

Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers.

Von

Anton Dohrn.

Mit Tafel 14 und 15.

XV. Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes.

In der 7. Studie (Mith. Z. Stat. Neapel 6. Bd. 1885 pag. 8 ff.) habe ich in einer allgemeineren Anseinerdsetzung über die Natur und Beschaffenheit der vorderen Kopfhöhlen, bei vollster Anerkennung der bekannten und wichtigen Arbeit VAN WILHE's, verschiedene Einwendungen gegen die Verwerthung des damals von dem holländischen Forscher im Anschluss an BALFOUR und MARSHALL weiter geführten Thatsachen-Materiales gemacht. Ich erlaube mir, die damaligen Worte hier nochmals hervorzuheben (pag. 10—12).

»Die oben genannten drei Forscher stellen sich die Bildung der Kopfhöhlen in ihren Einzelheiten und in ihren Lagebeziehungen zu constant vor und glauben die Umstände bereits zu kennen, welche als Motive für die Varianten anzusehen seien; desshalb sind sie der Meinung, aus den Verhältnissen der Kopfhöhlen und den sie begleitenden Nervenursprüngen resp. Nervenvertheilungen mit Sicherheit die Vexata Quaestio der Kopfsegmente lösen zu können. . . . Die Formation der Kopfhöhlen ist Schwankungen unterworfen; mitunter verhalten sie sich sogar auf den beiden Seiten desselben Embryo verschieden.« Ich schildere dann weiter einige dieser Varianten und schließe mit den Worten: »es entgeht uns einstweilen noch zu sehr die Beurtheilung der Gründe, welche zu dieser oder jener Umformung geführt haben mag, wir brauchen noch ein sehr

viel größeres Beobachtungsmaterial an den verschiedenen Species der Selachier, che wir einen klaren Einblick gewinnen können.

An diese vor fünf Jahren gedruckten Worte möchte ich heute erinnern, da ich in der Lage bin, einen Befund mitzuthemen, der nicht nur die Motive der oben erwähnten Varianten in der Bildung der Kopfhöhlen klarlegt, sondern das ganze Problem der Segmentation des Kopfes und vielleicht der Phylogenese der Wirbelthiere auf eine solidere Basis bringt, als es bisher gelingen wollte.

Beschäftigt mit den eingehendsten Studien über die Wurzelbildung der Spinal- und Hirnnerven und durch zahlreiche Präparate von 2—5 mm langen, in den drei Hauptrichtungen geschnittenen *Torpedo*-Embryonen davon überzeugt, dass im Kopf bei Weitem nicht das ganze Material der Ganglienleiste zur Bildung der bekannten Kopfganglien benutzt wird, dass vielmehr sowohl im Bereich des Facialis wie des Trigemini rudimentäre Ganglienbildungen sich vorfinden, deren Bedeutung für die ursprüngliche Constitution des Kopfes eben so wenig gewürdigt ist, wie die Wurzelbildung der dauernden Ganglien und wie die Entstehung der Augenmuskelnerven, fasste ich auch die gesammte Mesodermbildung des Kopfes von Neuem in den Bereich meiner Untersuchungen und gelangte dabei zu Resultaten, deren Tragweite schwerlich überschätzt werden kann, wenn es auch tiefergehender kritischer Erwägung bedürfen wird, dieselbe vollständig zu ermesen und auszubenten.

VAN WIJHE'S principiell richtiger und die Frage nach der Bedeutung der Kopfhöhlen fördernder Gedanke war, ihre dorsalen Theile als Myotome zu deuten, ihre Umformung zu Augenmuskeln weiter zu verfolgen als BALFOUR, und die in sie eindringenden Nervi abducens, trochlearis und oculomotorius als den motorischen Spinalnerven homodynamen ventrale Wurzeln dazu gehöriger Kopfganglien in Anspruch zu nehmen. Eine Zeit lang habe ich gegen diese Erkenntnis angekämpft, als ich, durch die Blutgefäßbeziehungen des Auges stützig gemacht, nach Kiemenbildungen in der Nähe des Auges suchte und dabei die Augenmuskulatur als ausschließlich ventrale Theile der Kopfhöhlen in Anspruch nahm¹, ihre Muskelfaserbildung als eine von derjenigen der Rumpfmotome verschiedene hervorhob und durch die vermeintliche Ganglionbildung des Oculomotorius und die merkwür-

¹ Dies ist mir mit vollem Rechte von GORONOWITSCH (Gehirn- u. Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*. in: *Morph. Jahrb.* 13. Bd. 1888 pag. 522) zum Vorwurf gemacht worden; dass ich es schon selbst eingesehen und zurückgenommen, ist GORONOWITSCH entgangen.

digen Beziehungen des Trochlearis zu dem vordersten, rudimentären Ganglion der Ganglienleiste verleitet ward, die Homodynamie dieser Nerven mit motorischen Spinalnerven in Zweifel zu ziehen (vgl. 10. Studie, 6. Bd. pag. 432 ff.).

Neuerdings hat RABL mich noch überboten, indem er überhaupt eine Gliederung des Vorderkopfes in Abrede stellt, die Augenmuskulatur als Abkömmlinge der Kaumuskeln in Anspruch nimmt und nicht übel Lust bezeigt, die drei Augenmuskelnerven allesamt aus der Trigeminiplatte hervorgehen zu lassen (Theorie des Mesoderms. in: Morph. Jahrb. 15. Bd. 1889 pag. 228 ff.).

Den Rückzug von meiner falschen Position hatte ich bereits in der 12. Studie (7. Bd. 1887) angetreten, wo es pag. 328 heißt:

»Ich habe den heiklen Fragen über Ursprung und Bedeutung der vordersten Kopfhöhle neuerdings viel Aufmerksamkeit geschenkt und sehe wohl, dass ich meine in der 10. 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 erklärt¹, 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 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 einzugehen nicht versuchen will.«

Es ist bekannt und von VAN WIJHE gebührend anerkannt, dass schon MILNES MARSHALL in den vorderen Kopfhöhlen Myotom-Elemente vermuthete; ich halte es für nützlich, die Stelle in Erinnerung

¹ Ich will den Darlegungen einer späteren Studie vorgreifen und schon jetzt mittheilen, dass dieses mittlere Verbindungsstück factisch aus der medianen Verschmelzung zweier ganz distincter Myotome hervorgeht, welche auf Taf. 14 Fig. 5—7 *x* angegeben sind.

zu bringen, in welcher der englische Forscher diesen wichtigen Gedanken aussprach (Head Cavities and Associated Nerves of Elasmobranchs. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 21 1881 pag. 75).

»The dorsal portions of the first three head cavities lying above the level of the tops of the visceral clefts, become, at a still later stage, cut off from the ventral portions lying in the visceral arches. The subsequent changes undergone by these dorsal and ventral portions differ materially from one another, as will be noticed later on. In the trunk we also find a division of the coelomic cavity on either side into a dorsal or vertebral portion, which forms a series of cavities occupying the centres of the protovertebrae, and a ventral or parietal portion forming the peritoneal cavity.

»It becomes now an interesting question, which, owing to insufficient material, I am unable as yet to answer definitely, whether this division of the head coelom into dorsal and ventral portions is not strictly comparable to the division of the body coelom into vertebral and parietal portions. I have only observed these dorsal portions in the first three head cavities — the premandibular, mandibular and hyoidean cavities.«

An diese Angaben MARSHALL'S schloss dann VAN WIJHE die seinigen und sprach die These ganz bestimmt aus, dass die dorsalen Theile der Kopfhöhlen den Myotomen des Rumpfes entsprechen, zählte sie und gelangte zu neun Ursegmenten des Kopfes, mit entsprechendem Zubehör von Nerven etc.

In einer kürzlich erschienenen Publication »Die Kopfregion der Cranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels« (Anat. Anz. 4. Jahrg. 1889 pag. 558 ff.) hält VAN WIJHE diese Angaben aufrecht und sucht sie noch durch den Hinweis auf *Amphioxus* zu erhärten, bei welchem er in frühem Stadium die Lebermündung im 13. Segmente findet, woraus er sich zu dem Schluss berechtigt glaubt, alle vorher gelegenen Segmente als dem Kopfgebiet der Cranioten zugehörig zu halten: und da das betreffende Stadium des *Amphioxus* wohl noch ein jüngeres voraussetzen lässt, in welchem die Leber eben erst entsteht, so nimmt er an, dass sie schon nach hinten gerückt sei, und kommt nun dazu, die vordersten neun Segmente des *Amphioxus* den Kopfsegmenten der Cranioten gleich zu setzen.

Ich discutire an dieser Stelle nicht den Werth der Argumente, deren sich VAN WIJHE hier bedient — ich führe sie nur an, um zu betonen, dass dieser Forscher auch jetzt noch die Angaben seiner

älteren Arbeit für authentisch hält — freilich schränkt er sogar den Werth des *N. vagus* auf einen Complex von nur zwei dorsalen Nerven ein, und motivirt diese Einschränkung mit dem Hinweis auf *Amphioxus*.

Auch GORONOWITSCH begründet seine Auffassungen auf die von VAN WIJHE, wie er glaubt, fest bewiesenen neun Metameren (wie er denn ausdrücklich l. c. pag. 519 erklärt, ihm sei das Fragezeichen unverstänlich geblieben, mit dem ich VAN WIJHE's Aufstellungen begleitet hätte). GORONOWITSCH schließt sich im Übrigen durchaus an GEGENBAUR an; hält er doch sogar die Verhältnisse des Mandibularbogens für die »maßgebendsten« des gesammten Visceralbogen-Apparates (l. c. pag. 522) und erklärt die Trennung der VAN WIJHE'schen Somite 2 und 3 für künstlich, wodurch denn freilich die Zahl der in die Bildung des Kopfes aufgegangenen Urwirbel noch weiter reducirt wird.

1. Die Myotom- oder Urwirbelbildung im Kopfe.

Bei einem Embryo von *Torpedo marmorata*, welcher 3 mm lang, ungefähr dem Stadium *F* BALFOUR's entspricht, findet sich das Folgende.

Am vordersten Körperende treffen Querschnitte auf die Kuppe des Medullarrohres, welche noch offen ist; die Bildung der Ganglienleiste hat gerade an der höchsten Stelle, dem späteren Mittelhirne, bereits begonnen. Einige Schnitte weiter rückwärts trifft man auf den noch weit offenen vorderen Neuroporus, der gerade zwischen der Ausbuchtung der späteren Augenblasen gelegen ist. Weiter abwärts ist der Neuroporus geschlossen, ehe noch die hintere Grenze der Augenansstülpung erreicht ist. Da trifft der Querschnitt auch die ersten Zellen des Mesoderms, und gleich darauf hört die Bildung der Ganglienleiste schon auf. Es folgen nun Querschnitte durch den Bezirk der späteren sog. prämandibularen Kopfhöhle, bald sieht man auch Zellen des vorgebeugten Chordatheiles, die tiefste Partie des Vorderhirns verschmilzt scheinbar mit den daran stoßenden Zellen des Entoderms, und an diesem Punkte scheinen auch die Mesodermzellen mit dem Entoderm in Contact zu stehen.

Man ist jetzt in der Gegend der späteren Mundöffnung. Die ventrale Entodermwand liegt hier auf größerer Strecke und mit breiter Fläche dem Ectoderm an. (Gewisse Eigenthümlichkeiten der Zellen beider Wandungen werden an anderer Stelle näher beleuchtet werden.) Diese Berührung des Entoderms mit dem Ectoderm geht ab-

wärts bis nahe an den Punkt, wo das Entoderm sich öffnet, um auf den Dotter überzugreifen.

Besondere Ausbuchtungen für die späteren Kiemenspalten sind noch nicht da, nur an zwei auf einander folgenden Stellen jederseits dehnt sich der Hohlraum des Vorderdarms in die Breite etwas mehr aus, Sagittalschnitte würden also an diesen Stellen die Entodermwand zuerst treffen; es sind das die Stellen, wo die Spritzloch- und die Hyoidspalte sich bilden werden.

Die Chorda liegt als nahezu runder Strang dem Entoderm an, von dem subchordalen Strange ist noch nichts zu sehen, eben so wenig Andeutungen von Aorten; zwischen dem Entoderm und den Seitenplatten liegen die ersten Gefäßbildungen, welche nach vorn bis über die Stelle hinaus sich verfolgen lassen, wo der Kopfdarm an das Vorderhirn stößt, und hinten bis zum noch nicht angelegten Herzen gehen.

Das Medullarrohr ist geschlossen bis zur Mitte des Körpers — immer abgesehen von dem vorderen Neuroporus und seiner benachbarten Mittelhirnpartie. Am hinteren Körperende ist es dagegen offen, und der ganze neurenterische Canal ist natürlich auch offen.

So ist der Embryo beschaffen, an welchem das Mesoderm folgende Structur hat, die auf Sagittalschnitten untersucht wurde.

Der Rumpf zeigt von dem Punkte an, wo das Mesoderm noch nicht segmentirt ist, bis zu dem Scheitelpunkt der hinteren der beiden Entodermansbuchtungen, also bis zur Hyoidspalte, vierzehn deutlich gebildete Myotome. Diese Myotome sind ziemlich gleich lang, aber von hinten nach vorn nehmen sie an Höhe ab, so dass die in der Nähe des Hyoid-Entodermsackes bedeutend niedriger sind, als die des eigentlichen Rumpfes. Die dorsale Grenzlinie der Myotome ist eine fast gerade Linie, jedes Myotom aber bildet eine leichte Convexität dorsalwärts. Die Urwirbelhöhle ist überall deutlich (Taf. 14 Fig. 1—7).

Ist es schon bemerkenswerth, dass diese vollkommen deutlichen und gleich langen Myotome bis auf die Querebene des Hyoidsackes sich nach vorn erstrecken, so ist noch um Vieles wichtiger, dass sie ununterbrochen weiter nach vorn ziehen, über die vordere, den Spritzlochsack repräsentirende Entoderm-partie hinaus, dass sie dann einen Bogen parallel der vordersten Entodermkuppe machen, unter dem Vorder-

hirn an die Bauchseite fortziehen und sogar noch auf diese übergehen, so dass ihre obere Grenze eine Kreislinie bildet (Fig. 3—7).

Sind nun die Grenzlinien der einzelnen Myotome vor der Querebene, die durch den Hyoidsack geht, auch nicht ganz so deutlich, wie die hinter derselben liegenden, zumal da die vorderen Myotome sich unregelmäßig anordnen, so dass sie manchmal mehr neben als hinter einander liegen, so lässt sich doch ohne Schwierigkeit nachweisen, dass dieser vorderen Myotome wenigstens noch zehn vorhanden sind, wahrscheinlich aber mehr.

Rechnet man also noch zwei bis drei Myotome, die hinter dem Scheitelpunkt der Hyoidspalte liegen, und unter der späteren, jetzt aber noch nicht angelegten Ohrblase sich befinden würden, dazu, so ergibt sich, dass von der **Glossopharyngeus-Region** angefangen **zwölf bis fünfzehn Myotome für den Vorderkopf sich nachweisen lassen!**

Diese Myotome besitzen alle von Anfang an ihre ventralen Abschnitte der Seitenplatten, welche das Kopfcoelom bilden, und aus denen später die sog. Kopfhöhlen sensu strictiori hervorgehen. Das Kopfcoelom steht bis in seine vorderste Partie mit dieser ursprünglichsten Seitenhöhle in ungebrochenem Zusammenhange, es fehlt also auch nicht dem vordersten Myotome an dem zugehörigen Abschnitte der Seitenplatten.

Während also der letzte Versuch das Kopfproblem der Wirbelthiere dahin zu lösen suchte, dass dem vor der Ohrblase gelegenen Theil die Segmentation überhaupt abgesprochen wird (RABL, Theorie d. Mesoderms), während auf Grund der vortrefflichen Arbeit VAN WIJHE's für den vor der Ohrblase gelegenen Theil des Kopfes vier Ursegmente ziemlich allgemein angenommen wurden, von denen freilich das vorderste, als vor dem Munde gelegen, keinen Antheil an der Bildung der ventralen Seitenplatten erhalten sollte, taucht endlich ein Bild auf, welches dem Vorderkopf ein Anrecht auf wenigstens zwölf, wahrscheinlich aber noch mehr Ursegmente, jedes mit dazu gehörigem Abschnitte der Seitenplatten vindicirt.

Die Aussichten und Einsichten, welche diese Thatsache eröffnet, sind so weitgreifend, dass kaum eine der bisher als gültig angesehenen Auffassungen des morphologischen Werthes der den Kopf zusammensetzenden Organe davon unberührt bleiben wird. Versuchen wir langsam und allmählich das Bild zu entrollen, welches

aus dem neu aufgefundenen Commentar für die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers sich ergeben muss.

MARSHALL und noch mehr VAN WIJHE waren unzweifelhaft auf der richtigen Spur, als sie das Kopfmesoderm auf die in ihm enthaltenen Myotome prüften. Der Letztere aber ging vielleicht in der Herstellung von Sagittalschnitten nicht weit genug zurück und machte sich zu abhängig von der herrschenden Auffassung, als müssten die jetzt bestehenden Kiemenspalten und die Kopfnerven den ursprünglichen Metameren des Kopfes entsprechen. Gegen diese von GEGENBAUR auf Grund vergleichend anatomischer Gesichtspunkte aufgestellte Anschauung hatte gleichzeitig mit mir auch AHLBORN einen kritisch sehr verständigen Aufsatz publicirt, mit dem ich mich schon in der S. Studie (6. Bd. 1885 pag. 82 ff.) beschäftigt habe. Trotzdem ich AHLBORN durchaus Recht geben musste in der gegen GEGENBAUR gerichteten Behauptung, dass die thatsächlich vorhandene Branchiomerie der Selachier und Cyclostomen nicht mit der Mesomerie des Kopfes sich decke¹, so konnte ich doch mit den weitergehenden Folgerungen dieses Autors, der leider der Morphologie den Rücken gewandt hat, nicht übereinstimmen und erklärte mich damals nachdrücklich gegen die auch von AHLBORN acceptirten neun Kopfsegmente VAN WIJHE's. Es möge erlaubt sein, auch diese Stelle hier zu wiederholen (l. c. pag. 84).

»— Aber hat Dr. AHLBORN nicht daran gedacht, dass, wenn es schwierig ist, bei den Amphibien Segmentgrenzen nachzuweisen, ähnliche Schwierigkeiten auch bei den Selachiern bestehen könnten? Was verpflichtet die Selachier, die definitive Segmentzahl des Wirbelthierkopfes in aller Reinheit uns zu übermitteln? Wenn die Amphibien sechs Segmente zu einem haben reduciren gekonnt, oder wenigstens dies so scheinbar machen, dass ein Beobachter wie GÖTTE sie positiv als nur ein Segment beschreibt, warum können nicht auch bei den neun Segmenten der Selachier solche Zusammenziehungen stattgefunden haben, welche unseren bisherigen Beobachtungen und Berechnungen entgangen sind? Ich meinerseits bin positiv davon überzeugt, dass solche Reductionen auch bei Selachiern sich zeigen, und nehme nicht den geringsten Anstand, bei

¹ Auch in seiner Antikritik AHLBORN's hält GEGENBAUR an dieser Auffassung fest: »Nach meiner Deutung des Kopfes der Wirbelthiere ist derselbe aus einem metameren Zustande hervorgegangen, und diese Metamerie ist dorsal verschwunden, ventral aber an dem Kiemenspaltenapparate erhalten geblieben.« (Metamerie d. Kopfes etc. pag. 25.)

meinen eigenen Versuchen der Lösung dieser Fundamentalfragen, die Selachier nur als den relativen Ausgangspunkt zu betrachten und in ihnen schon nach Anzeichen einer viel bedeutenderen Gliederung zu suchen, als sie uns in den Spaltungen des Kopfmesoderms gegeben sind.«

Dass diese gegen AHLBORN gerichteten Einwürfe zu Recht bestanden und dass der Standpunkt, von dem aus ich sie entwickelt hatte, der richtige war, ist nun hier erwiesen, und die mannigfachen Versuche GEGENBAUR'S (Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes etc. in: Morph. Jahrb. 13. Bd. 1887 pag. 1ff.), meine Forschungen, sei es in ihrer thatsächlichen Grundlage, sei es in ihrer logisch-speculativen Durchführung und Ausbeutung als phantastisch und werthlos hinstellen und sie vor einem mit dem Detail dieser überaus schwierigen Fragen nicht immer hinreichend vertrauten wissenschaftlichen Publicum lächerlich zu machen, erhalten nun in dieser Studie die ihnen gebührende Antwort.

VAN WIJHE hatte den Urzustand der Kopfmetameren in einem Stadium der Embryonalentwicklung zu finden geglaubt, in welchem bereits jene Zusammenziehungen der Myotome so weit durchgeführt waren, dass sie, zumal auf dem von ihm eingenommenen Standpunkt, vielleicht nicht mehr als solche gemuthmaßt werden konnten: seine Abbildung (»Über die Mesodermsegmente« etc. Taf. 1 Fig. 1) veranschaulicht einen Embryo aus dem Stadium *I—K* von BALFOUR, während die meinige (Taf. 14) das Stadium *F* BALFOUR'S wiedergibt.

Der Unterschied beider Stadien besteht darin, dass, wo VAN WIJHE sein erstes Myotom zeichnet, der von mir untersuchte Embryo wenigstens vier Myotome zeigt. VAN WIJHE'S Mandibular-Segment repräsentiren bei meinem Embryo drei Myotome, VAN WIJHE'S Hyoid-Segment drei Myotome, und sein viertes Segment besteht bei meinem Embryo aus zwei bis drei Segmenten.

Schon in BALFOUR'S Stadium *G* sind die Verschmelzungen der 15 Myotome sehr beträchtlich, und je weiter sich der Embryo entwickelt und auf die definitive Gestalt hinarbeitet, um so mehr verwischen sich die Grenzen der ursprünglichen Metamere und passen sich der durch die Ausbildung der jetzigen Kiemenspalten bedingten secundären Gliederung des Kopfes an.

Es ist nun schon von dem ersten Entdecker des Kopfcoeloms, von BALFOUR, mit allem Nachdruck darauf hingewiesen worden, dass ein Zerfall dieses Coeloms in einzelne von einander getrennte Bildungen, die Kopfhöhlen, durch das Vordringen der Kiemensäcke

resp. durch die schließliche Bildung der Kiemenspalten hervorgebracht wird. Die zwischen den einzelnen Kiemenspalten erhaltenen und mit dem Pericard anfänglich in offenem Zusammenhang gebliebenen Partien der Seitenplatten wurden als die wahren Repräsentanten der Segmentation des Kopfoeloms betrachtet.

Wie wenig dies den wirklichen Thatsachen der Metamerie des Kopfoeloms entspricht, ist jetzt ersichtlich, denn auf die zwei vordersten Kiemenpaare kommen mindestens zehn Myotome resp. ihnen zugehörige Gebiete der Seitenplatten.

Es wäre nun zunächst zu untersuchen, ob die hinteren Kiemenspalten, welche wirklich als solche angelegt und ausgebildet werden, also die zum Glossopharyngeus und Vagus gehörigen, rein segmental sich anlegen, d. h. mit den Myotomen correspondiren, unter denen sie entstehen. Dass dies Verhältnis sich von einer anderen Seite complicirt, durch das Zugrundegehen hinterster Kiemenspalten, wodurch Verschiebung der Lagerung der vordersten Rumpffcomponen ten in mehr als einer Richtung erfolgt, soll an anderer Stelle erwogen werden: hier ist nur Gewicht darauf zu legen, dass anscheinend — ich bleibe ausdrücklich bei dieser Reserve — die Branchiomerie im Hinterkopf mit der Myomerie zusammenfällt¹. Da es aber unzweifelhaft ist, dass die gegenseitige Lagerung der Branchiomerer, Myomerer, Neuomerer etc. von ihrem ersten Auftreten an die allergrößten Verschiebungen erleidet, so wird es schwer sein, für die Feststellung der topographischen Anfangsbeziehungen dieser Organsysteme überhaupt irgend ein sicheres Kriterium aufzufinden, und wir werden vielleicht nur erschließen können, bis zu welchem Grade von Anfang an Myomerie und Branchiomerie sich gedeckt haben. Nur das steht schon jetzt fest, dass im Vorderkopf beide Segmentationen, so weit der gegenwärtige Zustand in Frage kommt, die denkbar größte Incongruenz aufweisen und dazu auffordern, das Zustandekommen dieser Incongruenz auf dem Wege phylogenetischer Forschung erklärlich zu machen. Welcher Weg da allein zum Ziele führt, das habe ich bereits in dem »Ursprung der Wirbeltiere« und an vielen Stellen der »Studien zur Urgeschichte« ausgesprochen.

¹ Aus nicht hinreichend abgeschlossenen Beobachtungen werde ich zur Annahme geleitet, dass auch hinter der Ohrblase Somitenverschmelzung stattfindet, und dass bei den einzelnen Selachiern in dieser Beziehung Verschiedenheiten existiren. Nur durch das Studium eines sehr ausgedehnten Vergleichungsmateriales wird sich auch hierüber annähernde Gewissheit erreichen lassen.

Gegen diese meine Versuche, das »Kopfproblem« zu lösen, hat sich GEGENBAUR in dem bereits angeführten Aufsatz »Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskeletes« gewandt. Haben sich nun auch schon die gleichfalls von GEGENBAUR angegriffenen FRORIEP, VAN WIJHE u. A. z. Th. recht ausführlich und wirkungsvoll — so vor Allen FRORIEP in seinen »Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskeletes« (Anat. Anz. 1. Jahrg. 1887 pag. 815—835) — vertheidigt, so bleibt mir doch nicht erspart, auch meinerseits theils die Argumente selber zu widerlegen, theils die Art und Weise in das richtige Licht zu stellen, in der GEGENBAUR sich für berechtigt hält, mir entgegenzutreten, zumal ich die volle Verantwortlichkeit für die mir Schuld gegebenen Verbrechen heute ebenso wie früher zu tragen sehr bereit bin. Ganz besonders beschuldigt werde ich aber als Urheber der »beachtenswerthen Erscheinung, dass allerwärts nach Kiementaschen gesucht wird und die heterogensten Bildungen mit mehr oder weniger Aufwand von Mühe für solche ausgegeben werden, während doch selbst von einer siebenten oder einer achten Kiementasche, die bei den Notidaniden noch besteht, so gut wie nichts mehr sich wiederholt¹. Die Erwägung, dass beide Kiementaschen bei den übrigen Sela-chiern verschwunden sind, dass jedenfalls von der letzten keine Spur [?] mehr, selbst in der Ontogenese angedeutet wird, hätte bei dem Suchen nach Kiementaschen, die einem unendlich viel weiter zurückliegenden Zustande angehört haben sollten, zu einiger Vorsicht mahnen müssen. Man suchte in der Ontogenese nach Zeugnissen für die ‚Urgeschichte‘ der Kiemen, während selbst die geschichtlichen Documente für jene Organe außerordentlich dürftig sind«.

GEGENBAUR glaubt gewiss, ein Wunder wie scharfsinniges Argument in diesen Erörterungen gegeben zu haben, übersieht aber, dass es gerade das Gegentheil von dem erweist, wozu er es benutzt. Gerade weil eine entodermale Kiemensackbildung so leicht rückgebildet wird oder mit einer davor oder dahinter liegenden verschmelzen kann, habe ich auf die embryonale Gestaltung der Blutgefäße, der Muskeln, der Knorpel, der Nerven, kurz aller Organsphären so hohen Werth gelegt und aus ihrer Configuration zu erschließen gesucht, dass außer den wirklich zur Ausbildung

¹ In der 1. Studie habe ich ausdrücklich erwähnt, dass bei *Belone* sieben Kiemensäcke angelegt werden.

gelangenden Kiemenspalten noch viel mehr bestanden haben müssen, zumal am Vorderkopf — und ich denke den Beweis nicht schuldig bleiben zu brauchen, dass ich Recht hatte und dass GEGENBAUR in mehr als einer Beziehung besser gethan hätte, jenen Aufsatz ungeschrieben zu lassen.

Die Führung dieses Beweises werde ich in einer Reihe weiterer Studien antreten, deren erste die Entwicklung der Ganglienleiste, der Nervenwurzeln, der Kopfganglien, der Schleimeanäle und der Seitenlinie enthalten soll. Diese Studie ist nahezu beendet, erfordert aber eine so große Zahl von Abbildungen, dass ihr Erscheinen noch längere Zeit auf sich warten lassen wird. An sie soll sich eine fernere Studie anschließen, welche die Anlage und Ausbildung des Mesoderms im Vorderkopf erörtert und eingehend die beträchtlichen Verschiedenheiten darlegt, welche bei den einzelnen zu meiner Verfügung stehenden Selachiern in der Bildung und Umbildung der vordersten Kopfhöhlen stattfinden. Man wird daraus erkennen, wie complicirt die Vorgänge sind, die zur Bildung der Kiemen- und Kiefermuskulatur und vor Allem zur Herstellung der Augenmuskeln führen, und welcher kritischen Umsicht es bedarf, sie morphologisch richtig zu deuten. Als dritte grundlegende Studie sollen dann die Gefäße des Vorderkopfes behandelt und dabei endlich das Gewirr von Lacunen einer systematischen Untersuchung unterworfen werden, aus welcher hervorgehen wird, von wie hoher phylogenetischer Bedeutung sie sind. Erst nachdem diese drei Organsphären neu behandelt sind, wird das Entoderm des Vorderkopfes mit Aussicht auf Erfolg angegriffen werden können zur Feststellung der Bildungen, Umbildungen und Rückbildungen der ursprünglich vorhandenen Kiemensäcke.

Ehe ich mich aber an diese umfangreiche Aufgabe im Detail mache, will ich an dieser Stelle auf einige fundamentale Folgerungen vorläufig eingehen, welche aus der Entdeckung der beträchtlichen Zahl von Myotomen im Vorderkopfe erwachsen.

Es steht wohl fest, dass diese Myotome durchaus gleichwerthig den Myotomen des Rumpfes gedacht werden müssen; es ist deshalb die Folgerung auch nicht abzuweisen, dass den Myotomen des Kopfes ebenso wie den Myotomen des Rumpfes dieselben nervösen Apparate zugesprochen werden müssen, zunächst also: ein Paar motorischer Nerven und ein Paar Ganglien und sensibler Nerven. Wo sind dieselben? Sind sie überhaupt noch da? sind sie verändert? sind

sie zu Grunde gegangen? Auf diese Fragen soll der nächste Abschnitt eine vorläufige Antwort geben.

2. Bemerkungen über die Metamerie der motorischen Kopfnerven.

Am Kopfe existiren zweierlei Arten motorischer Nerven: diejenigen, welche zu den Kiemen- und Kiefermuskeln sich begeben, und die Augenmuskelnerven. Den Hypoglossus rechne ich an dieser Stelle nicht zu den Kopfnerven: ich habe erst kürzlich (*Anat. Anz.* 5. Jahrg. 1890 pag. 50 ff.) ausgesprochen, wie es sich mit ihm verhält, und gedenke an anderer Stelle noch ausführlicher darauf zurückzukommen. Er ist der vorderste Repräsentant der Spinalnerven im eigentlichen Sinne, und kann uns hier höchstens als Paradigma interessiren.

Jene beiden Arten motorischer Kopfnerven sind von einander unterschieden sowohl was ihren Ursprung, als auch ihren Verlauf und ihre Verbreitung betrifft. Die motorischen Gangliennerven entspringen aus Zellen des sog. Seitenhorns, einer Ganglienzellschicht, welche im Nachhirne dorsal von den Zellen des Vorderhorns, aber in nahem Contact mit ihnen liegt. Die von ihnen ausgehenden Fasern nehmen ihren Verlauf in geschwungenem Bogen dorsalwärts, durchziehen die Seitenschichten des Nachhirns und treten in Bündeln vereinigt an der Stelle aus, wo die Ganglienplatten des Vagus-Glossopharyngeus, des Facialis-Acusticus und des Trigeminus-Ciliaris dem Medullarrohre sich anlagern. Die Art und Weise dieses Austritts werde ich gleichfalls an anderer Stelle schildern. die bezüglichen Untersuchungen sind abgeschlossen für alle in Frage stehenden Theile: hier will ich nur hervorheben, dass diese motorischen Gangliennerven die ersten Wurzelbildungen sind, welche an Kopfnerven auftreten. Diese Nerven treten ganz nackt, als glänzende Bündel von Nervenfasern aus dem Medullarrohre aus, zunächst nach oben gerichtet, biegen aber gleich um und senken sich an der Hinterseite in die Ganglienplatten ein, an denen sie sofort abwärts verlaufen und sich dabei an die gleichfalls in Bildung begriffenen peripherischen sensiblen Ganglienfasern anlagern, so weit diese ventralwärts gehen, dann aber isolirt weiterlaufen an die zugehörigen Wandungen der ventralen Theile der Kopfhöhlen, d. h. an die spätere Kiefer- und Kiemenmuskulatur, an welcher sie endigen.

Die Augenmuskelnerven andererseits entspringen aus Zellen

des Vorderhorns, wenigstens ist das mit Sicherheit vom Abducens und Oculomotorius zu behaupten, deren Ursprung bei Selachiern mit Leichtigkeit zu verfolgen ist, sobald man einmal mit dem Object vertraut ist. Immerhin ist eine gewisse Verschiedenheit in der Ursprungsweise und der Ursprungszeit zwischen diesen beiden Nerven und den motorischen Spinalnerven wenigstens bei den Selachiern zu beobachten. Sie entstehen beträchtlich später als die Spinalnerven, und während diese als mehr oder weniger breite plasmatische Platten aus dem Medullarrohre hervorquellen und sich als solche an die zugehörigen Stellen der Myotomwandung anlegen — vgl. 13. Studie pag. 449 — um erst allmählich zu Nervenfasern sich umzubilden¹, entspringen Abducens und Oculomotorius mit einer Reihe discreter Wurzelfasern, welche nicht als plasmatische Ausflüsse in die Erscheinung treten, sondern offenbar bereits höhere Differenzierung erlangt haben und in mehr definitiver Gestalt den Verband des Medullarrohres verlassen.

An dieser Ursprungsweise ist ganz besonders bemerkenswerth, dass der Bezirk des Medullarrohres, aus welchem die Wurzelfasern zunächst des Abducens hervorsprossen, ein so beträchtlicher ist, dass er ausreichen würde, um 3—4 Spinalnerven aus sich hervorgehen zu lassen. Es ist ferner bemerkenswerth, dass die Wurzelfasern bei ihrem ersten Hervorsprossen analwärts gerichtet sind, gerade wie motorische Spinalnerven, und dass erst nach einem gewissen Verlauf in dieser Richtung die sämtlichen Wurzelfasern — ich zähle meist jederseits sieben — zu einem nach vorn gerichteten gemeinsamen Nervenstamm zusammenfließen, welcher dann in dem M. rectus externus seine Endausbreitung findet.

Der Oculomotorius seinerseits entspringt gleichfalls mit einer von 4—7 schwankenden Zahl einzelner Wurzelfasern, deren Ursprungsbezirk im Vorderhorn sich noch weiter ausdehnt, als der des Abducens. Und dabei muss in Rechnung gezogen werden, dass dieser Ursprungsbezirk durch die Kopfbeuge noch wesentlich zusammengedrängt ist. Würde man das Medullarrohr an dieser Stelle strecken, so würde der Wurzelbezirk noch beträchtlich größer ausfallen.

Es ist bekannt, dass der Oculomotorius die sämtlichen aus der

¹ Es bestehen zwischen His und mir über diese Vorgänge verschiedene Auffassungen. Ich habe die Materialien in Händen, um bei nächster Gelegenheit darauf zurückzukommen.

bisher sog. ersten, d. h. prämandibularen Kopfhöhle stammenden Augenmuskelnerven innervirt, also den M. rectus internus, rectus superior und inferior und obliquus inferior.

Wir haben nun oben gesehen, dass die dritte Kopfhöhle VAN WIJHE'S aus einem Multipulum von Myotomen hervorgeht, wir wissen, dass aus ihr der M. rectus externus entsteht, wir wissen ferner, dass dieser Muskel vom Abducens innervirt wird, wir erfahren schließlich, dass dieser Nerv aus einer beträchtlichen Anzahl von Wurzelfasern, die aus einem beträchtlichen Bezirk des Vorderhornes isolirt hervorgehen, gebildet wird — wir sind mithin vollkommen berechtigt, den N. abducens als ein Multipulum von Nerven anzusehen, welche mit den motorischen Spinalnerven durchaus homodynam sind¹.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich fast von selbst, dass auch der Oculomotorius als ein Multipulum vorderster, den motorischen Spinalnerven homodynamer Nerven zu betrachten ist².

