

Über die Kiemen der Fische.

Von

A. Goette.

Mit Tafel XL—XLIII und 1 Figur im Text.

Ungleich den meisten anderen Organen der Wirbelthiere sind die Fischkiemen seit den ersten eingehenden Untersuchungen über sie im Allgemeinen übereinstimmend beurtheilt worden, und zwar in dem Sinne, dass sie durchweg auf dieselbe Grundform zurückzuführen seien. Nur verstanden die älteren Beobachter unter dieser Grundform den »gemeinsamen Bauplan«, die späteren die wirkliche gemeinsame Ausgangsform, von der die Kiemen der verschiedenen Ordnungen der Fische sich durch einzelne Abänderungen mehr oder weniger entfernen.

Schon RATHKE (28) kam durch umfassende Vergleiche zu dem Ergebnis, dass 1) alle Visceralbögen (Kiefer-, Zungenbein-, Kiemenbögen), und 2) alle an ihnen vorkommenden Kiemenauswüchse (Kiemenblättchen) einander gleich seien. Er gab ferner an, dass alle diese Kiemen an den taschenförmigen Fortsetzungen der Darmschleimhaut entstehen, die zwischen den Visceralbögen nach außen vorwachsen, und dass die zu einem Bogen gehörigen Kiemen in der Regel an einer vom Bogen nach außen wachsenden Platte befestigt sind, so dass deren vordere und hintere Fläche je eine Kiemenblättchenreihe tragen. Fehlt diese Platte oder Scheidewand vollständig, wie bei den meisten Knochenfischen, dann stehen die Kiemenblättchen frei auf ihrem Bogen; doch schon bei den Salmoniden, Cypriniden, Pleuronectiden etc., ferner bei allen Ganoiden ist die Scheidewand so weit ausgebildet, dass nur die äußeren Enden der Kiemenblättchen frei bleiben. Alle diese mehr oder weniger freien Kiemen werden von dem Kiemendeckel des Zungenbeinbogens überdeckt.

Bei den Haien und Rochen wachsen die Scheidewände über die äußeren Enden der angewachsenen Kiemenblättchen sehr weit vor und überdecken daher die Kiemen vollständig; indem ferner die Ränder dieser Scheidewände oben und unten bis auf eine kurze mittlere Strecke (äußere Kiemenöffnungen) mit einander verwachsen, kommen die Kiemen in wirkliche Säcke oder Höhlen zu liegen. Ein Kiemendeckel des Zungenbeinbogens ist bei den Haien und Rochen allerdings vorhanden, aber so rudimentär, dass er die äußeren Kiemenöffnungen nicht überdeckt. Bei den Holocephalen ist dagegen ein typischer Kiemendeckel vorhanden und zugleich treten die Scheidewände der Kiemenbögen nur oben und unten zwischen den Kiemenblättchen hervor, so dass von abgeschlossenen Kiemenhöhlen nicht die Rede sein könne, und die Holocephalen in der Kiemenbildung sich mehr den Ganoiden und Teleostiern als den Haien und Rochen anschließen und jedenfalls den Übergang von einem Typus der Kiemenbildung zum anderen darstellen.

Die Kiemen der Cyclostomen vergleicht RATHKE unmittelbar mit denen der Selachier, und findet die Unterschiede wesentlich nur in der Zahl der Kiemensäcke und in dem Skelett. Das ganze Kiemengerüst der Cyclostomen sollte nämlich nach seiner Lage nur den »äußeren« Kiemenknorpeln der Selachier vergleichbar sein, so dass den Rundmäulern die eigentlichen Kiemenbögen der übrigen Fische fehlten. Diese Ansicht RATHKE's ist von den meisten seiner Nachfolger gebilligt worden, bis DOHRN nachwies (4, p. 118 ff., 5, p. 154 ff.), dass jene Außenknorpel der Selachier nur etwas verlagerte Kiemenstrahlen sind, in jeder Scheidewand doppelt (oben und unten) entstehen und ursprünglich den Kiemenblättchen parallel nach außen ziehen, also mit den Kiemenknorpeln der Cyclostomen keine Ähnlichkeit haben, wogegen diese mit den absteigenden Kiemenspangen aller anderen Fische übereinstimmen.

Noch in einem anderen Punkt ist RATHKE's Darstellung korrigiert worden, nämlich hinsichtlich der Gleichstellung der Kiemendeckelkieme der Selachier und Ganoiden mit der Pseudobranchie der Teleostier (28, p. 60). J. MÜLLER zeigte (23), dass diese Pseudobranchie nur der Spritzlochkieme entspricht, während die Kiemendeckelkieme bei den Teleostiern vollkommen fehlt. Allerdings wurde MÜLLER's Beweisführung bis in die neueste Zeit nicht anerkannt; erst DOHRN bestätigte auf Grund neuer Untersuchungen die MÜLLER'schen Angaben (8), und ihm schloss sich MAURER (22) an.

In allen übrigen Stücken jedoch, und namentlich in der Gleich-

stellung aller Fischkiemen ist RATHKE's Darstellung bis jetzt maßgebend geblieben, so dass nur die Bestimmung der gemeinsamen Ausgangsform dieser Organe hinzukam. STANNIUS wiederholt nur RATHKE's und MÜLLER's Angaben, HUXLEY und GÜNTHER beschränken sich auf eine ganz kurze Beschreibung; auch GEGENBAUR schließt sich im Wesentlichen RATHKE an, fügt aber ausdrücklich hinzu, dass der Kiemenapparat der Ganoiden und Teleostier von den vollkommenen Kiementaschen, wie sie bei den Selachiern vorkommen, abzuleiten sei (12, 806). Auch wird die Übereinstimmung aller dieser und der Kiemen der Cyclostomen als »innere Kiemen« gegenüber den integumentalen »äußeren Kiemen« der Amphibien hervorgehoben. Noch bestimmter drückt sich MAURER aus, indem er die Kiemen aller Fische als entodermale im Gegensatz zu den ektodermalen Außenkiemen der Amphibien bezeichnet (22, p. 207). Auch CLEMENS (3, p. 12 ff.) und WIEDERSHEIM (36, p. 312—314) vertreten diese Ansicht, und reihen nur die accessorischen Außenkiemen einiger Ganoiden und Dipnoer (*Polypterus*, *Calamoichthys*, *Protopterus*) den ektodermalen Amphibienkiemen an.

Die einzige grundsätzlich abweichende Auffassung der verschiedenen Fischkiemen stammt von mir her (14, p. 738—743); ich erklärte bloß die Kiemen der Cyclostomen für innere, entodermale, diejenigen der Selachier und Teleostier nach Ausweis ihrer Entwicklung für ektodermale Außenkiemen gleich denen der Amphibien. Diese vor 25 Jahren gemachten Angaben sind allerdings bisher völlig totgeschwiegen worden, während die Ansicht von dem entodermalen Ursprung aller typischen Fischkiemen die herrschende blieb¹. Deshalb hielt ich es nicht für überflüssig, mit Hilfe neuer Untersuchungen über die Entwicklung dieser Organe die Berechtigung der beiden entgegengesetzten Ansichten noch einmal zu prüfen.

Die Kiemen der Neunaugen.

Ihre ersten Anlagen bestehen bekanntlich in acht paarigen seitlichen Darmtaschen, die die ganze Länge des Vorderdarmes von der

¹ Einige Jahre später als ich hat auch SCHNEIDER die Homologie der Kiemen der Cyclostomen und der übrigen Fische beanstandet (31, p. 78), aber nur, weil er eben so wie RATHKE u. A. die beiderseitigen Kiemenknorpel für verschiedene Stücke hielt. Dieser Grund kann jedoch, selbst wenn man seine Richtigkeit zugiebt, eine grundsätzliche Verschiedenheit der Kiemen selbst nicht ohne Weiteres beweisen, wie gerade aus der vielfach bestätigten Auffassung RATHKE's hervorgeht; jedenfalls kann ich nicht sagen, dass SCHNEIDER sich mir angeschlossen hätte.

ektodermalen Mundbucht bis an den Herzbeutel oder eben des Kiemendarmes einnehmen (Figg. 1—4). Zuerst entsteht die vorderste Kiementasche, dann successive die folgenden. Sie haben die Form von Furchen, die in der ganzen Höhe des Darmes senkrecht verlaufen, durch weite Mündungen mit ihm zusammenhängen und mit einem verjüngten Grunde an die Oberhaut stoßen. Sie folgen einander so dicht, dass die Wände zweier benachbarter Taschen zwischen den inneren Mündungen in Kanten zusammenlaufen, und dass in Folge dessen der frontale Durchschnitt des Kiemendarmes jederseits eine Zickzacklinie beschreibt. Zwischen je zwei an einander stoßenden Taschen ist ein Abschnitt der Seitenplatten eingeschlossen; jeder solche Abschnitt nebst den ihn überziehenden Taschenwänden und dem ihn außen überdeckenden Ektoderm heißt ein Kiemenbogen. Auch der hinter der letzten Tasche befindliche und an seiner hinteren Seite vom Herzbeutel begrenzte Bogen wird eben so bezeichnet; aus praktischen Gründen empfiehlt es sich aber, den gleichwerthigen beiden Bögen, die die erste Kiementasche einfassen, ihre besonderen Namen als Kieferbogen und Hyoidbogen zu belassen.

Die Vorderwände der beiden vordersten Taschen bilden zugleich die Vorderwand des ganzen Kiemendarmes; sie ist in ihrer unteren Hälfte hinter und über der von unten vordringenden Mundbucht Anfangs etwas eingebogen, weiter oben aber umgekehrt ausgebogen und in einen medianen Zipfel ausgezogen (Figg. 1, 2, 14, 15). Dieser verschwindet aber sehr bald, sowie auch die ganze Wand auf den folgenden Stufen mannigfache Umbildungen erfährt. Der Boden des Kiemendarmes verläuft schon an solchen Embryonen, die erst vier bis fünf Kiementaschen besitzen, nicht mehr eben zwischen den Kiementaschen, sondern erhebt sich im Bereich des ersten Kiemenbogens zu einer queren Falte, die jederseits in den inneren Rand des Bogens übergeht (Figg. 2, 3, 14). Diese quere Falte scheidet also einen vorderen Abschnitt des Kiemendarmbodens, in den die beiden ersten Taschenpaare auslaufen, von einem hinteren Abschnitt, an dem die übrigen Taschen ausmünden¹. Sehr bald kommt an diesem hinteren Abschnitt des Kiemendarmbodens jederseits eine Längsfalte hinzu, die von dem ersten Kiemenbogen, also auch von der queren Grenzfalte ausgehend, die inneren Ränder der Kiemenbögen mit einander verbindet und dadurch die tiefsten Abschnitte

¹ Da der Grund der zweiten Kiementasche zur Seite der queren Grenzfalte gedrängt wird, so können Sagittaldurchschnitte, die man etwa auf einander projicirt, kein klares Bild von der Mündung jener Tasche geben.

der anliegenden Kiementaschen gegen den Boden des Kiemendarmes abschließt (Figg. 2, 3). Dieser Abschluss findet zuerst am dritten Taschenpaar, also zwischen den ersten und zweiten Kiemenbögen statt und schreitet dann rückwärts fort, so dass zuletzt alle folgenden Kiementaschen in derselben Weise an ihrem unteren Ende in einen Blindsack auslaufen (Figg. 6, 7, 21, 22). In ähnlicher Art erweitern sich übrigens auch die dorsalen Abschnitte der Kiementaschen zu Blindsäcken, die sich über den Darm hinaus erheben.

Zwischen den beiden Längsfalten erscheint der Boden des Kiemendarmes natürlich rinnenförmig vertieft. Diese Rinne schließt sich aber hinter dem zweiten Kiemenbogen, indem die beiden Längsfalten dort zusammentreffen und den Boden des Kiemendarmes weiterhin gleichmäßig heben (Figg. 3, 6); sie reicht alsdann vom Hyoid bis zum zweiten Kiemenbogen. Auch nach vorn setzt sich die Erhebung der Längsfalten im Bereich der zweiten Kiementasche fort; in Folge der schwachen Entwicklung des Hyoidbogens divergieren aber beide Falten nach vorn (Figg. 5, 21, 22). Über den Hyoidbogen gehen sie nicht hinaus.

Die beschriebene Kiemendarmrinne ist die Anlage der Schilddrüse, und die Längsfalten bezeichnen den Verlauf der in ihrem Inneren eingeschlossenen Stämme der primären Kiemengefäße oder Arterienstämme (Figg. 6, 7, 21, 22). Der aus dem Herzen austretende Arterienstamm verläuft bis an die Schilddrüsenanlage ungeteilt, durch sie wird er zur Bifurkation veranlasst und geht nun jederseits zwischen ihr und den Blindsäcken der Kiementaschen in den Längsfalten weiter; daher divergieren auch beide Stämme im Bereich der zweiten Kiementasche. Der unpaare Stamm entsendet die Aortenbögen in den fünften bis siebenten Kiemenbogen, die paarigen Äste setzen sich in die Aortenbögen des Hyoidbogens und den vier ersten Kiemenbögen fort. Jeder Aortenbogen steigt nahe am Innenrande seines Bogens in die Höhe, um sich in der Decke des Kiemendarmes in die unpaare mediane Aorta zu ergießen, die sich Anfangs erst an der Einmündung des ersten Aortenbogens gabelt.

Die Schilddrüsenanlage bleibt nur kurze Zeit rinnenförmig; ihre Ränder ziehen sich sehr bald, erst in der vorderen, dann in der hinteren Hälfte, zu einer mittleren Öffnung zusammen, die in die nunmehr schlauchförmige Drüse führt (Figg. 6, 14—16). Aus dieser einfachen Mündung wird ein Kanal, der sich schräg nach vorn richtet und daher nur in Mediandurchschnitten gut kenntlich ist (Fig. 17). Er öffnet sich in den Darm im Bereich der vierten Kiementasche (Figg. 21, 22).

Eine Beschreibung der weiteren, bereits von DOHRN (7, 9) dargestellten Umbildungen der Schilddrüse liegt nicht in meiner Absicht, da ich mich mit der Entwicklung dieses Organs nur so weit beschäftigte, als seine genetischen Beziehungen zu den Kiemen in Frage kommen. Bekanntlich hat DOHRN angegeben (7, 9, 10), dass die ganze erste Kiementasche der Neunaugenlarven sich in die seitliche Schlundwimperrinne verwandelt, die aus der Mündung der Schilddrüse hervortritt und unmittelbar vor der zweiten oder der ersten bleibenden Kiementasche zur dorsalen Wimperrinne des Kiemendarmes hinaufsteigt. Dies werde dadurch herbeigeführt, dass die ursprüngliche erste Kiementasche von Anfang an am Kiemendarmboden in die noch rinnenförmige Schilddrüsenanlage einmünde und diese Einmündung bei der Zusammenziehung der Anlage ebenfalls nach hinten rücke und stets erhalten bleibe. Wie ich zeigte, ist diese Annahme DOHRN's nicht richtig; die Einsenkung des Kiemendarmbodens hinter der Querfalte, worin eben die erste Anlage der Schilddrüse zu erblicken ist, findet hinter der zweiten Kiementasche statt, so dass die beiden ersten Kiementaschenpaare von jeder direkten Kommunikation mit der Schilddrüsenanlage von vorn herein ausgeschlossen sind. Und dasselbe gilt natürlich auch von den übrigen Kiementaschen; denn die von vorn nach hinten fortschreitende Abgrenzung der Schilddrüsenanlage fällt eben damit zusammen, dass die Längsfalten sich zwischen den Rändern der Kiemenbögen erheben und dadurch sowohl die Drüsenrinne wie andererseits eine Scheidewand zwischen ihr und den angrenzenden Kiementaschen bilden. Die Schilddrüsenanlage hat mit den Kiementaschen keine direkten genetischen Beziehungen.

Dasselbe gilt von den Schlundwimperrinnen der Ammocoeten, deren Entwicklung und Verlauf jedoch nur zu verstehen sind, wenn man die Rückbildung der ersten Kiementasche und ihrer Umgebung genau verfolgt.

Der Hyoidbogen nimmt sehr bald erheblich an Dicke ab, so dass er nur noch eine schwache Vorwölbung gegen die Darmlichtung bildet und zuletzt ganz verschwindet (Figg. 8–10). Seine ursprüngliche Lage bleibt aber durch den ersten Aortenbogen kenntlich, der Anfangs in der Kante des Hyoidbogens verläuft und diesen seinen Platz nicht verlässt. Die zweite Kiementasche verliert durch diese Rückbildung des Hyoidbogens allerdings ihren vorderen Abschluss, bleibt aber nach hinten ausgebuchtet, um dort in der ersten bleibenden Kiemenspalte nach außen durchzubrechen. Die erste Kiemen-

tasche bildet sich dagegen, wie schon längst bekannt ist, vollständig zurück. Durch die Abflachung des Hyoidbogens wird zuerst ihre Hinterwand ganz sagittal gestellt, und darauf erfährt auch ihre Vorderwand dieselbe Umlagerung in Folge ihrer Beteiligung an der Bildung der Gaumensegel, die daher hier kurz erläutert werden soll.

Die ektodermale Mundbucht entsteht vor und unter dem Vorderende des Kiemendarmes als eine längliche Grube, deren vordere Hälfte sich erweitert und in zwei vordere und zwei hintere Kanten auszieht, während die hintere Hälfte sich zu einer engen medianen Tasche zusammenzieht, die sich mit der Vorderwand des Kiemendarmes verbindet (Figg. 2—6, 14, 15). Unter fortdauernder Verbreiterung verkürzt sich darauf die ganze Mundbucht, während die Vorderwand des Kiemendarmes dachförmig gebogen gegen sie vordringt. Die beiden hinteren Kanten der vorderen Mundbuchthälfte, die später zu der ganzen eigentlichen Mundhöhle wird, vertiefen sich zu engen Taschen, die schräg rückwärts und ungefähr parallel zur Vorderwand des Kiemendarmes hinziehen, so dass zwischen beiden Hohlräumen, dem Kiemendarm und der vorderen Mundbucht, eine dicke Scheidewand entsteht (Figg. 8—10). Diese wird durch die hintere mediane Mundbucht Tasche in zwei Hälften getheilt, eben die künftigen Gaumensegel. Das Epithel jener Tasche buchtet sich an ihrem Grunde jederseits in das Gaumensegel aus; zwischen beiden Ausbuchtungen bricht die Mundbucht in den Kiemendarm durch, und die Ränder des Durchbruchs rücken weit aus einander, so dass das Ektoderm jener Ausbuchtungen noch zur Bekleidung der konkaven Hinterwand der Gaumensegel benutzt wird (Figg. 11, 20).

Im Anfange der Entwicklung der Gaumensegel zieht das Epithel der ersten Kiementasche von ihrem Grunde aus glatt bis zur Durchbruchsstelle der Mundbucht hin (Figg. 8, 9); während der folgenden Vorwölbung der Gaumensegel erleidet aber jene Kiementaschenwand ungefähr in der Mitte eine Biegung, so dass ihre Vorderhälfte quer die hintere Fläche des Gaumensegels überzieht, die Hinterhälfte aber nunmehr eben so wie die Hinterwand derselben Kiementasche sich ganz sagittal stellt (Fig. 10). Dadurch wird die Einsenkung der Tasche beinahe ganz ausgeglichen, und das Darmblatt verläuft in diesem allerdings nur kurz dauernden Stadium von der ersten wirklichen Kiemenspalte (zweite Tasche) bis zum Gaumensegel mit ziemlich glatter Oberfläche. Dagegen bleibt unter der eben noch ange deuteten Einsenkung des Taschengrundes seine äußere Kante noch längere Zeit ganz scharf ausgeprägt, weil die Ausgleichung der

Einsenkung nicht nur durch die Streckung des Epithels, sondern auch durch dessen Verdickung nach innen im Bereich des Taschengrundes herbeigeführt wird (Figg. 12, 13, 20, 21, 23). Nimmt man dazu, dass jene äußere Kante der ersten Kiementasche nach hinten durch den Aortenbogen, nach vorn durch eine auffallende Lücke des Mesoderms sehr deutlich begrenzt wird (Figg. 10, 20), so kann über die Stelle, wo sich einst der Grund der Tasche befand, kein Zweifel bestehen.

Diese sichere Bestimmung ist deshalb wichtig, weil die Vorderwand der sich zurückbildenden ersten Kiementasche sich noch einmal ausbiegt, und zwar zwischen ihrer Außenkante und der beschriebenen Biegung an der Hinterfläche des Gaumensegels, ungefähr an der Wurzel des letzteren (Figg. 10, 20 *e*); wesshalb DOHRN (13) diese zweite ganz passend den Umschlagswinkel des Velum genannt hat. Die dahinter liegende verdickte Partie des Darmblattes, in deren Bereich sich die Kante der ersten Kiementasche befindet, wölbt sich gleichzeitig nicht unähnlich einem stumpfen Kiemenbogen gegen die Darmlichtung vor (Figg. 12, 13, 20—23); es scheint mir aber nicht richtig, diese neue Vorwölbung schlechtweg als Hyoidbogen zu bezeichnen, denn sie umfasst die ganze vordere Kiemendarmwand von der zweiten Kiementasche bis zum Umschlagswinkel des Velum, so dass das Rudiment der ersten Tasche auf dem Scheitel der Vorwölbung, die Stelle des ursprünglichen Hyoidbogens mit dem Aortenbogen dahinter und davor der Theil der verdickten Platte liegt, worin die seitliche Wimperrinne entsteht. Man könnte daher die fragliche Vorwölbung allenfalls als sekundären Hyoidbogen bezeichnen.

