

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 4 und 5.

XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, Ammocoetes und Tunicaten.

In einem durch die Güte der Herren Verfasser in meine Hände gelangten Werke »Recherches sur la Morphologie des Tuniciers« unterwerfen die Herren E. VAN BENEDEN und JULIN die von mir vertretene Abstammungshypothese der Ascidien von fischartigen Vorfahren auf p. 437—471 einer eingehenden Kritik, erklären die in der VIII. und IX. Studie benutzten Argumente für nicht beweisend, nennen die ganze Hypothese »purement gratuite«, und geben ihrerseits eine Darstellung, wie sie sich die Abstammungsverhältnisse zwischen Wirbelthieren, Tunicaten und Anneliden vorstellen.

Obwohl die Herren Verfasser in einem Nachwort von einem »Mémoire qui paraîtra incessamment« sprechen, welches enthalten soll »des recherches comparatives sur l'innervation de l'appareil branchial des Sélaciens et des Cyclostomes, afin de vérifier si le mode d'innervation des différentes fentes branchiales est conforme à ce qu'il devrait être, si l'hypothèse émise par Dohrn relativement à la valeur morphologique des gouttières dites pseudobranchiales et du corps thyroïde était exacte«, so will ich doch, nachdem ich das Erscheinen dieser zweiten Schrift mehrere Monate vergeblich erwartete, einige Gebenbemerkungen hier zur Veröffentlichung bringen.

Zuvörderst habe ich anzuerkennen, dass die beiden Herren Autoren mit möglichster Objectivität einen Standpunkt einzunehmen trachten, der eben so unparteiisch erscheint, wie er vorsichtig gewählt ist. An mehr als einer Stelle ihrer Kritik betonen sie, dass es ja wohl durchaus möglich wäre, meine Auffassungen als der Wirklichkeit entsprechend einmal zu erweisen, dass aber die von mir bisher gelieferten Argumente weit davon entfernt seien, als Be-weise gelten zu können.

Wenn auch die belgischen Forscher sich den Vortheil einer solchen vorsichtigen Haltung zu bewahren bemüht sind, so scheuen sie doch nicht den Versuch, auch ihrerseits ein Bild zu entwerfen von den phylogenetischen Beziehungen, in denen Tunicaten, Vertebraten und Anneliden zu einander stehen sollen.

Wohin uns dieser neueste Versuch, die Tunicaten morphologisch zu entziffern, führt, mag aus der Aufzählung der nachfolgenden Thesen der belgischen Forscher geschlossen werden.

- 1) Die erwachsenen Ascidien stellen nur die zwei vordersten Segmente eines ursprünglich mit zahlreichen Metameren ausgestatteten Körpers dar. Alle auf das zweite Segment folgenden Metameren der Larve gehen frühzeitig spurlos zu Grunde (p. 392).
- 2) Der ganze Körper einer erwachsenen Ascidie lässt sich homologisiren mit den beiden vordersten Segmenten des *Amphioxus* (p. 391).
- 3) Hieraus folgt, dass der Kiemendarm des *Amphioxus* nicht homolog mit dem der Ascidien ist, nur sein allervorderster Theil entspricht dem ganzen Branchialsack der Ascidien (p. 406).
- 4) Die Kiemenspalten des *Amphioxus* und der Ascidien sind deshalb auch nicht homolog (p. 406).
- 5) Die Hypobranchialrinne beider Gruppen deckt sich eben so wenig, nur das vorderste Stück derselben beim *Amphioxus* lässt sich möglicherweise mit dem ganzen Endostyl der Ascidien homologisiren (p. 451 ff.).
- 6) Wie schon die Kiemenspalten der Ascidien und des *Amphioxus* sich nicht homologisiren lassen, so kann noch weniger von morphologischer Identität mit den Kiemen der Fische geredet werden (p. 392).
- 7) Das Herz der Ascidien und das Herz der Wirbelthiere sind völlig verschiedene Bildungen, denn das eine ist entodermalen Ursprungs, während das andere mesodermal ist (p. 409 ff.).
- 8) Die Muskelreifen der Salpen und *Doliolum*, eben so wie die

Muskeln um den Branchialsack der Ascidien, können nicht mit Myotomen der Wirbelthiere verglichen werden (p. 392).

- 9) Der eigentliche Darm der Ascidien ist eine Neubildung, nicht eine Umbildung eines bereits früher bestanden habenden Theils des Urdarms: man kann ihn mit der von HATSCHKE beschriebenen kolbenförmigen Drüse des *Amphioxus* homologisiren (p. 388 ff.). Gleich wie der ganze Branchialsack stammt auch der Darm aus der Vésicule préchordale des primitiven Darms (p. 390).

Aus diesen und noch einigen weiteren Resultaten leiten die Herren VAN BENEDEN und JULIN die nachfolgenden phylogenetischen Schlüsse ab (cf. p. 396 ff. und p. 415 ff.).

- 1) Der Schwanz der Appendicularien und der Ascidienlarven war segmentirt, wie der Körper des *Amphioxus*.
- 2) Die erwachsenen Ascidien haben die vordersten beiden Segmente durch fortschreitende Differenzirung zu ihrem jetzigen Gesamtkörper entwickelt, den Haupttheil des Larvenkörpers dagegen, der zugleich der Haupttheil des Körpers ihrer Vorfahren war, verloren. Hieraus folgt, dass die Tunicaten von Hause aus segmentirte Thiere sind; die Trennung, welche GEGENBAUR zwischen Wirbelthieren und Tunicaten durch den Mangel der Segmentirung der letzteren begründen wollte, lässt sich nicht aufrecht halten.
- 3) Die Daten, welche man aus der Entwicklungsgeschichte der Ascidien und des *Amphioxus* gewinnt, lassen folgende Stammesgeschichte derselben erschließen.

Beide lassen sich ableiten von länglichen, wurmförmigen, segmentirten Organismen. Die Segmentation zeigte sich in der Bildung von primitiven Ausstülpungen des Entoderms, welche als Mesoderm, d. h. als Coelom sich constituirt hatten. Ein Centralnervensystem als Platte oder als Rohr bestand in der ganzen Länge des Körpers. Dessgleichen gab es eine »gouttière médio-dorsale, ouverte dans l'archenteron, un organe tubulaire ou un cylindre plein«, die Chorda dorsalis, die allen Chordaten vererbt worden ist. Längsmuskeln, die aus den primitiven Coelomtaschen herkommen, sorgten für die Locomotion dieser Vorfahren.

Das vorderste Körperende unterschied sich aber von dem Haupttheil des Körpers durch die Abwesenheit des Coeloms und der Chorda, es enthielt nur »une vésicule préchordale, hypo-

blastique«. Der Boden dieser Vésicule préchordale ward aus vier Längsreihen von Schleimzellen gebildet — der Hypobranchialrinne. Das Stomodaeum mündete in diese Vésicule préchordale. Zwischen erstem und zweitem Segment — also zwischen Vésicule préchordale und dem ersten coelom-producirenden Segment des Körpers — gab es ein entodermales Diverticulum, das aus dem Boden des Entoderms entstanden, rechts als Blindsack, links als sich nach außen öffnender Canal bestand — die kolbenförmige Drüse des *Amphioxus*. Die Vésicule préchordale war »probablement« erweitert und hatte einen größeren Durchmesser als der übrige Theil des Körpers. »Conformément à l'opinion de BALFOUR« gab es wahrscheinlich Saugnapfe in der Umgebung des Mundes.

Der After lag am hintersten Körperende, in ihn mündete das Nervenrohr.

Die Mesoblastsomen standen an der ventralen Körperseite in Zusammenhang mit einander, bildeten also ein einziges Enterocoel; an der Rückenseite waren die Somiten aber segmentirt, wie bei den meisten heutigen Anneliden.

Es gab ein lacunäres Blutgefäßsystem: ein Längsraum unter dem Darm, ein anderer zwischen Darm und Nervensystem, der Blutstrom lief im ersten von hinten nach vorn, umgekehrt im zweiten. Bogenförmige Lacunen setzten beide Räume in Communication, besonders zu den Seiten der Vésicule préchordale und der vordersten Stammessegmente. Losgelöste Mesodermzellen fungirten als Blutkörperchen und bewirkten durch ihre gelegentliche Festsetzung und Proliferation das Entstehen von Bindegewebe. Die Coelomtaschen mochten vielleicht auch gelegentlich Nierenfunctionen vollziehen, sei es, dass sie die Excretionen wieder in den Darm entleerten, sei es, dass sie besondere Öffnungen nach außen gewannen.

Die Athmung verlief wahrscheinlich, wenigstens theilweise, im vordersten Darmabschnitt, oder an Darmtaschen, die zwischen den Lacunenbogen sich bildeten, und sich allmählich sogar bei den Nachkommen nach außen öffneten — bei den Tunicaten freilich nur ein Paar, an den Vésicules préchordales, acht oder neun bei den späteren Fischen, eine viel größere Zahl bei den Cephalochorden.

»Des organismes constitués comme les formes hypothétiques que nous venons de définir et que nous désignons sous le nom

de Protochordes présentaient l'ensemble des caractères distinctifs communs aux Urochordes, aux Céphalochordes et aux Vertébrés que nous considérons comme trois rameaux distincts de la souche primitive.»

»Les Archiannélides actuels et plus particulièrement les Protodrilus se rapprochent beaucoup de nos Protochordes hypothétiques, si l'on fait abstraction de la notochorde.»

- 4) Einmal so weit gediehen, gehen die phylogenetischen Schlüsse immer weiter in die Urzeiten zurück, und es wird angenommen, dass sehr geringfügige Modificationen derlei Protochordaten gestatteten, sich entweder auf dem Rücken oder auf dem Bauche zu bewegen: danach ward also das Nervensystem der einen ein Rückenmark, das der anderen ein Bauchmark. BALFOUR habe schon sehr beträchtliche Gründe angeführt, wonach das obere Schlundganglion mit dem Vorderhirn der Chordaten zu homologisiren sei, und da sich bei Ascidien das Centralnervensystem aus zwei seitlichen an einander liegenden Hälften bilde, so sei es auch erlaubt, eine ähnliche Bildungsweise für die Anneliden und für die ersten segmentirten Geschöpfe anzunehmen. Dann aber lässt sich sehr gut die Möglichkeit einer Lagen-Veränderung des Mundes begreifen.

»En admettant que des vers annelés, ayant un système nerveux constitué à la façon de celui des Protodrilus ont précédé les Protochordes et ont été la souche de ces derniers, l'on peut s'expliquer la disparition de l'anneau oesophagien et la fusion des ganglions céphaliques avec les extrémités des cordes nerveuses ventrales, en admettant que la bouche a cheminé d'arrière en avant, le long du plan médian encore libre de toute cellule, chaque moitié du système nerveux innervant la moitié correspondante du corps. La bouche a pu en arriver à siéger entre les ganglions céphaliques, voire même en avant de ces derniers, qui se sont réunis entre eux, en arrière de la bouche, pour devenir le proencéphale des Protochordes. L'exemple des Péripatés est là pour montrer que des connexions commissurales médianes peuvent disparaître dans le cours de l'évolution ontogénique. Nous pensons donc que la bouche des Protochordes peut être homologue à celle des Annélides et que des déplacements de l'orifice buccal ont pu marcher de pair avec le renversement du corps chez les organismes segmentés, issus des Archiannélides primitifs, et qui sont devenus les Protochordes.» (l. c. p. 418 ff.)

In der IX. Studie habe ich schon Gelegenheit gehabt, mich über die Folgerungen auszusprechen, welche Dr. SEELIGER in seinen Arbeiten über Tunicaten, gleichfalls gestützt auf embryologische Thatsachen und biogenetisches Grundgesetz, aufgestellt hat. Der Leser erinnert sich vielleicht, dass Dr. SEELIGER schließlich dazu gelangte, in der Ascidienlarve drei Segmente zu erkennen, deren vorderste beiden, Kopf und erstes Rumpfssegment, zum Vorderleibe der Ascidienlarve geworden seien, während das dritte den Larvenschwanz bilde.

Gegen die Argumente, welche Dr. SEELIGER aus der Embryologie zu Gunsten dieser seiner Anschauung beibrachte, und die wesentlich auf dem eigenthümlich gefassten Begriffe des »Segments« und seiner mehr oder weniger deutlichen Erkennbarkeit im Embryo basirten, richtete ich meine Einwürfe — und ich bin um so mehr befriedigt, ähnliche Argumente, z. Th. sogar in denselben Wendungen seitens der Herren VAN BENEDEN und JULIN gegen die Thesen von Dr. SEELIGER gerichtet zu sehen (l. c. p. 398 ff.), als die Kritik derselben bereits gedruckt war, ehe die meinige ihnen bekannt geworden sein konnte.

Die Differenz besteht in den Fragen: ob jegliche phylogenetisch nachweisbare Segmentbildung auch ontogenetisch recapitulirt werden müsse? zweitens aber: an welchen Kennzeichen man erkennen könne, ob phylogenetisch vorhanden gewesene Metameren ontogenetisch unterdrückt seien?

Wie ich gegenüber Dr. SEELIGER diese Argumentation zur Anwendung brachte, wo es sich um das vermeintliche Schwanzsegment handelte, und darin die Zustimmung der Herren VAN BENEDEN und JULIN gefunden habe, so muss ich dieselbe Argumentation gegen diese Letzteren kehren, wenn es sich darum handelt, den morphologischen Werth ihrer »Vésicule préchordale« festzustellen. Denn in der Auffassung dieser Bildung ruht das A und O der ganzen oben dargestellten Phylogenie der Tunicaten, Uro-, Cephalo- und anderer Chordaten.

