiles der Gesamtspalte: der dorsalste Abschnitt derselben bildet keine Blättchen.

Es ist fernerhin bekannt, dass die Spritzlochspalte nur eine Reihe Kiemenblättchen besitzt; an der hinteren Seite des Spritzloches, welche dem Hyoidbogen angehört, bilden sich keine Kiemenblättchen aus.

Es treffen nun, wenig unterhalb der tiefsten Stelle des offen bleibenden Abschnittes der Spritzlochspalte, die Arteria thyreo-mandibularis und die Quercommissur der hinteren Vene des Hyoidbogens zusammen und ergießen gemeinsam ihr Blut in die wenigen Blättchen der Spritzlochkieme.

Wie das Blut aus der Spritzlochkieme weiter gegen die Hypophysis und den Circulus cephalicus verläuft, will ich an dieser Stelle nicht erörtern, dazu wird sich eine bessere Gelegenheit weiter unten und in einer der nächsten Studien über das Carotidensystem ergeben.

Fragen wir nun also noch einmal: welches waren die ursprünglichen, normalen Verhältnisse des Blutlaufes in Bezug auf die Spritzlochkieme? so werden wir sagen müssen, dass zunächst die Spritzlochspalte eben so groß und offen gewesen sein muss, wie die übrigen Kiemenspalten, dass fernerhin die Kiemensblättchen nicht nur am dorsalen Theile sondern auch an dem, jetzt geschlossenen, ventralen vorhanden waren, dass also auch die hintere Vene neben der Arteria thyreo-mandibularis ventralwärts vorausgesetzt werden muss.

Es ergibt sich aber auch ferner, dass an der hinteren Seite der Spritzlochspalte oder, was dasselbe sagen will, an der vorderen Seite des Hyoidbogens eine Kiemensblättchenreihe gesessen haben muss. Denn man mag sich vorstellen, dass die Entodermtaschen die primitiven Anhänge der Wirbelthierkiemen gewesen seien und die Kiemensblättchen nur eine Oberflächenvergrößerung ihres entodermalen Epithels vorstellen, oder man mag annehmen, dass ectodermale äußere Anhänge der Kiemensbogen ursprünglich existirten, welche erst allmählich in die später sich bildenden Kiemenspalten hineinrückten und so von Entodermepithel überzogen wurden — immer wird man annehmen müssen, dass die Vorderseite des Hyoidbogens eine Kiemensblättchenreihe trug, und dass mit ihr eine vordere Kiemenvene verbunden war, welche wie die der wirklichen Kiemen in die Aorta als vorderste Aortenwurzel einmündete, oder aber eine Carotidenwurzel bildete — was schließlich nur einen Unterschied im Namen, nicht in der Sache bildet.

Ich lasse die bereits früher betonte Wahrscheinlichkeit einstweilen völlig dahingestellt, ob in dem Hyoidbogen nicht noch eine weitere Kieme ursprünglich bestanden habe, und in welchem Verhältnisse eventuell die Thyreoidea zu dieser Frage steht. Es ist, wie ich schon früher (VII. Studie p. 46 ff.) erörterte, nicht unwahrscheinlich, dass die Thyreoidea als Kiemenspalte der Reihe nach zwischen Spritzlochspalte und Hyoidspalte zu rechnen sei; aber ich

übersehe viel zu gut die Anforderungen, die sich einem bündigen Beweise einer solchen Hypothese entgegenstellen, als dass ich an dieser Stelle darauf weiter eingehen oder mit derselben als einer endgültig erwiesenen weiter zu operiren suchen sollte¹. Hat eine zweite Kieme für den Hyoidbogen bestanden, so ändert das zunächst für das hier behandelte Problem nicht viel, denn dann ist sie eben mit vorderer und hinterer Kiemenblättchenreihe verschwunden, und die hintere Wand des Spritzloches würde eben die vordere Kiemenblättchenreihe nicht der Hyoidkieme, sondern eventuell der Hyomandibularkieme gebildet haben, und müsste als solche gleichfalls eine ihr zugehörige vordere Hyomandibularvene besessen haben. Dann würde die Quercommissur der hinteren Hyoidvene eben auch die

¹ Es möchte geboten sein, einen kurzen Seitenblick auf die neuesten, viel Anziehendes bietenden Versuche zu werfen, die Complication des Wirbelthierkopfes mittels Appells an die sog. Kiemen-Sinnes-Organen zu lösen, wie es Dr. JOHN BEARD in seinem Aufsatz »the System of Branchial Sense Organs and their associated Ganglia in Ichthyopsides« (Quart. Journ. of Micr. Science 1885, p. 95—151) versucht. Ohne aber in die Discussion über Recht und Unrecht der in diesem Aufsatz aufgestellten Theoreme einzugehen, möchte ich hier nur einen Punkt klar zu stellen versuchen.

Mr. BEARD sucht die Verhältnisse des N. facialis in Einklang zu bringen mit einem neuen »Schema« der Kopfnerven. Dies Schema besteht in der Dreitheilung jedes der segmentalen Kopfnerven, und wird gebildet durch ein Hauptganglion und drei davon ausgehende Zweige, die Rami prae-, post- und supra-branchialis. Der Ramus supra-branchialis innervirt die aus der weiteren Entwicklung des als ursprünglich mit dem Ganglion verschmolzen gedachten Kiemen-Sinnesorgans hervorgehenden sog. Schleimcanäle.

Wie mit allen »Schemata« geschieht, kommt der Verfasser auch mit diesem neuesten etwas ins Gedränge. Man braucht nur einen Blick auf die schematischen Fig. 45 u. 46 auf Taf. X zu werfen, um zu begreifen, dass hiermit die morphologische Sphinx des Wirbelthierkopfes noch nicht überwältigt worden. So gern ich bereit bin, die Hypothese als werthvoll und berechtigt anzuerkennen, Ohr und Nase als umgewandelte Kiemen-Sinnesorgane zu betrachten, — womit ich freilich nicht eine Anerkennung ihrer Wahrheit ausgesprochen haben will, — so kann ich doch die Durchführung des obigen Schemas nur theilweise als gelungen betrachten. Der Verf. versucht unter Anderem auch VAN WIJHE's und meiner Hypothese über die Natur des Hyoidbogen, als zwei verschmolzenen Bogen entsprechend, dadurch einen weiteren Halt zu geben, dass er den Ramus ophthalmicus superficialis und den Ramus buccalis als die diesen beiden Segmenten entsprechenden Rami supra-branchiales des Facialis hinstellt. Dabei scheint ihm aber entgangen zu sein, dass aus dem Hauptstamm des Facialis ein Ast hervorgeht, welcher, sobald er unterhalb des ventralen Endes der Spritzlochspalte angekommen ist, sich nach vorn herumschlägt und die Schleimcanäle des Unterkiefers innervirt. Wie reimt sich das mit seinem Schema? Von diesem Ast wird weder im Texte gesprochen, noch findet man ihn auf den beiden schematischen Figuren angedeutet.

ausgefallene Hyomandibularspalte überbrückt haben — eine Möglichkeit, die um nichts schwieriger vorzustellen ist, als die Wirklichkeit, dass sie die Spritzlochspalte überbrückt.

Stellt man sich nun in dieser Weise den normalen Zustand vor, wie er bei den Vorfahren der heute lebenden Selachier aller Wahrscheinlichkeit nach bestanden hat, so tritt die zweite Frage ein: was waren die functionellen Motive, die zu der veränderten Gestaltung führten, die wir heute beobachten und die oben von mir beschrieben ist?

Mit dieser Frage verlassen wir das positive Gebiet der vergleichend-anatomischen Thatsachen und Schlüsse und betreten den schwankenden Boden der phylogenetischen Hypothesen und Möglichkeiten.

Als zunächst liegende Hypothese bietet sich uns die Annahme dar, dass die relative Vergrößerung des Mundes der Selachier die stärkste Ursache für die Zurückdrängung der auf ihn folgenden Kiemen bildete. Je größer der Mund ward, je fähiger also auch der ganze Fisch, im Kampf um das Dasein sich zu behaupten und obzusegen, um so stärker mussten auch diejenigen Hilfsapparate des Mundes werden, mittels deren seine Hauptfunction sich vollzog: die Muskeln, die Knorpel und die Zähne. Bedurfte also einerseits der Mund selbst größeren Raumes, um eine größere Öffnung zu ermöglichen, so war andererseits wieder für den größeren Mund ein gewaltiger Bewegungsapparat und für diesen wiederum ein entsprechend größerer Stützapparat erforderlich.

Man kann dem entgegenhalten, wesshalb denn die Vergrößerung des Mundes beschränkend und reducirend nur nach der hinter ihm liegenden Seite gewirkt haben soll, wesshalb nicht eine Raumgewinnung nach vorn eintrat, wo eine Volumzunahme des Mundes verhältnismäßig leichter zu erreichen gewesen wäre?

Auf diese Frage wäre zu antworten, dass nach der von mir vertretenen Hypothese allerdings auch Raum von der präoralen Seite gewonnen worden, dass ich eben in der Hypophysis eine durch die Mundentwicklung der Selachiervorfahren rückgebildete präorale Kiemenspalte erblicke und dass wahrscheinlich auch noch weitere präorale Kiemen bestanden haben, auf welche die Constitution und progressive Entwicklung des jetzigen Wirbelthiermundes aus Kiemenspalten verändernd und vernichtend eingewirkt habe. Mit dieser Frage habe ich es aber an dieser Stelle nicht zu thun, sie wird in aller Breite in späteren Studien behandelt werden, wie es schon in

der III. und X. Studie geschehen ist. Hier spreche ich nur von den postoralen Kiemen.

Und auf die postoralen Kiemen musste zunächst ventralwärts ein beschränkender Einfluss sich geltend machen. Das Zusammenfließen zweier — oder mehrerer — seitlicher Kiemenspalten schuf eine Linie der größten Ausdehnung, bei geöffnetem Maule, gerade in der ventralen Mittellinie: die Ausdehnung seitlich und dorsalwärts der Kiemenspalten, aus welchen das Maul hervorging, konnte also verringert werden, mit anderen Worten: die Mundwinkel konnten ventralwärts tiefer hinabrücken, der bewegenden Musculatur zu größerer Entfaltung Raum gewähren und die Gelenkverbindung der betreffenden, als Ober- und Unterkiefer fungirenden Kiemenknorpel ermöglichen, auch ihre Volumzunahme und entsprechende Umgestaltung bewirken.

Die Folge der mächtigeren Excursionen des Unterkiefers aber musste sein, dass die zunächst auf den Mund folgenden Kiemenspalten in ihrer Functionirung behindert wurden, und dass besonders ventralwärts die Öffnung dieser Spalten erschwert wurde. Das betraf offenbar zunächst die Spritzlochspalte — und so lässt sich vielleicht begreifen, dass die Circulation in den ventralwärts gelegenen vorderen Kiemenblättchen dieser Spalte mühsam ward und allmählich gänzlich unterblieb. Eben so aber musste es den ventralen Kiemenblättchen der hinteren Seite — also der vorderen Kiemenblättchenreihe des Hyomandibular- oder Hyoidbogens — gehen, und wenn dadurch beide einer Rückbildung unterlagen und auch die ganze Spritzlochspalte ventralwärts sich schloss, so war es nahe liegend, dass auch die zu beiden gehörenden Venen — also die hintere Spritzlochvene und die vordere Hyomandibular- oder Hyoidvene — zu Grunde gingen.

Ehe aber diese Venen völlig zu Grunde gingen, erscheint die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass sie mit einander in ihrem ventralen Theile verschmolzen — im Gegentheil, diese Möglichkeit wird Wahrscheinlichkeit, ja nahezu Gewissheit, wenn wir uns Rechenschaft davon geben wollen, wie es geschehen konnte, dass das Blut des ventralen Theils der hinteren Hyoidvene überhaupt in die Arterie der Spritzlochkieme gelangen konnte.

