



DIE
KIEMEN UND IHRE GEFÄSSE

BEI
ANUREN UND URODELEN AMPHIBIEN

UND
**DIE UMBILDUNGEN DER BEIDEN ERSTEN ARTERIENBOGEN
BEI TELEOSTIERN.**

.....
HABILITATIONSSCHRIFT

DER
**MEDICINISCHEN FAKULTÄT DER RUPRECHT-CAROLINISCHEN UNIVERSITÄT
HEIDELBERG**

ZUR ERLANGUNG DER VENIA LEGENDI

VORGELEGT VON

DR. FRIEDRICH MAURER
IN HEIDELBERG.



.....
MIT ZWEI TAFELN UND 4 FIGUREN IM TEXT.



.....
LEIPZIG
WILHELM ENGELMANN

1888.

(Separat-Abdruck aus: Morphologisches Jahrbuch, XIV. Band.)

I. Die Kiemen und Kiemengefäße bei Anuren und Urodelen.

Es ist eine bekannte Thatsache, dass die Larven der Anuren in Bezug auf ihren Kiemenapparat zwei verschiedene Zustände durchlaufen, während die Urodelenlarven die zuerst gebildeten Kiemen bis zur Metamorphose behalten.

Bei Anurenlarven entwickeln sich in früher Larvenperiode von drei Kiemenbogen jederseits ausgehende äußere Kiemen. Dieselben bestehen nur kurze Zeit. Es wächst von dem Hyoidbogen, welcher keine Kiemen trägt, sehr frühzeitig der Kiemendeckel als Hautduplikatur nach hinten. Indem derselbe die äußeren Kiemen überdeckt und mit der Seiten- und Bauchwand des Körpers verwächst, bringt er jene Kiemen zur Rückbildung. Gleichzeitig damit bildet sich ein neuer Kiemenapparat, welcher von vier Kiemenbogen sich entwickelnd, in der durch den erwähnten Kiemendeckel abgeschlossenen Kiemenhöhle liegt. Diese letzteren Kiemen werden im Gegensatz zu den erst vorhandenen äußeren als innere Kiemen bezeichnet.

Während die äußeren Kiemen von den dorsalen Enden der Kiemenbogen ausgingen, sitzen die inneren der ganzen Länge der vier Kiemenbogen an deren lateral- und ventralwärts gerichteter Konvexität an.

Bei Urodelen entwickeln sich in sehr früher Larvenperiode gleichfalls von drei Kiemenbogen ausgehende äußere Kiemen. Diese sitzen

ebenfalls den dorsalen Enden der Kiemenbogen an. Sie bleiben während des ganzen Larvenlebens als respirirende Organe bestehen (von Perennibranchiaten sei hier Abstand genommen). Es kommt zwar auch zur Bildung eines Kiemendeckels, welcher, wie bei Anuren, vom kiemenfreien Hyoidbogen aus sich entwickelt, derselbe bleibt aber mit seinem hinteren und ventralen Rande stets frei. Er bedeckt die vier Kiemenbogen, deren hinterer Konvexität je eine große Kiemenplatte ansitzt. Es fehlt somit den Urodelen stets ein den inneren Anurenkiemen homologer Apparat.

Bei Erwägung der angedeuteten Thatsachen drängt sich die Frage auf, ob die Anuren- und Urodelenkiemen wirklich ganz heterogene Bildungen sind, oder ob sie nicht vielmehr auf einander bezogen werden können, so dass die eine Form aus der anderen abzuleiten sei. Um dieser Frage näher zu treten, ist zunächst zu untersuchen, ob die Art und Weise der ersten Bildung der großen Arterienbogen und die Art, wie diese mit der Herzanlage in Verbindung treten, gleichartig ist. Erst in zweiter Linie ist zu bestimmen, in welcher Weise die Bildung von Kiemen vor sich geht. Es handelt sich dann darum, ob ein Stadium nachweisbar ist, in welchem die Anlagen der Kiemen bei Anuren und Urodelen homologe sind. Man kann diese Frage dahin präcisiren, dass man untersucht, ob die in früherer Larvenperiode bei Anuren vorübergehend auftretenden äußeren Kiemen homolog sind den ebenfalls sehr früh sich entwickelnden, bleibenden, äußeren Urodelenkiemen. Wenn sich dies als richtig herausstellen sollte, so würden die Urodelenkiemen als die primäre Form der Amphibienkiemen aufzufassen sein, während die inneren Anurenkiemen als sekundär aus diesen hervorgegangene Bildungen zu betrachten wären. Zuvor ist natürlich festzustellen, in welcher Weise aus dem früheren Zustande sich die inneren Kiemen der Anurenlarven entwickeln.

In Anschluss daran sind die Umbildungen der Gefäßbogen bei der Rückbildung der Kiemen während der Metamorphose zu berücksichtigen. Zur Beurtheilung der Homologie gewisser Gefäßstrecken können uns einige zu den Kiemenbogen in Beziehung stehende Gebilde wichtige Anhaltspunkte geben. Ich crinnere hier speciell an die Carotidendrüse und die Epithelkörper in ihrer Lagerung und ihrer Entwicklung. Bei Anuren legen sie sich schon in sehr früher Larvenperiode an, während sie bei Urodelen erst zur Zeit der Metamorphose zur Ausbildung kommen. Bei Anuren liegen sie am ventralen Ende der Kiemenbogen, während sie bei Urodelen weiter dorsalwärts der Konvexität der Arterienbogen anlagern.

Nach Vergleichung der Kiemenbildungen bei Urodelen- und Anurenlarven ist zu erwägen, ob diese Einrichtungen bei Amphibien mit den Kiemen der Fische in Beziehung gebracht werden dürfen und welcher Kiemenform sie überhaupt zugerechnet werden müssen.

Historisches:

Die Arbeiten, auf welche ich mich beziehen will, sind in erster Linie diejenigen von BOAS¹. Es sind dort die Kiemengefäße bei der Urodelenlarve und deren Metamorphose genau geschildert. In den diesbezüglichen Angaben fehlen nur Untersuchungen über die erste Entwicklung der Arterienbogen, die Bildung der Kiemenarterie und -Vene, sowie über die Bildung der direkten Anastomosen zwischen Kiemenarterie und Vene. Eben so ist die Entwicklung der Arteria carotis externa und ihr eigenthümlicher Ursprung aus der Vene des ersten Kiemenbogens, die bei ihrem absteigenden Verlaufe mit der Arterie des gleichen Bogens mehrfach anastomosirt, in seiner Entstehung nicht untersucht. Die jüngsten Larven, die BOAS untersuchte, waren solche von *Salamandra maculata*, welche gerade geboren waren. Dort sind die Gefäßverhältnisse schon die der vollkommen entwickelten Larve und verändern sich bis zur Metamorphose nur unwesentlich. Diese Stadien gestatteten schon Injektionen.

Bei Anuren schilderte BOAS nur die Zustände bei der älteren Larve, die schon die inneren Kiemen besitzt. Es werden sowohl die Blutgefäße der Kiemen, sowie der Filtrirapparate und deren Umbildungen bei der Metamorphose genau beschrieben. Es fehlen in den Schilderungen von BOAS die Verhältnisse der Blutgefäße in den erst vorhandenen äußeren Anurenkiemen, sowie die erste Anlage der Gefäßbogen in den Kiemenbogen vor der Ausbildung von Kiemen. Gerade diese Verhältnisse sind es aber, deren Kenntniss vorausgesetzt werden muss, um ein Urtheil über die Beziehungen zwischen Anuren und Urodelen in Betreff des Kiemenapparates zu bekommen.

Die Entwicklung der ersten Kiemen bei Anurenlarven schildert RUSCONI² in seinem klassischen Werke: »Développement de la gré-nouille«, Milan 1826. Doch weiche ich in sehr wesentlichen Punkten

¹ BOAS, Über den Conus arteriosus und die Arterienbogen der Amphibien. Morpholog. Jahrbuch, Band VII, 1881. — BOAS, Beiträge zur Angiologie der Amphibien, Morpholog. Jahrbuch, Band VIII, 1882.