Die Herren VAN BENEDEN und JULIN werfen SEELIGER mit Recht vor, dass, wenn der Ascidien Schwanz nicht als segmentirt angesehen werden könne, weil man bei seiner ersten Formation in dem Embryo keine Metamerisation wahrnehme, auch die Vertebraten, Anneliden und Arthropoden nicht als segmentirte Thiere angesehen zu werden brauchten, denn auch bei ihnen träte die Segmentation erst auf, nachdem die großen Organsysteme im Ganzen angelegt seien.

»A ce titre il faudrait soutenir aussi que les Vertébrés pas plus que les Annélides et les Arthropodes, ne sont des animaux segmentés. Nous savons en effet que chez tous les Vertébrés, depuis les Cyclostomes et les Sélaciens jusqu'aux Mammifères, le mésoblaste constitue au début une formation continue et indivise, étendue dans toute la longueur du corps de l'embryon. Les protovertèbres naissent par métamérisation secondaire de la plaque vertébrale; les cavités céphaliques des Cyclostomes et des Sélaciens résultent de la subdivision du mésoblaste céphalique, au moment de la formation des fentes branchiales« etc. etc. (l. c. p. 398 ff.)

Dass ich mit diesen Einwürfen gegen die Behauptungen SEE-LIGER's vollkommen einverstanden bin, brauche ich nicht zu wiederholen: aber ich frage, ob dieselben nicht auch die gleiche Tragweite mit Bezug auf die »Vésicule préchordale« der belgischen Forscher haben?

Das Raisonnement, auf welches dieselben sich stützen, ist das folgende:

»Si, comme nous l'avons fait plus haut, l'on compare la larve des Ascidien à celle de l'Amphioxus, il ne peut y avoir aucun doute [?] quant à l'existence, chez cette dernière, d'une vésicule préchordale homologue à celle des Ascidien. Or, cette vésicule, placée à l'extrémité antérieure du tronc, en avant des premiers somites mésoblastiques et par conséquent en avant de la région segmentée du corps, ne peut être considérée, ni comme un segment somatique ni comme un composé de segments. Ce qui, dans notre opinion, caractérise essentiellement la segmentation c'est la présence réelle ou virtuelle d'une double série latérale de diverticules coelomiques. L'étude du développement de l'Amphioxus montre que l'extrémité céphalique, avec la vésicule préchordale qu'elle renferme n'est comparable qu'au lobe céphalique des vers segmentés.

»Si l'on admet que la partie du corps des larves d'Ascidien qui renferme l'ébauche du sac branchial est homologue à l'extrémité céphalique de l'Amphioxus, pourvue de sa vésicule préchordale, l'idée d'une composition segmentaire du sac branchial, supposant un rapprochement avec une série de segments somatiques tels qu'ils existent seulement dans le tronc de l'Amphioxus, doit être complètement écartée.« (l. c. p. 406.)

Wenn man aber diese behauptete Homologie der beiden sog. Vésicules préchordales nicht zugiebt — nun so fallen eben auch alle die von den Herren VAN BENEDEN und JULIN gezogenen Konsequenzen *ipso facto* weg

Die »Vésicule préchordale« des *Amphioxus* mag vielleicht einem Segment entsprechen, obwohl das mit vielem Recht bezweifelt werden kann: aber ohne Weiteres die Homologie dieser Bildung mit der »Vésicule préchordale« der Ascidien zu behaupten, wenn so verschiedenartige Dinge aus der einen und der anderen hervorgehen, scheint etwas gewagt, und nur Dank dieser Auffassung des morphologischen Werthes der »Vésicule préchordale« ist man gezwungen, nicht nur die Kiemenspalten des Branchialsackes der Ascidien für nicht homolog denen des *Amphioxus*, sondern auch den Endostyl der Tunicaten für nicht vollkommen homolog der Hypobranchialrinne des *Amphioxus* zu erachten. Wer sich meiner Darstellungen dieser Organe und der identischen Bildung bei *Ammocoetes* erinnert, wird sehr unglaublich sein, wenn er liest, diese so specialisirten und so übereinstimmenden Bildungen der Tunicaten, des *Amphioxus* und des *Ammocoetes* seien nicht homolog, wenn er weiterhin sich vorstellen soll, der Process der Kiemenspaltenbildung bei Tunicaten und *Amphioxus* habe sich gesondert entwickelt, während es gerade charakteristisch für Beide ist, dass die Hypobranchialrinne so weit reicht, wie der Branchialtheil des Darmes. Und wenn er dann erfährt, dass der ganze Branchialsack der Tunicaten mit seinen zahllosen Kiemenspalten, dem Endostyl, den Peribranchialsäcken, den Blutgefäßen, Nerven, Muskelreifen etc. etc. nur dem prächordalen Theil des Darmes mit den vorderen Entodermsäckchen des *Amphioxus* entsprechen soll, wie HATSCHEK sie beschrieben hat, so wird er gleich dem Schreiber dieser Zeilen bescheidene Zweifel, wie an der ausreichenden Feststellung der embryologischen Daten, so auch an der vollkommenen Interpretation des biogenetischen Grundgesetzes nicht unterdrücken können.

Diese Zweifel stützt er vor allen Dingen auf die auch von den belgischen Forschern oft und nachdrücklich hervorgehobene Thatsache der Degeneration, die aller Orten in der Organisation der Tunicaten hervortritt. Dass der ganze Schwanz verloren geht, mit ihm der After, der ganze hintere Darmtheil, die Chorda dorsalis, der hintere Theil des Centralnervensystems, dass ferner in der Entwicklung des vorderen Körpertheils so auffallende Bildungen sich documentiren, wie die der Sinnesorgane im Inneren des sog. Ganglions, der sonderbaren Ausstülpung des definitiven Darmes und Afters, der merkwürdigen und von VAN BENEDEN und JULIN, wie es scheint, vortrefflich eruirten und dargestellten Bildung des Herzens und der an seiner Bildung participirenden Elemente — das Alles

sollte meines Erachtens überaus vorsichtig machen vor einer allzu dogmatischen Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes.

Die Herren VAN BENEDEN und JULIN bringen selbst die allerbemerkenswerthesten Umstände zur Sprache, welche die Einflüsse ermessen lassen, die ein degenerirender oder wenn man will reducirender Drang der Organisation auf den Gang der Ontogenese ausübt: ich will nur an die Darmanlage bei *Clavelina* erinnern, die in der Larve gar nicht vollständig ausgearbeitet wird, sondern nach der Bildung der Chorda mitsammt dieser sofort zu Grunde zu gehen anfängt, ohne auch nur vorher zu einem Darmrohre sich zu gestalten (l. c. p. 386). Wie früh diese degenerirende Tendenz sich in die Ontogenese einschleicht, würde sehr interessant sein, einmal festzustellen: es würde sich wahrscheinlich ergeben, dass sie schon bis in die Furchung eingreift und verkürzend, vernichtend, umstellend und in jeder Weise den regulären Gang ererbter Entwicklung durchkreuzend eben jene paradoxen Entwicklungsphänomene hervorruft, die so sehr den Schein primitiver Gestaltung erwecken konnten und doch vielleicht so sehr von solcher primitiven Einfachheit entfernt sind.

VAN BENEDEN und JULIN haben sich aber nicht darauf beschränkt, im Allgemeinen meine Degenerationshypothese anzugreifen, sondern sie haben die Facta in Zweifel zu ziehen gesucht, auf die ich mich in den oben genannten Studien stützte. Auf diesem Boden unzweideutige Rede und Antwort zu stehen, bin ich aber nicht nur erbötig sondern verpflichtet.

Ich muss zunächst den Leser bitten, sich der Darstellung zu erinnern, welche ich in der VIII. und IX. Studie von den Verhältnissen der Thyreoidea und der von mir sog. Pseudobranchialrinne gegeben habe. Ich betonte, dass die Homologie der Thyreoidea der Fische und höheren Wirbelthiere und der Hypobranchialrinne der Tunicaten und des *Amphioxus* von den beiden, einander entgegengesetzten Doctrinen acceptirt werde, und dass für Beide der merkwürdige Hypobranchialsack des *Ammocoetes* das Bindeglied sei. Der Unterschied war aber, dass ich die phylogenetische Entwicklungsreihe umgekehrt annehme, als die bisher geltende Auffassung, und dass ich das *Ammocoetes*-Gebilde als eine larvale Interpolation ansehe, die bei Tunicaten und *Amphioxus* dauernd geworden ist.

Ich stützte diese meine Auffassung besonders auf das Vorkommen der Pseudobranchialrinne, welche ich mit der Schlundwimperrinne

der Tunicaten verglich. Meine Argumentation ist dabei die folgende gewesen. Die Pseudobranchialrinne geht factisch hervor aus der nicht mehr zum Durchbruch gelangenden beiderseitigen vordersten Entodermausstülpung des *Ammocoetes*, welche der Spritzlochspalte der Selachier und Ganoiden, der Pseudobranchie der Teleostier homologisirt werden muss. Ohne eine vorher vorhandene und der Spritzlochspalte gleichzusetzende Kiemensackbildung würde es nie zu einer, jedenfalls nicht zu dieser Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* gekommen sein: ist es also richtig, dass diese Wimperrinne mit derjenigen, welche als »Sillon péricoronal« oder als »Schlundwimperrinne« bei den Tunicaten bekannt ist, sich homologisiren lässt, so folgt, dass auch diese letztere sich nur aus einer früher bestanden habenden Spritzlochspalte ableiten lässt, mit anderen Worten, dass Schlundwimperrinne der Tunicaten, Spritzlochtasche der Selachier, Pseudobranchie der Teleostier und weiterhin auch Tuba Eustachii der höchsten Wirbelthiere und des Menschen homolog sein müssen.

Ich habe weiter gefolgert: da diese beiden Rinnen, die Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* eben sowohl wie die Schlundwimperrinne der Tunicaten in functionellem Zusammenhange mit dem Endostyl der Tunicaten resp. dem Hypobranchialsack des *Ammocoetes* stehen und die von diesem secernirten Schleimmassen in die Nähe des Mundes befördern, so kann man diese Function des Endostyls als eine wahrscheinlich erst zu der Zeit entstandene betrachten, in welcher auch diese Wimperinnen zu Stande gekommen sind; sie kann also schwerlich existirt haben zur Zeit, da statt der Pseudobranchialrinne eine offene Spritzlochspalte bei den Vorfahren des *Ammocoetes* bestand. Wenn also der Endostyl rechtmäßigerweise mit der Thyreoidea der Selachier etc. homologisirt wird, so dürfte nicht die Schleim secernirende Function und entsprechende Structur des Hypobranchialsackes des *Ammocoetes*, sondern die sich in Follikel auflösende, als Thyreoidea bekannte ventrale Ausstülpung des Darms als das Prius betrachtet werden. Die Ableitung der Thyreoidea vom Endostyl, und damit die Ableitung der Vertebraten von den Tunicaten würde dadurch missglücken, so weit diese Organe dabei in Frage treten. Dann müsste also für die Thyreoidea eine andere Herkunft ausfindig gemacht werden, und diese suchte und suche ich in einer unpaar gewordenen, ventral gerückten entodermalen Kiemensackbildung.

Gegen diese Argumentation wenden sich nun die belgischen Autoren und greifen die thatsächlichen Angaben an, auf welche ich mich stütze.

Zunächst bezweifeln sie die Identität der verglichenen Wimperinnen zufolge der vermeintlich sehr verschiedenartigen Constitution der betreffenden Wimperapparate bei Tunicaten und *Ammocoetes*. Diesen Zweifeln liegt zu Grunde die Angabe SCHNEIDER's über die Verhältnisse des Wimperapparates bei *Ammocoetes*.

Es heit auf p. 455:

»Dohrn décrit comme Schneider« — dessen Beschreibung vorher wörtlich citirt wird — *»la partie de ces sillons ciliaires qui est située en avant de l'orifice thyroïdien et les bandes ciliaires qui règnent à la voûte de la cavité branchiale; mais tandis que Schneider fait aboutir les sillons latéraux que Dohrn appelle sillons pseudobranchiaux à une gouttière unique et médiane qui se prolongerait jusqu'à l'entrée de l'estomac, Dohrn fait déboucher les deux sillons latéraux dans l'orifice de la glande thyroïde et il ne dit mot de l'extension de ces organes, confondus en un sillon unique en arrière de cet orifice. Il est singulier que Dohrn ne signale pas ces divergences entre sa description et celle de Schneider, et qu'il nous laisse dans le doute sur l'existence ou la non-existence de la partie de l'appareil située en arrière de l'orifice. Cette partie existe-t-elle ou n'existe-t-elle pas? Nous en sommes réduits après le travail de Dohrn, à nous poser cette question sans pouvoir la résoudre. Cependant il semble résulter d'un passage de son mémoire que, lui aussi, admet une prolongation des gouttières ciliaires latérales en arrière de l'orifice.*

»Nous trouvons en effet à la page 55: *»Ich habe der Entwicklung dieser beiderseitigen Wimperrinnen besondere Theilnahme geschenkt, und kann mit größter Bestimmtheit aussprechen, dass der, vor der Mündung gelegene Theil derselben der letzte Rest der vordersten, blinden Kiementasche ist, welche nicht zum Durchbruch gelangt.«* Le mot *vor* est imprimé en italique par l'auteur lui-même. Il semble que nous devons en conclure, qu'une partie des »Wimperrinnen« se trouve en arrière de l'orifice. S'il en est ainsi, il est regrettable que Dohrn ne nous ait pas appris ce qu'il faut croire de l'affirmation de A. Schneider, qui fait aboutir les sillons latéraux non pas à l'orifice thyroïdien mais au sillon unique et médian situé en arrière de cet orifice. Schneider a-t-il bien ou mal observé? Il est à regretter que Dohrn ne soit pas explicite sur ce point qu'il importerait d'élucider.