Zunächst, bei den Vorfahren der jetzigen Selachier, gelangte es in die damals noch functionirende vordere Hyoid- oder Hyomandibularvene — wie es eben auch bei allen übrigen Kiemenbogen geschieht, deren vordere Vene der Hauptbeförderungs canal des

arteriell gewordenen Blutes in die Aorta ist. Bei der vorausgesetzten Verschmelzung des ventralen Theils der hinteren Spritzlochvene und vorderen Hyoidvene musste sich nun eine directe Verbindung der hinteren Hyoidvene mit der hinteren Spritzlochvene und mittels dieser mit der Spritzlocharterie ergeben, und nachdem der ventrale Theil der hinteren Spritzlochvene und der vorderen Hyoidvene zu Grunde gegangen waren, blieb die Passage des Blutes der hinteren Hyoidvene in die Spritzlocharterie mittels der Hyoidquercommissur bestehen — und die Verhältnisse des heutigen Blutlaufes in der Spritzlochkieme waren gegeben.

So erklärt sich meiner Auffassung zufolge die sonst schwer begreifliche Überführung bereits arteriell gewordenen Blutes in die Spritzlochkieme, und so ordnet sich auch diese, nach JOH. MÜLLER'S Worten »eine der merkwürdigsten Thatsachen der vergl. Anatomie« bildende Anomalität, ihrem Zustandekommen nach, dem Fundamentalfactum unter, das nach der hier vertretenen Hypothese in der Umwandlung gewisser vorderer Kiemenspalten in den jetzigen Wirbelthiermund gegeben ist.

2. Verhältnisse des Gefäßverlaufes bei den Ganoiden.

Das Verhalten der Vasculatur der Kiemendeckelkieme und Spritzlochkieme bei den Stören sind ausreichend genau beschrieben von JOH. MÜLLER (vgl. oben p. 137). Eben so verdanken wir JOH. MÜLLER eine sorgfältige Darstellung des Gefäßverlaufes an Kiemendeckelkieme und Pseudobranchie von *Lepidosteus*.

Leider kann ich aber nicht selber, weder durch anatomische noch embryologische Autopsie, über die Verhältnisse der Ganoiden ein Urtheil abgeben, was mir um so mehr leid thut, als in den letzten Jahren verschiedene Autoren auf eigne Untersuchungen basirte Urtheile abgegeben haben, welche das hier behandelte Problem betreffen. Ich hoffe aber, bald diesem Mangel abhelfen zu können.

Zunächst zu berücksichtigen in dieser Frage ist der Aufsatz von BOAS »Über Herz und Arterienbogen bei *Ceratodus* und *Protopterus*« (Morph. Jahrb. VI. p. 321—354. Leipzig 1880), worin der Verfasser auch Angaben über den Gefäßverlauf und die Homologie der Kiemendeckelkieme und Pseudobranchie macht. Diese Angaben beruhen nach des Verf.s eigenen Worten auf Untersuchungen, welche im Laboratorium von Prof. GEGENBAUR in Heidelberg angestellt worden sind, also wohl auch bis zu gewissem Grade die Anschauungsweise des Heidelberger Anatomen wiedergeben. Diese Ver-

muthung würde, wenn sie richtig ist, besondere Bedeutung haben für die nachfolgende, gelegentlich der Untersuchung des *Lepidosteus* gemachte Äußerung (l. c. p. 340):

»Auch am Zungenbeinbogen findet sich eine Reihe von Kiemenblättern, eine Opercularkieme; der oberste Abschnitt derselben ist durch einen ganz kleinen Zwischenraum von der übrigen Partie geschieden und ward von Joh. Müller nicht glücklich als Pseudobranchie bezeichnet; es ist nur, wie schon gesagt, ein Theil der Opercularkieme.«

Und in einer Anmerkung wird hinzugefügt:

»Ich kann nicht umhin, den Vorschlag zu machen, die Bezeichnungen Pseudobranchie und Nebenkieme, die sehr viel Unglück gestiftet haben, ganz aus der wissenschaftlichen Terminologie zu entfernen.«

Was die Ausdrücke Pseudobranchie und Nebenkieme anlangt, so kann man wohl mit dem Verfasser einverstanden sein, dass sie mancherlei Verwirrung gestiftet haben — aber eine viel schlimmere Verwirrung ist durch fehlerhafte Untersuchungen hervorgerufen worden, wie aus dem weiteren Verfolg dieser »Studie« hervorgehen wird.

Die genaue Feststellung des Gefäßverlaufes der Kiemendeckel- und Spritzlochkieme bei *Lepidosteus* ist leider von keinem der drei Autoren gegeben, die über das Thema gearbeitet haben: JOH. MÜLLER, HYRTL und BOAS. JOH. MÜLLER schreibt in seinem Ganoidenwerk (p. 18).

»Die vordere Portion des Truncus arteriosus geht weiter nach vorn, giebt dann jederseits die Kiemenarterie des ersten Bogens ab und setzt sich dann nochmals dünn in der Mittellinie fort. Dieser unpaare Endast der Kiemenarterie geht über die Region der Kiemen der Kiemenbogen hinaus und ist der Stamm der Arterien der Kiemendeckelkiemen rechter und linker Seite. Er theilt sich nach einem Verlauf von einem halben Zoll in einen rechten und linken Zweig, welche sich an die innere Fläche der Kiemenhaut schlagen und zwischen Schleimhaut und Muskelschicht der Kiemenhaut zum Kiemendeckel und zur Kiemendeckelkieme gelangen. — Demnach erhält die Kiemendeckelkieme der Ganoiden gleich wie die wahren Kiemen dunkelrothes Blut aus der gemeinschaftlichen Kiemenarterie.

»Die Arterie der Pseudobranchie bietet das gerade Gegentheil dar; sie entspringt nicht aus der Kiemenarterie, sie gehört dem Körperarteriensystem an und führt also, ganz verschieden von einem Athemorgan, der Pseudobranchie hellrothes Blut zu. Sie ist bei *Lepidosteus*,

gleich wie bei anderen Fischen, eine Fortsetzung der Arterie, welche die Muskeln und Knochen des Kiemendeckels versorgt, Ramus opercularis. Sie kommt beim *Lepidosteus* an derselben Stelle des Kiemendeckels durch eine Öffnung innen zum Vorschein, wie bei den Knochenfischen. Ich habe ihren Ursprung aus der ersten Kiemenvene, den ich bei anderen Fischen nachgewiesen, wegen Mangels an Material nicht verfolgt, aber es ist kein Zweifel gestattet, dass sie sich eben so verhalte.«

Es ist sehr zu bedauern, dass JOH. MÜLLER diese Untersuchung nicht definitiv erledigt hat, denn weder HYRTL noch BOAS haben gerade diesen, für die vorliegende Frage wichtigsten Punkt berührt. HYRTL nimmt JOH. MÜLLER'S Deutung der Kiemendeckelkieme und Pseudobranchie als richtig an, ihn interessirte also die Frage weniger, BOAS aber, der unter dem Einfluss der GEGENBAUR'Schen Autorität JOH. MÜLLER'S Angaben als »nicht glücklich« bezeichnet, hätte den Ursprung des Pseudobranchial-Gefäßes eruiren müssen, wenn anders er vollgültige Competenz zur Kritik erwerben wollte.

Das Unglück fügte nun auch, dass die Bearbeiter der *Lepidosteus*-Embryologie, BALFOUR und PARKER (Trans. Roy. Soc. Vol. 173 p. 429) nichts dazu beitragen konnten, die Frage zu lösen, wie aus dem folgenden Citat hervorgeht:

»It is well known, that *Lepidosteus* is provided with a gill on the hyoid arch, divided on each side into two parts. An excellent figure of this gill is given by Müller, who holds from a consideration of the vascular supply that the two parts of this gill represent respectively the hyoid gill and the mandibular gill (called by Müller Pseudobranch). Müller's views on this subject have not usually been accepted, but it is the fashion to regard the whole of the gill as the hyoid gill divided into two parts. It appeared to us not improbable that embryology might throw some light on the history of this gill, and accordingly we kept a look out in our embryos for traces of the gills on the hyoid and mandibular arches. The results we have arrived at are purely negative, but are not the less surprising for this fact. The hyomandibular cleft« (das Spritzloch) »as shown above, is never fully developed, and early undergoes a complete atrophy — a fact which is, on the whole, against Müller's view; but what astonished us more in connexion with the gill in question is that we have been unable to find any trace of it even in the oldest larva whose head we have had (26 mm) and at a period,

when the gills on the hinder arches have reached their full development.«

So gewann auch bei der embryologischen Untersuchung das Problem keine Förderung, nur glaubte BALFOUR, die frühzeitige Atrophie des Spritzloches bewiese gegen JOH. MÜLLER.

Endlich aber versuchte ein transatlantischer Forscher, Prof. RAMSAY WRIGHT in Toronto (Canada), die Frage direct zur Lösung zu bringen. Vielleicht habe ich selbst dazu einen Theil des Anstoßes gegeben durch meinen Widerspruch gegen die GEGENBAUR'sche Deutung der Pseudobranchie, wie wenigstens der Verf. auf p. 477 (»On the hyomandibular clefts and Pseudobranchs of *Lepidosteus* and *Amia*. Journ. of Anat. and Phys. 1885) andeutet, und hinzufügt: »it cannot be doubted but that the condition of the parts in *Lepidosteus* and especially in *Amia*, when thoroughly elucidated, will definitely settle this question.« Ob das Prof. WRIGHT gelungen, möchte ich indess bezweifeln, und will nun seine Beweisführung wiederzugeben suchen, und meine Kritik derselben beifügen.

Auf p. 484 sagt der canadische Forscher:

»The Arteria hyoidea arises from the ventral end of the efferent artery of the first branchial arch, as suspected by Müller. It gains the lateral or anterior aspect of the hyoid arch, and then divides into an anterior lingual and posterior hyoid portion. The latter runs backwards and upwards along the outer border of the hyoid arch, till it reaches the interval between the epihyal and symplectic, where it accompanies the r. hyoideo-mandibularis VII. It does not reach the inner aspect of the gill-cover, however, by an aperture similar to that in Teleosts, but anastomoses with a vessel coming thence through the interval between the hyomandibular and interhyal, the origin of which may now be described.

»Müller does not discuss the fate of the blood which is aerated in the opercular gill. Its afferent artery, after running along the inner or posterior aspect of the hyoid arch, is distributed in the capillaries of the gill, whence the aerated blood is collected by an efferent artery, which curves forwards towards the outer aspect of the gill-cover, and anastomoses with the art. hyoidea, in the manner described above. From this anastomosis is developed the afferent artery of the hyoidean pseudobranch, which bends over the symplectic to reach the inner aspect of the gill-cover, running backwards to its distribution in the filaments of the pseudobranch. The efferent artery of the pseudobranch runs forwards in the roof of the mouth and

falls into the internal carotid artery at the point indicated in fig. 5, having crossed towards that vessel in front of the hyomandibular cleft. A small branch is continued dorsad from the anastomosis which supplies the afferent artery of the pseudobranch; it anastomoses with a small branch of the carotid, escaping with the facial behind the hyomandibular cleft.»

Weiterhin beschreibt Prof. WRIGHT den Verlauf und die Vertheilung der Carotiden; ich gehe darauf hier nicht weiter ein und will nur erwähnen, dass sie durchaus dem Verlauf bei den Selachiern zu entsprechen scheinen. Dann aber fährt er fort:

»It was chiefly from consideration of the blood-supply that Müller regarded the pseudobranch of Lepidosteus as the homologue of that of the Selachians, and it is obvious that the agreement is very close with the condition described in Mustelus. The pseudobranchs in both receive blood which has been aerated in the lower part of the hyoidean demibranch, and also from a vessel, the art. hyoidea or hyo-opercularis of Ganoids and Teleosts, which is derived from the ventral end of the efferent artery of the first branchial arch, also, the blood emerging from the pseudobranchs falls in each case into a stream directed forwards from the dorsal end of the efferent artery of the first branchial arch, and destined for the supply of the brain and the ball of the eye. In spite of this agreement, the explanation of which I am unable to furnish from my material, other morphological considerations of greater (?) weight, to be presently adduced, appear to me to justify the conclusion that the pseudobranch of Lepidosteus is the upper part of the hyoidean demibranch.