² RUSCONI, Développement de la grénoille commune, Milan 1826.

von den im Allgemeinen sehr werthvollen Angaben RUSCONI's ab. Die Untersuchungen mit der Lupe, an lebenden Froschlarven angestellt, sind bei den pigmentirten Thieren entschieden nicht mit der nöthigen Sicherheit zu machen, besonders, was das Verhalten der Gefäße innerhalb des Kiemenbogens betrifft. Die histologischen Vorgänge bei der ersten Bildung der Gefäßbogen fehlen bei RUSCONI, ebenso sind Gefäßkommunikationen an einigen Punkten beschrieben, wo solche sicher auszuschließen sind. Auf das Thatsächliche werde ich bei der Besprechung der Befunde eingehen. Auch die Angaben GÖRTE's in der »Entwicklungsgeschichte der Unke« (Leipzig 1875) waren zu berücksichtigen. Dort ist speciell die erste Anlage der Gefäßbogen beschrieben (pag. 498 ff.). Auf die Bildungsvorgänge an den Gefäßen in den Kiemenbogen und Kiemen geht GÖRTE nicht ein; er bezieht sich dabei auf RUSCONI. Die Angaben GÖRTE's betreffs des dritten und vierten Arterienbogens und ihres Verhältnisses zur Aortenwurzel und Arteria pulmonalis sind bereits von BOAS widerlegt und kann ich die Beobachtungen BOAS' nur bestätigen.

RATHKE¹ ist in seiner Abhandlung über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere nicht auf die uns speciell interessirenden thatsächlichen Verhältnisse eingegangen. Sehr werthvolle Angaben über die ersten Kiemenverhältnisse bei Anurenlarven finde ich in ECKER's *Icones physiologicae*. Doch ist auch hier, wie bei RUSCONI, eine Gefäßkommunikation in einem Stadium angegeben, wo dieselbe schon geschwunden ist. Es handelt sich bei Beiden darum, dass die Kiemenarterie des einzelnen Bogens sich beim Eintritt in ihren Bogen in zwei Äste theilen soll. Dies ist aber nur der Fall, ehe sich die inneren Kiemen der Froschlarven bilden. ECKER und RUSCONI haben es noch abgebildet bei Larven mit entwickelten inneren Kiemen.

Eine genau durchgeführte Vergleichung zwischen Urodelen- und Anurenkiemen fand ich nirgends. Die Schilderungen der Anurenlarvenkiemen in den Lehrbüchern sind alle dem erwähnten Werke von RUSCONI entlehnt.

Befunde:

Um Anuren und Urodelen in Betreff ihres Kiemenapparates vergleichen zu können, ist es vor Allem nothwendig, die erste Bildungsgeschichte der Arterienbogen genau zu studiren.

¹ RATHKE, Anatomisch philosophische Untersuchungen über den Kiemenapparat und das Zungenbein der Wirbelthiere. Riga und Dorpat 1832.

a. Anuren.

Da in Folge der Kleinheit der Objekte (es handelt sich um Larven von 4—7 mm Länge) Injektionen der Gefäße unausführbar sind, musste ich den Versuch machen, an guten Schnittserien die Gefäße in ihrer ersten Bildung, sowie in ihrem Verlaufe zu untersuchen. Es war dies bei gut konservierten Objekten vollkommen sicher möglich, wenn es auch einige Zeit und Übung erforderte, das Gesehene richtig zu kombinieren. Ein Versuch, die einzelnen Kiemenbogen gesondert herauszupräparieren und durch Nelkenöl aufzuhellen, um die Gefäße in Zusammenhang darin verfolgen zu können, schlug fehl, in so fern ich dabei nichts deutlich unterscheiden konnte. Aus Schnittserien ließen sich die Verhältnisse mit Sicherheit kombinieren. Bei den so gewonnenen Abbildungen, welche sämtlich mit der Camera gezeichnet sind, ist nur auf die wesentlichen Dinge Rücksicht genommen. So sind z. B. die Kiemenbüschel nicht sämtlich eingezeichnet, weil dieselben zu dicht stehen und die Übersichtlichkeit des Bildes beeinträchtigen würden. Auch auf die Kapillarverbindungen in den Kiemenfransen und den Endlappchen der Büschel konnte ich nicht eingehender achten. Dagegen sind die Kommunikationen der großen Gefäße genau den Thatsachen entsprechend angegeben. Es war mir möglich, mit Sicherheit nachzuweisen, dass die innere Kiemenvene mit der Kiemenarterie des gleichen Bogens nur in der ersten Zeit nach ihrer Bildung ventral kommuniziert, nach der Ausbildung der inneren Kiemen dagegen nur durch die Kiemenkapillaren mit ihr in Verbindung steht. Eben so ist eine dorsale Kommunikation zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene völlig ausgeschlossen.

In den folgenden Befunden sind zunächst die drei ersten Stadien wichtig, indem sie uns die erste Bildung der großen Arterienbogen und die Differenzirung der äußeren Kiemen bei Kaulquappen vor Augen führen. Diese Stadien sind Kaulquappen von *Rana esculenta* entnommen, welche eine Länge von 4, 5 und 6 mm besitzen. (Sie entsprechen den Fig. 18, 19 und 20 auf Tafel II in RUSCONI, *Développement de la grenouille*.) Ich unterlasse es eine genaue Schilderung der äußerlich sichtbaren plastischen Verhältnisse an Kopf und Hals einer Froschlارve in diesem Stadium zu geben. Es genügt zu wissen, dass bei Larven von 4 mm Länge Kiemenstummel noch nicht bestehen (Taf. IX Fig. 1). Bei Larven von 5 mm Körperlänge sind die äußeren Kiemen des ersten und zweiten Kiemenbogens in Gestalt kleiner einfacher Höckerchen vorhanden, am dritten Bogen besteht noch keine Kiemenanlage (Taf. IX Fig. 2, 3 und 4).

Bei Larven von 6 mm Länge sind die Anlagen der drei äußeren Kiemen jederseits ausgebildet. Die Kieme des ersten Bogens zeigt sich bereits in drei fingerförmige Zapfen getheilt, die des zweiten läuft in zwei Zapfen aus, während die dritte Kieme noch einfach fingerförmige Gestalt besitzt (Taf. IX Fig. 5, 6 und 7).

Das Herz ist im erstgenannten Stadium noch ein gerade gestreckter Schlauch, während es bei Larven von 5 und 6 mm Länge S-förmig gekrümmt ist. Bei Larven von 6 mm Länge treten in seinem Lumen sowie im Inneren der großen Gefäße zum ersten Male Blutkörperchen auf.

Die ersten Anlagen von Gefäßen in den Kiemenbogen finde ich bei Kaulquappen von *Rana esculenta*, die 4 mm lang sind. Von äußeren Kiemen ist, wie erwähnt, noch keine Spur zu sehen. Es bestehen drei Arterienbogen jederseits. Von diesen nimmt der erste einen sehr eigenthümlichen Verlauf. Er stellt ein äußerst feines Gefäß dar, welches, vom vorderen Herzende ausgehend, beiderseits in den ventralen Schenkeln des Hyoidbogens lateral- und etwas dorsalwärts verläuft, um dann, nach vorn umbiegend, in den Kieferbogen überzugehen und in diesem weiter dorsalwärts und dann nach hinten verlaufend noch spitz ausgezogen im Bindegewebe, dorsal vom Darmrohr, blind zu endigen.

Es ist nach diesem Verlauf nicht zu entscheiden, ob das Gefäß dem Zungenbein- oder dem Kieferbogen angehört. Es wird in der Folge als *Arteria hyo-mandibularis* bezeichnet werden. Der geschilderte Verlauf wird verständlich, wenn man die Verhältnisse der Schlundtaschen und Schlundbogen in Rechnung zieht. Es bestehen in diesem Stadium vier Schlundtaschen. Die erste findet sich zwischen dem Kiefer- und dem Zungenbeinbogen. Diese Tasche erreicht jetzt und auch später das Ektoderm nicht, bricht niemals zu einer offenen Spalte durch. In Folge dessen hängt das mesodermale Gewebe des Kiefer- und Zungenbeinbogens zwischen dem blinden Ende der Schlundtasche und dem Ektoderm direkt zusammen und es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass ein Blutgefäß vom einen in den anderen Bogen verläuft. Es wäre dies allerdings eine Thatsache von großer Tragweite und es ist nicht anzunehmen, dass dies bloß eine willkürliche Einrichtung bei Froschlarven sei. Es sind vielmehr die anderen Wirbelthierklassen darauf hin zu untersuchen, ob der vorderste Arterienbogen eine Sonderstellung gegen die hinteren Gefäßbogen in Bezug auf die Art seines Verlaufes einnimmt. Bei den

später folgenden Schilderungen dieser Verhältnisse bei Urodelen und Knochenfischen werde ich auf diese Frage zurückkommen.