»Si Schneider a bien observé, il est évident que les rapports anatomiques entre ce système de gouttières ciliaires et l'organe thyroïdien de l'Ammocète sont assez différents de ceux qu'affecte la gouttière pericoronale des Ascidien avec l'endostyle.«

SCHNEIDER hat ganz gut beobachtet, und er hat auch richtig beschrieben, was er gesehen. Aber er beschreibt nur das, was der mehr oder weniger erwachsene *Ammocoetes* erkennen lässt. Er würde Anderes zu beschreiben gehabt haben, hätte er die Entwicklungsgeschichte des Kiemendarmes von *Ammocoetes* studirt. Er würde dann ohne Zweifel gesehen haben, dass die vor der Mündung des Hypobranchialsackes gelegenen beiden Wimperrinnen ganz und ausschließlich aus den ersten, an das spätere Velum grenzenden Entodermausstülpungen des Kiemendarmes hervorgehen und durchaus selbständig sich anlegen, ohne eine Fortsetzung in der ventralen Mittellinie des Kiemendarmes zu besitzen. Und diese beiden vorderen seitlichen Wimperrinnen bestehen mehrere Tage lang bei den jungen *Ammocoetes*, ehe eine neue mittlere Einsenkung der Länge nach von der Mündung des Hypobranchialsackes bis zum Oesophagus auftritt, eine Rinne, welche in der That nie in unmittelbarem Contact mit den beiden Pseudobranchialrinnen tritt, sondern nur in dieselbe Mündung einläuft (Taf. 5, Fig. 1—14). Wer das Zustandekommen dieser Bildungen nicht beobachtet hat, kann sehr leicht dazu geführt werden, diese Rinne für ein Continuum durch den ganzen Kiemendarm zu halten — aber dennoch ist es ein Irrthum, und wer genau auch auf die histologische Umformung der entodermalen Epithelien des Kiemendarmes achtet, wird bald inne werden, dass die Bildung der Wimperrinnen und ihrer sie herstellenden Zellen in naher Beziehung zu der gleichzeitig auftretenden Umwandlung vieler dieser Zellen in Schleim secernirende steht. Diese letztere Umwandlung beschränkt sich mit nichten auf den Hypobranchialsack allein, sondern macht sich an jedem Kiemensack geltend, wie später mit detaillirten Angaben und Abbildungen dargethan werden soll. Dieser Process der Differenzirung in Schleim- und Wimperzellen ist im Hypobranchialsack zur Virtuosität gediehen, aber durchaus gleichartige, nur im Grade verschiedene Processe finden im gesammten Kiemendarm statt.

Die belgischen Forscher sagen auf p. 457:

»Quand donc Dohrn affirme d'une part l'homologie entre les gouttières ciliées latérales des Cyclostomes et l'évent des Sélaciens, d'autre part l'homologie entre ces formations qu'il appelle gouttières pseudobranchiales et la gouttière péricoronale des Tuniciers, il est possible qu'il ait raison, mais il nous sera permis de dire que la preuve fait défaut.

»Si les observations de Schneider sont exactes, il nous paraît

évident, que le système des sillons et des bandes ciliaires de l'Ammocète n'est nullement comparable au sillon péricoronal des Tuniciers. D'une part il s'agit d'une formation mi-médiane, mi-latérale, mi-ventrale, mi-dorsale, intéressant toute l'étendue du mésenteron branchial, et n'affectant que des rapports éloignés avec l'orifice du corps thyroïde; d'autre part, d'un organe exclusivement latéral, s'ouvrant dans la gouttière hypobranchiale, et siégeant exclusivement à la limite antérieure de la cavité respiratoire. Le repli médio-dorsal de la muqueuse branchiale, sur les faces latérales duquel s'étendent des bandes ciliaires, se continuant en avant avec les sillons pseudo-branchiaux chez l'Ammocète, ne peut être comparé, à notre avis, aux dépendances médio-dorsales de la muqueuse branchiale des Tuniciers. Chez les formes les plus primitives des Ascidies, chez Clavelina, Ciona, Rhopalaea, Ecteinascidia, Corella et d'autres, au lieu d'un repli continu de la muqueuse, tel qu'on le trouve chez les Ascidies simples les plus spécialisées, on ne trouve qu'une série de languettes, indépendantes les unes des autres; cette formation n'est en rien comparable au repli médian, que Schneider a le premier décrit chez l'Ammocète. Il est facile de démontrer que le repli médio-dorsal du sac branchial des Ascidies les plus spécialisées est une formation secondaire procédant de ces languettes primitivement indépendantes les unes des autres.»

Ich will dem gegenüber kein besonderes Gewicht auf die Frage legen, wie die Herren VAN BENEDEN und JULIN »les formes les plus primitives« der Ascidien zu diagnosticiren verstehen: bei einer Discussion, wie der vorliegenden, sind ja eben die Kriterien dieser Unterscheidung recht eigentlich der principielle Differenzpunkt. Was mehr, was weniger specialisirt erscheint, ist darum noch lange nicht das Primitivere oder Abgeleitete. Aber ich möchte doch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass, wie ich mich nachträglich überzeugt habe, ich nicht der Erste gewesen bin, der den Vergleich zwischen dem gesammten Wimperapparat des *Ammocoetes* und der Ascidien gemacht hat, sondern bereits einen Vorgänger in meinem verstorbenen Freunde BALFOUR habe, welcher in seiner Darstellung der Entwicklung des *Ammocoetes* diesen Vergleich anstellt (Comp. Embryol. II. p. 79). Und da ich keine Kenntnis von diesem Vergleich BALFOUR's hatte, als ich meine VIII. Studie schrieb, so ist diese Übereinstimmung gewiss nicht unwesentlich für alle Diejenigen, welche sich abwartend zu der Entscheidung dieser Frage verhalten wollen.

In der That würde ein Vergleich und gar eine Homologisirung zwischen der Schlundwimperrinne der Tunicaten und der Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* unstatthaft sein, wenn VAN BENEDEN und JULIN Recht hätten, dass es sich handle auf der einen Seite »d'une formation mi-médiane, mi-latérale, mi-ventrale, mi-dorsale, intéressant toute l'étendue du mésenteron branchial, et n'affectant que des rapports éloignés avec l'orifice du corps thyroïde« auf der anderen Seite »d'un organe exclusivement latéral, s'ouvrant dans la gouttière hypobranchiale, et siégeant exclusivement à la limite antérieure de la cavité respiratoire«. Es würde mir natürlich nicht in den Sinn gekommen sein, derlei Vergleiche anzustellen, und schon in der IX. Studie habe ich das deutlich ausgesprochen. Aber die Pseudobranchialrinne allein lässt sich mit vollstem Rechte mit der Schlundwimperrinne vergleichen — und nur das habe ich behauptet.

Von der Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* lässt sich genau dasselbe aussagen, wie in den obigen Worten vom Sillon péricoronal: auch die Pseudobranchialrinne ist »un organe exclusivement latéral, s'ouvrant dans la gouttière hypobranchiale, et siégeant exclusivement à la limite antérieure de la cavité respiratoire«.

VAN BENEDEN und JULIN fahren dann fort:

»Nous doutons fortement, quant à nous, de l'homologie supposée entre les diverticules branchiaux de la première paire chez l'*Ammocète*, les évents des *Sélaciens* et les pseudobranchies des *Ganoides* et des *Téléostiens*. Il est possible cependant que l'avenir démontrera tout le bien fondé de cette opinion. Loin de nous aussi l'intention de révoquer en doute l'affirmation de Dohrn, quant à l'existence de sillons dits pseudo-branchiaux chez l'*Ammocète*. Nous nous bornons à dire: Dohrn n'a pas plus démontré que le sillon péricoronal des *Tuniciers* et des *Lamproies* est homologue des évents et de la pseudo-branchie des poissons, qu'il n'a établi que les organes thyroïdes et hypobranchiaux dérivent d'une paire de fentes branchiales, dont l'existence elle-même n'est que supposée.«

Aus diesen Worten und aus dem gleich anzuführenden Versuch, direct nachzuweisen, dass die Pseudobranchialrinne, selbst wenn sie aus der vordersten Entodermkiemensackbildung des *Ammocoetes* hervorgehe, doch nicht dem Spritzlochsack der Selachier entspreche, da dieser sich vielmehr mit der ersten, wirklichen und definitiven Kiemenspalte des *Ammocoetes* und *Petromyzon* homologisiren lasse, geht hervor, dass die belgischen Forscher in der That, was auch die scheinbare Concession »il est possible que l'avenir démontrera

tout le bien fondé de cette opinion« bedeuten möge, überzeugt sind, meine Ableitung der Pseudobranchialrinne aus einem Kiemensack, welcher dem Spritzlochsack homolog wäre, sei gänzlich unhaltbar.

Ich bin also genöthigt, diesen Nachweis zu verstärken und das um so mehr, als auf p. 470—471 der Arbeit VAN BENEDEN'S und JULIN'S sich Angaben befinden, die ich nur darum nicht rascher beantwortet und widerlegt habe, weil sie eingeleitet werden von der Bemerkung »*Ces recherches feront l'objet d'un mémoire qui paraîtra incessamment*«. Ich habe gewartet, um den Herren die Gelegenheit zu geben, ihren Widerspruch ausführlicher zu begründen¹.

An der eben citirten Stelle heißt es nun:

»*Plus récemment, l'un de nous, Ch. Julin a entrepris des recherches comparatives sur l'innervation de l'appareil branchial des Sélaciens et des Cyclostomes, afin de vérifier, si le mode d'innervation des différentes fentes branchiales est conforme à ce qu'il devrait être, si l'hypothèse émise par Dohrn relativement à la valeur morphologique des gouttières dites pseudobranchiales et du corps thyroïde était exacte.*

»*Ces recherches feront l'objet d'un mémoire qui paraîtra incessamment; voici les conclusions qui ressortent de ces recherches:*

»*1° Le nerf facial se comporte chez l'Ammocète, vis-à-vis de la première fente branchiale définitive, absolument comme le facial des Sélaciens vis-à-vis de l'évent (Scyllium catulus et Spinax acanthias). De même que chez les Sélaciens le nerf facial, comme l'ont décrit Gegenbaur (Hexanchus) et Balfour (Pristiurus), se divise en deux branches dont l'une, la plus volumineuse, passe en arrière de l'évent, l'autre, beaucoup moins considérable, en avant de cette fente, de même chez l'Ammocète le nerf facial fournit à la première fente branchiale deux branches: la postérieure plus importante se distribue en arrière de la fente, l'antérieure plus petite fournit en avant de cet organe. Il en résulte avec évidence que la première*

¹ Dies ist auch der Grund, warum die beiden, diese Studie begleitenden Tafeln nicht in der richtigen Reihenfolge stehen: sie waren schon ausgeführt Mitte Sommers 1886. Ich will übrigens gleich hinzusetzen, dass viel ausführlichere schriftliche und bildliche Darstellungen meinerseits in Vorbereitung sind, welche hoffentlich den weitgehendsten Ansprüchen genügen werden, möchte aber doch darauf hinweisen, dass der einfachste Weg zu einer Prüfung meiner Angaben und Behauptungen gewesen wäre, eine Nachuntersuchung vorzunehmen. Hier will ich noch aussprechen, dass ich alle dargelegten Thatfachen Herrn Dr. PAUL MAYER demonstirt habe und sein Zeugnis für ihre Authenticität anzuführen in der Lage bin.

fente branchiale des Cyclostomes est homologue de l'évent des Sélaciens.

»2°. *Chez l'Ammocète, le nerf glossopharyngien se comporte vis-à-vis de la seconde fente branchiale définitive de la même manière que le glossopharyngien des Sélaciens vis-à-vis de la première fente branchiale proprement dite de ces animaux.*

»3°. *Les nerfs branchiaux proprement dits se comportent chez l'Ammocète absolument de la même manière que chez les Sélaciens, conformément à la description qu'en a faite Gegenbaur chez Hexanchus.*

»4°. *Enfin, le corps thyroïde, chez un Embryon de Spinax acanthias, au moment de la naissance, reçoit plusieurs paires de nerfs disposés métamériquement. La première paire de ces nerfs thyroïdiens est fournie par les deux nerfs glossopharyngiens; la seconde paire, par les deux premiers nerfs branchiaux proprement dits. Nous ne pouvons encore affirmer d'une façon positive, quel est le nombre de paires de nerfs thyroïdiens, que reçoit le corps thyroïde; mais il y en a, à coup sûr, plus de deux, trois au moins.*

»On le voit, ce mode d'innervation du corps thyroïde du Spinax acanthias est en désaccord complet avec la manière de voir soutenue par Dohrn relativement à la signification morphologique du corps thyroïde. Si l'on tient compte de l'innervation, il est clair, que le corps thyroïde ne représente nullement une paire de fentes branchiales transformées, mais qu'il dépend, comme le montre le développement chez l'Ammocète, de plusieurs segments du corps. Si l'hypothèse de Dohrn était exacte, le corps thyroïde devrait être innervé par une paire unique de nerfs, qui prendraient naissance et chemindraient entre le facial et le glossopharyngien.»

Ich bedaure, diese Angaben als unhaltbar bezeichnen zu müssen. Es ist mir schwer verständlich, wie die beiden Autoren in den Irrthum haben verfallen können, der darin enthalten ist, zumal bereits durch die alte Arbeit von BORN und durch die neueren von AHL-BORN etc. die Verhältnisse der Kopfnerven einigermaßen ins Klare gebracht worden sind.