Der senkrechte Abschnitt der Schlundwimperrinne entwickelt sich an der angegebenen Stelle zu einer Zeit, wo die Lage des Grundes der ersten Kiementasche an der beschriebenen Kante noch durchaus deutlich hinter der Wimperrinne zu erkennen ist (Figg. 12, 13, 23). Die Wimperrinne kann also auch nicht mit der ganzen Tasche, am wenigsten mit deren Grunde identisch sein, sondern umfasst nur einen Theil der Vorderwand jener Tasche, so zwar, dass sie bei einer weiteren Ausdehnung dieser Vorderwand stets in der Nähe der bezeichneten Taschenkante bleibt. DOHRN hat die letztere, obgleich er sie deutlich zeichnet (10, Taf. X, Figg. 9—11), wahrscheinlich in Ermangelung genügender Zwischenstadien verkannt und unbeachtet gelassen und deshalb die Wimperrinne irrthümlich für ein Rudiment der Kiementasche erklärt.

Der ventrale Abschnitt der Wimperrinne von der Schilddrüsenmündung an bis zum unteren Ende des senkrechten Abschnittes hat

mit der ersten Kiementasche überhaupt nichts zu thun. Noch bevor jener senkrechte Abschnitt erscheint, erhebt sich vom Boden des Kiemendarmes und vor der Mündung der Schilddrüse ein medianer Wulst, zwischen dem und den benachbarten Längsfalten jederseits eine enge Rinne zurückbleibt (Figg. 5, 21). Unmittelbar vor jener Mündung hört der Wulst auf, so dass beide Rinnen oder eben die Anfangsstücke der Wimperrinnen in ihr zusammentreffen und in sie auslaufen. Nach vorn setzt sich der Wulst bis vor die zweite Kiementasche und später bis in die Mundbucht fort; da jedoch die seitlichen Längsfalten vor dem ersten Kiemenbogen divergiren, laufen die Rinnen dort muldenförmig breit aus und hören daher eigentlich an jenem Bogen auf (Fig. 22). Dagegen erhalten sie eine Fortsetzung in einer rinnenförmigen Einsenkung auf jeder der beiden divergirenden Längsfalten bis zum sekundären Hyoidbogen, um dann in den aufsteigenden Schenkel der Wimperrinne überzugehen.

Der ventrale und der senkrechte Abschnitt der Wimperrinnen entwickeln sich also auf ganz verschiedenem Boden, der erste außerhalb jeder Kiementasche, und nur der andere im Bereich der ersten Kiementasche, so dass jedoch die ganze Bildung mit dem ventralen Stücke beginnt, d. h. von der Schilddrüse ausgeht und erst im weiteren Verlauf in die erste Kiementasche einbiegt. Aus allen diesen Beobachtungen ergibt sich also ganz evident die Selbständigkeit der Schlundwimperrinne und ihre Unabhängigkeit von dem hinter ihr liegenden Rudiment des Taschengrundes.

Darin stimmen die Wimperrinnen der Ammocoeten vollständig überein mit den ihnen homologen Schlundwimperrinnen der Tunicaaten (BALFOUR, SHIPLEY, DOHRN)¹, die ebenfalls vom Boden des Kiemendarmes ausgehend ihn vor den ersten Kiemenpalten umgürten. Endlich kann auch der ventrale Ausgangspunkt der Wimperrinnen aller Chordaten als ein homologer bezeichnet werden, da die Hypobranchialrinne der Mantelthiere und des *Amphioxus* mit der rinnenförmigen Schilddrüsenanlage der Neunaugen nach Form und Lage durchaus übereinstimmen (W. MÜLLER, SCHNEIDER). Um so weniger kann daher die Schilddrüse aus einem umgebildeten Kiemenpaar abgeleitet werden (DOHRN, 7 u. 10): sie ist eben eine umgebildete Hypobranchialrinne ohne jede Beziehung zu den Kiementaschen, erfährt in der

¹ Indem DOHRN diese Homologie gegen VAN BENEDEN und JULIN vertheidigte, hat er gleichzeitig die Aufstellung dieser Forscher, dass nicht die erste, sondern die zweite Kiementasche der Ammocoeten dem Spritzloch der übrigen Fische homolog sei, mit vollem Recht zurückgewiesen.

Metamorphose der Ammocoeten eine noch weiter gehende Rückbildung und erscheint bei den übrigen Vertebraten nur noch in dieser Endform, nachdem die ursprüngliche Rinnenform eben so wie die Wimperrinne auch auf den Embryonalstufen spurlos verschwunden sind¹.

Darin, dass die Hypobranchialrinne und die ihr angeschlossenen Wimperinnen bei den niederen Chordaten lebenslängliche, bei den Cyclostomen nur noch larvale Organe sind, die weiterhin sich in bloße Rudimente verwandeln (Schilddrüse)² oder ganz verschwinden (Wimperinnen), zeigt sich ganz klar, dass die Rückbildung dieser Organe von den niederen Chordaten zu den höheren fortschreitet. Dies steht nun im Gegensatz zu der bekannten Ansicht DOHRN's, dass die mit Wimperinnen ausgerüsteten Chordaten (Ammocoeten, Tunicaten, *Amphioxus*) jünger seien als die Wirbelthiere, insbesondere die Fische, die keine Wimperrinne besitzen. DOHRN ging eben davon aus, dass diese Wimperorgane als Umbildungsprodukte der ersten Kiementaschen nothwendigerweise deren vollständige Rückbildung mit einem vollkommenen Verschluss ihrer Öffnungen voraussetzten; folglich stellten die offen bleibenden ersten Kiementaschen oder die Spritzlöcher der Selachier und Ganoiden frühere Zustände dar als die in Wimperinnen verwandelten Taschen der Cyclostomen, woraus sich die Abstammung der letzteren und weiterhin auch der niederen Chordaten von Fischen mit Spritzlöchern und ohne Wimperinnen ergebe (10).

Ich brauche nicht zu untersuchen, ob diese Schlussfolgerung DOHRN's eine zwingende ist; denn nachdem sein Ausgangspunkt, die Identität der ersten Kiementasche und der Wimperrinne, sich als irrig erwiesen hat und vielmehr feststeht, dass die Entwicklung der Wimperrinne mit der vorausgehenden Rückbildung jener Tasche bei den Ammocoeten in keinem ursächlichen Zusammenhange steht, fällt mit

¹ Für den angegebenen Ursprung der Schilddrüse zeugt in zweiter Linie auch folgende Beobachtung. Die Larven, die sich bereits in den Sand eingewühlt haben, ernähren sich dort zuerst von Protozoen, und zwar so, dass diese im Kiemendarm in größerer Zahl in einen Ballen von schleimiger Substanz eingeballen und so festgehalten werden. Dies erinnert nun lebhaft an die Ernährungsweise der Tunicaten, bei denen die Schleimmasse von der Hypobranchialrinne abgesondert wird. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass die Schilddrüse der Ammocoeten als Homologon der Hypobranchialrinne auch noch dieselbe Funktion hat und den genannten Schleimbällen liefert.

² Die physiologische Anpassung der definitiven Schilddrüse an eine ganz neue Funktion beeinträchtigt nicht ihre morphologische Bedeutung als Rudiment eines früheren Zustandes.

der irrigen Voraussetzung auch die Schlussfolgerung. Dagegen beweist die oben angegebene Reihenfolge in der Ausbildung der fraglichen Organe, dass ihre Zustände bei den Wirbelthieren jünger sind als diejenigen bei den Tunicaten und Leptocardiern.

Während der geschilderten Rückbildung des Hyoidbogens und der ersten Kiementasche erleiden auch die übrigen Kiemenbögen und Taschen bemerkenswerthe Umbildungen. Der Grund jeder Tasche verschiebt sich nach hinten, so dass ihre Hinterwand ziemlich genau in eine Querebene des Körpers zu liegen kommt, während die entsprechend verbreiterte Vorderwand eine solche Ausbiegung erfährt, dass der von ihr überkleidete Kiemenbogen sich in zwei Abschnitte sondert, eine quergestellte innere Leiste und eine sagittal gestellte äußere Platte, die sich gegen ihren hinteren Rand merklich verjüngt (Figg. 9, 10, 20). Darauf beginnt der Kiemenbogen an der Grenze beider Abschnitte sich zu verdünnen, bis endlich nur noch eine dünne Membran (Verbindungshaut) beide Theile, nämlich die äußere Kiemenbogenplatte und den aus der inneren Leiste hervorgegangenen Kiementräger verbindet (Figg. 13, 23–26).

Die Verbindungshaut hört an der Decke und am Boden des Kiemendarmes auf; in dem Maße als sie auswächst, führt sie bestimmte Biegungen aus, die aus den Abbildungen zu ersehen sind (Figg. 25, 26, 30). In der Kiemenbogenplatte liegt das knorpelige Kiemenskelett, und zwar die absteigenden Knorpelspangen dicht am Ursprung der Verbindungshaut. Die Kiementräger dagegen enthalten die Kiemengefäße; und indem sie sich dorsal an die Aorta, ventral an die Kiemenarterienstämme anschließen, bilden sie die Brücken, auf denen die definitiven branchialen Verbindungen der Arterienstämme und der Aorta entstehen. Der Aortenbogen liegt in der Mitte des Kiementrägers, an der Wurzel der alsbald entstehenden Kiemen, und verwandelt sich später in die Kiemenarterie, während die Kiemenevene proximal von ihr im Rande des Kiementrägers entsteht¹.

¹ An der Decke und am Boden der Kiementaschen zeigen sich zwischen den Kiementrägern quere Wülste, die die Taschen an ihren Enden unvollkommen theilen, und deren Epithel aus hohen klaren Zellen besteht (Figg. 21, 22, 24). Diese Wülste erinnern einerseits eben so sehr an die Zungenbalken der Kiemenlöcher von *Amphioxus*, wie andererseits an die Anlagen der Thymus und der branchialen Epithelkörperchen bei den übrigen Wirbelthieren. Wenn diese Ähnlichkeiten mit wirklichen Homologien zusammenfallen, so bilden die Thymus etc. eben so wie die Schilddrüse die Rudimente eines völlig anders gegarteten Organs von *Amphioxus*.

An dem sekundären Hyoidbogen unterbleibt die Sonderung in Außenplatte, Verbindungshaut und Kiementräger, obgleich an ihm auch Kiemen hervorwachsen (Figg. 13, 23). Er bleibt ein kompakter Wulst, auf dessen Höhe die Wimperrinne verläuft; nur am Hinterende, im Umfange des ersten Kiemenloches, verdünnt er sich in derselben Weise wie die übrigen Kiemenbögen.

Der Durchbruch der zweiten bis achten Kiementasche nach außen erfolgt nur in der Mitte ihrer Höhe und innerhalb der Verbindung ihres Grundes mit der Oberhaut in Form von kurzen senkrechten Spalten (erste bis siebente Kiemenspalte). Wie die Kiementaschen sind auch ihre äußeren Öffnungen, die Kiemenspalten, schräg nach hinten gerichtet, so dass der dünne hintere Saum jedes Kiemenbogens wie ein Deckel über der zugehörigen Spalte liegt. Die Mündungen der Kiementaschen in den Darm bleiben bei den Ammonoeten weit (Fig. 30) und ziehen sich erst in der Metamorphose zu runden Löchern zusammen, indem die zwischenliegenden Ränder der Kiementräger sich zur seitlichen Wandfläche des definitiven Kiemendarmes ausdehnen, der sich dann bekanntlich vom übrigen Vorderdarm vollständig absondert.

Die eigentlichen Kiemen entstehen an der Vorderwand und der Rückwand der zweiten bis achten Kiementasche oder, was dasselbe ist, an der Rückwand des sekundären Hyoidbogens, an beiden Seiten der sechs freien Kiementräger und an der Vorderwand des letzten, an den Herzbeutel angewachsenen Kiemenbogens. Ihre Anlagen bestehen in fingerförmigen, annähernd sagittal, also nach vorn und nach hinten gerichteten Fortsätzen, den Kiemenfäden, die an jeder Wand in einer Reihe über einander liegen und in beiden Reihen desselben Kiementrägers mit einander alternieren (Figg. 27). Die Vorderreihen entwickeln sich im Allgemeinen etwas später und stehen weiter auswärts als die hinteren Reihen (Fig. 24). Der wulstige freie Rand des Kiementrägers mit der Kiemenvene bleibt frei. Später entstehen gleiche Kiemenfäden auch an der Decke und dem Boden der Kiementaschen, so dass diese allseitig mit Kiemen besetzt sind (Fig. 29).

Die Kiemenfäden beginnen als winzige Höckerchen zu sprossen, wenn die Kiemenarterien und Kiemenvenen in der Regel schon fertig sind, aber noch nicht die sie verbindenden, für die Kiemenfäden bestimmten Gefäßschlingen. Sobald der Höcker deutlich hervortritt, entsendet die Kiemenarterie in seinen distalen Rand einen Zweig, der eben nichts weiter ist als ein wandungsloser Spaltraum, der sich am Gipfel des Höckers verliert (Fig. 18). Gleichzeitig hat sich das

Epithel des Höckers auffallend verdünnt. Erst in zweiter Linie entwickelt sich am proximalen Rande des Höckers in ähnlicher Weise ein Venenzweig, der am Gipfel mit dem Arterienzweige zusammentrifft (Fig. 19); während der Höcker zum Kiemenfaden auswächst, bildet sich die Wand der erweiterten Gefäßschlinge vollends aus. Offenbar ist also bei der Kiemenbildung das Primäre die Wucherung des Mesenchyms und die Oberflächenvergrößerung des Epithels, denen sich die wandungslosen Blutbahnen und zuletzt Gefäße anschließen.

Ein zweites Stadium der Kiemenbildung beginnt in Larven von ca. 1 cm Länge und wird durch die Entwicklung von Seitenzweigen an jedem Kiemenfaden gekennzeichnet (Figg. 28, 29). Sie entspringen alternierend auf seiner oberen und unteren Seite, so dass er zum Stamm einer federförmigen Bildung (Fiederkieme) wird. Sie entwickeln sich eben so wie die Kiemenfäden und erhalten Gefäßschlingen, die vom Arterienzweig zum Venenzweig hinübergehen. Die zierlichen Längsdurchschnitte der Fiederkiemen geben aber kein ganz richtiges Bild von ihnen; denn wenn schon die jüngsten Kiemenfäden eine in frontaler Richtung verbreiterte Basis haben, so nimmt dies in der Folge immer mehr zu, da diese Basis stets bis an den freien Rand des Kiementrägers reicht und dieser letztere in derselben Richtung sich stetig verbreitert (Figg. 24—26). So wird der ursprüngliche Kiemenfaden oder der Stamm der Fiederkieme allmählich zu einem dreieckigen Blättchen, auf dessen beiden Flächen die Seitenzweige sitzen und sich mit ihnen von einem Rand zum andern ausdehnen, d. h. zu kleinen Leisten oder Rippen auswachsen. Dadurch erhält die Fiederkieme die Form eines zweiseitig quergerippten Kiemenblättchens.

Das dreieckige Kiemenblättchen wächst aber am proximalen Rande stärker als am distalen und stellt sich dadurch schräg zum Kiementräger, der seinerseits sich nach vorn biegt (Fig. 30). So kommt es, dass die queren Rippen schräg zur Fläche des Kiementrägers stehen und an der proximalwärts ausgedehnten Basis des Kiemenblättchens sogar rechtwinkelig auf sie stoßen. Obgleich also das, was Anfangs die Faden- und Federkieme darstellte, noch immer frei in den Raum der Kiementasche hineinragt, so ruft doch die angegebene Anordnung der Blattrippen den Eindruck hervor, als wenn jedes Kiemenblättchen mit dem distalen Rande seiner basalen Hälfte sich an den Kiementräger angelegt hätte und mit ihm verwachsen wäre.

In diesem Zustande erhalten sich die Kiemen der Ammonoeten,

abgesehen von einigen untergeordneten Formveränderungen, bis zur Metamorphose der ganzen Thiere, worauf die letzte Wandlung dieser Organe eintritt. Obgleich ich die letztere nicht direkt, d. h. während der Larvenmetamorphose selbst habe verfolgen können, so lässt sie sich doch aus dem Vergleich der Kiemen des Querders und des fertigen Neunauges mit genügender Sicherheit ermitteln.

Nach der Larvenmetamorphose sind an die Stelle der früheren Kiementräger und ihrer Verbindungshäute gleichmäßig dicke Scheidewände getreten, die von den äußeren Kiemenbogenplatten in ihrer ganzen Breite ausgehen und gerade nach innen und vorn ziehen (Fig. 31). In der Mitte jeder dieser Scheidewände spannt sich eine dünne muskulöse Platte zwischen dem absteigenden Kiemenknorpel und der weit medianwärts vorgerückten Kiemenarterie aus; dort spaltet sie sich in vier Platten, die divergirend zu den proximalen Enden beider Kiemenblattreihen ziehen. Zwischen diesen Platten und den Kiemen, sowie im proximalen Randwulst der Scheidewand befinden sich weite Bluträume, die, wie mir scheint, zuerst in der Kiemenbogenplatte entstehen und dann in die Verbindungshaut und den Kiementräger vordringen und sie dadurch zu der mächtigen Anschwellung bringen, wodurch der frühere Zwischenraum zwischen der Kiemenbogenplatte und der freien Kieme ganz verschwindet und diese mit ihrem distalen Rande der neuen Scheidewand bis zur Berührung genähert werden (vgl. Figg. 30, 31). Diese Annäherung beider Theile führt zu ihrer festen Verbindung: die früher in sagittaler Richtung frei in die Kiementasche vorragenden Kiemenblättchen sind nach der Metamorphose in ihrer ganzen Länge an die Scheidewände angewachsen.

Die physiologische Bedeutung jener weiten Bluträume ist nicht klar, obgleich sie sicherlich bei der eigenthümlichen Athmung der Neunaugen eine Rolle spielen. Vielleicht wirken sie wie Schwellkörper, um den weichen Scheidewänden vorübergehend (bei dem Einsaugen des Athemwassers?) einen größeren Halt zu verleihen und so eine bestimmte Stellung der Kiemen zu gewährleisten.

Von den sonstigen Bildungen des Kiemenapparates der Neunaugen erwähne ich nur noch die Umgebung der äußeren Kiemenlöcher (Fig. 32). Der deckelartige Saum der Kiemenbogenplatte, der sich von vorn über jedes Kiemenloch legt, ist keine Neubildung, sondern, wie ich zeigte, der ursprüngliche Hinterrand des Kiemenbogens und daher nun außen vom Ektoderm, innen aber vom Entoderm überzogen (Figg. 10, 13, 23, 30, 31). Wo er der wulstigen

hinteren Lippe des Kiemenlochs sich beinahe bis zur Berührung nähert, da liegt auch an dieser Lippe die Grenze von Ekto- und Entoderm. So verhalten sich die Kiemenlöcher schon an den jungen Ammocoeten und bleiben bis zur Larvenmetamorphose unverändert; erst nach derselben finde ich bemerkenswerthe Neubildungen an diesen Theilen, und zwar deutlicher an den großen wie an den kleinen Flussneunaugen. Unter dem konvexen Rande der deckelartigen Vorderlippe jedes Kiemenlochs ragt ein starker Zapfen vor, der in der Tiefe von der hinteren Lippe entspringt und einen ganz isolirten Stützknorpel enthält (Figg. 31—33); er mag als Hemmung für den aufliegenden Deckel dienen. Koncentrisch zu jenem Rande, aber in merklichem Abstände dahinter ist das Integument des Kiemenbogens zu einer Furche eingesunken, in der eine nicht ganz regelmäßige Doppelreihe von kleinen Hautzapfen steht. An diesen konischen oder etwas birnförmigen, aus beiden Hautschichten zusammengesetzten Papillen habe ich keine Textur bemerkt, die eine besondere Funktion andeutete. Man könnte sie allenfalls für eine Art von Reuse halten, die außen angebracht ist, weil bei den Neunaugen das Athemwasser durch die äußeren Kiemenlöcher in die Kiementaschen eintritt.

Unter dieser Papillenreihe verläuft eine Knorpelspange, die über und unter dem Kiemenloch in die Basis der Vorderlippe umbiegt und sich dort ringförmig schließt (Fig. 33). Diese Knorpelringe hat schon SCHNEIDER gezeichnet, ohne sie im Text zu erwähnen (31, Taf. X, Fig. 1). Sie haben natürlich die Bestimmung, die Wand des Kiemenlochs fester und elastischer zu machen; mit dem übrigen Skelett stehen sie in keinem Zusammenhang.

Aus der Entwicklungsgeschichte des Kiemenapparates von *Petromyzon* geht als wichtigstes Ergebnis hervor, dass die Kiemen ausschließlich innerhalb der ursprünglichen entodermalen Kiementaschen entstehen, also Darmkiemen sind, und dass die ektodermalen Außenseiten der Kiemenbögen, abgesehen von der späten Neubildung der Hautpapillen, unverändert bleiben. Die Kiemen beginnen als senkrechte Reihen von kurzen Kiemenfäden, die sich in Fiederkiemen und zweiseitig gerippte Kiemenblättchen verwandeln; erst in der Larvenmetamorphose verwachsen sie längs ihres ganzen distalen Randes mit der Taschenwand. — Die erste Kiementasche bildet sich vollkommen zurück, ohne in ein anderes Organ (Wimperrinne) über-

zugehen; eben so wird der ursprüngliche Hyoidbogen durch den ganz neugebildeten sekundären Hyoidbogen ersetzt.