»The condition of the parts in Lepidosteus proves that the art. hyoidea of the Teleosts is not the homologue of the hyoidean aortic arch, as is sometimes assumed, for the two vessels coexist in that genus. As remarked above its course agrees with that of the thyromandibular artery of Dohrn. It appears to me to be homodynamous with the nutritive or branchial arteries which spring from the succeeding efferent arteries, in the way this does from the first, and to owe its greater relative size in the Ganoids and Teleosts to the development of the gill-cover from the hyoid arch. The Selachians also possess similar nutritive vessels, and it is very easy to understand why that for the hyoid arch should be larger than those for the succeeding arches, whereas it is difficult to reconcile Dohrn's account of the origin of the thyromandibular artery with the condition in the stage of Mustelus described above. It is difficult to conceive an

aortic arch losing its connection with the truncus arteriosus, and becoming connected with the efferent vessel of the second arch behind it. However, the evidence recently adduced by Dohrn as to the existence of an independent hyomandibular arch, between the mandibular and hyoid, promises to upset those generally accepted views as to the morphology of the parts in question, on the lines of which the description of the parts of *Lepidosteus* and *Amia* here given is based.«

Ich will an dieser Stelle mich nicht auf eine Rechtfertigung meiner Anschauungen über die morphologische Bedeutung der Art. thyreo-mandibularis einlassen — das wird weiter unten geschehen — muss aber meine Verwunderung darüber aussprechen, dass Prof. WRIGHT, nachdem er sorgfältig die Gefäßverbindung der Kiemendeckelkieme und der Pseudobranchie bei *Lepidosteus* festgestellt und damit die Lücke ausgefüllt hat, die JOH. MÜLLER offen gelassen, und nachdem er selbst zugegeben, dass diese Gefäßverbindungen durchaus denjenigen entsprechen, welche sich bei den Selachiern vorfinden, doch der Meinung huldigen kann, die Pseudobranchie des *Lepidosteus* sei ein dorsales Stück der Opercularkieme, wie es GEGENBAUR und seine Schütler behaupten.

Prof. WRIGHT weicht freilich darin wesentlich von den Letzteren ab, dass er nicht so von oben herab mit der sorgfältig erarbeiteten These JOH. MÜLLER's umspringt, sondern eine ausführliche Begründung seiner abweichenden Ansicht beibringt. Und diese Begründung glaubt er in folgenden Verhältnissen wahrnehmen zu dürfen.

Zunächst weist er nach, dass der von BALFOUR und PARKER als abortirend angesehene entodermale Spritzlochsack des *Lepidosteus* nicht abortirt, wenn schon er niemals eine äußere Öffnung erlangt. WRIGHT beschreibt sehr sorgfältig, wie der Spritzlochsack der Ganoiden eben so wie das homologe Gebilde der Selachier ein Diverticulum besitzt, auf welches zuerst JOH. MÜLLER (Myxinoiden-Gefäßsystem p. 253) hingewiesen, und welches in dieser Zeitschrift 6. Bd. p. 175 durch VAN BEMMELN weitere Berücksichtigung gefunden hat. Fernerhin giebt er an, wie die innere Mündung des Spritzlochcanales topographisch sich zum Hyomandibulare und seinem Adductor verhält, und sagt (l. c. p. 488 ff.):

»On the ventral surface of the hyomandibular adductor muscle there is a groove in the roof of the mouth, into which there opens in front of the muscle the persistent hyomandibular cleft. The cleft itself is directed upwards, outwards and slightly backwards, but it may readily be observed that it is separated from the most anterior

filaments of the pseudobranch by the whole thickness of the hyomandibular adductor muscles.«

Und hierin so wie ferner in der Anwesenheit von Glossopharyngeusfasern in der Pseudobranchie sieht Prof. WRIGHT ausreichende Instanz, um trotz der Identität der Gefäßverbindungen mit denen der Selachier die Pseudobranchie der Ganoiden für den oberen Theil der Opercularkieme zu erklären, und da er auch ähnliche Gründe für den Befund bei *Amia* entwickelt, so schließt er, dass auch die Pseudobranchie der Teleostier ein Stück der Kiemendeckelkieme sei.

Ehe ich mich nun zu einem directen und den gordischen Knoten mittels embryologischer Thatsachen durchhauenden Gegenbeweise wende, will ich, des methodologischen Interesses halber, das sich an diese Frage knüpft, doch auf einige Consequenzen hinweisen, die sich weder GEGENBAUR und seine mehr oder weniger selbständig urtheilenden Schüler, noch auch Prof. WRIGHT klar gemacht haben.

In der obigen Darstellung des Gefäßverlaufes bei *Lepidosteus* kann man mit Leichtigkeit, wie schon hervorgehoben, Gefäß für Gefäß der Selachier wieder erkennen. Die »efferent artery« der Opercularkieme ist homolog der hinteren Vene des Hyoidbogens. Sie anastomosirt mit der Arteria hyoidea WRIGHT's genau so, wie die Quercommissur der Hyoidvene mit der Arteria thyreo-mandibularis anastomosirt, die nach WRIGHT's eigener Auffassung mit seiner Arteria hyoidea identisch ist. Aus dieser Anastomose geht die eigentliche Pseudobranchialarterie sowohl bei den Selachiern, wie bei *Lepidosteus* hervor, und die Pseudobranchialvene des *Lepidosteus* verläuft gegen Schädel und Auge genau so wie die Spritzlochvene der Haifische.

Ich frage nun: wie stellen sich die genannten Herren vor, dass mitten in diesen absolut identischen Gefäßverhältnissen plötzlich eine so einschneidende Änderung Platz griffe, wie sie durch die Substitution der Spritzlochkieme durch die dorsalen Theile der Hyoidkieme angenommen wird? Wo bleibt da die Continuität der Vererbung? An welchem Punkte in der langen Reihe von Vorfahren zwischen heutigen Selachiern und heutigen Ganoiden hat sich eine solche Verschiebung hergestellt und welches waren die einzelnen Schritte und die verursachenden Motive? Ging erst die Spritzlochkieme zu Grunde, ehe ihre Gefäße plötzlich in die dorsale Partie der Hyoidkieme geriethen, und blieb diese letztere ohne Gefäße aus der

Hyoidarterie, nur um die frei gewordenen Gefäße der Spritzlochkieme wieder verwenden zu können? Und wenn so lange die dorsale Partie der Hyoidkieme die Wurzel der Carotis posterior bildete, wie kann plötzlich aus denselben Kiemenblättern die Carotis anterior interna hervorgehen?

Die Antwort auf diese Fragen schuldet vor allen Dingen Prof. GEGENBAUR, der mit seiner nicht motivirten Abweichung von JOH. MÜLLER's klar dargelegter Auffassung die *Materia peccans* zuerst in diese schwierigen Fragen gebracht hat.

Wie groß aber die Verwirrung geworden, wird sich erst zeigen, wenn ich jetzt dazu übergehe, die Verhältnisse der Teleostier zu behandeln.

3. Die Pseudobranchie und ihre Gefäße bei den Teleostiern.

Der erste Autor, welchen ich hier zu berücksichtigen habe, ist BALFOUR im 2. Bande seiner *Comp. Embryology* p. 265 gelegentlich einer Discussion der Vorfahrenschaft der Fische. Es heißt dort:

»While most of the structures supposed (by Dohrn) to be remains of gill-clefts in front of the mouth do not appear to me to be of this nature, there is one organ which stands in a more doubtful category. This organ is the so-called choroid gland. The similarity of this organ to the pseudobranch of the mandibular or hyoid arch was pointed out to me by Dohrn and the suggestion was made by him that it is the remnant of a praemandibular gill, which has been retained owing to its functional connexion with the eye¹. Admitting this explanation to be true (which however is by no means certain) are we necessarily compelled to hold that the choroid gland

¹ *The probability of the choroid gland having the meaning attributed to it by Dohrn is strengthened by the existence of a praemandibular segment as evidenced by the presence of a praemandibular head-cavity, the walls of which as shown by Marshall and myself give rise to the majority of the eye-muscles and of a nerve (the third nerve cf. Marshall) corresponding to it; so that these parts together with the choroid gland may be the rudiments belonging to the same segment. On the other hand the absence of the choroid gland in Ganoidei and Elasmobranchii, where a mandibular pseudobranch is present, coupled with the absence of a mandibular pseudobranch in Teleostei where alone a choroid gland is present, renders the above view about the choroid gland somewhat doubtful. A thorough investigation of the ontogeny of the choroid gland might throw further light on this interesting question, but I think it not impossible that the choroid gland may be nothing else but the modified mandibular pseudobranch, a view which fits in very well with the relations of the vessels of the Elasmobranch mandibular pseudobranch to the choroid.*

is the remnant of a gill-cleft originally situated in front of the mouth? I believe not. It is easy to conceive that there may originally have been a praemandibular cleft behind the suctorial mouth, but that this cleft gradually atrophied (for the same reasons that the mandibular cleft shows a tendency to atrophy in existing fishes, ecc.) the rudiment of the gill (choroid gland) alone remaining to mark its situation. After the disappearance of this cleft the suctorial mouth may have become relatively shifted backwards. In the meantime the branchial bars became developed, and as the mouth was changed into a biting one, the bar (the mandibular arch) supporting the then first cleft became gradually modified and converted into a supporting apparatus for the mouth and finally formed the skeleton of the jaws.»

Ganz abgesehen von dem fundamental verschiedenen Standpunkt, den BALFOUR mir gegenüber bezüglich der Abstammung der Wirbelthiere im Allgemeinen und bezüglich der Deutung des gegenwärtigen Wirbelthiermundes einnahm, enthält das obige Raisonnement einige thatsächliche Unrichtigkeiten, wie es auch nicht ohne Einwürfe logischer Art bleiben kann. Über die Theorie eines primitiven Saugmaules habe ich mich schon früher ausgesprochen und werde nochmals darauf zurückzukommen haben bei der Besprechung der Saugnäpfe des *Lepidosteus* und der Anuren; aber seit BALFOUR das Obige schrieb, ist erstlich nachgewiesen worden, dass unter den Ganoiden bei *Amia* sich eine Choroidaldrüse findet, somit die Spritzlochkieme der Teleostier nicht in sie verwandelt sein kann, zweitens lässt sich leicht erweisen, dass der Verlauf der Gefäße nicht mit BALFOUR's Deutung harmonirt, und drittens ergiebt die Beobachtung der embryonalen Entwicklung, dass die Choroidaldrüse der Teleostier aus demselben Gefäße entsteht, welches bei den Selachiern die Gefäße der Choroidea ergiebt, und dass dies Gefäß erst das Ganglion oculomotorii passirt, ehe es bei den Selachiern die Gefäße der Choroidea, bei den Teleostiern die der vorher eingeschalteten Choroidaldrüse bildet. Dass die Spritzlochkieme resp. ihre Gefäßschlingen nicht plötzlich über die Facialis- und Trigeminiäste hinwegspringen und noch dazu über den Oculomotorius hinausrücken können, würde BALFOUR, wäre ihm dieser Sachverhalt bekannt geworden, natürlich sofort zugegeben haben, obschon auch er die Gefäßverbindungen für variabler hielt, als sie in Wirklichkeit und bei genauer Untersuchung sich herausstellen.