Ich sage: einigermaßen. Denn es ist nicht zu verkennen, dass noch viel fehlt, um sie gründlich zu kennen und beurtheilen zu können. Bisher hat die Embryologie wenig gethan, um die merkwürdigen Verhältnisse des Cyclostomenkopfes aufzuklären; und wenn auch die vortreffliche Arbeit FÜRBRINGER's über die Muskeln

und Nerven desselben einen sehr brauchbaren Anhalt liefert, so ist es nur um so unentbehrlicher geworden, durch die Embryologie Daten zu gewinnen, welche die Deutung schwieriger Verwicklungen und abweichender Beziehungen gegenüber den normaleren Verhältnissen des Selachierkopfes ermöglichen.

Die genauere Beobachtung der embryonalen Entwicklung des *Ammocoetes* ergibt nun entgegen den von VAN BENEDEN und JULIN aufgestellten Behauptungen, dass der Hauptast des Facialis unmittelbar aus seinem Ganglion hinter dem Pseudobranchialsack und vor dem ersten definitiven Kiemensack herabsteigt; dass ferner der Glossopharyngeus hinter diesem ersten Kiemensack gelegen ist — also genau das Gegentheil von dem, was die belgischen Autoren behaupten. Der Facialis weicht aber in besonderer Weise bei *Ammocoetes* von der Gestaltung, die er bei Selachiern hat, ab. Er erzeugt einen nach hinten gerichteten Hautast, welcher außen von der Ohrblase gelegen, sich mit den Ectodermzellen in Verbindung setzt und nach Art der Seitennerven sich verhält. Es ist vielleicht dieser Ast, welcher als Ramus communicans von den Autoren bei erwachsenen Exemplaren beschrieben worden¹. Im jüngsten Stadium der Entwicklung ist er aber noch selbständig, d. h. seine Fasern dringen nicht in die des Glossopharyngeus ein. Ich weiß nicht, ob dieser Ast die Ursache der Täuschung gewesen ist, in welche JULIN verfiel, als er die oben angeführten Thesen niederschrieb.

Kommt es also darauf an, den morphologischen Werth der Pseudobranchialrinne festzustellen, und kann es keinem Zweifel unterliegen, dass sie ausschließlich aus Materialien des ersten Paares der Entodermkiemensäcke gebildet wird, deren Lumen sich immer mehr verengert und eine Richtung einschlägt, wie ich sie auf Taf. 7 Fig. 17 der VIII. Studie abgebildet habe, während der Facialis ursprünglich, ehe die Umwandlung der Entodermtasche zur Rinne vollzogen ist, hinter ihr, der Nervus maxillaris inferior, also der Hauptast des Trigeminus, vor ihr verlaufen — so ist damit, so weit die Lagerung der Nerven entscheidend sein kann, unwiderleglich festgestellt, dass die Kiementasche, aus deren allmählicher Umwandlung die Pseudobranchialrinne hervorgeht, der Spritzlochspalte der Selachier homolog ist.

¹ Auf der Taf. 4 Fig. 10 ist dieser Nerv unrichtig wiedergegeben: er müsste kürzer sein und nicht in die Höhe steigen. Ich werde später genauere Abbildungen der einzelnen Schnitte geben, durch welche die Lagerung deutlicher wird.

Ferner: die erste definitive Kiemenspalte des *Ammocoetes*, die sich nach außen öffnet, und diese Öffnung bis in das *Petromyzon*-Stadium beibehält, hat vor sich den Haupt- und Muskelast des Facialis, hinter sich den Glossopharyngeus, über sich den Seitenorganast des Facialis, den sog. Ramus communicans. Diese Lagerungsbeziehungen der Nerven beweisen, dass die erste definitive Kiemenspalte des *Ammocoetes* der Hyoidspalte der Selachier gleichzusetzen ist.

Aber noch von einer anderen Seite her lässt sich diese Homologiebestimmung feststellen. Der Conus arteriosus des *Ammocoetes* zeigt in seinen frühesten Stadien ein deutliches Homologon der Spritzlocharterie, welche vor der ersten, d. h. der Spritzlochkiemenausstülpung, zwischen ihr und der Wandung des Stomodaeums, ehe dieselbe als Velum sich constituirt, verläuft, und somit den vordersten Arterienbogen, resp. Aortenbogen darstellt. In späteren Stadien scheint sich dies Gefäß vom Conus abzulösen und Verbindungen mit Venen einzugehen: darüber bin ich noch nicht zu voller Klarheit gekommen, was Niemand Wunder nehmen wird, der die Schwierigkeit der Feststellung von Blutlaufverhältnissen des *Ammocoetes* aus Erfahrung kennt.

Also auch dies wichtige Verhältnis stimmt zu der von mir festgestellten Homologiebestimmung der Pseudobranchialrinne und überführt meine Gegner des Irrthums. Es ist also in keiner Weise um die Anerkennung des Umstandes herumzukommen: die Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* ist hervorgegangen aus einem Homologon der nicht mehr nach außen durchbrechenden Spritzlochtasche.

Um so wichtiger wird nun aber die Entscheidung der Frage: sind Schlundwimperrinne der Tunicaten und Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* homologe Organe? Die belgischen Autoren sagen Nein! Sie motiviren ihr Nein mit den oben p. 315 angeführten Argumenten. Aber wir sahen, dass die Argumente auf einer Verkennung des wirklichen Thatbestandes im Kiemendarm des *Ammocoetes* basirt waren, dass VAN BENEDEN und JULIN die Pseudobranchialrinne nur für einen Abschnitt eines in seiner Totalität den ganzen Kiemendarm begreifenden Wimpersehrnur-Apparates nahmen, wie SCHNEIDER ihn beschrieben hat, dass sie sagten: »d'une part il s'agit d'une formation mi-médiane, mi-latérale, mi-ventrale, mi-dorsale, intéressant toute l'étendue du mésenteron branchial, et n'affectant que des rapports

éloignés avec l'orifice du corps thyroïde; d'autre part, d'un organe exclusivement latéral, s'ouvrant dans la gouttière hypobranchiale, et siégeant exclusivement à la limite antérieure de la cavité respiratoire.»

Auf diese vermeintliche Verschiedenheit der beiden Bildungen basiren sie ihren Widerspruch. Diese Verschiedenheit existirt aber nur in ihrer Vorstellung, welche sie auf die Beschreibung SCHNEIDER's hin gebildet haben: hätten sie die Entwicklungsgeschichte der Pseudobranchialrinne studirt, so würden sie gezwungen worden sein, anzuerkennen, dass die Pseudobranchialrinne eben so ausschließlich seitlich ist, wie die Schlundwimperrinne, dass sie sich gleichfalls direct in die Mündung des Hypobranchialsackes einsenkt, und dass sie eine, von den übrigen später auftretenden Wimpersehnüren des Branchialraumes distincte Bildung ist, genau eben so wie die Schlundwimperrinne der Tunicaten verschieden ist von den übrigen Wimperinnen ihres Branchialdarmes. Beide Organe sind also durchaus identisch in den angeführten Beziehungen und müssen für homolog erachtet werden mit demselben Recht, mit welchem der Hypobranchialsack des *Ammocoetes* für homolog angesehen wird der Hypobranchialrinne der Tunicaten.

Wenn nun diesem Schluss nicht ausgewichen werden kann, so folgt, dass auch die Schlundwimperrinne aus einer Entodermtasche hervorgegangen sein muss, welche derjenigen homolog war, die wir bei *Ammocoetes* als das Prius der Pseudobranchialrinne und als Homologon der Spritzlochtasche der Selachier erkannt haben, von der aber vielleicht in der Entwicklung der Tunicaten keine deutlichen Spuren mehr erkennbar sind. Weiter: wie man ex ungue leonem erkennt, so muss man auch aus der Spritzlochtasche einen Branchialdarm erschließen, welcher demjenigen der Selachier in so weit gleich, dass er auf fischartige Vorfahren schließen lässt. Die Pseudobranchialrinne aus der Spritzlochtasche hervorgehen lassen, die Schlundwimperrinne aber nicht, wäre nur dann logisch, wenn man auch Abstand davon nehmen wollte, die beiderseitigen Hypobranchialapparate als Homologa — meinethalben aber auch nur pro parte — zu nehmen; hält man aber an dieser Homologie fest, so vermag ich keine Möglichkeit zu sehen, die Homologie der beiden Wimperrinnen abzuleugnen, — und weil mir eben der Thatbestand der Entwicklung der Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* aus dem vordersten Entodermisack bekannt war, so vermaß ich mich schon in der V. Studie den Beweis der Abstammung der Tunicaten von fischartigen Vorfahren »vollkräftig« zu liefern und glaube, mein Versprechen eingelöst zu haben.

Ist aber der Schluss nicht abweisbar, dass Vorfahren der Tunicaten existirt haben, welche einen Kiemendarm mit Kiemenspalten nach Art des *Ammocoetes* besaßen, nun so ist auch der weitere Schluss berechtigt, dass auch andere Pertinenzien des Kiemendarmes des *Ammocoetes* den Vorfahren der Tunicaten zukamen — so die Kopfhöhlen, die Hirnnerven, die Kiemenbogen etc. etc. Dann aber haben wir eben einen fischartigen Organismus vor uns, den wir als relativen Stammvater der Tunicaten anzusehen haben, von dem die Letzteren durch Degeneration und Reduction der meisten, durch erneute Differenziation einiger Charaktere und Structuren hergeleitet werden müssen.

Verhält es sich nun aber so und nicht anders mit der Pseudo-branchialrinne des *Ammocoetes* und der Schlundwimperrinne der Tunicaten, muss letztere von der ersteren, nicht umgekehrt hergeleitet und verstanden werden, so sehe ich keinen Grund ein, der ein umgekehrtes Verfahren für das Endostyl der Tunicaten und den Hypobranchialsack des *Ammocoetes* nothwendig machte. Beide Organe sind essentiell schleimproducirende Bildungen: das ist einstweilen Alles, was wir davon wissen — und es ist wenig genug. Wir wissen nicht, was für Schleim sie bilden, wie sie ihn bilden und wozu er gebildet wird. Wir vermuthen nur, dass diese Schleimproduction mit der Nahrungsaufnahme in Beziehung steht, ob rein mechanisch oder auch chemisch, steht dahin. Bei *Ammocoetes* kann man aber, wie ich vorhin schon hervorhob, erkennen, dass die Schleimproduction nicht ausschließlich auf den Hypobranchialsack concentrirt bleibt, sondern auch an anderen Stellen des Kiemendarmes geschieht, und dass viele Epithelzellen entsprechende Umwandlungen erfahren.

Bemerkt man aber, dass die Ernährung des *Ammocoetes* in der Weise geschieht, dass Schlamm verschluckt wird, in welchem eine Menge mehr oder weniger großer Mineralien enthalten sind, so begreift sich, dass die ganze Wandung des Kiemendarmes entweder durch Cuticulabildung oder durch eine Schleimschicht vor mechanischer Verletzung bewahrt werden musste. Und ich habe an anderer Stelle hervorgehoben, dass solche Mineralien schon zu sehr früher Zeit im Darm des *Ammocoetes* gefunden werden, zu einer Zeit, in der kaum die Hälfte des Dotters resorbirt ist und eine bequeme Entleerung der Fäces kaum Platz greifen kann. Da ist es denn sehr verständlich, dass eine dichte Schleimschicht die aufgenommene Schlammmasse einhüllt und eine entsprechende Wimperbewegung

dafür sorgt, dass einmal der Schleim an alle verwendbaren Stellen hingeleitet werde, dann aber auch vielleicht die Weiterbeförderung der schleimumhüllten Schlammartikel unterstütze. Und solche Wimperzellen zeigt wie der ganze Darm des *Ammocoetes* so auch in der von SCHNEIDER zuerst beschriebenen Einrichtung der Kiemendarm.

Dass nun auch ähnliche Schleimapparate und Wimperschnüre bei den Tunicaten existiren, ohne dass dieselben Schlamm oder andere mechanisch verletzende Nahrung zu sich nehmen, kann vielleicht so erklärt werden, dass die Schleimmassen dazu dienen, die mit dem Meerwasser aufgenommenen Nahrungspartikel festzuhalten und durch die Wimperrinnen in den Oesophagus gelangen zu lassen. Dies wird sich vielleicht durch directe Beobachtung wahrscheinlich machen lassen. Welcherlei Umwandlungen und welche functionellen Beziehungen indess der ganze Kiemendarmapparat der Tunicaten durchgemacht haben mag, muss wohl einstweilen dahingestellt bleiben — sie sind jedenfalls von allerbeträchtlichstem Umfange gewesen.

Dabei wird wahrscheinlich auch die Ausdehnung des Endostyls so zugenommen haben, wie sie heute sich vorfindet. Diese Ausdehnung für uranfänglich zu halten und umgedreht zu schließen, dass die des *Ammocoetes* eine nachträgliche Einschränkung erlitten und bei den Fischen und höheren Wirbelthieren schließlich zu der abgeschnürten Thyreoidea geführt habe, ist natürlich nicht als in sich unwahrscheinlich zu bezeichnen, streitet aber einigermaßen gegen die eben durchgeführte Ableitung der Schlundwimperrinne von einer präexistirenden Spritzlochspalte.

Freilich bemühen sich VAN BENEDEN und JULIN auch für die Thyreoidea der Selachier den Nachweis zu führen, dass sie früher eine beträchtlichere Ausdehnung entlang der ventralen Mittellinie des Kiemendarmes gehabt haben müsse — aber auch dieser Versuch muss wohl als missglückt angesehen werden. In dem oben p. 316 abgedruckten Alinea 4 ist offenbar eine solche Tendenz durchscheinend. Ich habe dagegen das Folgende zu bemerken.