Ich besitze ziemlich zahlreiche Notizen zur vollständigen Entwicklungsgeschichte dieses Nerven, bin aber nur im Stande, bei der Massenhaftigkeit des auch auf anderen Gebieten dieses großen Gesamtproblems mir zuströmenden Materiales, sehr allmählich die einzelnen Abschnitte für die Publication reif zu machen. Und dass zur Lösung des großen Problems eben gleichzeitig an alle Organsysteme Hand angelegt werden musste, das wird wohl die vorlie-

¹ Es ist lehrreich hier zu citiren, was GEGENBAUR (l. c. p. 55) als seine Einsicht in diese Verhältnisse zu erkennen giebt: »Für den Ursprung des Abducens darf wohl hervorgehoben werden, dass er aus mehrfachen Wurzeln sich zusammensetzt. Sowohl MARSHALL als auch dieser und SPENCER beschreiben das. Es ist desshalb wichtig, weil es einen Beweis dafür abgiebt, dass solche auch bei der Anlage des Nerven vorhandene mehrfache Wurzelbündel an sich noch nicht zur Begründung einer Polymerie des gesammten Nerven verwerthet werden können. Denn das steht doch außer Zweifel, dass es sich beim Abducens nicht um ein Multipulum von Nerven handeln kann.«

² GEGENBAUR fasst l. c. pag. 49 sein Urtheil in folgende Worte: »Die bisherigen Erfahrungen haben also am Oculomotorius keine Eigenschaften dargethan, die ihn als metameren Nerven erwiesen, wenn man von solchen jene Eigenschaften verlangt, wie sie den hinteren Kopfnerven zukommen. Alles was man zu Gunsten des Oculomotorius als eines metameren Nerven sagen kann, ist seine Zugehörigkeit zum ersten Somit, welches aber selbst wieder kein vollständiges Kopfmetamer vorstellt.«

gende Studie mehr als alles Andere ergeben. Deshalb bin ich gezwungen, so oft auf unpublicirte Untersuchungen zu verweisen.

Es wird aber dadurch nur um so interessanter zu constatiren, von welchen Zellen des Vorderhorns seine am weitesten nach vorn gelegenen Wurzelfasern entspringen, denn diese werden zunächst als die vorderste Grenze der gesammten motorischen Spinalnerven zu betrachten sein, welche am Wirbelthierkörper auftreten. Und diese vordersten Vorderhornganglienzellen liegen in derselben Ebene, welche ein Querschnitt durch die Längsachse des Gehirns trifft, der eben sowohl die Anlage der Epiphyse wie die des Infundibulums vor sich liegen lässt. Von dort bis rückwärts an die Grenze des Hinterhirngebietes, also fast durch die gesammte Grundplatte des Mittelhirns, strömen die Fasern zusammen, welche den mächtigen Stamm des Oculomotorius bilden¹.

Das Quantum der Wurzelfasern, zumal bei *Mustelus*-Embryonen, ist so groß, dass man leicht begreift, wie der Oculomotorius einstmals dazu ausgereicht haben muss, eine sehr beträchtliche Zahl von Myotomen zu versorgen, und dass man sich des Verdachtes nicht entschlagen kann, es möchten ursprünglich noch mehr Myotome bestanden haben, als selbst der hier zu Grunde liegende Fund erweist.

Die Erörterung des Verbreitungsbezirkes des Oculomotorius will ich an dieser Stelle nicht unternehmen, ihr gebührt ein besonderer Abschnitt, da sich sehr wichtige Folgerungen daran knüpfen.

Es bleibt nun der dritte der Augenmuskelnerven, der Trochlearis, übrig. Ich befinde mich leider noch nicht im Klaren über die Auffassung, die dieser Nerv zu erfahren hat. Man muss sich nämlich fragen, welche phylogenetischen Verhältnisse ihn genöthigt haben, gegenüber seinen Genossen, Abducens und Oculomotorius, einen so abweichenden Verlauf von seinem Wurzelgebiet zur Austrittsstelle an der höchsten dorsalen Partie des Medullarrohres zu nehmen. Es ist nicht schwer, das Verbreitungsgebiet des Abducens mit seinem Wurzelgebiet dadurch in phylogenetischen Zusammenhang zu bringen, dass man die Verschmelzung und Vorwärtsbewegung der gesammten Myotome, aus denen der *M. rectus externus* hervorgeht, annimmt: sieht man sie doch wirklich vor sich gehen;

¹ Ich will an dieser Stelle des Umstandes Erwähnung thun, dass ich an der Basis des Hinterhirns, wo es in das Mittelhirn hinüberreicht, in gewissen Stadien bei *Mustelus*-Embryonen eine auffallend regelmäßige, segmentartige Einschnittbildung constatiren konnte, die vielleicht nicht zufällig ist.

es gelingt auch bei sehr genauer Beobachtung der Differenzirung der sog. prämandibularen Kopfhöhle die Vereinigung und Verbreitung der verschiedenen Componenten des Oculomotorius begreifbar zu machen. Es ist aber kein Grund zu erkennen, der den Trochlearis, sei er nun einem Simplex oder einem Complex verschiedener vorderer Spinalnerven gleich zu achten, gezwungen haben könnte, statt wie seine beiden Kameraden an der Basis des Hirnrohres auszutreten und in ähnlichem Verlaufe wie der Oculomotorius an seinen *M. obliquus superior* zu treten, vielmehr innerhalb der Mantelschicht des Isthmus dorsalwärts seine Fasern aufsteigen zu lassen und an der höchsten Peripherie in spitzem Winkel auszutreten, um nun wieder in weitem Bogen abwärts an seinen Endbezirk zu gelangen. Dieser Faserverlauf im Inneren des Hirnrohres, der Austritt an seiner dorsalsten Grenze ist es, der es schwierig macht, in dem Trochlearis einen oder mehrere vordere Spinalnerven erkennen zu wollen, und eher darauf verweist, in ihm einen den motorischen Theilen des Trigemini, Facialis oder Vagus homodynamen Nerven zu erblicken. Die Zellen, aus denen er seinen Ursprung nimmt, müssten dann als Theile nicht des Vorderhornes, sondern des Seitenhornes angesehen werden, und da er, wie ich an anderer Stelle (*Anat. Anz.* 5. Jahrg. 1890 pag. 61) dargelegt habe, sehr oft mit den letzten Resten eines vordersten Hirnganglions¹ in Contact gefunden wird, so könnte auch dieser Umstand für eine solche Auffassung verwerthet werden. Einer derartigen Deutung entgegen steht aber der Umstand, dass des Trochlearis Verbreitungsbezirk eben der *M. obliquus superior* ist, welcher aus einer sehr dorsal gelegenen Partie der bisher sog. 2. oder mandibularen Kopfhöhle hervorgeht. Nach der VAN WIJHE'schen Auffassung müsste gerade dieses Product der mandibularen Kopfhöhle ihrem Myotomtheile angehören, also auch von einem aus dem Vorderhorn entspringenden Nerven innervirt werden.

Aber vielleicht ergibt ein sorgfältiges, auf lückenlose Schnittserien gestütztes Studium der Entwicklungs- und Umwandlungsgeschichte der vordersten Mesodermsegmente doch noch, dass diejenige

¹ Dies Ganglion ist auch von HOFFMANN bei Reptilien aufgefunden worden, wie ich erst bei der Correctur dieser Studie bemerkt habe (Siehe »Über d. Metamerie d. Nachhirns u. Hinterhirns etc. in: *Z. Anzeiger* 12. Jahrg. 1859 pag. 338). Den Folgerungen, welche HOFFMANN an seinen Befund knüpft, kann ich, besonders was die Beziehungen zur Epiphysis resp. dem Parietalauge angeht, in keiner Weise mich anschließen.

Partie der Wandung der mandibularen Kopfhöhle, aus welcher der *M. obliquus superior* hervorgeht, entweder gar nicht oder nicht ausschließlich aus Zellmaterial der Myotome, sondern der ihnen zugehörigen ventralen Coelomwandungen aufgebaut wird — dann würde in der That der Trochlearis den motorischen Kiefer- und Kiemenerven homodynam sein. nicht dem *Abducens* und *Oculomotorius*, und dann würde sein Verlauf im Inneren des Hirnrohres und sein dorsaler Austritt eben so wie seine Verbindung mit einem vordersten rudimentären Hirnganglion verständlich sein.

Ich kann momentan keine Antwort für diese Alternative geben. möchte aber doch glauben. schon in ihrer Aufstellung einen besseren Boden für die Anbahnung eines morphologischen Verständnisses dieses merkwürdigen und durch sein Chiasma noch merkwürdiger gemachten Nerven hergestellt zu haben.

Mag nun aber auch der morphologische Werth des Trochlearis noch zweifelhaft sein, so reichen doch *Abducens* und *Oculomotorius* durch ihre Wurzelbildung hin, um das Material an motorischen, den unteren Spinalnerven homodynamen Nerven zur Versorgung der neu entdeckten großen Zahl vorderster Myotome zu liefern. welche dadurch auf das Niveau von Rumpfmyotomen gebracht werden.

Wie steht es nun aber mit der metamerischen Anordnung der zweiten Klasse motorischer Hirnnerven, derjenigen, welche die Kiefer- und Kiemenmuskulatur versorgen und aus den Zellen des sog. Seitenhornes hervorgehen? War einmal der ganze Kopf in lauter rumpfähnlichen Metameren constituirt. so müssen auch alle Metameren von Hause aus ähnliche wenn nicht gleiche Componenten besessen haben, und diese Componenten müssen noch jetzt nachweisbar sein, entweder in Umwandlungen oder in Verbindungen oder schließlich in rudimentären Bildungen. Die motorischen Fasern des Seitenhorns existiren an dem gegenwärtigen Selaehierkopf in gewaltiger Ausbildung — wie existirten sie, als dieser Kopf noch aus seinen Urmyotomen und dazu gehörigen ventralen Coelompartien bestand?

Erwägen wir zunächst den Thatbestand.

Über Ursprung und Verlauf der motorischen Ganglien- oder Seitenhornfasern habe ich oben einige allgemeinere Bemerkungen gemacht. Ich will nun dazu übergehen. einige wichtige Details zu erörtern.

Betrachten wir die drei großen Ganglienplatten des Gehirns.

also die des Vagus-Glossopharyngeus, des Facialis-Acusticus und des Trigemini-Ciliaris, in dem Stadium, in welchem die motorischen Fasern bereits in sie eingetreten sind, so bemerken wir, dass das Wurzelgebiet dieser Fasern, also die Ausdehnung der Seitenhornbezirke, aus denen sie hervorgehen, in allen drei Fällen beträchtlich größer ist, als die Länge der Ganglienplatten, in welche sie eintreten. Dies ergibt sich aus der Richtung, in welcher die Fasern in jede der Platten eintreten. Diese Richtung ist nämlich eine um so schrägere, je weiter nach vorn oder nach hinten die Fasern gelegen sind. Während z. B. die mittleren Fasern in die Vagusplatte beinahe in derselben Querebene eintreten, in der ihre Ursprungszellen im Seitenhorn gelegen sind, machen die vorderen Fasern ihren Weg von vorn nach hinten, die hinteren aber treten aus einer weit zurückgelegenen Partie des Seitenhorns in die Platte ein, und die hintersten durchlaufen sogar eine durchaus schräge Bahn in der Mantelschicht des Nachhirns, um bis an den Hinterrand der Vagusplatte zu gelangen. Dabei darf denn freilich nicht übersehen werden, dass die hintersten Kiemenspalten bei allen Selachiern mit Ausnahme der Notidaniden nicht mehr ausgebildet werden, die für sie bestimmten Seitenhornnerven also eine andere Verwendung finden und wahrscheinlich noch in die Vagusplatte einmünden.

Noch stärker ist diese Convergenz der motorischen Fasern bei ihrem Eintritt in die Facialis- und Trigeminiplatten, wo die Wurzelbezirke weit von den Austrittstellen entfernt liegen.

Es scheint klar, dass dies kein ursprüngliches Verhältnis sein kann. Von Hause aus traten die Seitenhornfasern sicherlich in derselben Querebene aus, in der ihre Ursprungszellen liegen, und gesellten sich denjenigen Ganglienpartien bei, welche ebenfalls zu dem Metamere gehörten, dessen parietale Wandungen von den Seitenhornfasern innerviert wurden. Wie es freilich geschehen konnte, dass überhaupt motorische Fasern sich an die Ganglienplatten begaben und, um an die parietalen Seitenplatten zu gelangen, erst im Medullarrohr dorsalwärts in die Höhe stiegen, das berührt Gebiete und Probleme, die ich an dieser Stelle überhaupt nicht erörtern möchte. Nur das soll hier betont werden, dass diese Fasern sicherlich von Hause aus ebenso segmental verliefen, wie die Spinalnerven und wie die Fasern des Abducens und des Oculomotorius, als sie noch nicht Multipla waren, sondern als einzelne Nerven an die ihnen zugehörigen Myotome sich begaben — also zu einer Zeit, als diese Myotome noch nicht zu einheitlichen Augenmuskeln verschmolzen waren.

Nun sehen wir bei der Vagusplatte noch am besten, wie die Seitenhornfasern sich auch noch innerhalb der Platte fortdauernd convergirend verhalten, bis sie an den Isthmus gelangen, von dem aus die einzelnen Glossopharyngeus- und Vagusabschnitte ihre definitive peripherische Verbreitung an die jedem zugehörigen Kiemenmuskulatur beginnen. Von da an weichen die motorischen Fasern wieder aus einander und innerviren je eine segmentale Partie der Seitenplatten.

Wenn dies bei der Vagusplatte noch stattfindet, so haben wir allen Grund anzunehmen, dass es auch bei den vorderen Platten so gewesen ist. Ich habe nun schon oben ausgesprochen, dass ich nach bisherigen Wahrnehmungen die hinter der Ohrblase liegenden Kiemen als den Ursegmenten mehr oder weniger entsprechend anzusehen geneigt bin, dass aber vor der Ohrblase eine außerordentliche Incongruenz zwischen Branchiomerie und ursprünglicher Myomerie stattfindet. Und wie die Augenmuskelnerven noch durch ihre Wurzelbildung zu erkennen geben, dass sie von Hause aus der ursprünglichen Myomerie sich anschlossen, so darf man wohl auch in der ungewöhnlichen Convergenz der motorischen Seitenhornfasern des Facialis und des Trigemini die Anzeichen davon erblicken, dass auch sie, so wie sie jetzt nur den R. hyoideus Facialis und den R. maxillaris inferior des Trigemini mit Fasern versorgen, ursprünglich wahrscheinlich auch an all die anderen sensiblen Nerven, die ihren Ursprung aus den Ganglienplatten des Facialis und Trigemini herleiten, motorische Fasern gelangen ließen, zur Innervation derjenigen Abschnitte der Seitenplatten, welche jetzt theils in die Hyoid- und Mandibularhöhle zusammengefasst, theils abortirt sind. Wir werden uns also zu denken haben, dass den Ästen des Facialis, welche als mandibularis externus, als buccalis und als ophthalmicus superficialis bekannt sind, ebenso wie dem Acusticus möglicherweise motorische Fasern zukamen, welche Kiemenmuskulatur innervirten, die jetzt theils in der Hyoidhöhle steckt, theils völlig zu Grunde gegangen ist. Ebenso werden wir die Möglichkeit, ja die Wahrscheinlichkeit ins Auge fassen müssen, dass auch dem R. maxillaris superior und dem N. ophthalmicus profundus sowie dem R. ophthalmicus superficialis portio Trigemini motorische Fasern beigemischt waren, welche jetzt zum Theil in dem R. maxillaris inferior enthalten, theils völlig abortirt sind. Dass diese Annahmen nicht in der Luft schweben, werde ich erweisen, sobald ich das Zustandekommen der Hyoid- und Mandibular-Kopfhöhle Schritt für Schritt darstellen

und den Nachweis liefern werde, dass sie Multipla von primitiven Segmenten der Seitenplatten bilden, deren dorsale Partien, eben die jetzt nachgewiesenen zahlreichen Myotome des Vorderkopfes, zu den Augenmuskeln verschmolzen sind.

Wie wir also dazu berechtigt waren, den Abducens und Oculomotorius als Multipla motorischer Spinalnerven hinzustellen, so bestehen zahlreiche Argumente, den N. maxillaris inferior und hyoidco-facialis als Multipla motorischer Seitenhornnerven anzusehen.

Auf die Frage, weshalb die motorischen Seitenhornnerven auf den Kopf beschränkt sind und kein Homologon am Rumpfe finden, eine Frage, die ebenso wichtig ist, wie sie nahe liegt, werde ich weiter unten eingehen, nachdem ich vorher über die sensiblen Kopfnerven gesprochen habe.

3. Bemerkungen über die Metamerie der sensiblen Kopfnerven.

Da ich in der oben erwähnten späteren »Studie« die Bildung des Medullarrohres und der Ganglienleiste im Detail darstellen werde, so kann ich mich an dieser Stelle darauf beschränken, nur diejenigen Facta anzuführen, welche wohl geeignet sind, neues und unerwartetes Licht auf die Metamerie der Hirnganglien und die von ihnen ausgehenden sensiblen Nerven zu werfen.

Es ist bereits im Jahre 1878 durch MILNES MARSHALL (Development of Cranial Nerves in the Chick. in: Q. Journ. Micr. Sc. (2) Vol. 18 pag. 12 ff.) der Nachweis geführt worden, dass der vorderste Abschnitt der Ganglienleiste auf der Höhe eines Querschnittes beginnt, welcher durch den vorderen Theil der Augenblasenausstülpung geführt ist (l. c. Taf. 2 Fig. 6). Das gleiche Verhalten ist für die Selachier von VAN WJHE constatirt worden (l. c. pag. 18).

Aber MARSHALL begnügte sich nicht mit dem thatsächlichen Befund, sondern knüpfte an denselben Erwägungen über die Bedeutung dieser vordersten Partie der Ganglienleiste, welche wohl ein besseres Schicksal verdient hätten, als in den bethlehemitischen Hypothesen-Kindermord einbegriffen zu werden, mit dem GEGENBAUR seine Kompetenz zur Bewältigung des Kopfproblems von Neuem festzustellen suchte (vgl. GEGENBAUR l. c. pag. 38 ff.)

MARSHALL hatte den sehr richtigen Gedanken, dass dieser vorderste Theil der Ganglienleiste von Anfang an nur dazu bestimmt sein konnte, aus sich Ganglien und Nerven hervorgehen zu lassen,

ebenso wie der übrige Theil. Wenn man erwägt, dass die Trigemini-
nusplatte dazu dient, Nervenwurzeln zu entsenden resp. zu empfangen,
welche später zum Hinterhirn gehören, so ist es auch wohl von Hause
aus sehr berechtigt, die Frage aufzuwerfen, was denn aus den Theilen
der Ganglienleiste wird, die am Mittelhirn gelegen sind oder was
einstmals aus ihnen hervorgegangen sein kann. Denn dass diese
Bezirke der Ganglienleiste nicht bloß zu dem Behufe gebildet wer-
den, möglichst rasch wieder zu Grunde zu gehen, das darf wohl
a priori angenommen werden, und wenn auch von verschiedenen
Forschern behauptet wird, dieser vorderste Abschnitt der Ganglien-
leiste werde zwar mit in die Bildung der Trigeminiplatte aufge-
nommen, verfiere aber frühzeitig dem Schwunde, so haben sie erst-
lich nicht genug Anstoß an dieser letzteren Behauptung genommen,
zweitens aber ihre Beobachtungen nicht sorgfältig genug angestellt.

Dies gilt auch von VAN WIJHE, welcher allerwegen bei seiner
Ermittlung der primitiven Verhältnisse des Selachierkopfes nicht
weit genug zurückgegangen ist. Auf pag. 20 seiner oft citirten Schrift
sagt er:

»Ich finde, dass die Anlage des Trigemini außerordentlich breit
ist. Die Nervenleiste ist im Stadium *H* zwischen Trigemini und
Facialis schon abortirt, streckt sich aber von dem vorderen Theile
des Hinterhirns sogar noch bis vor die Augenblase aus, nimmt also
die ganze Breite des Mittelhirns ein. Von derselben gehen zwei
längere Auswüchse ab; der eine liegt vor dem zweiten Somit, der
andere befindet sich an dessen Hinter- und Außenseite. Nun schwindet
die Nervenleiste allmählich von vorn nach hinten: was aus ihr wird,
kann ich mit Sicherheit nicht angeben. Durch dieses Schwinden
nähert sich der vordere Trigemini auswuchs immer mehr dem hinteren,
dadurch wird sein ursprünglich verticaler Verlauf in einen
horizontal, über der oberen Wand des zweiten Somites gerichteten
verändert, während zugleich sein Ursprung vom Mittelhirn allmählich
aufgehoben wird und er gemeinschaftlich mit dem hinteren Trigemini
auswuchs vom Vorderende des Hinterhirns entspringt. Schon sehr
frühzeitig, nämlich schon im Anfang des Stadiums *I*, entsteht in
ihm eine über dem Vorderende des zweiten Somites befindliche Ver-
dickung, die Anlage des Ganglion ciliare, welches das zuerst differen-
zirte Ganglion des ganzen Thieres ist.«

Diese Darstellung ist richtig, aber nicht vollständig. Es ist näm-
lich VAN WIJHE entgangen, dass nicht nur zwei, sondern drei Aus-
wüchse aus diesem Bezirke der Ganglienleiste hervor-

sprossen: der von ihm nicht beachtete dritte liegt noch vor dem Ciliarisauwuchs und geht aus dem Zellmaterial der allervordersten Partie der Ganglienleisten hervor. Sein Vorderrand umgibt die hintere Peripherie der Augenblase und reicht hinab bis an das Zellmaterial, welches schon so oft von den Autoren beschrieben, aber nie sorgfältig genug auf seine Constitution und Provenienz untersucht worden ist: auf den vor der Spitze des Entoderms sich unter dem Vorderhirn nach vorn erstreckenden sog. Mesodermfortsatz. VAN WIJHE hat die dorsaler gelegene Partie dieses Auswuchses sogar auf Taf. 1 Fig. 1 u. 2 gezeichnet, hat aber geglaubt, es handle sich um die alte Verbindung des Medullarrohres mit dem Ectoderm, an der Stelle, wo später die Epiphysis auftritt (vgl. l. c. pag. 45. Tafelerklärung). Die Stelle indessen, aus welcher die Epiphysis später wirklich hervorgeht, liegt beträchtlich vor der von VAN WIJHE mit der Bezeichnung *ep'* versehenen Partie, welche in der That die Zellbezirke der Ganglienleiste repräsentirt, aus denen jener vorderste Auswuchs hervorgeht, von dem ich hier spreche.

MARSHALL hatte also Recht, als er schrieb (l. c. pag. 18): »I see, therefore, no escape from the conclusion that the presence of the neural ridge at any part of the brain implies actually or potentially the presence of a nerve. Therefore there must be in the chick some nerve or nerves arising far forwards from the summit of the anterior part of the fore brain, and strictly equivalent, if embryological evidence is at all trustworthy, to the fifth, seventh, or hinder cranial nerves, or to the posterior root of a spinal nerve: otherwise the presence of the neural ridge in fig. 6 is utterly unintelligible.«

Ob MARSHALL mit dem Ausdruck »the anterior part of the fore brain« das Richtige getroffen, möchte ich freilich bezweifeln; wenigstens glaube ich, dass bei den Selachiern kein Theil des späteren Vorderhirns an der Production der Ganglienleiste Theil nimmt; auch ergeben die von MARSHALL gelieferten Abbildungen keinerlei Nöthigung, die Partie, an der er die Wucherung der Ganglienleiste zeichnet, für das Vorderhirn zu halten. Das Vorderhirn liegt vor dem vorderen Neuroporus, und die Ganglienleiste fängt thatsächlich erst hinter demselben an.

MARSHALL bemüht sich, im weiteren Verlaufe seiner Darstellung wahrscheinlich zu machen, dass der später auftretende Olfactorius in der That nur auf die Wucherung dieses vordersten Theils der Ganglienleiste zurückzuführen sei: hierin kam ich mich seinen

Deductionen indess nicht anschließen¹. Was es mit der Entstehung des Olfactorius für eine Bewandnis hat, haben wir eben erst aus der neuesten Arbeit von HIS (Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns etc. in: Abh. Sächs. Ges. Wiss. 15. Bd. 1889 pag. 717 ff.) erfahren: seine wichtige Entdeckung des Ursprungs der Olfactorius-Ganglienzellen und -Nervenfasern aus dem Epithel der Naseneinstülpung kann ich bei Selachiern durchaus bestätigen. gehe aber an dieser Stelle auf die phylogenetische Tragweite dieser Entdeckung nicht ein, dazu wird später der richtige Ort gefunden werden.

RABL's Vermuthungen. jene vordersten in die Trigeminiplatte einbezogenen Bezirke der Ganglienleiste hätten irgend welchen Zusammenhang mit dem Oculomotorius und Trochlearis — den wirklichen Zusammenhang mit dem Trochlearis hat er nicht gekannt — habe ich schon anderswo zurückgewiesen (Anat. Anz. 5. Jahrg. 1890 pag. 11) und dabei erwähnt, dass wirklich aus jenen Bezirken der Ganglienleiste ein Ganglion hervorgeht, das aber entweder ohne Wurzeln bleibt und allmählich zu Grunde geht, oder aber in die Bahn des R. ophthalmicus superficialis portio Trigemini geräth und dadurch diesem Nerven einen ganz eigenthümlichen Charakter verleiht, von dem ich noch später mehr sprechen werde.

Dass jenes abortirende Ganglion bei *Torpedo*-Embryonen in Anlagerung am Trochlearis gefunden wird, ist ein höchst merkwürdiges Factum, das, wie die bisherige Ontogenie es nicht kannte, so auch von ihren Anschauungen nicht in irgend welche Deutungsversuche hineingezogen werden konnte. Das Vorhandensein dieses Ganglions ist nun aber für den von mir festgehaltenen Standpunkt von präoralen Kiemen von großer Bedeutung, und so habe ich schon lange dem Ursprunge desselben, ich möchte fast sagen, aufgelauert, bis ich es als Product eines Theiles der vordersten Wucherung der Ganglienleiste wirklich nachweisen konnte.

Aber dies Ganglion ist nicht das einzige nicht mehr zur Function und Ausbildung gelangende Stück der Tri-

¹ Sonderbar genug verwahrt sich MARSHALL in einer Anmerkung auf das Entschiedenste gegen diejenige Deutung seiner Beobachtung, die der Wahrheit am nächsten kam, indem er sagt: „The assumption that the chick has preserved merely the earliest stages of development of some ancestral nerve, of which all subsequent traces have been lost, is so unnecessary and unwarranted that I have not thought it worthy of serious consideration.“

geminusplatte, noch auch diese das einzige, rudimentäre Bildungen aufweisende Stück der Ganglienleiste im Bereich des Kopfes: auch das vorderste Stück der Facialisplatte sondert sich als discretus Ganglion über der später sich entwickelnden Ohrblase ab, liegt eine Zeit lang dem Ectoderm dicht an und geht dann zu Grunde.

Dies Stück der Facialisplatte findet sich mit Regelmäßigkeit gleichfalls bei den Embryonen von *Torpedo* von 4—10 mm Länge; bei größeren Embryonen zerfällt es.

Auch die zwischen der Facialis-Acusticus-Platte und der Glossopharyngeus-Vagus-Platte gelegene Partie der Ganglienleiste bleibt ohne weitere Entwicklung eine geraume Zeit lang liegen: später bemerkt man auch hinter der Ohrblase, ja sogar noch weit über der Vagusplatte kleinere Anhäufungen von Componenten der Ganglienleiste, deren Herkunft wohl nur auf diese Partie derselben bezogen werden kann. In weiter entwickelten Stadien ist von Alle dem nichts mehr zu sehen.

Dass hinter der Vagusplatte die ersten Partien der Rumpf-Ganglienleiste nur eine verkümmerte Existenz führen, habe ich gleichfalls dargestellt (Anat. Anz., 5. Jahrg. 1890 pag. 14 ff.): das Zugrundegehen der drei vordersten, für den Hypoglossus bestimmten Spinalganglien hängt damit zusammen und giebt uns einen deutlichen Fingerzeig, wie wir die ähnlichen Ereignisse an der Ganglienleiste des Kopfes zu beurtheilen haben.

Ans alledem folgt, dass auch in der Ganglienbildung am **Kopf** wesentliche Reductionen geschehen sind, und dass besonders am Vorderkopf die gegenwärtig bestehenden Verhältnisse der Ganglienformation durchaus nicht als der ursprünglichen Lage der Dinge entsprechend angesehen werden dürfen.

Aber nicht nur in dem Zugrundegehen so vieler Bezirke der Ganglienleiste bezeugt sich das Vorhandensein eines wesentlich vom heutigen verschiedenen Urzustandes: auch in der Conformation der bestehenden Ganglienplatten kann die phylogenetische Forschung un schwer die Anzeichen eines Centralisirungsprocesses diagnosticiren, deren Deutung früher der Divinationsgabe, heute aber der kritischen Analyse zufällt.

Ich habe mehrfach ausgesprochen, dass am Hinterkopf möglicherweise Branchiomerie und Myomerie zusammenfallen. Dass die Myotome des Hinterkopfes zu Grunde gehen, hat schon VAN

WIJHE erwähnt: bei seiner Art zu zählen sind es das 4. bis 6. Myotom, aus dem keine bleibenden Muskelbildungen hervorgehen. Da er aber irrthümlicherweise die zum Bezirke des Hypoglossus gehörenden Myotome dem Vagus zurechnete, und dadurch die hinteren Kiemenspalten resp. deren aus den Seitenplatten hervorgehende Muskulatur als eben diesen Hypoglossusmyotomen zugehörig betrachtet, so erscheint bei seiner Auffassung die Myotommuskellücke geringer, als sie wirklich ist: so weit meine Forschungen gegangen sind, giebt es nur ein Myotom vor der ersten motorischen Hypoglossuswurzel, welches keine separate motorische Wurzel empfängt: von diesem aus nach vorn, bis zum Beginn des *M. rectus externus*, fehlen alle Myotommuskeln.

Mit dem Endorgane fehlen natürlich auch die Nerven, welche es innerviren: und so liefert die ganze Strecke des Medullarrohres zwischen der vordersten Wurzel des Hypoglossus und der hintersten des *Abducens* keine Vorderhornnerven.

Es ist nun schwer zu sagen, wie viele Myotome, wie viele Nerven eingegangen sind: denn da die Kiemensäcke nach und nach entstehen, und eine Verschiebung der verschiedenen Organsysteme (Medullarrohr, Darmrohr, Mesodermrohr, Ectodermrohr) gegen einander stattfindet, so ist es schwierig festzustellen, welches Myotom, welches Branchiomer, welches Neuomer von Hause aus auf einander gepasst haben.

Es wird sich also kaum mit voller Sicherheit ermitteln lassen, ob die zur Bildung des *M. rectus externus* verwendeten Myotome nicht auch Material aus den hinter der Ohrblase befindlichen Metameren an sich gezogen haben, es wird auch nicht festzustellen sein, ob der *M. subspinalis*, welcher die vordersten Hypoglossusmyotome repräsentirt, nicht auch seinerseits Material der hintersten Vagusmyotome in sich schließt: arithmetisch sicher wird die bezügliche Rechnung wohl nie ausfallen.

Und das ist darum sehr bedauernswerth, weil sich an dieser Stelle eine Erwägung aufdrängt, welche ich bereits oben pag. 350 andeutete: über das gegenseitige Verhältniß der Vorderhorn- und Seitenhornnerven.

Es ist nämlich auffallend, dass diese beiden motorischen Systeme zu alterniren scheinen. Der letzte Vorderhornnerv des Rumpfes ist der Hypoglossus: an ihn schließt sich die lange Reihe der Seitenhornnerven der Vagus-Glossopharyngusgruppe an, die bekanntlich bei höheren Wirbelthieren den *Accessorius* bildet. Auf die vordersten

motorischen Wurzeln des Glossopharyngeus folgt der Abducens, als Vorderhornnervencomplex: ihn wieder lösen die Seitenhornfasern des Facialis ab. dicht an diesen schließen sich die Seitenhornfasern des Trigemini an. dann folgt der im Charakter zweifelhafte Trochlearis und den Abschluss bildet die lange Reihe der Oculomotoriuswurzeln, welche aus dem Vorderhorn stammen.

Die Hypothese ist bisher noch von keiner Seite aufgestellt und noch weniger zu begründen versucht worden, ob nicht Vorderhorn- und Seitenhornnerven möglicherweise ein und dasselbe sind. Sie wäre auch unmöglich gewesen, so lange die Construction der Metameren auf Grundlage der VAN WILHE'schen Methode, so wichtig dieselbe für ihre Zeit war, geschah. Wenn angenommen ward, dass zu demselben Metamer je ein sensibel-motorischer Dorsalnerv und ein motorischer Ventralnerv gehörten, so war eben der Weg zu jener Hypothese verlegt. Und weil nur für den Vagus, und auch da nicht unbestritten die Einsicht gewonnen war — und dies ist ein wirkliches Verdienst GEGENBAUR's — dass er ein Multiplum von Nerven darstelle, während alle übrigen, sensiblen und motorischen, Hirnnerven als einfache Nerven galten, so konnte auch von dieser Seite der Weg zu dieser, wie mir scheinen will, wenigstens der Erörterung werthen Hypothese nicht gebahnt werden.

Wollte man die Disposition der motorischen Nerven nach Maßgabe dieser Hypothese auffassen, so ergäben sich eine Reihe von Betrachtungen über die Constitution des Kopfes, deren Erörterung mich nun wieder auf das Gebiet der sensiblen Nerven resp. der Hirnganglien zurückführt.

Vergleicht man nämlich die drei großen Ganglienplatten des Vagus-, Facialis- und Trigeminigebietes in Bezug auf ihre Producte mit einander, so tritt ein Unterschied vor die Augen, dessen Bedeutung bisher unklar geblieben ist.

Aus der Vagusplatte entwickeln sich Ganglien und sensible Nerven für 4—6 Kiemenpaare. Dem vordersten Kiemensack gesellt sich der Glossopharyngeus, den folgenden die einzelnen Vaguszweige zu. Die ursprünglich unsegmentirt erscheinende Platte sondert sich also in ebenso viele Ganglienabschnitte, wie Kiemensäcke gebildet werden. Die Producte jedes einzelnen dieser Ganglienabschnitte sind bereits so oft schematisirt worden, dass es nützlich erscheint, vor der Hand an einem dieser Schemata festzuhalten. Ich wähle das VAN WILHE'sche, welches je einen Ramus praetrematicus, pharyngeus, posttrematicus

und dorsalis annimmt. Wie Hrs sich einmal charakteristisch ausdrückt, ist der N. glossopharyngeus der »reinlichste« Hirnnerv: an ihm ist auch dies Schema am besten zu erkennen, resp. von ihm abgeleitet. Ich behalte späterer Erörterung vor, ob es gerechtfertigt und ob es erschöpfend ist.

Dem Schema zur Noth entspricht auch noch die Configuration des ersten Vagusastes. Aber schon die anderen Vagusäste zeigen eine wesentliche Abweichung durch die Bildung des Lateralis.

Ebenso wenig oder noch weniger entsprechen dem Schema die Producte der Facialis- und Trigemiusplatte und VAN WIJHE ebenso wie seine Nachfolger haben sich in den gewagtesten Deutungsexperimenten bewegt, um die aus diesen Platten hervorgehenden Nerven in das Procrustesbett des Schemas hineinzuzwängen. Ich habe meinerseits bereits in der 10. Studie auf die Schwierigkeiten aufmerksam gemacht, die alles Schematisiren bei den Nerven und anderswo hat, und habe andere Auffassungen zur Erwägung gestellt, immer aber (l. c. pag. 471) auch die Abhängigkeit dieser Auffassungen von unserer Kenntniss der Gesamt-Organisation des Wirbelthierkörpers hervorgehoben.

Es leuchtet nun von selbst ein, welchen Einfluss auch auf die Auffassung der Vertheilung der sensiblen Nerven die Entdeckung haben muss, dass eine sehr viel größere Anzahl von Ursegmenten von Anfang an in die Bildung des Vorderkopfes aufgegangen ist, und unter wie veränderten Gesichtspunkten die Derivate der Facialis- und Trigemiusplatte nun erscheinen müssen. Man darf mit vollem Recht wieder einen deductorischen Schritt thun und in den vorhandenen Derivaten jener beiden Platten nach den Resten der zahlreichen Spinalganglien suchen, welche sicherlich einstmals all den Metameren zukamen, die im Vorderkopf stecken.

Prüfen wir auf diesen Gesichtspunkt hin zunächst die Producte der Facialisplatte, so werden wir sofort Verdacht schöpfen müssen, dass im Acusticus wenigstens ein Duplum dieser Ganglien erhalten geblieben ist, und es wird für die weitere Detailforschung eine schöne Aufgabe sein, den Acusticus auf frühere Zustände zurückzuführen. Dass diese Aufgabe eine complicirte ist, kann sie nur anziehender gestalten: denn nicht auf die Reduction von einem oder mehreren Spinalganglien allein kann es dabei ankommen, sondern auf den Nachweis, wie es geschehen konnte, dass von diesen Ganglien und ihren Derivaten nur diejenigen übrig blieben, welche das verdickte Ectoderm, aus welchem die Gehörblase hervorgegangen, innervirten,

resp. aus ihm neue Ganglienelemente in Empfang nahmen. Ist doch eine detaillirte Entwicklungsgeschichte der Gehörblase und ihrer Nerven, zumal bei den Selachiern noch von keiner Seite ernstlich in Angriff genommen worden, trotzdem dieselbe gar nicht schwierig, gewiss aber in morphologischer wie histologischer Beziehung überaus lohnend sein wird. Die jüngst veröffentlichten Forschungen von His jr. lassen hoffen, dass dieser Problemcomplex bald weitere Bearbeitung finden wird.