Die Kiemen der Selachier.

Die noch geschlossenen primären Kiementaschen der Embryonen von *Torpedo ocellata* haben eine große Ähnlichkeit mit denen der Cyclostomen (Fig. 39); sie sind ebenfalls oben und unten über die Grenzen des Darmes hinaus erweitert, brechen aber in ihrer ganzen Höhe, also mit sehr langen Kiemenspalten, nach außen durch. Vor diesem Durchbruch ist die Außenseite aller Kiemenbögen ganz glatt; in ihrem Inneren befindet sich innerhalb eines dichten Mesenchyms eine cylindrische Muskelanlage und, wenigstens in den ersten Bögen, hinter ihr und etwas proximalwärts von ihr, die Anlage des Aortenbogens. Der Kieferbogen weicht nur darin von den übrigen Bögen ab, dass sein Muskelstrang und der Aortenbogen nicht wie bei jenen senkrecht, sondern in Folge der Kopfbeuge beinahe horizontal verlaufen (Fig. 48). Sobald nun die primären Kiemenspalten von vorn nach hinten fortschreitend sich öffnen, beginnt eine bemerkenswerthe Divergenz in der weiteren Entwicklung der Bögen. Der Kieferbogen behält die angegebenen Form- und Lagebeziehungen seiner Theile, dagegen verändern sie sich in den übrigen Bögen, und zwar zuerst im Hyoidbogen, dann in den Kiemenbögen (Fig. 40). Die Außenseite jedes Bogens wölbt sich stark vor, und der Aortenbogen rückt an die Hinterseite des Muskelstranges, der sich bereits in querer Richtung nach außen auszudehnen beginnt. Im weiteren Verlauf dieser Veränderungen (Fig. 41 ff.) werden die Muskelstränge zu quergestellten dünnen Platten mit einem verdickten äußeren und inneren Rand, und die Aortenbögen oder künftigen Kiemenarterien rücken hinter den Platten immer weiter gegen den Rand der äußeren Kiemenspalten vor (vgl. DOHRN, 4). Gleichzeitig zeigen sich die ersten Spuren der Kiemenvenen, je an der Vorder- und der Hinterseite der Muskelplatte und proximal von den Arterien; die hintere Vene verbindet sich an allen Kiemenbögen durch eine bis zwei Querkommisuren mit der vorderen, die dorsal in den ursprünglichen Aortenbogen mündet (Fig. 42, 64—66). An dieser Mündung löst sich darauf das darunter befindliche, längs der Kiemen verlaufende Stück des Aortenbogens von seiner dorsalen Fortsetzung ab, die der Vene zufällt, und wird zur Kiemenarterie. Im Hyoidbogen, der nur eine hintere Kiemenreihe entwickelt, mündet die hintere Vene in den Aortenbogen, während die vordere Vene kurz bleibt und durch eine Kommissur

mit der ersteren zusammenhängt¹. Im Kieferbogen entsteht nur eine Vene.

Während des Erscheinens der Venenstämme beginnt die Kiemenbildung am Hyoidbogen und den Kiemenbögen, etwas später am Kieferbogen. — Die erste Kiementasche öffnet sich nur in ihrer oberen Hälfte, dem späteren Spritzloch, und bleibt darunter, unmittelbar unter der sich bildenden Spritzlochkieme verschlossen, aber noch einige Zeit mit dem Ektoderm verlöthet. Dadurch lässt sich nachweisen, dass diese Kieme proximal von der Verlöthung des Ektoderms und Entoderms, also innerhalb der Kiementasche entsteht und rein entodermalen Ursprungs, eine Darmkieme ist (Figg. 48—50). Sie besteht wie alle übrigen Kiemen aus fingerförmigen Kiemenfäden, die sich an der Innenseite des Bogens von außen nach innen an einander reihen und mit ihren freien Enden aufwärts wachsen. Der längs dieser Kiemen verlaufende erste Aortenbogen wird wie in den übrigen Visceralbögen zur Arterie, und die einfache Vene entsteht als Neubildung aus mehreren Stücken proximal von ihr und etwas tiefer (Figg. 48, 65). Sehr bald schwindet jedoch die untere Hälfte des ersten Aortenbogens von seinem Ursprung an bis gegen die Spritzlochkieme² und wird durch eine Kommissur von der vorderen Hyoidvene her ersetzt (Fig. 66); in Folge dessen erhält diese Kieme nur arterielles Blut aus der Hauptvene des Hyoidbogens, verliert also ihre respiratorische Funktion und wird bei manchen Selachiern bis zum vollständigen Schwund zurückgebildet. Sie darf daher als rudimentäres Organ bezeichnet werden. — Die dorsale Fortsetzung des ersten Aortenbogens löst sich gleichzeitig von der Carotis ab.

So wie die Kiemenarterien der übrigen Bögen anders verlaufen als die Arterie des Kieferbogens, nämlich nicht an der Innenseite, sondern an der Außenseite jedes Bogens, so nehmen auch die zugehörigen, allein dauernd athmenden eigentlichen Kiemen eine andere Lage ein als die Spritzlochkiemen, sie liegen ausschließlich längs der Ränder der äußeren Kiemenspalten (Figg. 41—44). Nur lässt es sich nicht überall unzweifelhaft entscheiden, ob die Kiemenfäden außerhalb oder innerhalb jener Ränder, aus dem Ektoderm oder dem Entoderm entstehen; denn da sich die Kiemenspalten lange vor dem Beginn der Kiemenbildung öffnen, und die gleichzeitige Vorwölbung

¹ DOHRN giebt ausdrücklich nur eine Hyoidvene an (6), was ich aber nicht bestätigen kann.

² Bevor dieses Stück ganz verschwunden ist, läuft es unterhalb des Spritzloches in unregelmäßige Lakunen aus, wie sie bereits DOHRN erwähnte (6, p. 7).

der Außenseite der Bögen die Spaltenränder glättet und verwischt, so fehlen oft die sicheren Merkmale der fraglichen Grenze. Wie schon erwähnt, haben sich alle früheren Forscher für den entodermalen Ursprung aller Kiemen der Selachier ausgesprochen; ich finde aber dafür weder in ihren Untersuchungen noch in meinen eigenen Präparaten irgend einen strikten Beweis, dagegen wenigstens an einzelnen Stellen bestimmte Merkmale des Gegentheils.

Die Torpedo-Embryonen von ca. 7 mm Länge besitzen am Hyoidbogen und den drei ersten Kiemenbögen bereits kurze Kiemenfäden, am vierten Kiemenbogen aber noch nicht (Figg. 41—44). Er steht auch sonst in der Entwicklung zurück, hat erst eine flache, nicht vorgewölbte Außenseite und daher noch deutliche Ränder an den ihn einfassenden Kiemenspalten. Sein Vorderrand steht nun so weit hinter der ihn überragenden Kiemenanlage des vorausgehenden Bogens zurück, dass an ihrem ektodermalen Ursprung außerhalb der ursprünglichen Kiemenspalte kaum zu zweifeln ist (Figg. 43, 44). Dasselbe zeigt sich am vierten und fünften Kiemenbogen von etwas älteren Embryonen von *Mustelus* und *Pristiurus*.

Ein weiteres Merkmal der fraglichen Grenze bieten die in ihrer Lage vor der Muskelplatte beständigen Kiemenbogennerven. Derjenige des Hyoidbogens verläuft entlang der ganz unverkennbaren Grenze der ersten Kiementasche am Spritzloch und unter ihm, wo die Tasche geschlossen, aber mit der Oberhaut verlöthet ist (Fig. 45); man darf daher annehmen, dass auch die übrigen Kiemennerven die Lage der ursprünglichen Kiemenspaltenränder bezeichnen, wonach die Kiemen außerhalb derselben im Bereich des Ektoderms entstanden (Figg. 41, 46, 47). Ihre Hautkiemennatur erweist sich also auch nach diesem Merkmal als sehr wahrscheinlich, während nichts sie als Darmkiemen erscheinen lässt.

Unter diesen Umständen wird jene aus der Beobachtung sich ergebende Wahrscheinlichkeit durch die Vergleichung mit den Ganoiden und Teleostiern zur Gewissheit, indem die offenbar gleichartigen Kiemen dieser Fische, wie ich zeigen werde, ganz evident Hautkiemen sind. Dieselbe Evidenz fehlt aber den Selachiern desshalb, weil ihre Kiemen durch eine besondere Entwicklung der Außenseite der Bögen (s. u.) bis an den Rand der Kiemenspalten verdrängt werden.

Die jüngsten höckerartigen Anlagen der Kiemenfäden entstehen bei den Selachiern in der Regel früher als die zugehörigen Gefäßschlingen (Fig. 51), die von den Kiemenarterien ausgehen, den distalen

Rand der Kieme durchlaufen und an ihrem Ende in die Kiemenvene des proximalen Randes umbiegen (Figg. 46, 47). — Jeder freie Kiemenbogen trägt zwei Kiemenreihen, der Hyoidbogen nur eine hintere Reihe; sie sind von Anfang an getrennt durch die Vorwölbung der Außenseite des Bogens, die sehr bald eine mittlere Längskante erhält und mit dieser schräg nach hinten gerichtet immer weiter auswächst. Die Muskelplatte zieht sich bis in jene Kante hinein. Bei diesem Wachstum bleiben die Basen der Kiemenfäden mit der sie trennenden Basis der Vorwölbung, dem Kiemenseptum, verbunden und dehnen sich zugleich mit ihm in der genannten Richtung aus (Fig. 47). Wo sie sich von dem Septum trennen, um als die sogenannten »äußeren Kiemenfäden« frei nach außen hervorzutreten, da beginnt auch der freie Außentheil des Septum, der bei fortdauerndem Wachstum sich deckelartig über den dahinter liegenden Zwischenraum zweier Septen mit den angeschlossenen Kiemen ausbreitet und durchweg als Kiemendeckel bezeichnet werden kann, da er am Hyoidbogen zweifellos das Homologon des gleichnamigen Theiles der Ganoiden und Teleostier ist.

Die hinteren Kiemenreihen jedes Bogens erscheinen nicht nur früher als die vorderen, sondern wachsen auch allein in die langen Fäden aus, die den Kiemendeckel überragen (Fig. 34); die freien Enden der vorderen Kiemenfäden erreichen nicht einmal seinen freien Rand. Im Übrigen ist aber die Entwicklung beider Reihen dieselbe. Die mit dem Septum verwachsenen Basen der Kiemenfäden verlängern sich mit seinem Wachstum fortdauernd, und es ist nicht wahrscheinlich, dass Theile der freien Fäden sich ihm anlagern. Die letzteren schrumpfen allmählich bis auf ein ganz kurzes Ende ein, so dass die angewachsenen Basen die eigentlichen Anlagen der definitiven Kiemen darstellen. Sie bilden sich in der Folge eben so aus wie die Kiemenfäden der Cyclostomen: an der Ober- und der Unterseite jedes Fadens erscheinen mit einander alternirende Vorsprünge, die sich in Querleisten oder Rippen verwandeln, während der Faden selbst sich entsprechend abplattet und so zum quergeschnittenen Kiemenblättchen wird. Die Zwischenstufe der freien Fiederkieme wird bei den Selachiern nur durch das genannte übrig bleibende Ende des freien Fadens repräsentirt, an dem die zweizeiligen Querrippen sich in der Form von dreieckigen Blättchen entwickeln.

Zur Vollendung des typischen Kiemenapparates der lebenden Selachier gehören noch das Kiemenskelett und die Verbindungen der Kiemendeckel. Die knorpeligen »Kiemenbögen« entstehen einwärts

von den Kiemengefäßen und hinter den Muskelplatten (Fig. 47), die Kiemenstrahlen in den Septen ebenfalls an der Hinterseite der Muskelplatten; die Existenz der Strahlen ist daher an diejenige der Septen gebunden. — Die oberen und unteren Abschnitte jedes Kiemendeckelrandes legen sich bekanntlich an die folgenden Kiemendeckel an und verwachsen mit ihnen, so dass die ursprünglich nach oben und unten weit offenen Zwischenräume zwischen den kientragenden Septen und den Kiemendeckeln der auf einander folgenden Bögen nach außen sackförmig abgeschlossen werden, bis auf je einen beschränkten schlitzförmigen Zugang unter dem freibleibenden mittleren Abschnitt des Kiemendeckelrandes. So entstehen aus den embryonalen offenen Kiemenfächern der Selachier die die Kiemen beherbergenden Kiemensäcke mit ihren äußeren Kiemenslöchern als durchaus sekundäre Bildungen an der Außenseite der ursprünglichen Körperwand. Es sind Schutzvorrichtungen für die Hautkiemen, die nach ihrer Entwicklung und Funktion mit den Kiemendeckelbildungen der übrigen Fische im Allgemeinen übereinstimmen. — Die entodermalen Kiementaschen, von denen doch die ganze Kiemenentwicklung ausgeht, ziehen sich bei den Selachiern zu der Auskleidung der inneren Mündungen der sekundären Kiemensäcke in den Darm zusammen, was eben eine weitgehende Rückbildung bedeutet.

Die Kiemen der Ganoiden.

SALENSKY hat in seiner Entwicklungsgeschichte von *Acipenser ruthenus* die Entstehung der Kiemen nur ganz flüchtig, und die Frage, ob sie entodermalen oder ektodermalen Ursprungs sind, überhaupt nicht berührt. Ich selbst habe nur wenige Entwicklungsstufen der Kiemen von *Acipenser sturio* untersuchen können, die aber zu einer ganz bestimmten Beantwortung jener Frage genügen.

An den jüngsten dieser Stör-Embryonen (Fig. 52) war der Kiemendarm noch größtentheils solid und niedrig; die drei bis vier Paare meist ebenfalls solider Kiementaschen erweiterten sich jedoch distalwärts wie bei den Selachiern. Die erste Kiementasche, das künftige Spritzloch, erreichte noch nicht das glatt darüber hinziehende Ektoderm; die zweite Tasche war bereits spaltförmig ausgehöhlt und bildete mit dem rinnenförmig eingesenkten Ektoderm eine dicke Verschlussmembran (vgl. Figg. 53—55). Diese Einsenkung rührte aber offenbar von einer wulstigen äußeren Vorwölbung des Hyoidbogens oder seinem Kiemenwulst her, was sich auch, nur in

schwächerem Maße an den beiden folgenden Bögen wiederholte. Die dritte und vierte Tasche waren wieder solid und unvollkommen entwickelt.

Im Kieferbogen, dem Hyoidbogen und den zwei ersten Kiemenbögen waren die Aortenbögen fertig und lagen in der Mitte des Bogens; distal von ihnen zeigten sich die ersten Spuren neuer Gefäße (s. u.).

Auf der folgenden Stufe (Fig. 53) ist die angegebene Aushöhlung der zweiten Kiementasche so weit vorgeschritten, dass sie stellenweise nach außen durchgebrochen war; wo die Verschlussmembran aber noch bestand, befand sie sich in der Mitte zwischen dem Aortenbogen und den Kiemenwulsträndern des Hyoid- und ersten Kiemenbogens. Ihre Kiemenwülste sind also bis zur Verschlussmembran mit Ektoderm überkleidet. Die übrigen Kiementaschen und -bögen waren noch indifferent und die Gefäße dieselben wie vorher.

Die nächst älteren Embryonen mit völlig ausgehöhltem Kiemendarm besitzen schon Kiemenanlagen in Gestalt kurzer höcker- oder fingerförmiger Fortsätze, die später zu Kiemenfäden auswachsen (Fig. 54). Am Hyoidbogen sitzen sie in einer Reihe an der Hinter- oder Innenseite seines Kiemenwulstes (Kiemendeckelkieme) und so weit außerhalb der noch stellenweise erhaltenen aber verdünnten Verschlussmembran, dass an ihrem ektodermalen Ursprung nicht zu zweifeln ist. Der freie Rand des hyoidalen Kiemenwulstes ist als eine schwache Vorwölbung nach außen von den Kiemenanlagen und etwas vor ihnen sichtbar. Am ersten Kiemenbogen treten beide Kiemenreihen, wie es scheint, gleichzeitig und mit ihren Basen eng verbunden aus dem Kiemenwulst hervor, so dass sie ihn und somit die ganze ektodermale Außenseite des Bogens vollständig verdecken. Dass sie tatsächlich auf die Oberhaut beschränkt bleiben, wird durch ihre Lage außerhalb der Verschlussmembran bewiesen. Die Kiemenanlagen des zweiten Kiemenbogens waren nur an einer Stelle als eine schwache Gabelung des Kiemenwulstrand es sichtbar; die übrigen Bögen besaßen noch keine Kiemenanlagen. — Die Gefäße dieser Embryonen waren wegen der mangelhaften Konservierung der letzteren nicht gut zu verfolgen; dadurch entsteht aber, wie sich zeigen wird, keine Lücke in der Beobachtung ihrer fortlaufenden Entwicklung.

Auf der letzten mir zu Gebote stehenden Entwicklungsstufe von *Acipenser sturio* (Figg. 55, 56) waren alle beschriebenen Bildungen des Kiemenapparates noch etwas weiter entwickelt und nach hinten

weiter vorgeschritten. Die erste Kiementasche war hohl, aber noch ohne Kiemenanlagen, die also merkwürdigerweise später auftreten als die Pseudobranchie der Teleostier (s. u.). Bei der Übereinstimmung in den topographischen Verhältnissen jener Tasche beim Stör und den Teleostiern kann aber die Spritzlochkieme des ersteren nicht anders als bei den Knochenfischen, nämlich nur als Darmkieme entstehen (s. u.). — Die Hautkiemen des Hyoidbogens derselben Stör-embryonen sind noch mäßig lang und liegen nahe am äußersten Rande des frei bleibenden Kiemenwulstes, der später zum hyoidalen Kiemendeckel auswächst. Die längsten und meisten Kiemen befinden sich am ersten Kiemenbogen; es sind zwei Reihen mit einander alternirender Kiemenfäden, die theilweise schon mit sehr kurzen Seitenzweigen besetzt sind (Fiederkiemen). Auch der zweite Kiemenbogen trägt zwei Reihen von Kiemenfäden, die jedoch noch keine Seitenzweige besitzen, dafür aber eben so wie die Fiederkiemen des ersten Bogens sich schon abzuplatten beginnen (Kiemenblättchen). Der dritte Bogen zeigt nur in seiner Mitte die ersten Spuren von Fortsätzen an seinem Kiemenwulst. Überall kommen Reste der Verschlussmembran vor, die den ektodermalen Charakter der nach außen davon befindlichen Kiemen wiederholt bestätigen.

In diesem Stadium war zu den früher genannten vier Aortenbögen noch ein fünfter im dritten Kiemenbogen hinzugekommen, der sechste Aortenbogen war jedoch nur in seinem dorsalen Abschnitt angelegt (Fig. 68). Alle Aortenbögen des Störs entspringen Anfangs aus dem einfachen Arterienstamm und steigen zu der Aorta ihrer Seite hinauf; nur der erste Aortenbogen neigt sich wie bei den Selachiern stark nach vorn. Schon auf den zwei ersten Entwicklungsstufen sah ich im Hyoidbogen und dem ersten Kiemenbogen einzelne kleinste Seitenzweige vom Aortenbogen in den Kiemenwulst eintreten (Figg. 52, 53); sie bestanden aber zunächst nur in feinen und unregelmäßigen Mesenchymlücken (Fig. 57), die sich erst auf den folgenden Stufen in wirkliche Gefäße verwandelten. Genau dasselbe zeigte sich später in den hinteren Kiemenbögen. Einige jener Gefäßanlagen waren gegen die Stellen gerichtet, wo etwas später die Kiemen erschienen; andere durchzogen aber die Mittelebene des Kiemenwulstes, bogen am Ende nach oben oder unten um und verbanden sich zu einem dem Aortenbogen parallelen äußeren Gefäßstamm, der also durch eine oder mehrere, bald vergängliche Anastomosen mit dem ersteren zusammenhing (Figg. 67, 68). Doch kann dieser Gefäßstamm auch aus den umgebogenen Enden der für die Kiemen bestimmten

Gefäßschlingen oder selbst ganz ohne Zusammenhang mit anderen Gefäßen aus mehreren getrennten Stücken entstehen.

Früher oder später verbindet sich dieses distale Gefäß mit der Wurzel des Aortenbogens, dicht über seinem Ursprung vom Arterienstamm (Fig. 68), ferner mit allen Gefäßschlingen der vorderen und hinteren Kiemen (Figg. 55, 56), um am dorsalen Ende des Kiemenbogens an den letzten Kiemen aufzuhören. So wird es zur Kiemenarterie, während der primäre Aortenbogen sich in die Kiemenvene verwandelt. Bei der Schrägstellung der Querachsen aller Kiemenbögen liegt die proximale Kiemenvene etwas vor der distalen Arterie.