Ein »Embryo« von *Acanthias* »au moment de la naissance« misst 250—260 mm. Eben so groß sind die eben geborenen »Embryonen« von *Mustelus*. Die Thyreoidea aber legt sich an bei *Mustelus*-Embryonen von 16 mm Länge. Wenn dieselben 30 mm Länge erreicht haben, schnürt sie sich vom Boden der Mundhöhle ab, bei einem Embryo von 40 mm ist sie schon eine Strecke weit vom Mundhöhlen-

boden entfernt. Bei ihrer Anlage wenden sich drei Nerven von beiden Seiten auf sie zu: der Ramus mandibularis trigemini und der Ram. buccalis und hyoideus des Facialis. Sehr bald erscheinen auch an der Unterseite der Thyreoidea Ausläufer des Hypoglossus. Vom Glossopharyngeus, oder gar vom Vagus ist um die Zeit, da die Thyreoidea noch mit dem Mundhöhlenboden zusammenhängt, oder eben von ihm abgeschnürt ist, in der Nähe derselben gar keine Rede. Keiner von den oben erwähnten Nerven scheint aber die Thyreoidea wirklich zu innerviren, es sind nur die Ausläufer derselben in ihrer Nähe zu bemerken.

Je weiter die Entwicklung des Embryo vorschreitet, um so mehr concentrirt sich der gesammte Branchialapparat an der Bauchseite; die Zwischenräume zwischen den Kiemenspalten werden geringer, die knorpligen Kiemebogen rücken näher zusammen, eben so verkürzt sich der Conus arteriosus, die von ihm ausgehenden Arterienbogen rücken relativ näher an einander, und mit ihnen natürlich auch die Musculatur und die Nerven.

Die Thyreoidea aber, abgelöst vom Mundhöhlenboden, wächst nach hinten, resp. in die Breite, sie bildet Follikel, diese Follikel lösen sich zum Theile ab, und verschieben sich nach hinten und unten, wie es allgemein bekannt ist.

Wenn also der Embryo von der Größe von 16 mm bis zu der Größe von 260 mm herangewachsen ist, so haben sich längst Beziehungen ausgebildet, die man mit vollem Rechte secundäre nennen kann, und zu diesen Beziehungen dürfte es wohl auch gehören, dass Glossopharyngeus- und Vagusfasern sich in der Nähe der Thyreoidea vorfinden, besonders wenn man sich gegenwärtig hält, dass die Vascularisation der Thyreoidea von den ventralen Verlängerungen der Art. thyreo-spiracularis zuerst ausgeht.

Beweise für eine ursprünglich durch die ganze Länge des Kiemendarms sich erstreckende Ausdehnung der Thyreoidea, etwa in Gestalt des Endostyls der Tunicaten, sind also nicht beigebracht und die Wahrscheinlichkeit spricht nicht dafür, dass sie einmal beigebracht werden könnten. In dieser Hinsicht möchte ich noch das Folgende hier aussprechen.

Alles oben Auseinandergesetzte bezüglich der Ableitbarkeit der Schlundwimperrinne und Pseudobranchialrinne von einem der Spritzlochspalte homologen Kiemensacke könnte man anerkennen und doch behaupten, die Hypobranchialrinne sei ursprünglicher als die Thyreoidea. Man brauchte eben nur anzunehmen, dass die gemeinsamen

Vorfahren der Fische, Cyclostomen und Tunicaten diese Rinne in irgend einer mäßig ausgebildeten Form besessen hätten und dass diese Rinne bei den Tunicaten die gegenwärtige Entfaltung genommen, bei den Cyclostomen noch im *Ammocoetes*-Stadium eine hohe Function vollzöge, bei den Fischen und höheren Wirbelthieren indess völlig, d. h. bis auf den jetzigen Thyreoidearest rückgebildet sei.

Solche Annahme wird zwar durch nichts Entscheidendes unterstützt — aber sie wäre keineswegs widersinnig. Dann müsste natürlich der Versuch, den ich gemacht, die Thyreoidea als eine unpaar gewordene Kiemenbildung zu betrachten, aufgegeben werden.

Ich möchte aber; ganz abgesehen von den früheren Gründen, die ich zu Gunsten dieser letzteren Hypothese aufgeführt habe, noch das Folgende bemerken.

Die der Pseudobranchialrinne des *Ammocoetes* zu Grunde liegende Kiemensackbildung weicht in mehr als einer Beziehung von der Bildung der Spritzlochspalte der Selachier und anderer Fische ab. Zunächst bricht sie zu keiner Zeit, weder des embryonalen, noch larvalen, noch geschlechtsreifen Zustandes nach außen durch. Fernerhin bildet sie keine Kiemenblättchen mehr, auch nicht an der vorderen Seite, was doch noch bei allen wirklichen Fischen geschieht (vgl. Studie XI). Auch geht sie keinerlei secundäre Beziehungen zum Labyrinth ein, wie bei den Selachiern, Ganoiden und allen höheren Vertebraten.

Darf man nun als wahrscheinlich annehmen, dass sie in diesen Beziehungen primitiver geblieben sei, als die Spritzlochspalte z. B. der Selachier? Dass die auf sie folgenden Kiemenspalten die Bildung von Kiemenblättchen vollständig vorgenommen, jene vorderste aber nicht dazu gelangt sei? Ich glaube kaum, dass man ein Recht hat, solche Annahme zu machen. Denn dann würde auch consequenterweise angenommen werden müssen, dass die Spritzlochspalte der Fische selbständig oder nachträglich Kiemenblättchen gewonnen habe, während die anderen Kiemenspalten eben so wie die des *Ammocoetes* mit Kiemenblättchen schon längst ausgestattet gewesen wären. Ich glaube vielmehr, man hat jede Ursache, auch die Spritzlochspalte als ursprünglich vollständig mit Kiemenblättchen ausgestattet anzunehmen und umgekehrt zu argumentiren, dass sie bei den Fischen auf der hinteren Wand der Spalte erst nachträglich verschwunden seien, bei den Cyclostomen aber gänzlich rückgebildet wurden. Eben so, meine ich, wird Niemand glauben wollen, diese vorderste Kiemensackbildung bei *Ammocoetes* habe immer als Blind-

sack bestanden; man wird vielmehr auch in dieser Beziehung eine Rückbildung anzunehmen haben, wie sie ja auch bei vielen Selachiern und Ganoiden und bei allen Teleostiern während der individuellen Entwicklung stattfindet. Aber bei *Petromyzon* ist dieser Rückbildungsprocess weiter vorgedrungen: während bei Selachiern noch im embryonalen Leben die Spritzlochkieme vollkommen offen ist, bei Teleostiern wenigstens ihre dorsale Partie noch durchbricht, hat die embryonale Recapitulation dieses Processes bei *Petromyzon* schon völlig aufgehört. Dies zu betonen ist wichtig, weil es eben den Beweis liefert, dass auch in dieser Hinsicht die Cyclostomen nicht nur nicht primitiver, sondern abgeleiteter, reducirter sind, als die Fische.

Man darf nun aber dreist einen Schritt weiter gehen und aus den eben dargelegten Verhältnissen den Schluss ziehen, dass die Spritzlochspalte der Cyclostomenvorfahren nicht schlechter ausgestattet war, als jene der Fische es noch heute ist. Wie sie nämlich sicherlich eine äußere Mündung und Kiemenblättchen besessen haben muss, so wird man nicht der Schlussfolgerung ausweichen können, dass sie auch die zur vollen Ausstattung des ganzen Apparates gehörige Knorpelbildung besessen habe: also eben sowohl den vor der Spritzlochspalte sich findenden Spritzlochknorpel wie auch den dahinter liegenden Hyomandibular- resp. Hyoidknorpel. Beide fehlen, wie es scheint, bei *Petromyzon* wie bei *Ammocoetes*, und sie fehlen nicht nur den Erwachsenen, sondern sie werden beim Embryo gar nicht mehr angelegt.

Ich habe schon früher hervorgehoben, dass aus der Anwesenheit der den wahren inneren Kiemenbogen entsprechenden Knorpelstäbe aller übrigen Kiemenspalten man zu dem Schluss durchaus berechtigt sei, dass die Vorfahren der Cyclostomen auch Kiefer gehabt hätten. Sie sind eben so verloren gegangen, wie all' die übrigen hier bezeichneten Bildungen. Offenbar steht ein Theil dieser Veränderungen und Verluste im Zusammenhange mit der Umwandlung eines früher bestanden habenden Beißmaules in das jetzige Saugmaul¹ und mit der Lebensweise des *Ammocoetes* im Schlamme.

¹ Ich will bei dieser Gelegenheit eine Thatsache aussprechen, die ich seit Jahren festgestellt, aber noch keine Gelegenheit gefunden habe, mitzutheilen. BALFOUR hat zur Unterstützung seiner Annahme eines primitiven Saugmaules der Vertebratenvorfahren auch die Saugnäpfe der Amphibien herbeigezogen. Ich habe nun an mehreren Arten der Anuren und Urodelen die Bildung des Mundes und Kiemenapparates untersucht und konnte feststellen,

Die Musculatur ist freilich nicht oder nur zum Theil verloren gegangen, hat aber sehr beträchtliche Umbildungen erfahren. Darüber indess, wie auch über die Motive, welche ein so weites Übergreifen der Körper- d. h. Urwirbelmusculatur über den Kopf verursacht haben, will ich an dieser Stelle nicht sprechen, dazu findet sich später Gelegenheit. Ich will nur noch aus der Masse der Hemmungsbildungen, welche am Kopfe des *Ammocoetes* zu verzeichnen sind, den überaus wichtigen Umstand hervorheben, dass die gesammte Augenmusculatur in kaum erkennbarer Form in den jungen *Ammocoetes*-Larven vorgebildet wird und noch lange als mit Dotterplättchen erfüllte, der Chorda und der dorsalen Spitze des Entoderms anliegende, scheinbar aus letzterem herauswachsende bilaterale Zellmasse besteht, wenn bereits fast die ganze Körpermusculatur und die Kopfhöhlen als functionirende Organe erscheinen. Also auch hier ist eine Bildung zu verzeichnen, die auf ein Vorfahrenstadium schließen lässt, das sicherlich mehr Ähnlichkeit mit den heutigen Fischen hatte, als mit den Tunicaten, deren endocerebrales Auge wahrscheinlich nur den letzten Rest des paarigen Vertebratenauges darstellt.

Wenn es nun, wie mir scheint, unausweichlich ist, in all' den eben erörterten Beziehungen die *Ammocoetes*-Organisation als Reduction einer ehemaligen, höher gearteten, fischähnlichen anzusehen, so sehe ich keinen entscheidenden Grund ein, wesshalb der Hypobranchialsack des *Ammocoetes* einen umgekehrten Entwicklungsgang eingeschlagen haben sollte. Wenn eine Bildung wie die Spritzlochkieme eine Umwandlung erfahren konnte, wie sie sich factisch vollzogen hat, indem daraus eine Wimperrinne ward — warum sollte nicht eine Epithelausstülpung, wie sie ursprünglich in der Thyreoidea gegeben ist, sich zu einem Organ wie der Hypobranchialsack umwandeln können? Natürlich muss angenommen werden, dass diese Umwandlung zu einem phylogenetischen Zeitpunkt sich vollzog, wo noch die dauernde Verbindung derselben mit dem Darm die Regel

dass die Saugnäpfe der Ersteren in der That homolog sind mit den »Balancers« der Urodelen, wie BALFOUR (Comp. Embryol. p. 117) bereits behauptet. Diese »Balancers« sind aber nichts Anderes als die bereits von REICHERT in seiner »Vergl. Entw.-Gesch. d. Kopfes d. nackten Amphibien 1838« beschriebenen »Kopfextremitäten« und als solche homotyp den äußeren Kiemen, in so fern sie die äußere Kieme der Spritzlochspalte darstellen. Ich habe diese Homologie genau studirt und kann sie mit Bezug auf Muskeln, Nerven und Blutgefäße vollständig erweisen. Sonach kann das Saugmaul resp. die Saugnäpfe nicht als primitiver angesehen werden, als die äußeren Kiemen!

war, wo also eine Functionirung der Thyreoidea stattfand, die irgend welchen Bezug zur Kiemendarmhöhle hatte. Sollte meine Hypothese zu Recht bestehen, dass die Thyreoidea zwei nicht mehr nach außen durchbrechende, an der Bauchseite zusammengestülpte Kiemensäcke repräsentirt, so liegt der Annahme nichts im Wege, dass diese beiden Säcke eben so wie die übrigen Kiementaschen des *Ammocoetes* Schleim secernirten und dass allmählich diese Function an Stelle der Athmungsfuction die Oberhand gewann, eben so wie die schleimleitende Function der Pseudobranchialrinne die Oberhand über ihre sicherlich ursprünglichere Athmungsfuction gewann. Und wie die letztere dadurch zu ihrer Rinnengestalt gelangt, welche sie so unkenntlich machte, dass bisher nur ein Forscher, SCHNEIDER, sie überhaupt bemerkte, Niemand aber auf den Verdacht kam, in dieser Rinne die umgewandelte Spritzlochkieme wiederzuerkennen, ja ein Forscher wie VAN BENEDEN es nahezu als undenkbar bezeichnet, eine solche Umwandlung anzunehmen — so könnte sehr gut die Thyreoidea, als ursprünglich doppelte aber allmählich unpaar gewordene Kiemen-sackbildung, eine neue functionelle und dadurch structurelle Entwicklung eingeschlagen haben und Schritt vor Schritt erst zu jenem merkwürdigen Hypobranchialsack sich gestaltet haben, um schließlich bei den Tunicaten und *Amphioxus* als Endostyl und Hypobranchialrinne aufzutreten.

Nachtrag.

Die vorliegende Studie war schon im Druck, als im Quarterly Journal of Micr. Science Vol. XXVII. part 3 eine Arbeit meines Freundes SHIPLEY erschien »On some points in the Development of *Petromyzon fluviatilis*« (p. 325—370 mit Taf. 26—29).