Wie aber der Acusticus sicherlich ursprünglich auf metamere Ganglienbildung reduzirbar ist, so werden auch das G. geniculi, ferner die Ganglien des Buccalis und des Ophthalmicus superficialis portio Facialis darauf geprüft werden müssen, ob sie nur Theile eines einzigen oder vielmehr Repräsentanten so und so vieler ursprünglich discreter Spinalganglien darstellen, die alle in der Facialisplatte nur räumlich als Einheit in die Erscheinung treten¹.

¹ Seit Jahren besteht eine Debatte zwischen GEGENBAUR einerseits und VAN WIJHE, BEARD und mir andererseits über die Frage, ob in dem Hyoidbogen mehr als eine Kiemenspalte vereinigt sei. VAN WIJHE hat im Hinblick auf die Vertheilung der Nerven, BEARD auf das Auftreten mehrfacher Kiemensinnesorgane, ich auf die Muskulatur, Gefäßvertheilung und Knorpelbildung, wahrscheinlich zu machen gesucht, dass wenigstens zwei Branchiomerer in dem Hyoidbogen stecken — aber Alles prallte an den Dogmen der »Vergleichung« ab, in der GEGENBAUR wie in einer Festung sich gegen die Angriffe der Ontogenie gesichert glaubte. Vielleicht wird nun endlich die Einsicht gewonnen, dass die »Vergleichung der anatomischen Thatsachen« zwar Probleme stellen, aber sie nicht lösen kann, zumal wenn sie in ihrer Verblendung und Selbstüberschätzung sich zu Aussprüchen versteigt, wie der, mit welchem GEGENBAUR sein Manifest schließt (l. c. pag. 112): »Die Ontogenie hat bestätigt, was die Vergleichung der anatomischen Thatsachen ergeben hatte. Sie hat sehr Wichtiges zu Tage gebracht, Manches genauer ermittelt, Anderes modificirt. Aber sie zeigte auch bald die Grenze ihrer Erfahrungen. Durch die Vergleichung konnten diese weiter hinausgerückt werden, und gerade für die fundamentalen Fragen zeigte die Vergleichung sich ebenso unentbehrlich, wie es für diese die Ontogenie ist.« Ja wohl, die Vergleichung, aber nicht die Vergleichende Anatomie. Auch die Ontogenie vergleicht, sie wäre ja sonst gedankenlos, denn alles Urtheilen basirt auf dem Vergleichen. Wer aber »die Grenze seiner Erfahrungen« wirklich gezeigt hat, die Ontogenie oder die Anatomie, kann wohl nicht verkannt werden und würde überhaupt nicht hervorgehoben zu werden brauchen, wenn nicht die persönliche Autorität GEGENBAUR's auch jetzt noch seinen Doctrinen trotz ihrer Schwäche mehr Nachdruck verschaffte, als ihnen zukommt. Es lohnt nach den hier gegebenen neuen Aufschlüssen nicht der Mühe, die zahllosen Trugschlüsse aufzudecken, deren sich GEGENBAUR bedient hat, um die Gegner seiner Doctrinen scheinbar ad absurdum zu führen — eines der charakteristischsten Beispiele werde ich weiter unten nicht umgehen können, in extenso mitzutheilen — aber gegen die Überhebung zu

Wie weit in dieser Richtung bereits meine eignen Forschungen gegangen sind, werde ich an anderer Stelle im Einzelnen darlegen:

protestiren, welche in dem Aufsätze »die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes« zu Tage tritt, darf ich um so weniger unterlassen, als GEGENBAUR gegen mich nicht nur die concentrirtesten Ergüsse derselben richtet, sondern auch sich berechtigt geglaubt hat, von »hämischen Bemerkungen« zu sprechen, »deren ich nicht entbehren könne und die in ihrer Bedeutung für den Urheber zu würdigen, er dem wissenschaftlichen Publikum überlassen müsse«. Durch diese seine Worte bringt GEGENBAUR eine rein sachlich wissenschaftliche Polemik auf das Gebiet des Persönlichen auch in der Öffentlichkeit und nöthigt mich, ihm auf dies Gebiet zu folgen. Das wissenschaftliche Publikum ist vielleicht nicht ganz unterrichtet über den Ursprung dessen, was GEGENBAUR meine »hämischen Bemerkungen« nennt. Meine scharfe Polemik gegen die Doctrinen desselben, wie sie in der 4.—6. Studie enthalten sind, war nicht nur in jedem einzelnen Fall vollkommen gerechtfertigt — ich erinnere an das, was ich über den Adductor mandibulae (4. Studie pag. 113), was ich über die sog. äußeren Kiemenbogen der Selachier (l. c. pag. 19 ff.), über die Pseudobranchie der Teleostier (l. c. pag. 47 Anm.), über das »äußere« Kiemengerüst der Cyclostomen und schließlich über die mit so viel Emphase verkündete Archipterygiumtheorie gesagt habe — sie war auch mit vollem Bewusstsein gegen die damals noch ganz unerschütterte autoritative Stellung gerichtet, mittels deren es GEGENBAUR gelang, jeden Widerspruch nahezu im Keime zu ersticken, der gegen seine Doctrinen sich geltend machte. Das *ἀποτίξις* war in einer derartigen Weise zur Geltung gekommen, dass es nachgerade zu einem Crimen laesae majestatis gestempelt ward, anderer Meinung zu sein, als die »Grundzüge der vergleichenden Anatomie«. Andere Wege zur Lösung fundamentaler Fragen zu beschreiten, als die in diesem Leitfaden acceptirten, ward von vorn herein als lächerlich angesehen. Als ich den »Ursprung der Wirbelthiere« publicirte, ward, wie ich schon an anderer Stelle hervorhob (4. Studie, 5. Bd. pag. 179), meine Auffassung mit einem höchst oberflächlichen Raisonnement abgefertigt und als das Muster einer »unwissenschaftlichen, unkritischen und auf grobe Unwissenheit« basirten Verirrung hingestellt. Diesem Geist der Intoleranz fest und scharf gegenüberzutreten, hielt ich schon damals für Pflicht und so richtete ich meine Angriffe gegen die Doctrinen und gegen den Dogmatismus GEGENBAUR's, und es wird Niemand möglich sein, in den oben citirten »Studien« ein Wort zu finden, das nicht streng sachlich wäre, wenn auch in der Form oft genug ironisch.

Was aber und wie antwortete GEGENBAUR?

Er wandte sich an Dr. RUDOLF ENGELMANN in Leipzig und stellte ihm die Alternative: »DOHRN oder ich, — Einer muss aus Ihrem Verlage heraus! Entweder DOHRN verpflichtet sich, den Ton seiner Polemik zu ändern, oder Sie kündigen ihm den Verlag.«

Diese mich geradezu verblüffende Mittheilung machte mir Dr. R. ENGELMANN, als ich ihn im Sommer 1884 in Leipzig besuchte. Dr. ENGELMANN glaubte sich aus Rücksicht auf seinen Verlag und aus Rücksicht auf seine persönlichen Beziehungen zu GEGENBAUR, die älter waren, als die zu mir, gezwungen, den letzteren Weg zu beschreiten, nachdem ich ihm auf seine Bitten und Ermahnungen, im eigenen und im Interesse der Zool. Station möchte ich doch den ver-

es eröffnen sich damit natürlich so viele neue und interessante Probleme, dass ohne sehr umfassende Mittheilungen der Einzelheiten gar nicht vorwärts zu kommen ist. Die merkwürdige Lage des R. mandibularis externus, des Homologons der Chorda tympani, ihr Ursprung aus dem G. geniculi, ihre Verbindung mit den submaxillaren Schleimcanälen, das Alles tritt in neues Licht. Ebenso merkwürdig ist der Lauf des R. buccalis, und ein Factum, das mir schon seit vielen Jahren bekannt war, aber nun in der seit ebenso vielen Jahren als Manuscript liegen gebliebenen Studie über die Carotiden der Selachier hervorgehoben werden soll, gewinnt eine neue Bedeutung, dass nämlich der R. buccalis auf seinem absteigenden Laufe von einem Gefäß begleitet wird, welches wegen seiner Einmündung in den Circulus cephalicus und wegen seiner stärkeren Wandung in mir immer den Verdacht hervorrief, es sei eine von ihrem Ursprung am Conus arteriosus losgelöste Kiemenarterie, die jetzt ihr Blut in umgekehrter Richtung strömen lässt. Dies Gefäß ist die von HYRTL sog. Carotis externa, auf die ich weiter unten noch zurückkommen werde.

Wird es sich also — und das halte ich für sehr wahrscheinlich — ergeben, dass in der Ganglienplatte des Facialis eine Reihe homodynamer Ganglien zusammengefasst sind, denen allen von Hause

hängnisvollen Weg, den ich eingeschlagen, verlassen, geantwortet hatte, »dass ich in solchen Dingen seinen Rath leider nicht acceptiren und seinen Verlag, so leid es mir thäte, sofort aufgeben müsste, da ich mir nicht einmal eine Andeutung in der beregten Art bieten lassen könnte«. Auf meine Äußerung, dass ich mich verpflichtet hielt, die Procedur GEGENBAUR's an die Öffentlichkeit zu bringen, bat mich Dr. ENGELMANN, ihm das nicht zu Leide zu thun, und, ob schon ich von nun an meine persönlichen Beziehungen zu Dr. ENGELMANN abzubrechen genöthigt war, willfahrte ich ihm doch um so lieber, als ich bis zu jenem Tage nichts als die größte Herzlichkeit erfahren hatte wie von Dr. RUD. ENGELMANN, so von seinem verstorbenen Vater und Onkel und der ganzen Familie, zu der in freundschaftlichen Beziehungen gestanden zu haben, mir stets eine Freude gewesen ist und bleiben wird. Mein Dr. R. ENGELMANN gegebenes Wort habe ich gehalten, so lange er lebte, und in dem »Bericht über die Zool. Station während d. Jahre 1882—1884« (Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. pag. 135) heißt es:

»Gründe, deren öffentliche Mittheilung zunächst noch hintanzuhalten ich mich verpflichtet habe, bewirkten leider, dass die geschäftlichen Beziehungen der Zool. Station zur Verlagshandlung W. ENGELMANN in Leipzig ihren Abschluss erreichten.«

Und nach diesen Vorgängen glaubt GEGENBAUR sich beschweren zu dürfen über »hämische Bemerkungen, die in ihrer Bedeutung für den Urheber zu würdigen, er dem wissenschaftlichen Publikum überlassen müsse«! Das wissenschaftliche Publikum wird nun wohl Bescheid wissen.

aus der Werth von Spinalganglien zukam und die mehr oder weniger umgebildet in den Acusticusganglien, dem G. geniculi und den Ganglien des Buccalis und Ophthalmicus wieder zu erkennen sind, so wird man berechtigt sein, nach den, diesen Ganglien von Anfang an zukommenden, motorischen Vorder- oder Seitenhornfasern zu forschen. Es wird sich dann vielleicht ergeben, dass diese Fasern theils in dem R. hyoideus enthalten sind, theils aber auch in dem Abducens. falls sich nämlich herausstellt, dass der Gegensatz zwischen Vorderhorn- und Seitenhornfasern nur ein scheinbarer ist, der nicht von der Ursegmentation herstammt, sondern erst durch die Unterdrückung oder Verschmelzung sei es hier der ventralen sei es dort der dorsalen Theile der ursprünglichen Mesodermsegmente und der aus ihnen hervorgehenden Muskulatur zu Stande gekommen ist. Man wird dann inne werden, welche Concentrationen in allen Organsphären des Vorderkopfes stattgefunden haben, um zunächst auch nur den Selachierkopf, wie er heute besteht, herzustellen, und man wird erkennen, wie weit selbst dieser davon entfernt ist, die ursprüngliche Constitution zu repräsentiren, die fast alle bisherigen Untersucher, der Eine mehr, der Andre weniger, den einzelnen Componenten des Kopfes beilegen zu dürfen glaubten.

Und was für die Facialisplatte gilt, muss in demselben oder noch höherem Grade auch für die Trigemiusplatte gelten. Auch da haben wir nur einen motorischen Nerven, den R. maxillaris inferior. während wir den R. maxillaris superior, den Ophthalmicus profundus und den Ophthalmicus superficialis Trigemini als der motorischen Fasern ledig kennen. Wie die genauere Analyse auch an diesem Ganglioncomplexe die ursprüngliche Constitution herausarbeiten wird, will ich hier anzudeuten unterlassen, und wie die zugehörigen motorischen Fasern theils im R. mandibularis inferior, theils im Trochlearis und Oculomotorius nachgewiesen werden dürften, das soll hier nur im Princip ausgesprochen werden.

4. Metamerie der Kopf-Seitenplatten.

In der 7. Studie, welche sich mit der Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier beschäftigt, habe ich darauf hingewiesen, wie schon im Anfang dieser Studie betont ward, dass die Bildung der vorderen Kopfhöhlen durchaus nicht so gleichmäßig erfolgt, wie man annehmen durfte, wenn man die Darstellungen las, welche BALFOUR, MARSHALL und VAN WIJHE davon gaben. Ich verwies auf diesen Umstand, weil es mir darauf

ankam, die Unterschiede der Muskulatur des Hyoidbogens von derjenigen der hinteren Kiemenbogen hervorzuheben und wahrscheinlich zu machen, dass im Hyoidbogen wenigstens ein Duplum, anscheinend aber ein Multiplum von Visceralbögen enthalten sei. Ich betonte auch die Abweichungen der Blutgefäßbeziehungen und der Knorpelbildungen, und versuchte alles dies eben dadurch begreiflich zu machen, dass hier Verschmelzungen, Ausfall von Theilen und Umbildung anderer eingetreten sei, die wir vielleicht durch allmählich vorschreitende Analyse noch in Einzelheiten oder in toto erkennbar machen könnten.

Wenn wir nun annehmen — ich wiederhole auch an dieser Stelle, dass es sich zunächst nur um eine Annahme handelt — dass z. B. der Glossopharyngeus-Visceralbogen die relative Ureinheit eines Gesamtmemers darstellt, das also durch ein Myotom, ein dazu gehöriges Cölomsegment, ein Neuromer, ein Branchiomer, ein Angiomer in relativ normaler Beschaffenheit und gegenseitiger Lagerung gebildet wird, so können wir leicht einsehen, dass der Hyoidbogen, dem wir wenigstens zwei Myotome, eine noch größere Zahl von Neuromeren, repräsentirt durch die Facialis-Acusticusplatte und den N. hyoidco-facialis und einen Theil des Abducens, zuerkennen müssen, auch eine größere Zahl von Seitenplattensegmenten in sich vereinigt haben muss; ich hatte also vollkommen richtig geurtheilt, als ich in der 7. Studie die Hyoidhöhle als ein Multiplum von ursprünglichen Kopfhöhlen ansah.

Und ebenso dürfen wir in dem Mandibularbogen die Elemente einer ganzen Reihe von Cölomabtheilungen zusammengefasst erblicken und dürfen nicht nur, sondern müssen in dem sog. Adductor mandibulae diese vereinigten Kopfhöhlen dargestellt sehen. Schon in der 4. Studie hatte ich ausgesprochen (l. c. pag. 113), »dass GEGENBAUR und VETTER einen Fehler gemacht haben, indem sie den Adductor mandibulae als homodynam mit den Adductores arcuum visceralium beschreiben. Die später darzustellende Entwicklungsgeschichte des gesammten Kiefer- und Zungenbeinapparates wird erweisen, dass der Adductor mandibulae vielmehr mit den gesammten Muskeln eines oder mehrerer Visceralbogen homodynam ist, überhaupt aber Verhältnisse darbietet, welche ihn durchaus isolirt erscheinen lassen«¹.

¹ Man vergleiche mit diesen hier gegebenen Darlegungen, was GEGENBAUR in seiner »Metamerie des Kopfes etc.« in dem Abschnitte über Kiemenbogen meiner

Ein Blick auf die hier gegebenen Abbildungen wird auch diesen Satz als vollkommen begründet erscheinen lassen, denn auch die

Kritik entgegensetzt. Es heißt l. c. pag. 90: »Auch die Muskulatur muss der DOHRN'schen Deutung dienen. Das aus deren Sonderung gezogene Ergebnis ist dem bezüglich der Skelettheile oben erwähnten adäquat: es zeigen sich bereits in der Anlage bei Haien und Rochen verschiedene Zustände, die den ausgebildeten Zuständen entsprechen.« »Dass die Sonderung der Muskulatur an Kiefer- und Hyoidbogen aber nicht in allen Stücken jener der Muskulatur der Kiemenbogen entspricht, ist doch kein Beweis dafür, dass jene beiden Bogen nicht Kiemenbogen waren.«

GEGENBAUR will hier seinen Lesern einreden, dass ich Ober- und Unterkiefer, Hyomandibulare und Hyoid nicht für Kiemenbogen erklärt hätte, während ich ausdrücklich in diesen vier Knorpeln wenigstens vier Kiemenbogen erblickte, zumal ich sogar die Mundöffnung für verschmolzene Kiemenspalten erklärte! Aber weiter! »Wenn jene Sonderung genau so stattfinden sollte, wie an den Kiemenbogen, so würde dazu auch für Kiefer- und Hyoidbogen das Bestehen eines mit den Kiemenbogen völlig gleichartigen Zustandes nothwendige Voraussetzung sein. Es gäbe dann eben nur Kiemenbogen und es bestände für Kiefer- und Hyoidbogen kein erst zu lösendes Problem.« [??]

»Welches sind nun die »Ergebnisse« der DOHRN'schen »Untersuchungen«, die mitzutheilen er l. c. pag. 5 versprochen hat? Die Ontogenie, auf die er überall pocht, als ob er der Erste gewesen wäre, der ihren Werth für die Vergl. Anatomie erkannt und angewendet hätte, hat ihm nichts geleistet. Er hat aus ihr faktisch nichts erkannt, als dass die Anlagen der Theile dem späteren Zustande bereits entsprechen. Es sollen auch nur »vorläufige Mittheilungen« sein. Er sagt (pag. 35): *»Ich binde mich darum auch nicht an irgend welche positive Deutung der hier behandelten Verhältnisse: die Schwierigkeit ist so groß, dass noch viel angestrengte und vorsichtigste Forschung erforderlich ist, ehe die wirkliche Constitution des Kiefer- und Hyoidapparates erkannt werden wird. Mir reicht an dieser Stelle aus, die Illusion bekämpft zu haben, als wüssten wir bereits das, was wir suchen, und als wäre eine der existirenden Auffassungen im Stande, uns von den weit zurückliegenden Vorgängen Rechenschaft zu geben, welche den Wirbelthiermund in seiner heutigen Composition zu Stande gebracht haben.«*

GEGENBAUR drückt meine Worte mit Cursivschrift, um hervorzuheben, wie resultatlos meine ganze Arbeit sei. Er hätte mir wahrlich keinen größeren Dienst und keine größere, bei ihm gewiss sehr unwillkürliche, Gerechtigkeit widerfahren lassen können, als diese meine Worte seinen Lesern ins Gedächtnis zu rufen. Vorsichtiger und dem großen Problem gegenüber bescheidener konnte ich mich schwerlich ausdrücken, und wie Recht ich hatte, mich so resignirt zu fassen, das beweist die vorliegende Studie, welche meine Vorbehalte vollkommen begründet, GEGENBAUR's »positive Deutungen« aber, betreffen sie nun die Muskeln, die Knorpel, die Gefäße oder die Nerven, für immer begräbt. Die wirkliche Constitution des Kiefer- und Hyoidapparates zu erkennen, sind wir jetzt in der That viel fähiger geworden, als zur Zeit, da ich jene Worte schrieb, oder gar als GEGENBAUR seine von mir bekämpften Doctrinen aufstellte, und wenn es noch eines Beweises bedurfte, wie wenig GEGENBAUR's Anmaßung berechtigt war, meine Forschungen so zu charakterisiren, wie er es gethan, so wäre der wohl nun reichlich erbracht.

Mandibularhöhle schließt in ihren Wandungen ein der Zahl der zu ihr gehörenden Myotome entsprechendes Multiplum von Cölomabschnitten ein. Wie die Myotome zu einem scheinbar einheitlichen Gesamtgebilde verschmelzen, so dass VAN WIJHE sie für ein einziges Myotom halten konnte, ebenso sind die Cölomabschnitte verschmolzen; aber wie in der 7. Studie pag. 11 bereits beschrieben worden, lassen sich gelegentlich ziemlich deutliche Spuren dieser Verschmelzung noch hier und da wahrnehmen. Ich zweifle nicht daran, dass es bei erneuten Untersuchungen auch gelingen wird, ganz constante Merkzeichen dieser Composition aus einer Mehrzahl von Segmenten in der zweiten Kopfhöhle nachzuweisen, nachdem einmal der richtige Gesichtspunkt der Beurtheilung gefunden ist. Wahrscheinlich wird dann auch meine Hypothese über die Natur von Ober- und Unterkiefer als ursprünglich geschiedener Kiemenbögen, sowie meine Deutung des Spritzlochknorpels als eines gleichfalls von Hause aus unabhängigen Kiemenknorpels in einem anderen und günstigeren Lichte betrachtet werden als bisher.

Über keine der Kopfhöhlen aber gewinnen wir jetzt eine klarere Auffassung als über die bisher sog. erste oder prämandibulare, und das ist auch nicht zu verwundern, da keine bisher so verschiedene Deutungen zu erfahren hatte. Man hat ihr ausschließlich dorsalen oder ausschließlich ventralen Charakter beigelegt; man hielt sie, wie die anderen, für gemischt; man sah in ihr das Ursegment, und man hielt sie nur für ein Sprossungsproduct des mandibularen Metamers. Es war eben mit ihr gar nicht fertig zu werden, und doch bildete sie, man kann fast sagen, den Schlussstein für jeden Versuch, das Verständnis der Metamerie des Kopfes auf solide Basen gründen zu wollen. Wie weit auch die Bereitwilligkeit der einzelnen Doctrinen in der Einräumung metamerischer Grundlagen für den Hinterkopf gehen mochte: für die vor der Ohrblase oder gar vor dem Munde gelegene Partie erwiesen sie sich meist skeptisch oder gar ironisch, und der Verfasser dieser Studien hat vielleicht durch nichts so sehr Anstoß erregt, als durch die 10. Studie, in der er die Hypothese zu begründen suchte, dass in dem Aufbau des gegenwärtigen Wirbelhierauges deutliche Spuren der Betheiligung von einer oder mehreren Kiemen zu erkennen seien.

Als wichtigstes Ergebnis des neuen Befundes für die Auffassung der prämandibularen Kopfhöhle stellt sich jetzt also heraus, dass sie eine beträchtliche Anzahl von Myotomen umfasst, und dass sie ihres Antheils an Cölomabschnitten durchaus nicht so verlustig gegangen ist,

wie früher angenommen ward. Wie viele Myotome resp. Metameren in sie aufgenommen sind, wird sich freilich nicht so leicht angeben lassen, auch werden sich wohl zahlreiche individuelle Schwankungen ergeben — überhaupt wird man wohl immer nur eine Minimalgrenze feststellen können. Aber zunächst ist das auch nicht von wesentlicher Bedeutung, obschon es ein anziehendes Beobachtungsproblem bilden wird, nachzuweisen, aus welchen Urwirbeln, eventuell aus welchen Cöломabschnitten die einzelnen Augenmuskeln hervorgehen.

Im Ganzen ist also VAN WIJHE'S Auffassung, abgesehen von der Zahl der Urmyotome, die richtigste gewesen, mein früherer Widerspruch gegen dieselbe war unberechtigt. Nicht ventrale oder dorsale Abschnitte stecken in den Augenmuskeln, sondern beide zugleich. Dass beiderlei Deutungen möglich waren, wird Niemand bestreiten wollen: VAN WIJHE sah dorsale Abschnitte, weil damit der Oculomotorius als ventrale Wurzel verständlich ward. Ich sah ventrale, weil mich die Gefäße des Auges schon seit zwanzig Jahren nicht von dem Gedanken abgehen ließen, dass ihr Zusammenhang mit den Carotiden, mit dem Spritzlochgefäße, mit der Glandula choroidalis und dem Pecten sich nur begreifen ließe, wenn sie als im Zusammenhange stehend mit ursprünglichen Kiemengefäßen angesehen würden.

Es fällt mir nun nicht ein, an dieser Stelle etwa von Neuem den Versuch zu machen, diese meine Hypothese über die Beteiligung von Kiemen an dem Aufbau des gegenwärtig existirenden Wirbelthierauges im Detail zu erweisen. Gerade weil ich mich schon so tief in diese Beziehungen hineingedacht habe, weiß ich sehr genau, welcher umfassenden, vorbereitenden Darlegungen es bedarf, um diese Hypothese für diejenigen Forscher assimilierbar zu machen, die sich noch auf dem, ich möchte sagen, prähistorischen Anschauungsboden der vergleichenden Anatomie nicht nur befinden, sondern sogar daselbst wohl befinden. Erst muss die Forschung sich noch mehr und immer mehr mit der Embryologie besonders des Selachierkopfes vertraut machen und sich von den Überlieferungen befreien, die durch Hand- und Lehrbücher noch fast ausschließlich propagirt werden. Nur anhaltender Beobachtungs- und Gedankenarbeit wird es gelingen, in diesem unsäglich complicirten Problemgewirr sichere Schritte vorwärts zu machen.

Ich muss desshalb von Neuem für mich das Recht in Anspruch nehmen, auch für die hier erwähnte Hypothese von der Phylo-

genese des Auges, von anfänglich fast dogmatischem Boden ausgehend, auf dem Wege der Analyse kritisch und kritischer zu werden und von jeder neuen, durch eigne oder durch fremde Arbeit erworbenen Errungenschaft für meine hier angedeuteten Auffassungen reformirenden Nutzen zu ziehen. Von dem Ineinandergreifen aller einzelnen Organsphären in Fragen dieser Art macht sich nur Der einen Begriff, der ein complicirteres phylogenetisches Problem in ernster Detailarbeit durchzuführen versucht hat; und war schon bisher der Kopf der Wirbelthiere das complicirteste aller dieser Probleme, so wird es fast mit jedem, einen wirklichen Merkstein der Erkenntnis bildenden Schritte noch complicirter.

Welche befruchtenden und aufklärenden Einflüsse für die Phylogenie des Auges sich aus der Erkenntnis ergeben werden, dass die sog. prämandibulare Kopfhöhle ein Multiplum von Metameren bildet, denen all die einzelnen Ingredientien eines typischen Metamers zukommen, das wird die weitere Arbeit lehren, deren Prüfung und Verdikt abzuwarten ist, ehe definitive Einsichten zu gewinnen sind. Dass aber die Gefäße, welche als Art. centralis Retinae und als Choroidalarterie den Kreislauf des Auges mit der Spritzlochvene und der Carotis interna in einen für alle Vertebraten typischen und äußerst merkwürdigen Zusammenhang setzen, in diesem Zusammenhange und in ihrer embryonalen Entstehung vielleicht besser begriffen werden können, wenn man sie als Exponenten vor dem Spritzloch gelegener früherer Kiemen auffasst — diese Meinung erfährt jetzt Bestätigung durch den Nachweis all der Metameren, welche vor dem Spritzloch gelegen sind und wahrscheinlich alle einstmals auch Antheil an der Branchiomerie und damit auch an der Angiomerie gehabt haben. Dass diese Gefäße nicht mehr eine separate Verbindung mit dem Conus arteriosus aufweisen, also darum auch von dem bisherigen Standpunkte der Vergleichenden Anatomie nicht als Kiemengefäße angesehen werden können, beruht wahrscheinlich auf Verhältnissen, welche der nächste Abschnitt, wenn auch nicht erweisen, so doch anschaulich und begrifflich machen wird.

5. Metamerie der Kiemengefäße.

Die Leser dieser »Studien« werden schon mehrfach meine Klage und Anklage vernommen haben, dass die bisherigen Phylogenetiker der Wirbelthiere so gut wie gar kein Gewicht auf die Gestaltung, Aus- und Umbildung des Gefäßsystems gelegt haben. BALFOUR wies

die Berücksichtigung desselben zur Entscheidung oder auch nur Beleuchtung der phylogenetischen Probleme von sich und GEGENBAUR entschuldigt sich sogar (Metamerie des Kopfes pag. 89), dass er einmal sagt, das Verhalten der Art. mandibularis und hyoidea entspräche seiner Deutung etc. Er meint: »die Gefäße sind viel zu veränderlicher Art, und nur die großen Stämme, wie es etwa noch die Kiemenarterien sind, kann man von bestimmtem Werth halten. Diesen sehr wenig conservativen Charakter der Blutgefäße scheint DOHRN nicht anzuerkennen«. Allerdings that er das nicht und hatte schon Gelegenheit, GEGENBAUR eine kleine, von ihm freilich ignorierte Belehrung über den recht conservativen Charakter der Blutgefäße zu ertheilen bei Discussion über die Natur der Pseudobranchie der Knochenfische. Diese, von JOH. MÜLLER mit vollem Recht durch scharfsinnige Ermittlung der Blutgefäßbeziehungen als das Homologon der Spritzlochkieme gedeutet, war von GEGENBAUR ohne Angabe von Gründen für die Kiemendeckel- d. h. Hyoidkieme erklärt worden, und nachdem drei seiner Schüler nach den beliebten Methoden der »Vergleichung« auch erwiesen zu haben glaubten, dass GEGENBAUR Recht, JOH. MÜLLER Unrecht habe, konnte ich ontogenetisch feststellen, dass diese vermeintlichen Beweise eben nicht stichhaltig waren: die conservativen Blutgefäße standen der Sache im Wege, wie die 11. Studie zur Genüge darlegen und damit die Frage zu JOH. MÜLLER's Gunsten entscheiden konnte¹.

¹ Die Pseudobranchie der Knochenfische scheint eine Art »Pentagramma« für GEGENBAUR gebildet zu haben. Anders kann ich es wenigstens nicht verstehen, dass meine 11. Studie mit dem Titel »Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkieme der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier« (7. Bd. 1886 pag. 128 ff.) von ihm gänzlich ignoriert wird. Und dies ist um so auffällender, als GEGENBAUR l. c. pag. 88 sagt: »Aus dem Gefäßsysteme geht nichts hervor, was für die DOHRN'schen Deutungen spricht.« [Meine Deutungen betrafen die Frage nach der Natur der vordersten, aus dem Conus arteriosus hervorgehenden Gefäße, resp. die um die Thyreoidea sich bildenden Lacunen.] »Die Arteria hyoidea wie die Art. mandibularis verhalten sich in Ursprung und Verlauf wie die übrigen Kiemenarterien. Es besteht auch, wie zu erwarten, keine Andeutung [?] einer Duplicität der Art. hyoidea. Das Verhalten dieser beiden Arterien entspricht vielmehr meiner Deutung [?], was natürlich von DOHRN ignoriert wird.« Ich empfehle zunächst das graziöse »natürlich«, welches GEGENBAUR hier »nicht entbehren kann«, den Kennern »hämischer Bemerkungen«, erlaube mir aber die bescheidene Anfrage, ob das Interdikt, durch welches Dr. ENGELMANN gezwungen ward, meine Schriften nicht mehr zu verlegen, sich auch auf die Leetüre derselben im GEGENBAUR'schen Laboratorium erstreckte? Da das Heft, welches die oben citirte Studie über die Pseudobranchie brachte, volle zehn Monate früher ausgegeben worden ist, als das-

Bei allem Conservativismus, der für die Gefäße nur nichts größer oder kleiner ist, als für sämtliche anderen Organe des Körpers, giebt es aber doch auch eine Grenze, welche von dem trivialen Satz

jenige, welches den Aufsatz GEGENBAUR's über die Metamerie des Kopfes etc. enthält, so könnte man erwarten, dass sie, wenn auch »natürlich« nur nebenbei, einige Berücksichtigung gefunden hätte. Sie enthielt verschiedene, nicht ganz unwesentliche Beiträge zur grundlegenden Bedeutung der Gefäße bei Beurtheilung morphologischer Fragen, zumal über die Natur der Spritzlochkieme und des Kopfkreislaufs.

Die Frage indess, ob die Lectüre meiner »Studien« im GEGENBAUR'schen Laboratorium verboten war, ist nicht etwa nur eine »hämische Bemerkung«, sondern sie ist mir förmlich aufgezwungen durch den mehr als auffallenden Umstand, dass Dr. F. MAURER, damaliger Assistent GEGENBAUR's, fast zwei Jahre nach der Publication meiner 11. Studie, in einem recht lesenswerthen Aufsatz unter dem Titel »Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbögen bei Teleostiern« (Morph. Jahrb. 14. Bd. 1888 pag. 175 ff.) sich der Mühe unterzogen hat, genau Das, was ich über die Entwicklung und Bedeutung der vordersten Arterienbögen bei Forellenembryonen in jener Studie zu Tage gefördert hatte, **nochmals** zu entdecken, ohne auch nur mit einem einzigen Worte meiner 11. Studie zu gedenken, und ohne einen weiteren Unterschied in unseren Resultaten, als dass MAURER über die ventralen Gefäßverbindungen, resp. die Ablösung derselben vom Conus arteriosus noch einen Schritt weiter ging als ich, über die dorsalen aber einen Schritt zurückblieb. Dass gerade diese Studie in Heidelberg so ganz unbekannt geblieben ist, muss auf einer merkwürdigen Fügung des Zufalls beruhen, unter dessen Wirkungen auch wohl gerechnet werden muss, dass MAURER auch bis heute keine Gelegenheit gefunden hat, seine Unterlassungssünde zu rechtfertigen, zumal er sich am Schluss seines Aufsatzes genöthigt sieht, zuzugestehen (l. c. pag. 217), »dass die Pseudobranchie der Teleostier homolog ist der Spritzlochkieme bei Selachiern und Ganoiden.« Die Krone der Naivetät aber ist es, dass er hinzusetzt: »Dies war aber aus den seitherigen Angaben Dohrn's noch nicht erwiesen. Der wesentliche Grund dieser Homologisirung liegt darin, dass eben die Pseudobranchie der Teleostier nicht von der eigentlichen Hyoidarterie versorgt wird, sondern von einem vor derselben liegenden Gefäßbogen, der Arteria hyo-mandibularis, die dem Zungenbein- und Kieferbogen angehört, jedenfalls den vordersten der sechs Gefäßbögen bei Teleostiern darstellt.« Erstlich war die Homologie bereits erwiesen, und nicht nur durch mich, sondern vor 60 Jahren bereits durch JOH. MÜLLER, und zweitens ist der wesentliche Grund dieser Homologisirung gerade von mir in diese Gefäßbeziehung gelegt worden im ausdrücklichen Widerspruch gegen die frühern GEGENBAUR-MAURER'schen gänzlich haltlosen Argumentationen mit der Anlagerung der Pseudobranchie an das Hyomandibulare. Es wäre also besser gewesen, MAURER oder sein Lehrer hätten ihren Rückzug nicht durch Redensarten, wie die obige, von mir cursiv gedruckte, zu maskiren gesucht, zumal das Ignoriren meiner 11. Studie, über welche beide Jahresberichte, sowohl der HOFFMANN-SCHWALBESCHE, als der von der Zool. Station herausgegebene, längst ausführlich berichtet

gegeben ist: »*ultra posse nemo obligatur*«. Wir haben in dieser Studie bereits gelernt, wie wenig conservativ die Myomerie und die Neuromerie im Vorderkopf sich zeigen, haben also gar keinen Grund anzunehmen, dass die Angiomerie conservativer sei. Wir dürfen nur beanspruchen, dass der Conservativismus der Gefäße uns erlaube, aus dem gegenwärtigen Verlaufe derselben einen früheren zu erschließen, der im Einklang mit den theils nachgewiesenen, theils erschlossenen, theils postulirten Verhältnissen des Urzustandes der Wirbelthiere sei, wie wir ihn voraussetzen und auf dem Wege der kritischen Quellenstudien zu erweisen trachten.

Es wäre nun freilich am wünschenswerthesten, wenn ich zunächst den thatsächlichen Befund meiner Untersuchungen über die Gefäßbildung am Kopfe der Haie und Rochen hier zur Darstellung brächte. Leider sind die Abbildungen für diese Arbeit nicht fertig geworden, und ich kann sie zunächst auch nicht fertig stellen. Vielleicht aber hat es auch sein Gutes, dass ich die Studie über die Carotiden, welche bereits einige Jahre alt ist, so wie sie im Manuscript vor mir

hatten, ehe MAURER'S Arbeit erschien, unter allen Umständen eine nähere Aufklärung erfordert.