Der Hyoidbogen verhält sich gerade so wie die Kiemenbögen; da jedoch seine Schrägstellung später in eine geradezu sagittale Stellung übergeht, liegt seine Vene oder der zweite Aortenbogen ganz merklich vor der Arterie. An einem Embryo der zweiten Stufe sah ich von dieser Vene einen queren Gefäßstamm entspringen, der auf den ersten Aortenbogen unterhalb der ersten Kiementasche gerichtet war, ihn aber erst auf den folgenden Stufen erreichte (Figg. 67, 68). Diese Anastomose entspricht derjenigen, die bei den Selachiern die Hyoidvene mit dem ersten Aortenbogen verbindet, jedoch mit dem Unterschied, dass die Hyoidvene der Selachier neben dem hyoidalen Aortenbogen sekundär entsteht, die Hyoidvene des Störs aber mit dem zweiten Aortenbogen identisch ist (vgl. Figg. 66, 68). — Nach der Herstellung der genannten Anastomose atrophirt auch beim Stör der unter der ersten Kiementasche befindliche Abschnitt des ersten Aortenbogens, so dass die später entstehende Spritzlochkieme von Anfang an kein venöses Herzblut, sondern nur das arterielle Blut aus der hyoidalen Kiemenvene erhält und niemals eine respiratorische Funktion ausübt. — Nur einmal fand ich in einem Embryo der letzten Stufe, und zwar nur einseitig, eine Anastomose zwischen der Vene und Arterie des Hyoidbogens genau in der Höhe der vorhin beschriebenen Anastomose der ersteren mit dem ersten Aortenbogen; wenn eine solche nach meinen Befunden ausnahmsweise gebildete Verbindung sich erhalten sollte, so würde durch sie der Spritzlochkieme neben dem arteriellen Blut auch halbvenöses zugeführt werden, was mir aber von keinem Belang erscheint. — Die Sonderung von Arterie und Vene der Spritzlochkieme war an meinen Stör-embryonen noch nicht eingetreten.

Die vollständige Trennung der Kiemenvenen und -arterien von einander, d. h. die Ablösung des ventralen Endes der Vene von der Wurzel des Aortenbogens, die alsdann sich nur in die Arterie fort-

setzt, habe ich nur am Hyoidbogen gesehen (Fig. 68). Auch fehlten an meinen ältesten Embryonen immer noch die zwei letzten Kiemenarterien. Trotzdem kann es wohl keinem Zweifel unterliegen, dass die vermissten Bildungen in noch älteren Embryonen in derselben Weise entstehen, wie ich es an den vorausgehenden Bögen beschrieb. — Die Gefäße der Kiemenblättchen vertheilen sich in der gewöhnlichen Weise, so dass die Arterienzweige den Innenrand, die Venenzweige den Außenrand der Blättchen einnehmen.

Wenn man an demselben Kiemenbogen die noch kiemenlosen und die mit Kiemenanlagen besetzten Strecken mit einander vergleicht, so überzeugt man sich leicht, dass der Kiemenwulst mit seiner ganzen Oberfläche in die beiden Kiemenreihen auswächst, so dass er ihre verbundenen Basen darstellt; von einem besonderen Septum zwischen ihnen ist nichts zu sehen, und wenn später ihre Verbindung weit über die in der Kiemenbasis zurückbleibenden Gefäßstämme hinausreicht, so ist dies nicht durch ein vorgebildetes besonderes Septum vermittelt, sondern bloß eine Folge der fortschreitenden Verwachsung der Kiemenreihen selbst. Dies lässt sich auch rein anatomisch belegen, und wie ich finde, besonders klar bei *Polypterus*, dessen paarig zusammengehörende Kiemenreihen bis zur halben Höhe der Blättchen mit einander verwachsen, oder, wie es gewöhnlich heißt, an ein Septum angeheftet sind. In der proximalen Hälfte dieses Verbindungsgewebes verlaufen in einer Reihe über einander die Anfangsstücke der für die Blättchen bestimmten Arterienzweige, ehe sie sich seitwärts biegen, und zwischen diesen Gefäßen stoßen die dicken Kiemenstrahlen beider Kiemenreihen zusammen. Sowohl die Arterien wie die Strahlen, die sich gleicherweise in die freien Außenhälften der Kiemenblättchen fortsetzen, gehören aber, wie auch die Entwicklung des Störs und der Knochenfische beweist, den Kiemenblättchen selbst an; proximal ist also für ein Septum überhaupt kein Platz. Daher kann auch die bindegewebige, von einigen Muskelfasern durchsetzte distale Hälfte des Verbindungsgewebes kein selbständiges, vom Kiemenbogen ausgehendes Septum darstellen. Daraus ergibt sich der einfache Schluss, dass das bezeichnete Verbindungsgewebe der Ganoiden, wenn man es auch Septum nennen will, mit dem selbständigen, in den freien ektodermalen Kiemendeckel sich fortsetzenden Kiemenseptum der Selachier nichts gemein hat.

Ganz anders verhält sich der Hyoidbogen, dessen Kiemenwulst nur an der hinteren oder inneren Seite in die Kiemendeckelkieme

auswächst, an der anderen Seite aber frei bleibt und daher neben jener Kieme zum Kiemendeckel auswachsen kann, der denen der Selachier durchaus homolog ist.

Das Kiemenskelett des Störs stimmt mit demjenigen der Knochenfische überein. Die Kiemenspangen entstehen in der inneren Hälfte jedes Kiemenbogens und liegen zuletzt der Schleimhaut des Kiemendarmes an; die zweireihigen Kiemenstrahlen gehören aber den Kiemenblättchen selbst an und können daher den Septalstrahlen der Selachier nicht gleichwerthig sein. Die Kiemenstrahlen des Störs bestehen aus je einem stärkeren Knorpelfaden, der den Innenrand des Blättchens durchzieht und feine, dicht gedrängte Zinken trägt, die sich durch die ganze Breite des Blättchens bis zu seinem Außenrande erstrecken¹. Die Kiemenstrahlen von *Polypterus* nehmen ebenfalls die ganze Breite des Kiemenblättchens ein, sind aber nicht kammförmig wie bei *Acipenser*, sondern solid bandförmig.

Schon an den zuletzt beschriebenen Störembrionen ist das Schicksal der ursprünglichen Darmkiementaschen nicht mehr zu verkennen, sie verwandeln sich in die engen Schlitzze, die vom Kiemendarm bis zur Basis der Kiemenreihen ziehen, Anfangs noch relativ tief sind, aber später in Folge der überwiegend sagittalen Verdickung der Bögen als unmittelbare Spaltöffnungen des Darmes erscheinen. Es ist dies dieselbe Rückbildung der Taschen wie bei den Selachiern.

Die Kiemen der Teleostier.

Die Entwicklung der Teleostierkieme habe ich zusammenhängend an Lachsembrionen studirt. Sie verläuft im Allgemeinen eben so wie beim Stör; es sollen daher im Folgenden wesentlich nur einzelne Abweichungen hervorgehoben und einige Ergänzungen hinzugefügt werden.

Die erste Kiementasche ist eben so wie beim Stör angelegt und erreicht Anfangs selbst das Ektoderm zwischen dem Kiefer- und dem Hyoidbogen (Fig. 58). Gegen den Kiemendarm ist sie weit geöffnet und an dem Vorderrand dieser Öffnung zeigt sich schon an Embryonen mit einer völlig unverdeckten Kiemengegend eine wulstige Verdickung des Epithels als erste Anlage der Pseudobranchie, die folglich unzweideutig eine Darmkieme ist.

Sehr bald beginnt die Rückbildung der Tasche, indem ihr Grund sich von der Oberhaut zurückzieht und ihre proximalen Theile sich

¹ STANNIUS hat diese kammförmigen Kiemenstrahlen gekannt, aber sehr unklar beschrieben (33, p. 212).

an die Seitenwand des Kiemendarmes umschlagen. Dadurch geräth auch die Anlage der Pseudobranche in dieselbe Lage und scheinbar vor die Kiementasche, während sie thatsächlich sich nur vor dem noch allein kenntlichen Taschengrund befindet (Fig. 60). Zuletzt verschwindet auch dieser im Bereich der Pseudobranche völlig. — Ihre Kiemenfäden knospen wie bei der Spritzlochkieme der Selachier in einer Reihe von außen nach innen hervor (Fig. 35) und verlängern sich dann gerade aufwärts, wobei sie bis auf ihre oberen Enden mit der Darmwand verwachsen. Daher verlaufen auch die Arterien und Venen der Kiemenfäden und -blättchen in senkrechter Richtung, die Gefäßstämme der ganzen Pseudobranche aber ungefähr horizontal, so dass alle ihre Lagebeziehungen denen der übrigen Kiemen entgegengesetzt sind, — ein deutliches Merkmal dafür, dass die erste Kiementasche durch die starke Kopfbeuge nach vorn umgelegt ist. — Die bereits besprochene Homologie der Pseudobranche mit der Spritzlochkieme ergibt sich aus der Entwicklungsgeschichte ganz von selbst.

Die beschriebene erste Anlage der Pseudobranche entsteht früher als ihre Gefäße, die erst dann aus dem ersten Aortenbogen hervortreten, wenn die einzelnen Kiemenfäden aus dem Wulst hervortreten.

Der Hyoidbogen der Knochenfische bildet bekanntlich keine Kieme; denn die ihm früher zugesprochene Pseudobranche gehört eben dem Kieferbogen an. Der hyoidale Kiemendeckel der Knochenfische ist ein vollkommenes Homologon desjenigen der Ganoiden. — Auch die Kiemenbögen der Knochenfische entwickeln sich in allen wesentlichen Stücken eben so wie beim Stör und tragen ebenfalls nur Hautkiemen. Denn obgleich die Verschlussmembranen, die ich vom Stör beschrieb, den Lachsembryonen mit seltenen Ausnahmen fehlen, und somit das bequemste Mittel zur Abgrenzung von Haut- und Darmepithel in Wegfall kommt, so beweisen doch schon die Kiemenwülste, die die ganze Außenseite der Kiemenbögen in Anspruch nehmen und eben so wie beim Stör in die Kiemenbildung vollständig aufgehen, dass diese eine ektodermale ist (Figg. 59—61). An jedem Kiemenwulst zeigt sich kurz vor dem Erscheinen der Kiemenfäden, also zuerst nur im mittleren Theil des Bogens eine stumpfe Längskante, und auf jeder Seite der letzteren eine nach innen vorgewölbte Epithelverdickung (Figg. 60, 61). Anfangs zieht der Aortenbogen noch ganz glatt unter den Epithelpolstern dahin; dann erscheint stellenweise ein Zipfel des Gefäßes, der gegen ein

Polster gerichtet ist und alsbald die Erhebung einer höckerförmigen Kiemenanlage zur Folge hat. Will man die Kiemenbildung erst mit diesen Höckern beginnen lassen, so geht die Gefäßbildung voraus; mit eben so viel oder noch größerem Recht kann man jedoch schon in der Epithelverdickung eine Vorbereitung zur Kiemenbildung erblicken.

Auch bei den Teleostiern alterniren die Kiemenfäden in den beiden Reihen jedes Bogens mit der Maßgabe, dass die Vorderreihen später entstehen und in der Entwicklung etwas zurückbleiben (Fig. 62). Dies tritt bei *Salmo* wenig hervor, sehr deutlich aber bei *Esox lucius* (Fig. 37). Jeder Kiemenfaden treibt nach oben und unten ebenfalls alternirende Seitenzweige, zuerst an seiner Wurzel und dann langsam distalwärts fortschreitend, so dass die dadurch entstehende Fiederkieme einige Zeit ein glattes Ende, den Rest des einfachen Fadens behält. Beim Lachs ist dieses Bild weniger prägnant, weil dort die Kiemenfäden dick und die Seitenzweige kurz sind und sehr früh vorrücken (Fig. 36). Bei *Esox* fand ich wenigstens die Endfäden lang (Fig. 37), die auffälligsten derartigen Kiemen dagegen bei *Cobitis* (Fig. 38), worüber ich schon vor Jahren berichtete (15). Die langen dünnen Endfäden, die bei den jungen Fischen noch bis an den Rand des fertigen Kiemendeckels reichen, sind natürlich die vollkommenen Homologa der »äußeren Kiemen« der Selachierembryonen.

Die Verwandlung der Fiederkieme in ein Kiemenblättchen erfolgt bei *Salmo* viel früher als bei *Esox* und *Cobitis*, und zwar in derselben Weise wie bei den Cyclostomen, Selachiern und Ganoiden. Das Stämmchen der Fiederkieme oder der ursprüngliche Faden verbreitert sich rechtwinkelig zu den Seitenzweigen und zieht dabei diese letzteren zu queren Leisten oder Rippen aus. Am Innenrande jedes Kiemenblättchens entwickelt sich ein glattes Knorpelstäbchen, ebenfalls Kiemenstrahl genannt, obgleich eine Homologie mit den septalen Strahlen der Selachierkieme eben so wie bei den Ganoiden ausgeschlossen ist (Fig. 63).

Die Kiemengefäße von *Salmo salar* entwickeln sich im Allgemeinen so wie beim Stör, zeigen aber einige interessante Abweichungen. — Weder der Kieferbogen noch der Hyoidbogen des Lachses enthält zu irgend einer Zeit einen vollständigen Aortenbogen, wie ich es bezüglich des Kieferbogens schon vor langer Zeit in Bestätigung VOGT's angegeben habe, und DOHRN neuerdings anerkannt hat (8, p. 166). Der erste Ast des Arterienstammes verläuft im

vorderen Theil des Hyoidbogens zwar so wie der hyoidale Aortenbogen des Störs, biegt aber im Niveau der Pseudobranchie nach vorn um, umgreift das Hyomandibulare und zieht längs der Anlage jener Kieme nach vorn und innen, um in die vorderen Ausläufer der Aorta oder die innere Carotis zu münden (Figg. 35, 60, 69). Dieser letztere Verlauf unseres Gefäßes entspricht also vollkommen der dorsalen Hälfte des ersten Aortenbogens von *Acipenser*, und die Verbindung mit dem hyoidalen Gefäßstamme der gleichen Anastomose zwischen den beiden ersten Aortenbögen des Störs (vgl. Figg. 68, 69). Da die untere Hälfte des ersten Aortenbogens beim Stör eben so wie bei den Selachiern bald schwindet, so darf angenommen werden, dass das vollständige Fehlen dieses rudimentären Gefäßstückes bei *Salmo* nur das Endstadium seiner allgemeinen Rückbildung ist, die sich durch die Rückbildung der zugehörigen Kieme leicht erklärt. *Salmo* besitzt also in seinem Kieferbogen denselben halben (oberen) Aortenbogen mit dem Anschluss an den hyoidalen Aortenbogen wie die vorgeschrittenen Embryonen des Störs.

Die Sonderung der Gefäße in der Pseudobranchie des Lachses geht anders vor sich als in seinen Kiemenbögen und entspricht vielmehr der Gefäßbildung an der Spritzlochkieme der Selachier und daher wahrscheinlich auch des Störs, wo ich sie nicht habe verfolgen können. Das der Pseudobranchie anliegende Stück des ersten Aortenbogens des Lachses wird zur Arterie; die Vene entsteht nachträglich und etwas unterhalb der Arterie, entspringt aus ihr mit zwei sie umgreifenden Wurzeln, oberhalb der Kieme, und erreicht sie wieder dicht vor ihrer Mündung in die Carotis (Fig. 35). Nachdem diese Vene sich an ihrem Ursprung abgelöst hat, atrophirt das Stück des Aortenbogens zwischen der Pseudobranchie und der Einmündung der Vene (Fig. 71). Die Anlage der Venenzweige in den Kiemenfäden der Pseudobranchie sind Anfangs ohne Zusammenhang mit den Stammgefäßen.

Der hyoidale Aortenbogen von *Salmo* unterscheidet sich von der Hyoidvene des Störs dadurch, dass er bei der Abwesenheit einer hyoidalen oder Kiemendeckelkieme überhaupt kein Kiemengefäß ist und über seiner Anastomose zur Pseudobranchie keine dorsale Fortsetzung hat, die offenbar zugleich mit jener Kieme schwand (Figg. 68 bis 71). Er ist also ebenfalls von Anfang an nur ein halber (unterer) Aortenbogen. Doch bildet sich im hinteren Abschnitt des Hyoidbogens von *Salmo* ein zweites Gefäß, das sich mit beiden Enden des eigentlichen Aortenbogens verbindet, jedoch zu Ende der Embryonal-

zeit wieder vergeht. Dieses rudimentäre Gefäß kann nach seiner Lage nur mit der Hyoidarterie des Störs verglichen werden und bestätigt das Vorhandensein einer Kiemendeckelkieme bei den Vorfahren der heutigen Teleostier, nach deren Schwund es eben rudimentär wurde. Der gekürzte hyoidale Aortenbogen von *Salmo*, das Homologon einer Hyoidvene (s. o.), entging aber demselben Schicksal aus derselben Ursache wohl nur deswegen, weil er außer seinem Zusammenhange mit der Arterie der Pseudobranchie noch in eine andere Verbindung tritt. Ich kann nämlich MAURER (22) und DOHRN (8) darin bestätigen, dass jener hyoidale Aortenbogen von *Salmo* seinen Zusammenhang mit dem Arterienstamm aufgibt und dafür sich mit dem unteren Ende der ersten Kiemenvene (ersten Kiemenbogen) verbindet (Fig. 71). Natürlich erhält die Pseudobranchie alsdann nur arterielles Kiemenblut und kann nur noch als rudimentäre Kieme gelten, deren zuführendes Gefäß merkwürdigerweise aus Abschnitten zweier Aortenbögen besteht, die an einen dritten angeschlossen sind.

Die ältesten meiner Störembrionen waren noch nicht so weit entwickelt wie die eben erwähnten Lachsembryonen; da jedoch im erwachsenen Stör dieselbe Verbindung der hyoidalen und der nächstfolgenden Kiemenvene besteht wie die eben vom Lachs beschriebene (MÜLLER, 23, p. 61), so stimmen beide Repräsentanten der Ganoiden und der Knochenfische, dieser zwei Hauptgruppen der Teleostomen in der Gefäßentwicklung des Kiefer- und des Hyoidbogens wesentlich überein, indem die Verschiedenheiten nur auf Rückbildungen zurückzuführen sind, die mit dem Schwund der Kiemendeckelkieme bei den Knochenfischen im Zusammenhange stehen.

Dagegen sind die Gefäße der Kiemenbögen nach Ursprung und weiterer Entwicklung in beiden Gruppen ganz gleich. Die Seitenzweige, die von den Aortenbögen aus in die eben entstehenden Kiemen eindringen, nehmen den Außenrand des Kiemenfadens oder Kiemenblättchens ein, biegen an seiner Spitze in seinen Innenrand um und ergießen sich dann aus beiden Kiemenreihen gemeinsam in ein Gefäß, das distal vom Aortenbogen und ihm parallel zwischen den Basen beider Kiemenreihen verläuft und wie beim Stör aus einzelnen Stücken entsteht, die durch unregelmäßige und vergängliche Anastomosen mit dem Aortenbogen zusammenhängen können (Figg. 62, 63, 70, 71). An seinem unteren Ende ist dieses Gefäß mit der Wurzel des Aortenbogens verbunden. Bald nach seiner Entstehung vergrößert es sich so sehr, dass es zur direkten Fortsetzung der Aortenbogenwurzel wird, während der Übergang der letzteren in den aufsteigenden

Aortenbogen in demselben Maße dünner und zuletzt unterbrochen wird (Fig. 71). Auf diese Weise verwandeln sich die Aortenbögen der Kiemenbögen von *Salmo* gerade so wie beim Stör in die Kiemenvenen, und die sekundär und distal davon entstehenden Äste der Aortenbogenwurzeln in die Kiemenarterien.

Durch diese Übereinstimmung in der Entwicklung ihrer Kiemengefäße stehen der Stör und der Lachs als Vertreter der Hauptgruppen der Teleostomen gemeinsam im Gegensatz zu den Selachiern (Figg. 64—72). Im Kieferbogen liegt allerdings eine allseitige Homologie vor: überall schwindet die untere Hälfte des ersten Aortenbogens und wird durch eine Anastomose mit einem hyoidalen Gefäß ersetzt. Aber schon mit dem Ursprung dieses letzteren beginnen die grundsätzlichen Verschiedenheiten, die darauf hinauslaufen, dass Kiemenarterien und Kiemenvenen der Teleostomen und der Selachier einen entgegengesetzten Ursprung haben und somit nicht homolog sind. Das hyoidale Gefäß, aus dem jene Anastomose entspringt, ist allerdings bei den Selachiern eben so wie beim Stör eine Kiemenvene und beim Lachs wenigstens ein Homologon der Hyoidvene des Störs; aber bei den Selachiern entsteht diese Vene sekundär und proximal vom Aortenbogen, der sich in die Kiemenarterie verwandelt, beim Stör und Lachs wird dagegen umgekehrt der hyoidale Aortenbogen zur Vene und die zugehörige Arterie entwickelt sich nachträglich und distal von jener. Und genau dasselbe wiederholt sich, wie ich bereits im Einzelnen beschrieb, an allen Kiemenbögen: durchweg sind die Kiemenarterien der Selachier nur den Kiemenvenen der Teleostomen homolog (Fig. 72).