Anders freilich urtheilt Prof. HOFFMANN in Leyden, welcher in seiner Bearbeitung der »Ontogenie der Knochenfische« (Arch. f. mikr. Anat. XXIII p. 77) die Entwicklung der Choroidealdrüse folgendermaßen beschreibt:

»— Das Auftreten dieser Drüse ist bei den Knochenfischen an die Existenz der sog. Nebenkieme gebunden. — Wie schon Gegenbaur in scharfer Weise betont hat, ist die sog. Pseudobranchie der Telostier eine andere als die der Selachier, sie ist die Kieme des Zungenbeinbogens, die Opercularkieme. Ich werde dieselbe als »Nebenkieme« bezeichnen. Unter Pseudobranchie dagegen verstehe ich die bei zahlreichen Knorpelfischen vorkommende Spritzlochkieme, die bekanntlich zu dem ersten Kiemenbogen, dem Mandibularbogen, gehört. Den Knochenfischen fehlt die Pseudobranchie, bei ihnen bildet sich die Spritzlochkieme in die Choroidealdrüse um.«

Und weiter auf p. 79 beschreibt er folgendermaßen die vermeintliche Umwandlung der Spritzlochkieme in die Choroidealdrüse:

»Versuchen wir jetzt die Entwicklungsgeschichte der Choroidealdrüse zu erklären. In einer früheren Abhandlung habe ich schon nachgewiesen, dass auch den Knochenfischen eine Spritzlochkieme (soll heißen: Kiemenspalte) zukommt. Während bei den Knorpelfischen die Spritzlochkieme Anfangs sich vollständig ähnlich wie die übrigen verhält, bildet sie sich erst nachher, nach Obliteration ihres ventralen Theiles in das Spritzloch um. Bei den Knochenfischen dagegen scheint die erste Kieme niemals an der ventralen Seite nach außen durchzubrechen, denn ich habe bis jetzt niemals eine ventrale Durchbruchsstelle der ersten Kieme gefunden, wenigstens nicht bei dem Lachs und der Forelle. Schon bei ihrer Anlage steigt sie unmittelbar nach oben, um bald an der dorsalen Seite, zwischen der Anlage des N. trigeminus und facialis nach außen durchzubrechen. Der bei den Knorpelfischen noch auftretende Durchbruch der ersten Kieme an der ventralen Seite wird also bei den Knochenfischen nicht mehr zur Entwicklung gebracht. Die dorsale Ausmündung der in Rede stehenden Kieme verschwindet bei den Knochenfischen bald wieder, was mit dem allmählichen Wachsthum der Ohrblase zusammenhängt, dagegen lässt sich ihr in den primitiven Darm ausmündender Theil noch längere Zeit hindurch sehr gut wahrnehmen, indem ihre Lage unten zwischen dem Ganglion des N. trigeminus und dem des Ramus ventralis N. facialis uns einen ausgezeichneten Orientierungspunkt darbietet. Ist dann später auch der Musc. rectus externus zur Entwicklung gekommen, dann bietet uns dieser einen dritten Orientierungspunkt, indem er un-

mittelbar vor und oberhalb des restirenden Theiles der ersten d. h. Spritzlochkieme gelegen ist. Ferner bietet ihre Lage in Beziehung zur Vena jugularis einen weiteren Vergleichungspunkt.

»Auf Taf. VI Fig. 11 gebe ich einen Längsschnitt durch einen Embryo des Salmen aus einem Entwicklungsstadium, in welchem die distale Wand der secundären Augenblase noch keine Spur von Pigment enthält. Die Spritzlochkieme ist gleich erkennbar, sowohl ihrer Lage nach, als was ihren Bau angeht. Ihre Wand besteht noch aus demselben cylindrischen Epithelium, wie die Wände des primitiven Darmes. Verfolgt man die zu dieser Schnittserie gehörenden Schnitte noch etwas medialwärts, so überzeugt man sich leicht, dass die Spritzlochkieme unmittelbar in den Kopfdarm ausmündet. Verfolgt man sie lateralwärts, so sieht man, dass sie in dieser Periode der Entwicklung an der Rückenseite vor der Ohrblase noch frei nach außen mündet. Sie enthält in diesem Stadium auch noch deutlich eine Höhle. Hat man sich nun einmal über die Lage der Spritzlochkieme orientirt, so ist es nicht schwierig, dieselbe auch dann wieder zu finden, wenn sie ihre allmählichen Veränderungen eingeht. Zuerst bemerkt man nämlich, wie die eben erwähnte Höhle allmählich zu obliteriren anfängt, die Spritzlochkieme ist aber dann noch an ihrem eigenthümlichen Cylinderepithelium histologisch erkennbar, welches dem der übrigen Kiemen noch durchaus ähnlich ist; außerdem aber auch dadurch, dass sie mit dem Kopfdarm in diesem Stadium noch in unmittelbarer Verbindung steht. Später schnürt sie sich vollständig von dem Kopfdarm ab und fängt dann allmählich an, sich in einen Haufen mehr oder weniger ovaler oder spindelförmiger Zellen umzubilden.«

Ich habe diese Darstellung in extenso hier abgedruckt, weil ich sie als im Ganzen richtig anerkenne, und dadurch der Mühe überhoben bin, meinerseits diese Processe noch einmal zu schildern. Nur mit der letzten Angabe, von der allmählichen Umbildung der abgeschnürten Wandungen der Spritzlochspalte in einen Haufen spindelförmiger Zellen bin ich nicht einverstanden. Was HOFFMANN gesehen hat, betrifft die Bildung des Hyomandibularmuskels, dessen Zellen spindelförmig erscheinen. Die Zellen des abgeschnürten Spritzlochsackes dagegen gehen allmählich zu Grunde; die Beschreibung, die der holländische Forscher weiterhin von der Umwandlung und Wanderung jener spindelförmigen Zellen zum Auge und zur Choroidaldrüse giebt entspricht nicht der Wirklichkeit.

Fast gleichzeitig mit der eben besprochenen Arbeit HOFFMANN'S erschien im Morphologischen Jahrbuch IX. p. 229—252 ein Aufsatz

von Dr. F. MAURER: »Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfische«, welcher eben so wie der oben erwähnte von Dr. BOAS und ein anderer von Dr. M. SAGEMEHL: »Beiträge zur vergl. Anatomie der Fische« (Morph. Jahrb. IX. p. 177—228) im Laboratorium von Prof. GEGENBAUR erarbeitet worden ist. Es scheint nicht zufällig zu sein, dass diese drei Aufsätze übereinstimmend die Pseudobranchie der Teleostier für eine der Opercularkieme der Ganoiden homologe Bildung halten: wir haben es offenbar mit der Filiation der in den »Grundzügen der vergl. Anatomie« von GEGENBAUR ausgesprochenen Ansicht zu thun, und da der MAURER'sche Aufsatz sich ganz speciell mit dem gegebenen Problem befasst, so werden wir in ihm wohl die Rechtfertigung jener Doctrin erwarten dürfen.

MAURER anerkennt zunächst, dass *»bei Ganoiden, bei welchen der obere Theil des Zungenbeinbogens als Hyomandibulare sich zum Träger des Unterkiefers entwickelt hat, bei welchen ferner der Kiemendeckel größtentheils im Zusammenhange mit diesem Bogen gebildet wird, sich entsprechend der Spritzlochkieme der Selachier eine Pseudobranchie findet, die nicht mehr respirirt, ferner neben dieser eine aus einer Reihe Kiemenstrahlen bestehende Kiemendeckelkieme, die respiratorische Function hat.«*

Gleich darauf fährt der Verfasser folgendermaßen fort:

»Bei Teleostiern hat sich gleichfalls ein Organ erhalten, das in seinen Lageverhältnissen der Kieme des Zungenbeinbogens bei Selachiern, so wie der Kiemendeckelkieme der Ganoiden entspricht. Die Spritzlochkieme der Selachier, die sich bei den Ganoiden als Pseudobranchie noch findet und dem Kieferbogen angehört, ist bei Teleostiern ganz zurückgebildet.«

Es werden also »die Lageverhältnisse« als maßgebender Factor für die Feststellung der Homologie der Teleostier-Pseudobranchie angesehen, und schon auf p. 231 treffen wir die Angabe:

»Die Lage des Organs betreffend, so findet es sich der Innenfläche des Kiemendeckels an dessen Basis, d. h. seiner Anheftungsstelle am Schädel angelagert, nach außen und etwas nach vorn von der Insertion des ersten wahren Kiemebogens an die Basis cranii.« Und weiter, bei Beschreibung der Lagerung am Embryo des *Esox lucius* von 11 mm Länge: *»— Die Pseudobranchie stellt sich dar als eine fast kreisrunde, dem Hyomandibulare angelagerte Zellenmasse, . . . die von ihm durch eine dünne Lage verüstelter Bindegewebszellen getrennt ist. Das Ganze springt knopfförmig in die Rachenhöhle vor, liegt ziemlich hoch in der Nähe der Schädelbasis, ist ihr aber nicht direct angelagert, da das Epithel, welches die Schädelbasis überzieht, über dem Organe vorbei zum Hyomandibulare verläuft, um*

von ihm aus erst auf die Pseudobranchie überzugehen.« Und noch oft wird wiederholt, dass die Basis der Pseudobranchie der medialen Fläche des Hyomandibulare angelagert sei.

Was nun den zweiten Factor zur Bestimmung der Homologie des Organs anlangt, nämlich die Gefäßverbindung, so schildert MAURER durchaus in Übereinstimmung mit JOH. MÜLLER, dass die zuführende Arterie beim erwachsenen Hecht aus dem Circulus cephalicus kommt, die abführende aber die Arteria ophthalmica magna sei und zur Choroidaldrüse verlaufe; beim Embryo aber zeigt sich »schon der Ast, der vom Circulus cephalicus kommt, aber daneben findet sich auch ein gleich großes Gefäß, das vom Hyomandibulare aus, dieses durchsetzend, zur Pseudobranchie tritt. Dieses letztere Gefäß entspricht in seinem Verlauf vollkommen der Arteria hyoidea, wie sie bei vielen Knochenfischen im ausgebildeten Zustand sich findet. Sie stellt die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene dar, verläuft innen längs des Zungenbeines nach oben, durchbohrt das Hyomandibulare und tritt zur Pseudobranchie an deren Basis. Das ganz gleiche Gefäß konnte ich bei jungen Cyprinoiden und Salmonen auf Querschnitten nachweisen. Bei diesen persistirt es durch das ganze Leben. An Horizontalschnitten durch den Kopf eines 6 Tage alten Hechtes (von 11 mm Länge) sieht man, dass dieses Gefäß in der Basis der Nebenkieme selbst mit dem vom Circulus cephalicus kommenden Aste anastomosirt. Bei Hechten von 2—3 cm Körperlänge konnte ich nur ein ganz enges Lumen von diesem Gefäße nachweisen; bei Hechten von 12—13 cm Länge fand ich keine Spur mehr von einem Aste der Arteria hyoidea zur Pseudobranchie.«

Und weiter (p. 243):

»Um die Nebenkiemen in früheren Stadien anderer Formen in Vergleichung ziehen zu können, fertigte ich Querschnitte von *Salmo* (14 mm) und *Leuciscus* (18 mm) an, bei welchen die Organe zeitlebens, bei *Salmo* wenigstens an der Spitze frei sind. Es zeigte sich die Pseudobranchie eben so wie bei *Esox* dem Hyomandibulare angelagert. Auch verhielt sich das Epithel genau wie beim Hechte . . . Die durch das Hyomandibulare tretende Arteria hyoidea war ebenfalls vorhanden. Ein Ast des Circulus cephalicus zur Pseudobranchie fehlt. Es mag gerade deshalb das Organ am Hyomandibulare resp. Kiemendeckel später gelagert bleiben, weil die Blutversorgung von dieser Seite und nicht von der Basis cranii her durch einen Ast des Circulus cephalicus besorgt wird In Übereinstimmung mit dieser Auffassung steht noch der Umstand, dass bei *Gadus*, bei wel-

chem der Blutzufuss ein doppelter, sowohl vom *Circulus cephalicus* als von der *Arteria hyoidea* zeitlebens bestehen bleibt, das Organ gleichfalls von Schleimhaut überzogen, indessen nicht so nahe an die Schädelbasis gerückt ist wie bei *Esox*.«

Dr. MAURER liefert im weiteren Verfolge seiner Arbeit sehr genaue Messungen über die Größen-Zu- resp. Abnahme des Organs im Vergleich zum Wachsthum des Körpers, beschreibt sehr ausführlich den anatomisch-histologischen Bau und den Process, welcher dazu führt, dass aus der »freien« Form die verdeckte sog. »drüsige« Form hervorgeht, und erörtert zum Schluss noch einmal die Frage der Homologiebestimmung mit folgenden Worten (l. c. p. 248):

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

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

Ob sich das wirklich so verhält, wollen wir nun weiter untersuchen.