Es ist mir sehr erfreulich, hier aussprechen zu können, dass Mr. SHIPLEY in der Controverse zwischen den Herren VAN BENEDEN und JULIN auf der einen und mir auf der andern Seite sich vollständig zu Gunsten des von mir behaupteten Thatbestandes ausspricht. Auf p. 349—351 wird man im Großen und Ganzen die Angaben bestätigt finden, die ich in früheren Studien und in der vorliegenden über die Natur und Entwicklung der Pseudobranchialrinne gemacht habe. Mr. SHIPLEY scheint aber zur Zeit, da er seine Abhandlung schrieb, mit dem Werk der belgischen Autoren nicht bekannt gewesen zu sein, er würde sonst wohl manche Angaben detaillirter gemacht haben. So besonders möchte ich auch ihm gegenüber

darán festhalten, dass die Pseudobranchialrinne nicht im Zusammenhang mit der unpaaren, von der Thyreideamündung zum Oesophagus sich erstreckenden Flimmerrinne angelegt wird und nicht mit der letzteren in anderem Zusammenhange besteht, als dass sie eben beide, die erstere von vorn, die letztere von hinten, in den Ausführungsgang der Thyreidea einmünden.

SHIPLEY nimmt eben so wenig Anstand, wie BALFOUR und ich, auch die dorsale Flimmerlamelle des *Ammocoetes* mit der entsprechenden Lamelle der Ascidien und dem »hyperpharyngeal groove« des *Amphioxus* zu homologisiren.

Auch beschreibt SHIPLEY durchaus conform mit meinen Angaben und im vollsten Gegensatz zu VAN BENEDEN und JULIN die Innervationsverhältnisse, resp. die Lagerung des Facialis und des Glossopharyngeus zu der Pseudobranchialrinne und der ersten definitiven Kiemenspalte. Und sein Zeugnis muss für Alle Diejenigen, welche die Frage nicht selbst studirt haben, um so beweisender sein, als er, wie gesagt, offenbar den gegen mich gerichteten Widerspruch der belgischen Forscher nicht gekannt hat.

Ich könnte, auf die SHIPLEY'sche Arbeit verweisend, nun schließen, unbesorgt, dass die zu erwartende ausführlichere Arbeit JULIN's uns Beide des Irrthums überführe.

Aber verschiedene Angaben, die Mr. SHIPLEY bezüglich anderer Organe macht, möchte ich doch nicht ohne einige Bemerkungen meinerseits lassen, um zu verhüten, dass nach der Wegräumung der schwersten Hindernisse für ein richtigeres Verständniss der morphologisch-phylogenetischen Beziehungen der Petromyzonten nicht kleinere Missverständnisse sich einschleichen.

In seiner Darstellung über die Entwicklung des Skelettes sagt Mr. SHIPLEY (l. c. p. 346):

»The branchial bars are the first part of the skeleton to appear. They arise about the twenty-fourth day as straight bars of cartilage lying external and slightly posterior to the branchial vessel. In their relation to the vessel they correspond with the extrabranchial bars of the Tadpole, and the Sharks. The true branchial bars run internal to the branchial vessel.«

Nach diesen Äußerungen könnte es scheinen, als sollten die sog. äußeren Kiemebogen der Selachier noch einmal aus dem Grabe auferstehen, in welches die IV. Studie zur Urgeschichte etc., wie mir schien, sie für immer versenkt hatte. Es wäre sehr bedauerlich, wenn die harmlosen Kiemenstrahlen der Selachier noch

einmal all das Gewicht phylogenetischer Fehlschlüsse aufgebürdet bekämen, das ich ihnen abzunehmen bemüht gewesen bin; ich verweise desshalb nochmals auf die früher gegebenen Erörterungen, welche vielleicht Mr. SHIPLEY entgangen sind.

Weiterhin auf p. 354 spricht der englische Forscher von den Kopfhöhlen. Er sagt:

»The mesoblast between the gills arranges itself into head-cavities, and as BALFOUR and SCOTT have already shown, there are two head-cavities in front of the hyomandibular cleft. These are at first continuous, but with the formation of the stomodaeum they separate. One becomes praecoral and obviously corresponding with the prae-mandibular head-cavity of Elasmobranchs; the other with the mandibular. The walls of these cavities ultimately form the skeleton of the gill arches, the muscles of which are all of the tubular kind. Owing to the rudimentary condition of the eye in *Ammocoetes*, no eye-muscles are present and consequently it is impossible to say whether or no they are derived from the walls of the head-cavities, but the researches of STANNIUS and LANGERHANS have shown, that they possess the same histological characters as the muscles of the gills and upper lip.«

Mr. SHIPLEY betritt mit diesen Angaben ein äußerst complicirtes und schwieriges Gebiet, auf dem zu irren beträchtlich leichter ist, als der Wahrheit näher zu kommen. Ich habe den heiklen Fragen über Ursprung und Bedeutung der vordersten Kopfhöhle neuerdings viel Aufmerksamkeit geschenkt und sehe wohl, dass ich meine in der X. Studie ausgesprochenen Anschauungen an mehr als einer Stelle zu modificiren haben werde. So muss ich VAN WIJHE Recht geben, der das mittlere Stück, welches die vordersten beiderseitigen Kopfhöhlen verbindet, für dorsal erklärt, während ich es mit BALFOUR als ein ventrales Verbindungsstück ansah; die Entscheidung liegt für meine jetzige Auffassung in den Lagerungsbeziehungen dieses Verbindungsstückes zu der vorderen Partie der Carotiden, wo sie sich der Hypophysis nähern. Soll jenes Verbindungsstück als ventral gelten, so müsste die Carotis dorsal davon verlaufen: das Umgekehrte ist aber der Fall — und so darf man dies Verbindungsstück vor der Hand nur als eine Verschmelzung dorsaler Theile der vordersten Kopfhöhlen ansehen, mithin auch das Vorhandensein solcher dorsaler Theile an dieser vordersten, und damit wohl auch der zweiten und dritten Kopfhöhle zugeben. Wie viel und wie weit freilich diese Deutung besonders der vordersten Kopfhöhle als

seriales Homologon von Myotomen gehen darf, ist eine andere Frage, zu deren Entscheidung noch viel andere Argumente gehören, auf die ich an dieser Stelle nicht einzugehen versuchen will.

Diese Frage wäre nun aber völlig entschieden, und zwar zu Gunsten derjenigen Auffassung, welche in der vordersten Kopfhöhle nur ventrale Elemente sehen will, wenn Mr. SHIPLEY mit seinen eben citirten Angaben über die Bedeutung der »two head-cavities in front of the hyomandibular cleft« Recht hätte. In der That behaupten auch SCOTT und BALFOUR, dass die Mesodermzellmasse, welche seitlich vom Stomodaeum, vor der Pseudobranchialrinne resp. der sie bildenden Spritzlochtasche liegt, zwei Kopfhöhlen entspräche. Ob das der Fall, will ich hier weder behaupten, noch verneinen: die Erörterung darüber verschiebe ich, bis ich mit zahlreicheren Abbildungen eine Darstellung dieser höchst complicirten Region und ihrer Entwicklungsvorgänge geben kann. Aber selbst wenn wahrscheinlich gemacht wäre, dass diese Mesodermmasse, welche die Musculatur des Velum liefert, zwei Kopfhöhlen entspräche, so müsste ich doch gegen die Homologisirung des vorderen Stücks derselben mit der ersten, prämandibularen, Kopfhöhle der Selachier Einspruch erheben. Aus der vordersten Kopfhöhle der Selachier gehen ausschließlich Augenmuskeln hervor; nur das vorher besprochene mittlere Verbindungsstück, welches oberhalb und hinter der Hypophysis liegt, bildet eine Ausnahme; auch meine frühere Angabe, dass der *M. levator labii superioris* aus der ersten Kopfhöhle abzuleiten sei, muss ich nach neuerer Untersuchung zurücknehmen. Aus dem vordersten Stück jener *Ammocoetes*-Kopfhöhle geht aber diejenige Musculatur des Velum hervor, welche seiner Anheftungsstelle näher liegt und sich allmählich mit ihren außerordentlich langen Cylindern ventral bis an die Mündung des Thyreoidealsackes erstreckt — ein Umstand, der jedwede Homologisirung mit dem *M. obliquus inferior* der vordersten Kopfhöhle der Selachier von vorn herein ausschließt. Ob das dorsalste Stück dieser Velummusculatur sich etwa allmählich zum *M. obliquus superior* umwandelt, vermag ich vor der Hand nicht zu sagen: die Schwierigkeiten der Forschung und Materialbeschaffung waren mir einstweilen unübersteiglich.

Wenn nun aber in dieser Mesodermmasse nicht das Material zur Bildung der Augenmuskeln gesehen, wenn sie somit der vordersten Kopfhöhle der Selachier nicht homolog erachtet werden kann, aus welchen Elementen darf man dann hoffen, diese Muskeln, die schließlich doch bei *Ammocoetes* von 2 cm Länge bereits deutlich zu er-

kennen sind, ableiten zu können? Mr. SHIPLEY behauptet, keine Augenmuskeln seien vorhanden in den frühen Stadien, welche er untersucht hat; an einer früheren Stelle, p. 339 sagt er sogar »the muscles of the eye have the same histological structure« (nämlich wie die Kiemen- und Velummuskeln) »but owing to the fact that the eye does not develop until the Lamprey stage, no eye muscles appear till very late in the life of the *Ammocoete* and I have consequently been unable to follow their development«.

Diesen Angaben SHIPLEY's kann ich nicht beistimmen. Aus meinen obigen Ausführungen ergibt sich, dass das Material zur Bildung der Augenmuskeln schon in sehr frühen Stadien der *Ammocoetes*-Larve zu erkennen ist, von Mr. SHIPLEY freilich eben so wie von allen Vorgängern übersehen ward. Und das erklärt sich leicht genug, da es nämlich längere Zeit, als alle benachbarten Strukturen den embryonalen Charakter beibehält und aus Zellen besteht, die dicht mit Dotterplättchen angefüllt sind, während alle übrigen Muskeln des Kopfes bereits histologisch differenziert sind.

Auf diese Zellen wird man aufmerksam, wenn man die vorderste Partie des Mesenteron ins Auge fasst, welche zwischen Chorda und Stomodaeum sich unter die Anlage des Gehirns erstreckt. Man findet dann zwei seitliche, mit Dotterplättchen erfüllte Massen, welche von der oberen und vordersten Spitze des Mesenteron auszugehen scheinen und sich seitlich bis an die Augen erstrecken. Man möchte versucht sein, diese Zellmassen als zwei obere und vorderste, ohne Höhlung bestehende Fortsetzungen des Entoderms zu betrachten, könnte man nicht ihre spätere Umwandlung in Zellen beobachten, welche sich wie eine Capuze um den Bulbus oculi legen. Allmählich verschwindet der mittlere, sie mit einander und mit dem Mesenteron verbindende Theil, die Dotterplättchen vermindern sich und statt ihrer zeigen sich größere Zellen. Die Stelle, an welcher diese Zellen liegen, sieht man später von den Augenmuskeln eingenommen, die freilich noch nicht in die discreten einzelnen Muskeln des *Petromyzon*-Auges gesondert erscheinen, vielmehr eine Gesamtmasse darstellen.

Es kann somit kaum zweifelhaft sein, dass diese vorderen, mit dem Mesenteron in längerem Zusammenhange stehenden, dottererfüllten Zellmassen der vordersten Kopfhöhle der Selachier homolog sind, und dass ihre auffallende Structur, oder wenn man will, länger festgehaltene Undifferenzirtheit als ein weiteres Anzeichen zu erachten ist von der Hemmung, die das *Ammocoetes*-Stadium gegen-

über dem *Petromyzon*-Stadium charakterisirt. Man kann sich meines Erachtens nicht vor der Einsicht verschließen, dass diese Zellmassen, aus welchen die später deutlich differenzirten und mit den Muskeln der übrigen Vertebraten leicht zu homologisirenden Augenmuskeln des *Petromyzon* hervorgehen, nicht darum im Embryo angelegt werden, um nach 1—2jährigem Wachsen des *Ammocoetes* endlich für die vergleichsweise kurze Lebensdauer des *Petromyzon*-Stadium zur Function zu gelangen, sondern man muss umgekehrt schließen: diese Zellmassen bleiben mehr oder weniger undifferenzirt, weil eine Functionshemmung wie des ganzen Auges so auch seiner Musculatur eingetreten ist. Es ist leicht verständlich, dass ein jahrelanges Leben im Schlamm, wie es *Ammocoetes* im Gegensatz zu *Petromyzon* treibt, die Augenfunction eben so unterbricht, wie es beim *Proteus* das Leben in den Höhlen bewirkt; aus dem Vorhandensein des Auges im Embryo und seiner identischen Entwicklungsgeschichte mit den Augen der höheren Vertebraten muss aber gefolgert werden, dass die Vorfahren des *Ammocoetes* nicht im Schlamm lebten, vielmehr im freien Meere, wo sie ihre Augen sofort gebrauchten, wenn sie aus der Eischale oder dem Mutterleibe ins Freie gelangten. Die Cyclostomen also zu primitiveren Vertebraten stempeln zu wollen, ist eine Anschauung, welche sich auch bei Betrachtung der Hemmungsbildung, welche ihre Augenmusculatur erlitten hat, nicht aufrecht halten lässt; wir müssen vielmehr in der Structur von Nase, Augen, Mund, Spritzloch etc. eben so viel Gründe dafür erblicken, die *Petromyzonten* als reducirte Vertebraten anzusehen, und haben somit von vorn herein mehr Anlass auch andere Structuren, so weit sie von denen der Selachier und anderen Fische wesentlich abweichen, als durch Reduction zu ihrer heutigen Gestalt gebracht anzusehen und die gänzlich fehlenden, bei den übrigen Vertebraten aber vorhandenen Organe, wie z. B. die Kiefer und die paarigen Flossen, als so völlig unterdrückt zu betrachten, dass nicht einmal im Embryo ein Anfang ihrer Bildung unternommen wird.