Gewiss kann man sich vorstellen, dass der eine dieser beiden Typen der Kiemengefäßbildung irgendwie aus dem anderen hervorging, und da die Selachier darin mit den Cyclostomen übereinstimmen, also ursprünglicher erscheinen, die Kiemengefäßbildung der Teleostomen trotz aller Verschiedenheit von derjenigen der Selachier abzuleiten wäre. Ich habe aber dafür keinen Anhaltspunkt gefunden, so dass der geschilderte Gegensatz der beiden Typen thatsächlich unvermittelt bestehen bleibt, wofür ich auf die weiter unten folgende Erklärung verweise.

Vergleichung der Kiemen der Cyclostomen, Selachier und Teleostomen.

Die Übereinstimmung in der Bildung des Kiemenapparates der Teleostomen ist in so fern eine grundsätzliche, als die besprochenen Unterschiede zwischen dem Stör und den Knochenfischen — Fehlen

des Spritzlochs und der Kiemendeckelkieme bei den letzteren — sich auch unter den Ganoiden selbst wiederholen¹, also als untergeordnete zu bezeichnen sind. Wenn man sich auf die äußeren, anatomischen Merkmale dieses Kiemenapparates beschränkt, so können sie in folgenden Punkten zusammengefasst werden. 1) Entodermale oder Darmkiemen kommen nur in der ersten Kiementasche, und nur als rudimentäre Organe vor (Spritzlochkieme, Pseudobranchie), der Hyoidbogen und die Kiemenbögen tragen dagegen nur ektodermale oder Hautkiemen als die einzigen wirklichen Athemorgane; 2) diese Hautkiemen werden von einem großen hyoidalen Kiemendeckel geschützt, während ein solcher an den Kiemenbögen nicht zur Entwicklung kommt.

Das unter 1) Gesagte gilt auch für die Selachier, dagegen unterscheiden sie sich in den Schutzvorrichtungen der Hautkiemen, indem der Hyoidbogen und die Kiemenbögen lauter gleiche Kiemendeckel tragen, die sich zu Kiemensäcken verbinden.

Aber auch diesen Unterschied glaubte man bisher durch die Annahme überbrücken zu können, dass der Kiemenapparat der Teleostomen aus einer Reihe von Kiemensäcken, gleich denen der Selachier, hervorgegangen und geradezu von den letzteren abzuleiten sei (p. 535), indem sie sich an den Kiemenbögen allmählich bis auf die »rudimentären Septen« zurückbildeten, der hyoidale Kiemendeckel aber zum Ersatz der geschwundenen Kiemensäcke sich über die ganze Kiemenregion ausbreitete.

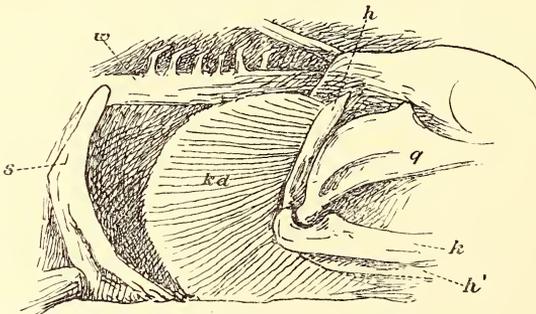
Ich kann mich dieser Ansicht nicht anschließen. Vor Allem sind jene rudimentären Septen der Teleostomen von dem Vergleich mit den Septen und Kiemendeckeln der Selachier auszuschließen; denn sie bestehen nur in nachträglichen Verwachsungen der an einander stoßenden Kiemenblättchen, während die genannten Theile der Selachier selbständige und den Kiemen vorausgehende Bildungen sind. Die einzigen Homologa der letzteren bei den Teleostomen sind deren Kiemenwülste, die jedoch nur am Hyoidbogen zu einem Kiemendeckel auswachsen, an den Kiemenbögen dagegen in die gemeinsame Basis beider Kiemenreihen aufgehen, ohne sich zu Septen etc. zu entwickeln. Es fehlt also an jedem direkten Anhaltspunkt dafür, dass die Kiemenwülste die letzten Reste einstiger Kiemensäcke sind, und die angegebene Hypothese ließe sich daher nur unter der Voraus-

¹ *Lepidosteus* hat kein Spritzloch, *Scaphirhynchus* und *Amia* entbehren Spritzloch und Spritzlochkieme, *Polyodon* fehlt die Kiemendeckelkieme und *Polypterus* sowohl diese wie die Spritzlochkieme (24, p. 19).

setzung aufrecht erhalten, dass die Kiemensäcke der Selachier zu ihren ältesten Bildungen gehören und daher wahrscheinlich auch den Vorfahren der Teleostomen zukamen. Diese Voraussetzung halte ich jedoch nicht für zutreffend.

Erstens fehlen diese Kiemensäcke der wahrscheinlich ältesten lebenden Selachierform, dem *Chlamydoselachus anguineus* Garm. (11), dessen sämtliche Kiemendeckel, wie ich an einem mir vorliegenden jungen Exemplar sehe, in ihrer ganzen Höhe frei bleiben, so dass statt der geschlossenen Kiemensäcke nach außen weit offene Kiemenfächer bestehen, gerade so wie sie in der Entwicklung anderer Haie der Bildung der Säcke vorausgehen. Auch entbehren die schwach entwickelten Kiemendeckel die Ektobranchialia. Es fehlt jeder Anlass, diesen Zustand durch eine Rückbildung früher vorhanden gewesener Kiemensäcke zu erklären, wogegen zahlreiche andere Merkmale einer sehr alten Organisation desselben *Chlamydoselachus*, insbesondere der Besitz von sechs Kiemenbögen auch seinen übrigen Kiemenapparat als einen ursprünglichen erscheinen lassen. Bemerkenswerth ist ferner, dass gerade der hyoidale Kiemendeckel von *Chlamydoselachus* sich durch seine Ausdehnung bis an den Nacken und die Bauchseite und durch seine Breite auszeichnet.

Zweitens wäre hier noch des fossilen *Pleuracanthus* zu gedenken, einer ebenfalls sehr alten Selachierform, deren Kiemenapparat glücklicherweise ziemlich gut bekannt ist. Es steht fest, dass der Hyoidbogen von *Pleuracanthus* zahlreiche und lange Strahlen trug, während



Pleuracanthus decheni, Kiemengegend. *h*, Hyomandibulare; *h'*, Hyodeum; *q*, Quadratopalatum; *k*, Unterkiefer; *kd*, Kiemendeckelstrahlen; *w*, Wirbelsäule; *s*, Schultergürtel.

die Kiemenbögen nur mit spärlichen kleinen Strahlen besetzt waren (DÖDERLEIN, KOKEN). Welche Ausdehnung der von jenen Strahlen gestützte hyoidale Kiemendeckel von *Pleuracanthus* hatte, mag man daraus ersehen, dass nach einem Stück des hiesigen geologischen Institutes (Text-

figur), mit ausgezeichneter Erhaltung der fraglichen Theile, die genannten Strahlen den bei Weitem größten Theil des Zwischenraumes zwischen dem Hyoidbogen und dem Schultergürtel überdecken, so

dass der hyoidale Kiemendeckel von *Pleuracanthus* ähnlich wie derjenige der Teleostomen den ganzen übrigen Kiemenapparat verdeckt haben wird. Unter einem solchen Kiemendeckel wären aber Kiemensäcke nicht nur als Schutzvorrichtungen überflüssig, sondern wahrscheinlich sogar für die Kiemenathmung nachtheilig gewesen, sowie sie bei den Holocephalen unter dem hyoidalen Kiemendeckel fehlen, obgleich diese Fische unzweifelhaft Verwandte der Selachier sind. Es ist daher anzunehmen, dass *Pleuracanthus* eben so wenig wie *Chlamydoselachus* Kiemensäcke besaß, aber durch seine viel größeren hyoidalen Kiemendeckel sich noch mehr als *Chlamydoselachus* von den meisten recenten Selachiern entfernte. Dass dies durch eine Rückbildung des typischen Kiemenapparates der recenten Selachier erreicht sein könne, ist bei einer so alten Form wie *Pleuracanthus* eben so unwahrscheinlich wie bei *Chlamydoselachus*.

Die ältesten uns bekannten Kiemenapparate der Selachier bestanden also nicht aus Kiemensäcken, sondern aus offenen Kiemenfächern mit schwächeren Kiemendeckeln an den Kiemenbögen und einem stärkeren oder selbst ganz großen hyoidalen Kiemendeckel, und die Kiemensäcke sind offenbar eine jüngere Bildung. Dadurch fällt auch die bezeichnete Voraussetzung für die Annahme, dass der Kiemenapparat der Teleostomen aus Kiemensäcken hervorgegangen sei, ja dass ihre ältesten mit Hautkiemen athmenden Vorfahren auch nur Kiemensepten besessen haben. Die Kiemensäcke bleiben eine Eigentümlichkeit der Selachier, von der es keinen Übergang zum Kiemenapparat der Teleostomen giebt. Denn die Holocephalen können einen solchen Übergang allenfalls veranschaulichen, wenn er sonst schon feststände, aber ihn gegenwärtig um so weniger beweisen und wirklich darstellen, als ihr Kiemenapparat mit demjenigen von *Pleuracanthus* übereinstimmt und daher älter erscheint als die Kiemensäcke der übrigen recenten Selachier.

Abgesehen von diesem Unterschied bleiben die Kiemenapparate der Selachier und Teleostomen in den wesentlichsten Stücken homologe Bildungen mit den folgenden gemeinsamen Merkmalen: 1) in beiden Gruppen werden die entodermalen Kiementaschen zurückgebildet bis auf die gelegentlichen Reste der ersten Tasche und ihrer vorderen Kiemenreihe (Spritzloch, Spritzlochkieme, Pseudobranchie); 2) die ausschließlichen Athemorgane aller dieser Fische sind die Hautkiemen des Hyoidbogens und der Kiemenbögen, die durch verschiedene Kiemendeckelbildungen geschützt werden.

Im vollen Gegensatz dazu besitzen die Cyclostomen, wie wir

sahen, gar keine Hautkiemen, sondern nur Darmkiemen in den vollständig erhaltenen primären Kiementaschen, die nichts zu thun haben mit den nachträglich entstehenden ektodermalen Kiemensäcken der Selachier. Diese Divergenz in der Bildung der Fischkiemen widerspricht also durchaus der bisher allgemein angenommenen und vertretenen RATHKE'schen Auffassung von der Gleichwerthigkeit aller Fischkiemen, die sammt und sonders dem Entoderm entstammen sollten, und ferner von der Gleichwerthigkeit der Kiementaschen der Cyclostomen und der Kiemensäcke der Selachier. Die Darm- und die Hautkiemen, sowie die beiderlei Umhüllungen derselben (Kiementaschen, Kiemensäcke) sind vollkommen heterologe Bildungen¹. Selbst die einzigen kenntlichen Reste von Kiementaschen und Darmkiemen bei den höheren Fischen (Spritzloch etc.) finden kein vollkommenes Homologon bei den Cyclostomen, da deren erste Kiementasche vollständig schwindet.

Es kann sich jetzt nur noch darum handeln, ob die Darmkiemen oder die Hautkiemen die ursprünglichen waren, und wie der Übergang von der älteren zur jüngeren Form zu denken ist. — Den Ausgangspunkt der Untersuchung bilden die entodermalen Kiementaschen, die bei allen Fischen in gleicher Form und Lage entstehen, aber nur bei den Cyclostomen zu Athmungsorganen entwickelt, bei den übrigen Fischen dagegen zurückgebildet werden. Da in diesen rudimentären Kiementaschen sogar Reste einer Darmkieme vorkommen (Spritzlochkieme, Pseudobranchie), so darf es als sicher gelten, dass sie einst vollkommen entwickelt waren und durchweg solche Darmkiemen mit normaler Funktion enthielten. Es athmeten also ursprünglich die Vorfahren aller besprochenen Fische durch Darmkiemen, und diese sind folglich die ältesten Athmungsorgane der Wirbelthiere. Sie erhielten sich nur bei den Cyclostomen, gingen aber während der Entstehung der übrigen Fische zu Grunde und wurden durch die jüngeren Hautkiemen ersetzt.

Gegen diese Annahme eines wirklichen Ersatzes der Darmkiemen durch Hautkiemen könnte allerdings der Einwand erhoben werden, dass die ursprünglichen Darmkiemen nach außen gertückt sein und sich endlich in Hautkiemen verwandelt haben konnten, so

¹ Allerdings könnte Angesichts der bloßen Analogie zwischen Darm- und Hautkiemen ihre Übereinstimmung in den Entwicklungsstufen der Kiemenfäden, Fiederkiemen und angewachsenen Kiemenblättchen sehr auffallend erscheinen, wenn wir nicht dieselben Kiemenformen auch bei Würmern, Krebsen und Mollusken antrüfen, ohne darin mehr als eine Homoidie zu sehen.

dass von einer Rückbildung gar nicht geredet werden könnte. DOHRN hat eine solche Möglichkeit für den Fall, dass einmal Darm- und Hautkiemen zum Vergleich kämen, näher zu begründen versucht, obgleich er selbst alle Fischkiemen für entodermale, also für unbedingt gleichwerthige Gebilde hält (4, p. 141). Er geht davon aus, dass bei der Kiemenbildung das Mesoderm mit den Blutgefäßen der wesentlichste Theil sei, der das benachbarte Epithel vor sich her treibe und zu den Kiemenfäden ausstülpe, wobei der ektodermale oder entodermale Ursprung des Epithels gleichgültig sei. Für ihn ist ferner das primäre Gefäß jedes Kiemenbogens überall dasselbe, wengleich es sich bei den Cyclostomen nach innen vom Skelettbogen, bei den übrigen Fischen nach außen von ihm verschiebe. Sobald nun die Darmkiemen ihren Platz am distalen Ende der Kiementaschen hätten, brauchte das Ektoderm nur einmal unmittelbar vor der Entstehung dieser Kiemen sich gegen die Kiementaschen und bis an jenen Platz vorzudrängen, um das kiemenbildende Gefäß und Mesoderm, die grundsätzlich dieselben wären wie früher, in den Bereich des Ektoderms gerathen und an Stelle der Darmkiemen Hautkiemen entstehen zu lassen. Im Anschluss an diese Darstellung deutet DOHRN die Möglichkeit an, beide Arten von Kiemen mit einander zu homologisiren.

Ich kann diese Auffassung nicht theilen, schon weil meine Beobachtungen über die Kiemenbildung ganz anders lauten. Oft, und namentlich wenn man die schon vorragenden Kiemenanlagen untersucht, kann man allerdings den Eindruck gewinnen, dass der Aortenbogen oder ein Kiemenzweig desselben die Vorrangung veranlasse. Dagegen habe ich direkt beobachtet, dass die jüngsten Kiemenanlagen der Selachier ohne Betheiligung eines Gefäßes entstehen (p. 550), dass ferner die Entwicklung der Pseudobranchie und der Hautkiemen der Knochenfische durch Epithelwucherungen eingeleitet wird (p. 558), und dass endlich dort, wo die Wucherung des Mesoderms und die Ausstülpung des Epithels mit einer Kiemengefäßbildung an derselben Stelle zusammenfallen, diese Gefäßanlagen Anfangs nur in Mesenchymrücken bestehen, in denen man kaum die unmittelbare, mechanische Ursache für die Kiemenbildung erblicken kann. Alle diese Beobachtungen beweisen ganz klar, dass weder das Mesoderm, noch das Gefäß oder Epithel die einseitige Ursache der Kiemenbildung sein kann, sondern dass vielmehr eine gemeinsame, wenn auch nicht immer streng gleichzeitige Wucherung dieser drei Theile oder, was dasselbe ist, eine lokalisirte Wucherung des Kiemenbogens die Kiemen

erzeugt. Dies wird noch augenfälliger, wenn man überlegt, dass in der Regel dieser Vorgang eigentlich schon mit dem Auftreten der inneren Kiementräger (Darmkiemen) oder der äußeren Kiemenwülste (Hautkiemen) beginnt, also gerade mit ganz unzweideutigen lokalisirenden Wucherungen des ganzen Kiemenbogens.

Danach wirkt also das Epithel schon bei der Vorbereitung der Kiemenbildung mindestens eben so viel mit wie das Mesoderm und die Gefäße, und zwar als Theil des bestimmten, sei es entodermalen oder ektodermalen Kiemenbogenabschnittes. Folglich kann von der Identität der Kieme ohne das identische Epithel gar nicht die Rede sein, und es ist eine unzulässige Vorstellung, dass bei der Kiemenbildung eines entodermalen Kiemenbogenabschnittes einmal das Ektoderm gewissermaßen zufällig untergeschoben werden, und so das identische Organ sich aus einem entodermalen (Darmkieme) in ein ektodermales (Hautkieme) verwandeln könnte. Darmkiemen und Hautkiemen sind eben nach den entgegengesetzten Lagebeziehungen des sie erzeugenden Substrates, nämlich der dem Darm angehörenden und daher entodermalen Innenseite und der an der Körperoberfläche liegenden und daher ektodermalen Außenseite des Kiemenbogens, durchaus heterologe Organe. Daran wird nichts geändert durch die Thatsache, dass die beiden Kiemenarten nach Bau und Funktion übereinstimmen, und dass selbst für ihr heterogenes Epithel eine qualitative Differenz nicht nachweisbar ist. Dagegen ist die festgestellte Heterologie beider Kiemenarten keineswegs bloß von theoretischer Bedeutung, da ihre Entstehung und ihr Wechsel unzweifelhaft mit der besonderen und wechselnden Lebensweise ihrer Träger in innigstem Zusammenhange stand und steht. Als daher die meisten Nachkommen der Urfische, die nur durch Darmkiemen athmeten, statt dessen Hautkiemen erhielten, können jene Darmkiemen nicht einfach nach außen vorgerückt sein, sondern müssen wirklich zurückgebildet und die Hautkiemen als ganz neue und den ersteren nicht homologe Organe entstanden sein, was eben eine sehr eingreifende Veränderung der Organisation bedeutet und die Kluft zwischen den Cyclostomen und den übrigen Fischen vertieft.

Wie dieser Wechsel im Besonderen vor sich ging, lässt sich natürlich nur in wenigen Punkten andeuten. Wahrscheinlich begann mit der allmählichen Veränderung der Lebensweise auch die Rückbildung der Darmkiemen; dies konnte aber sicherlich nicht geschehen, ohne dass eine entwicklungsfähige Anlage der sie ersetzenden Hautkiemen vorhanden war. Auch ist es höchst unwahrscheinlich, dass

eine solche Anlage erst dann erschien, als sie notwendig war; es ist vielmehr daran zu denken, dass irgend ein schon früher auf der Außenseite der Kiemenbögen vorhandenes und irgendwie entbehrlich werdendes Organ sich unter Funktionswechsel in die Hautkiemen verwandelte. Um dies zu illustriren und ohne damit eine bestimmte Hypothese aufstellen zu wollen, erinnere ich an den von mir beschriebenen Reusenapparat der Neunaugen, dessen Lage und Bildung ihn zu Hautkiemen geeignet machen, sowie er andererseits als Hilfsapparat der Darmkiemen entbehrlich erscheint, sobald diese eine Rückbildung erfahren. Es ist daher sehr wohl denkbar, dass die Vorfahren der übrigen Fische eine ähnliche Einrichtung besaßen, von der die Entwicklung der Hautkiemen ausgehen konnte. Unter allen Umständen mussten in der Übergangszeit beiderlei Kiemen, die einen in Rückbildung, die anderen in Fortbildung begriffen, neben einander bestanden haben.

Ganz anders wie mit den eigentlichen Kiemen verhält es sich mit den Gefäßen und dem Skelett des Kiemenapparates. Die absteigenden Skelettspangen und die Aortenbögen erscheinen als mesodermale Innenbildungen der Kiemenbögen gleicherweise geeignet, zu Hautkiemen wie zu Darmkiemen in Beziehung zu treten; auf der anderen Seite veranlasst ihre wechselnde Lage — bei den Cyclostomen liegt der Aortenbogen einwärts von der Skelettspange, bei den übrigen Fischen auswärts von ihr — die Überlegung, ob einer dieser Theile eben so wie die Kiemen gewechselt haben dürfte.

Die Lage der Aortenbögen ist ganz naturgemäß durch die Lage der Kiemen bestimmt, die sie mit Gefäßen versorgen; es ist daher verständlich, dass sie bei den Cyclostomen mehr am Innenrande des Kiemenbogens erscheinen. Bei den Selachiern nehmen sie Anfangs dieselbe Lage ein und wandern erst in dem Maße, als die Außenseite der Kiemenbögen sich stark vorwölbt, nach außen in die Nähe der Stelle, wo die hintere Kiemenreihe entstehen soll. Dies scheint mir zu beweisen, dass diese Aortenbögen ursprünglich innere waren, und wie bei den Cyclostomen proximal von den Skelettspangen lagen, um sich dann sekundär den neuen Hautkiemen anzupassen und eine Lageveränderung einzugehen. Eine Bestätigung dessen sehe ich darin, dass der erste Aortenbogen der Selachier, der den Kieferbogen durchzieht und die Darmkieme des Spritzloches versorgt, seine ursprüngliche innere Lage unverändert behält und, eben so wie die Aortenbögen an den Hautkiemen, Arterienzweige

entsendet. Nach Allem dürfte also an der Homologie der Aortenbögen der Cyclostomen und der Selachier nicht zu zweifeln sein.