4. Der Conus arteriosus der Teleostier.

Über die Entwicklung der Gefäße, welche aus dem Conus arteriosus entspringend zur Carotiden- und Aortenbildung beitragen, hat bereits vor einem halben Jahrhundert C. E. VON BAER in seinen »Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische« Leipzig 1835 p. 27 das Folgende geäußert:

»— Da der Mund um dieselbe Zeit völlig gebildet ist, so erkennt man, dass der erste Bogen« (sc. Arterienbogen) »dem Unterkiefer entlang geht, der zweite auf den ersten Kiemenbogen, der dritte bis fünfte auf den folgenden. — Etwas später erkannte ich auch noch eine Arterie, die aus dem zweiten Bogen kam, längs des Zungenbeins zu verlaufen und in den ersten sich zu münden schien, oder unter ihm sich in die Tiefe senkte.«

Eine zweite Darstellung dieser Verhältnisse brachte LEREBoullet

(»Recherches sur le développement de la Truite« Ann. d. Sc. nat. IV. Série, tome XVI. 1861 p. 176):

»L'extrémité terminale de l'artère branchiale fournit des vaisseaux déliés aux pièces operculaires qui sont en train de se former, mais qu'on ne distingue pas encore, et à l'arcade maxillaire inférieure. Une première paire de vaisseaux se porte en arrière et dessine le contour des opercules. Une seconde paire est destinée aux préopercules. Entre ces deux vaisseaux naît une artère médiane qui semble être la continuation de l'artère branchiale; elle se porte en avant vers le point de jonction des deux branches du maxillaire inférieure, et là elle se divise en deux rameaux qui suivent le contour de ces os.«

VOGT erwähnt in seiner »Embryologie des Salmones« nichts von dem ersten, am Unterkiefer verlaufenden Bogen, vielmehr sieht er als ersten Bogen das am Zungenbeinbogen verlaufende Gefäß an; in dieser Auffassung bestätigt ihn GOETTE (Entw. d. Unke p. 783).

Schließlich spricht sich BALFOUR (Comp. Embr. II. p. 530) folgendermaßen aus:

»The branchial vessels to those arches which do not bear gills, either wholly or partially atrophy; thus in *Elasmobranchii* the mandibular trunk, which is fully developed in the embryo, atrophies, except for a small remnant bringing blood to the rudimentary gill of the spiracle from the branchial vein of the hyoid arch. In *Ganoids* the mandibular artery atrophies, but the hyoid is usually preserved. In *Teleostei* both mandibular and hyoid arteries are absent in the adult, except that there is usually left a rudiment of the mandibular artery in *Elasmobranchii*.«

Es ist nur der Wahrheit entsprechend, wenn ich bekenne, dass ich längere Zeit geneigt war, den Angaben v. BAER'S und LEREBoullet's beizupflichten und dem Unterkieferbogen eine eigene, den folgenden Arterienbogen homodyname Arterie zuzuerkennen. Bei dem lebenden Embryo erkennt man deutlich vor dem Zungenbeinbogen eine unpaare vordere Arterie, die dicht vor dem Unterkiefer sich in zwei Äste spaltet, deren Verlauf indessen nicht genau festgestellt werden konnte. Nur Eins schien sicher, dass diese beiden Äste weder an die Aorta gelangen, noch auch sich in die Arterie der Pseudobranchie ergießen. Auch auf Schnittpräparaten glaubte ich längere Zeit einen solchen Sachverhalt vor mir zu haben, bis es mir gelang sowohl an Salmoneern wie an *Belone* festzustellen, dass ich eben sowohl wie v. BAER und LEREBoullet durch die ventralen Verlängerungen der Kiemen-Venen getäuscht wurde, die sich, nach

sehr complicirten Verbindungen mit dem eigentlichen Conus arteriosus resp. den von ihm abgehenden Arterienbogen, zu einem unpaaren vorderen Gefäße verbinden und diese scheinbaren Arterienbogen des Unterkiefers abgeben. Wer die Complication dieser Verhältnisse aus eigener Anschauung kennt, wird einen solchen Irrthum verzeihlich finden; nur eine sorgfältige, oft wiederholte Prüfung auf Längs- und Querschnitten verschiedener Stadien hat mich schließlich davon überzeugt, dass VOGT und GOETTE im Rechte sind.

Der Conus arteriosus der Teleostier endigt also eben so wie der der Selachier an der ursprünglichen Einsenkungsstelle der Thyreoidea, und erst wenn diese sich in ihre späteren Follikel zertheilt hat — was übrigens ziemlich früh und sehr durchgreifend geschieht — bildet sich die vordere unpaare Verlängerung der Kiemenvenen aus, welche den Schein erweckt, man habe es mit einem vorderen Stück des Conus arteriosus zu thun.

Dicht vor der Copula und den Copularstücken des Zungenbeinbogens geht nun der erste wirkliche Arterienbogen aus dem Conus arteriosus ab. Derselbe entspricht dem von mir bei Selachiern als Arteria thyreo-mandibularis beschriebenen Bogen und ist identisch mit der Arteria hyoidea der Autoren bei den Teleostiern. Um Verwechslungen mit den Art. maxillaris oder mandibularis genannten Gefäßen zu vermeiden, will ich von nun ab den Namen dieses Gefäßes in Art. thyreo-spiracularis verändern, denn das Blut, welches sie befördert, geht in die Spritzlochkieme. Sie verläuft auf der Vorderseite des Zungenbeinbogens (Taf. 3 Fig. 1 und 2).

Dicht hinter ihr, häufig auch aus demselben gemeinschaftlichen Stamme, geht dann die Arteria hyoidea der Selachier, welche identisch ist mit der Kiemendeckelarterie (Artère operculaire) LEREBoullet's bei den Teleostiern. Sie verläuft an der Hinterseite des knorpeligen Zungenbeinbogens (Taf. 3 Fig. 1 und 2).

Bei den Teleostierembryonen früher Stadien findet sich also nichts von den Einrichtungen, welche wir später am ausgewachsenen Thiere gewahren. Wir müssen demnach schließen, dass im Laufe der Entwicklung Veränderungen eintreten.

Mit einiger Aufmerksamkeit sind dieselben denn auch zu beobachten. Sie haben ihren Ursprung in folgenden Verhältnissen.

Aus meiner Darstellung der Entwicklung des Kiemenblutlaufs bei den Selachiern ist erinnerlich, dass neben dem ursprünglich allein vorhandenen arteriellen Gefäßbogen in jedem einzelnen Visceralbogen jederseits ein Venenbogen, ein vorderer und ein hinterer, entstehen.

Dieselben werden durch die Gefäßschlingen und Lacunen der Kiemenblättchen mit einander verbunden.

Sowohl dorsal wie auch ventral verbinden sich diese beiden Venen zu einem Stamme, aus den dorsalen entstehen (in der Weise wie es in der IV. Studie geschildert) die Wurzelgefäße der Aorta resp. die Carotiden, aus den ventralen entstehen die sog. ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen. (Man vergleiche die Darstellung, welche HYRTL von diesen Gefäßen giebt in seiner Schrift »Das arterielle Gefäßsystem der Rochen«. Denkschr. d. math.-physik. Classe der Wiener Akad. d. Wissensch. XV.)

Auch bei den Teleostiern bilden sich diese ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen, und an dieser Bildung participirt auch die Arteria thyreo-spiracularis. Die venöse Verlängerung derselben kommt aber nicht aus einer besonderen Vene dieses ganzen Blutgefäßbogens, denn eine solche Vene wird nicht gebildet, da keine Kiemenblättchen bestehen, deren Blutgefäße in ihr sich sammeln könnten. Nur am ventralen Ende etwas vor ihrem Einmünden in den Conus arteriosus (oder wenn man lieber will, nach ihrer Ausmündung oder Abspaltung aus dem Conus arteriosus) zweigt sich dies Gefäß von dem arteriellen Stamme ab und verbindet sich ventralwärts mit der ventralen Verlängerung der Vene des ersten wirklichen Kiemenbogens, welche oxydirtes, helles Blut, das bereits geathmet hat, durch diese Anastomose dem dunklen Blut, das aus dem Conus arteriosus in die Arteria thyreo-spiracularis gelangt, beimischt (Taf. 3 Fig. 2).

Die Arteria thyreo-spiracularis (die Arteria hyoidea der Autoren!) ist also um diese Zeit durch eine Wurzel mit dem Conus arteriosus, durch eine andere mit der unteren Venenverlängerung des vordersten Kiemenbogens verbunden.

Sie ist aber gleichzeitig mit der aus ihr abgehenden eigentlichen Arteria hyoidea (d. h. opercularis, homolog der Arteria hyoidea der Selachier) verbunden, denn beide gehen aus gemeinsamem Stamme vom Conus arteriosus ab: dadurch also erhält auch dieser ursprüngliche Arterienbogen Blut, welches schon geathmet hat.

Diese doppelte Verbindung der zwei vorderen primitiven Arterienbogen mit den ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen der eigentlichen Kiemengefäße (denn auch die Venen der hinteren Kiemenbogen communiciren alle ventralwärts mit einander, wie denn ja auch die Arteria coronaria cordis aus ihnen hervorgeht) besteht

längere Zeit ungestört fort, bis sich eine neue und wichtige Veränderung vollzieht.

Diese Veränderung besteht in der Abschnürung des gemeinsamen Stammes der Arteria thyreo-spiracularis und hyoideo-opercularis von dem übrig bleibenden Conus arteriosus, der nun als seinen definitiven blinden Endpunkt den Abschnitt erhält, wo er sich in die ersten Kiemenarterien theilt, von einem dünnen medianen Gefäße abgesehen, welches übrig bleibt (Taf. 3 Fig. 4).

Es ist nicht schwierig, diesen Process zu beobachten; ich habe eine beträchtliche Zahl von Schnitten verschiedener Teleostierembryonen, in denen sich sehr deutlich zunächst die fundamentale Disposition der primitiven Arterienbogen, dann ihre Verbindung mit ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen und schließlich die Abschnürung der ursprünglichen Verbindung mit dem Conus arteriosus demonstrieren lässt. Ja, an einem Präparat eines *Trutta*-Embryo kann man auf der einen Seite die geschehene Abschnürung der gemeinsamen Wurzel der Arteria thyreo-spiracularis und hyoideo-opercularis sehen, während auf der anderen diese Verbindung noch intact besteht.

Es ergibt sich nun aus diesen Beobachtungen, dass Prof. RAMSAY WRIGHT mit Recht das von den Autoren als Arteria hyoidea der Teleostier beschriebene Gefäß als das Homologon nicht der Arteria hyoidea der Selachier sondern der Arteria thyreo-mandibularis, jetzt thyreo-spiracularis, die ich beschrieben habe, in Anspruch nimmt. Wenn aber derselbe Forscher an der Stelle, wo er dies ausspricht (l. c. p. 486), von diesem Gefäße weiterhin (s. o. p. 155) behauptet, es sei eine nutritive Arterie, und es für »schwierig« hält, meine Darstellung des ursprünglichen Verlaufes der Arteria thyreo-spiracularis als Arterienbogen mit der von ihm bei *Mustelus* nachgewiesenen Verbindung mit ventralen Verlängerungen der hinter ihr liegenden Kiemenvenen in Einklang zu bringen, so werden wohl die oben dargestellten thatsächlichen Verhältnisse ausreichen, diesen Widerspruch als unbegründet erkennen zu lassen.

Die Tragweite, welche diesen Untersuchungen zur Bestimmung des morphologischen Werthes der Pseudobranchie der Teleostier zukommt, besteht aber nun in Folgendem.

Die Spritzlochkieme der Selachier erhält ihr Blut, wie oben geschildert, einmal aus den Bahnen der Arteria hyoidea, in so fern deren hintere Vene durch die Quercommissur in die Arterie des Spritzloches einmündet. Dann aber empfängt sie weiter Blut aus

der Arteria thyreo-mandibularis (heute Arteria thyreo-spiracularis), welche mit der Quercommissur zusammen in die Arterie des Spritzloches einmündet.

Die Pseudobranchie der Teleostier erhält ihr Blut im Embryo gleichfalls aus der Arteria hyo-opercularis, die homolog mit der Arteria hyoidea der Selachier ist; fernerhin aber — und zwar die Hauptmasse — aus der Arteria thyreo-spiracularis, welche die Autoren als die Arteria hyoidea der Teleostier bezeichnen. Beide Gefäße verbinden sich an der Stelle, wo das Zungenbein mit dem Hyomandibulare in Zusammenhang tritt: die erstere kommt auf größerem Umweg, entlang der äußeren Circumferenz des Kiemendeckels zum Rendez-vous, während die letztere einen kürzeren Weg zurücklegt und auf der oberen und vorderen Seite des Zungenbeins verläuft.