Was daun aber die von GEGENBAUR behauptete, von mir aber »natürlich ignorirte Deutung« der Art. hyoidea und mandibularis anlangt, so ist es sehr lehrreich, damit zu vergleichen, was derselbe MAURER über diese beiden Gefäße sagt (l. c. pag. 213): »Wir dürfen im vordersten Aortenbogen nicht einfach einen den übrigen Aortenbogen serial homologen Aortenbogen erblicken, sondern müssen durch Vergleichung mit dem Verhalten der ersten Aortenbogen bei anderen Vertebraten festzustellen suchen, ob wir in diesem Gebilde nicht eine Kommissur zwischen ventralem Herzen und dorsaler Aorta vor uns haben, welche phylogenetisch älter ist, als die hinteren Aortenbogen.« Gewiss hat MAURER mehr Recht, den vordersten Aortenbogen als ein Ding *sui generis* zu behandeln, als GEGENBAUR, der von einem Unterschied dieses Arterienbogens gegenüber den hinteren nichts wissen will. Aber mit der einfachen Annahme einer »Commissur« kommt die Sache auch nicht zu Ende, vielmehr will ich hier schon andeutungsweise aussprechen und an anderer Stelle den Nachweis liefern, dass die ganze, bis über die Einmündung der hinteren Hyoidvene reichende ventrale Partie der sog. Spritzlocharterie in der That den vordersten Theil der ventralen Längsgefäße darstellt, welche als Urvenen die ersten Gefäße des Wirbelthierkörpers bilden, als Venae subintestinales am hinteren Theil des Körpers verlaufen, als Endocardium im Herzen zusammengefasst werden und als Conus arteriosus daraus wieder hervorgehen. (Ich schließe mich hier den Ausführungen P. MAYER'S an.) Die Spritzlocharterie ist also kein Arterienbogen von Hause aus, sondern die vorderste Partie des ursprünglich doppelten Conus arteriosus. Wie diese Partie sich zu den übrigen Kopfgefäßen verhält, behalte ich mir vor, später darzulegen.

liegt, zum Abdruck bringe, die erforderlichen Abbildungen aber auf eine erneute Bearbeitung verschiebe, welche, von dem jetzt sicherer gewordenen Boden aus, mit mehr Vortheil auch auf die frühesten Formen der Blutgefäße eingehen kann.

(Was jetzt folgt bis pag. 417, ward bereits im Jahre 1885 niedergeschrieben.)

A. Allgemeine Bemerkungen über den Kopfkreislauf.

Bei der Erwägung des centralen Blutlaufsystems der Wirbelthiere muss vor Allem der Umstand auffallen, dass nicht nur das Herz eine so zu sagen zufällige Lagerung gefunden hat, sondern dass auch in der Disposition der großen Arterien und Venen eine seltsame Systemlosigkeit herrscht.

Von welchem vermuthlichen Vorfahren man auch die Wirbelthiere herleiten mag, von segmentirten, annelidenartigen Formen, oder von unsegmentirten aber lang ausgezogenen Würmern, von *Amphioxus*-ähnlichen Cephalochordaten oder von Tunicaten oder gar vom *Balanoglossus* — immer trifft man auf die Schwierigkeit: wie ist das Herz der jetzigen Vertebraten zu seiner centralisirten Gestalt und zu seiner Lage an der Grenze der Brust- und Bauchhöhle gekommen?

Diese Frage ist offenbar von früheren Autoren nicht in ihrer ganzen Schwere gefühlt worden, sonst wäre sie wohl öfter gestellt und vor Allem nicht mit der ziemlich wohlfeilen Antwort bedacht worden: das Herz habe sich aus dem allgemeinen Gefäßsystem, das contractil angenommen wird, »differenzirt«. Die auffallende Ontogenese des Herzens hätte Anlass dazu bieten können, bei einer solchen Annahme nicht stehen zu bleiben, vielmehr das Problematische der Frage stärker hervorzuheben. Dass mit dem Hinweise auf das Herz der Tunicaten in meinen Augen nichts gewonnen ist, geht aus meiner Auffassung des genealogischen Verhältnisses derselben zu den Fischen von selbst hervor; aber auch die ältere Anschauung hat (vgl. VAN BENEDEN & JULIN, Morphologie des Tuniciers pag. 409 ff.) sich gedrängt gesehen, die Homologie des Herzens der Tunicaten und Vertebraten zu leugnen — meines Erachtens freilich mit Unrecht. Diejenige Auffassung aber, welche Würmer und speciell annelidenartig segmentirte Geschöpfe als Vorfahren der Wirbelthiere betrachtet, hat zu dem hier angeregten Probleme, so weit ich sehen kann, noch keine Stellung genommen: ich selbst habe sowohl im »Ursprung der Wirbelthiere« als auch in den bisher veröffentlich-

ten »Studien« es sorgfältig vermieden, auf diese Frage einzugehen, und bin auch jetzt nicht geneigt, sie zu erörtern.

Daran hindert mich die Überzeugung, dass einer solchen Erörterung Ermittlungen über verschiedene Theile des Gefäßsystems vorausgehen müssen, die bisher eben nicht angestellt waren. In den früheren »Studien« sind mehrere solcher Fragen behandelt worden, besonders hat die 11. Studie, wie ich hoffe, gezeigt, wie wichtige Verhältnisse noch einer grundlegenden Klärung bedürfen, ohne welche jede Behandlung der Frage nach der Phylognese des Herzens verfrüht erscheint.

Wie die Gefäßverbindungen der Pseudobranchie, so sind nun auch die Verhältnisse der Carotiden eines jener Gebiete, auf denen es an jeder zusammenhängenden Arbeit fehlt. Beschreibungen des Verlaufes der Carotiden in den einzelnen Ordnungen der Wirbelthiere besitzen wir zwar zahlreich genug, auch sind durch RATHKE'S berühmte Arbeit über die Aortenbögen der Saurier entwicklungs-geschichtliche Grundlagen über die Beziehungen und Umwandlungen derselben gegeben, deren Werth allgemein anerkannt wird. Aber die Aortenbögen der höheren Wirbelthiere sind selbst erst verständlich durch Reduction auf die der Fische — das grundlegende Problem besteht jedoch eben in der Reduction des Carotidensystems der Fische auf frühere Zustände. Dabei fehlt es uns aber an dem materiellen Substrat, und wir sind darauf angewiesen, aus der Entwicklungsgeschichte und Anatomie der verschiedenen Abtheilungen der Fische selbst durch Schlüsse von mehr oder minder gewagter Art dies Substrat zu construiren, das Gebiet der Hypothese zu beschreiten. Auf dieses Gebiet begeben sich nun mit dem vollen Bewusstsein des Wagnisses, aber auch mit dem Muthe, der sich nicht scheut, die traditionellen Auffassungen für das zu nehmen, was sie sind: nämlich für Hypothesen, deren logischer Werth dadurch nicht wächst, dass sie jahrelang docirt und ohne ernstliche Prüfung als geltend angesehen werden.

Wo es sich bisher um die Darstellung der Carotiden handelte, da kann man fast ausnahmslos lesen, dass, nachdem die Branchialgefäße beider Seiten sich über dem Schlunde vereinigt haben, sie Gefäße an den Kopf abgeben, deren weitere Vertheilung dann eben das Carotidensystem bildet.

In dieser Ausdrucksweise ist bereits der Fundamentalirrtum enthalten, welcher eine richtige Auffassung der morphologischen Be-

ziehungen und phylogenetischen Grundlagen des Carotidensystems verhindert.

Es ist nicht richtig, dass die aus dem Zusammenfluss der Branchialbögen hervorgehenden Stämme Gefäße an den Kopf abgeben. Die Gefäßbahnen des Kopfes sind vielmehr ebenso ursprünglich, sogar ursprünglicher, als die Branchialbögen und die aus ihnen resultirenden Stämme. Wie man sich die Arterienbögen nicht ohne die Aorta vorstellen kann, so darf man auch nicht daran denken, die Carotiden als etwas Secundäres zu betrachten, und sie aus den Arterienbögen oder der Aorta nachträglich hervorgehen zu lassen.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass von Anfang an unter der Chorda zwei große Längsstämme verlaufen, die jeweils früher oder später hinter der Glossopharyngealspalte zu einem großen unpaaren Stamme verschmelzen, zur Aorta, während vor dieser Spalte sie getrennt bleiben — die sog. Carotides posteriores — und nur an einer Stelle, unter der Hypophysis, am Abschluss des sog. Circulus cephalicus, wieder verschmelzen, um dann noch einmal als Carotides internae oder cerebrales aus einander zu weichen oder vielmehr getrennt zu bleiben.

Vom Schwanz bis über den Opticus hinaus muss man also die ursprünglichen großen Längsgefäße als einheitliche Bildung auffassen, welche die von der menschlichen Anatomie ausgehende Terminologie mit so viel verschiedenen Namen belegt hat. Ein Gegensatz in der ursprünglichen Anlage dieser beiden Gefäße in den verschiedenen Regionen des Körpers besteht nicht — dieselben durchziehen in gleicher Weise den Kopf, den Rumpf und den Schwanz, und ihre gleichmäßige Anlage lässt annehmen, dass sie aus phylogenetischen Perioden herkommen, in denen wegen der geringen Differenzierung des aus gleichwerthigen Metameren bestehenden Körpers eine solche Trennung in Regionen überhaupt noch nicht bestand.

Wenn nun aber doch nicht nur die Terminologie derlei Unterschiede stabilirt hat, sondern auch die Richtung des Blutlaufs innerhalb dieser Gefäßstämme eine verschiedene ist, so drängt sich die Frage auf, wodurch diese Differenz hervorgerufen sei? Denn das ist gerade der Unterschied zwischen dem Carotiden- und dem Aorten-System, dass im ersteren die Richtung des Blutstromes nach dem Kopf, im letzteren nach dem Schwanz zu geht.

Es ist leicht zu antworten, dass selbstverständlich die vorderen Branchialarterien das Blut gegen den Kopf zu treiben mussten,

während die hinteren es in den Rumpf und Schwanz leiteten, weil bei der Lage des Herzens, des Centralorgans, das weder an dem einen noch an dem anderen Pole des Körpers gelegen sei, eine einheitliche Blutstromrichtung nicht eingeführt werden konnte. Entweder der Kopf oder der Rumpf und Schwanz wären sonst ohne directe Blutversorgung geblieben.

Eine solche Antwort wäre aber nur eine *Petitio principii*. Es ist ja eben ein Stück des Problems über Natur und Lage des Herzens, dessen Lösung wir durch die Ermittlung des Ursprungs der Differenzierung des Arteriensystems in Carotiden und Aorta vorbereiten wollen, das zu dieser Frage führt. Wir würden also nur ein Unbekanntes auf ein anderes zurückgeführt haben, wenn wir keine andere Antwort fänden.

Wäre nämlich die Einrichtung, welche das Blut aus einigen Branchialarterien nach dem Kopf, aus den anderen an den Rumpf und Schwanz befördert, eine ursprüngliche, so müsste man sich darüber wundern, dass die entsprechenden Gefäßbahnen nicht andere, die Lage des Herzens nicht eine angemessenere sei.

In der 11. Studie habe ich schon auf die merkwürdigen Verbindungen aufmerksam gemacht, welche aus dem *Conus arteriosus* zu der Spritzlochkieme oder Pseudobranchie führen, deren Vene ebenso wie die Aorta aus einer Mehrzahl von Arterienbögen ihr Blut erhält, während sie doch nur ein ausführendes Gefäß aufweist, das zu den Carotiden gerechnet wird.

In der vorliegenden Studie werde ich ein ebenso merkwürdiges Verhältnis behandeln, auf welches bisher nur HYRTL hingewiesen hat, nämlich auf das dauernde Bestehen einer centralen Communication zwischen der *Carotis posterior* und den Aortenwurzeln der zugehörigen Seite.

Dies Verhältnis erinnert lebhaft an ein ähnliches, welches RATHKE bei den Lacertiliern nachgewiesen hat. Bei diesen bleibt nämlich, RATHKE zufolge, eine Anastomose zwischen drittem und viertem Gefäßbogen der primitiven Aortenwurzeln bestehen. Die vor dem dritten befindlichen Gefäßbögen gehen in die *Carotis interna* über, die hinter dem vierten liegenden zur Aorta. Es wäre nun interessant, zu wissen, ob der Blutstrom im dritten Bogen sich sowohl in das Carotiden- wie in das Aortensystem biegt, oder ob er im vierten sich theilt; der Analogie nach müsste man annehmen, der dritte übernehme diese doppelte Versorgung, da bei den meisten Reptilien, den Vögeln und Säugethieren die Anastomose zwischen

drittem und viertem Gefäßbogen obliterirt (vgl. RATHKE l. c. pag. 56, Taf. 6 Fig. 7—10).

Was also bei den Reptilien zwischen drittem und viertem Gefäßbogen sich ereignet, das wiederholt sich zwischen zweitem und drittem bei den Selachiern, und damit die Parallele vollständig werde, giebt es auch bei den Selachiern dieselben Verschiedenheiten wie bei den Reptilien: die eigentlichen Haie behalten die Anastomose zwischen Carotis posterior und Aortenbogen zeitlebens, die Rochen verlieren sie schon sehr frühzeitig im Embryonalzustande, wie weiter unten dargethan werden wird.

Wenn aber, wie aus dem Obigen folgt, der Indifferenzpunkt zwischen den beiden Stromgebieten — so zu sagen die Wasserscheide des Carotiden- und Aortensystems — bei den Reptilien und allen höheren Wirbelthieren zwischen drittem und viertem Bogen gegeben ist, bei den Selachiern aber (und auch bei anderen Fischen) zwischen zweitem und drittem, so folgt hieraus schon von selbst, dass es kein uranfänglich bestimmter Punkt sein kann, der die beiden Gefäßläufe scheidet. In der genealogischen Reihe zwischen Fischen und Reptilien muss bereits ein Übergreifen des Carotidengebietes auf den dritten Gefäßbogen stattgefunden haben, sonst könnte er eben nicht bei den höheren Vertebraten völlig in das Gebiet derselben übergetreten sein.

Damit ist aber ein wichtiges Präcedens gegeben, das wir nun auch weiter anwenden dürfen. Wenn bei den höheren Vertebraten die Grenze beider Systeme zwischen drittem und viertem Bogen, bei den Fischen zwischen zweitem und drittem besteht, so sollte die Frage wohl nicht eine müßige sein, ob bei den Vorfahren der Fische die Grenze nicht noch weiter nach vorn gelegen habe? Ja die noch einschneidendere Frage taucht auf, ob überhaupt eine Scheidung von Carotiden- und Aortensystem bei noch weiter zurückliegenden Vorfahren der Fische bestanden habe?

Wenn wir die Umkehr der Richtung des Blutstromes in dem an den Glossopharyngensbogen stoßenden Stück des primitiven Aortenstückes verwirklicht finden, wenn wir ferner aus dem Vorhandensein des von HYRTL sog. ersten Aortenbogens der Haifische schließen dürfen, dass auch einstens — falls nicht noch heut zu Tage, was sich vielleicht noch nachweisen ließe — aus der Carotis posterior, d. h. also aus der Hyoidvene, ein Theil des Blutes in die Aorta gerieth — was hindert uns anzunehmen, dass auch die Spritzlochvene einstens

ihr Blut nach hinten abgab, d. h. also durch das ganze, heut zu Tage Carotis posterior genannte Gebiet des primitiven Gefäßstammes in die Aorta beförderte?

Freilich bliebe dann der Kopf ohne Blut, falls wir nicht annehmen dürften, dass die aus der Spritzlochvene hervorgehende Art. ophthalmica magna eine andere Verästelung gehabt, als heut zu Tage. Dazu liegt kein Grund vor; wenigstens die Veränderungen, die wir annehmen müssten, um aus diesem Gefäße die sämtlichen Theile des Kopfes versorgen zu lassen, wären rein willkürlich und schon darum unwahrscheinlich, weil wir aus keinem anderen der Arterienbögen zwischen Conus arteriosus und Aorta oder aus Hauptstämmen der Carotiden Zweiggefäße als Körperarterien hervorgehen sehen.

Diese Annahme müsste also wohl scheitern — eine Eventualität ausgenommen. Diese eine Eventualität aber wäre, dass auch die Spritzlochgefäßbahn nicht der von Hause aus vorderste Gefäßbogen gewesen wäre, sondern dass bei den Vorfahren der Fische vor ihm noch Arterienbögen bestanden hätten, welche Blut aus dem Conus arteriosus zu den großen Gefäßstämmen geleitet hätten, die als Carotis interna, Carotis posterior und Aorta von Hause aus den ganzen Körper, vom Kopf bis zum Schwanz durchzogen.

Die traditionelle Auffassung der Wirbelthiermorphologie und -Phylogenie macht natürlich vor einer solchen Annahme ohne Weiteres Kehrt. Für sie ist an die Bildung von Arterienbögen vor dem Spritzlochgefäß nicht zu denken, der jetzige Wirbelthiermund ist die Grenze zwischen Bauch und Rücken — was vor ihr liegt, ist dorsal, was hinter ihr, ventral.

Die von mir vertretene Hypothese aber erlaubt durchaus die Annahme, dass auch vor dem Munde Arterienbögen bestanden haben können, welche Blut aus dem Conus arteriosus in die jetzt Carotiden genannten Hauptstämme des Kopfes leiteten, welches Blut dann natürlich in diesen Hauptstämmen dieselbe Richtung einschlug, die es jetzt in der Aorta hat, d. h. vom Kopfe schwanzwärts.

Meiner Hypothese zufolge ist der gegenwärtige Mund der Wirbelthiere aus einem oder mehreren Paaren median verschmolzener Kiemenspalten entstanden. Diese Hypothese setzt also einen Zustand voraus, in welchem die den jetzigen Mund bildenden Kiemenspalten nicht verschmolzen waren. Weitere Folgerungen müssen dann auch sowohl für die Thyreoidea wie für die Hypophysis eine bilaterale Ausbildung bedingen, so dass eine mittlere Bahn zwischen ihnen gewonnen wird, auf welcher der Conus arteriosus ungehindert

seinen Lauf nach vorn fortsetzen konnte. Er würde dann also durch die schmale Brücke nach vorn gegangen sein, welche zwischen den die spätere Mundöffnung vorbildenden Kiemenspalten ventral bestehend gedacht werden muss, würde die paarige Hypophysisspalte durchzogen haben und noch andere, eventuell als präorale Kiemenspalten zu deutende Bildungen rechts und links neben sich haben liegen lassen.

Wo seine vordere Grenze vermuthet werden muss, das wollen wir hier einstweilen nicht erörtern — ist mit dem Vorstehenden doch schon des Problematischen genug gegeben. Als nothwendige Ergänzung eines so weit nach vorn ausgedehnten Conus arteriosus muss aber angenommen werden, dass von diesem früher bestanden habenden vorderen Laufe des Conus eine Anzahl Arterienbögen ausgegangen seien, welche sich, wie die noch jetzt bestehenden, nach ihrer Verzweigung in den gleichfalls vorausgesetzten oralen und präoralen Kiemen wieder als Aortenbögen in die jetzt die Carotidenstämme bildenden subchordalen großen Centralgefäße ergossen und darin eben den rückläufigen Blutstrom begannen. Durch die Annahme dieser präoralen Arterienbögen wäre dann in der That die Möglichkeit geboten, die Spritzlochgefäße von der Aufgabe zu entbinden, ihr Blut nach dem Kopfe zu entsenden, statt wie die auf sie folgenden hinteren Bögen nach dem Rumpfe zu.

Wer bisher der Darlegung meiner Gesamthypothese gefolgt ist, wird in den voraufgehenden Annahmen nichts Merkwürdiges oder Unerwartetes finden: sie bilden nur einen Theil der Folgerungen, die mit der Annahme verbunden sind, dass der gegenwärtige Mund aus Kiemenspalten resultire, und dass früher ein anderer Mund bestanden haben müsse (vgl. Ursprung d. Wirbelthiere pag. 3—5).

Aber nicht Jeder bemüht sich, eine allgemeine Hypothese sofort in alle ihre Consequenzen auszudenken, noch Wenigere aber sind geneigt, die langsame Arbeit mitzumachen, die in der sorgfältigen Analyse all der einzelnen Unterhypothesen besteht, welche nothwendigerweise aus der Gesamthypothese sich ergeben.

Es ist recht eigentlich die Aufgabe dieser »Studien«, diese Arbeit durchzuführen, und ich erinnere an die Worte, welche ich in der Einleitung zur 4. Studie aussprach, »dass nur diejenige Hypothese, welche Chorda, Segmentalorgane, Kiemen, Auge, Ohr, Nase, Mund, After, Flossen etc., kurz den ganzen Körper bis in seine feinsten Ausgestaltungen mit gleicher Sorgfalt behandelt und auf einfachere Grundlagen reducirt, — dass nur eine solche überaus umfangreiche Arbeit als dem gewaltigen Problem adäquat betrachtet werden darf,

— und dass zu einer solchen Behandlung desselben die vorliegenden Studien sich anschicken« (pag. 103).

Von der 4. Studie, in der ich diese Worte aussprach, bin ich nun bis zur 13. vorgedrungen, und billige Beurtheiler werden mir zugestehen, dass der bisher zurückgelegte Weg nicht erfolglos für die Wissenschaft gewesen ist. Ob er aber das Punctum saliens getroffen und die Frage nach der Natur des Wirbelthiermundes der Lösung näher geführt hat, die in jener Hypothese ausgesprochen wurde, ist eine Frage, deren Beantwortung wohl einstweilen auszusetzen ist. Es wird Niemand, der die bisherigen »Studien« aufmerksamer Lectüre gewürdigt hat, entgangen sein, dass kaum eine von ihnen irgend Etwas dem definitiven Abschlusse zugeführt hat. Was auch in ihnen an factischen Ermittlungen geboten, wie viel vermeintlicher Besitz der Wissenschaft als illusorisch nachgewiesen, wie viele bisher übersehene Beziehungen aufgedeckt worden sind — keine hat die Verantwortlichkeit auf sich zu laden vermocht oder gesucht, die Grundhypothese als bewiesen zu erklären, jede hat vielmehr nur danach gestrebt, einer Betrachtung des Wirbelthierkörpers die Wege zu ebnen, welche sich auf diese Grundhypothese stützt. Erst wenn diese Tendenz zu einem gewissen Abschluss gediehen ist, wenn die verschiedenen Regionen des Körpers und die wichtigsten Organe in möglichster Gleichmäßigkeit behandelt und kein unlösbarer Widerspruch zwischen Annahme und Befund aufgedeckt ist — erst dann kann die Grundhypothese füglich als durchgeführt gelten, erst dann kann deducirend vorgegangen werden. Damit hat es aber noch gute Weile.

Von solchen Deductionen wesentlich verschieden sind aber die nachfolgenden, die sich die Aufgabe stellen sollen, klar zu machen, welche Folgen für die Blutgefäße des Wirbelthierkopfes sich ergeben müssten, wenn auf einer phylogenetisch früheren Stufe wirklich der Conus arteriosus der Länge nach durch einen Isthmus nach vorn verlief, der den Mund in zwei oder mehr seitliche Kiemenspalten theilte, die Thyreoidea in zwei oder mehr seitliche entodermale Kiemensäcke schied und die bilaterale Hypophysis ebenso wie andere präorale Bildungen mit Arterienbögen versorgte. Diese Deductionen sind nur darauf gerichtet, die Prüfung der Hypothese anzubahnen, nicht sie als bewiesen anzusehen.

Stellt man sich vor, dass in dem gegenwärtig functionirenden Conus arteriosus der Selachier eine Unterbrechung in der Region zwischen der dritten und vierten wirklichen Kiemenspalte stattfände,

und dass sogar die dritte Kiemenspalte beider Seiten ventralwärts verschmelze — was würden die Consequenzen für den Blutlauf sein?

Bei der Beantwortung, die natürlich nur eine annähernde sein kann, müsste vor Allem berücksichtigt werden, dass eine derartige Verschmelzung eines Paares Kiemenspalten nur als die Folge eines langsam fortschreitenden Processes zu denken ist. Jeder plötzliche Eingriff würde eine Läsion vorstellen und nur zerstörende Folgen haben.

Ein langsamer Annäherungsprocess der beiden Kiemenspalten ventralwärts würde sich nur verstehen lassen, wenn die Spalten schon vor ihrer Verschmelzung besondere Größe erreichten, eventuell sogar erst mit anderen derselben Seite verschmolzen, um jederseits eine größere Öffnung zu erzeugen. Eine solche größere Öffnung könnte dann neben der Function, Wasser zu Athmungszwecken an den Kiemenblättern vorbeistreichen zu lassen, mit diesem Wasser auch Organismen in das Innere des Schlundes befördern und damit eben die functionellen Entwicklungen anbahnen, die schließlich aus ihnen einen neuen Mund schüpfen.

Nähern sich aber die ventralen Theile der Kiemenspalten beider Seiten einander, so können sie das nur durch allmähliche Reduzirung derjenigen Theile thun, welche in dem zwischen ihnen gelegenen ventralen Isthmus sich vorfinden, also der Muskeln, etwaiger Skelettheile und Gefäße, die normalerweise dort verlaufen. Das normalste dieser Gefäße wäre aber der Conus arteriosus: derselbe müsste also allmählich seinen Durchmesser verringern. Mit dem verringerten Durchmesser könnte er aber nicht mehr seiner Function völlig genügen: es würde ein verringertes Quantum Blut durch ihn nach vorn gelangen, und um diesen Mangel auszugleichen, müsste allmählich eine Veränderung in der Richtung des Blutlaufs des Arterienbogens vor der vierten Kiemenspalte eintreten: statt in das Aortensystem müsste derselbe also in das Carotidensystem eingehen. Dass ein solches Postulat nichts Widersinniges einschließt, beweisen die Verhältnisse der höheren Wirbelthiere, wo thatsächlich solche Umkehrungen in der Richtung des Blutlaufes stattgefunden haben.

Wenn auf solche Weise für Ersatz des Blutes im Kopf gesorgt wäre, so müsste die geringere Blutmenge, welche durch den eingengten Conus in die vor der dritten Spalte verlaufenden Arterienbögen gelangte, auch eine Veränderung dieser Bögen zu Tage fördern. Die nächste Veränderung könnte die sein, dass die Kiemenblättchen, welche von diesen Bögen versorgt werden, an Zahl und

Größe sich rückbildeten. Mit der Rückbildung der Kiemenblättchen, die natürlich auch die hintere Reihe der zweiten Kiemenspalte betraf, da sie von demselben Arterienbogen versorgt wird, könnte auch diese Spalte sich verkleinern, die sie umgebenden Theile, Muskeln, Skeletstücke etc. also auch verändert werden, wie? und in welchen Verhältnissen? ließe sich natürlich a priori nicht feststellen, da zu viele Möglichkeiten sich bieten.

Ginge der Process, auf diese Weise eingeleitet, nun aber weiter, so kämen wir bald an einen Zustand, in dem wenig oder gar kein Blut mehr durch den sich immer mehr verengernden Conus in das Gebiet des dritten Kiemenbogens gelangte, also auch keines mehr in die von ihm versorgten Arterienbögen geleitet würde. Was würde aus diesen Bögen? Zunächst möchte man sagen, sie gehen zu Grunde. Aber die *Vis inertiae*, organisch Erblichkeit genannt, würde nach wie vor in der embryonalen Entwicklung diese Gefäße in Verbindung mit dem Conus und dem primitiven Aortagefäß anlegen, und wenn allmählich die Obliteration des Conus stattfände, würde das im vierten Arterienbogen jetzt kopfwärts sich bewegende Blut von der Aorta oder Carotis, also vom Rücken her in den dritten Arterienbogen eindringen und aus ihm statt eines Kiemengefäßes vielmehr eine Körperarterie bilden, welche oxydirtes statt zu oxydiren Blutes empfinde. Und da die Kiemenblättchen zu Grunde gegangen sind, aber die den Arterienbogen begleitenden Venenstämme, nutritiven Gefäße etc. doch auch als Lacunen immer noch embryonal vorgebildet werden, so könnte es leicht geschehen, dass diese neue Arterie zumal an ihrem ventralen, obliterirten Ende eine neue peripherische Ausbreitung erwürbe, die mit den sie umgebenden, gleichfalls in Function und Structur veränderten Theilen correspondiren müsste. Und je länger dieser Zustand der Dinge anhielte, um so mehr selbständige Veränderungen würden diese, ursprünglich als Arterienbogen angelegte, schließlich aber zur Körperarterie gewordenen Gefäße aufweisen.

Gesetzt nun aber, in der embryonalen Entwicklung werde allmählich die ursprüngliche Verbindung mit dem Conus gar nicht mehr angelegt, das vordere Stück des Conus überhaupt nicht mehr gebildet — wie könnte man dann überhaupt noch auf den Verdacht kommen, in dieser Körperarterie einen ursprünglichen Arterienbogen vor sich zu haben? Fiele damit nicht jede Möglichkeit hinweg, diese der Annahme nach wirklich als Arterienbogen entstandene Arterie als solche aus ihrem Verlaufe und ihrer Vertheilung wieder

zu diagnosticiren? Ich denke: Nein! Erstlich wird ein wesentliches Kriterium für die Natur eines solchen präoralen Gefäßes immer noch in seiner frühen Anlage gefunden werden dürfen, dann wird vor Allem der Umstand ins Gewicht fallen, dass die Abgangsstelle eines solchen Gefäßes von den primitiven Aorten- oder Carotidenstämmen so gelegen ist, um darin einen ehemaligen Arterienbogen wieder erkennen zu können. Diese großen Gefäße haben sehr bestimmt normirte Verzweigungen, wie wir weiter unten noch näher erörtern werden, und was auch ihre bei den höheren Wirbelthieren und bei den ausgewachsenen Fischen bestehenden Beziehungen zu den von ihnen versorgten Bezirken sein mögen, im Embryo legen sie sich nach einem verhältnismäßig sehr regelmäßigen Schema an. Weiterhin aber müssen auch die Lagerungsverhältnisse ins Gewicht fallen, die sie gegenüber den embryonalen Muskelanlagen, den Ganglien und Hauptnervenstämmen, den knorpeligen Skelettheilen etc. festhalten, deren Reduction auf primitiv-metamerische Verhältnisse freilich annähernd durchgeführt werden muss.

Wenn, um auf das vorhergehende Paradigma zurückzugreifen, z. B. die Kiemenarterie des Glossopharyngeusbogens ihre Verbindung mit dem Conus arteriosus aufgäbe und statt das Blut aus ihm dorsalwärts zu befördern, es vielmehr ventralwärts aus den Carotiden an die Peripherie brächte, so würde dieser Functionswechsel zunächst weder die Einmündungsstelle der Arterie in die Aorta, noch ihre Hauptlagerungsbeziehungen zu den Nerven, Muskeln und Knorpeln des Glossopharyngeusbogens beeinflussen und verändern. Es wäre freilich denkbar, dass allmählich neue Verbreitungsbezirke des Gefäßes Platz griffen, dass secundäre Verbindungen mit anderen Gefäßen eintreten und auf diese Weise bisherige Hauptstämme zu Ästen und Zweigen, bisherige Äste und Zweige aber zu Hauptstämmen würden — aber es wäre doch vielleicht möglich, bei genauer und vorsichtiger Vergleichung vieler Gruppen auch solchen nachträglichen Veränderungen auf die Spur zu kommen und bestimmte Kriterien für die phylogenetische Geschichte des ganzen Processes aufzudecken.

Auf die vorstehenden Betrachtungen Rücksicht nehmend, könnte ich nun versuchen, die Verhältnisse des Carotidensystems der Hai-fische unter Zugrundelegung der Hypothese von der Kiemenspaltenatur des Mundes einer erneuten Prüfung zu unterwerfen. Aber diese Prüfung erfordert zugleich die Berücksichtigung eines weiteren Blutgefäßsystems, welches sowohl dem Carotiden-, wie dem Aortensystem angehört und in meinen bisherigen Darstellungen völlig über-

gangen ward. Diese Lücke muss erst ausgefüllt werden, ehe die Weiterführung des phylogenetischen Problems mit Vortheil geschehen kann. Ich wende mich also jetzt in meiner Darstellung zu dem System der Vertebralgefäße.

B. Über das System der Vertebralarterien.

Wie über das Carotidensystem in der Litteratur kaum mehr als vereinzelte Bruchstücke von Beschreibungen existiren, so auch über das der Vertebralarterien. Und doch gehören auch diese letzteren ihrem Ursprung und ihrem Verlaufe nach offenbar den fundamentalen Einrichtungen des Wirbelthierkörpers an, deren genaue Kenntnis und Erkenntnis sehr wesentlich für sein phylogenetisches Verständnis werden muss.

Das Auftreten der Vertebralarterien im Haifischembryo geschieht etwas später als die Bildung der Kiemengefäße, Carotiden und Aorta. Ich finde die ersten deutlichen Spuren derselben bei Embryonen von *Pristiurus* von 13 mm Länge, bei *Scyllium canicula* von 14 mm Länge, bei *Mustelus vulgaris* von 20 mm Länge. Von *Scyllium catulus* bin ich nicht im Stande den ersten Anfang zu constatiren, ich meine aber an Embryonen von 20 mm Länge werde man die ersten Vertebralarterien gleichfalls abgehen sehen.

Ihrem ersten Auftreten nach sind die Vertebralarterien metametrisch angeordnete, jederseits von der Aorta im rechten Winkel horizontal abgehende Gefäße. Ihr Abgangspunkt aus der Aorta ist, entgegengesetzt dem Eintritt der Kiemenarterienbogen, eher dorsal, aber da er streng seitlich ist, so kann man sagen, die Vertebralarterien entspringen zwischen der dorsalen und seitlichen Circumferenz aus der Aorta.

Am besten erkennt man die Disposition dieser wichtigen Gefäße am Rumpfe zwischen den beiden Extremitäten. Man braucht nur Horizontalschnitte anzufertigen, welche parallel mit der Chorda gerichtet sind: man wird dann erkennen, dass ebenso viel Vertebralarterien aus der Aorta abgehen, als Metameren an dieser mittleren Rumpfpartie sich zeigen. Die Abgangsstelle aus der Aorta liegt immer etwas dorsal von den sympathischen Ganglien, und wie diese eine Kette von regelmäßig angeordneten Zellhäufchen darstellen, so wird man dorsal darüber die Vertebralarterien als eben so viele Sprossen einer Gefäßleiter erkennen, deren Stamm die Aorta ist.

Es ist nicht rathsam, diese Gefäße auf anderen als Horizontal-

schnitten zu suchen, da man dieselben sehr leicht mit Venen und anderen Lacunen verwechseln kann; Quer- und Sagittalschnitte sind erst für spätere Stadien brauchbar, in den frühesten Stadien bedarf es dazu durchaus gut geführter Horizontalschnitte.

Das Auftreten der Vertebrales geht von vorn nach hinten vor sich — am Schwanz erscheinen sie später als am Rumpfe. Ihr Verbreitungsbezirk umfasst sowohl die Körpermuskulatur, wie das Rückenmark und die Urogenitalorgane, auch die sog. Nebennieren werden von ihnen vascularisirt. Es ist indessen nicht leicht, bei Embryonen früher Stadien diese Verbreitungsbezirke nachzuweisen, besonders schwierig ist es, den Abgang der Nierenäste aus dem Stamme der Vertebrales zu beobachten. Dagegen gelingt es sehr häufig, die nach außen an die Rumpfmuskulatur abgesendeten Äste, sowie die nach oben, dorsalwärts abgehenden, die Chorda umgreifenden, im Rückenmark und an der dorsalen Muskulatur sich vertheilenden Äste zu beobachten. Bei etwas entwickelteren Stadien (*Pristiurus* von 30 mm Länge) kann man sich aber unschwer davon überzeugen, dass aus dem gemeinsamen Stamme jeder Rumpfvertebralis ein Ast über das sympathische Ganglion zu den Convoluten der Segmentalorgane herabgeht, während gleich daneben der Muskel- und Spinalast nach oben resp. dorsal verläuft. Ebenso bei *Scyll. catulus* von 40 mm. Der Ast, welcher durch die Nierenanlage hindurchgeht, theilt sich nachher wieder in zwei größere Zweige, von denen der eine quer durch die seitlichen Muskeln weiter zieht, unter dem Nerv. lateralis vorbei streicht und die mittlere Muskulatur versorgt, während der andere, der parietalen Pleuro-Peritonealwandung dicht angelagert, gleichfalls zu den Seiten- und Bauchmuskeln sich begiebt. Der andere Hauptast, welcher dorsalwärts verläuft, giebt einen Zweig zum Rückenmark, und geht weiter zu den Rücken- und Flossmuskeln.

Man könnte hiernach also sagen: die Vertebralarterien kommen mit nahezu horizontalem Stamm aus der Aorta beiderseits hervor; sie theilen sich in zwei Hauptäste: einen ventralen, der die Anlage von Sympathicus und Niere durchsetzt und sich dann an die seitliche und ventrale Stammesmuskulatur begiebt, und einen dorsalen, welcher das Centralnervensystem und die Rückenmuskulatur versorgt.

Ich möchte aber gleich hinzusetzen, dass entweder diese Vertheilung nicht regelmäßig ist, oder dass ihre Beobachtung auf Schnitten von Embryonen zu große Schwierigkeiten bietet. Ich habe nämlich vielfach gefunden, dass entweder nur der ventrale Ast

sichtbar wird, ohne eine Spur des Abganges des dorsalen, oder dass nur ein Nierenast vorhanden ist, ohne seine Fortsetzung zu den seitlichen und ventralen Muskeln, oder aber dass nur der dorsale Ast gebildet erscheint. Ich wage durchaus nicht zu behaupten, dass die fehlenden Äste nicht vorhanden seien — sie lassen sich nur auf Querschnitten an jüngeren Embryonen nicht wahrnehmen.