Hinter der Kiefer-Zungenbeinfalte finden sich in dem genannten ersten Stadium der Froschlarven noch drei Schlundtaschen. Dieselben erreichen gerade das Ektoderm und grenzen somit den Zungenbeinbogen gegen den ersten Kiemenbogen, sowie die drei ersten Kiemenbogen so von einander ab, dass dieselben nur dorsal und ventral mit einander zusammenhängen. Der vierte Kiemenbogen ist vom dritten noch nicht gesondert, in ihm fehlen aber auch noch Gefäßanlagen.

Knorpelige Bogenanlagen sind in diesem Stadium noch nicht differenzirt. Die Schlundbogenanlagen stehen noch senkrecht und bilden mit der Längsachse des Körpers einen rechten Winkel, so dass man auf Querschnitten die einzelnen Bogen hinter einander bequem durchmustern kann. Selbstverständlich sind aber auch Sagittal- und Horizontalschnitte durch den Kopftheil des Embryo unerlässlich. In Folge des eigenthümlichen Verlaufes des vordersten Arterienbogens zeigt der dorsale Schenkel des Hyoidbogens keine Gefäßanlage. Die Verbindung, welche dieser vorderste Arterienbogen (*Arteria hyo-mandibularis*) mit dem Herzschlauche an dessen vorderem Ende eingeht, besteht nur ganz kurze Zeit.

Der zweite Arterienbogen findet sich in der Anlage des späteren ersten Kiemenbogens. Er stellt einen sehr weiten buchtigen Kanal dar, welcher keine differenzirte Wandung besitzt. Er wird auf Schnitten von einfach abgeplatteten Bindegewebszellen begrenzt, die unmittelbar mit den Zellen des umgebenden embryonalen Bindegewebes zusammenhängen (Taf. IX Fig. 1). Vielfach springen solche Zellen auch in das Lumen des Kanales vor und verleihen ihm seine buchtige Form. Einige zarte Fortsätze der Bindegewebszellen durchsetzen noch strangartig das Lumen, woraus geschlossen werden darf, dass die Kanäle, welche sich späterhin zu den Blutgefäßen differenzieren, als unregelmäßige Spaltenbildungen im embryonalen Bindegewebe sich anlegen. Dies wird durch Vergleich mit jüngeren Stadien bestätigt, wo der erste Kiemenbogen nicht von einem zusammenhängenden Kanale durchzogen wird, sondern nur unregelmäßige Lücken zwischen dem Schleimgewebe aufweist. Während innerhalb des ersten Schlundbogens der Gefäßkanal, welcher durch Zusammenfließen der Gewebslücken entstanden ist, ein sehr weiter ist, wird am dorsalen, sowie am ventralen Ende des Schlundbogens sein Lumen ein äußerst feines. Dorsal geht es fein auslaufend in die Bindegewebszellen über, ventral hat es sich mit dem vorderen

Herzende verbunden. Das Herz ist ein noch gestreckter Schlauch. Weder in seinem Lumen noch in dem der Gefäßbogen befinden sich Blutkörperchen. Der dritte Arterienbogen, im späteren zweiten Kiemenbogen verlaufend, ist noch nicht mit dem Herzen in Verbindung getreten. Er stellt noch nicht einmal einen einheitlichen Kanal dar, sondern besteht aus einigen großen Lücken zwischen den Bindegewebszellen des Schlundbogens. Das Verhalten des zweiten Gefäßbogens, der späteren ersten Kiemenarterie, ist auf Taf. IX Fig. 1 gegeben. Dieselbe ist aus drei Schnitten kombinirt.

Die Aorta ist in diesem Stadium noch nicht gebildet. In Betreff des zweiten Arterienbogens haben wir hier den Zustand des einfachen primären Gefäßbogens vor uns.

Der erste Arterienbogen nimmt durch die Art seines Verlaufes eine Sonderstellung ein. Der dritte Arterienbogen stellt ein jüngeres Stadium als der zweite Bogen dar, indem er noch nicht mit dem Herzen in Zusammenhang getreten ist. Er stellt noch keinen kontinuierlichen Kanal dar, sondern besteht aus mehreren unregelmäßigen Gewebslücken.

Dieser Zustand ist von sehr kurzer Dauer, indem sich sofort weitere Differenzirungen anschließen.

Ehe ich hierin fortfahre, müssen einige Angaben früherer Autoren angeführt werden:

Zunächst macht BALFOUR¹ die Angabe, dass der vorderste Gefäßbogen der Amphibien der Arteria hyoidea der Fische entspreche, dass eine Arteria maxillaris nicht mehr zur Anlage komme. Darauf kann ich erst nach Besprechung der Verhältnisse bei Teleostiern eingehen.

RUSCONI² und später GÖTTE³ geben an, dass die Arterie des späteren ersten Kiemenbogens zuerst angelegt werde. RUSCONI erwähnt keine vor diesem gelegene Arterienbogen bei *Rana esculenta*.

GÖTTE beschreibt bei der Unke vor dem Arterienbogen des ersten Kiemenbogens zwei Gefäßbogen. Der vorderste wird als Arteria temporo-maxillaris, der zweite als Arteria hyoidea bezeichnet. Diese beiden Gefäßbogen bilden sich nach GÖTTE später, als die Arterie des späteren ersten Kiemenbogens.

Ogleich GÖTTE angiebt, dass wenigstens die Arteria hyoidea

¹ BALFOUR, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Deutsch von VETTER, Jena 1881.

² a. a. O.

³ a. a. O.

in der gleichen Weise sich bildet, wie die Aortenbogen des ersten bis dritten Kiemenbogens, bestreitet er doch ihre Gleichwerthigkeit mit Aortenbogen, indem er rein physiologische Gesichtspunkte als maßgebend hinstellt. Da die betreffenden beiden vordersten Gefäßbogen in ihrer Kontinuität vortübergehende Bildungen sind und niemals Blut in die Aorta führen, so sollen sie auch keine Aortenbogen darstellen.

Zunächst war es mir nicht möglich bei *Rana* zwei Arterienbogen vor dem Gefäßbogen des ersten Kiemenbogens nachzuweisen. Ich konnte stets nur den einen erkennen, welcher den oben genannten eigenthümlichen Verlauf zeigt. Dass dieses Gefäß morphologisch einem Arterienbogen homolog ist, geht schon daraus hervor, dass es vom vorderen Herzen entspringt und den Schlund umgreifend dorsal mit der Arterie des ersten Kiemenbogens sich zu einer Aortenwurzel vereinigt. Noch deutlicher wird dies nachgewiesen, wenn man Urodelen und Teleostier in Vergleichung zieht, bei welchen gerade dieser Arterienbogen in früher Zeit eine wichtige funktionelle Bedeutung hat als die erste einzige Kommissur zwischen dem ventralen Herzen und der dorsalen Aorta. Ferner muss ich betonen, dass der vorderste Gefäßbogen (*Art. hyo-mandibularis*) sich bei Anuren gleichzeitig mit der Arterie des ersten Kiemenbogens anlegt. Letztere Arterie besitzt aber von vorn herein ein bedeutend weiteres Lumen.

In dem folgenden Stadium, welches ich Kaulquappen von 5 mm Länge entnehme, sind bereits vier Gefäßbogen mit dem Herzen in Verbindung getreten und zwar ist der vorderste die *Arteria hyo-mandibularis*. Der Zusammenhang derselben mit dem vorderen Herzen ist derart, dass dieses Gefäß nicht aus der Theilungsgabel der Arterien des ersten Kiemenbogens hervorgeht, sondern erst von dieser Arterie jederseits entspringt. Bei der Bildung der *Carotis externa*, die erst im folgenden Stadium klar zu Tage tritt, komme ich auf den vordersten Gefäßbogen zurück.

Von den drei übrigen mit dem Herzen in Verbindung stehenden Gefäßen zeigt der dritte, als der zuletzt gebildete noch das einfache Verhalten eines primären Gefäßbogens (*Taf. IX Fig. 4*). Am zweiten (*Fig. 3*) beginnt schon eine Differenzirung. An den beiden vorderen Kiemenbogen besteht äußerlich je ein kleines Höckerchen als erste Anlage einer äußeren Kieme. In das hintere dieser Höckerchen hat sich der zweite Gefäßbogen ausgebuchtet. Durch diese Ausbuchtung, die eine stumpfwinkelige Knickung des Gefäßbogens in seiner Mitte verursacht, zerfällt dieser in einen ventralen und einen dorsalen

Schenkel. Diese Sonderung wird noch dadurch bedeutend vermehrt, dass an der Stelle der Knickung von der medialen Wand des Gefäßes ein bindegewebiger Sporn in sein Lumen herein entstanden ist (Taf. IX Fig. 3). Zugleich aber hat sich von der Stelle aus, wo der Arterienbogen mit der Herzanlage sich vereinigt hat, ein feines Gefäß gebildet, welches hinter dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens im gleichen Kiemenbogen nach oben verläuft, aber bevor es den Winkel des Gefäßes erreicht im Bindegewebe blind endet.