Die Gefäßverbindung der Pseudobranchie der Teleostier und der Spritzlochkieme der Selachier mit dem Conus arteriosus ist also von Hause aus durchaus identisch: eine gesunde morphologische Anschauung kann also nicht zweifeln, dass auch der weitere Verlauf der beiden vereinigten Gefäße identisch sein wird, d. h. dass die Kieme, in die sie sich begeben, bei beiden Gruppen identisch sei. Das hat auch JOH. MÜLLER eingesehen und, wie wir oben sahen, wiederholt mit Nachdruck ausgesprochen. Der von GEGENBAUR erhobene Widerspruch ist unbegründet, und wenn spätere Forscher geglaubt haben, die betr. Gefäße wegen ihrer Verbindung mit den ventralen Verlängerungen der Kiemenvenen anders deuten zu können, so haben sie eben die Thatsachen nicht vollständig erkannt und das ganze Problem missverstanden.

Dies wird noch klarer werden, wenn ich mich nun dazu wende, die aus der Pseudobranchie hervorgehenden Gefäße mit den Gefäßen zu vergleichen, welche aus der Spritzlochkieme der Selachier hervorgehen.

5. Verlauf der Gefäße, die aus der Spritzlochkieme hervorgehen.

Das aus der Spritzlochkieme der Selachier hervorgehende Gefäß hat folgenden Verlauf.

Gleich nachdem die Kiemenblättchen von dem Blut durchströmt sind, das aus den oben beschriebenen zuführenden Gefäßen herkommt, nimmt der Hauptstamm des ausführenden Gefäßes die Richtung schräg nach vorn, innen und etwas nach oben und erfährt eine kleine bassin förmige Erweiterung, von der aus ein etwas engeres Gefäß eine Verbindung mit der hinteren Peripherie der Augenblase

eingeht. Der Hauptstamm wendet sich danach nahezu in querer Richtung gegen die Hypophysis, wo er in die Bahn der Carotis posterior eingeht.

Ich muss mich an dieser Stelle damit begnügen, so cursorisch diesen Verlauf darzustellen, da eine folgende Studie »über das Carotidensystem der Selachier« sich sehr eingehend mit den gesammten Gefäßen des Kopfes befassen wird. Ich will nur noch ein paar Worte über das Gefäß sagen, welches aus dem Hauptstamm sich ablösend, an die Augenblase sich biegt.

Dieses Gefäß tritt nämlich in bemerkenswerthe Lagerungsbeziehungen zu dem Ganglion oculomotorii — ich bemerke ausdrücklich, dass es sich hier nicht um das oft damit verwechselte Ganglion ciliare handelt, das freilich dicht daneben gefunden wird—; es scheint nämlich das Ganglion zu durchbohren und gleich danach seine Richtung zu verändern, um an die Hinterwand des Bulbus zu gelangen. Dort verläuft es in nahezu paralleler Richtung mit dem Nervus ophthalmicus profundus.

Ich will gleich hinzusetzen, dass dieses Gefäß die spätere Arteria ophthalmica magna vorstellt, und dass aus ihm durch zahllose Schlingenbildung die Choroidealgefäße hervorgehen.

Vergleichen wir nun mit diesen Verhältnissen der Selachier diejenigen der Teleostier, so treffen wir sofort auf Abweichungen, deren hauptsächlichste ist, dass der Hauptstamm des ausführenden Gefäßes sich an das Auge biegt, und dort in die Choroidaldrüse einmündet, während ein kleinerer Ast von der Stelle der größten Nähe der beiderseitigen Gefäße als Commissur die beiden Gefäße verbindet. Das ganze Gefäß geht nirgends eine Verbindung mit der Carotis posterior ein, sondern, wie schon JOH. MÜLLER nachdrücklich betonte, es hat nur Beziehungen zum Auge, i. e. zur Choroidea und ihrer sog. Drüse (Taf. 3 Fig. 3).

So ist der Thatbestand bei den ausgewachsenen Teleostiern, so ist er auch schon bei größeren Embryonen — wenn man sich aber bemüht, sehr frühe Stadien zu Rathe zu ziehen, dann freilich reden sie eine andere Sprache.

Denn in der That legen sich die ausführenden Gefäße der Teleostier-Pseudobranchie ganz genau so an, wie die der Selachier. Der Hauptstamm mündet zunächst in die große Bahn der Carotis posterior; der Ast geht genau, wie bei den Selachiern, Beziehungen zum Ganglion oculomotorii ein, und biegt sich von dort an die Hinterseite des Bulbus, wo er sich anfänglich eben

so verhält, wie bei den Selachiern. Allmählich bildet er auch Schlingen, die sich dann stark vermehren und schließlich zu dem sonderbaren Körper werden, der als *Glandula choroidalis* allgemein bekannt ist (Taf. 3 Fig. 1). Über die Einzelheiten dieses Processes werde ich in der Carotiden-Studie genauere Angaben machen.

Sehr früh zeigt sich aber nun eine Veränderung der Proportionen zwischen Stamm und Ast: das Gefäß zur Choroidaldrüse wird das mächtigere, das kleine Stück Stamm zur Carotis posterior verengert sein Lumen, und schließlich schnürt es sich gänzlich von derselben ab, bildet aber zugleich eine kleine Commissur von dem Gefäß der einen Seite zu dem der anderen, so dass nun eine Communication zwischen den Blutbahnen der beiden Pseudobranchien besteht. Ob dieser Commissur freilich eine wesentliche Bedeutung zukommt, weiß ich nicht zu sagen (Taf. 3 Fig. 3).

So ergibt sich nun also auch die vollste Identität zwischen Selachier-Spritzlochkieme und Teleostier-Pseudobranchie, was die ausführenden Gefäße anlangt — und damit wäre ein weiterer Beweis für die Homologie der beiden Kiemen erbracht.

Ich wende mich nun zu dem letzten Abschnitt dieser Studie.

7. Entwicklung der Pseudobranchie bei den Teleostier-Embryonen.

Bei dem Streit über die Homologie der Pseudobranchie muss es jedem Unbefangenen auffallen, dass keiner der Autoren, welcher in dieser Frage Partei genommen hat, seine Ansichten durch Darlegung einer lückenlosen Reihe von Schnitten der in Betracht kommenden Region des Kopfes bei Embryonen verschiedener Entwicklungsstufen zu beweisen gesucht hat. Prof. HOFFMANN hat die Anlage der Spritzlochtasche richtig beschrieben und abgebildet (vgl. oben p. 160), aber ihre weitere Entwicklung, wie wir oben sahen, missverstanden: einer Beschreibung der ersten Anlage und Entwicklung der Pseudobranchie selbst begegnen wir aber nicht in seinen drei Aufsätzen über die Ontogenie der Knochenfische. Dr. MAURER seinerseits beginnt die Darstellung bereits in einem Stadium, in welchem offenbar die Spritzlochtasche schon zu Grunde gegangen ist — und so bleiben wir auch hier im Dunkeln über die möglichen Beziehungen der Pseudobranchie zur Spritzlochtasche.

Ich werde diesem Mangel jetzt abhelfen.

Wie Prof. HOFFMANN richtig beschreibt, erstreckt sich der Spritzlochsack der Knochenfische vom Darm nach oben und außen und

mündet in frühen Stadien an einer kleinen Einstülpung des Ectoderms nach außen (Taf. 3 Fig. 1e und 1f). Die Gestalt der Spritzlochtasche ist aber eigentlich niemals die eines cylinderförmigen Sackes, vielmehr die eines Trichters, dessen oberes breites Ende gegen den Darmcanal, dessen Spitze aber nach außen gewendet ist. Die innere Mündung ist also breit und wie die Mündung einer Trompete nach allen Seiten umgebogen (Taf. 3 Fig. 1c). Die Epithelwand des Spritzlochsackes biegt aber auch überall in die des Kopfdarmes um, und zeigt besonders an der inneren Mündung zahlreiche einzellige Drüsen, wie sie in der Darmwand überall gefunden werden. Nach hinten zu setzt sich die Epithelwandung der Spritzlochtasche in die des Kiemendeckels fort, der schon als solcher deutlich erkennbar ist, wenn noch die Spritzlochspalte nach außen offen ist. An der Umbiegungsstelle des Epithels des Spritzloches zum Kiemendeckel hin liegt unter demselben eine deutlich abgegrenzte concentrische Masse von Mesodermzellen, die man gut thut, gleich von vorn herein ins Auge zu fassen (Taf. 3 Fig. 1c — 1e, Fig. 2, 2b, c). Außen von dieser concentrischen Masse, etwas unterhalb des Spritzlochsackes trifft man auf Lacunen — das spätere Hauptblutgefäß der Pseudobranche, das hier vom Bauche her in die Höhe steigt, um unter der Spritzlochtasche, der vorderen unteren Wand derselben angelagert, gegen das Gehirn weiter vorzudringen (Taf. 3 Fig. 1, 1a).

So verhält sich die Spritzlochtasche in einem Stadium, wo noch keine Spur der Pseudobranche zu erkennen ist.

Die Spritzlochtasche beginnt nun sich rückzubilden. HOFFMANN beschreibt diesen Process als eine »Abschnürung« des Spritzlochsackes vom Kopfdarm, und lässt den abgeschnürten Zellhaufen dann in ovale oder spindelförmige Zellen sich verwandeln und die auffallende Excursion nach der Rückwand des Auges vornehmen. Von all dem findet sich indess nichts. Weder schnürt sich die Spritzlochtasche vom Kopfdarm ab, noch verwandelt sich ihr Epithel in spindelförmige Zellen, noch findet sich die geringste Spur jener so bestimmt beschriebenen Wanderung gegen das Auge. Vielmehr tritt eine Rückbildung der Spritzlochtasche in der Weise ein, dass sie sich zunächst vom Ectoderm abschnürt (Taf. 3 Fig. 2d) und als blinder Sack, wie zu Anfang, da liegt. Dann schreitet die Resorption desselben weiter fort, und schließlich bleibt nur die ursprüngliche Vertiefung des Sackes bestehen, welche als trichterförmig sich wohl bezeichnen lässt (Taf. 3 Fig. 3c). Von dem ganzen Gebilde erhält sich also nur die unmittelbar an den Kopfdarm an-

stoßende Partie; ganz besonders wichtig aber ist, dass der Übergang des Spritzlochepithels in das Epithel der inneren Darmwandung des Kiemendeckels nach wie vor an der Stelle sich befindet, wo jener concentrische Mesodermzellhaufen sich findet (Taf. 3 Fig. 3c, *Hyomand.*), und dass hier der letzte Rest einer Einstülpung die ehemals bestanden habende Spritzlochspalte andeutet.

Erst wenn die Rückbildung der Spritzlochtasche diesen Grad erlangt hat, beginnt die Pseudobranchie sich bemerkbar zu machen. Es entsteht nämlich an der vordersten Wand jener trichterförmigen Einsenkung des Kopfdarmes zur bisherigen Spritzlochtasche eine Umwandlung des Epithels. Dasselbe wird cylinderförmig, die einzelnen Zellen vergrößern ihren Längsdurchmesser sehr bedeutend, und zu gleicher Zeit wölbt sich diese ganze Partie gegen das Darmlumen vor. Gleichzeitig bemerkt man eine beträchtliche Vergrößerung des Lumen jenes oben beschriebenen Gefäßes, welches aus dem Kiemendeckel vom Bauche aus hierher gelangt und gegen das Gehirn weiter zieht; es macht den Eindruck, als schöbe dies Gefäß das Epithel vor sich her. In der That dringt auch bald eine Mesodermzellmasse, welche einen Hohlraum umkleidet, gegen das cylinderförmige Epithel vor, schiebt es vor sich her und bildet die erste Anlage der Pseudobranchie (Taf. 3 Fig. 3a — c). Der Hohlraum ist eine Gefäßsprosse jener großen Arterie, welche aus dem Zusammenflusse der Arteria thyreo-spiracularis mit der zunächst nur als ganz kleiner Lacunenraum bestehenden Art. *hyoidea-opercularis* entsteht.