Dass auf das *Ammocoetes*-Stadium aber noch ein *Petromyzon*-Stadium folgt, in welchem die Augen zur Function gelangen — man könnte das fast als einen Rückschlag, eine Art Atavismus ansehen — ist offenbar der Grund, dass es nur zur Hemmungsbildung, nicht zur völligen Unterdrückung mit Bezug auf das Auge und seine Musculatur kommt. Bei *Myxine* ist der Rückschritt weiter gegangen: sowohl die Linse wie die Augenmuskeln fehlen gänzlich. Ob sie im Embryo noch angelegt werden, muss dahingestellt bleiben, bis

es endlich einmal gelingen wird, dieser Embryonen habhaft zu werden.

Wäre *Ammocoetes* nicht nur ein Larvenstadium zu *Petromyzon*, sondern das Endstadium seiner selbst, d. h. mit anderen Worten: würde *Ammocoetes* als solcher geschlechtsreif, ohne das Leben im Schlamm mit dem Leben im Fluss- oder Meerwasser zu vertauschen, so ließe sich leicht annehmen, dass ihm allmählich die Ausbildung der Augenmuskulatur und der Linse eben so wie bei *Myxine* überflüssig würde, und dann auch die Anlage zu beiden allmählich wegfiel; dann würde also die vorderste Kopfhöhle nicht mehr gebildet werden und vielleicht die Augenmuskelnerven auch nicht. Eine solche völlige Unterdrückung scheint aber mit den Kiefern und den Flossen geschehen und zu deren völligem Wegfall auch im Embryo geführt zu haben.

Was aber bei *Ammocoetes* resp. *Petromyzon* als der bestimmten Gruppe und Art von Thieren nicht geschehen ist, hat meiner Vorstellung nach bei Verwandten derselben stattgefunden, als deren Nachkommen ich die Tunicaten und *Amphioxus* ansehe. Bei ihren Vorfahren hat meiner Hypothese zufolge ein Auge nach Art des Wirbelthierauges bestanden, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass das im Innern des Ganglions befindliche unpaare Sinnesorgan den letzten Rest dieser Wirbelthieraugen vorstellt. Man lasse nur den Process der Hemmungsbildung, wie er im *Ammocoetes*-Auge vorliegt, noch immer weitere Stadien durchmachen, so wird nicht nur die Anlage der Augenmuskeln aufhören, die Bildung der Linse, des Glaskörpers, der Sclerotica ein Ende haben, sondern auch die Ausstülpung der primären Augenblase aus dem Centralnervensystem wird nicht mehr stattfinden, der Opticus als solcher wird verschwinden und schließlich wird das Pigment der secundären Augenblase in der Wandung des Gehirns selbst abgelagert werden können, die beiderseitigen Schichten verschmelzen, und ein unpaares und eben so unvollkommenes Sehorgan noch als scheinbar völlige Neubildung in der Wandung oder in der inneren Höhlung des reducirten Gehirns zur Erscheinung kommen.

Diese und ähnliche Hypothesen haben durchaus nichts Gezwungenes oder innerlich Unwahrscheinliches — sie laufen nur dem Strom der herrschenden Anschauungsweise eben so entgegen, wie die Ableitung der Schlundwimperrinne der Ascidien aus dem Spritzlochkiemensack cyclostomenartiger, resp. fischartiger Vorfahren. Wie das Beispiel Mr. SHIPLEY's lehrt, hat diese von mir so nachdrück-

lich betonte Ableitung aber alle Aussicht bald allgemeiner anerkannt zu werden, und da sie meines Erachtens wie eine eiserne Klammer die Tunicaten an fischähnliche Vorfahren festheftet, so wird mit Nothwendigkeit der Versuch immer weiter ausgedehnt werden müssen, auch alle übrigen Structures der Tunicaten auf früher vorhanden gewesene cyclostomen- oder fischartige Bildungen zu reduciren, resp. in ihnen weitere Umbildungen dort anders gearteter zu sehen.

Diesen Versuch mache ich aber, wie ich schon oben gesagt, hier nicht, sondern wende mich zurück zu Mr. SHIPLEY's Auseinandersetzungen über die Hirnnerven (l. c. p. 358 ff.). Ich muss von ihm abweichen in der Behauptung (l. c. p. 361) »there is no trace of the ramus lateralis of the vagus even in my oldest larva«. Mir dagegen ist es gelungen, den N. lateralis bereits in Larven wahrzunehmen, welche erst 6 Paar Kiemensäcke angelegt haben. Hier sieht man, wie das große Ganglion hinter dem Ohre, welches über dem Ganglion glossopharyngei und den Vagusganglien liegt, sich nach hinten in einen breiten Nervenstamm fortsetzt, der, nach oben gerichtet, außen von Spinalganglien und auf der oberen Grenze der Myomeren verläuft. Es ist freilich in so frühem und noch früheren Stadien schwer, den Nerven in ganzer Länge zu verfolgen; aber jeder weitere Tag der Entwicklung zeigt die Verhältnisse sehr viel deutlicher. Der N. lateralis verläuft bei den jungen Larven unmittelbar unter der Haut und scheint an vielen Stellen mit Hautzellen in Verbindung zu treten. Später erst rückt er mehr von der Haut ab und da er von Anfang an über den höchsten Zellen der Myotome liegt, so ist es ihm möglich, innerhalb derselben, zwischen sie und die senkrechte Mittelebene des Körpers zu gelangen, wo man ihn später findet, und wo er zuerst durch LANGERHANS nachgewiesen wurde.

Die Frage, ob dieser N. lateralis der Petromyzonten mit dem N. lateralis der Selachier homolog sei, ist von verschiedenen Forschern verschieden beantwortet worden. Die Autoren, welche zuletzt über diese Frage sich ausgesprochen haben, RANSOM und THOMPSON (Zool. Anz. 1886 No. 227) glauben festhalten zu dürfen, dass »it seems more natural to consider the lateralis as a relic of the extensive and irregular commissural system connecting the posterior roots of *Amphioxus*«. Ich will mich hier über den *Amphioxus* nicht aussprechen, aber wenn in dieser Ausdrucksweise etwa verstanden sein soll, dass der N. lateralis der Petromyzonten mit der Commissur in Zusammenhang gedacht wird, welche die Wurzeln der Spinal-

nerven bei Selachiern verbindet, so muss ich nach meinen Beobachtungen jeden solchen Zusammenhang leugnen. Eben so wenig wie der N. lateralis der Selachier aus einer solchen Commissur hergeleitet werden kann — da bekanntlich beide Gebilde längere Zeit neben einander bestehen — eben so wenig ist das bei *Ammocoetes* möglich, wenn schon bei letzterem diese Commissur viel früher zu verschwinden scheint oder überhaupt nicht in solchem Umfang angelegt wird, wie bei den Selachiern.

Der N. lateralis des *Ammocoetes* muss seinem Ursprunge nach durchaus mit dem Lateralis der Selachier homologisirt werden: seine Lagerung und späteren Beziehungen freilich weichen wesentlich von den Verhältnissen, die wir bei Haifischen und Rochen kennen, ab. Vgl. übrigens AHLBORN, »Über Ursprung und Austritt der Hirnnerven von *Petromyzon*. Zeitschr. f. w. Zool. XL p. 304.

Es sei gleichzeitig erwähnt, dass vom ersten, zweiten und dritten Vagusganglion je ein deutlicher Ausläufer an die Haut sich begiebt; eben so ist vom Facialisganglion eine Verbindung mit Hautzellen zu bemerken, welche Verbindung vielleicht als Vorstadium des späteren Ramus communicans angesehen werden kann, da dieselbe mit demjenigen Theil des Ectoderms stattfindet, welche außen von der Ohrblase sich befindet. Die betreffenden Ectodermzellen weichen in ihrem Aussehen von den übrigen ab, sie sind cylindrischer und färben sich dunkler. Ob diese Verbindungen der Ganglien mit dem Ectoderm bestehen bleiben, kann ich nicht sagen.

Weiterhin bin ich nicht im Stande SHIPLEY's Angaben zuzustimmen, dass die Ganglien des Trigeminus und Facialis als isolirte Verdickungen des Ectoderms entstünden. Dass sie in einem gewissen Momente in Contact mit dem Ectoderm stehen, kann ich zugeben, obschon ich in Verlegenheit bin, zu sagen, worin dieser Contact besteht. SHIPLEY selbst betont die Schwierigkeit, welche für die directe Beobachtung aus der Masse der Dotterplättchen hervorgeht, die alle Zellen erfüllt.

Eben so wenig kann ich mich SHIPLEY's Deutung der einzelnen Ganglien anschließen. Es heißt bei ihm p. 359:

»This heap of cells« (nämlich das Ganglion des Trigeminus und Facialis) »arises close behind the lens of the eye, but seems to be distinct from it. It is divided into a larger anterior part, which belongs to the fifth nerve and a smaller posterior portion, which forms the ganglion of the seventh. By the nineteenth day the ganglion of the fifth nerve has completely separated off from the

skin. It has now divided into two portions, which have, however, a common root taking its origin from the hind-brain just in front of the ear. The most anterior part forms a large ganglion on the root of a nerve which runs over the eye. This is the ophthalmic ganglion, and the nerve is the ophthalmic branch of the trigeminus; it probably corresponds with the portio profunda of the ophthalmicus superficialis of the Elasmobranchs. Immediately behind the ophthalmic ganglion, but quite distinct from it, lies the ganglion of the other half of the fifth nerve etc.«

Meine Auffassung dieses Ganglions ist eine etwas andere. Ich erblicke in SHIPLEY's G. ophthalmicum und dem davon ausgehenden Nerven den N. ophthalmicus superficialis, portio facialis mit seinem großen Ganglion, dagegen in dem zweiten von SHIPLEY erwähnten Ganglion das wirkliche Ganglion des Trigeminus, das aber eine sich dicht an die Linse und die Augenblase heranschiebende kleinere und vordere Partie erkennen lässt, die ich als homolog dem G. ciliare ansehe. Indessen kann ich ohne sehr eingehende bildliche Darstellung diese Abweichungen von SHIPLEY's Deutungen schwerlich klar machen: so beschränke ich mich darauf, sie hier nur anzudeuten, gebe aber in Folgendem noch die Beschreibung wieder, welche SHIPLEY mit Bezug auf die Lagerungsbeziehungen des Facialis und Glossopharyngæus zu den Kiemenspalten giebt. Bezüglich des Facialis heißt es (l. c. p. 350):

»The seventh nerve arises behind the fifth and enters its ganglion, which, when separated off from the epiblast, lies close in front of the ear capsule. In early stages, whilst the most anterior gill-cleft« [soll heißen: gill-pouch], »the spiracle, is still present, the nerve can be seen passing from the ganglia between the rudimentary gill-cleft and the first persistent one, — the hyobranchial. — After the appearance of the ciliated ring in the place of the first gill-cleft, the seventh nerve supplies this structure.«

Und bezüglich des Glossopharyngæus (l. c. p. 360).

»The ganglia of the ninth and tenth nerves would seem to rise from a mass of cells split off from the epiblast close behind the ear. At a little later stage the ninth nerve has its ganglion lying close against the posterior boundary of the ear; the nerve is continued along the posterior wall of the first persistent cleft: the hyobranchial.«

Ich glaube diese Angaben des englischen Forschers werden genügen, den Leser zu überzeugen, wenn das noch nöthig war, dass

der Widerspruch der belgischen Forscher gegen meine Auffassung der Pseudobranchialrinne als eines Homologen der Spritzlochkiementasche hinfällig ist; und so gebe ich mich der Hoffnung hin, dass damit diese Frage erledigt sei.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 4.

Entwicklung der Pseudobranchialrinne bei *Ammocoetes*, und
Disposition der Nn. facialis und glossopharyngeus.

Fig. 1. Larve von *Ammocoetes* 3 Tage nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 2. - - - 4 - - -

Fig. 3. - - - 5 - - -

Fig. 4. - - - 6 - - -

Fig. 5. - - - 9 - - -

Fig. 6. - - - 11 - - -

Fig. 7. - - - 14 - - -

Fig. 8. - - - 17 - - -

Fig. 9. *Ammocoetes* von 22 mm Länge.

1—8 Kiemensäcke, 1 der Spritzlochsack, aus dem die Pseudobranchialrinne sich bildet. (*Oberl.*) Oberlippe, (*Stomod.*) Stomodaeum, welches bei Fig. 3 u. 4 noch gegen den Darm geschlossen ist, (*Tent.*) Mundtentakel, (*Velum*) das Velum, welches in Fig. 5 durchbricht, (*Kiem. Bl.*) die Kiemenblätter des ersten wirklichen Kiemensackes (2).

Fig. 10. Componirter Sagittalschnitt einer *Ammocoetes*-Larve von 20 Tagen nach dem Ausschlüpfen.

(*Epiphy.*) Epiphysis, (*Nas.G.*) Nasengang, (*N.fac.*) Nervus facialis, (*N.gl.ph.*) N. glossopharyngeus, (*Ob.L.*) Oberlippe, (*Ohrbl.*) Ohrblase, (*R.comm.*) Ramus communicans facialis¹, (*Tent.*) Mundtentakel, (*Thyr.*) Thyreoidea, (*Trig.Fac.Gr.*) Ganglien der Trigemino-Facialis-Gruppe.

Tafel 5.

Anlage der Pseudobranchialrinne und der medianen Wimper-
rinne bei *Ammocoetes*. Anlage der Kiemendeckelkieme bei
Accipenser ruthenus.