Die spätere erste Kiemenarterie (Taf. IX Fig. 2) hat sich schon weiter entwickelt. Das vom Herzen aus gebildete zweite Gefäß, welches im ventralen Schenkel des Kiemenbogens hinter dem primären Gefäß verläuft, hat das Kiemenhöckerchen erreicht und geht in eine Gefäßschlinge über, die gerade an der stumpfwinkligen Knickung in den primären Gefäßbogen mündet (Fig. 2). An dieser Stelle, wo der dorsale und der ventrale Schenkel zusammentreffen, entsteht die äußere Kieme. Die späteren Differenzirungen innerhalb des einzelnen Kiemenbogens vollziehen sich alle am ventralen Schenkel desselben, während der dorsale Schenkel des primären Gefäßbogens keine weiteren Komplikationen mehr erfährt.

In dem Stadium, in welchem sich die spätere erste Kiemenarterie bei der 5 mm langen Kaulquappe befand, haben wir den Zustand vor Augen, welchen *Rusconi* sah, als er angab, dass in jedem Kiemenbogen zwei Arterien verlaufen.

Ehe ich zum folgenden Stadium übergehe, ist noch daran zu erinnern, dass, sobald der primäre Arterienbogen mit dem Herzen in Verbindung getreten ist, zwei Vorgänge sich abspielen. Es ist dies einmal die Knickung des Gefäßbogens lateralwärts. Dieselbe kommt durch die Vergrößerung der Kopfdarmhöhle zu Stande, verbunden mit dem Auftreten der äußeren Kiemenstummel. Durch diese Knickung des Gefäßbogens entsteht ein dorsaler und ein ventraler Gefäßschenkel. Der zweite Vorgang ist die Bildung einer zweiten Arterie hinter dem ventralen Schenkel der primären Arterie. Jene entsteht vom Herzen und zwar von der Stelle aus, wo die primäre Arterie sich mit dem Herzen vereinigte. Der Herzschlauch ist zu dieser Zeit schon S-förmig gekrümmt, es fehlen aber noch Blutkörperchen sowohl in seinem Lumen, als auch in demjenigen der Arterien. Bei Larven von 6 mm Länge haben sich die Kiemen und ihre Gefäße von vorn nach hinten fortschreitend weiter entwickelt. Auf die vorderste *Arteria hyo-mandibularis* komme ich später zu sprechen.

Am ersten Kiemenbogen hat sich der äußere Kiemenhöcker in

vier Stummel getheilt; am zweiten Bogen bestehen zwei Stummel, die äußere Kieme des dritten Bogens ist ein kleiner einfacher Höcker, wie es die beiden vorderen Kiemen im vorher beschriebenen Stadium waren. Der dritte Bogen zeigt demgemäß auch die gleichen Verhältnisse, wie der erste Bogen des vorigen Stadiums. Man kann diesen Befund so ausdrücken, dass mit der Bildung des Kiemenstummels der Gefäßbogen eine Schlinge in die Kiemenanlage hineinschiebt mit Erhaltung einer direkten primären Anastomose (Taf. IX Fig. 7). Dabei muss man freilich im Auge behalten, dass der ventrale Theil dieser Schlinge sich vom Herzen her bildet und zwar von der Stelle aus, wo der primäre Arterienbogen sich mit der Herzanlage vereinigt hat. Der dorsale Schenkel der Kiemenschlinge verläuft horizontal medialwärts und tritt gerade an dem Winkel in den primären Bogen ein. Von dieser Stelle aus bildete er sich. Am zweiten Bogen dieses Stadiums (Taf. IX Fig. 6) zeigt sich die Kiemengefäßschlinge bedeutend entwickelt auf Kosten vom ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens. Der vom Herzen ausgehende Arterienstamm dieses Bogens theilt sich, gerade ehe er in den Bogen eintritt, noch in zwei Äste. Der vordere, den ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens darstellend, verläuft dorsalwärts und geht an dem Winkel des Bogens in den dorsalen Schenkel über. Der ventrale Schenkel ist schwächer geworden und zeigt ein bedeutend feineres Lumen als der dorsale Schenkel. Auch ist dies Lumen nicht mehr gleichmäßig rund, sondern wieder unregelmäßig buchtig geworden, durch Wucherung des umgebenden Bindegewebes. Im Gegensatz zu diesem in Rückbildung begriffenen primären ventralen Gefäßschenkel hat sich der dahinter verlaufende sekundär vom Herzen aus gebildete Gefäßstamm, der zweite Theilungsast der zweiten Kiemenarterie, kräftig entwickelt und zeigt glatte Wandung. Sein Lumen ist aber noch nicht weiter, als das des vor ihm verlaufenden erstgenannten Astes.

Der sekundäre Ast biegt sich hinter dem primären dorsalwärts verlaufend in die äußere Kieme, wo er durch zwei Gefäßschlingen in die äußere Kiemenvene übergeht. Diese vereinigt sich am Winkel des Gefäßbogens mit dem ventralen Schenkel des primären Arterienbogens zur gemeinsamen Kiemenvene, welche den dorsalen Schenkel des primären Gefäßbogens darstellt.

Am ersten Kiemenbogen (Taf. IX Fig. 5) findet sich dasselbe weiter ausgebildet. Der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens ist noch weiter in der Rückbildung fortgeschritten, er besitzt ein feineres Lumen als die sekundäre Kiemenarterie, geht aber mit dieser noch

aus einem gemeinschaftlichen Stamm hervor. Die sekundäre Arterie geht durch vier Schlingen in die äußere Kiemenvene über, die sich mit dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens vereinigt. Hierin ist das Stadium gegeben, wo die äußeren Kiemen der Anurenlarven übereinstimmen mit den äußeren Kiemen der Urodelen (Fig. 5). Es geht vom Herzen aus nicht alles Blut durch die äußeren Kiemen, sondern ein Theil des Blutes geht direkt durch die Anastomose, welche durch den ventralen Schenkel des primären Arterienbogens gebildet wird, in die Kiemenvene über.

In diesem Stadium finden sich Herz und Gefäße zum ersten Male mit Blutkörperchen gefüllt.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens direkt mit dem Herzen in Verbindung tritt; und eben so wenig ist es zweifelhaft, dass von der Vereinigungsstelle der vier primären Gefäßbögen mit der Herzanlage aus ein sekundäres Gefäß sich bildet, welches sich aber nur bis in die äußeren Kiemen erstreckt, d. h. nur dem ventralen Schenkel des Kiemenbogens und den am Winkel des Bogens auftretenden äußeren Kiemen zukommt. Im ventralen Schenkel jedes Kiemenbogens verlaufen somit zwei Gefäße, die aber aus einem gemeinsamen Stamm hervorgehen. Zu der Zeit nun, wo die rothen Blutkörperchen im Lumen des Herzens auftreten, und von da in die Gefäße gepumpt werden, fällt einem sofort auf, dass in dem sekundären Gefäße bedeutend mehr Blutkörperchen sich befinden, als in dem primären, obgleich doch beide Gefäße aus einem Stamme entspringen. Es ist dies die Folge der begonnenen Rückbildung des primären Gefäßes, die dahin führt, dass das ventrale Ende dieses Gefäßes sich von der Verbindung mit dem Herzen wieder löst. Und in diesem Stadium komme ich wieder auf den zuerst geschilderten vordersten Gefäßbogen, die Arteria hyomandibularis, zurück. Dieses Gefäß erhält in seinem ventralen Schenkel keine begleitende sekundäre Arterie. Wenn es sich aus seiner Verbindung mit dem Herzen löst, so bleibt es in Verbindung mit der gleichfalls sich lösenden primären ersten Kiemenarterie, aus welcher, wie sich ergeben wird, die erste innere Kiemenvene entsteht. So ergibt sich aus diesen Entwicklungsvorgängen die Entstehung einer ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene, d. i. der späteren Arteria carotis externa.

Diese Vorgänge sind schon vollzogen bei Kaulquappen von 9 mm Länge. Zu dieser Zeit sind aber auch schon innere Kiemen in der Bildung begriffen (Taf. IX Fig. 8).