Es ist sehr wichtig, zu bemerken, dass jene erste Anlage der Pseudobranchie oralwärts von dem noch fortdauernd deutlich bestehenden letzten Reste der ursprünglichen Spritzlocheinstülpung vor sich geht, dass sie also durch das Lumen der Spritzlochtasche getrennt ist von jener concentrischen Mesodermzellmasse im Grunde des Kiemendeckels. Dies festzustellen ist darum so wichtig, weil diese concentrische Zellmasse das *Hyomandibulare* bildet, wie die Beobachtung der nächsten Entwicklungsstadien ergibt.

Hieraus ergibt sich also folgende Topographie der embryonalen Pseudobranchie. Sie liegt an und bildet sich aus der Vorderwand (d. h. oralwärts gelegenen) der ursprünglichen Spritzlochtasche, ist vom *Hyomandibulare* durch das noch übrig gebliebene Lumen der Spritzlochtasche getrennt, und das *Hyomandibulare* wird gegen die beginnende Pseudobranchie geschieden eben durch die aboralwärts gelegene Wandung des Spritzlochcanals.

Wäre der Spritzlochcanal *nicht* zu Grunde gegangen, so würde man nicht daran denken, die Pseudobranchie für etwas Anderes als für die Spritzlochkieme der Teleostier zu erklären.

Nun scheint aber ihre innere Lage und die nach innen gerichtete Stellung ihrer allmählich zunehmenden Kiemenblättchen gegen eine directe Homologisirung mit der Spritzlochkieme der Selachier zu sprechen, die bekanntlich bei den Embryonen der letzteren nach außen gerichtet sind und sogar an der Bildung der langen Kiemenfäden sich betheiligen. Aber es wird wohl Niemand ernstes Anstoß daran nehmen, dass nach Schluss des Spritzloches, welcher ja auch bei vielen Selachiern erfolgt, die Lage der Kieme nach anderen Gründen geschieht, als vielmehr nach der ursprünglichen Tradition ihrer phylogenetischen Herkunft. Ist einmal durch irgend welchen Grund — der mir einstweilen freilich völlig verborgen geblieben ist — die Spritzlochspalte als Canal zum Verschwinden verurtheilt, verbleibt sie nur als Sack, der sich nur einseitig gegen den Darm öffnet, so begreift man leicht, dass die in diesem Sacke befindliche Kieme näher an die Stelle rückt, wo sie ihrer Function noch weiterhin obliegen kann — also näher an den Darmcanal, durch welchen das Wasser durchpassirt, dessen sie zur Athmung bedarf. Dadurch wird das Ende des Sackes mehr und mehr überflüssig — wenn der Sack also nicht durch eine Nebenfunction, wie die Verbindung mit dem Labyrinth, die schon bei Selachiern besteht (vgl. JOH. MÜLLER l. c. p. 253, VAN BEMMELEN »Über vermuthlich rudimentäre Kiemenspalten bei Elasmobranchiern« Mitth. a. d. Zool. Station 6. Bd. p. 175 ff.) und von RAMSAY WRIGHT (l. c. p. 486 ff.) auch bei den Ganoiden nachgewiesen wird, in seiner Existenz bewahrt bleibt, so geht er langsam zu Grunde, je weiter die ihm angehörige Kieme nach innen vorrückt.

Wenn nun dieser ursprüngliche Spritzlochsack völlig rückgebildet wird, so ist es sehr begreiflich, dass die Lagerung der Pseudobranchie in neue Beziehungen zum Hyomandibulare geräth, ja dass sie diesem angelagert erscheint (Taf. 3 Fig. 4). Hieraus aber folgern zu wollen, dass sie ein Stück der Kiemendeckel- d. h. Hyoidkieme sei, kann nur Denjenigen in den Sinn kommen, für die ein Skelettstück eine Ultima ratio der Wirbelthier-Morphologie bildet. Und das scheint es noch immer für die GEGENBAUR'sche Schule zu sein, denn Dr. MAURER kehrt in seinem neuesten Aufsatz »Schilddrüse und Thymus der Teleostier« (Morph. Jahrbuch XI. p. 151) ohne neue

Gründe beizubringen, zu der Behauptung zurück: »Die *Pseudobranchie* lagert in ihrem ersten Entwicklungsstadium dem Hyomandibulare an dessen medialer Fläche an, bekundet hiermit schon ihre Zugehörigkeit zum Zungenbeinbogen.« Vor einer solchen Behauptung hätte ihn doch einzig und allein schon der Verlauf der um das Hyomandibulare herum gehenden Arteria hyoidea Aut. hüten sollen!

Um den Beweis der hier verfochtenen These nun aber immer vollständiger zu machen, will ich auch einige Worte über die Entwicklungsweise der Kiemendeckelkieme der Ganoiden sagen, welche ich durch Untersuchungen an Embryonen von *Accipenser ruthenus* und *sturio*, die ich der Güte des Herrn Dr. PÖLZAM in Kasan und des Herrn JOH. MOOR in Glückstadt verdanke, gewonnen habe.

Ein Blick auf die Abbildung (Taf. 5¹ Fig. 14) wird lehren, dass es sich bei der Kiemendeckelkieme der Ganoiden um ein Organ handelt, das so weit als möglich von der Stelle entfernt ist, wo die Spritzlochtasche in den Kopfdarm mündet, und dass sie vielmehr an der unteren und hinteren Peripherie des Kiemendeckels entsteht und von Gefäßen versorgt wird, die sich auch bei den Teleostiern wiederfinden, bei letzteren aber die Membrana branchiostega durchziehen. In dieser Membran der Teleostier ist vielleicht das Homologon der Kiemendeckelkieme der Ganoiden wiederzuerkennen, dazustimmt auch die allgemeine Disposition der Gefäße, die oben erörtert wurde, dazu stimmt auch die Lagerung und Anordnung der bezüglichen Musculatur, der Knorpel und der Nerven — kurz aller wirklich in Betracht kommenden Instanzen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 2.

Fig. 1 u. 2. Kopf eines 11 mm langen Forellen-Embryo. Die componirten Schnitte sind horizontal geführt. Fig. 1 zeigt die dorsale Hälfte, aber von der ventralen Schnittfläche aus gesehen. Eben so zeigt Fig. 2 die ventrale Seite des Kopfes.

I—IV sind die Arterienbogen der wahren Kiemen, welche vom Conus arteriosus (*Con. art.*) aus gegen die Aorta (*Ao.*) zu gerichtet sind. So weit sie kohlen säurehaltiges Blut führen, sind sie roth gefärbt, nach dem Durchströmen der Kiemenblättchen sind sie blau gefärbt und bilden die Aortenwurzeln. Vor *I*, dem ersten wirklichen Kiemen-Arterienbogen liegt die Arteria hyoidea (*Art. hy.*), vor dieser die Arteria thyreo-spiracularis (Arteria hyoidea Autorum) (*Art. thyr. spir.*), aus deren Zusammenfluss die Spritzlocharterie hervorgeht, welche bei

¹ Diese Tafel wird im nächsten Hefte erscheinen.

(*Ps.Br.*) die Spritzlochkieme durchfließt, deren Vene sich in die Carotis posterior (*Car.post.*) ergießt, aus deren nach vorn gerichtetem Stamme erst die Arteria ophthalmica magna (*Art.oph.m.*), dann die Arteria centralis Retinae (*Art.cent.r.*) hervorgehen. Keinerlei Communication findet auf diesem Stadium zwischen den Carotiden oder den von ihnen ausgehenden Augenarterien beider Seiten statt. Die Arteria mandibularis (*Art.mand.*) sieht man auf Fig. 2.

Die ursprüngliche Kiemenvene des ersten wirklichen Kiemenbogens ist auf Fig. 2 mit (*Ven.I.*) bezeichnet.

1—4 bezeichnen die entsprechenden Knorpelbogen der vier wirklichen Kiemenbogen. (*Hy*) das Hyoid, (*Hyomand.*) das Hyomandibulare, (*Spirac.*) das Spiraculare, (*Tr.Cran.*) die Trabeculae Cranii, (*Mand.*) die Mandibeln. 5 auf Fig. 2 die unteren Schlundknochen.

(*Ch.*) Chorda dorsalis, (*Ohrbl.*) die durchschnittene Ohrblase von Knorpel umgeben, (*L.*) die Linse, (*Opt.*) der Opticus, (*Ret.Sp.*) die Retina-Spalte, (*Hyph.*) die Hypophysis.

Fig. 3. Componirter Schnitt durch die Hirnbasis eines 18 mm langen Forellen-Embryo. Die Buchstaben wie oben. Man erkennt die Quercommissur der Spritzlochvene, welche nicht mehr mit der Carotis in Verbindung steht, sondern aus sich die Art. ophthalmica magna zur Chorioidealdrüse des Auges entsendet, wobei dieselbe zwischen dem Ganglion oculomotorii (*Gl.oculo.*) und dem Ganglion ciliare (*Gl.cil.*) ihren Weg nimmt, während die beiden Carotis posterior sich dorsal von der Quercommissur der Spritzlochvene gleichfalls durch eine Quercommissur verbinden, aus welcher nach vorn die Carotis interna (*Car.int.*) und aus dieser die Arteria centralis Retinae (*Art.cent.r.*) hervorgehen.

Fig. 4. Zeigt die componirten Schnitte durch die vorderen Partien des Conus arteriosus, dessen dünne vordere Verlängerung über die Abzweigung der ersten (*I*) wirklichen Kiemenarterie hinaus mit (*Con.art.I*) bezeichnet ist. Die (*Art.hyo.*) Arteria hyoidea und die (*Art.thyr.spir.*) Arteria thyreo-spiracularis empfangen jetzt ihr Blut aus der ventralen Verlängerung der Kiemenvene des ersten wirklichen Kiemenbogens. Dieselbe mündet in die ehemalige Arteria thyreo-spiracularis ein, welche derweil von einem Stück des Hyoidknorpels völlig umwachsen ist; wie bisher gesagt ward: sie durchbohrt den Hyoidbogen. (Länge des Embryo 22 mm.)

Tafel 3.

Entwicklung der Spritzlochkieme bei dem Forellen-Embryo.

Fig. 1 a—1 f. Horizontalschnitte durch das Spritzloch und seine Umgebung bei einem Embryo von 7 mm Länge.