Von Wichtigkeit für die Beurtheilung des Vertebralarteriensystems ist aber der Umstand, dass zumal an der vorderen Partie der Wirbelsäule vielfache Verschmelzungen resp. Verzweigungen vorkommen, welche die Regelmäßigkeit des Verlaufes der einzelnen Arterien durchkreuzen.

Eine einfache Vergleichung von Zahlen macht dies Verhältnis klarer. Angenommen, dass die *Art. subclavia* eine annähernd gleichmäßige topographische Lagerung in ihren Beziehungen zur Wirbelsäule besitze, so ergibt sich aus der Vergleichung der Zahl vor ihr befindlicher Wirbel- oder Urwirbelsegmente mit derjenigen der aus der Aorta vor dem Ursprung der *Subclavia* abgehenden *Vertebrales*, dass die erstere die letztere um das Doppelte und Dreifache übertrifft. Controllirt man nun auf Sagittalschnitten die Verhältnisse, so erkennt man, dass oft drei oder vier Segmente von einem *Vertebralisstamm* aus versorgt werden. Auf gut geführten Sagittalschnitten sieht man auch, dass der Abgang der einzelnen *Vertebrales* vor der *Subclavia* in sehr ungleichen Intervallen geschieht, und was noch charakteristischer ist, die Anzahl der Stämme bei den einzelnen Individuen derselben Art variiert.

Hinter der *Subclavia* herrscht etwas größere Regelmäßigkeit, wenigstens bei den Embryonen. Offenbar hängt das mit den Beziehungen zusammen, welche die *Vertebrales* zu den *Symphathicusganglien* und den Nieren besitzen, die vor der *Subclavia* fehlen. Aber ganz frei von Varietäten, Verzweigungen und Verschmelzungen ist das System auch hier nicht.

Die in vieler Beziehung interessanteste *Vertebralis* ist aber die *Art. subclavia* selber. Ihre Abgangsstelle ist meist zwischen der Einmündung des letzten und vorletzten Kiemenarterienbogens in die Aorta. Sie bildet die erste der *Art. vertebrales*, welche keine Beziehung zur Niere eingehen, denn die Ausdehnung der Segmentalorgane nach vorn macht bereits vor der Stelle Halt, wo die *Subclavia* aus der Aorta hervorgeht. Nicht so aber die Bildung des *Symphathicus*. Vielmehr kreuzt der Stamm der *Subclavia* die größte Masse der in fast zusammenhängender Kette nach vorn sich er-

streckenden Ganglien des Sympathicus, so dass eine beträchtliche Ganglienzellmasse vor dem Gefäß, eine noch größere aber hinter ihm liegt.

Die Deutung dieser Ganglienmasse hat ein interessantes Schicksal durchzumachen gehabt. Vor einem halben Jahrhundert, im Jahre 1837, wurde sie von DUVERNOY zuerst entdeckt, aber in ihrer Bedeutung missverstanden. DUVERNOY fand sie bei *Chimaera* auf und beschrieb sie (Ann. nat. Sc. N. (2) Tome 8 1837 pag. 35—40) als zwei »bulbes«, die man dem Bulbus arteriosus an der centralen Kiemenarterie gleichsetzen dürfe. Daraus entstand dann, schon von DUVERNOY selbst vorgeschlagen, der Name »coeurs accessoires« der Subelavia, welcher auch von den Handbüchern acceptirt ward (vgl. STANNIUS, Anat. d. Wirbelth.), bis LEYDIG im Jahre 1851 ihre wahre Natur als Sympathicuselemente nachwies (Arch. Naturg. 1851 pag. 256). LEYDIG hat seitdem an verschiedenen Stellen die histologische Structur dieser Organe beschrieben — eine genauere embryologische Untersuchung ist aber bisher nicht erfolgt.

Nachdem die Subelavia diese große Sympathicusmasse passiert hat, geht sie über der dorsalen Wandung der Pleuro-Peritonealhöhle nach außen, letzterer aber dicht angelagert. Auf diesem weiteren Verlaufe wird sie aber nochmals im Zusammenhang mit vereinzelt Ganglien getroffen, besonders bei den beiden Arten der Scyllien. Diese Ganglien könnten, so möchte man auf den ersten Blick vermuthen, von jener Axillarherzmasse abgelöst und auf dem Gefäß weiter nach vorn gerutscht sein — bei näherer Betrachtung muss man aber diese Meinung fallen lassen, denn man findet diese Ganglien einmal in sehr nahem Faserzusammenhang mit Ästen des Plexus brachialis, und außerdem kann man bei aufmerksamer Durchmusterung der Schnitte aller Selachier eine nicht unbeträchtliche Anzahl solcher isolirter Ganglien in dem ganzen Gebiet über den hinteren Kiemenpalten zwischen ihnen und der Urwirbelmuskulatur auffinden, manchmal größeren Umfang erreichend, manchmal nur aus wenigen Ganglienzellen bestehend, fast immer aber durch Nervenfasern mit den Stämmen der zum Plexus brachialis gehörenden Spinalnerven verbunden. Hin und wieder findet sich auch ein solch erratices Ganglion dem aufsteigenden Ast einer vorderen A. vertebralis angelagert¹.

¹ Ich weiß nicht, ob diese erraticen Ganglien bereits von anderen Forschern näherer Aufmerksamkeit gewürdigt sind. Die von ÓNODI publicirten Arbeiten sprechen sich nicht mit Bestimmtheit über die Frage aus, wie weit nach vorn er die Ganglien des Sympathicus beobachtet hat. In seinem Aufsatz

Es bleibt mir nun noch übrig, einige Worte über die vordersten Vertebralarterien zu sagen. Sie sind ganz besonders variabel, sowohl in ihrem Ursprung als auch in ihrer Verästelung. Besonders interessant ist aber der Umstand, dass nicht nur vier bis fünf beträchtlichere Vertebrales aus dem einheitlichen Stamme der Aorta zwischen der Einmündung der hintersten Aortenwurzeln und der Theilung der Aorta in den *Circulus cephalicus*, d. h. in die *HYRTL*'sehen ersten Aortenwurzeln, hervorgehen, sondern dass auch drei bis vier — mitunter auch weniger — Vertebrales eben aus diesen hinteren Schenkeln des *Circulus cephalicus* entspringen. Meistens sind sie freilich in der Weise verbunden, dass eine von ihnen als Stamm jederseits drei oder vier Vertebrales als Zweige entsendet, aber es sind auch nicht selten die Fälle, wo man dieselben einzeln aus dem sog. ersten Aortenbogen hervorgehen sieht.

Jenseits der Einmündung der *Carotis posterior* in den *Circulus cephalicus* habe ich dagegen niemals eine Art. *vertebralis* bemerkt.

C. Einige Andeutungen über den Werth der Art. *vertebrales* für die phylogenetische Erforschung der Wirbelthiere.

Die vor einigen Jahren erschienene Arbeit von *AHLBORN*: »Über die Segmentation des Wirbelthierkörpers« (*Zeit. Wiss. Z.* 40. Bd. 1884. pag. 309 ff.) enthielt als wichtiges Ergebnis die Feststellung

»Über die Entwicklung des sympathischen Nervensystems« (*Arch. Mikr. Anat.* 26. Bd. 1886 pag. 553 ff.) ist die Frage der »aberranten« Ganglien zwar besprochen, aber offenbar handelt es sich dabei nur um diejenigen der *Visceralhöhle*. Es ist aber nicht unwesentlich, festzustellen, welche Ganglien in die oben beschriebene, die *Subclavia* umgebende Masse eingehen, und ob vor dieser Masse noch sympathische Ganglien übrig bleiben, die somit nicht direct in die Bildung des Grenzstranges aufgenommen werden. Meinen Untersuchungen zufolge ist das der Fall, und die oben erwähnten erratischen Ganglien rühren von solchen, vor jener *Subclaviamasse* gelegenen Ganglien her. Ob diese erratischen Ganglien in den verschiedenen Ganglien der Hals- und Kopftheile der höheren Wirbelthiere sich wieder erkennen lassen, wäre wohl der Untersuchung werth, wie es denn auch gewiss von besonderem Interesse wäre, zu ermitteln, welcher Gangliencomplex der höheren Wirbelthiere und des Menschen dem fälschlich als *Axillarherz* der *Knorpelfische* beschriebenen Körper entspricht. *ÓNODI* sucht auch in den eigentlichen Hirnnerven die den sympathischen Ganglien homologen Abschnitte und erklärt dieselben als spinale und sympathische Ganglien vereinigende Körper. Ich kann um so mehr dieser Auffassung beistimmen, als mich meine eigenen Untersuchungen zu ganz ähnlichen Annahmen geführt haben, die ich freilich keinen Grund und keine Gelegenheit hatte, zu publiciren.

der Thatsache, dass die Segmentation des Visceralapparates sich nicht mit der Segmentation des Urwirbelapparates am Kopfe decke, oder mit anderen Worten, das innere Darmrohr sei in anderem Rhythmus segmentirt als das äußere Körperrohr.

AHLBORN suchte, wie ich schon in einer früheren Studie hervorhob, Argumente gegen die GEGENBAUR'sche Homologisirung der Visceralbögen und Rippen aufzufinden, auf die gestützt er den Werth der Metamerenbildung des Visceralrohres für die Frage nach der Zahl der in den Kopf aufgegangenen primitiven Segmente negiren könnte. In der That muss man ihm zugeben, dass er diesen negativen Werth richtig hervorgehoben, d. h. die unmittelbare Verwerthbarkeit der Gliederung des Kiemenapparates, wie er sich heute an den fertigen Fischen, Selachiern, Ganoiden und Teleostiern, findet, abgewiesen hat. Damit ist aber das eigentliche Problem, das in diesen Verhältnissen steckt, nur angedeutet, nicht gelöst.

Vor Kurzem hat WIEDERSHEIM in der 2. Auflage seines »Grundrisses der Vergl. Anatomie der Wirbelthiere« pag. 100 auf Grund der AHLBORN'schen Argumente einige Thesen aufgestellt, welche den gegenwärtigen Stand der »Wirbeltheorie des Schädels« darlegen sollen. Unter diesen Thesen befindet sich sub 4 die folgende:

»Nur der craniale Abschnitt fällt unter den Gesichtspunkt einer Summe von Urwirbeln; die Segmentation des visceralen dagegen ist als ein secundärer Erwerb zu betrachten.«

Das Wort »secundär« ist gewiss in so fern gerechtfertigt, als es sagen soll, die gegenwärtige Bildung der Kiementaschen, z. B. der Selachier, sei nicht *pari passu* mit der Segmentation der sie dorsal — und wenn man an die Muskulatur zwischen Unterkiefer und Schultergürtel denkt — auch ventral umgebenden Theile der Rumpfmuskulatur gegangen. Ich möchte aber meinerseits hervorheben, dass die Annahme einer der gegenwärtigen Branchiomerie vorausgegangenen primitiveren nichts Unwahrscheinliches hat, und dass diese primitivere Branchiomerie sich vielleicht mit derjenigen deckte, die wir in der Urwirbelbildung des Rumpfes vor Augen haben. Eine solche Annahme als begründet zu erweisen, hieße freilich die Lösung des ganzen »Kopfproblems« erarbeitet zu haben, während diese »Studien« nur dazu bestimmt sind, einer solchen Arbeit den Weg zu bahnen.

An dieser Stelle aber möchte ich darauf hinweisen, wie die Ungleichheit der Metamerie des Branchialapparates und der Körpersegmente in sehr auffallender Weise an einem Organ zur Erscheinung kommt, das beiden Systemen in gleichem Maße angehört: der

Aorta. Durch die Kiemenarterien gehört die Aorta zum Visceralapparat und spiegelt in den sie mit Blut füllenden Aortenbögen die Segmentation des Branchialapparates wieder. Durch die Vertebralarterien andererseits participirt die Aorta an der Metamerie der Wirbel resp. Urwirbel. Und während ventral sich vier Aortenwurzeln aus je einem Paare von Arterienbögen im Anschluss an die Zahl der wirklich vorhandenen Kiemen an die Aorta begeben, entsendet diese dorsal eine größere Zahl von Vertebralarterien an die Urwirbelmassen, die sogar sehr beträchtlich größer erscheinen muss, wenn die Verzweigung der Vertebralarterien und die Versorgung mehrerer Urwirbelderivate durch eine einzige, aber verästelte Vertebralis als secundär angenommen wird. Dies Verhältnis ist ganz besonders auffallend an dem HYRTL'schen ersten Aortenbogen, welcher das Stück der primitiven Aorten umfasst zwischen der Einmündung der Carotis posterior, resp. der hinteren Hyoidvene und der Vene aus dem Glosso-pharyngeusbogen. Dorsal würde hiernach dieser Aortenabschnitt wenigstens drei bis vier Metameren entsprechen, während er ventral nur einem Branchiomer gleich käme.

Ist es nun als wahrscheinlich anzunehmen, dass die Aorta, d. h. also das eine der fundamentalen Gefäße des Wirbelthierkörpers von Hause aus in seinem ventralen Abschnitte der einen, in seinem dorsalen aber der anderen Segmentation gefolgt sei? Welche der beiden Segmentationen will man als die ursprünglichere gelten lassen? Könnte darüber das frühere Auftreten ohne Weiteres die Entscheidung abgeben, so müsste die Segmentation der Urwirbel als das Prius, die des Kiemenapparates als das Posterius gelten. Aber die Vertebralarterien, die sich der Urwirbelbildung anschließen, treten bedeutend später auf, als die Arterienbögen, welche sich den Kiemenbildungen anschließen! Die Gliederung der Aorta würde also ein entgegengesetztes Verhalten erkennen lassen, als die Gliederung der Muskulatur und des Darmes resp. des Kiemenapparates. Welcher Instanz ist daher ein größeres Gewicht beizulegen? Will man sich vorstellen, dass die Urwirbel, d. h. die primitivere Körpersegmentation erst nachträglich den Anschluss an das Hauptgefäß erreichten, oder muss man nicht viel mehr an der Vorstellung festhalten, dass jedes weitere sich differenzirende Metamer auch seinen Antheil an Blutgefäßen bekam? Wenn man aber, wie ich glaube, diese Meinung als die allein zulässige ansehen muss, wie will man wiederum die Segmentation des Darmes auffassen, mit der von ihr abhängigen Metamerisation der Arterienbögen? Bestanden die Arterienbögen bei

den Vorfahren der Selachier unabhängig von den Kiementaschen und dann in einer den Vertebralarterien entsprechenden Zahl? Wie beschaffen waren dann die Kiemen, deren Versorgung ihre Hauptfunction bildete? Waren es äußere Kiemen, so ist wohl mit Fug und Recht anzunehmen, dass sie sich der allgemeinen Körpersegmentation anschlossen, und dann stellt sich das Problem dar: wie verbanden sich diese, der Körpermetamerisation folgenden Kiemen mit der ganz anderen Metamerisation des Darmes? Waren es aber von Hause aus Darmkiemen, so stehen wir wieder vor der Frage: wie verhielt sich die Segmentation des Darmes zu der des Körpers, wie konnten Darmsegmente mit Kiemen, Blutgefäßen, Nerven, Muskeln in so ganz anderer und von denen des Körpers unabhängiger Weise sich bilden?

Wie man sich all diesen Fragen gegenüber auch stellen mag: eine primitive Unabhängigkeit der Metamerisation des Darmrohres von der des Gesamtkörpers wird sehr schwer begreiflich zu machen sein, wenn man sich diesen Process phylogenetisch entwickeln will. Ontogenetisch ist er ja ohne Zweifel vorhanden, und nichts kann ihn besser charakterisiren, als die Ungleichheit in Zahl und Einmündungsstellen der Art. vertebrales und der Aortenbögen an und in die Aorta. Aber gerade dies Verhältnis bahnt einer anderen Betrachtungsweise den Weg, und der WIEDERSHEIM'sche Ausdruck von der »secundären« Natur der Branchiomerie trifft in so weit das Richtige, als, wie mir scheinen will, nicht die Branchiomerie an sich ein secundärer Process ist, gegenüber der Metamerisation des Gesamtkörpers, sondern nur die gegenwärtige Branchiomerie secundär erscheint gegenüber einer hypothetischen primären Branchiomerie, welche sich höchst wahrscheinlich durchaus der Körpermetamerisation anschloss.

Freilich schwebt die Hypothese einer größeren Zahl von Kiemenspalten resp. Kiemenbögen bei den Vorfahren der jetzigen Selachier und anderer Fische völlig in der Luft, sobald man sich auf beobachtbare Vorgänge der embryonalen Entwicklung stützen zu müssen glaubt. Der Anhänger des bisherigen biogenetischen Grundgesetzes quand même findet seine Rechnung nicht dabei. Ihm sind die Selachier resp. die Cyclostomen in ihrer heute verlaufenden Entwicklungsgeschichte die untrüglichen, allein verlässlichen Urkunden, die er, wie ein Buchstabengläubiger das alte und neue Testament, befragt, um Auskunft über all und jedes zu erhalten, was die Vorfahren dieser Geschöpfe betreffen kann. Die Kiemensäcke der

Selachier sind ontogenetisch zunächst entodermale Ausstülpungen des Darmcanals, folglich waren sie ihm auch phylogenetisch die ersten Vorläufer der Kiemen. Es giebt ihrer 7—8 Paar bei Cyclostomen und Selachiern, folglich sind diese 7—8 Paar, so wie sie da sind, auch die Nachkommen der ursprünglichen Kiemensäcke. Da aber bei den höheren Wirbelthieren, z. Th. schon bei den Selachiern selbst eine Reduction dieser Zahl eintritt, und zwar von hinten nach vorn vorschreitend, so giebt er allerdings zu, dass früher eine größere Zahl von Kiemenspalten bestanden haben möchte, wird sich aber schwerlich entschließen, eine solche größere Zahl vor oder zwischen den gegenwärtigen Kiemenspalten als wahrscheinlich anzuerkennen.

Von anderem principiellen Boden aus gewinnt aber diese Frage eine andere Gestalt. Die gegenwärtige embryonale Entwicklung der Selachier und übrigen Fische ist allerdings die wichtigste Basis für all und jede Untersuchung phylogenetischer Natur über die Wirbelthiere. Aber die hohe morphologische Gliederung des Selachierkörpers ist an sich schon ein Grund, seine embryonale Entwicklung als eine eminent verkürzte und von zahllosen Auslassungen durchkreuzte resp. sehr verschiedene Stammesperioden in eine scheinbar einheitliche und fundamentale Bildung zusammenziehende anzusehen. Es ist gewiss nicht zu viel gesagt, wenn man die Aufgabe, die Vorfahren der Fische zu reconstituiren, vergleicht mit der Aufgabe, aus den Säugethieren die Selachier zu erschließen — ohne dass eine der anderen Wirbelthierclassen existirte. Wer würde aus der Entwicklungsgeschichte des Kaninchens, des Hundes resp. des Menschen auf Vorfahren zu schließen im Stande sein, die wie ein *Mustelus* oder *Heptanchus* organisirt wären? Wer würde aus den vergänglichlichen Entodermsäcken des Halses auf Kiemenbildungen schließen, da doch bei Säugethieren dieselben nicht mehr zur Ausbildung gelangen und durch die Anwesenheit der Lunge ein anderer Athmungsmodus gegeben ist? Wer würde Arm und Bein auf die allen Segmenten des Körpers zukommenden Anhänge zu reduciren wissen, wenn die Kenntnis der embryonalen Entwicklung der Brust- und Beckenflosse bei den Selachiern nicht den Weg gewiesen? Gäbe es weder Vögel und Reptilien, noch Amphibien und Fische, so wäre die phylogenetische Vorgeschichte der Säugethiere bis auf gewisse Allgemeinheiten eine Terra incognita geblieben, und der etwaige Urheber einer Hypothese, die dem wirklichen Abstammungsverhältnis nahe gekommen, hätte gewiss einen schweren Stand gehabt.

In ähnlicher Lage befinden wir uns aber mit den Selachiern,

seitdem die Wahrscheinlichkeit immer mehr zunimmt, dass wir aus Cyclostomen, *Amphioxus* und Tunicaten wenig Directes für die Vorgeschichte der Fische lernen können. Man würde sicherlich für die Vorfahren der Säugethiere Kiemenblättchen nur erschließen, nicht aber durch Anwendung des biogenetischen Grundgesetzes nachweisen können — und in ähnlicher Weise wird man Zahl und ursprüngliche Anlage der Kiemenspalten der Selachiovorfahren nur erschließen, aber durch keine directe Recapitulation der Ontogenese dieses oder jenes Selachiers erweisen können — es sei denn, dass noch bei nicht untersuchten Arten Andeutungen existirten, von denen wir vor der Hand nichts wissen.

Wenn wir trotz dieses Mangels directer Anhaltspunkte nicht darauf verzichten dürfen und nicht darauf zu verzichten brauchen, in das vorgeschichtliche Dunkel des Selachierkörpers einzudringen, so berechtigen uns dazu gerade solche Facta, wie die Differenz der Zahl der Aortenbögen und Vertebralarterien, die aus derselben Strecke der Aorta hervorgehen resp. in sie einlaufen. In solchem Verhältnisse liegt etwas, das sich gegen die Annahme auflehnt, wir hätten es mit einem ursprünglichen Zustande zu thun; es widerspricht dem Bilde, das wir uns von einem Thiere machen müssen, in dem die ursprüngliche Metamerisation noch besteht. Jede Hypothese, welche darauf ausgeht, einen solchen Zustand als abgeleitet, als secundär aufzufassen, hat von vorn herein die Wahrscheinlichkeit für sich: der Grad ihrer annähernden Richtigkeit wird davon abhängen, wie weit sie der Complication Herr wird, die durch die gesammten Organisationsverhältnisse geboten sind, und wie sie im Stande ist, diese Complication auf einfachere, physiologisch mögliche Verhältnisse zu reduciren, ohne dabei in Widersprüche mit dem Thatsächlichen zu gerathen.

Wir dürfen also meines Erachtens nicht dabei stehen bleiben, die Unabhängigkeit der Branchiomerie von der Metamerenbildung des Rumpfes zu betonen, um Folgerungen zu bekämpfen, welche auf die vermeintliche Gleichwerthigkeit dieser beiden Segmentationen basirt sind. Diese Folgerungen mögen in allem Concreten unrichtig sein, ich glaube aber nicht, dass wir sie als im Princip verfehlt ansehen dürfen. Es erscheint nur ein wichtiger Factor dabei übersehen: die secundäre, abgeleitete, veränderte Natur der gegenwärtigen Kiemenspalten und ihrer Attribute gegenüber einer vorauszusetzenden primitiveren. Unsere Aufgabe aber wird es sein, alle Symptome zu sammeln und zu verzeichnen, welche eine solche pri-

mitivere Gliederung des Darmcanals erschließen lassen, eventuell das Postulat danach zwingend machen.

Einen Theil dieser Aufgabe will die vorliegende Studie¹ durch den Versuch in Angriff nehmen, eine größere Zahl von Arterienbögen nachzuweisen, als bisher angenommen waren: diesen vermutheten Arterienbögen müssen Kiemenspalten entsprochen haben, und je mehr Kiemenspalten als ehemals existirend nachgewiesen werden können, um so mehr gleicht sich der Unterschied aus, welcher zwischen der Zahl der Aortenbögen und der Vertebralarterien, als Exponenten von Myomeren, bei den jetzigen Selachiern besteht.

Ich wende mich nun nach diesem Excurse zu der Darstellung der thatsächlichen Verhältnisse des Carotidensystems und lasse folgen, was die Entwicklungsgeschichte der Haifische davon lehrt.

D. Beschreibung des Carotidensystems bei Hai-Embryonen.

a. Die Carotis posterior.

Unter dem Namen *Carotis posterior* beschreibt JOH. MÜLLER in dem oft citirten Abschnitt »Über das Gefäßsystem« seiner *Myxinoïden* pag. 236 ein Gefäß, das von den *Venae branchiales communes* nahe dem ersten inneren Kiemenloch entspringt, convergirend mit dem der anderen Seite vorwärts geht und sich mit ihm gerade in der Mittellinie der Basis cranii vereinigt, wo sich die Öffnung für ihren Eintritt in den Schädel befindet. Durch ihren Zusammenfluss entsteht ein unpaarer, in einem Knorpelcanal verlaufender Stamm, der sich, in der Schädelhöhle angelangt, wieder theilt; jeder Ast verbindet sich mit der *Carotis interna anterior* vom Gefäßsystem der Pseudobranchie.

So erscheint dies Gefäß am erwachsenen Haifisch.

Es wird nun unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, wie dieser Verlauf beim Embryo zu Stande kommt, wie sich die *Carotis posterior* zu der Aorta verhält, und was es mit dem zum größten Theil durch die *Carotis posterior* gebildeten *Circulus cephalicus* auf sich hat, der, zuerst von HYRTL (Beobacht. a. d. Gebiet d. vergl.

¹ Ich erinnere den Leser daran, dass Vorstehendes 1855 geschrieben ward, ehe die größere Zahl der Urwirbel am Kopfe factisch nachgewiesen wurde.

Gefäßlehre. in: Österreich. medicin. Jahrbücher (2) 15. Bd. pag. 70 ff.) beschrieben, in der späteren Litteratur so oft erwähnt wird.

Über Ursprung und Verlauf der Carotis posterior habe ich bereits in der 7. Studie, pag. 7 u. 8 einige Mittheilungen gemacht. Sie nimmt ihren Anfang aus dem dorsalen Ende der hinteren Hyoidvene. Der Leser wird sich erinnern, dass die Composition des Hyoidbogens gegenüber den hinter ihm liegenden Visceralbögen wesentliche Abweichungen erkennen lässt. Statt einer doppelten Reihe von Kiemenblättchen hat er nur eine einzige, die hintere; und mit dem Fehlen der vorderen fehlt auch die betreffende vordere Vene.

Das Lumen der Carotis posterior zeigt sich im Embryo recht klein, was auch nicht Wunder nehmen kann, da die bekannte Quercommissur, welche das Blut aus dem ventralen Theil der Vene in die Spritzlocharterie überführt, einen beträchtlichen Durchmesser besitzt und fast immer dicht mit Blutkörperchen gefüllt ist. So bleibt nur der geringere dorsale Bezirk der hinteren Hyoidvene übrig, der als Wurzel der Carotis posterior anzusehen ist, und oft macht es den Eindruck, als verlief die Vene dorsal blind — was indessen in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

Wenn die Vene keine weiteren Wurzelschleifen aus den Kiemenblättchen empfängt, wendet sie sich nach innen gegen die Körperachse zu, steigt auch etwas nach unten herab; dann geht sie schräg gegen den Kopf zu und kreuzt die ganze Breite des Hyoidbogens in einer mit der Chorda parallelen Richtung, bis sie über dem inneren Winkel der Spritzlochspalte angekommen ist.

An dieser Stelle findet sich regelmäßig eine kleine Erweiterung des Gefäßes, in die von hinten her ein Gefäß einmündet, welches dicht unter der Chorda von der Aorta beginnend in langem Bogen mit immer zunehmender Krümmung, deren Concavität nach außen gerichtet ist, in die Carotis posterior einmündet — oder wenn man lieber will, dieselbe mit der Aorta in Verbindung setzt oder hält. Auf die Bedeutung und den morphologischen Werth dieses Verbindungsstückes zwischen Carotiden- und Aortensystem wird weiter unten eingegangen werden.

In dieselbe kleine, bassinartige Erweiterung mündet von vorn und von oben her ein zweites Gefäß. Ich habe seiner schon in einer früheren Studie Erwähnung gethan (7, pag. 8), es aber dort nicht richtig verstanden, denn ich glaubte, es setze die Carotis posterior mit Blutmassen aus der Umgebung des Spritzloches in Zusammen-

hang¹. Das ist nicht der Fall, vielmehr handelt es sich um ein sehr bedeutendes Gefäß, welches von HYRTL in seinen vortrefflichen beiden Abhandlungen (Das arterielle Gefäßsystem der Rochen. in: Denkshr. Akad. Wien 15. Bd. 1858, und: Die Kopfarterien der Haifische. *ibid.* 32. Bd. 1871; ich werde sie der Kürze halber nur als HYRTL, Rochen und HYRTL, Haie citiren) als Carotis externa beschrieben ist. Auch dies Gefäß werde ich weiter unten gesondert behandeln.

Jenseits der Einmündungsstelle dieser beiden Gefäße wendet sich die Carotis posterior nach unten und innen gegen die Hypophysis d. h. die spätere Basis cranii zu; die Gefäße beider Seiten convergiren stark, geben keinen weiteren Ast ab, empfangen auch keinen neuen Zustrom, treffen und vereinigen sich aber schließlich an einer Stelle, welche etwas vor der vordersten Spitze der Chorda gelegen ist. Hier verschmelzen sie zu einem unpaaren mittleren Gefäßstamm, welcher eine Zeit lang unter dem hinteren Abschnitt der Hypophysis verläuft, um dann wieder in zwei Äste aus einander zu weichen, welche jederseits schräg unter der seitlichen Verbreiterung der Hypophyse nach vorn und außen ihre Richtung nehmen, woselbst sie sich schließlich mit einem starken Gefäßstamm verbinden, der von der Spritzlochkieme kommt.

Bis zu diesem Punkte nennt JOH. MÜLLER das uns hier interessirende Gefäß Carotis posterior; seine Fortsetzung über den Insertionspunkt der Spritzlochvene, der Carotis interna anterior, hinaus will ich später beschreiben.

HYRTL bedient sich einer anderen Nomenclatur. Er nennt das Stück der Carotis posterior, welches von der hinteren Hyoidvene bis zur Einmündung des Verbindungsstückes der Aorta sich erstreckt, Carotis communis, das folgende Stück von der Einmündung dieses Verbindungsstückes resp. dem Abgange der Carotis externa bis zur Verschmelzung oder Kreuzung der beiderseitigen Carotides posteriores unter der Hypophysis und innerhalb der Basis cranii Carotis in-

¹ Nachträgl. Bemerkung Januar 1890. Diese früher gemachte Beobachtung besteht zu Recht, trotzdem wir es hier in der That mit der Carotis externa HYRTL's (der Arteria oder Carotis facialis RATHKE im »Aortensystem d. Saurier« pag. 69) zu thun haben. Ich wäre jetzt im Stande, viel genauere Angaben zu liefern, verspare das aber auf spätere Zeit, zumal das hier Gegebene thatsächlich richtig und die darauf basirte Hypothese, in der Art. facialis einen ehemaligen Visceralbogen erkennen zu dürfen, welcher aber jetzt zu einer peripherisch verlaufenden Arterie geworden ist, sich noch viel genauer begründen lässt.

terna, welche er dann bis nach vorn an ihre Umbeugungsstelle in die Art. profunda cerebri unter demselben Namen begreift.

Diese Namen — und die vieler anderer Autoren, die ich einstweilen übergehe — sind natürlich willkürlich gewählt. Weder decken sie sich mit den aus der menschlichen Anatomie herrührenden Namen der homologen Gefäße, noch sind sie auf die Gesichtspunkte gegründet, die eine genetische Betrachtung an die Hand giebt.

b. Das Verbindungsstück zwischen Carotis posterior und Aorta.

Auf dieses wichtige Gefäß hat zum ersten Male HYRTL (Haie, pag. 265) die Aufmerksamkeit gelenkt. Seine Darstellung lautet:

»Der hintere Endzweig der Carotis communis¹ ist der schwächste aber der interessanteste von den dreien [Zweigen]. Es findet sich kein Analogon bei den Rochen [vgl. dagegen unten pag. 411]. Er verläuft zwischen Schädelbasalknorpel und Schleimhaut des Gaumens im Bogen nach ein- und rückwärts. Am hinteren Ende dieses Knorpels, jedoch noch vor seiner Gelenkverbindung mit der Wirbelsäule, verschmelzen die beiderseitigen Gefäße zu einem einfachen, welches in der Mittellinie der Wirbelsäule nach rückwärts läuft, um sich in die Vereinigungsstelle der beiden zweiten Aortenwurzeln einzusenken. Dieses einfache unpaare Gefäß ist somit eigentlich schon Aorta und die beiden, aus der Carotis externa stammenden Wurzeln desselben sind die ersten vordersten, wahren Aortenwurzeln. Bei feinen Injectionen lässt sich leicht erkennen, dass diese Aorta, welche Kopfaorta genannt zu werden verdient, durch eine in der Mittellinie des Schädelbasalknorpels nach vorn gehende Fortsetzung bis zur Eintrittsstelle der Carotis interna in die Schädelkapsel sich erstreckt.«

Die Beschreibung und Abbildung, welche HYRTL von diesem bemerkenswerthen Gefäß giebt, sind nach Präparaten von *Scyllium canicula* gemacht. Es wird daher interessant sein zu hören, was die Entwicklungsgeschichte dazu sagt, und ob sie die Deutung und Benennung, die HYRTL dem Gefäß giebt, bestätigt.

Was HYRTL einen hinteren Endzweig der Carotis communis nennt, ist der Genese nach etwas wesentlich Anderes, und in der That trifft die Bezeichnung vorderste wahre Aortenwurzel viel mehr

¹ Ich erinnere daran, dass HYRTL's Carotis communis JOH. MÜLLER's Carotis posterior zwischen hinterer Hyoidvene und Einmündung des hier behandelten Verbindungsstücks zur Aorta entspricht.

das Richtige, als der Titel Endzweig der Carotis communis. Aber im Begriff, diese Behauptung zu bewahrheiten, muss ich zunächst den Namen Aortenwurzel einer näheren Betrachtung unterwerfen. Er rührt von C. E. v. BAER her und findet sich definirt in dem großen Werk »Über Entwicklung der Thiere« I, pag. 53 mit folgenden Worten:

»Die vier Gefäßbogenpaare treten aber an der unteren Fläche der Wirbelsäule nicht unmittelbar in einen Aortenstamm zusammen, sondern die Bogen jeder Seite vereinigen sich zu einem Gefäße, das wir eine Aortenwurzel nennen wollen«.

Am eingehendsten behandelt wurde dann das, was C. E. v. BAER Aortenwurzel nannte, durch RATHKE in seinen berühmten »Untersuchungen über die Aortenwurzeln der Saurier«.

Was indessen von den beiden großen Forschern mit dem Namen Aortenwurzel belegt wird, ist einigermaßen verschieden von dem, was bei Haifischen Aortenwurzel heißt. Die Aortenwurzeln im v. BAER-RATHKE'schen Sinne umfassen gelegentlich Theile des Conus arteriosus, die Branchialarterien und die aus diesen wieder hervortretenden dorsalen Branchialvenen, während bei den Selachiern nur die letzteren als Aortenwurzeln bezeichnet werden. Das Vorhandensein und die Functionirung der Kiemenblättchen bei den Fischen und Amphibien durchbricht die Einheit des Gefäßapparates zwischen Herz und Aorta — wollte man also die Termini technici auf genetischer Grundlage formuliren, so wäre von Aortenwurzeln im obigen Sinne keine Rede. Indess usus est tyrannus, und da die Nomenclatur der Anatomie nicht darauf warten konnte, bis die Entwicklungsgeschichte und Phylogenie so weit gediehen waren, wie heute, so müssen wir eben den Ausdruck nehmen, wie er traditionell besteht.

Die Aorta legt sich in den frühesten Stadien als doppeltes Längsgefäß über dem Darm an¹. Später verschmelzen beide Gefäße mit einander, nur oralwärts von dem Glossopharyngeusbogen bleibt die Trennung bestehen, unter der Hypophysis tritt wieder die Vereinigung auf. Von der Bauchseite her treten an diese Gefäßbahn jederseits der Hauptrichtung nach senkrechte Gefäßlacunen heran, die ersten Anlagen der Branchialgefäße; sie münden in die Unterseite der Aortenlacune in ziemlich gleich großen Zwischenräumen ein. In diesem frühen Stadium sind also ursprünglicher Aortenbezirk und

¹ Wie schon erwähnt, wird eine spätere Studie sehr viel eingehender die allererste Entstehung der gesamten Gefäßbahnen darstellen.

ursprünglicher Branchialgefäßbogen sehr deutlich von einander zu unterscheiden. Die Einmündung der Branchialgefäße in die Aortenbahn geschieht aber nicht bloß da, wo die Aorta ein einziger Lungenraum ist, sondern auch an ihrem vorderen bifiden Theile. Sowohl der Glossopharyngeal-Gefäßbogen, wie die Branchialarterie des Facialisbogens münden in diesen letzteren ein.

Fragt man nun, ob die Aorta im ersten Entstehen oder gleich nach der Verschmelzung irgend einen Abschnitt offenbare, welcher mehr als ein anderer als Ursprungsort, als Aortenwurzel angesehen werden könne, so beantworten die Thatsachen diese Frage mit: Nein! Durch die ganze Länge des Körpers hindurch erstreckt sich in ziemlich gerader Richtung bei Selachierembryonen dicht unter der Chorda der große Aortensinus oder die Aortenlacune, als einheitlicher Raum, dessen Breitendurchmesser mehr als doppelt so groß ist, als der Höhendurchmesser. Dieses Überwiegen des Breitendurchmessers deutet noch auf die ursprüngliche Zweifelt der Aorta hin, und auf der Höhe des Glossopharyngeal-Kiemenbogens weicht denn auch die Aorta in der oben beschriebenen Weise aus einander, um die Grundlage für den unter der Hypophysis sich abschließenden Circulus cephalicus zu bilden. Was auch die Namen für die einzelnen Gefäßabschnitte im erwachsenen Thiere sein mögen, welche Richtung auch die Blutbewegung in denselben annimmt — ihrer ursprünglichen Anlage nach sind die beiden Bögen, welche den Circulus bilden, integrirende Theile der Aorta, ja sie sind in so fern noch primitiver, als sie die ursprüngliche Doppelseitigkeit derselben beibehalten, gegenüber den hinteren, verschmolzenen Abschnitten des großen Gefäßes.