Die Rückbildung des ventralen Schenkels vom primären Gefäßbogen hatte schon begonnen bei Larven von 6 mm Länge. Es zeigte sich, dass die vorher bereits glatt gewesene Gefäßwand sich sekundär wieder allenthalben in das Lumen vorbuchtete. Hierdurch wurde sowohl das Gefäß verengert als auch sein Lumen unregelmäßig buchtig (Taf. IX Fig. 5 *apv*).

Der Haupt-Impetus der Herzaktion geht schon, ehe die Trennung des primären Gefäßes vom sekundären vollzogen ist, in diese letztere hinein. Dies erkennt man an der bedeutend stärkeren Füllung des letzteren mit Blutkörperchen.

Es bilden sich nun auch von diesem sekundären Gefäße aus Ausbuchtungen, die aber nicht mit einer Verengung dieses Gefäßes Hand in Hand gehen. Dieselben treten an der Strecke seines Verlaufes im ventralen Schenkel des Kiemenbogens auf bis zur Eintrittsstelle in die äußere Kieme. Die Ausbuchtungen setzen sich in Verbindung mit dem engen buchtigen Lumen der primären Arterie. Während also der primär vorhandene, ventrale, weite Zusammenhang der beiden im ventralen Schenkel des Kiemenbogens verlaufenden Gefäße sich rückbildet, entwickeln sich sekundär in ihrem Verlauf durch den ventralen Bogenschenkel zahlreiche Anastomosen, die aber von vorn herein kurze Schlingen darstellen (Fig. 8). Alle diese Schlingen bilden sich gleichzeitig mit kleinen Höckerchen, welche der Konvexität des ventralen Kiemenbogenschenkels aufsitzen, und erstrecken sich in diese hinein. Die Höckerchen stellen die erste Anlage der inneren Kiemen dar und sind bereits entwickelt ehe ein Kiemendeckel sich stärker ausgebildet hat. Wenn wir den Blutstrom in diesem Stadium betrachten, so zeigt sich, dass vom Herzen aus das Blut in die sekundäre Arterie strömt (Fig. 8 *ab₂*). Von dieser gelangt es größtentheils direkt in die äußeren Kiemen (*ak*), ein Theil aber fließt durch die inneren Kiemenanlagen in den ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens (*vb₂*). Dieser ist hierdurch zur inneren Kiemenvene (Vena branchialis interna) geworden. Dieselbe vereinigt sich am Winkel des Kiemenbogens mit der aus der äußeren Kieme tretenden äußeren Kiemenvene (*vbc₂*) zur Vena branchialis communis (*vbc₂*) des betreffenden Bogens, die dem dorsalen Schenkel des primären Gefäßbogens entspricht und in ihrem weiteren Verlauf eine Aortenwurzel darstellt.

Wir finden diesen Zustand bei Kaulquappen von 9 mm Länge und zwar gilt er ohne Weiteres für die drei ersten Kiemenbogen. An dem ersten Kiemenbogen besteht die ventrale Fortsetzung der



inneren Kiemenvene, auf deren Entstehungsweise ich bereits oben hingewiesen habe.

Der Gefäßbogen des vierten Kiemenbogens bildet sich bei Larven von 7 mm Länge. Er stellt dann einen einfachen primären Arterienbogen dar, welcher von der dritten Kiemenarterie sich abzweigt. Eine äußere Kieme kommt hier nicht zur Entwicklung, dagegen bildet sich später die *Arteria pulmonalis* und *Art. cutanea* von diesem Gefäßbogen aus, gleichzeitig mit der Entstehung der inneren Kiemen dieses Bogens. Letztere sind bei 9 mm langen Larven noch frei, nicht vom Kiemendeckel bedeckt. Hier kommt es nicht zur scharf kenntlichen Differenzierung eines dorsalen und ventralen Bogenschenkels, doch entwickeln sich die inneren Kiemen sehr tief, d. h. ventral (vgl. Fig. 10 rechts), so dass sie jedenfalls nur im Bereich der ventralen Hälfte des Bogens zur Ausbildung kommen. Vom Filtrirapparat fand ich bei 9 mm langen Larven noch keine Anlage, es fehlen also auch die ihn ernährenden Gefäße.

In der Folge entwickeln sich nun kurze Zeit die inneren und äußeren Kiemen gleichmäßig weiter. Es besteht in jedem der drei ersten Kiemenbogen nur eine Kiemenarterie. Dieselbe giebt bei ihrem Verlauf im ventralen Kiemenbogenschinkel zahlreiche Ästchen für die inneren Kiemen ab und tritt am Bogenwinkel in die äußere Kieme ein. Aus den inneren Kiemen sammelt sich das Blut in der inneren Kiemenvene, welche vor der Arterie im ventralen Kiemenbogenschinkel verläuft. Beide Gefäße lagern dicht zusammen, communiciren aber weder ventral noch dorsal direkt mit einander. Aus den äußeren Kiemen sammelt sich das Blut in der äußeren Kiemenvene, welche dorsal aus jeder äußeren Kieme austritt, um sich sofort mit der inneren Kiemenvene zur *Vena branchialis communis* zu vereinigen.

RUSCONI gab an, dass im Kiemenbogen zwei Arterien verliefen, welche aus einem gemeinsamen Stamm hervorgehen. Er nennt die eine *artère permanente*; diese entspricht dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens (innere Kiemenvene). Die andere bezeichnet RUSCONI als *artère transitoire*; diese stellt die sekundäre Kiemenarterie der Larve dar. Beide Gefäße vereinigen sich nach RUSCONI auch wieder, ehe sie in die äußere Kieme eintreten. ECKER lässt ebenfalls die beiden Gefäße im Kiemenbogen aus einem gemeinsamen Stamme hervorgehen. Eine dorsale Vereinigung, ehe sie in die äußeren Kiemen eintritt, giebt er bereits nicht mehr an.

Eine dorsale Vereinigung ist nie vorhanden, dagegen besteht

allerdings eine ventrale, d. h. die beiden Gefäße entspringen in früher Zeit aus einem gemeinsamen Stamm. Dies ist aber nur ein vorübergehender Zustand, bei Larven von 7—8 mm Länge ist der primäre Gefäßbogen an seinem ventralen Ende bereits von der sekundären Arterie gelöst. In der späteren Zeit findet sich dann keine direkte Kommunikation zwischen Kiemenarterie und Kiemenvenen. Alles Blut muss die Kiemen passieren, wie Boas¹ schon beschrieben hat.

Ich gehe zur Schilderung der Veränderungen an den Kiemengefäßen über, welche sich an die Ausbildung des Kiemendeckels knüpfen.

Wenn sich der Kiemendeckel bildet, ein Vorgang, der schon häufig geschildert wurde, so gelangen die äußeren Kiemen in den Kiemensack, und atrophieren. Damit muss auch die Fortsetzung der Kiemenarterie in die äußere Kieme, sowie die äußere Kiemenvene obliterieren. Um ein Stadium zu geben, welches den Kiemensack noch nicht ganz geschlossen zeigt, verweise ich auf die Fig. 9 und 10 Taf. IX. Die Abbildungen sind Kaulquappen von 13 mm Länge entnommen. Es sind hier bei noch offenem Kiemensack die äußeren Kiemen noch stark entwickelt und die inneren stellen auch schon reich verzweigte Bäumchen dar.

Fig. 9 zeigt beiderseits den ersten Kiemenbogen. Die Kiemenarterie (*ab*) verläuft vom Herzen aus zu diesem Bogen und giebt sofort Ästchen ab, welche zu den inneren Kiemenbäumchen (*zk*) treten. Häufig entspringen die Arterien für mehrere Kiemenbäumchen in gemeinsamem Stämmchen aus der Arterie. Die Thatsache, dass an den drei ersten Kiemenbogen je zwei Reihen von Kiemenbäumchen sitzen, findet in der Anordnung der Arterien keinen Ausdruck, d. h. die beiden Reihen werden in unregelmäßiger Weise aus dem einfachen Arterienstamm versorgt. Nachdem die Arterie unter allmählicher Abnahme ihres Lumens 12—20 Paare solcher Bäumchen versorgt hat, tritt sie in die äußere Kieme (*ak*) ein. Diese liegt noch wie früher an dem Winkel des ursprünglich primären Gefäßbogens. Dieser hat sich mit dem Kiemenbogen etwas nach hinten umgelegt, so dass er nicht mehr senkrecht auf die Längsachse des Körpers steht, sondern mit ihr einen nach hinten offenen spitzen Winkel bildet. Die beiden Kiemenvenen verhalten sich verschieden. Die innere beginnt am ersten Bogen nicht mit der Vene des am weitesten ventral gelegenen Kiemenbäumchens, sondern sie setzt sich ventral in die nach vorn verlaufende Carotis externa (*cc*) fort. Gerade medial von der am weitesten ventral gelegenen Kieme liegt zwischen

¹ a. a. O.

dieser Vene und der Kiemenarterie die Anlage der Carotidendrüse (*cd*) in Form eines soliden Epithelknötchens. Dieselbe habe ich schon früher genauer besprochen. Die äußere Kiemenvene ist am ersten Bogen auf der rechten Seite bereits schwächer als die innere Kiemenvene, weil ihre äußere Kieme schon im Kiemensack, der auf der rechten Seite sich bekanntlich früher schließt, ganz eingeschlossen ist. Sie beginnt schon zu atrophieren. Auf der linken Seite, wo die äußere Kieme noch frei und völlig entwickelt ist, findet man die äußere Kiemenvene noch stärker als die innere.