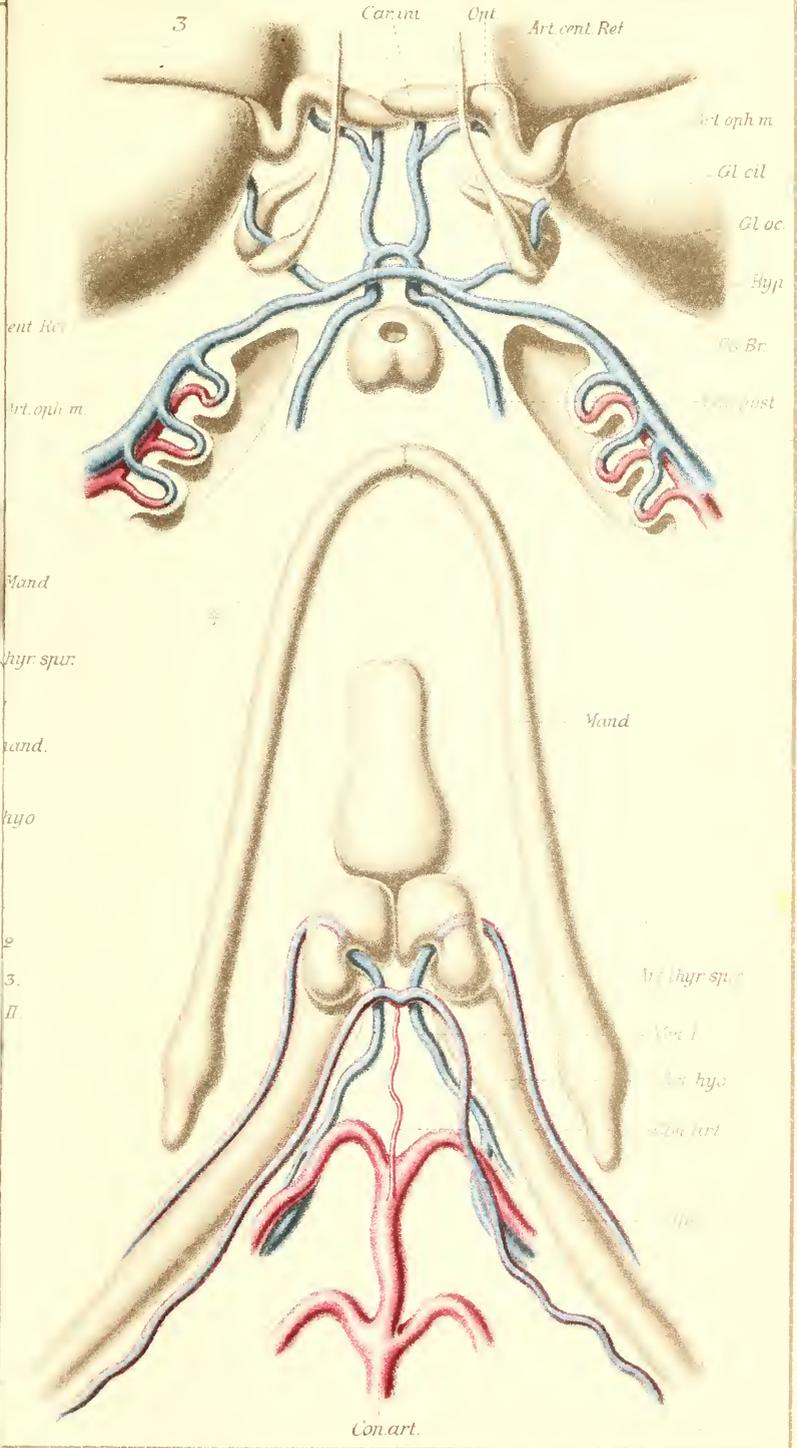
Fig. 2 a—2 d. Dessgleichen bei einem Embryo von 8 mm Länge.

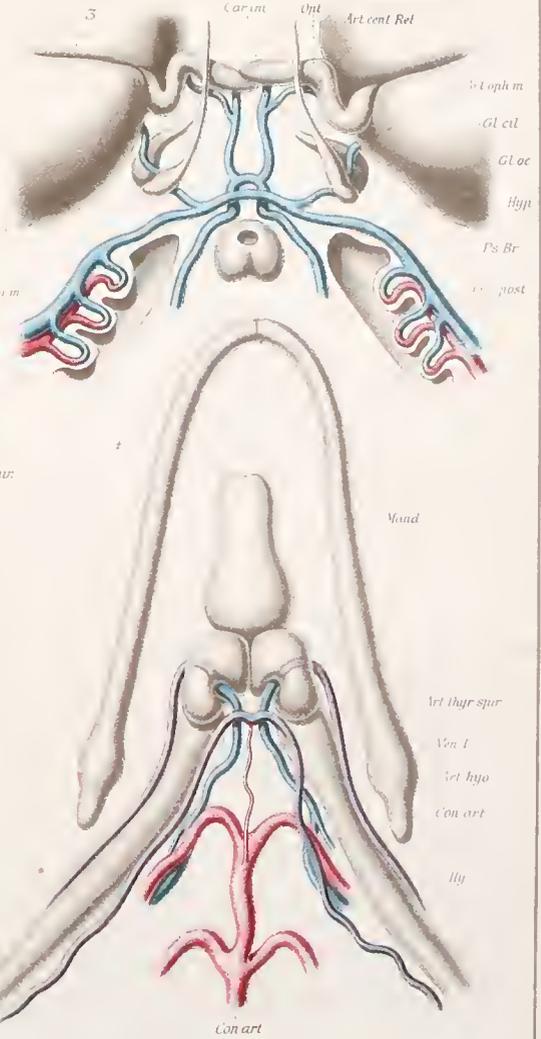
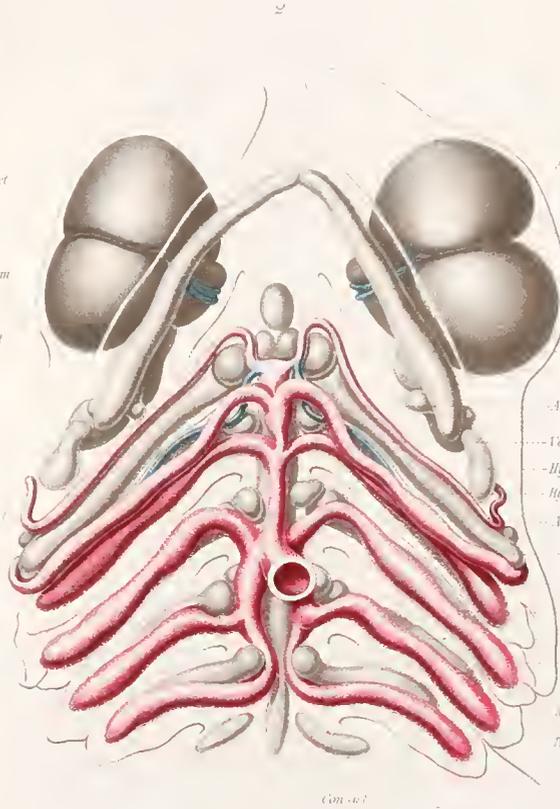
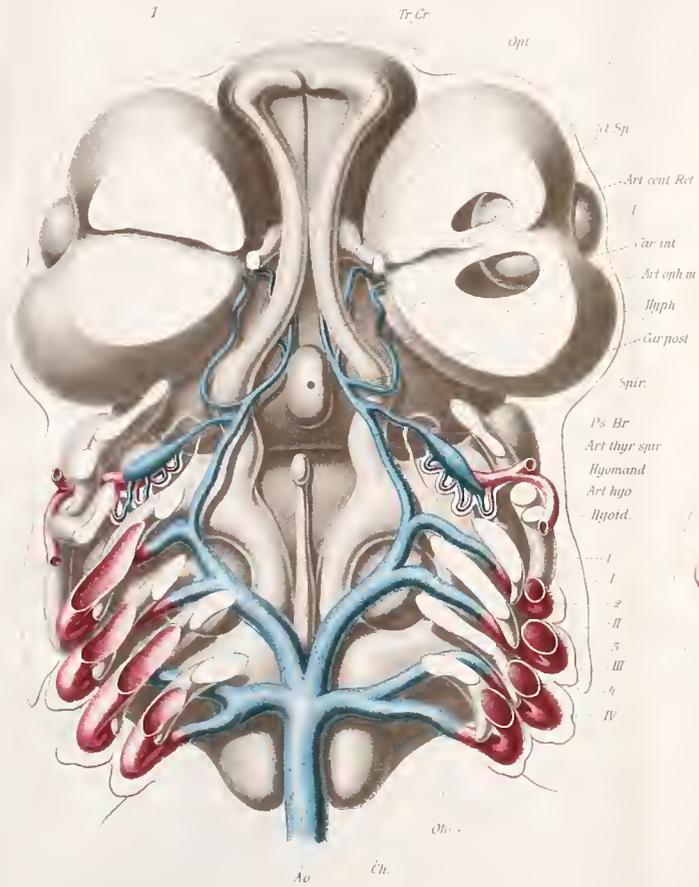
Fig. 3 a—3 d. - - - - - 9 mm Länge.

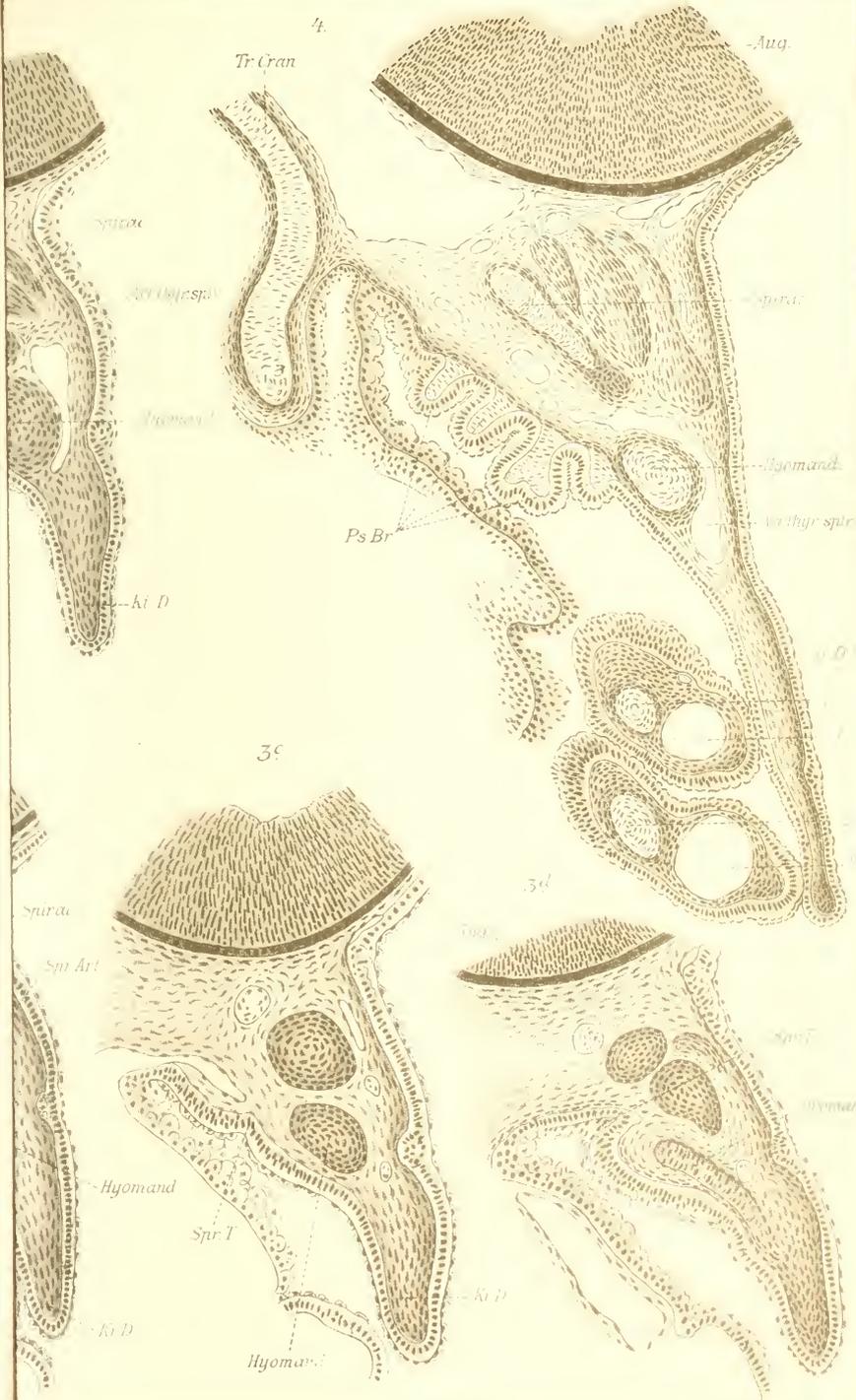
Fig. 4. Schnitt durch die Spritzlochkieme und ihre Umgebung bei einem Embryo von 14 mm Länge.

(*Art.thyr.spir.*) Arteria thyreo-spiracularis (*Art. hyoidea* Autorum), (*Aug.*) Auge, (*Hyomand.*) Hyomandibulare, (*Kiem.Deck.*) Kiemen-
deckel, (*Pseudo-Br.*) Spritzlochkieme (Pseudobranchie), (*Spirac.*) Spi-
raculare, (*Spritzl.Art.*) Spritzlocharterie, (*Spr.T.*) Spritzlochtasche,
(*Tr.Cran.*) Trabeculae cranii, (*Ven.jug.*) Vena jugularis.

Mittl









ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1886/87

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Dohrn Anton Felix

Artikel/Article: [Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 128-176](#)