Die Theile des Circulus cephalicus nun, ebenso wie die der eigentlichen Aorta, welche zwischen den in sie einmündenden Branchialgefäßen liegen, sind von Hause aus Aortenabschnitte, nicht Theile dieser Branchialgefäße, deren Hohlraum mehr oder weniger senkrecht auf die Längsachse der Aorta gerichtet ist.

Allmählich aber treten Verschiebungen, Dehnungen, Verkürzungen ein. Die Einmündungsstellen der Branchialgefäße der hinteren Kiemen drängen sich mehr nach hinten, die vorderen, welche in die Schenkel des Circulus cephalicus münden, schieben sich mehr nach vorn. Dadurch werden nicht nur die einzelnen Aortenstücke zwischen diesen Einmündungen ungleich lang — die hinteren kürzer, die mittleren und vorderen länger — es ändert sich auch der Einfallswinkel der Branchialgefäße in die Aorta. Statt in einem mehr oder weniger

rechten Winkel münden die hinteren in stumpfen, die vorderen in spitzen Winkeln (die Aorta von hinten aus betrachtet). Es ist aber leicht begreiflich, dass weder ein stumpfer noch ein spitzer Winkel als solcher Aussicht hat, bei der Einmündung eines Gefäßes in das andere lange erhalten zu bleiben. wenn nicht unbewegliche oder unachgiebige Umgebungen die Möglichkeit einer Abrundung des Winkels ausschließen, denn viel bequemer wird der Blutstrom in einer Kreislinie vorschreiten; und so wird auch der stumpfe Winkel verschwinden und seine beiden Schenkel zu einem bogig verlaufenden Gefäße gestalten lassen, an dem der Punkt, welcher ehemals als Scheitelpunkt die Grenzbezirke beider Gefäße bildete, sich zwischen all den übrigen Punkten des Bogens verliert und am weiter ausgebildeten Gefäße nicht mehr unterschieden werden kann.

Dies so zu Stande gekommene Bogengefäß verläuft nun also zwischen den dorsal höchst gelegenen Theilen der Kieme und der Aorta, und die Vergl. Anatomie bezeichnet es mit dem Namen Aortenwurzel, ohne Rücksicht auf den Umstand, dass sein distales Stück der Branchialarterie, sein proximales von Hause aus der Aorta angehört. Ja auch der Bogen kann verschwinden und das ganze Gefäß von der Stelle, wo es die letzten Schleifen aus den Kiemenblättchen erhält, in gerader Richtung auf die Aorta zu laufen, so dass man nur aus der Betrachtung seines genetischen Zustandes darauf verfallen kann, in einem Theil seiner Wandung ein beträchtliches, constituirendes Stück der primitiven Aorta zu vermuthen.

Diese Auseinandersetzung wird ohne Weiteres erkennen lassen, dass der von HYRTL beschriebene hintere Endzweig der *Carotis communis* in der That kein Zweig ist, sondern vielmehr ein ursprüngliches, constituirendes Stück der primitiven Aorta. Es erste wahre Aortenwurzel zu nennen, ließe sich schon eher hören, aber wir müssen uns dabei bewusst bleiben, dass die übrigen Aortenwurzeln anderswerthig sind, denn in ihnen allen steckt als distales Stück das dorsale Ende der Branchialgefäße, welches mit dem zwischen ihren Einmündungen gelegenen Stück der primitiven Aorta in der eben dargestellten Weise zu einem scheinbar einheitlichen Gefäße verschmolzen ist. Die HYRTL'sche erste Aortenwurzel repräsentirt an ihrem distalen Ende keinen Abschnitt des zugehörigen Branchialgefäßes. Diese Verschiedenheit wohl erwogen, steht dem Namen erste Aortenwurzel nichts entgegen — kommt doch überhaupt auf diese Bezeichnungen wenig an.

HYRTL beschreibt aber, wie oben angeführt, eine sog. Kopf-aorta, d. h. ein Gefäß, welches vom Zusammenfluss der beiden ersten Aortenwurzeln aus in der Mittellinie des Schädelbasalknorpels nach vorn geht und bis zum Eintritt der Carotis interna in die Schädelkapsel reicht. Ja, mehr noch. Von dieser Kopfaorta läßt er Rami musculo-spinales ausgehen, die zur Bildung der Arteria spinalis impar beitragen sollen. Eine Abbildung (Taf. 1 Fig. 1 *i*) erläutert diese Beschreibung.

Ich gestehe offen, dass ich von diesen Angaben einigermaßen überrascht war. Außer dem Circulus cephalicus, der aus den vorderen Theilen der primitiven Aorten hergestellt wird, noch eine mittlere unpaare Kopfaorta! Das musste entweder auf einer Verwechslung beruhen, oder aber meine Erklärung des Circulus cephalicus, der Aortenwurzeln und weiterhin der Carotiden unvollständig machen. Beschrieben und abgebildet ward dies Gefäß von *Scyllium canicula*, — ich unterwarf also sämtliche, den verschiedensten Altersstufen angehörenden Embryonen dieses Haifisches einer genauen Prüfung, sogar auf Querschnitten, an denen sicherlich ein medianes Gefäß meiner Wahrnehmung nicht hätte entgehen können — habe aber an keinem einzigen derselben auch nur die leiseste Andeutung von einem solchen Verhältnisse gefunden, wie es in der HYRTL'schen Beschreibung dargestellt wird. HYRTL setzt hinzu, er habe dies Gefäß »bei feinen Injectionen« gefunden — das scheint also andeuten zu sollen, dass er es bei einigen Injectionen vermisst habe; da er aber andererseits bei keinem anderen Haie etwas Ähnliches angetroffen zu haben scheint — denn weder in den Beschreibungen noch auf den Abbildungen von *Squatina vulgaris*, *Acanthias vulgaris*, *Mustelus plebejus*, *Zygaena malleus* findet sich die geringste Spur einer solchen vorderen, vor dem Zusammenfluss der ersten Aortenwurzeln gelegenen unpaaren Kopfaorta¹ — so beruht

¹ Nachträgl. Bemerkung Januar 1890. Zwar findet man in HYRTL's Beschreibung und auf den Abbildungen auch eine Kopfaorta für diese Selachier angegeben, aber bei ihnen handelt es sich, wie Jeder sofort sehen kann, um den ersten Aortenbogen, nicht um ein noch vor diesem gelegenes, von ihm ausgehendes unpaares Gefäß. Indessen ist auch durch einen Aufsatz von H. AYERS, »The Morphology of the Carotids« (in: Bull. Mus. Harvard Coll. Vol. 17 1889 pag. 192 ff.) auf die Verhältnisse von *Chlamydoselache* verwiesen, wo dies Gefäß von AYERS auch beschrieben wird. Ich habe seitdem diese Verhältnisse in ihrer ursprünglichsten Entstehung bei verschiedenen Selachier-Embryonen verfolgt und glaube auch das unpaare vorderste Gefäß mit meiner obigen Auseinandersetzung in Einklang bringen zu können, verschiebe aber die Darstellung

diese Angabe vielleicht auf einem Beobachtungsfehler, der auch einem in der Injectionstechnik so geübten Forscher wie HYRTL wohl passiren konnte.

Eine interessante Frage wäre nun, nach welcher Richtung das Blut in dieser ersten Aortenwurzel strömt. Leider kann ich darüber keine Auskunft geben, trotzdem ich mich bemüht habe, darüber am lebenden Embryo Beobachtungen zu machen. Interessant ist diese Frage darum, weil dies Gefäß der Indifferenzpunkt oder, wenn man will, die Wasserscheide zwischen den Gebieten des Aorten- und Carotidensystems bildet. Es ist wahrscheinlich, dass ein Theil des aus der hinteren Hyoidvene strömenden Blutes durch diese erste Aortenwurzel in das Aortensystem befördert wird — unmöglich ist es aber nicht, dass zumal im Embryo Aortenblut auch durch dieselbe kopfwärts geht. Vielleicht lässt sich die Frage an großen Haien auf experimentellem Wege entscheiden.

Dies Gefäß habe ich bei allen von mir untersuchten Haifisch-Embryonen gefunden; über die Verhältnisse bei den Rochen siehe weiter unten pag. 411.

Die Frage nach der functionellen Bedeutung dieses »ersten« Aortenbogens wird aber dadurch noch interessanter, dass in späteren Entwicklungsstadien sich eine Commissur zwischen hinterer Hyoidvene und vorderer Glossopharyngeusvene vorfindet. Dieselbe ist schon von HYRTL beschrieben und abgebildet (Haie pag. 264 Taf. 1 Fig. 2 b) und wird auch von RAMSAY WRIGHT (»On the hyomandibular clefts and pseudobranchs of *Lepidosteus* and *Amia*«, in: Journ. Anat. Phys. London Vol. 19 1885 pag. 478 Taf. 24 Fig. 1) als weitere Entwicklung gegenüber den von mir in der 7. Studie beschriebenen und abgebildeten Verhältnissen hervorgehoben. Diese Commissur leitet offenbar Blut aus dem Glossopharyngeusbogen in die Carotis posterior hinüber.

Diese Commissur könnte bezüglich ihres morphologischen Werthes eine Missdeutung erfahren, wenn man sich nicht der ursprünglichen Verhältnisse im Embryo erinnert; ich halte es darum für geboten, hervorzuheben, dass sie nicht auf dieselbe Linie gestellt werden kann, wie die übrigen Verbindungen zwischen vorderer und hinterer Vene je eines Kiemenbogens. Sie entsteht wesentlich später, als diese letzteren und scheint nur ein Resultat der bis zum Contact führenden Annäherung der beiden Venen zu sein.

auf die spätere Studie, welche die Onto- und Phylogenese der gesammten Gefäße enthalten und die unentbehrlichen Abbildungen liefern wird.

Wäre man gezwungen, diese Commissur anders zu deuten, so erwüchse eine fast unübersteigliche Schwierigkeit für die Deutung des Stückes der Carotis posterior, welches von der hinteren Hyoidvene bis zur Einmündung des ersten Aortenbogens reicht. Dieses Gefäß müsste dann als Rest einer vorderen Hyoidvene aufgefasst werden, welche zu Grunde gegangen wäre, aber vor dem Zugrundegehen sich in abnormer Weise mit der hinteren Hyoidvene verbunden hätte¹.

c. Die Carotis externa.

Das in seinem Verlaufe sehr complicirte Gefäß, welches HYRTL bei Haien und Rochen als Carotis externa² beschreibt, ist, wie ich gleich vorausschieken will, gar nicht homolog der Carotis externa der höheren Wirbelthiere. Es wird eine spätere Aufgabe sein, die großen Gefäße der Selachier auf die Gefäße der höheren Wirbelthiere und des Menschen, oder umgedreht, zurückzuführen, und dabei wird sich eine geradezu heillose Verwirrung der Nomenclatur herausstellen; hier möge nur davor gewarnt werden, all diese Namen, die ohne Kritik bald diesem bald jenem Gefäße beigelegt worden sind, für etwas mehr als beliebige Namen zu nehmen, wie sie die verschiedenen Autoren nach Gutdünken, nicht nach kritisch ermittelten genetischen Gesichtspunkten angewendet haben.

Dieser beherzigenswerthen Warnung lasse ich nun eine Beschreibung dieses merkwürdigen Gefäßes folgen, und beginne mit seiner Einmündungsstelle in die Carotis posterior. Als Grundlage dienen mir zunächst Embryonen von *Mustelus* von 26 mm Länge.

Die Einmündungsstelle — oder wenn man lieber will, der Abzweigungsort der Carotis externa von der Car. posterior — befindet sich bei Embryonen dieser Gattung und Größe auf der Höhe des Ganglion Facialis, also beträchtlich weiter oralwärts, als die Mündung der Carotis posterior in die eigentliche Aorta, d. h. derjenige Punkt, an welchem Carotis posterior und der HYRTL'sche erste Aortenbogen zusammentreffen. Die Carotis posterior geht von diesem Zusammenfluss der beiden Stämme in einer der Längsachse parallelen Rich-

¹ Bei dieser Gelegenheit möchte ich auf zwei Versehen aufmerksam machen, die bei der Tafelerklärung in RAMSAY WRIGHT's Aufsatz sich eingeschlichen haben: die mit *orb* bezeichnete Arterie ist nicht eine A. orbitalis, sondern die Carotis externa, und die mit *ob* bezeichnete ist nicht die »Artery accompanying optic nerve«, sondern die A. ophthalmica magna s. chorioidalis.

² S. oben Anmerkung pag. 393.

tung nach vorn. etwas ventralwärts gebogen. Auf der mittleren Höhe des Ganglion Facialis, proximal von demselben, zeigt sich ein mit deutlichen, scharf begrenzten Wandungen ausgestattetes Gefäß, welches einen leichten Bogen vor und unterhalb des Facialisganglion bildet und von außen her in die obere Wandung der Carotis sich einsenkt.

Etwas vor dieser Einmündungsstelle findet sich bei einigen Embryonen — auch bei dem dieser Beschreibung zu Grunde liegenden — ein kleineres, noch schmäleres Gefäß, das von der Car. externa abgehend unterhalb des Gangl. Facialis gegen die Spritzlochspalte zu verläuft, aber bald seine Wandungen einbüßt und sich in die dort befindlichen Lacunen verliert. Ich halte es nicht für unwerth, auch dieses kleinen, frühzeitig differenzirten Gefäßes zu gedenken.

Die Car. externa selbst aber steigt nun vor dem Facialisganglion und unter der Vena jugularis nach abwärts, in anfänglich bogenförmiger Krümmung. Dann nimmt sie eine kurze Strecke eine horizontale Richtung an, durchschreitet einen schmalen, von Mesodermzellen erfüllten Raum zwischen dem eigentlichen Facialisganglion und dem der Facialisgruppe zugehörigen, aber dem Trigeminus angelagerten Ganglion des R. buccalis, näher dem letzteren als dem ersteren, und geräth nun nach senkrechtem Laufe mitten zwischen Lacunen, welche hier, im Bereich des Auges und des Oberkiefers, überaus zahlreich gefunden werden. Diese Lacunen entbehren aber, im Gegensatz zur Car. externa, bestimmter Wandungen, so dass es einem geübten Auge bald gelingt, letztere Schritt vor Schritt oder vielmehr Schnitt auf Schnitt immer wieder aufzufinden. (Diese Darstellung bezieht sich auf Horizontalschnitte.)

So erreicht man alsbald einen Schnitt, welcher die von der Spritzlochkieme kommende große Vene in ihrem oberen, gegen das Auge zu gerichteten Laufe trifft. Diese ist gleichfalls mit deutlichen Wandungen versehen, so dass man nicht etwa versucht sein kann, eine der vielen und sehr geräumigen Lacunen für sie zu halten. Die Car. externa steigt außen von ihr herab, gleich weit entfernt von ihr, wie von den Ganglien des Buccalis und Trigeminus: der N. palatinus, aus dem Facialisganglion (G. geniculi) stammend, verläuft hinter der Spritzlochvene nach unten.

Die eben erwähnte Partie der Spritzlochvene ist die dorsal höchste derselben, sie senkt sich auf den folgenden Schnitten nach abwärts, um allmählich. der späteren Hirnbasis näher und näher

rückend, in der Nähe der Hypophysis in die Car. posterior einzumünden und mit ihr die eigentliche Car. interna zu bilden. Auf den weiteren Schnitten trifft man sie daher nicht mehr horizontal, sondern schräg; das durchschnittene Lumen ist elliptisch oder gar rund, d. h. also mehr oder weniger quer getroffen. Für die Beschreibung des weiteren Verlaufes ist die Car. externa ein fester Punkt: ihrer Größe halber und weil sie als Spitze eines ideellen Dreiecks betrachtet werden darf, dessen beide Grundwinkel durch den N. buccalis hinter dem Auge und den N. palatinus über dem Gaumen gebildet werden. In der diese beiden Nerven verbindenden ideellen Grundlinie liegt, näher dem N. buccalis, das kleine, oft kaum zu unterscheidende Lumen der Car. externa, inmitten zahlreicher, bedeutend größerer und mit Blutkörperchen theilweise erfüllter Lacunen.

Aus dem Ganglion Gasseri — welches zu dieser Zeit schon aus Elementen des Facialis und Trigeminus besteht — treten nun drei neben einander liegende Nerven hervor: der N. buccalis, dem Facialis zugehörig, und die N. maxillaris superior und inferior, Äste des eigentlichen Trigeminus. Auf Schnitten liegen sie dicht neben einander, an der Hinterseite des Auges, der N. maxillaris inferior vom Auge etwas weiter entfernt, als die beiden anderen. Allmählich sondert sich jener weiter von seinen bisherigen Gefährten ab und gelangt schräg nach hinten, in größere Nähe der Car. externa. Bald sehen wir Beide unmittelbar neben einander, aber den Nerv augenwärts vor dem Gefäß.

Auf weiteren Schnitten erscheint nun der Oberkieferknorpel in nächster Nähe hinter der Car. externa, so dass sein oberer Rand dieselbe beinahe berührt. Allmählich, weiter ventralwärts, vertauschen Nerv und Gefäß ihre gegenseitige Lage: ersterer tritt dicht an den Oberkieferknorpel heran, letzteres weicht von demselben nach vorn ab und liegt augenwärts vom Nerv, resp. näher dem N. buccalis und maxillaris superior, welche beide aus der Nähe des Bulbus mehr nach hinten getreten sind. An dieser Stelle zeigt sich nun eine Spaltung der Carotis externa. Der eine, hintere Ast begleitet den Nerv. maxillaris inferior auf seinem Wege außen von der Muskulatur des Adductor mandibulae zum Unterkiefer, der andere folgt dem N. buccalis in die Gebiete des infraorbitalen Schleimcanalsystems.

Der hintere Ast wird zu dem von HYRTL (Rochen pag. 7) Art. maxillaris communis genannten Gefäß, dessen Endäste (l. c. pag. 19) als Art. coronaria oris posterior bezeichnet werden. Ob freilich die Endverästelung ursprünglich dem Gebiet der Car.

externa angehört hat, bleibt um so mehr zweifelhaft, als die Wandungen derselben beim Embryo sich weiter als bis in das Fleisch des *Musc. adductor mandibulae* nicht verfolgen lassen, dagegen aber eine zahlreiche Menge von Lacunen auftreten, welche sich sehr wohl nachträglich mit dem Hauptgefäß verbunden haben könnten.

Der vordere Ast hält sich fortgesetzt und bis zu seinem Ende in der nächsten Nähe des *N. maxillaris superior*, mit dem er außen von dem *Musc. levator labii superioris* vorbeizieht und bis in die Ethmoidalregion hinabsteigt. Er behält seine Wandungen so lange bei, bis der *N. maxillaris superior* sich in eine größere Zahl von Ästen auflöst; auch dann noch lässt sich das Gefäß deutlich erkennen und verliert sich erst zwischen den zahlreichen Lacunen, welche die Nähe der Nasengrube und der SCHNEIDER'schen Falten andeuten. Bei HYRTL heißt dieser Ast *Art. ethmoidalis* (cf. pag. 7 u. 19).

Es ist nicht unwichtig, hervorzuheben, dass in dem Embryonalstadium, welches der obigen Beschreibung zu Grunde liegt, der Stamm sowohl wie die beiden Hauptäste der *Carotis externa* keine Äste oder Zweige auf ihrem Wege empfangen oder abgeben. Erst später bilden sich die Verbreitungsbezirke an ihren peripherischen Abschnitten aus — aller Wahrscheinlichkeit nach durch Verbindung der Hauptäste mit den Lacunen, innerhalb deren sie sich verlieren.

Ich wende mich nun zu der

d. Spritzlochvene.

In einer früheren Studie konnte festgestellt werden, dass die Spritzlocharterie, bevor sie sich in die Schleifen der Spritzlochkieme auflöst, das Blut zweier Arterienbögen aufnimmt, welche dem *Conus arteriosus* entspringen: der *Arteria hyoidea ex parte*, nämlich so weit die oft erwähnte Quereommissur der hinteren Hyoidvene Blut derselben in sie überleitet, und der *Arteria thyreo-spiracularis*. Gleichzeitig giebt sie an derselben Stelle des Zusammenflusses der beiden Quellarterienbögen eine Arterie ab: die *Arteria mandibularis*. Das Blut, welches diese letztere enthält, scheint aus der Spritzlocharterie in sie zu fließen und durch sie an Theile des Unterkiefers befördert zu werden¹.

¹ Ob das immer der Fall war, bleibe hier einstweilen dahingestellt: die *Art. mandibularis* muss in ihrer Entwicklung auch bei Selachiern noch den genauesten Beobachtungen unterworfen werden, nachdem bei den Teleostiern festgestellt werden konnte, dass sie ursprünglich direct aus dem *Conus arteriosus* sich abzweigt und erst nachträglich sich von ihm ablöst. Vgl. die 11. Studie (7. Bd. pag. 164 ff. Taf. 2 Fig. 2 u. 4).

Danach also haben wir es in dem Gefäßstamm, welcher sich in den Blättchen der Spritzlochkieme verzweigt, mit einem mehrfachen, nicht mehr mit einem einfachen arteriellen Kiemenbogen zu thun. Dies vorausgeschickt, nehme ich die Beschreibung seiner Gestalt, seiner Configuration und seines Verlaufes von dem Punkte aus auf, wo er sich in die Blättchen der Spritzlochkieme ergießt, und schildere ihn zunächst auf demselben Stadium eines *Mustelus*-Embryo, von dem auch die vorhergehende Beschreibung der Carotis externa gemacht war.

Aus den Venen der Kiemenblättchen der Spritzlochkieme setzt sich ein Venenstamm zusammen, dessen Dimensionen sehr bedeutend sind, jedenfalls beträchtlich größer, als die der oben beschriebenen Carotis posterior. Zunächst richtet sich der Stamm an der vorderen Seite der Spritzlochtasche nach oben und vorn, beinahe so hoch wie das Dach der Spritzlochspalte. Dann wendet er sich etwas mehr nach innen und vorn, so dass er vor dem aus dem Ganglion Facialis kommenden N. palatinus vorbeizieht. Sein Lumen scheint sich dabei zu erweitern. An der Stelle, wo das Gefäß und der N. palatinus auf derselben Dorsalhöhe angekommen sind — das eine aufsteigend, der andre absteigend — wendet sich das Gefäß nach vorn und beinahe in einem rechten Winkel nach unten, gegen den Bulbus zu, wo es zwischen die bereits oben erwähnten großen Lacunen geräth, die den Bulbus umgeben und zwischen denen auch die Carotis externa verläuft. Hier macht es einen leichten Bogen, dessen Concavität dorsalwärts gerichtet ist. Sein Lumen wird dabei immer größer — bedeutender als das irgend eines anderen Aortenbogens. Es zieht sich nun mehr und mehr gegen die Mittelebene des Körpers zu. Vor ihm liegt der Venensinus des Bulbus und das Ganglion des Oculomotorius. Sagittalschnitte trafen bei der letztbeschriebenen Partie das Gefäß eher der Länge nach, je näher sie aber jetzt der Mittelebene des Körpers kommen, um so mehr treffen sie es im Querschnitt, weil die Verlaufsrichtung beinahe senkrecht auf die Sagittalebene geworden ist.

Nachdem das Gefäß an jenen Ganglien vorbeigezogen ist, giebt es in spitzem Winkel einen Ast ab, der in der Richtung auf den Bulbus zu verläuft, ja geradezu auf die neben einander liegenden Ganglion ciliare und Oculomotorii gerichtet ist. Ich werde sofort von diesem Gefäße speciellere Nachricht geben. Der Hauptstamm der Spritzlochvene zieht dann weiter nach innen und verbindet sich mit der unterhalb der Hypophysis hervortretenden Carotis posterior

gerade an derjenigen Stelle, wo dieselbe, wieder paarig geworden, nach beiden Seiten aus einander weicht und sich anschiebt, auf die Seiten des Infundibulum überzugehen.

An dieser Stelle erreicht die Spritzlochvene ihr Ende.

e. Die Arteria chorioidalis.

Unter diesem Namen, welchen JOH. MÜLLER bereits angewandt hat, will ich das Gefäß verstanden wissen, welches ich, als aus der Spritzlochvene hervorgehend, so eben erwähnt habe. JOH. MÜLLER nennt es auch *A. ophthalmica ciliaris* (Myxinoiden pag. 238), bei den Ganoiden (l. c. pag. 233) *A. ophthalmica* und bei den Telcostiern (l. c. pag. 223) *A. ophthalmica magna*. Dies Gefäß hat ebenso wie die Spritzlochvene und -Arterie zu lebhaften Debatten zwischen JOH. MÜLLER und HYRTL geführt, welchem letzteren DEMME secundirt. Auf diesen Streit werde ich weiter unten eingehen. Zunächst beschreibe ich seinen Verlauf bei dem oben benutzten *Mustelus*-Embryo von 26 mm Länge.

Die Arteria chorioidalis zweigt sich von der Spritzlochvene in ihrem oberen Laufe, ehe sie in die Carotis posterior resp. die Car. interna einmündet, ab und geht nach außen und vorn gegen den Bulbus zu. Ihr Querschnitt ist bedeutend geringer als der der Spritzlochvene. Nach kurzem, gerade gerichtetem Verlaufe gelangt sie von innen und unten in die Nähe des Oculomotorius gerade an der Stelle, wo derselbe das Gl. Oculomotorii bildet — wohl zu unterscheiden von dem damit oft verwechselten Gl. ciliare, welches höher hinauf liegt! — durchsetzt dasselbe, wobei ihr Lumen stark verringert wird, tritt an der Außenseite des Ganglion wieder hervor, schlägt sich um den dicht daneben liegenden Musc. obliquus inferior herum und begiebt sich rückläufig in das Mesodermgewebe, welches die hintere Augenblasenwandung von der Kuppe der die Augenmuskeln bildenden vordersten Kopfhöhle trennt. In demselben läuft sie bis zur anderen Seite des Bulbus, dicht angelagert dem Nerv. ophthalmicus profundus, der proximalwärts von ihr, gleichfalls vom Gl. ciliare ausgehend, diesen Raum durchsetzt, aber weiter als die Arterie über ihn hinaus in die Ethmoidalregion vordringt.

Sowohl über die erste Anlage wie über die spätere Ausbildung dieser Arterie wird weiter unten gehandelt werden: hier will ich nur aussprechen, dass ihre spätere Auflösung in zahllose Gefäßverzweigungen die Chorioidea erzeugt. wesshalb von allen für sie ver-

wendeten Namen als der beste und brauchbarste der Name *Art. chorioidalis* erscheint.

f. Die Carotis interna.

Als *Car. interna* will ich hier dasjenige Gefäß beschreiben, welches aus dem Zusammenfluss der *Carotis posterior* mit der Spritzlochvene hervorgeht und an der Seite des Infundibulums zwischen diesem und dem Bulbus weiter nach vorn verläuft.

Die *Carotis interna* nähert sich, von diesem Punkte aus gesehen, zunächst dem Augestiel. In seiner Nähe angekommen entsendet sie in rechtem Winkel nach außen ein kleineres Gefäß, welches in gerader Richtung verläuft und sich dem Augestiel anlegt. Es ist die *Art. ophthalmica minor* (?) JOH. MÜLLER'S (*Myxinoiden* pag. 257) oder *Art. ophthalmica* HYRTL'S (*Haie. Tafelerklärung* pag. 273), die *Art. centralis Retinae* der höheren Thiere. Wir werden ihren Verlauf weiter unten beschreiben.

Nach Abgabe dieses Gefäßes überbrückt die *Carotis interna* den Augestiel dorsal, und wendet sich seitwärts vom Vorderhirn nach unten. Hier giebt sie wieder einen Zweig ab, bei HYRTL (*Haie, Tafelerklärung*) als »Ast zum Bulbus olfactorius« bezeichnet, biegt sich aber gleichzeitig dorsal aufwärts, macht die Beugung des Gehirns mit und verläuft nun an der Seite des Mittelhirns als *Art. profunda cerebri* nach hinten.

g. Arteria centralis Retinae.

Um die Verwirrung nicht noch zu steigern, welche durch die Benennung *Art. ophthalmica*, *ophthalmica magna* und *minor*, *Vena ophthalmica* etc. etc. in bedenklicher Weise die Erkenntnis der an sich schon verwickelten Beziehungen der Augengefäße erschwert, will ich den eben erwähnten Ast der *Carotis interna* unter dem von den Säugethieren entlehnten Namen auch bei den Selachiern bezeichnen.

Derselbe entspringt aus der *Carotis interna*, wie gesagt, bevor dieselbe den Augestiel kreuzt, verläuft in gerader Richtung nach außen, anfänglich oberhalb des Augestiels, aber etwas von ihm entfernt, nähert sich ihm dann, indem sie zugleich an seine hintere Seite tritt, schließlich liegt sie ihm dicht auf der Unterseite an. In ihrem Verlauf macht sie also eine halbe Spiralwindung um den Augestiel. Sobald sich aber aus dem Augestiel die secundäre Augenblase aufbaut, liegt die Arterie in dem Bezirk der späteren Retinalspalte, d. h. zwischen den Lippen der beiden an der Unter-

seite zusammenstoßenden Kugelhälften der secundären Augenblase. Dort verläuft sie anfänglich außerhalb der äußeren oder hinteren Wandung derselben, tritt dann aber in schräger Richtung in das Innere, ungefähr an der Stelle, wo der Muse. obliquus inferior endet. Dabei ist sie umgeben von Mesodermzellmasse, die wie ein durch die Retinaspalte in das Innere des Bulbus eingeklemmter Zapfen erscheint; in demselben macht sie eine Anzahl Schleifen, tritt dann an der Außenseite des Zapfens wieder aus der Retinaspalte hervor und bildet einen großen Gefäßring außen um die äußere Lamelle der secundären Augenblase ungefähr an der Stelle, wo die spätere Iris sich von derselben differenzirt.

E. Beschreibung des Carotidensystems bei Rochen-Embryonen.

a. Carotis posterior.

Die Beschreibung, welche JOH. MÜLLER (l. c. pag. 237) von diesem Gefäße der Rochen giebt, ist etwas schwankend. Es heißt dort:

»Die Carotis cereбрalis posterior schließt keinen Circulus cephalicus, sondern dringt jederseits allein ein, und zwar nicht durch die Schädelbasis selbst (wie bei den Haien) sondern durch die Basis des vorderen breiten Theiles des Rückgrats, in geringer Entfernung vom Hinterhauptsgelenk, so dass sie einer Wirbelarterie gleicht. MOXRO hat dieses Gefäß auf seiner ersten Tafel abgebildet, sowie auch eine aus dem Kiemenvenencirkel am ersten inneren Kiemenloch oder aus dem Anfang der Vena branchialis communis abgehende Carotis externa, die an der Seitenwand des Schädels vorwärts geht, und sich an der unteren Seite der Schnauze und in der Nase verzweigt. Das Hirn der Rochen bekommt sein Blut wie bei den Haien von 4 Stellen, durch das Foramen opticum von den beiden vorderen Carotiden, welche dem Gefäßsystem der Pseudobranchie angehören, und durch die beiden hinteren Carotiden. Beiderlei Gefäße verbinden sich an den Seiten des Gehirns und in der Mitte seiner Basis, und nach hinten geht die Spinalarterie ab.«

HYRTL (Rochen pag. 9) machte bereits darauf aufmerksam, dass JOH. MÜLLER mit dieser Beschreibung einen beträchtlichen Irrthum begangen hat. HYRTL weist nämlich nach, dass die Arterie, der JOH. MÜLLER den Namen Carotis cereбрalis posterior giebt, eine aus dem Verbindungsstück der Venen des zweiten und dritten Kiemen-

sackes hervorgehende Art. vertebralis, oder, wie HYRTL sie nennt, A. musculo-spinalis, ist. Mit dieser Correctur hat HYRTL offenbar Recht; JOH. MÜLLER hat der Feststellung dieser Verhältnisse entgegen seiner sonstigen Art zu wenig Aufmerksamkeit gewidmet, weil ihm offenbar kein theoretisches Interesse damit verknüpft schien.

HYRTL selbst beschreibt die Carotis posterior, die er Carotis communis nennt, vollkommen richtig. Er lässt sie hervorgehen »aus dem oberen Ende der Vene der vorderen Wand des ersten Kiemensackes, bevor diese mit der gleichen Vene der hinteren Kiemensackwand sich verbindet«, d. h. mit anderen Worten: aus der hinteren Hyoidvene. Nur Eins darf bei dieser Beschreibung nicht vergessen werden: die Wendung »bevor sich diese [d. h. die hintere Hyoidvene] mit der gleichen Vene der hinteren Kiemensackwand verbindet«, bezieht sich auf die secundäre Verbindung der hinteren Hyoidvene mit der vorderen Glossopharyngeusvene, über welche ich schon oben pag. 399 mich ausgesprochen habe. Diese Verbindung hat zur Folge, dass ein Theil des Blutes aus dem Glossopharyngeusbogen in die Carotis posterior gelangt.

Eine weitere Complication aber entsteht durch andere Angaben HYRTL's. Nach ihm entspringt eine Arteria temporo-maxillaris »bei *Raja batis*, *R. miraletus* und bei *Myliobatis aquila* aus der Vene der hinteren Wand des ersten Kiemensackes [vordere Glossopharyngeusvene], bei *Raja clavata* dagegen aus dem Stamme, welcher durch die Vereinigung der Vene der vorderen und hinteren Blattreihe des ersten Kiemensackes gebildet wird, und zwar sehr nahe an der Vereinigungsstelle«. So gleichgültig diese Angaben Demjenigen erscheinen mögen, der sich nicht eingehender mit diesen Verlaufsverhältnissen beschäftigt und keine tiefer gehenden Folgerungen an dieselben knüpft, so wichtig erscheint es mir von meinem Standpunkte aus, die wahre Natur dieser Gefäße festzustellen und keine Zweifel über die richtige Interpretation derselben bestehen zu lassen. Ich citire desshalb wörtlich, was HYRTL angiebt.

Auf pag. 5 heißt es von *Torpedo Narke*:

»Nebst den an der dorsalen Commissur der Kiemensäcke hervortretenden Aortenwurzeln entstehen an der oberen Commissur des ersten Kiemensackes noch zwei arterielle Verlängerungen, von denen die eine die Bedeutung einer Arteria temporalis anspricht, während die andere sich als Carotis communis ramificirt. Die Carotis geht aus dem oberen Ende der Vene der vorderen Wand des ersten Kiemensackes hervor, bevor diese mit der gleichen Vene der

hinteren Kiemensackwand sich verbindet. Die Arteria temporalis dagegen entspringt aus einem ziemlich starken Venenstämmchen, welches sich nur aus einigen obersten Kiemenblättchen des ersten Kiemensackes in der Gegend seiner oberen Commissur hervorildet, und sich in die Verbindungsstelle der vorderen und hinteren Vene des ersten Kiemensackes inserirt, so dass das ableitende Gefäß des ersten Kiemensackes eigentlich aus drei Venen zusammengesetzt wird.

»1) Arteria temporalis. Sie liegt anfangs dicht über der Carotis. Ihr Ursprung wird vom zweiten Nerv des electricischen Organs bedeckt, unter welchem das Gefäß sich auf die Dorsalfläche des Kiefersuspensoriums biegt. Es liegt daselbst anderthalb Linien von der breiten Insertion dieses Suspensoriums an der seitlichen Schädelkapselwand entfernt, und wird von einem sehr mächtigen Muskel bedeckt, welcher von der Seitenwand der knorpeligen Schädelkapsel zur dorsalen Fläche des Suspensoriums, und mit einem sich von der Gesamtmasse isolirenden hinteren dicken Bündel zum Zungenbein-Kiemensbogen geht. Die von ihm bedeckte Art. temporalis versorgt ihn mit Zweigen, ohne sich jedoch gänzlich in ihm zu verlieren. Sie verlängert sich vielmehr mit einer allerdings sehr schwachen Fortsetzung über seinen vorderen Rand hinaus, und erreicht die hintere Peripherie des Spritzloches, indem sie über den ersten Nerv des electricischen Organs in gerade nach vorn gehender Richtung wegläuft. Ihre endliche Auflösung findet sie in der hinteren Wand des Spritzcanals, dessen Knorpelstütze und Muskeln.«

Ähnlich wird die bereits oben erwähnte Art. temporomaxillaris (l. e. pag. 21) beschrieben.

Diesen Angaben durch sorgfältige Musterung von Schnitten sehr verschieden großer *Torpedo*- und *Raja*-Embryonen nachzuforschen, und ihre Entstehung festzustellen, erschien mir sehr wichtig.