Am zweiten und dritten Kiemenbogen finden sich unter einander gleiche Verhältnisse (Fig. 10 links). Die äußeren Kiemenvenen sind noch stärker als die inneren. Die inneren Kiemenvenen beginnen mit der Vene des am weitesten ventral gelegenen Kiemenbäumchens. Sie kommunizieren an ihrem ventralen Ende nicht direkt mit der Kiemenarterie. Diese giebt gerade ehe sie in ihren Bogen eintritt einen dorsalwärts verlaufenden Ast ab, welcher zum Filtrirapparat (*af*) verläuft. Die Vene (*vf*), die aus dem gleichen Gebiet zurückkommt, ergießt sich in die Vena jugularis externa. Ich war nicht im Stande die Gefäße für den Filtrirapparat in diesem Stadium weiter zu verfolgen als es auf Fig. 10 angegeben ist. Man erkennt, dass die betreffende Arterie sich in zwei Äste theilt, von welchen der eine zu den Filterkämmen, der andere zum Velum tritt. Der letztere Ast theilt sich sofort wieder in einen lateralen und einen medialen Zweig. Der vierte Kiemenbogen zeigt sich auch weiter differenzirt und es finden sich in ihm schon alle für ihn charakteristischen Gefäße gebildet. Auf Fig. 10 sind auf der rechten Seite die Verhältnisse dieses Bogens dargestellt. Die inneren Kiemen sind hier noch frei und sitzen in der ventralen Hälfte des Bogens. Die ontogenetischen Entwicklungsvorgänge sind hier einfacher, als an den Gefäßen der vorhergehenden Bogen, da eine äußere Kieme fehlt. Im Wesentlichen stimmt aber die Bildung der Kiemengefäße hier mit dem Modus der vorderen drei Bogen überein. Es besteht zuerst ein primärer Gefäßbogen. Wenn dessen ventrales Ende mit der Arterie des dritten Bogens sich verbindet, so entsteht zugleich ein zweites Gefäß von dieser Vereinigungsstelle aus und dieses entwickelt die Gefäßschlingen für die inneren Kiemen. Von der Kiemenvene dieses Bogens aus entwickeln sich die Arteria cutanea (*ac*) und die Arteria pulmonalis (*ap*), von welchen letztere im vorliegenden Stadium bereits zur Anlage der Lunge (*pl*) verfolgbar ist. In der nächsten Entwicklungsperiode bilden sich unter Verschluss des Kie-

mensackes bis auf den linksseitigen Porus die äußeren Kiemen zurück und sind bei Larven von 17 mm Länge nur noch als kleine stark pigmentierte Stummel nachweisbar (Fig. 11 *ak*).

Damit ist auch die distale Hälfte der Kiemenarterie rückgebildet und mit ihr die äußere Kiemenvene. Es besteht nur noch die proximale Hälfte der Kiemenarterie, welche nunmehr in dem am weitesten dorsal gelegenen inneren Kiemenbäumchen endigt. Die Arterie des zweiten und die des dritten Bogens geben, ehe sie in ihren Bogen eintreten, je eine Arterie für den Filtrirapparat (*af*) ab. In diesem Stadium konnte ich die Zweige bis in die einzelnen Kämmchen verfolgen, eben so die Venen nachweisen, welche sich in die Vena jugularis externa ergießen. Die innere Kiemenvene ist jetzt zur alleinigen Kiemenvene geworden. Sie setzt sich direkt in die frühere Vena branchialis communis fort. Es ist hierdurch schon in diesem Stadium der primäre Gefäßbogen, dessen ventraler Schenkel in früheren Stadien einmal der Rückbildung nahe war, wieder zu einem einheitlichen starken Gefäße geworden. Es fehlt ihm aber noch der ventrale Zusammenhang mit dem Herzen, den er in den frühesten Stadien besessen, dann aber verloren hat. Die innere Kiemenvene beginnt an den drei hinteren Bogen mit der Vene des am weitesten ventral gelegenen Kiemenbäumchens. Am ersten Bogen besitzt sie eine ventrale Fortsetzung in der Carotis externa.

Die Verhältnisse, wie sie nach der völligen Rückbildung der äußeren Kiemen bestehen, sind bereits von BOAS genau geschildert und kann ich seine Beobachtungen durchaus bestätigen. Das Wesentliche, was hier noch angeführt werden muss, ist die Thatsache, dass bei der Metamorphose die Kiemenvene an ihrem ventralen Anfange wieder in offene Verbindung mit der Kiemenarterie tritt, so dass sie zum bleibenden Arterienbogen wird. Die Kiemenarterie der Larve, die sich sekundär bildete, obliteriert, verschwindet mit der Rückbildung des Kiemenapparates. Der primäre Gefäßbogen wird auch zum bleibenden Arterienbogen.

Fassen wir, ehe wir zur Schilderung der Verhältnisse bei Urodelen übergehen, nochmals die Vorgänge, die sich ontogenetisch beim Frosch an den Gefäßen eines Kiemenbogens abspielen, kurz zusammen, so ergibt sich, dass in früher Larvenperiode (Larven von 4 mm Länge) zuerst ein einfacher primärer Gefäßbogen angelegt wird. Derselbe entwickelt sich unabhängig vom Herzen, tritt aber sofort nach seiner Bildung mit diesem in Verbindung.

Mit der Ausbildung von äußeren Kiemenstummeln, die lateral

in der Mitte der drei ersten Kiemenbogen sich anlegen, buchtet sich der Gefäßbogen aus und besteht nun aus einem ventralen und einem dorsalen Schenkel. Die weiteren Differenzierungen vollziehen sich ausschließlich im Bereich des ventralen Schenkels und der an dessen oberem Ende sitzenden äußeren Kiemen. Es bildet sich nämlich sekundär vom Herzen aus, und zwar genau an der Stelle, wo das ventrale Ende des primären Gefäßbogens sich mit der Herzanlage verband, ein zweites Gefäß. Dasselbe verläuft parallel dem ventralen Schenkel des primären Gefäßes dorsalwärts, liegt etwas ventral und hinter diesem Gefäß und biegt sich zur äußeren Kieme. Dieses zweite, sekundäre Gefäß ist die einzige Kiemenarterie der Froschlarve. Der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens ist niemals Kiemenarterie, vielmehr versieht dieses Gefäß kurze Zeit den Dienst einer direkten Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene. Es ist zweifellos, dass die beiden Gefäße, welche im ventralen Schenkel des Kiemenbogens verlaufen, eine kurze Zeit lang aus einem gemeinsamen Stamme hervorgehen (Larven von 5—6 mm Länge). Der dorsale Schenkel des primären Gefäßbogens wird mit der Ausbildung äußerer Kiemen zur äußeren Kiemenvene. Zur Zeit, wenn äußere und innere Kiemen zusammen bestehen (Larven von 8—13 mm Länge), ist er als *Vena branchialis communis* zu bezeichnen, da in ihm die innere und äußere Kiemenvene sich vereinigen. Nach der Rückbildung der äußeren Kiemen stellt er endlich die direkte Fortsetzung der inneren Kiemenvene dar, um bei der Metamorphose in den dorsalen Schenkel des bleibenden Gefäßbogens überzugehen.