Wesentlich anders stellen sich die Befunde bei den Teleostomen dar. Das bei ihnen erhaltene obere Stück des ersten Aortenbogens verhält sich allerdings als Stammgefäß einer Darmkieme eben so wie das homologe Gefäß der Selachier, indem es proximal vom Kieferskelett liegt und sich in eine Arterie verwandelt (Figg. 66, 71); es kann daher sammt seiner Kieme als Erbtheil von den enterobranchialen Vorfahren dieser Fische gelten. Die übrigen Aortenbögen der Teleostomen unterscheiden sich aber in ganz auffallender Weise von allen Aortenbögen der Selachier. Nichts deutet darauf hin, dass sie einst proximal vor den Skelettbögen lagen, wogegen ihre weitere Umbildung ganz entgegengesetzt verläuft wie an den Aortenbögen der Selachier (Fig. 72). Während diese letzteren das Kiemengefäßsystem in derselben Weise herstellen, wie es bei den Cyclostomen geschieht, vollzieht sich die entsprechende Entwicklung in den kiemensbildenden Bögen der Teleostomen gerade umgekehrt: der Aortenbogen wird statt zur Arterie zur Vene und entsendet seine Zweige in den Außenrand der Kiemenblättchen statt in ihren Innenrand, worauf sie nicht in eine proximale Vene (Cyclostomen, Selachier), sondern in eine distale Arterie zurückkehren.

Dies bedeutet eine so eingreifende Abänderung des ursprünglichen Kiemengefäßsystems bei den Teleostomen, dass sie ohne eine entsprechende Änderung des übrigen Kiemenapparates gar nicht zu verstehen wäre: so wie die viel geringere Verschiedenheit in den hyoidalen Gefäßen des Störs und der Knochenfische nur durch die Rückbildung der Kiemendeckelkieme bei den letzteren genügend motivirt erscheint. Will man also an der Homologie der sämtlichen Aortenbögen aller Fische und somit daran festhalten, dass ihre abweichende Entwicklung bei den Teleostomen erst nachträglich eintrat, so muss entweder ein evidentere Grund dafür aufgedeckt werden, oder in Ermangelung dessen jene Homologie auf anderem Wege sichergestellt sein. Für Beides versagt aber die Beobachtung. Denn die von beiden heterogenen Gefäßsystemen versorgten Hautkiemen sind in ihrer übrigen Bildung und ihren Lagebeziehungen bei allen Fischen so gleich, dass bei den Teleostomen kein Anhaltspunkt für eine nachträgliche Veränderung ihrer Kiemengefäße zu finden ist; eben so wenig ist die fragliche Homologie von zwingenden Gründen gestützt, da sie bisher nur deshalb natürlich erschien und unwidersprochen blieb, weil die genannten Verschiedenheiten der Aortenbögen

noch nicht bekannt waren. Unter diesen Umständen ist es gerechtfertigt, ohne eine solche Voraussetzung nach einer Erklärung für die Sonderstellung der Teleostomen zu suchen, die sich denn auch in der hier dargestellten Entwicklungsgeschichte des Kiemenapparates darbietet.

Die einzige nachweisbare Veranlassung zur Abänderung der Kiemengefäße der Fische ist der Übergang von der Darmkiemenathmung zur Hautkiemenathmung. Bis zur vollständigen Herstellung der Hautkiemen mussten, wie gesagt, die älteren Darmkiemen, wenn auch vielleicht in unvollkommener Weise weiter fungiren, also auch ihre ursprünglichen Gefäße behalten, während die neuen Hautkiemen das nöthige Blut auf verschiedenem Wege beziehen konnten. Erhielten sie Zweige von den alten Aortenbögen und übernahmen diese ganz, nachdem die Darmkiemen verschwunden waren, so konnte an jenen Bögen eine Änderung nicht eintreten; denn da sie für die Darmkiemen bis zuletzt Arterien blieben, so konnten sie auch den Hautkiemen nur Arterienzweige zuschicken und mussten selbst Arterienstämme bleiben. Dies fand offenbar bei den zu den Selachiern führenden Hautkiemern statt, deren arterielle Aortenbögen sowohl an den Darmkiemen des Spritzlochs wie an den Hautkiemen der übrigen Bögen die ursprünglichen blieben. Natürlich können die venösen Aortenbögen der Teleostomen nicht eben so entstanden, d. h. mit den arteriellen Aortenbögen der Darmkiemen nicht identisch sein; wohl aber ist ihre Entstehung in der Weise möglich, dass die in Entwicklung begriffenen Hautkiemen ihr Blut nicht aus dem aufsteigenden ursprünglichen Aortenbogen, sondern durch einen aus seiner Wurzel entspringenden und distal von ihm verlaufenden Gefäßstamm erhielten. Dieser neue Aortenbogen war alsdann vom ursprünglichen ganz unabhängig und konnte sich weiterhin genau so entwickeln, d. h. zur Kiemenvene werden, wie es bei den gegenwärtigen Teleostomen zu sehen ist. In diesem Fall gingen natürlich die früheren Aortenbögen der Darmkiemen mit diesen selbst zu Grunde.

Aus dieser, wie mir scheint, einzig möglichen Erklärung der Verschiedenheit in den zweierlei Kiemengefäßsystemen der Fische ergibt sich der Schluss, dass die zu Hautkiemen gehörenden Aortenbögen der Selachier und der Teleostomen nicht homolog sind, und dass diese Divergenz ihrer Kiemenapparate nicht erst nachträglich entstand, sondern von Anfang an bestand. Dies bedeutet natürlich auch die

ursprüngliche Divergenz der Selachier und der Teleostomen überhaupt.

Das Kiemenskelett hat von allen Theilen des Kiemenapparates sich in so fern am wenigsten verändert, als die absteigenden Skelettspangen der Kiemenbögen durch die ganze Reihe der Fische dieselben geblieben sind. Sie verlassen auch ihre ursprüngliche Lage mitten im Kiemenbogen im Grunde genommen nicht, da nur die proximal oder distal von ihnen befindlichen Theile sich verändern und dadurch die scheinbaren Lageveränderungen der Kiemenspangen herbeiführen. So gerathen sie bei den Cyclostomen nur durch die Entwicklung der Kiementräger mehr nach außen, bei den Dermatobranchiern dagegen ganz nach innen, in Folge der Entwicklung der äußeren Kiemenwülste und der völligen Rückbildung der Innenhälften der Kiemenbögen. Ihre wechselnde Lagebeziehung zu den Aortenbögen ist aber durch die Entwicklung der letzteren während des Kiemenwechsels genügend erklärt: der proximal von der Skelettspange gelegene Aortenbogen der Darmkiemer (Cyclostomen) wandert entweder während jenes Wechsels nach außen (Selachier) oder er wird durch einen neuen äußeren Aortenbogen ersetzt (Teleostomen). Durch diese Erklärung der verschiedenen Lage der Aortenbögen erledigen sich alle auf diese Lage gestützten Einwürfe gegen die Homologisirung aller Kiemenspangen. KUPFFER's Annahme, dass das Kiemenskelett der Cyclostomen aus dem Ektoderm herstamme, und daher mit dem Kiemenskelett anderer Fische nicht vergleichbar sei, kann ich nicht bestätigen.

Die septalen und einreihigen Kiemenstrahlen der Selachier und die eben so genannten Stützknorpel in den einzelnen Kiemenblättern der Teleostomen sind natürlich keine gleichwerthigen Theile und in den beiden divergenten Reihen der Dermatobranchier unabhängig von einander entstanden. Die Cyclostomen können keine Homologa der Kiemenstrahler besitzen, weil ihnen Hautkiemen und Septen fehlen.

Die Hauptergebnisse meiner Untersuchung sind folgende:

1) Die ersten Anlagen des Kiemenapparates sind bei allen Fischen dieselben, nämlich die entodermalen Kiementaschen mit den zwischenliegenden Kiemenbögen und den sie stützenden absteigenden Skelettspangen. Als Stammgefäße der Kiemenbögen sind ebenfalls überall Aortenbögen vorhanden, die jedoch nicht sämmtlich homolog sind (s. u.).

2) Zuerst entstanden Darmkiemen in den Kiementaschen (Enterobranchier), erhielten sich aber nur bei den Cyclostomen und bildeten sich bei den übrigen uns bekannten Fischen nebst den ganzen Taschen zurück, um durch die an der Außenseite der Kiemenbögen neugebildeten Hautkiemen ersetzt zu werden (Dermatobranchier). Darmkiemen und Hautkiemen sind also nur analoge, nicht homologe Bildungen. Spritzlochkieme und Pseudobranchie sind Rudimente einer Darmkieme der ersten Kiementasche.

3) Die inneren Aortenbögen der Enterobranchier haben sich als Kiemenarterien außer bei den Cyclostomen noch erhalten in den Kieferbögen mit rudimentären Darmkiemen aller Fische, ferner in den Hyoid- und Kiemenbögen der Selachier; in denselben Visceralbögen der Teleostomen wurden sie durch neue und venös werdende Aortenbögen (Kiemenvenen) ersetzt, die bereits während des Kiemenwechsels entstanden. Zu den Aortenbögen der Selachier gesellen sich proximale Kiemenvenen, zu den Aortenbögen der Teleostomen distale Kiemenarterien.

4) Die Schutzvorrichtungen für die Hautkiemen bestehen in plattenförmigen Auswüchsen der Außenseite der Hyoid- und Kiemenbögen, die theils als Septen die mit ihnen verwachsenen Kiemen tragen und theils als freie Kiemendeckel über sie hinausragen. Die Kiemendeckel der meisten recenten Selachier verbinden sich zu den Kiemensäcken, die jedoch den bekannten älteren Selachiern (*Chlamydoselachus*, *Pleuracanthus*) fehlen, daher relativ junge Bildungen sind und mit den Kiementaschen der Cyclostomen nichts gemein haben. — Die Teleostomen besitzen nur große hyoidale Kiemendeckel, an den Kiemenbögen aber nicht einmal Septen; ihre angeblichen rudimentären Septen sind nur unmittelbare Verwachsungen der Kiemenblättchen und keineswegs von den Kiemensäcken der Selachier abzuleiten.

5) Nach den Befunden der Kiemenbildung sind die Cyclostomen die Vertreter des ältesten Typus der Fische, nämlich der Enterobranchier; die von letzteren abstammenden Dermatobranchier divergieren von Anfang an mindestens in den zwei Richtungen, die zu den gegenwärtigen Selachiern und den Teleostomen führten.

6) Im Kiemendarm der Ammonoiten findet sich ein weiteres Zeugnis für das angegebene hohe Alter der Cyclostomen. Denn unter allen Fischen haben nur die Ammonoiten die rinnenförmige Anlage der Schilddrüse, ihre Verbindung mit seitlichen Wimperrinnen und ihre Funktion, die mikroskopischen Nahrungstheilchen in einen

Schleimballen einzubetten (p. 542), also die unverkennbaren Merkmale einer echten Hypobranchialrinne der Tunikaten und Leptokardier beibehalten.

Straßburg i. E., im December 1900.

Litteraturverzeichnis.

1. BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie, übersetzt von VETTER. 1881.
2. VAN BENEDEN et JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers. Arch. Biol. Tome VI.
3. CLEMENS, Die äußeren Kiemen der Wirbelthiere. Anatom. Hefte. I. Abth. V. Bd.
4. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier. Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. V. 1884.
5. — Studien zur Urgeschichte etc. V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei *Petromyzon planeri*. Ebenda.
6. — Studien zur Urgeschichte etc. VII. Entstehung und Differenzirung des Zungenbein- und Kieferapparates der Selachier. Ebenda. Bd. VI. 1886.
7. — Studien zur Urgeschichte etc. VIII. Die Thyreoidea bei *Petromyzon*, *Amphioxus* und Tunikaten. Ebenda.
8. — Studien zur Urgeschichte etc. XI. Spritzlochkieme der Selachier, Kiemendeckelkiemen der Ganoiden, Pseudobranchie der Teleostier. Ebenda. Bd. VII. 1887.
9. — Studien zur Urgeschichte etc. XII. Thyreoidea und Hypobranchialrinne, Spritzlochsack und Pseudobranchialrinne bei Fischen, *Ammocoetes* und Tunikaten. Ebenda.
10. — Studien zur Urgeschichte etc. XIII. Über Nerven und Gefäße bei *Ammocoetes* und *Petromyzon planeri*. Ebenda.
11. GARMAN, *Chlamydoselachus anguineus* Garm. Bull. Mus. Comp. Zoology Cambridge. Vol. XII. 1885—1886.
12. GEGENBAUR, Grundzüge der vergleichenden Anatomie. 1870.
13. — Grundriss der vergleichenden Anatomie. 1878.
14. GOETTE, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. 1875.
15. — Zur Entwicklungsgeschichte der Teleostierkieme. Zool. Anz. I. 1878.
16. GÜNTHER, Handbuch der Ichthyologie, übersetzt von v. HAYEK. 1886.
17. HUXLEY, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, übersetzt von RATZEL. 1873.
18. JAECKEL, Über die Organisation der Pleuracanthiden. Sitzungsber. Gesellsch. naturforsch. Freunde Berlin. 1895.
19. KOKEN, Über *Pleuracanthus* Ag. Ebenda. 1889.
20. KUPFFER, Über die Entwicklung des Kiemenskelettes von *Ammocoetes* und die organogene Bestimmung des Exoderms. Verhandl. Anat. Gesellsch. 9. Versammlung.

21. MAURER. Ein Beitrag zur Kenntnis der Pseudobranchie der Knochenfische. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX. 1884.
22. — Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbögen bei Teleostiern. Ebenda. Bd. XIV. 1888.
23. J. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Über das Gefäßsystem. Abhandl. Akad. Wissensch. Berlin. 1841.
24. — Über den Bau und die Grenzen der Ganoiden. Ebenda. 1846.
25. W. MÜLLER, Über die Hypobranchialrinne der Tunikaten und deren Vorhandensein bei Amphioxus und den Cyclostomen. Jen. naturwissensch. Zeitschr. Bd. VII. 1873.
26. FR. MÜLLER, Über die Entwicklung und morphologische Bedeutung der »Pseudobranchie« und ihre Umgebung bei *Lepidosteus osseus*. Archiv mikr. Anat. Bd. XLIX. 1897.
27. RATHKE, Bemerkungen über den inneren Bau des Querders (*Ammocoetes branchialis*) und des kleinen Neunauges (*Petromyzon planeri*). Neueste Schriften der Naturf. Gesellsch. Danzig. Bd. II. 1827.
28. — Anatomisch-philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. 1832.
29. SALENSKY, Entwicklungsgeschichte des Sterlet (*Acipenser ruthenus*). Arb. Ges. Naturf. Kasan. Bd. VII. 1878.
30. SCHAFFER, Über das Epithel des Kiemendarmes von *Ammocoetes* nebst Bemerkungen über intraepitheliale Drüsen. Archiv mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.
31. SCHNEIDER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. 1879.
32. SHIPLEY, On some Points in the Development of *Petromyzon fluviatilis*. Quart. Journ. Micr. Sc. N. S. XXVII. 1888.
33. STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. 1854.
34. STEINMANN u. DÖDERLEIN, Elemente der Paläontologie. 1890.
35. VOGT, Embryologie des Salmones (AGASSIZ, Hist. nat. des Poissons d'eau douce de l'Europe centrale). 1842.
36. WIEDERSHEIM, Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Zeichen:

<p><i>a</i>, Aorta; <i>ab</i>, Aortenbogen; <i>as</i>, Arterienstamm; <i>c</i>, Hirn; <i>ch</i>, Chorda; <i>d</i>, Kiemendeckel; <i>e</i>, Umschlagswinkel der Gaumensegel; <i>f</i>, Querfalte; <i>f'</i>, Längsfalte des Kiemendarmbodens;</p>	<p><i>g</i>, Anastomose zwischen den Gefäßen des Kiefer- und des Hyoidbogens (ausgenommen Fig. 31); <i>gs</i>, Gaumensegel; <i>h</i>, Hyoidbogen; <i>h'</i>, sekundärer Hyoidbogen; <i>i</i>, Lücke im Mesoderm; <i>k</i>, Kiemenräden; <i>k'</i>, Fiederkieme;</p>
--	---

<i>h''</i> , Kiemenblättchen;	<i>mb</i> , Mundbucht, Mundhöhle;
<i>ka</i> , Kiemenarterie, Arterienzweige;	<i>ms</i> , Muskel;
<i>kb</i> , Kiemenbogen;	<i>n</i> , Nerv;
<i>kb'</i> , Kiemenbogenplatte;	<i>r</i> , der den Kiemenspalt überdeckende Hinterand der Kiemenbogenplatte;
<i>kd</i> , Kiemendarm;	<i>s</i> , Kiemenseptum;
<i>kf</i> , Kieferbogen;	<i>sd</i> , Schilddrüse;
<i>kk</i> , Kiemenspange;	<i>sp</i> , Spritzlochkieme, Pseudobranchie;
<i>ksp</i> , Kiemenspalte;	<i>th</i> , Homologon der Thymus(?);
<i>kt</i> , Kiementasche;	<i>tr</i> , Kiementräger;
<i>kv</i> , Kiemenvene, Kiemenvenzweige;	<i>v</i> , Verbindungshaut des Kiementrägers;
<i>kw</i> , Kiemenwulst;	<i>wr</i> , Schlundwimperrinne.
<i>m</i> , Verschlussmembran der Kiemen- taschen;	

Auf den getönten Durchschnittsbildern sind die Epithelien (Ektoderm, Entoderm) nur durch einen dunkleren Ton, das allgemeine Mesoderm durch einen helleren Ton gekennzeichnet.

Tafel XL.

Alle Figuren beziehen sich auf Embryonen von *Petromyzon fluviatilis*.

- Figg. 1 u. 2. Frontaldurchschnitte durch die Kiemenregion.
 Fig. 3. Dasselbe von einem etwas älteren Embryo.
 Figg. 4—7. Dasselbe von einer weiteren Entwicklungsstufe.
 Fig. 8. Dasselbe von einem älteren Embryo mit breiter Mundbucht.
 Fig. 9. Dasselbe mit abflachendem Hyoidbogen.
 Fig. 10. Dasselbe mit glatt ausgezogener erster Kiementasche, *l*, Biegung ihrer Vorderwand.
 Fig. 11. Dasselbe kurz vor dem Durchbruch der Mundbucht in den Kiemendarm, *l* wie in Fig. 10.
 Figg. 12, 13. Frontaldurchschnitte nach der Trennung der Gaumensegel.
 Figg. 14—17. Mediandurchschnitte durch die vordere Kiemengegend, mit den eingezeichneten Grenzen der zwei ersten Kiementaschen.
 Figg. 18, 19. Kiementräger mit den ersten Anlagen der Kiemenfäden und ihrer Gefäße.

Tafel XLI.

Figg. 20—33 von *Petromyzon fluviatilis*.

- Fig. 20. Frontaldurchschnitt von einer Entwicklungsstufe zwischen 10 und 12, *l* wie in Figg. 10 und 11.
 Figg. 21, 22. Zwei tiefere Durchschnitte von einem Embryo derselben Entwicklungsstufe.
 Fig. 23. Frontaldurchschnitt von einer Larve mit fertigem Rundmaul.
 Figg. 24—26. Kiementräger mit Kiemen von etwas älteren Larven.
 Fig. 27. Kiementräger mit Kiemenfäden im senkrechten Sagittaldurchschnitt.
 Fig. 28. Eine Fiederkieme längs durchschnitten.
 Fig. 29. Sagittaldurchschnitt einer mit Kiemenblättchen besetzten Kiementasche.
 Fig. 30. Zwei Kiemenbögen mit Kiemenapparat aus einem Frontaldurchschnitt durch eine Larve von ca. 1 cm Länge; die punktirte Linie bedeutet den

Weg, den die Kiemenblättchen bis zu ihrer Verbindung mit der Kiemenbogenplatte zurücklegen.

Fig. 31. Ähnlicher Durchschnitt von einem erwachsenen *Petromyzon planeri*, x Papillen des Reusenapparates, z der proximal davor wurzelnde Zapfen, p inneres Kiemenloch, g venöse Bluträume.

Fig. 32. Äußere Ansicht eines Kiemenloches von *Petromyzon fluviatilis*, x , z , wie in Fig. 31.

Fig. 33. Sagittaldurchschnitt durch ein solches Kiemenloch, z der genannte Zapfen mit seinem Knorpel, o der Knorpelring im Umkreise des Kiemenloches.

Fig. 34. Ein Kiemenbogen mit Septum, Kiemendeckel und Kiemen von einem Fötus von *Mustelus vulgaris*, von der vorderen Seite mit den kurzen Kiemenfäden gesehen.

Fig. 35. Die Gefäße der Pseudobranchie eines Lachsembryo aus Frontaldurchschnitten rekonstruiert, die Vene nach außen verschoben. *hm*, Hyomandibulare.

Fig. 36. Zwei Kiemenblättchen eines Lachsembryo im Längsdurchschnitt.

Fig. 37. Ein Kiemenbogen von einem Hechtembryo, die längeren Fiederkiemen gehören der hinteren Reihe, die kurzen Kiemenfäden der vorderen Reihe an.

Fig. 38. Dasselbe von einem jungen *Cobitis fossilis*.

Tafel XLII.

Fig. 39. Frontaldurchschnitt durch die Kiemengegend eines Embryo von *Torpedo ocellata*, vor dem Durchbruch der Kiementaschen.