Fig. 1—7. Querschnitte durch eine *Ammocoetes*-Larve 7 Tage nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 1 u. 2. Schnitte vor der Mündung der Thyreoidea (Hypobranchialsack) in den Kiemendarm.

Fig. 3 u. 4. Schnitte hinter der Mündung der Thyreoidea (Hypobranchialsack) in den Kiemendarm.

¹ Wie im Texte p. 317 bemerkt, ist dieser Ast etwas verzeichnet, er geht nicht nach oben, sondern an das Ectoderm in gleicher Höhe mit der unteren Hälfte der Ohrblase.

Fig. 5—7. Schnitte zwischen der Thyreoidea und dem Ösophagus.

Fig. 8—10. Querschnitte durch eine *Ammocoetes*-Larve von 11 Tagen nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 8 vor, Fig. 9 u. 10 hinter der Mündung der Thyreoidea.

Fig. 11—14. Querschnitte durch eine *Ammocoetes*-Larve von 17 Tagen nach dem Ausschlüpfen.

Fig. 11 vor, Fig. 12—13 hinter der Einmündung der Thyreoidea in den Kiemendarm.

(*Con.art.*) Conus arteriosus, (*Kiem.Diaph.*) Kiemen-Diaphragma, (*Oes.*) Ösophagus, (*Ps.Br.R.*) Pseudobranchialrinne, (*Med.R.*) mediane Wimperrinne zwischen Mündung der Thyreoidea und dem Ösophagus, (*Thyr.*) Thyreoidea, (*Dors.W.*) dorsale Wimperleiste.

Fig. 15. Horizontalschnitt durch einen 13 mm langen Embryo von *Accipenser ruthenus*.

(*Pap.Ob.k.*) Oberkieferbarteln, (*Mx.sup.*) Oberkiefer, (*Mand.*) Unterkiefer, (*Hyomand.*) Hyomandibulare, (*Hy.*) Hyoid, (*Z.*) Zahn-Anlagen, (*Ki.D.*) Kiemendeckel mit (*Ki.D.Ki.*) Kiemendeckelkieme.

6.

Stomod.

7.

Stomod.

Velum.

Ps Br R.

2

3

4

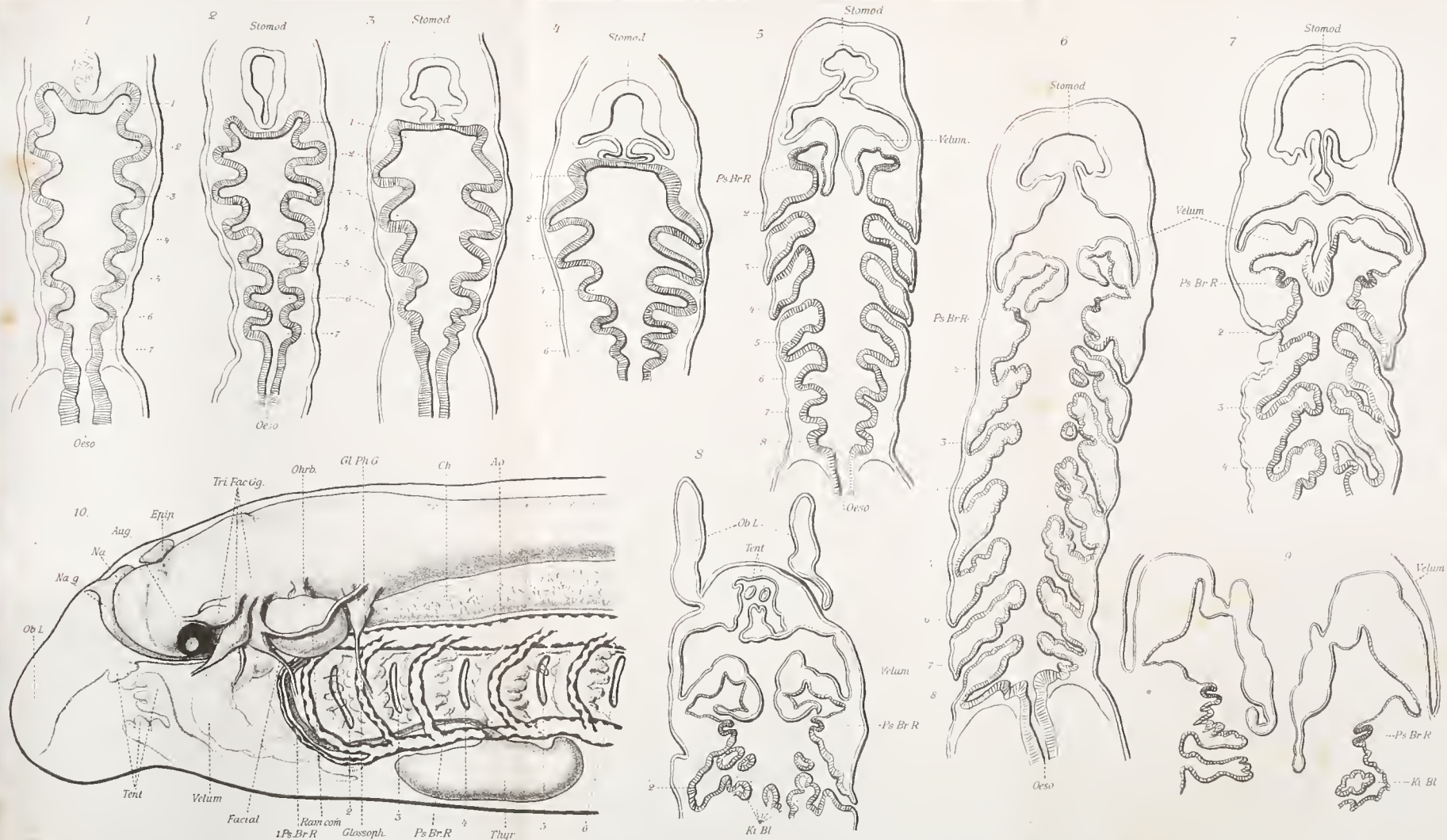
9.

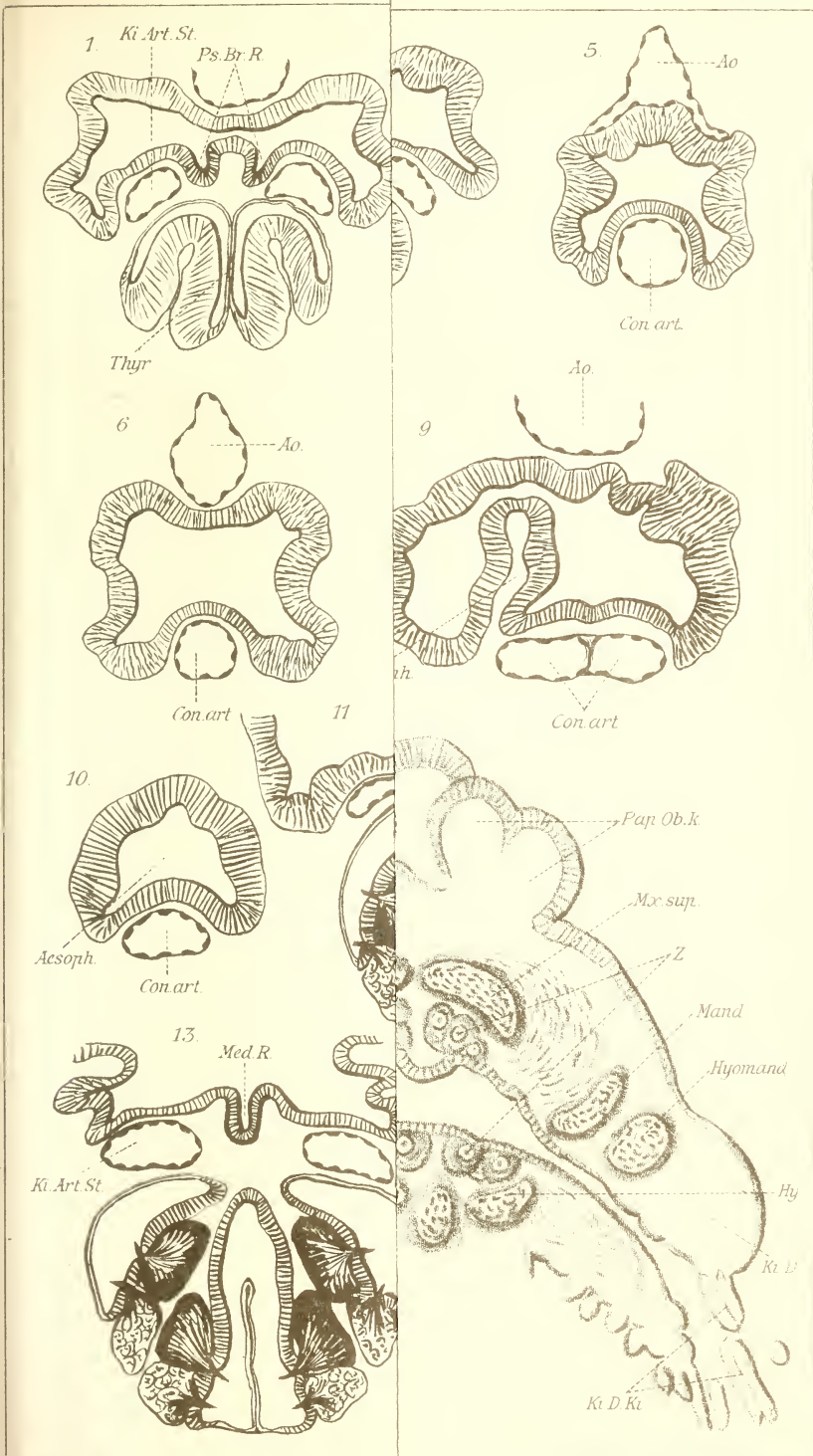
Velum

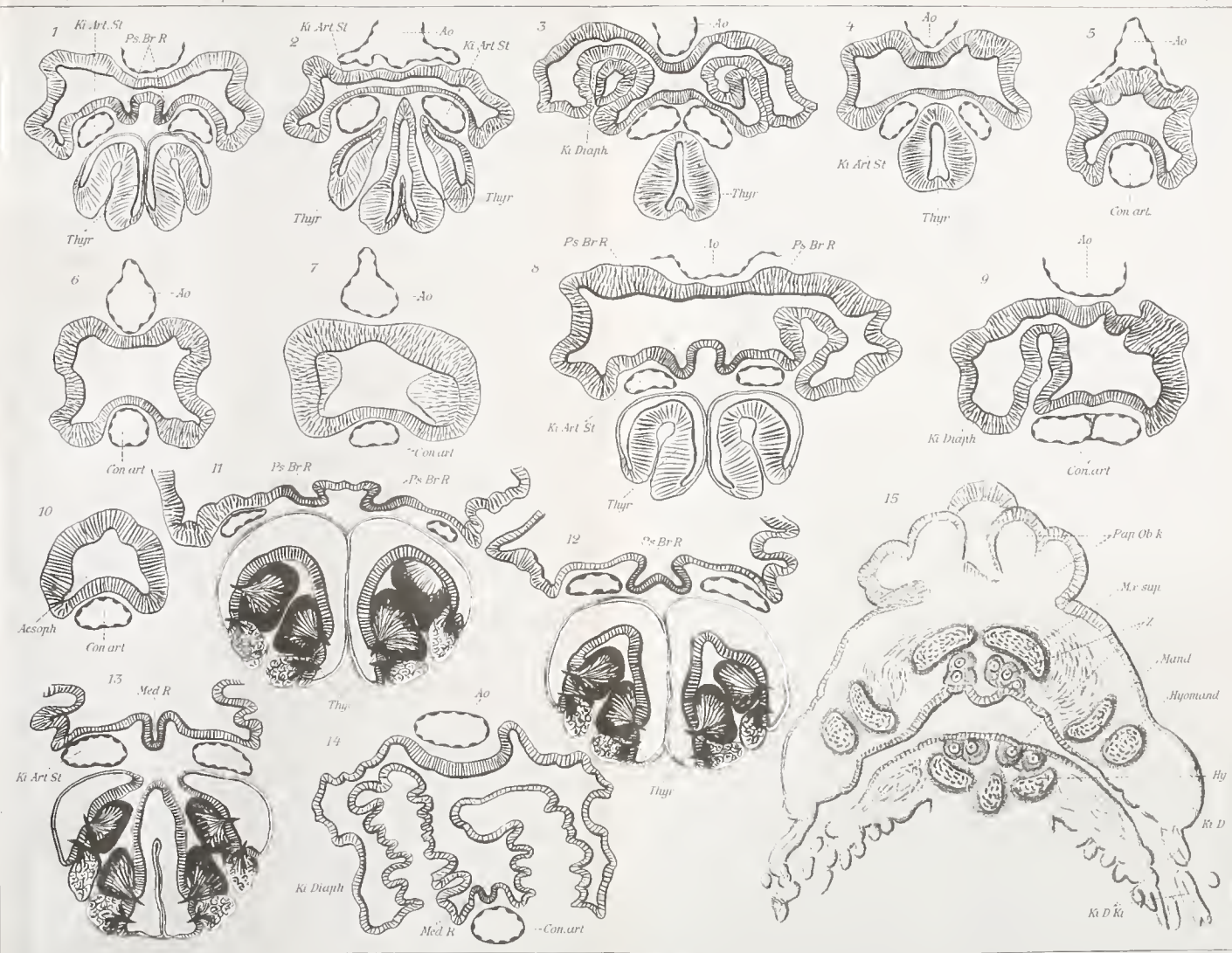
Ps. Br R.

Ki. Bl.

Oeso.







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. 301-337](#)