Der ventrale Zusammenhang zwischen Kiemenarterie und ventralem Schenkel des primären Gefäßbogens, derart dass beide aus einem gemeinsamen Stamm hervorgehen, wird sehr früh rückgebildet. Der primäre Gefäßbogen erleidet in seinem ventralen Schenkel eine Rückbildung in dessen ganzer Länge. Diese Rückbildung ist aber nur unvollständig und vorübergehend. Indem von dem Stamme der eigentlichen Kiemenarterie Gefäßsprossen nach der Konvexität ihres Kiemenbogens hin sich ausbilden, treten diese mit den buchtigen Gefäßräumen, welche den Rest des ventralen Schenkels vom primären Gefäßbogen darstellen, wieder in Verbindung. Hier entstehen die inneren Kiemen (Larven von 7—9 mm Länge). Nun entwickeln sich innere und äußere Kiemen eine Zeit lang neben einander (Larven von 9—13 mm Länge). In dieser Zeit hat die Kiemenarterie eine proximale und eine distale Hälfte. Die proximale versorgt die inneren

Kiemien und setzt sich in die distale Hälfte für die äußeren Kiemien fort. Aus den inneren Kiemien sammelt sich das Blut in der inneren Kiemenvene, welche sich aus dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens entwickelt hat. Diese verbindet sich mit der aus den äußeren Kiemien kommenden äußeren Kiemenvene, welche sich von dem Winkel des primären Gefäßbogens ausbildete. Die innere und äußere Kiemenvene vereinigen sich zur Vena branchialis communis. Zu dieser Zeit hat der Kiemendeckel sich bereits gebildet (Larven von 13—17 mm Länge). Dann ist der distale Theil der Kiemienarterie und die äußere Kiemenvene mit der Rückbildung der äußeren Kiemien obliterirt und verschwunden. Es besteht nur der proximale Theil der Kiemienarterie für die inneren Kiemien, aus welchen sich die einzige innere Kiemenvene sammelt. Diese stellt in ihrer ganzen Länge den primären Gefäßbogen dar. Derselbe geht bei der Metamorphose auch vollkommen in den bleibenden Arterienbogen über, indem er an seinem ventralen Ende wieder mit dem Kiemienarterienstamme in offene Verbindung tritt. Die Kiemienarterie der Larve obliterirt und verschwindet.

Aus den vorhergehenden Schilderungen ergibt sich, dass bei Froschlarven in frühen Stadien (5—6 mm Länge) ein Zustand betreffs der Kiemien besteht, welcher dem bleibenden Kiemienapparate der Urodelen entspricht. Es erstreckt sich diese Gleichartigkeit nicht nur auf die Anordnung der äußeren Kiemien und ihre Ausbildung an den drei vorderen Kiemienbogen, sondern auch das Verhalten der Blutgefäße ist ein ganz übereinstimmendes. Gleichwohl wäre es übereilt, wenn wir aus dieser Übereinstimmung auf eine vollkommene Homologie schließen würden. Um hierzu eine Berechtigung zu haben, muss zuerst untersucht werden, ob die Entwicklung der Kiemien und ihrer Gefäße bei Urodelen in gleicher Weise erfolgt, wie bei Anuren.

b. Urodelen.

Zur Feststellung des Entwicklungsmodus der Urodelenkiemen und der großen Arterienbogen benutzte ich vollständige Entwicklungsserien von *Triton taeniatus* und *Siredon pisciforme*.

Untersucht man einen Embryo von *Triton taeniatus*, der 15 Tage lang im Ei sich entwickelte, so zeigen sich äußerlich an der Seite des Kopfes folgende Gebilde: Gerade hinter dem Auge, das als deutliches rundes Relief zu erkennen ist, sitzt ein Höckerchen, etwas ventral. Dasselbe stellt zu dieser Zeit die mächtigste Prominenz am Kopfe dar.

Durch einen größeren Abstand von diesem Höckerchen getrennt finden sich weiter hinten drei schwach angedeutete, dorsoventral und von hinten oben nach vorn unten leicht geneigt verlaufende Wülste, welche durch seichte Furchen von einander getrennt sind. Diese drei letztgenannten Wülste liegen sehr dicht zusammen und stellen, wie auf Horizontalschnitten zu sehen (Fig. 12), die drei ersten Kiemenbogen in ihrer Anlage dar. Der vordere stärkste Höcker sitzt der Kieferbogenanlage an und ist durch die Anlage des Zungenbeinbogens vom ersten Kiemenbogenwulst getrennt. In diesem Stadium verlässt der Embryo das Ei.

Zwei Tage später, nachdem die Larve zwei Tage lang sich frei im Wasser bewegt hat, erkennt man, dass das vorderste, hinter dem Auge gelegene Höckerchen ventral unter das Auge gerückt und zu einem längeren Fortsatz ausgewachsen ist. Auch die drei Kiemenbogenwülste haben sich verändert, in so fern an jedem von ihnen die Anlage einer äußeren Kieme in Form eines fingerförmigen Zapfens, der eine leichte nach oben konkave Krümmung zeigt, hervorgesprosst ist. Die Entfernung der drei dicht zusammenstehenden äußeren Kiemen von dem vorderen Faden ist noch beträchtlicher geworden. Zwei bis vier Tage später, bei Larven, die 4—6 Tage ausgeschlüpft sind, hat sich ein Kiemendeckel gebildet. Der vordere Faden ist noch an seiner Stelle ventral vom Auge zu finden. Er hat einen verjüngten Stiel und ein kolbiges Ende. Er sitzt dem Kieferbogen gerade an dessen Winkel an. Die äußeren Kiemen sind weiter dorsalwärts gerückt, so dass sie dem oberen Ende der betreffenden Kiemenbogen ansitzen. Sie sind noch einfach, ohne weitere Kiemenfortsätze. In den folgenden 8—14 Tagen schrumpft und verschwindet der Kieferbogenfortsatz, während die äußeren Kiemen sich mächtig entfalten und die Kiemenplatten längs der lateralen Konvexität der vier Kiemenbogen sich ausbilden.

Fertigt man Horizontalschnitte von dem jüngsten geschilderten Stadium an (Triton 18 Tage im Ei, 3,8 mm lang, Fig. 12), so erkennt man, dass die Mundbucht noch nicht mit dem Vorderdarm vereinigt ist. Die Kopfdarmhöhle besitzt ein weites Lumen und von diesem erstrecken sich die vier vorderen Schlundtaschen lateralwärts gegen das Ektoderm. Da sie dieses noch nicht erreichen, bestehen noch keine Schlundspalten, dagegen sind durch die Falten doch bereits vier Schlundbogen abgetheilt, welche den Kiefer-, den Zungenbein- und die beiden ersten Kiemenbogen darstellen. Das sie zusammensetzende Gewebe besteht noch aus undifferenzirten meso-

dermalen Bildungszellen. Von Knorpel ist noch keine Spur vorhanden, eben so fehlen noch Gefäße in den beiden hinteren Schlundbogen, d. h. den späteren ersten und zweiten Kiemenbogen. Dem Kieferbogen sitzt der oben beschriebene äußere Fortsatz an, während die hinteren Bogen nur durch seichte Furchen von einander getrennt sind, aber dabei eine gemeinsame Prominenz am Halstheil des Embryo bilden. Die drei vorderen Schlundtaschen gehen von der Schlundhöhle in einem zur Längsachse des Körpers rechten Winkel ab, die vierte ist schräg nach hinten gerichtet.

Achten wir auf die Herzanlage, so zeigt sich folgender Befund: Das Herz stellt einen gekrümmten Schlauch dar, dessen Lumen 0,05 mm weit ist. Einzelne Abschnitte sind noch nicht differenzirt. Das vordere Herzende liegt dem Epithel der ventralen Schlundwand genau zwischen der Anlage der Hyoidbogen jeder Seite an. Hier theilt sich der Herzschnlauch und giebt jederseits ein starkes Gefäß von 0,03 mm Weite ab (*ahm* Fig. 12). Beide Gefäße divergiren in einem Winkel von 140° und verlaufen lateralwärts zuerst eine Strecke im Hyoidbogen. Während dieses Verlaufs liegen die Gefäße dicht hinter der ersten Schlundtasche, also ganz vorn im Zungenbeinbogen. An der Stelle, wo der Höcker dem Kieferbogen ansitzt, treten die Gefäßbogen jeder Seite nach vorn in den Kieferbogen über. In diesem Bogen verlaufen sie dorsalwärts nach Abgabe eines gleich zu besprechenden Astes und theilen sich auf jeder Seite in zwei Äste, nachdem sie die Dorsalfläche des Schlundrohres erreicht haben. Der eine Ast geht nach vorn zu Gehirn und Auge und anastomosirt mit dem gleichen Ast der anderen Seite, der zweite Ast biegt nach hinten um und geht in die Aortenwurzel über. Eine Aorta besteht bereits in diesem Stadium. Weder in der Anlage des ersten noch in der Anlage des späteren zweiten Kiemenbogens findet sich eine Spur von Gefäßbogenanlagen.