Fig. 40. Dasselbe nach dem Durchbruch einiger Kiementaschen.

Figg. 41—44. Frontaldurchschnitte durch die Kiemenbögen eines älteren Embryo von *Torpedo ocellata*.

Fig. 45. Frontaldurchschnitt unmittelbar unter dem offenen Spritzloch desselben Embryo.

Figg. 46, 47. Kiemenbögen älterer Embryonen von *Mustelus vulgaris*.

Figg. 48—50. Durchschnitte durch die Spritzlochkieme desselben Embryo wie Fig. 47.

Fig. 51. Kiemenbogen mit gefäßlosen Kiemenanlagen von *Pristiurus*.

Figg. 52—56. Frontaldurchschnitte durch die Kiemengegend von verschiedenen Embryonen von *Acipenser sturio*, Figg. 55 und 56 gehören zu derselben Serie.

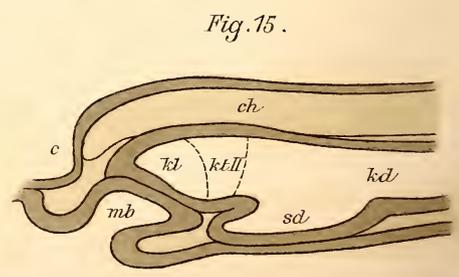
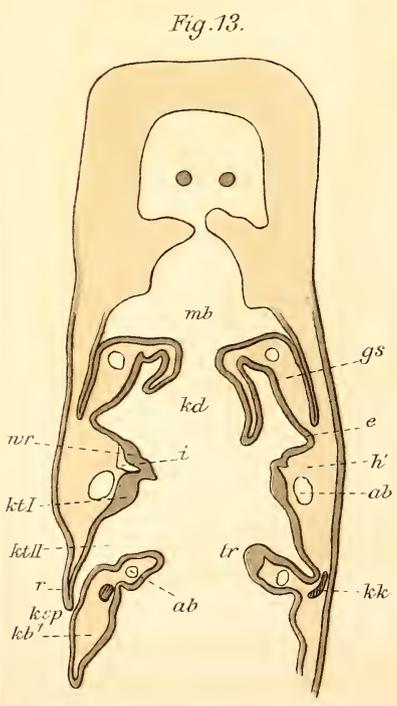
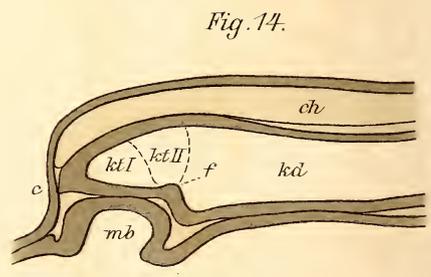
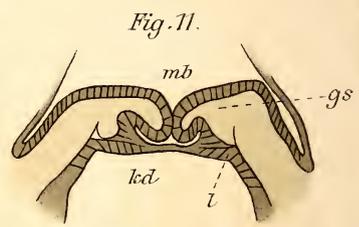
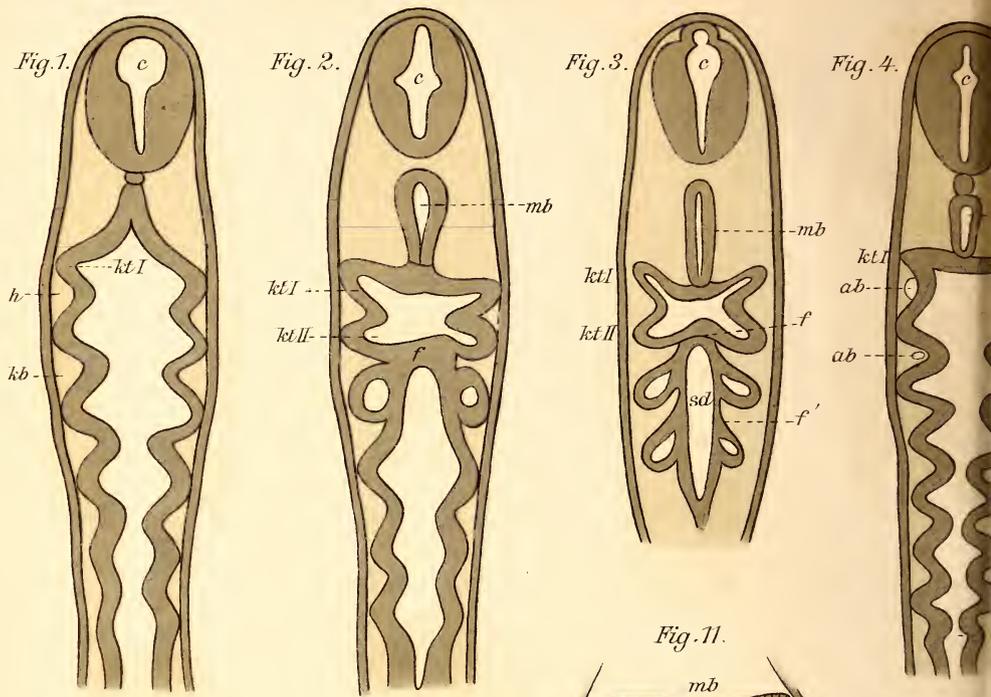
Fig. 57. Ein Kiemenbogen mit den ersten Kiemenanlagen vom Stör.

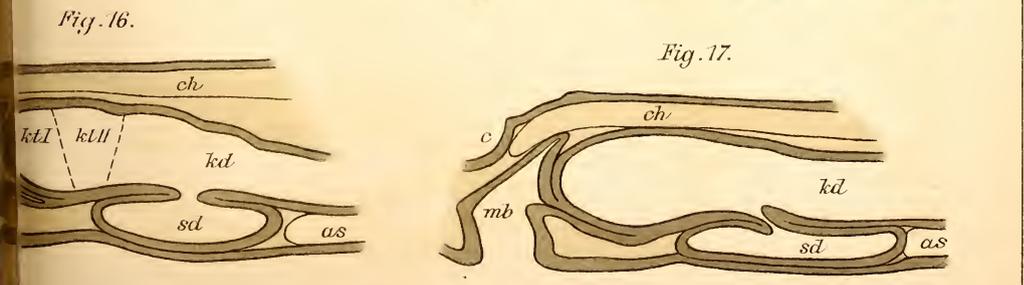
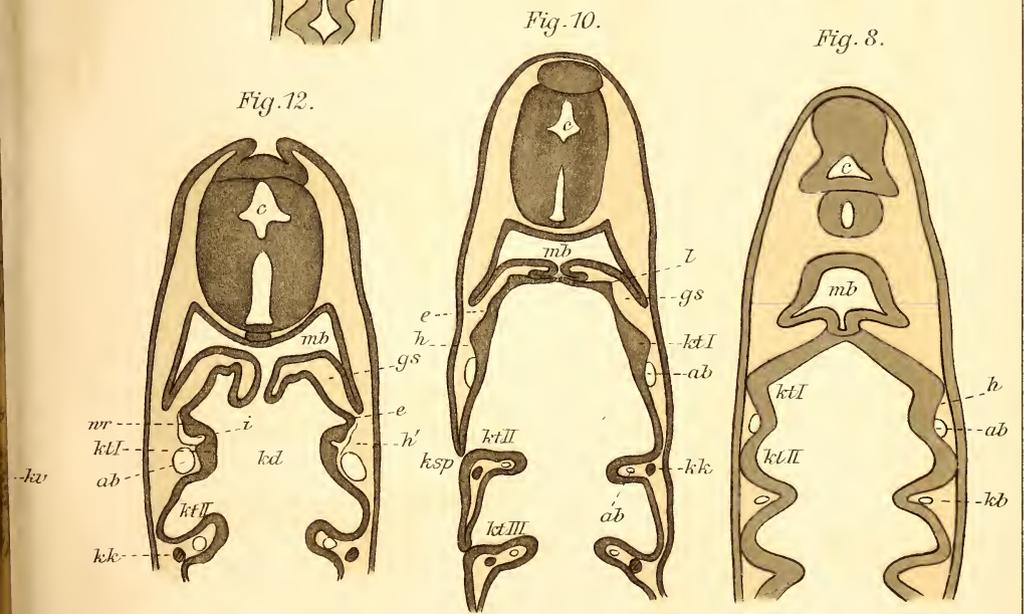
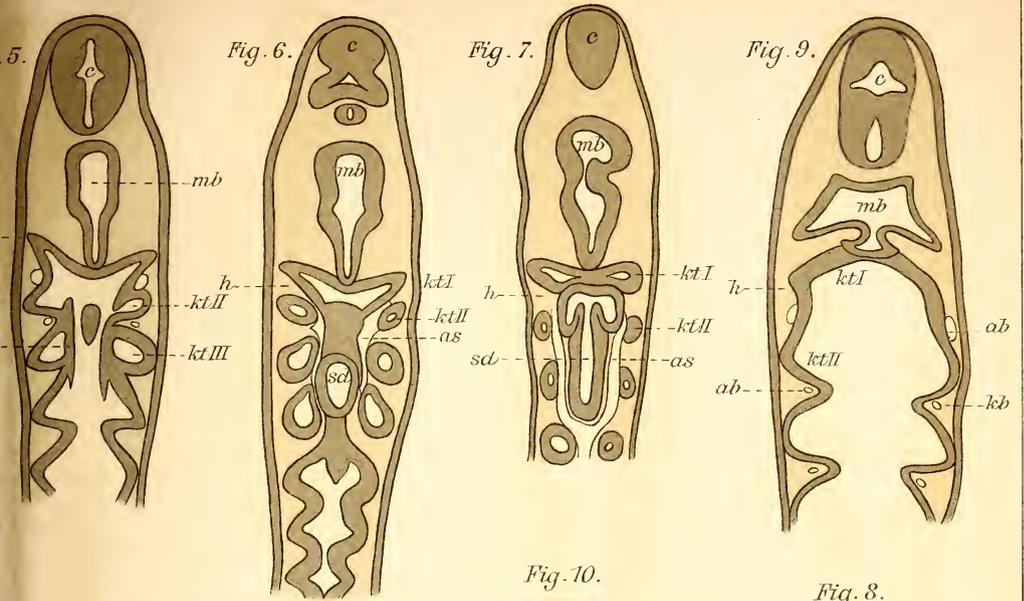
Figg. 58—60. Frontaldurchschnitte durch die Kiemengegend von Lachsembryonen. *hm*, Hyomandibulare.

Figg. 61—63. Einzelne Kiemenbogendurchschnitte von verschiedenen alten Lachsembryonen. x , Kiemenstrahlen; o , künstliche Lücken zwischen Oberhaut und Mesoderm.

Tafel XLIII.

Schematische Darstellungen von der Entstehung und Metamorphose der Kiemengefäße der Selachier (Figg. 64—66), des Störs (Figg. 67, 68) und des Lachses (Figg. 69—71); in Fig. 72 stellt die linke Hälfte die Kiemengefäße der Selachier, die rechte Hälfte diejenigen der Teleostomen im Querdurchschnitt dar. Die ursprünglichen Aortenbögen sind schwarz, die sekundär entstehenden Gefäße weiß, die zurückgebildeten Geräßstrecken punktiert, die Kiementaschen schraffirt.





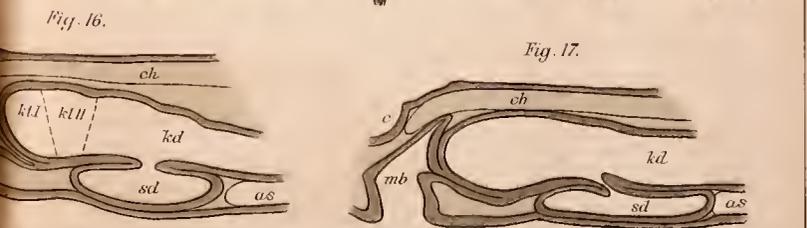
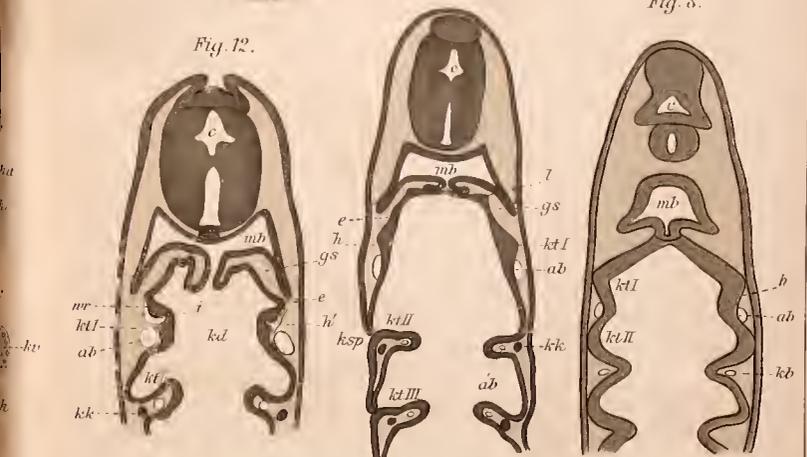
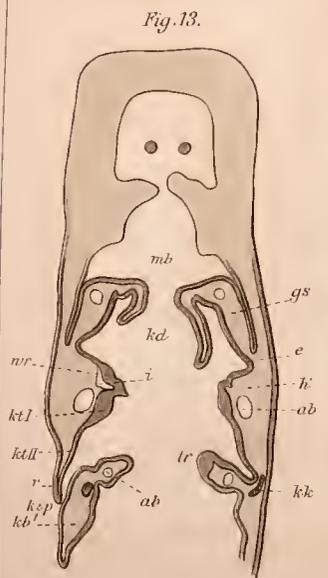
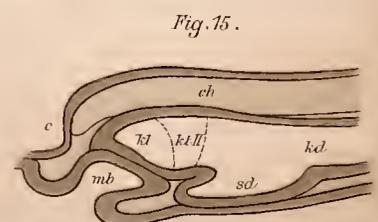
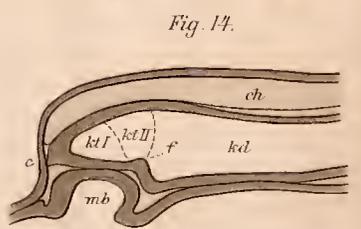
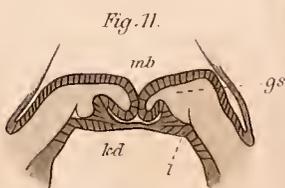
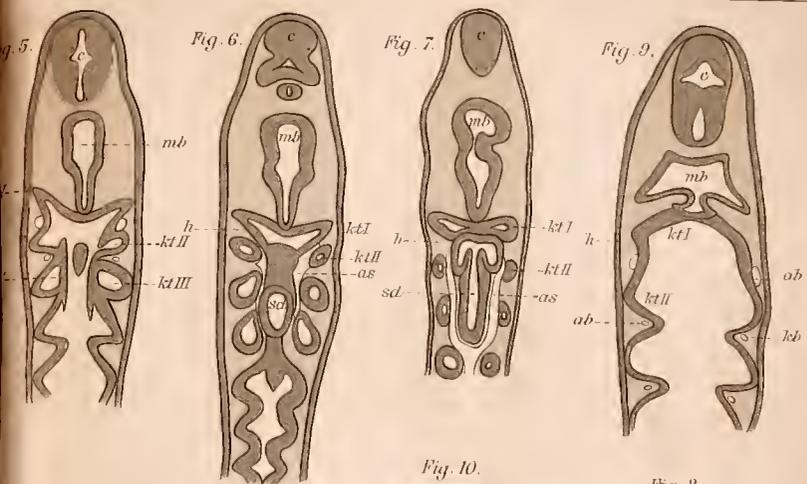
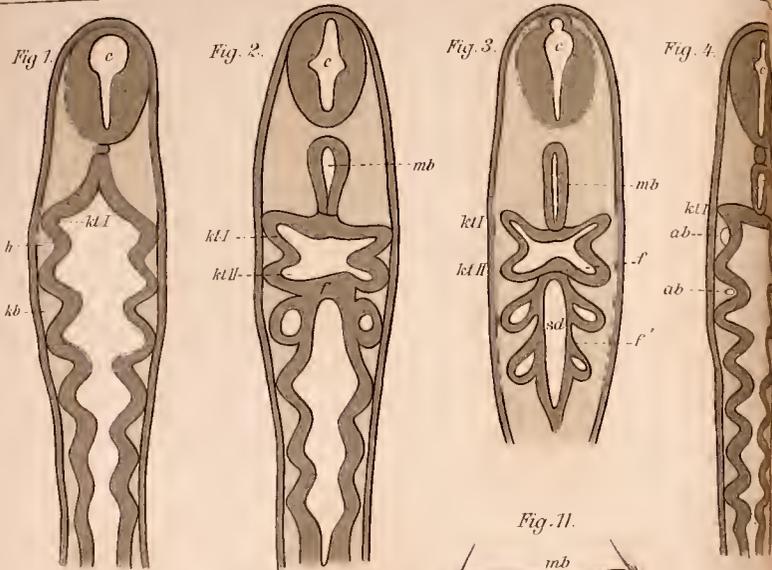


Fig.20.

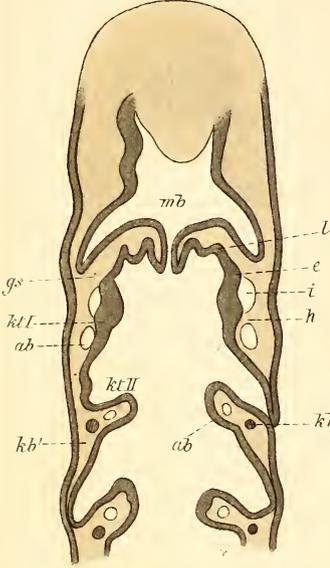


Fig.21.

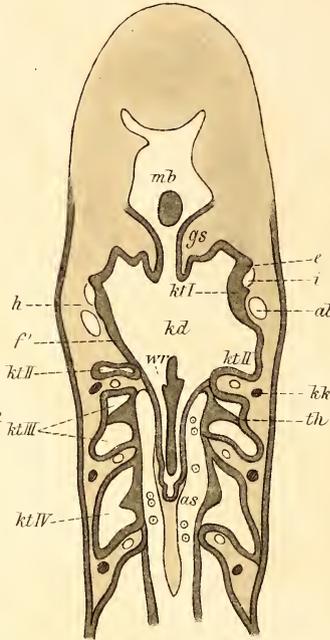


Fig.22.

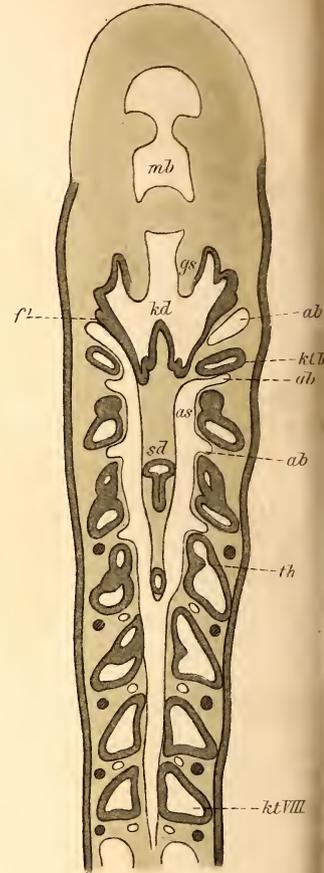


Fig.23.

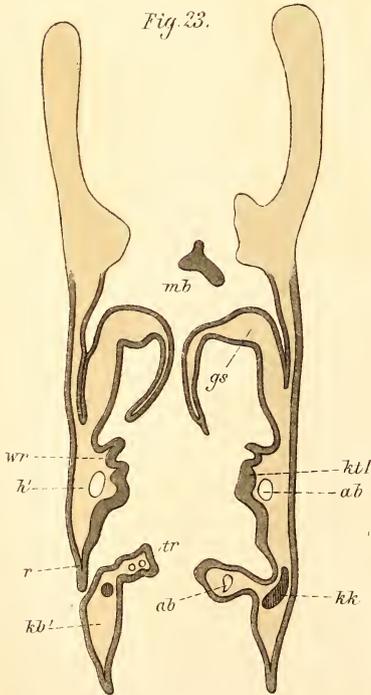


Fig.24.

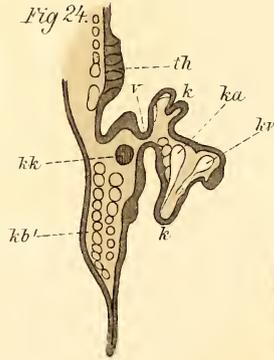


Fig.26.

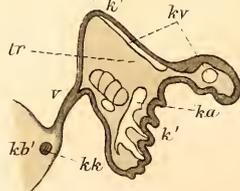


Fig.37.

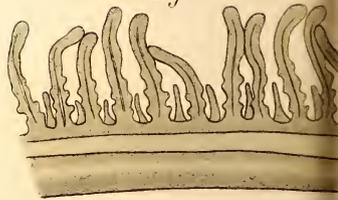
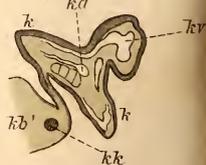


Fig.25.