Es ergab sich, dass bei *Raja*-Embryonen schon ziemlich früh eine Verschmelzung des Lumens der hinteren Hyoidvene mit dem der vorderen Glossopharyngeusvene eintritt.

Was dann die Art. temporalis anlangt, so schien es mir anfangs schwierig, sie zu entziffern, und ich war nicht abgeneigt, ihr trotz ihrer Vertheilung in visceralen Muskeln den Charakter einer Vertebralis beizulegen. Davon hielt mich aber die genauere Erforschung ihres Ursprunges schließlich eben so sehr ab, wie ihre Verbreitung. Freilich, erwägte man jenen nur nach dem Befunde an erwachsenen Thieren, so ließe sich ihre Deutung als Vertebralis vertheidigen. denn sie könnte als aus dem Circulus cephalicus ent-

springend angesehen werden, aus dem bei Haien, wie oben geschildert, mehrere der vordersten Vertebrales hervorgehen. Aber die Embryologie erhebt hiergegen Widerspruch: der *Circulus cephalicus* der erwachsenen Rochen ist ein anderer als der der Embryonen und schließt in sich Gefäßbezirke, die sicherlich den Kiemen-Arterienbögen, nicht den primitiven Aortenstämmen entsprechenden Verbindungsstücken angehören. Und aus einem solchen Kiemen-Arterienbezirk entsteht offenbar die Art. *temporalis*.

Ich suchte nun ihrem Ursprunge nach und fand bei *Torpedo*-Embryonen, dass sie aus den schon öfters beschriebenen Lacunen hervorgeht, welche außerhalb und vor der Anlage des Hyomandibulare hinter der Spritzlochspalte sich vorfinden. Diese Lacunen verbinden sich allmählich zu einem Gefäße, das in die obere Wandung der hinteren Hyoidvene einmündet, nicht weit von der Stelle, wo diese in nächster Nähe der vorderen Glossopharyngeusvene gelegen ist. Anfänglich hat also auch dieses Gefäß einen mehr ventralen Verlauf, d. h. von seiner Einmündungsstelle — oder Abgangsstelle — verläuft es erst nach vorwärts, dann krümmt es sich nach außen und unten und verästelt sich in der Weise, wie HYRTL es beschreibt, an dem Hebemuskel des Hyomandibulare und in der Hinterwand des Spritzlochsackes. Durch die allmählich horizontaler werdende Lagerung des Hyomandibulare und seiner Muskulatur, sowie durch die beinahe rein dorsal werdende Lagerung der Spritzlochspalte erlangt auch die Art. *temporalis* eine Richtung, die den Glauben nähren konnte, man habe es in ihr mit einem Gefäß zu thun, das dem Vertebralsystem angehöre und ursprünglich Blut zu der Urwirbelmuskulatur und zum Rückenmark gebracht habe. Das ist aber unzweifelhaft unrichtig, vielmehr gewinnt die Art. *temporalis* eine nicht unbeträchtliche morphologische und phylogenetische Bedeutung, wenn man sie als den letzten Rest eines zwischen Hyoid- und Spritzlochspalte befindlichen Bogens — ob Vene? ob Arterie? — ansieht, welcher seine Verbindung mit dem *Conus arteriosus* oder einer der aus ihm hervorgehenden Arterien verloren hat und nun als peripherisch verzweigte Arterie das Blut im umgekehrten Sinne von der hinteren Hyoidvene gegen die Peripherie befördert.

Der weitere Verlauf der *Carotis posterior* bietet bei den Rochen dieselben Erscheinungen wie bei den Haien. Die Hyoidvene wendet sich nach vorn: auf der Höhe der breiten Spritzlochspalte trifft sie zusammen mit dem sog. ersten Aortenbogen HYRTL's. Nach dieser Einmündung zeigt sich die Abgangsstelle der *Carotis externa*, da-

nach wendet sich die Carotis posterior nach innen gegen die spätere Basis cranii zu. und nachdem die Gefäße beider Seiten, eine Zeitlang convergirend, sich einander genähert haben, verschmelzen sie zu kurzem gemeinsamem Laufe, um dann unter der Hypophysis wieder aus einander zu weichen und von hinten und von der Seite her die Spritzlochvene in sich aufzunehmen.

b. Das Verbindungsstück zwischen Carotis posterior und Aorta.

Ich habe unter diesem Titel auf pag. 394 ein Gefäß beschrieben, das bei allen Haifischen, sowohl Embryonen wie auch erwachsenen Formen, gefunden wird. HYRTL nannte es den eigentlichen ersten Aortenbogen — wir sahen aber, dass sein morphologischer Werth genauer durch den obigen Namen bezeichnet wird, da es ausschließlich der primitiven Aorta angehört und kein Stück eines seitlichen Arterienbogens in sich schließt, wie alle anderen Aortenwurzeln.

Dies Verbindungsstück fehlt nun den erwachsenen Rochen, wie aus den Beschreibungen von HYRTL hervorgeht. Wenn ihm aber der morphologische und phylogenetische Werth zukommt, den wir eben gekennzeichnet haben, so müssen die Embryonen der Rochen es aufweisen. In der That findet es sich auch bei allen *Torpedo*-Embryonen, die eine Größe von weniger als 12 mm erreicht haben, und unterscheidet sich nur dadurch von dem gleichnamigen Theil bei den Haien, dass keine Spur irgend welcher Vertebralarterien von ihm ausgeht.

Bei Embryonen von 12 mm und mehr ist dagegen nichts mehr von diesem Verbindungsstück zu bemerken: die centrale Beziehung zwischen Carotiden- und Aortensystem endet also bei den Rochen frühzeitig. Auf einer Reihe von Schnittserien bemerkt man freilich noch Reste dieses Gefäßes in Gestalt kleiner Agglomerationen von Blutkörperchen, die von deutlichen Gefäßwandungen umgeben werden. Aber weder an der Carotis posterior noch an der Glossopharyngeus-Aortenwurzel ist irgend eine Andeutung eines abgehenden Gefäßes mehr zu bemerken — woraus folgt, dass die Abschnürung an beiden Enden zuerst geschieht, während die Mitte etwas länger erhalten bleibt.

Ob die Vernichtung dieser Verbindung zwischen Aorten- und Carotidensystem einen Einfluss auf die Communication der hinteren Hyoidvene mit der vorderen Glossopharyngeusvene hat, möge dahin gestellt bleiben.

Jedenfalls haben wir in dieser Obliteration eines primitiven Aortenabschnittes innerhalb der Selachiergruppe das erste Paradigma der bei höheren Wirbelthieren bekannten Obliteration der »Anastomosen« zwischen den hinteren Aortenwurzeln. Nach RATHKE's Angaben erhält sich nur bei den Eidechsen die »Anastomose« zwischen drittem und viertem Arterienbogen, während dieselbe bei Schlangen, Vögeln und Säugethieren zu Grunde geht, und somit Carotiden- und Aortensystem getrennt blieben. Bei den Selachiern repräsentiren also in Bezug auf die Anastomose zwischen erstem und zweitem Arterienbogen die Haie die Eidechsen, während die Rochen den übrigen Wirbelthieren entsprechen.

c. Die Carotis externa.

Die Carotis externa der Rochen nimmt ihren Ursprung genau an derselben Stelle, wo ich ihn von den Haifischen beschrieben habe. Das besondere Interesse, das gerade dies Gefäß in morphologischer und phylogenetischer Beziehung einflößt, mag es rechtfertigen, wenn ich an dieser Stelle noch einmal in detaillirter Weise den Verlauf desselben bis an die Peripherie beschreibe, diesmal aber statt horizontaler vielmehr sagittale Schnitte der Beschreibung zu Grunde lege.

Der Abgang der Carotis externa bei den Rochen erfolgt gerade an derjenigen Stelle der Car. posterior, wo ihr Hauptstamm einen Winkel macht und nach innen sich wendet, um weiterhin mit dem gleichnamigen Gefäß der anderen Seite unter der Hypophysis zusammenzustoßen.

Das Gefäß nimmt bei den Rochen, zum Unterschiede von den bisher untersuchten Haien, eine horizontale Richtung nach vorn, biegt dann nach außen, wo es beinah an der Abgangsstelle der Art. chorioidea aus der Spritzlochvene angekommen ist, geht in weitem Bogen um den N. palatinus herum, in seinem Laufe der Unterseite der Vena jugularis dicht angelagert, giebt dann ein kleines Gefäß an den vorderen oberen Rand der Spritzlochspalte ab, dessen periphere Vertheilung dorsal von der eigentlichen Spritzlochvene geschieht, biegt zwischen den großen Lacunen an der Hinterwand des Auges und dem M. levator maxillae superioris nach unten, gegen den Mund zu und gelangt, immer weiter nach unten und außen dringend, dicht an die Oberseite des Oberkiefers. Dort theilt es sich in zwei Äste. Der eine geht vor dem M. adductor mandibulae gerade nach hinten, dicht dem N. maxillaris inferior angelagert, spaltet sich seinerseits in einen inneren, im M. adductor verlaufenden Zweig, und

einen äußeren, der über den Ansatzpunkt des *M. levator labii superioris* zieht und sich mehr in den äußeren Partien der Kiefermuskulatur vertheilt. An dem Punkt, wo die *Car. externa* sich dicht an den *N. maxillaris inferior* anlegt, entsendet sie dann nach außen den zweiten Hauptast, der aber im Durchmesser seines Lumens kleiner bleibt, als der andere, und sich bald nach seiner Abzweigung an den *R. maxillaris superior* anschließt, mit ihm über den schmalen Bauch des *M. levator labii superioris* außen vorüberzieht, dann vor diesen Nerv sich lagert und im Bereich seiner Verästelung und der des über ihn hinziehenden *R. buccalis Nervi facialis* sich gleichfalls verzweigt. HYRTL nennt die Endäste des ganzen Gefäßes *Art. coronaria oris posterior, ethmoidalis* und *rostralis*.

d. Die Spritzlochvene.

Wer HYRTL's Darstellung des Verlaufs der Spritzlochvene bei *Torpedo Narke* und bei *Raja clavata* mit einander vergleicht, wird auf eine Abweichung aufmerksam werden, die von nicht geringem Interesse ist. Bei *Raja clavata* findet man, dieser Beschreibung zufolge, eine Disposition der Spritzlochgefäße, welche mit derjenigen der Haifische fast durchweg übereinstimmt — verschieden ist hauptsächlich nur das Kaliber der Spritzlochvene, die bei Haifischen sehr beträchtlich, bei *Raja* aber nur unansehnlich ist. Bei *Torpedo Narke* sucht man aber nach der Spritzlochvene überhaupt vergebens, es existirt keine Verbindung zwischen dem Spritzloch und dem *Circulus cephalicus*, zwischen Spritzloch und Auge, und so wird ein Zustand der Dinge geschaffen, welcher eine Reihe von Auffassungen durchkreuzt, die man über die Beziehungen der Spritzlochkieme und ihrer Gefäße zum Gehirn und Auge festhalten zu dürfen glaubte.

HYRTL selbst ist sich bei der Anatomie einer injicirten *Raja* darüber klar geworden, dass sein Widerspruch gegen die von JOH. MÜLLER gelehrte Bedeutung der Spritzloch- und Augengefäße (*Myxinoiden* pag. 63—65) kaum aufrecht erhalten werden kann. Nach JOH. MÜLLER geht die Richtung des Blutstroms vom ventralen Theile der Hyoidvene zur Spritzlochkieme, durch sie hindurch zur Spritzlochvene und von dieser theils in den *Circulus cephalicus*, theils durch die *Art. chorioidalis s. ophthalmica magna* zum Auge. JOH. MÜLLER hat dieser Beschreibung die Verhältnisse der Haifische zu Grunde gelegt, bei denen die Spritzlochvene zeitlebens ein starkes Gefäß darstellt. HYRTL glaubt gegen diese Doctrin geltend machen

zu müssen, dass, da zwei Arterien zum Auge verliefen — eben diese als A. chorioidalis beschriebene und die aus der Carotis interna längs des Opticus verlaufende A. ophthalmica, welche als das Homologon der A. centralis Retinae der Säugethiere anzusehen ist — eine derselben, und zwar die A. chorioidalis, als Vene betrachtet werden müsse, welche das verbrauchte Blut des Auges zur Spritzlochkieme zurückbefördere und von dort in die hintere Hyoidkieme gelangen lasse, wo es von Neuem athme.

Bei *R. clavata* hat HYRTL sich nun überzeugt, dass die Spritzlochvene ein bedeutend kleineres Lumen habe, als die Spritzlocharterie, darum also nicht in der von ihm angenommenen Weise das Blut zur Spritzlochkieme und durch sie hindurch befördern könne. Ebenso hat er erkannt, dass die Spritzlochvene sich aus den Venen der Kiemenblättchen hervorbilde, die Arterie aber in die Arterien der Kiemenblättchen auflöse — aus beiden Gründen lässt er also JOH. MÜLLER'S Behauptung um so mehr als »möglich« gelten, als eine besondere Vena ophthalmica nun auch von ihm gefunden worden sei, die das Blut aus dem Auge zur Jugularis befördere.

Es muss Wunder nehmen, dass HYRTL nicht durch die von ihm selbst aufgedeckten Verlaufsverhältnisse dieser Gefäße bei *Torpedo Narke* viel entscheidendere Argumente zu Gunsten der MÜLLER'schen Deutung gewonnen hat. Denn wie soll bei *Torpedo* das Blut durch die A. ophthalmica magna s. chorioidalis zur Spritzlochkieme gelangen, da doch eine Spritzlochvene gänzlich fehlt? Die A. chorioidalis bei *Torpedo* kommt direct aus der Carotis posterior, nachdem dieselbe jederseits um die Hypophysis herumgegangen ist, und geht längs des knorpligen Augenstiels in den Bulbus hinein. Wäre sie in der That eine Vene, so müsste also das Blut aus dem Auge in die Carotis posterior gelangen — eine unzulässige Vorstellung. Vielleicht aber hat HYRTL die Homologie der Art. chorioidalis des Zitterrochens nicht erkannt, da sie eben nicht mit einer Spritzlochvene in Zusammenhang steht; er nennt sie einfach A. ophthalmica (l. c. pag. 6), beschreibt auch keine andere A. ophthalmica, die jedenfalls seiner Aufmerksamkeit entgangen ist — und so ist er in den obigen Irrthum verfallen.

Um so interessanter ist es, diese abweichenden Circulationsverhältnisse bei *Torpedo* in ihrem Zustandekommen aufzusuchen und festzustellen, wie sich die Embryonen gegenüber den Erwachsenen verhalten.

Es ergibt nun die Beobachtung, dass die Spritzlochvene bei

Torpedo sich in ihrer ersten Anlage und in ihren Beziehungen zu anderen Gefäßen durchaus ebenso verhält wie bei *Raja* und den Haien. Zwischen letzteren beiden aber zeigt sich frühzeitig ein Unterschied in der Weite der Spritzlochvene: während dieselbe bei den Haien fortgesetzt ein sehr beträchtliches Caliber besitzt, welches dasjenige der Carotis posterior übertrifft, so vermindert sich dasselbe bei *Raja* schon frühzeitig und ist im ausgewachsenen Thiere bedeutend geringer als das der Carotis posterior. Dieser Unterschied geht ins Extrem bei *Torpedo*: während die Carotis posterior einen sehr großen Durchmesser erlangt, sieht man, wie von Stadium zu Stadium die Spritzlochvene zurückgeht, bis sie bei Embryonen von 27 mm Länge zwischen ihrer Einmündungsstelle in die Carotis posterior und dem Spritzloch obliterirt und bei Embryonen von 28 mm schon gänzlich resorbirt ist.

Es scheint somit selbstverständlich, dass die Spritzlochvene nicht Blut vom Auge zur Spritzlochkieme befördern konnte, wie es HYRTL postulirte, vielmehr umgekehrt Blut aus der hinteren Hyoidvene durch die Spritzlochkieme hindurch zum Gehirn und zum Auge leitete. Wäre sie der einzige Canal gewesen, der das Blut zu diesen Organen brachte, so hätte sie natürlich nie unterbrochen werden können, da aber der große Strom der Carotis posterior besteht, so war die Verbindung mittels der Spritzlochvene weniger entscheidend.

Die beiden Gegner von damals berühren aber auch in der Debatte die Frage von der Bedeutung der Spritzlochkieme, von der Inconstanz ihres Auftretens, und suchen diesen Umstand für die streitige Frage von der Richtung des Blutstromes in diesen Gefäßen zu verwerthen. Eine Kieme, eingeschaltet in den Weg eines großen Gefäßes, welches sauerstoffreiches Blut befördert, erscheint HYRTL widersinnig und ein Beweis dafür, dass JOH. MÜLLER'S Deutung sich nicht halten lasse; während JOH. MÜLLER seinerseits keine Schwierigkeit darin sieht, das Blut noch einmal im Capillarnetz der Spritzlochkieme athmen zu lassen, eventuell dieselbe als Wundernetz fungiren lässt, welches dazu bestimmt sein könnte, den Lauf des Blutes zu verlangsamen. Indessen hängt das Dasein der Spritzlochkieme resp. der Pseudobranchie jedenfalls ursprünglich mit anders regulirtem Blutlauf zusammen, wie ich ihn in der 11. Studie pag. 145 bei Teleostiern beschrieben habe: die Spritzlochkieme diene den Vorfahren der Selachier sicherlich zur Oxydation des Blutes, das aus der Art. thyreo-spiracularis, unvermischt mit irgend welchem Blute

der Hyoidvene, gegen Gehirn und Auge verlief — und erst, als die Verbindung der Art. thyreo-spiracularis mit dem Conus arteriosus abgebrochen, dagegen die mit der ventralen Verlängerung der Venen eingerichtet ward, erst da begann die Spritzlochkieme ihre Dignität als Athmungsorgan einzubüßen, sie bildete sich zurück und ging bei vielen Gruppen gänzlich ein. Ob sie aber nicht bei einigen Teleostiern ein neues Amt erlangt hat, wäre wohl sehr der Erwägung und Untersuchung werth.

Zu welchen außerordentlich wichtigen Functionen aber der Spritzlochcanal selbst berufen ward, ist allgemein bekannt, und so bildet die Geschichte der Spritzlochkieme eines der klarsten Beispiele für das Princip des Functionswechsels; die Erörterung seiner ursprünglichen Verhältnisse gewinnt also schon aus diesem Grunde beträchtliche Wichtigkeit.

e. Die Arteria chorioidalis s. ophthalmica magna.

Bei den Rochen, zunächst bei *Raja*, scheint diese Arterie mehr ein Ast der Carotis interna, als der Spritzlochvene zu sein, da ihre Richtung sie eher als eine nach außen gerichtete Fortsetzung des das Infundibulum umgreifenden großen Centralgefäßes ansehen lässt, denn als der frühzeitig sich rückbildenden Spritzlochvene. Letztere erscheint eben desshalb als ein in die Art. chorioidalis von hinten her einmündendes Gefäß, welches senkrecht auf jenes das Infundibulum umgreifende Gefäß und ebenso senkrecht auf die seine Verlängerung bildende Art. chorioidalis gerichtet ist.

In allen übrigen Beziehungen entspricht der Verlauf der A. chorioidalis bei den Rochen demjenigen, der oben von den Haien beschrieben ist. Ihre Beziehungen zum Gl. Oculomotorii sind sehr deutlich, und ganz besonders klar ist es, dass dies nicht Beziehungen zum Gl. ciliare sind, da letzteres bei den Rochen außerordentlich groß ist, ebenso wie auch der von ihm ausgehende N. ophthalmicus profundus eine mächtige Entfaltung erreicht. Die A. chorioidalis schlägt sich gleichfalls um den M. obliquus inferior herum, biegt dann um und begiebt sich hinter die Augenblase, wo sie mit beträchtlichem Lumen bis an den Vorderrand der Mesodermkapsel verläuft, die den späteren Bulbus bildet.

f. Die Carotis interna

bietet ebenso wenig, wie die

g. Arteria centralis Retinae

Abweichungen von dem Verlaufe, der bei den Haien oben beschrieben ist. Nähere Angaben über die beiden Augengefäße werden in einer besonderen Studie gemacht werden.

Die vorstehende Darstellung, zumal die zu Anfang derselben gegebene Auseinandersetzung der Art und Weise, wie man sich vorzustellen habe, dass vordere Aortenbögen zu peripherischen Arterien des Kopfes geworden seien, hätte ich heute wohl nur in Einzelheiten anders gefasst, als ich sie vor vier Jahren niederschrieb. Auch schon in der 7. Studie pag. 7, 25 und an anderen Stellen habe ich nachdrücklich darauf hingewiesen, dass die vielen Lacunenbildungen im Hyoid- und Mandibularbogen zu denken gäben und wohl auf früher existirende Arterienbögen zurückbezüglich wären. Dass in dem so eben abgedruckten Manuscript der Carotidenstudie geradezu verschiedene Körperarterien, wie die A. temporalis der Rochen, die Carotis externa und die A. mandibularis, direct auf Arterienbögen der Selachiervorfahren zurückgeführt werden, die durch den Ausfall vorderer Kiemenspalten resp. ihre Verschmelzung zur Thyreoidea und zur Mundspalte gezwungen worden seien, ihren ursprünglichen Zusammenhang mit dem Conus arteriosus aufzugeben, wird gewiss nach den jetzt gelieferten Aufschlüssen über den thatsächlichen Metamerenstand des Vorderkopfes als eine damals vielleicht höchst gewagte, heute aber fast unabweisbare Hypothese angesehen werden.

Dem wenn wir annehmen müssen, dass ursprünglich den Ursegmenten auch des Vorderkopfes Kiemenspalten und mit den Kiemenspalten Gefäßbogen entsprochen haben, so ergibt sich, dass von diesen Dingen entweder noch vorhandene Reste in verschiedenartigster Umbildung vorhanden, oder aber Spuren ihrer einstmaligen Existenz in der Embryonalentwicklung aufzufinden sein müssen. An dieser Stelle interessiren uns indessen nur die Gefäße, und so können wir direct das Postulat stellen, die gesammten Gefäße des Vorderkopfes auf die auf pag. 375 erörterten Kriterien zu untersuchen, um zu ermitteln, wie viele der Vorderkopfgefäße — ich meine die vor der Ohrblase gelegenen — auf umgewandelte Branchialbogen zurückführbar sind, d. h. wie viele Gefäße ursprünglich mit dem Conus arteriosus in Zusammenhang gestanden haben. in denen darum auch ursprünglich der Blutlauf ein dem jetzigen

entgegengesetzter gewesen sein muss. Gewiss werden sich einer solchen Aufgabe große Schwierigkeiten in den Weg stellen, und wer die schier unentwirrbaren Lacunenräume des Vorderkopfes und des Mandibular- und Hyoidbogens bei Selachierembryonen aus eigener Anschauung kennt, wird fast an ihrer Lösbarkeit verzweifeln wollen. Ich bin aber zuversichtlicher; und sind wir so weit gekommen, so wird eine kritische Analyse der Embryonalbefunde auch noch weiter helfen und die Einreden der vergleichenden Anatomie werden uns nicht mehr hindern können, der bisher geltenden Tradition vollständig Valet zu sagen.

Ehe ich aber diesen Abschnitt schließe, will ich noch eine Hypothese zur Erörterung bringen, welche sich auf das gegenseitige Verhältnis der Branchial- und Vertebralgefäße bezieht. Es kommt mir nämlich zweifelhaft vor, ob der anscheinend unvereinbare Gegensatz dieser beiden Arteriensysteme wirklich ein ursprünglicher ist, und ob kein indifferenten Ausgangspunkt gefunden werden könnte, von dem aus die Divergenz ihrer Entwicklung und Function abzuleiten sei.

Da es meine Absicht ist, in dieser Studie Nichts zur Sprache zu bringen, was die Urgeschichte des Wirbelthierkörpers noch jenseits der hier festgehaltenen Grenze, also über den Wirbelthiertypus hinaus, ins Auge fasst, so gehe ich nicht auf die Erörterung der Frage ein, wie wir uns die ursprünglichste Vascularisation des Körpers zu denken haben, sondern bleibe bei den vom Embryo ohne Weiteres abzulesenden Verhältnissen stehen. Aber auch schon bei einer solch limitirten Aufgabe beschleicht mich der Gedanke, es möchte weiterer kritischer Untersuchung gelingen, nachzuweisen, dass Vertebral- und Branchialgefäße von Anfang an für jedes Segment eine Einheit darstellten, dass somit die Angiomerie den denkbar einfachsten Charakter besaß, der erst durchbrochen ward, als das Überwuchern der Kiementhätigkeit, ihre Reduktion auf wenige große Branchien auch die Gestaltung des Gefäßsystems beeinflusste und auf eine große Concentration hinführte, der denn auch die Ausbildung des gegenwärtigen Herzens zu danken wäre. Da mit dieser Concentration der branchialen Thätigkeit eine entsprechende Abnahme der Beweglichkeit der vorderen Körperregion verbunden war, so gingen eben viele Myotome Verschmelzungen ein — wir haben davon jetzt die Beweise! — und mit ihnen verringerte sich auch Zahl und Ausdehnung der Vertebralarterien. Wo wir sie aber noch im Kopfe finden, können wir vielleicht annehmen, dass sie Exponenten von früher existirenden Branchialgefäßen sind.

5. Metamerie des Kiemenskelettes.

Dass die Morphologie in Gestalt der vergleichenden Anatomie bei den Versuchen zur Lösung des Kopfproblems gehandelt hat, wie Jener, der das Pferd beim Schwanze aufzuzäumen begann, lag vielleicht in der Natur des Ursprungs dieser Wissenschaft, was ich schon in einer früheren Studie zu erklären suchte. Das Skelett, auf welches die ersten Anläufe sich gründeten, ist in der That die letzte Production der Organismen gewesen, deren Verständniss resp. deren Zustandekommen aus einfacheren Grundlagen zu finden war. Und da diese Versuche aus einer Zeit datiren, wo die Descendenztheorie entweder noch gar nicht existirte oder der LAMARCK'sche Anlauf durch CUVIER zurückgedrängt ward, so ist nicht wunderbar, dass die Skelettmorphologie noch mit vollen Segeln in die Gegenwart hineinfuhr, und ihre letzten Spuren auch heute noch nicht ganz verwischt sind.

Das Verschmelzen, das Ausfallen der Wirbel, die Abgliederung und Differenzirung vom Wirbel waren die Factoren, auf welche man zunächst die Mannigfaltigkeit der Wirbelthierskelette gründete. Obere Bögen, untere Bögen, Querfortsätze, Dornfortsätze, Rippen und Kiemebögen — wer das in eine schematische Einheit zu bringen wusste, der hatte Aufgaben der Vergl. Anatomie gelöst, die ihrer Zeit von hoher Bedeutung waren. Und so sehen wir noch heute in Hand- und Lehrbüchern die Darstellung des Baues der Wirbelthiere vom Skelett anfangen und daran die übrigen Organsysteme sich knüpfen.

Die Zeit ist wahrscheinlich nicht fern, wo eine andere Praxis Platz greifen wird, sollte es auch zunächst aus didaktischen Gründen schwerer sein, das zu Überliefernde in mehr rationeller Weise zu gruppiren.

Ich habe eben ausgesprochen, dass das Skelett die letzte Production des Organismus gewesen sei. In der That leuchtet das so sehr ein, dass man es eigentlich gar nicht auszusprechen brauchte. Indessen ist es doch gut, sich daran zu erinnern im Hinblick auf die weiteren Fragen: Wie, wo und wann trat das Skelett zuerst auf? Mit diesen Fragen betreten wir sofort das Gebiet der Controverse.

Als ersten Skelettanfang sehen wir bei dem Versuche, diese Fragen zu beantworten, das Auftreten der Knorpelzellen an, und um den Zeitpunkt des phylogenetischen Anfangs des Knorpels in der Reihe der Vorfahren der Wirbelthiere zu bestimmen, bleibt uns zunächst kein anderer Weg, als das Studium der Ontogenese der

Selachier und Cyclostomen. Beide berichten übereinstimmend, dass die Knorpelentwicklung in den Kiemenbögen auftritt.

Man sollte nun im gewöhnlichen Lauf der Dinge und nach den herkömmlichen Maximen phylogenetischer Forschung ohne Weiteres schließen: die erste Skelettbildung bei den Vorfahren der Wirbelthiere habe am Kopf angefangen in Gestalt seitlicher Knorpelspangen. Wer anders schließt, hat Gründe anzugeben, wesshalb er dem Zeugnisse der Ontogenie die Gültigkeit bestreitet.

Nach der Anschauung aber, welche GEGENBAUR vertritt, sollen die knorpeligen Kiemenbögen, also auch Kiefer, Hyoid und Hyomandibulare nicht als ursprünglich selbständige knorpelige Centra entstanden sein, sondern als Abgliederungen vom Achsenskelett. Diese von ihm in seinen Monographien und in seinen Lehrbüchern aufgestellte Doctrin hält er auch in seinem letzten kritischen Aufsatz fest, in der »Metamerie des Kopfes etc.« pag. 109. Für ihm sind und bleiben Kiefer, Kiemenbögen, Rippen und untere Bögen homodynamische Bildungen. Nun meldet zwar die Ontogenie aller Wirbelthierclassen in ausnahmsloser Übereinstimmung, dass Kiefer, Kiemenbögen und Rippen, wo immer sie auftreten, als discrete, aus eigenen Bildungscentren hervorgehende Skelettheile entstehen. GEGENBAUR aber bezieht sich auf das von GRASSI behauptete Factum, dass die unteren Bögen am Schwanze der Teleostier statt der Rippen stehen und als untere Bögen vom Centrum der Chorda-Umhüllung nach der Peripherie sich entwickeln, folglich, so schließt er; sind Rippen und Kiemenbögen nur secundär ontogenetisch selbständige Bildungen geworden. »Dass dieselben Gebilde, welche am Rumpfe Rippen vorstellen, im Schwanze mit den Wirbeln einbeitliche untere Bogen seien, ward nicht widerlegt. Aus jenem Verhalten im Connexe mit anderem folgerte ich die phyletische Entstehung der Rippen als Abgliederungen vom Achsenskelett. Diese Auffassung hat inzwischen auch noch ontogenetische Begründung erhalten (GRASSI). Dass die Rippen als durchaus selbständige, von der Wirbelsäule unabhängige Gebilde entstanden seien, die erst später mit der Wirbelsäule Fühlung gewonnen hätten, wird wohl Niemand behaupten. Ich finde also meiner Auffassung nichts im Wege stehend. Sie kann das phyletische Entstehen der Rippen aus Apophysen der Wirbel erklären, während die andere Ansicht eine Art von »Generatio aequivoca« postulirt und damit nichts erklärt.«

Dass Rippen und untere Bögen am Schwanze dieselben Dinge seien, wie GEGENBAUR behauptet, ist möglich, aber wahrlich nicht

erwiesen, auch nicht durch GRASSI. Allerwegen sind Entwicklungsvorgänge, die sich am Schwanz der Teleostier ereignen, nicht als ausschlaggebend für die Deutung abweichender Vorgänge am Rumpfe anzusehen, denn der Schwanz ist ein vielfach abgeänderter Theil des Körpers. Wenn die unteren Bögen am Schwanze sich wirklich als homolog und congruent mit den Rippen herausstellen sollten, so bliebe noch immer zu erwägen, ob nicht am Schwanz Verschmelzung zweier ursprünglich getrennter Theile eingetreten ist, was mindestens eben solche Wahrscheinlichkeit hat wie das Umgekehrte. Wesshalb also die Rippen nicht als selbständige, von der Wirbelsäule unabhängige Gebilde entstanden sein sollten, die erst später mit derselben, wie GEGENBAUR sich etwas unbestimmt ausdrückt, »Führung gewonnen« hätten, ist nicht abzusehen. Entstehen doch auch die sämtlichen Flossenstrahlen und die sämtlichen Kiemenstrahlen selbständig, und wenn GEGENBAUR auch früher hat behaupten wollen, auch diese Bildungen seien »Abgliederungen«, so wird er dafür wohl keinen Gläubigen mehr finden.

Die uns hier viel mehr interessirende Frage aber ist: In welchem Verhältnisse zu einander stehen Kiemenbögen und Rippen?

Ich habe diese Frage schon einmal zu beantworten gesucht, als ich den Ursprung und die Entwicklung der Flossen erörterte (6. Studie pag. 167). Damals handelte es sich darum, die GEGENBAUR'sche Archipterygiumtheorie auf ihre Haltbarkeit zu prüfen; bekanntlich erwies sie sich als hinfällig. Bei dieser Gelegenheit sprach ich mich gegen die Homodynamisirung von Rippen und Kiemenbögen aus. »Dass die Kiemen- und Kieferbogen nichts mit den Rippen und unteren Bogen zu thun haben, muss behauptet werden, so lange nicht der Beweis erbracht ist, dass sie die nur ventral erhaltenen Theile der früher auch am Kopf vorhanden gewesenen, zwischen den hier verschwundenen Urwirbeln befindlich gewesenen Knorpelspannen oder Kopfrippen seien, — ein Beweis, der nirgends versucht ist und schwerlich Aussicht hat, je erbracht zu werden.« (6. Studie pag. 168.) Ich suchte noch weiter den Gegensatz zwischen beiden Kategorien hervorzuheben, indem ich die Kiemenbögen als ventrale, die Rippen als dorsale Seitenskelettbildungen charakterisirte, die, wenn sie in ein und demselben Metamer vorkämen, über resp. unter einander, nicht neben einander gelegen sein müssten. Diese Auffassung schloss sich natürlich eng an den Gegensatz zwischen Myotom-Muskulatur und Kiemen-Seitenplattenmuskulatur an, ein Gegensatz, der sich weiterhin ausdehnte auf die motorischen Vorderhornnerven, welche

ausschließlich für die Myotome bestimmt sind, und die motorischen Seitenhornfasern, welche nur parietale oder Kiemenmuskeln innervieren. Auch im Bereiche der Angiomerie dürfte dieser Gegensatz als durch die branchialen und vertebrealen Arterien repräsentirt gelten.

Ich habe nun in der vorliegenden Studie Gründe dafür entwickelt, diesen Gegensatz für die Nerven und die Gefäße als möglicherweise secundär erworben anzusehen. Es fragt sich mithin, ob nicht auch ein ähnliches Compromiss für Kiemenbögen und Rippen geschlossen werden kann? Ich halte das nicht mehr für unmöglich und könnte mich mit der von GEGENBAUR ausgesprochenen Ansicht jetzt eher befreunden als früher. Indessen kann ich doch nicht ohne Weiteres zustimmen, wenn er auf pag. 109 seiner Schrift über die Metamerie des Kopfes sagt: »Indem wir oben die Wahrscheinlichkeit darlegten, dafür, dass dem Cranium eine Anzahl von Metameren zu Grunde läge, die mit jenen am Rumpfe übereinkamen, ist es nicht sehr gewagt, auch ventrale Skelettbildungen des Kopfes als ursprünglich von jenen in das Cranium übergegangenen Gebilden entstanden zu betrachten. Dass an diesen andere Verhältnisse auftreten als am Rumpfe, versteht sich aus den in Vergleichung mit dem Rumpfe geänderten Verhältnissen. Jene Bogen bleiben mit den Abkömmlingen der Seitenplatten in Verbindung, da die am Rumpfe aus den Somiten entstehenden, hier auch ventral auswachsenden Muskelplatten am Kopfe größtentheils abortiv werden, keinenfalls aber in die ventrale Region sich erstrecken. Alle anderen Differenzen, wie die Lage in der unmittelbaren Nähe der Kopfdarmwand oder das Verhalten zu den Kiemengefäßen und Anderes, was man dieser Art dagegen aufgeführt hat, ist von untergeordneter Bedeutung.«

Was die »untergeordnete Bedeutung des Verhaltens zu Kiemengefäßen und Anderes etc.« anbelangt, so bin ich sehr abweichender Meinung; die Möglichkeit aber, dass Kiefer, Kiemenbögen und Rippen dieselbe Formation darstellen, scheint mir unter der Voraussetzung, dass sie nicht mit GEGENBAUR als Abgliederungen von Wirbeln aufgefasst werden, durchaus nicht abgewiesen werden zu dürfen.

Dass dem »Cranium« eine Anzahl von Metameren zu Grunde liege, ist eine Ausdrucksweise, die ich zunächst nicht adoptiren möchte, ich setze statt dessen den Ausdruck »Vorderkopf«, der Missverständnisse ausschließt. Aus der »Wahrscheinlichkeit«, von der GEGENBAUR noch spricht, habe ich jetzt wohl nahezu eine Gewissheit machen können. Statt der zwei vor der Ohrblase angenommenen Metameren, denen

also nach GEGENBAUR auch nur zwei, untere Bögen repräsentirende Skeletttheile, nämlich der Hyoid- und der Kieferbogen, entsprechen konnten, glaube ich eine sehr viel beträchtlichere Zahl nachgewiesen zu haben, die noch im Selachierembryo ziemlich deutlich recapitulirt werden, ehe sie zu den nur scheinbar zwei, oder wenn man die sog. prämandibulare Kopfhöhle einrechnet, drei Vorderkopfmeteren VAN WILHE's verschmelzen.