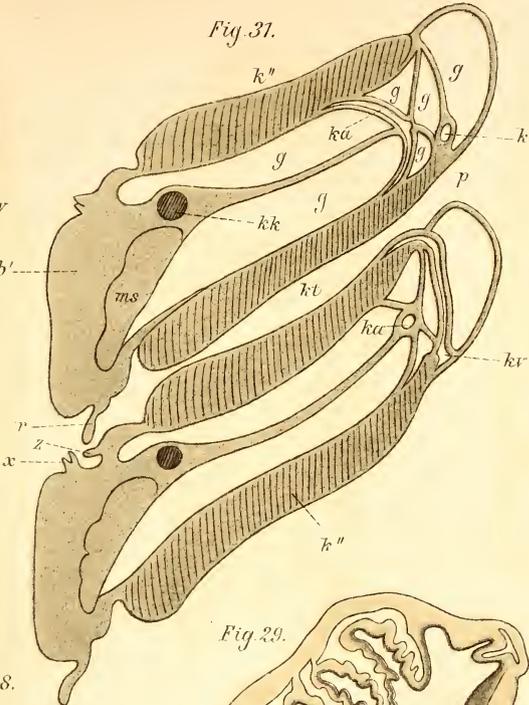
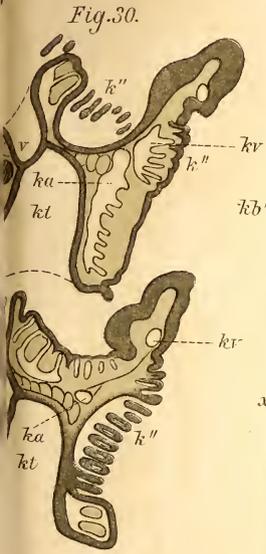


Fig. 32.

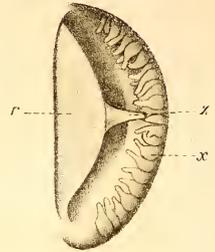


Fig. 33.

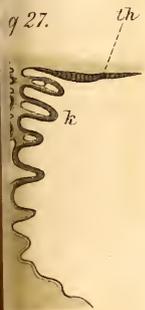
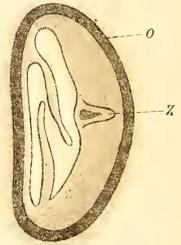


Fig. 29.

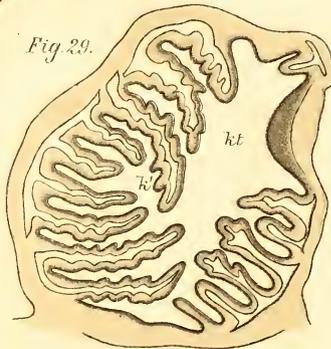


Fig. 36.

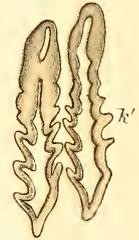


Fig. 35.

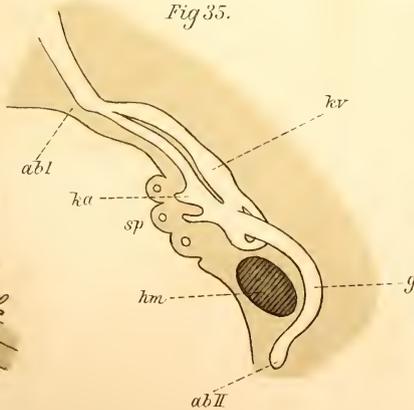


Fig. 34.

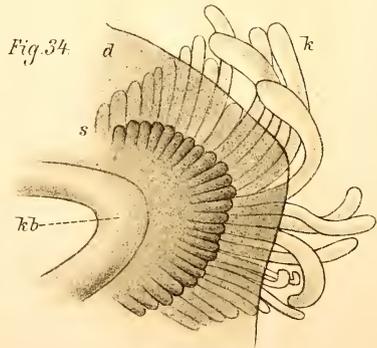


Fig. 38.

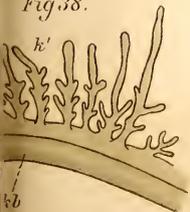


Fig. 20.

Fig. 21.

Fig. 22.

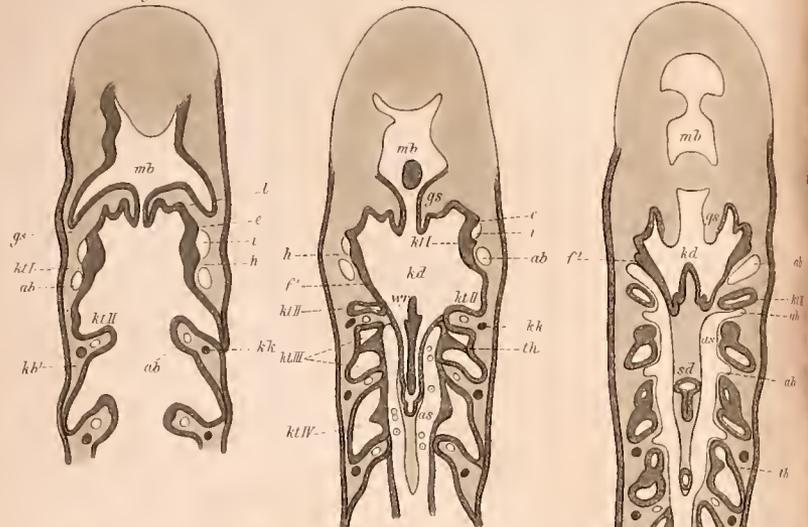


Fig. 23.

Fig. 24.

Fig. 25.

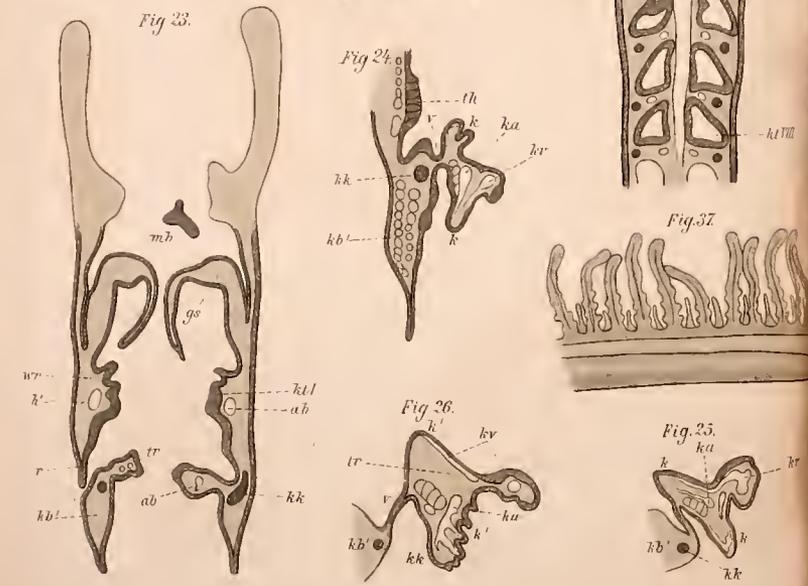


Fig. 30.

Fig. 31.

Fig. 32.

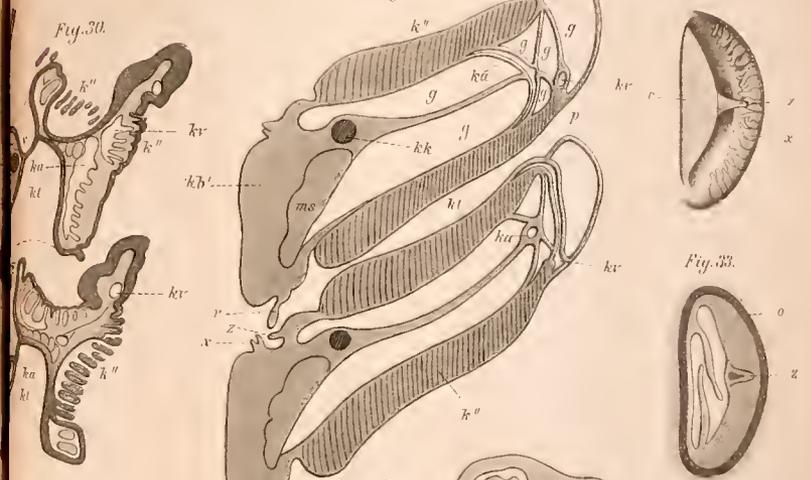


Fig. 29.

Fig. 28.

Fig. 33.

Fig. 36.

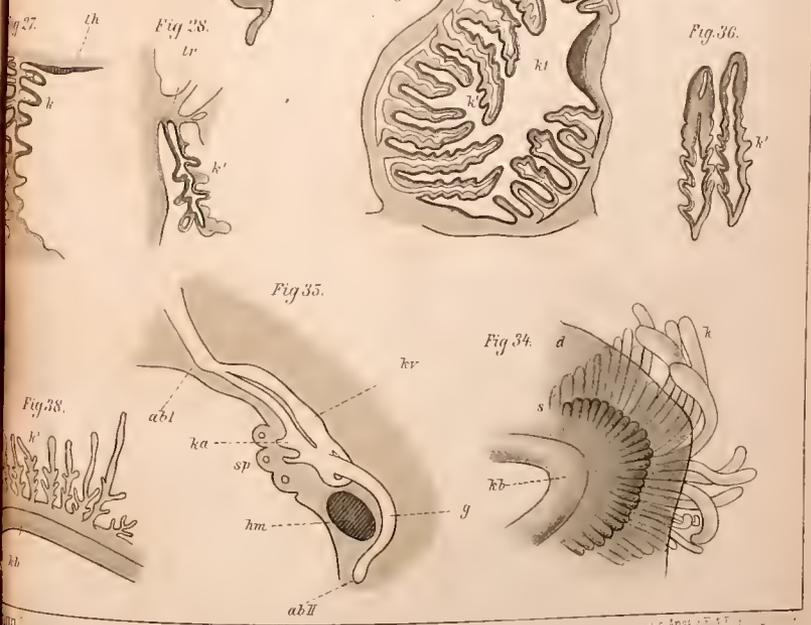


Fig. 35.

Fig. 34.

Fig. 38.

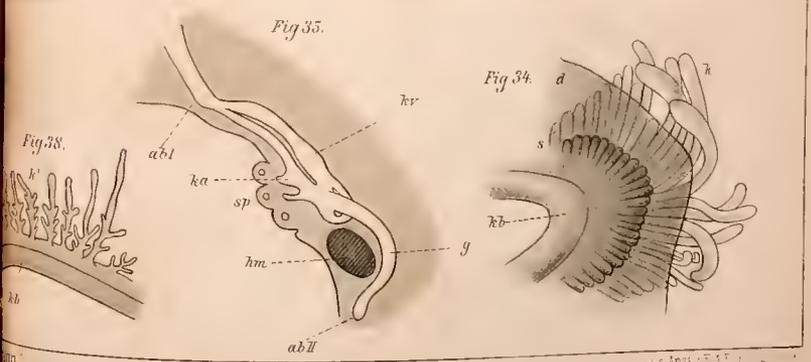


Fig. 39.

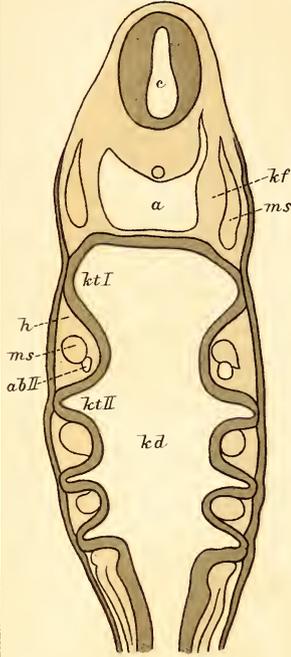


Fig. 40.

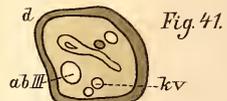
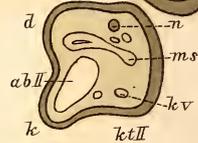
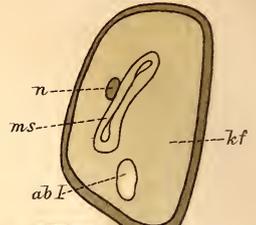
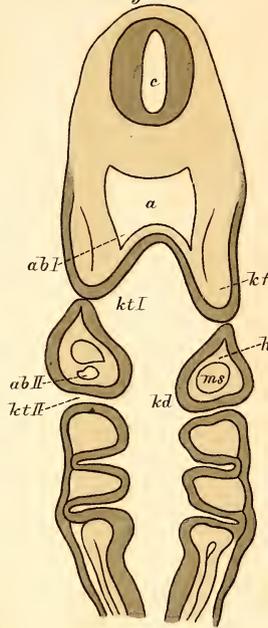


Fig. 41.

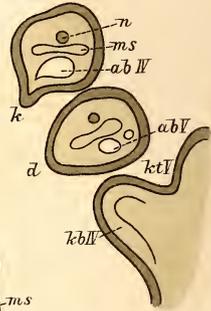


Fig. 42.

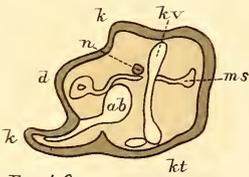


Fig. 46.

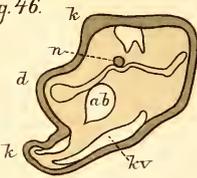


Fig. 48.

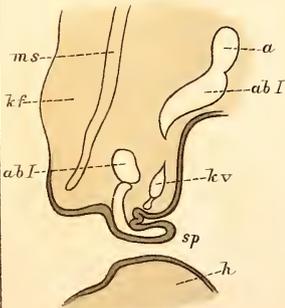


Fig. 49.

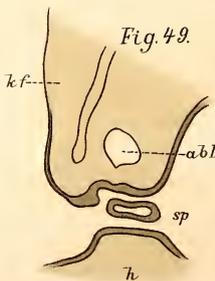


Fig. 50.

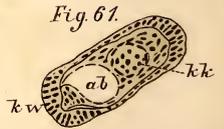
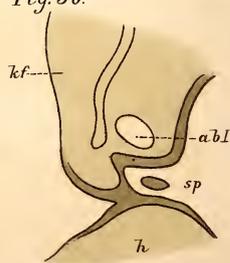


Fig. 61.

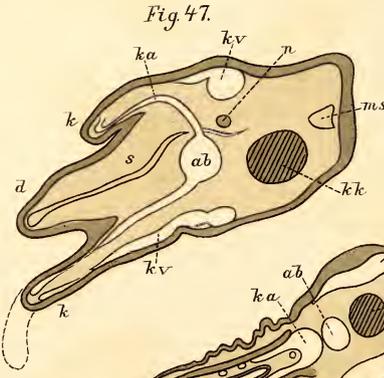


Fig. 47.

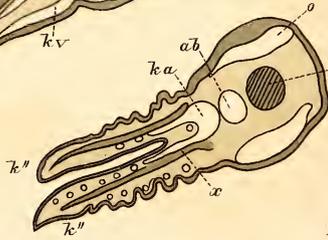


Fig. 63.



Fig. 62.

45.



Fig. 58.

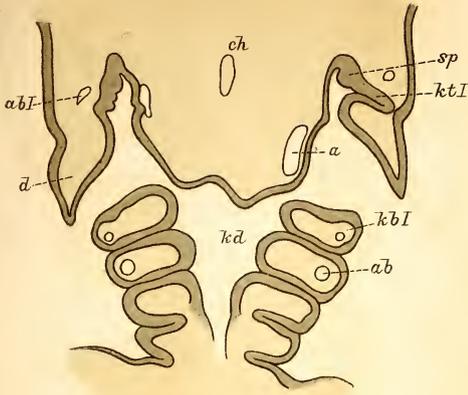


Fig. 59.

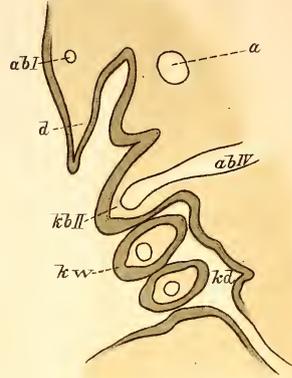


Fig. 43.

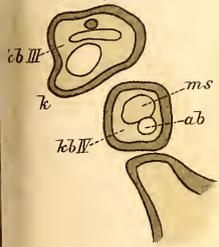


Fig. 44.

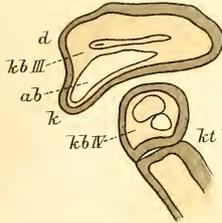


Fig. 60.

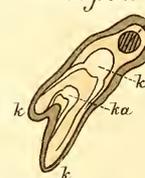
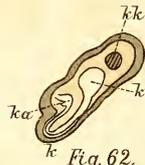
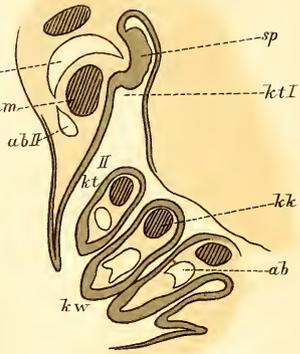


Fig. 56.

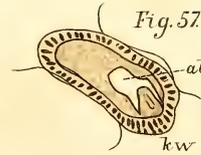
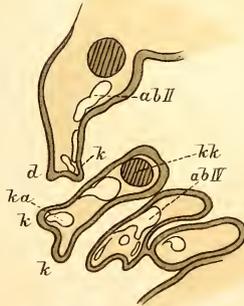


Fig. 55.

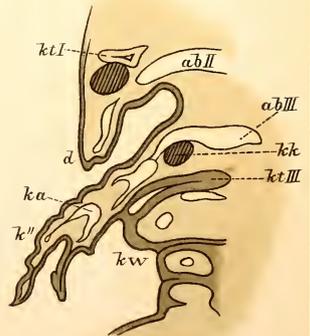


Fig. 54.

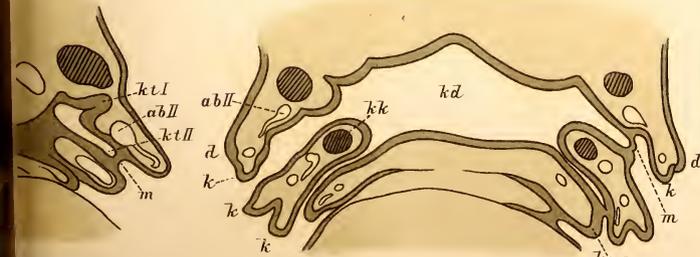


Fig. 64.

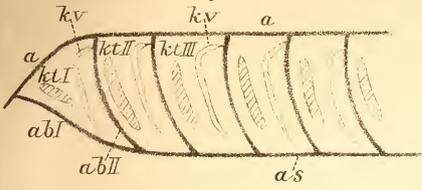


Fig. 69.

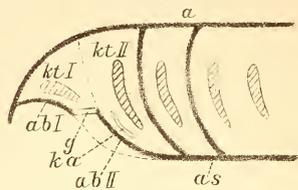


Fig. 65.

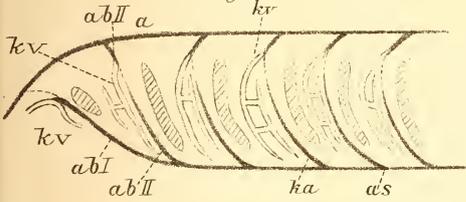


Fig. 70.

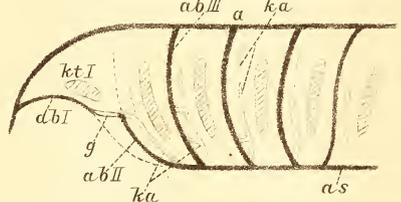


Fig. 66.

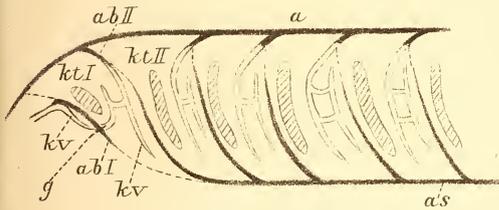


Fig. 71.

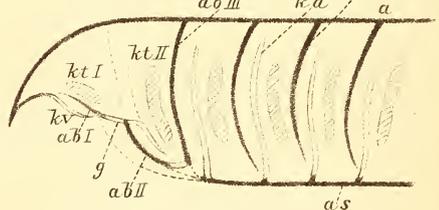


Fig. 67.

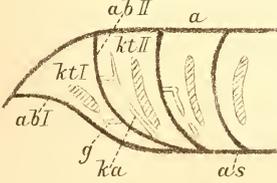


Fig. 72.

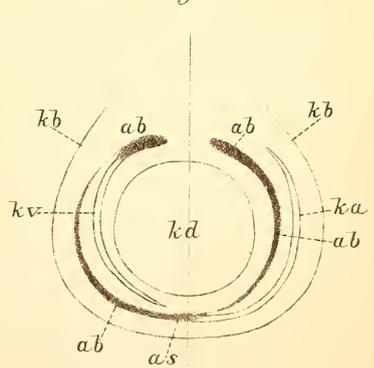
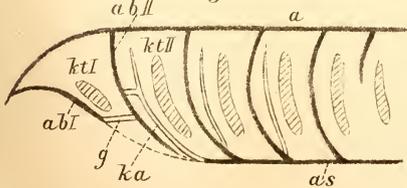


Fig. 68.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1901

Band/Volume: [69](#)

Autor(en)/Author(s): Goette A.

Artikel/Article: [Über die Kiemen der Fische, 533-577](#)