Wenn also die Kiemen- und Kieferbögen als Äquivalent der Rippen angesehen werden dürften, so müssten ebenso viel Kiemenbögen vorhanden sein, als Urwirbel im Vorderkopfe ursprünglich vorhanden gewesen sind, da ja die Rippen zwischen je zwei Myotomen sich am Rumpfe vorfinden. Statt zweier Paar knorpeliger Bögen im Vorderkopfe müssten also etwa zehn bis zwölf vorliegen. Niemand hat das unumwundener ausgesprochen, als GEGENBAUR in den nachfolgenden Worten (Metamerie des Kopfes pag. 108):

»Hat man sich die Vorstellung einer primitiven Übereinstimmung des zum Kopfe bestimmten Körperabschnittes und des Rumpfes gemacht, und damit für den gesammten Körper eine einheitliche Auffassung gewonnen, so ist es nicht schwer, von diesem Standpunkte aus auch die Skelettgebilde zu beurtheilen.

»Es fragt sich nun, ob Gründe bestehen, welche das Auftreten der ersten Skelettgebilde in diesem weit zurückliegenden Stadium wahrscheinlich machen. Ist dieses der Fall, so werden die Skeletttheile gleichfalls von jenem Gesichtspunkte der Homodynamie zu betrachten sein. Die Ontogenie vermag auch in jener Richtung nichts zu begründen [?]. Wir haben in dieser Abhandlung vielfach auf die Schranken hingewiesen, die jene unserer Erkenntnis setzt. Schon dadurch, dass sie alle Visceralbögen in dem ihnen später zukommenden Zustande auftreten lässt, in der gleichen Zahl und in derselben Form [?], beweist sich, wie wenig man von der Ontogenese erwarten darf [!]. Desshalb kommt auch deren Zeugnis, wo sie als negative Instanz auftritt, nur geringe Geltung zu [!]. Wir müssen uns deshalb nach einer anderen Seite umsehen, und wenden uns zur Vergleichung.«

Es ist hart, von einer so anerkannten Autorität der morphologischen Wissenschaft die arme Ontogenie in dieser Weise discreditirt zu hören. Man darf natürlich nicht zweifeln, dass GEGENBAUR, ehe er ein so vernichtendes Urtheil aussprach, sich durch eigene ontogenetische Forschungen vergewissert hatte, dass dieser sonst so gepriesene Factor der morphologischen Erkenntnis bei solchen Fragen

gänzlich im Stich ließ. Die Resultate dieser Forschungen sind offenbar implicite in dem Aufsatz über die Metamerie des Kopfes enthalten; von specielleren Publicationen habe ich wenigstens keine Kenntniss erlangt. Und das ist um so mehr zu bedauern, da ich gerade geglaubt hatte, einige Angaben gemacht zu haben, welche den Zustand der Visceralbögen im Embryo der Selachier der Zahl und Form nach in einem von dem später ihnen zukommenden verschiedenen Zustande erkennen lassen. In der That hatte die von GEGENBAUR in den Augen aller derjenigen Forscher, die sie nicht gelesen haben oder überhaupt diesen Fragen ferner stehen, so herabgesetzte 7. Studie recht eigentlich den Zweck, hervorzulieben, dass in Anlage und erster embryonalen Entwicklung Hyoid, Hyomandibulare, Spritzlochknorpel, Ober- und Unterkiefer nicht mit den, ich will nicht sagen Zuständen, sondern den auf sie gerichteten Deutungen übereinstimmen, die gerade GEGENBAUR in seinem großen Werke »Das Kopfskelett der Selachier« auf Grund der »Vergleichung« daraus abzuleiten sich für berechtigt gehalten hatte. Wer in der 7. Studie unbefangenen die Abschnitte liest »Differenzirung der knorpeligen Theile des Hyoidbogens bei den Haien«, »Differenzirung der knorpeligen Theile der Kiefer bei den Haien«, »Differenzirung der knorpeligen Theile des Hyoidbogens bei den Rochen«, »Entstehung des Spritzlochknorpels« (l. c. pag. 13—39), wird mit Erstaunen erfahren, »dass die Ontogenie alle Visceralbögen in dem ihnen später zukommenden Zustande auftreten lässt«. Ob GEGENBAUR erwartet hat, bei den Selachierembryonen außer den genannten Knorpeln noch so und so viele andere discret angelegt und dann allmählich zu Grunde gehen zu sehen? Fast möchte man es glauben, wenn man sich erinnert, dass er einmal an anderer Stelle sagte: »dass die Gliedmaßen den Cyclostomen fehlen, ohne jede Spur, so dass der Mangel nicht aus einer Rückbildung erklärt werden kann« etc. Ich machte damals zu dieser Stelle eine Anmerkung, die aber leider von GEGENBAUR nicht beachtet zu sein scheint, darum erlaube ich mir, sie hier noch einmal zu bringen: »Mir erscheint es als ein unbegründetes Vorurtheil, dass alle Rückbildungen von Organen »Spuren« hinterlassen müssten. Auf welche physischen Nothwendigkeiten sollte sich ein solches Gesetz gründen? Warum soll nicht ein Organ bis auf die letzte Spur nicht nur in erwachsenen, sondern auch in den sich entwickelnden Individuen verschwinden können? Nur um den Phylogenetiker vor Irrthümern zu schützen? Es wäre hübsch, wenn die Natur solche Rücksichten ge-

nommen h4tte: manche schlimme phylogenetische Theorie w4re dann wohl nicht gedruckt worden. In der That hinterl4sst die Natur aber Spuren aller Organe, die sie einmal geschaffen hatte — aber diese Spuren sind nicht immer mittels Scalpells oder Linsensystems nachzuweisen — ihre Wahrnehmung gelingt meist nur durch einen gut gehandhabten Apparat von Deductionen.«

Auf solche Deductionen gest4tzt, deutete ich in der 7. Studie die Entwicklung des Hyoid und Hyomandibulare dahin, dass sie wenigstens zwei Kiemenb6gen entsprechen m4ssten: aus 4hnlichen Erw4gungen glaubte ich, die herk6mmliche Auffassung bek4mpfen zu sollen, nach welcher Ober- und Unterkiefer als St4cke eines Kiemenbogens gelten m4ssten, und fand St4tzen meiner abweichenden Deutung in der ersten embryonalen Anlage sowohl der Knorpel selber als auch der zu ihnen geh6renden Muskulatur. Und aus der gegenseitigen Lagerung des Spritzlochknorpels und der Blutgef4sse der Pseudobranchie bei Selachierembryonen deducirte ich, dass der Spritzlochknorpel viel mehr Anlass b6te, ihn als einen Rest eines ganzen Kiemenbogens, denn als verschmolzene Kiemenstrahlen der Pseudobranchie zu deuten. Ja auf pag. 31 der 7. Studie beschrieb ich in einer Anmerkung, auf deren Wichtigkeit ich auch hier von Neuem bestehen muss, dass neben und vor dem Hyomandibulare, von letzterem nur getrennt durch die Arterie der Pseudobranchie, bei allen Teleostierembryonen ein langer Knorpelstab sich f4nde, an dessen distalem Ende sich der Unterkiefer einlenke, und dass dieser Knorpelstab dem Spritzlochknorpel der Selachier homolog sei. Dass dieser Knorpelstab aber nicht als verschmolzene Kiemenstrahlen der Pseudobranchie angesehen werden k6nne, gehe aus dem Factum hervor, dass die Pseudobranchie ihre Kiemenstrahlen in vollster Deutlichkeit besitze!

Von all diesen Angaben hat indess GEGENBAUR nicht Notiz genommen: er erkl4rt sie einfach als »von untergeordneter Bedeutung«. Was aber VAN BENEDEN & JULIN gegen meine Deutung des zur Pseudobranchialrinne umgewandelten vordersten Kiemensackes der Petromyzonten einwenden, ist ihm »eine sehr ausf4hrliche Widerlegung« (l. c. pag. 26). Dass von dieser sehr ausf4hrlichen Widerlegung JULIN's indess nichts 4brig geblieben ist, werden alle competenten Leser meiner 13. Studie wohl wissen.

Auch mit den als untere B6gen gedeuteten Kiemenb6gen befindet sich nun die GEGENBAUR'sche Doctrin wiederum in einem Dilemma. Kamen dem Vorderkopf, der aus 10 oder mehr Ursegmenten be-

stand, von Hause aus auch die dazu gehörigen und jetzt im »Cranium« mehr oder weniger verschmolzenen skelettalen Wirbelelemente zu, so muss gefragt werden, wo die »Abgliederungen«, die Apophysen dieser ursprünglich doch discret zu denkenden Wirbel geblieben sind? GEGENBAUR darf nicht sagen, sie seien verschwunden, ohne eine Spur zu hinterlassen, denn gerade er behauptete ja, dass die Cyclostomen keine Extremitäten gehabt haben können, weil keine Spur von ihnen übrig geblieben sei; und was für Extremitäten gelten soll, muss auch für Kiemenbögen gelten. Sind also diese zehn oder mehr Apophysen nicht verschwunden, so können sie nur umgebildet, d. h. in anderen Skelettstücken des Craniums enthalten sein. Als solche hat meine Hypothese eben zunächst das Hyomandibulare, den Spritzlochknorpel (den ich damals schon das Spiraculare zu nennen vorschlug) und den Oberkiefer in Anspruch genommen. Weiterhin blieben aber noch die Trabeculae cranii und vielleicht einige andere Knorpel des Auges resp. der Nase zu untersuchen, ob in ihnen, wie ich das schon in der 10. Studie gleichfalls andeutete, Umbildungen von Kiemenbögen zu finden seien.

Sollen aber für die Ursegmente des Vorderkopfes keine ursprünglich vorhanden gewesenen Wirbel angenommen werden, tritt also die andere Seite des Dilemmas ein, so wäre nicht daran zu denken, die Kiemenbögen als Apophysen zu deuten, sondern es bliebe nur die von GEGENBAUR abgewiesene, weil »nichts erklärende« Entstehung derselben durch eine Art von »Generatio aequivoca« übrig, d. h. die Kiemenbögen hätten sich ohne Abgliederung von präexistirenden Wirbeln an Ort und Stelle aus dem Mesoderm differenzirt.

Diejenige Hypothese, welche mir als die befriedigendste erscheint, hält an dieser Entstehung an Ort und Stelle fest, da ich die ganze Apophysentheorie für unbegründet ansehe, nimmt zugleich aber an, dass die bestehenden Knorpel des Mandibular- und Hyoidbogens Multipla repräsentiren, und dass noch weitere Knorpelspangen, die als Kiemenbögen fungirt haben, in die Composition des Schädels aufgegangen sind. Wo dieselben zu finden, muss freilich weiterer analytischer Arbeit vorbehalten bleiben. Dabei sind natürlich in erster Linie die Lippenknorpel zu berücksichtigen, die ja schon früher GEGENBAUR selbst als Kiemenbögen zu deuten versucht hat, und die noch besonders interessant sind durch Complicationen mit anderen Gebilden, welche sich bei Teleostiern und Ganoiden im Zusammenhang mit ihnen finden.

6. Die Branchiomerie.

Durch den auf pag. 370 ff. geschenehen Abdruck der vor einigen Jahren niedergeschriebenen Carotidenstudie ist bereits eine wichtige Erörterung dort vorausgenommen, die eigentlich erst in diesen Abschnitt gehört: die Frage nach dem Parallelismus der Branchiomerie und Myomerie (cf. pag. 386 ff.).

Als ich jene Bemerkungen niederschrieb, galt die VAN WIJHE'sche Doctrin von den neun Kopfmotameren fast unumschränkt. AHLBORN, der den entschiedensten Angriff gegen die Identität der Körper- und Darmmetamerie gemacht hatte, erklärte sich sogar durchaus befriedigt durch die Feststellung der neun Kopfmotameren, beharrte aber um so mehr auf der Incongruenz der Motamerisation. GEGENBAUR hatte zwar wiederholt und seit langer Zeit auf den Ausfall verschiedener Branchiomerien aufmerksam gemacht, aber diesen Ausfall suchte er immer nur an der hinteren Grenze des gegenwärtigen Branchialapparates, nach Analogie der factischen Verringerung der Kiemen sämmtlicher Selachier gegenüber den Notidaniden und im Hinblick auf die zahlreichen Kiemenspalten des *Amphioxus*. Auch in seinem vor drei Jahren geschriebenen Aufsatz über die Motamerie des Kopfes betont GEGENBAUR von Neuem und mit Nachdruck, dass ihm die vorderen Mesotameren und Branchiomerien sich zu decken scheinen, während die hinteren es nicht thun. Ich will die ausführliche Argumentation GEGENBAUR's hier nicht näher besprechen: nur hervorheben will ich, dass er überall darauf ausgeht, in dem Vorderkopf das Primitivere, im Hinterkopf die reducirten Zustände zu erblicken.

Dieser Auffassung ganz entgegengesetzt ist die von mir seit vielen Jahren verfochtene, die ich durch Hinweis auf die Bildung der Muskulatur, der Knorpel und der Gefäße wahrscheinlich zu machen suchte. Den klarsten Ausdruck dieser Auffassung gab ich in der jetzt erst zur Veröffentlichung gebrachten Carotidenstudie. Ich halte es für angezeigt, hier nochmals den Grund anzugeben, der mich so lange gehindert hat, diese Studie abzudrucken.

Ich war zu der in der 10. Studie ausgesprochenen Überzeugung gekommen, in den gesammten vorderen Kopfhöhlen nur ventrale Elemente erblicken zu müssen. Dazu ward ich bewogen durch die Verschiedenartigkeit ihrer Muskelbildung gegenüber den regelrechten Myotomen und durch die mir sich zwingend gestaltende Auffassung vom Werthe der Augengefäße und einiger anderer, oben citirter

Kopfarterien. Da, im Jahre 1886, wie ich die Carotidenstudie definitiv fertig machen wollte, fiel mir erst ein, die Lagerung des mittleren Verbindungsstückes der vordersten Kopfhöhlen gegenüber den Carotiden festzustellen (vgl. 12. Studie, 7. Bd. pag. 328 ff.). Dem Postulat meiner damaligen Auffassung zufolge musste dies Verbindungsstück ventral von den Carotiden liegen — es lag aber dorsal!

Entweder war also meine Hypothese unrichtig, oder es war irgendwo ein bedenklicher Fehler in ihr, der ein günstiges Endresultat verhinderte. Damals hatte ich der Bearbeitung der Streitfragen zwischen VAN BENEDEEN & JULIN und mir über die Beziehung der Ascidien und *Ammocoetes* viel Zeit zu widmen, hatte aber danach überhaupt eine lange Unterbrechung meiner Arbeiten durch private Verhältnisse zu erleiden: die Ermittlung, ob meine gesammte Auffassung verfehlt, oder nur ein wichtiger Fehler gemacht war, konnte nicht eher vorgenommen werden, als im vergangenen Jahre, im Anschluss an die Untersuchungen über die Bildung der Nervenwurzeln.

Gegenwärtig nun steht es mir fest, dass ein Fehler, sowohl in der Beobachtung wie in der partiellen Hypothese über die prämandibulare Kopfhöhle gemacht war, dass aber die grundlegende Anschauung nichts weniger als erschüttert ist. Und der Fehler hatte darin gelegen, dass ich nicht inne ward, auch die vorderste Kopfhöhle habe gleichzeitig, genau wie die anderen, dorsale und ventrale Elemente in sich. Das Stück, welches die Verbindung zwischen beiden Kopfhöhlen vor der Chorda und über den Carotiden darstellt, ist nicht nur ein dorsales Stück, sondern — wie ich an anderer Stelle genauer nachweisen werde — es bildet jederseits ein ins Innere geschobenes ganzes Myotom (Taf. 14 Fig. 5—7 x), so dass die kleine Höhle, die es einschließt, den Werth zweier verschmolzener Urwirbelhöhlen hat. Es durfte somit nicht Wunder nehmen, dass die Carotiden ventralwärts davon gelagert sind.

In der Carotidenstudie habe ich aus den bei allen phylogenetischen Untersuchungen schwer vernachlässigten¹ Gefäßverhältnissen Beweise herbeizubringen gesucht, dass am Vorderkopf eine ganze Reihe von Bildungen besteht, welche auf eine größere Zahl früher vorhanden gewesener Kiemenspalten schließen lassen. Ich habe zu-

¹ Eine wichtige Ausnahme bildet PAUL MAYER'S Arbeit »über d. Entw. des Herzens u. d. Gefäßstämme bei den Selachiern«. Mittheil. 7. Bd. 1887 pag. 338—370.

gleich aus den Vertebralarterien des Vorderkopfes auf eine größere Zahl von Myomeren geschlossen, als bisher angenommen ward.

Der nun vorliegende Fund eines Embryo mit 10—12 Myotomen vor der Ohrblase beweist, dass meine damaligen Anschauungen principiell zu Recht bestanden, und dass mein Bestreben, in dem Hyoidbogen, im Mandibularbogen und in dem Bereich der vordersten, vom Oculomotorius versorgten Kopfhöhle weitere Kiemenspalten anzunehmen resp. ihre Spuren aufzufinden, berechtigt war.

Es treten nun die Fragen auf: wo lagen diese Kiemenspalten? was ist aus ihnen geworden? Zunächst glaube ich als wahrscheinlich aussprechen zu dürfen, dass die Hyoidspalte, besonders aber das Spritzloch *Multipla* von Kiemensäcken und Kiemenspalten darstellen, und dass die Unregelmäßigkeiten, die sie gegenüber den hinteren Kiemen aufweisen, mit den Vorgängen in Zusammenhang stehen, welche aus ihnen diese *Multipla* geschaffen haben. Nerven-, Muskel- und Gefäßverhältnisse des Hyoid- und Mandibularbogens werden sofort begreiflicher, sobald eine solche Deutung nicht nur zulässig, sondern berechtigt erscheint. Sind zwischen dem *Facialis* und dem *Glossopharyngeus* eine oder mehrere Kiemenspalten ausgefallen, so können die entodermalen Theile derselben in die Wandungen der jetzigen Hyoidspalte aufgenommen sein, ohne dass eine Spur der bezüglichen ectodermalen Durchbrüche erhalten blieb. Die zugehörigen Muskeln habe ich schon in der 7. Studie vermuthet, ebenso die Gefäße, sogar die Knorpel. Der Verlauf der *Carotis posterior*, die *Arteria temporalis* der Rochen und andere bisher unberücksichtigt gebliebene Gefäßverhältnisse lassen sich auf Grund solcher Annahme leichter verstehen.

Auch die große Ausdehnung der Ohrblase, als des zu diesem Kiemencolplex gehörenden Seitenorgans, wird deutlicher, und die Hypothese BEARD's, das Gehörorgan nur als ein stark vergrößertes Seiten- oder Kiemensinnesorgan in Anspruch zu nehmen, ließe sich vertheidigen. Dass sie aber keinen ausschlaggebenden Vorzug vor der von FRORIEP und mir aufgestellten, die Ohrblase als Kiemenspalte in Anspruch nehmenden hat, möchte ich gleich hier noch einmal aussprechen und dabei hervorheben, dass ich nach erneuten Beobachtungen eher zuzugeben geneigt bin, dass die Kopfganglien einen Zuwachs aus Ectodermzellen erhalten, dass aber diese Zellen (welchen ich zum Unterschied von dem aus der Ganglienleiste hervorgehenden Hauptganglion den Namen Nebenganglion beilegen möchte) keinen Antheil an der Versorgung der Schleimcanäle und Seitenlinie zu

nehmen scheinen. Sollten sich bei weiterer Forschung diese Dinge sicher stellen lassen, wäre also in Wirklichkeit der ectodermale Theil jeder Kiemenspalte der Ursprungsort von Nebenganglien, so ließe sich auch vielleicht umgekehrt schließen, dass, wo die Hauptganglien Zuwachs durch Nebenganglien erfahren, ehemals Kiemenspalten bestanden haben: da aber die Ohrblase an die beiden Acusticusganglien sehr beträchtliche Nebenganglien liefert, da auch andere Ganglien der Facialis- und Trigeminusplatte derlei Nebenganglien zu bilden scheinen, so erwüchse daraus ein weiterer Beweis für die früher in größerer Zahl bestanden habenden Kiemenspalten des Vorderkopfes. Der Olfactorius aber gewönne den Charakter eines nur aus Nebenganglion-Elementen bestehenden Nerven. Es ist klar, wie weitreichend dieser Gedankengang werden, wie aber erst die Einzeluntersuchung den Werth all dieser Dinge feststellen und begründen kann.

Eine genauere Analyse der Entwicklung des Spritzloches wird ferner erkennen lassen, ob in ihm noch nachweisbare Spuren der Composition aus mehreren Kiemensäcken enthalten sind. Ich will aus meinen Notizen gleich hier eine Mittheilung einschalten, die vielleicht die Wege weist. Bei *Torpedo*- und anderen Rochenembryonen habe ich an der Abgangsstelle der Carotis externa, wo die Carotis posterior dicht über der dorsalen Darmwand gelegen ist, ein Darmdivertikel beobachtet, welches parallel mit dem Laufe der Car. posterior gegen die sagittale Mittelebene des Körpers hinzieht. Seine Höhe gleicht etwa dem dreifachen Durchmesser des Lumens der hinter und über ihm verlaufenden Car. posterior; seine Epithelwandungen liegen distalwärts so dicht an einander, dass von einem Lumen nichts zu erkennen ist. Dies Divertikel ist gerade an der Stelle gelegen, wo die Darmwand nach dem Munde zu umbiegt, also an eigentlich der Kopfbeuge entsprechender Stelle des Entoderms. Proximalwärts wird es langsam etwas niedriger und erlangt ein gegen den Hohlraum des Darmes spitzwinkliges Lumen. Setzt man in der Vorstellung die Schnitte zusammen, so gewinnt man das Bild einer beträchtlich breiten, nach oben und vorn gerichteten Entodermtasche, die vor dem Laufe der gegen die Hypophysis zu strebenden Car. posterior gelegen ist. Diese Tasche ist jederseits auf das deutlichste ausgebildet und tritt in die Erscheinung bei Embryonen von 17—18 mm Länge, während jüngere Stadien an der entsprechenden Stelle nur eine stumpfe, offene Einsenkung der Darmwand erkennen lassen.

Auf andere, z. B. schon bekanntere Bildungen verweist VAN

BEMMELEN in seinem Aufsatz über »vermuthliche rudimentäre Kiemen-
 spalten bei Elasmobranchiern« (Mitth. Z. Stat. Neapel 6. Bd. 1885
 pag. 173 ff.).

Ganz besonders möchte ich aber einer Arbeit KASTSCHENKO's ge-
 denken »Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens« (Arch. Anat. u.
 Phys. 1887, Anat. Abth. pag. 258 ff.), in welcher sehr wichtige
 Angaben niedergelegt sind, welche auf die hier behandelte Frage
 Bezug haben dürften. Auch desselben Forschers spätere Arbeit »Zur
 Entwicklungsgeschichte des Selachierembryo« (Anat. Anzeiger 3. Jahrg.
 1888 pag. 445 ff.) enthält vielfach Angaben, die mit meinen Dar-
 legungen harmoniren. Es werden aber noch viele, direct auf die
 hier besprochenen Probleme gerichteten Untersuchungen anzustellen
 sein, um aus dem Hypothetischen zum Thatsächlichen zu gelangen.

Indessen außer Hyoidspalte und Spritzloch bleiben noch weitere
 Organe übrig, deren Natur ihre Besprechung an dieser Stelle er-
 fordert: die Thyreoidea, die Mundöffnung, die Hypophysis
 und die Nase. Ich bin indessen nicht geneigt, noch einmal all die
 Gründe hervorzuheben, die mich seit vielen Jahren dazu veranlassen,
 diese Organe in gewissen, z. Th. sehr bestimmten Beziehungen zum
 Kiemensystem zu betrachten.

Der Verzicht an dieser Stelle geschieht aber nicht, weil ich
 etwa der Meinung bin, diese Deutung sei durch den Nachweis der
 zahlreichen Myotome des Vorderkopfes nun selbstverständlich ge-
 worden. Eine solche Selbstverständlichkeit existirt auch jetzt noch
 ebenso wenig und ebenso viel, wie bisher. Auch ein aus 10—12
 Myotomen resp. Ursegmenten sich aufbauender Vorderkopf erlaubt
 durchaus eine von der meinigen sehr abweichende Deutung in
 phylogenetischer Beziehung, und die Vertheidiger der directen
Amphioxus-Abstammung brauchen ihm gegenüber nichts weniger als
 verzagt zu erscheinen. Fatal resp. letal ist dieser Nachweis nur für
 die verschiedenen Aufstellungen der vergl. Anatomie und Ontogenie,
 so weit sie sich hartnäckig sträubten, entweder überhaupt eine Meta-
 merisation des Vorderkopfes anzunehmen, oder aber einen mehr oder
 weniger beträchtlichen Abschnitt davon als prächordalen, präverte-
 bralen, cerebralen (im Gegensatz zu spinalen) Theil von der Metameri-
 sation ausschließen wollten. Diesen Auffassungen entzieht der jetzt
 bekannt gewordene thatsächliche Befund die Basis.

Dahingegen werden die Stimmen gewiss lauter werden, welche
 den nun aufgedeckten Zustand der Selachiermetamerisation unmittel-
 bar auf *Amphioxus*-artige Vorfahren zurückzuführen suchen werden.

Bis zu einem gewissen Grade kann man das auch dreist geschehen lassen. Gewiss giebt es kein anderes Wirbelthier, das so sehr dem embryonalen Metamerisationsbefund der Selachier entspricht, wie *Amphioxus*. und da *Amphioxus* so klar und einfach direct aus einer Gastrula hergeleitet werden kann — die Ontogenese scheint so lückenlos für diesen Beweis verwerthbar zu sein — so wird ja wohl für alle Zeit die Annelidenhypothese begraben sein und Frieden auf Erden der Morphologie herrschen. So wird man urtheilen.

Ich fürchte, wir sind noch nicht so weit. Ich habe immer Bedenken gegen das Exemplificiren mit *Amphioxus* gehabt, und es gereichte mir zur Befriedigung, zu sehen, dass mein Ap page Amphioxe! von Seiten FRONIER's eine moralische Unterstützung fand, wenn auch vielleicht auf Grund anderer Auffassungen.

Ich meinerseits halte auch heute noch an der Annelidenhypothese fest, als an derjenigen, welche sowohl die Cranioten als auch die Acranier und Tunicaten, vielleicht auch den *Balanoglossus* am sichersten zu einer phylogenetischen Einheit verbinden dürfte. Welche Irrfahrten diese Hypothese noch durchzumachen haben wird, das will ich mich nicht vermessen, hier anzudeuten. Dass sie solche machen wird, halte ich für unvermeidlich, aber auch für kein besonderes Unglück. Wenn bei der gewiss immer lebhafter werdenden Discussion das »Stat pro ratione auctoritas« mehr vermieden wird als bisher, so ist ja auch der heftigste Antagonismus der Auffassungen nur ein Vorthheil für den schließlichen Ausgang, denn er treibt zu immer erneuten Anläufen, das Gebiet des Thatsächlichen zu erweitern und das des Kritischen zu vertiefen. Wenn es nahezu zwanzigjährigen Studiums bedurfte, um endlich ein Stadium der Selachierontogenese zu erwischen, welches unzweideutige Sprache über die Metamerie des Vorderkopfes redet — und wie viele Tausende Selachierembryonen hat die Zoolog. Station in alle Weltgegenden gesandt — so wird vielleicht die Hoffnung nicht trügen, dass noch weitere Aufschlüsse an demselben Material gewonnen werden können, und dass es schließlich auch noch gelingen wird. Embryonen der Notidaniden zur Untersuchung zu bringen.

Ich habe diese Worte hier ausgesprochen, um daran anknüpfend die Gründe darzulegen, wesshalb ich an dieser Stelle die Erörterung über den morphologischen Werth der Thyreoidea, der Mundöffnung, der Hypophysis und der Nasengruben unterlasse. Die Gründe liegen in dem Umstande, dass ich zu viel, nicht zu wenig Neues darüber beizubringen habe, und dieses Neue in ausführlicher, von Abbildun-

gen begleiteter Darstellung in eigenen Studien niederlegen will. Meine Untersuchungen über den vordersten Theil der Ganglienleiste, über die zahllosen Lacunen in der Gegend der Kopfbeuge, aus denen die Gefäße des Vorderkopfes werden, über die Beschaffenheit des Entoderms, Mesoderms und Ectoderms dieser Region und ihre gegenseitigen Beziehungen haben mich vergewissert, dass vielleicht keine Stelle und keine Periode des Selachierembryo unvollständiger untersucht und ausgebeutet ist, als der Vorderkopf vor der Zeit des Durchbruches der ersten Kiemenspalten. Aber zugleich weiß ich auch, von welcher Complicirtheit gerade dieses Gebiet ist, und welcher Umsicht, welcher Erfahrung es bedarf, um die phylogenetischen Schätze zu heben, die hier noch verborgen liegen. Man wird der vorliegenden Studie nicht wohl den Vorwurf machen, dass sie des Neuen, sei es thatsächlich, sei es an Gesichtspunkten, zu wenig gebracht habe, vielleicht eher das Gegentheil. Um so weniger möchte ich aber das Gebiet, welches geradezu das Punctum saliens des ganzen großen Abstammungsproblems der Wirbelthiere bildet, anders als mit Aufbietung aller Kräfte von Neuem behandeln und mit allem Detail in Beschreibung und Abbildung darstellen, und dazu gehört noch viel Zeit und Arbeit.

Erklärung der Abbildungen.

<i>Ch.</i> Chorda.	<i>Sw.Mes.</i> Seitenplatten des Mesoderms.
<i>D.H.</i> Darmhöhle.	<i>Spr.Ent.</i> Spritzlochsack des Entoderms.
<i>e—x.</i> Myotome von hinten nach vorn gezählt.	<i>Urw.H.</i> Urwirbelhöhlen.
<i>Gef.</i> erste Lacune der Kopfgefäße.	<i>Ventr.K.H.</i> ventrales Lumen der vorderen Kopfhöhle.
<i>Hy.Ent.</i> Hyoidsack des Entoderms.	<i>V.D.</i> Vorderdarm.
<i>Myo.</i> Myotome.	<i>V.H.</i> Vorderhirn.

Tafel 14.

Fig. 1—7. Sagittalschnitte durch einen Embryo von *Torpedo marmorata*.

Die Schnitte sind nicht parallel der Sagittalebene gefallen, sondern bilden mit derselben einen Winkel von ungefähr 35°. Auch stehen sie nicht senkrecht auf der Querebene, sondern in einem Winkel von ungefähr 20°. Von der Ganglienleiste ist noch keine Spur vorhanden, ebenso fehlt noch die Verdickung der Ohrblase. Das Medullarrohr

- ist auf der hinteren Körperhälfte noch offen. Nur das Medullarrohr, das Darmrohr, Urwirbel, Seitenplatten und Chorda sind angelegt.
- Fig. 1 zeigt einen Schnitt, der bei *q*, *r*, *s* drei Urwirbel durchschnitten hat, welche über dem Spritzlocksack gelegen sind. Ihre Gliederung ist nur oberflächlich. Zwischen Fig. 1 und Fig. 2 ist ein Schnitt nicht abgebildet, auf welchem der Urwirbel *o* in größerer Deutlichkeit zu sehen ist; seine vordere Grenze liegt vor dem Scheitelpunkt des Hyoidsackes. Bei
- Fig. 2 ist seine vordere Wandung bereits mit dem davorliegenden Urwirbelmaterial sehr eng verbunden. Die Kuppe des Spritzlocksackes ist auf diesem Schnitt getroffen (*Spr.Ent.*). Die Myotome *q*, *r*, *s* sind nicht mehr so deutlich zu unterscheiden wie bei Fig. 1.
- Fig. 3 zeigt die dorsalen Partien der vordersten Urwirbel, deren Gliederung auf
- Fig. 4 deutlicher wird. Zugleich sieht man die Chorda auf der ganzen Strecke zwischen Urwirbel *k—u*.
- Fig. 5. Die vorderen Urwirbel sind durch die beginnende Kopfbeuge bereits zusammengeschoben und zum Theil (*v*, *w*) schon auf die ventrale Seite umgebogen. Bei *x* erkennt man den nach innen gedrängten Urwirbel, welcher später mit dem gleichnamigen der anderen Seite verschmilzt, wodurch die bekannte mediane Verbindung der prämandibularen Kopfhöhle unterhalb der Hypophysis zu Stande kommt.
- Fig. 6. Die vordersten Urwirbel sitzen ventralwärts den Seitenplatten auf, welche in
- Fig. 7. bereits ihr ungetheiltes Lumen erkennen lassen.
- Fig. 8. Ist von Fig. 5 copirt, die Linien Fig. 18, 11, 10, 9 deuten die Ebenen an, durch welche die mit gleichen Nummern versehenen Schnitte auf Tafel 15 gelegt sind.

Tafel 15.

Dieser Embryo befindet sich im selben Stadium, wie der auf Taf. 14 abgebildete. Ich habe diese Schnitte nur zur Erläuterung dargestellt, um die Ausdehnung des Spritzlocksackes (Fig. 18), die Abwesenheit der Ganglienleiste und die Kopfbeuge (Fig. 9—15) zu zeigen. Auf Fig. 15 ist der Schnitt bei *V.H.* durch die letzte Kuppe des Vorderhirns und daneben bei *V.D.* durch die obere Kuppe des Darmes gegangen, dessen Lumen auf Fig. 16 anfängt. Auf Fig. 17 und 18 sieht man die Verschmelzung des Darmes mit dem Ectoderm in der ventralen Mittellinie.

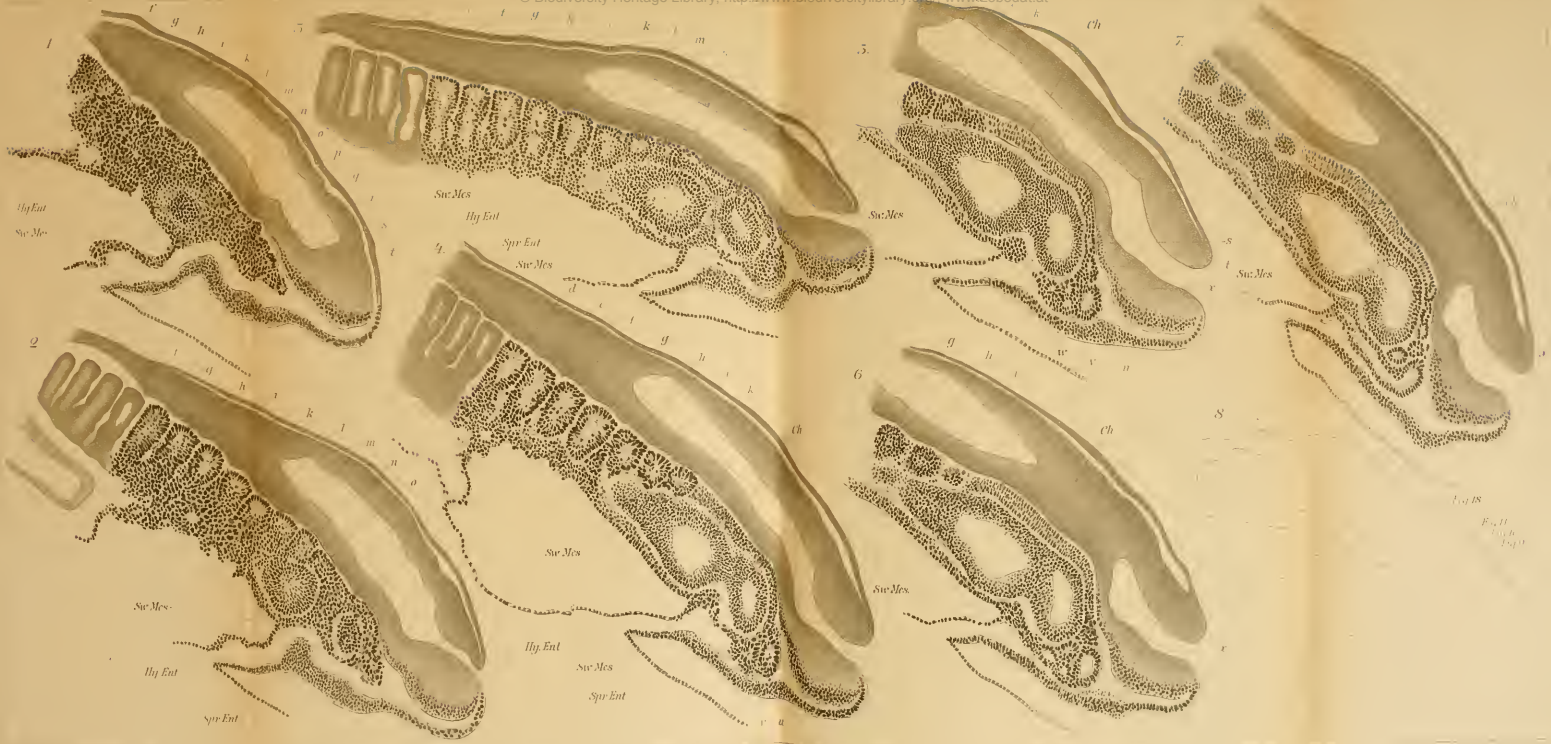


Fig. 18
Fig. 11
Fig. 12
Fig. 13