Das Herz pulsirt bereits, besitzt aber bloß eine bogenförmige Kommissur mit der Aorta, und dieser erste Gefäßbogen verhält sich in seinem Verlauf genau wie die erste bei Anurenlarven geschilderte Anlage der Arteria hyo-mandibularis. Sie gehört sowohl dem Zungenbein- wie dem Kieferbogen an, nimmt aber im ventralen Schenkel des Hyoidbogens einen ganz anderen Verlauf, wie die Arterienbogen später in den Kiemenbogen verlaufen. Sie liegt ganz vorn im Hyoidbogen, direkt hinter der ersten Schlundfalte.

Hier bei Tritonen, und eben so verhält es sich bei Siredon, kommt aber diesem ersten Gefäßbogen eine wichtigere Funktion zu.

als dies bei Froschlarven der Fall war. Bei letzteren war es stets ein schwaches Gefäß und bestand schon während das Herz noch gestreckt war und noch keine Aorta bestand. Die sofort auftretenden Arterienbogen im ersten und zweiten Kiemenbogen übernehmen gleich die Funktion von starken Kommissuren zwischen dem ventralen Herzen und der dorsalen Aorta.

Kehren wir zu der Schilderung der Arteria hyo-mandibularis bei dem 3,8 mm langen Triton zurück, so giebt dies Gefäß noch einen wichtigen Ast ab. Dem Kieferbogen sitzt, wie oben erwähnt, genau am Winkel des Bogens um diese Zeit der kurze, aber dicke Höcker an, welcher zu dieser Zeit die stärkste Prominenz am Kopfe bildet. Er ist von einem zweischichtigen Epithel überzogen. Die Arteria hyo-mandibularis giebt nun gerade da, wo sie vom Zungenbein in den Kieferbogen eintritt, und an der Basis des Kieferfortsatzes vorbeiläuft, einen starken Ast in diesen Fortsatz ab. Derselbe verläuft bis zum Ende des Fortsatzes, biegt dort um und verlässt vor dem zutretenden Ast den Fortsatz, um in die Körpervenien überzugehen. Er verläuft sicher nicht zu dem dorsalen Schenkel der Arteria hyo-mandibularis zurück (vgl. Holzschnitt Fig. I).

Überall, wo dieser Fortsatz erwähnt wird, wird er als gestieltes Tastorgan bezeichnet (BALFOUR u. A.). Es ist auffallend, dass an seinem Epithelüberzug nirgends differenzierte Sinneszellen nachweisbar sind. Das ganze Innere des Fadens wird von der Gefäßschlinge ausgefüllt. Daher legte ich mir die Frage vor, ob wir in diesem Gebilde nicht vielleicht eine Kieme des Kieferbogens erblicken müssen. Dagegen spricht, dass der Epithelüberzug nicht aus platten, sondern aus kubischen Zellen besteht. Ferner spricht dagegen, dass der rückläufige Schenkel der Gefäßschlinge nicht in die Aortenwurzel übergeht, sondern in die großen, noch unregelmäßigen venösen Bluträume, die zwischen den Elementen des Unterkiefers bestehen.

Wenn wir aber daraus entnehmen müssen, dass dies Gebilde keine respiratorische Bedeutung mehr hat, so ist noch nicht erwiesen, dass es solche nicht früher gehabt hat. Auffallend muss bleiben, dass der Fortsatz bei seiner Bildung genau an der Stelle sitzt, wo an den hinteren Bogen die äußeren Kiemen sitzen und dass er vom ersten Arterienbogen zu einer Zeit, wo sonst noch keine Arterien außer der Aorta gebildet sind, ein mächtiges Gefäß bezieht.

Hier muss ich noch bemerken, dass der Kieferfortsatz bei Triton taeniatus, alpestris, helveticus und cristatus zur Ausbildung kommt, bei Siredon pisciformis in der Regel fehlt. Unter 60 Exemplaren

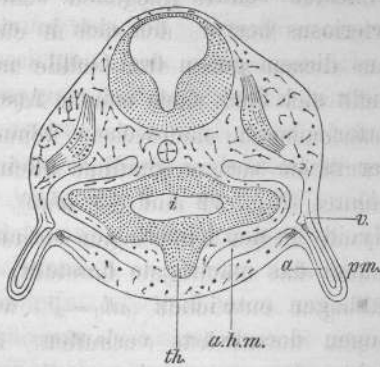
von Siredon hatte ich eines, welches die Kieferfortsätze zeigte. Dort waren sie aber relativ schwächer entwickelt, wie bei den Tritonen.

In dem dorsalen Schenkel des Hyoidbogens, sowie in dem ersten und zweiten Kiemenbogen fehlten bei Triton von 3,8 mm Länge noch Gefäßanlagen. Nicht einmal unregelmäßige Gewebslücken, wie ich sie als Vorläufer der primären Arterienbogen bei Froschlarven schilderte, sind vorhanden.

Das folgende Stadium (Fig. 13) entnehme ich einer Tritonlarve von 4,4 mm Länge. Sie ist vor zwei Tagen ausgeschlüpft. Am Kiemenapparat haben sich wichtige Differenzierungen vollzogen. Es bestehen bereits sämtliche fünf Schlundtaschen. Sie erreichen sämtlich das Ektoderm, ihre Blätter sind aber noch nicht aus einander gewichen, so dass noch keine offenen Spalten bestehen. Die vorderste Schlundtasche erreicht nur in dem dorsalen Schenkel das Ektoderm. Im ventralen Schenkel erreicht sie es nie ganz. Sie bildet sich niemals zu einer offenen Spalte aus.

Der Fortsatz des Kieferbogens ist in die Länge gewachsen. Der Zungenbeinbogen entbehrt einer Fortsatzbildung, während an den drei folgenden, dem ersten bis dritten Kiemenbogen, die Anlage äußerer Kiemen in Form einfacher, leicht gekrümmter fingerförmiger Fortsätze bestehen. Dieselben sitzen zur Zeit ihrer ersten Bildung eben so wie bei Anurenlarven an dem Winkel, den der dorsale mit dem ventralen Schenkel des Bogens bildet, d. h. zu dieser Zeit lateral an der prominentesten Stelle des noch einheitlich konvexen Bogens. Ein vierter Kiemenbogen hinter der fünften Schlundtasche ist noch nicht differenziert. Die erste und zweite Schlundtasche verlaufen noch ziemlich senkrecht auf die Körperlängsachse lateralwärts, während die drei hinteren schräg nach hinten lateralwärts gerichtet sind. Mit der Ausbildung des Kiemenapparates hat sich auch die ganze Kiemenregion des Kopfes bedeutend in die Länge ausgedehnt. Im vorigen Stadium war sie bei 3,8 mm Körperlänge 0,35 mm lang;

Fig. I.



Querschnitt durch den vorderen Kopftheil einer Tritonlarve von 3,8 mm Länge (kombiniert). *i* Schlundhöhle; *th* Schilddrüsenanlage; *a.h.m.* Arteria hyomandibularis; *a* der Ast, den sie in den Kieferfortsatz *pm* abgibt; *v* dessen Vene.

nun beträgt ihre Länge 0,6 mm, bei 4,4 mm Körperlänge. In Folge dieser Volumsentfaltung des ventralen Kiemenapparates hat sich der obere Kopftheil der Larve gehoben, so dass wir auf Horizontalschnitten durch die Mitte der Kiemenbogen nicht mehr die Augen treffen, die weiter dorsalwärts liegen, sondern die Nasengruben. Hierdurch werden die Figg. 12—14 in ihrer Verschiedenheit verständlich. Der Fortsatz des Kieferbogens liegt nicht mehr hinter dem Auge, sondern ist ventral unter demselben zu finden.

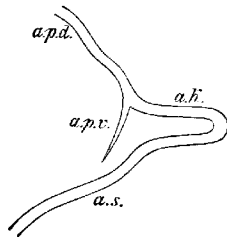
Am Herzen und den großen Gefäßen haben sich ebenfalls bedeutende Weiterbildungen vollzogen. Der Herzschlauch hat sich weiter gekrümmt und um seine Längsachse gedreht. Aus der am weitesten ventral gelegenen Ventrikelanlage geht ein kurzer Conus arteriosus hervor, der sich in einen gekrümmten Truncus fortsetzt. Aus diesem gehen drei Gefäße nach jeder Seite ab. Das dritte Gefäß theilt sich kurz nach seinem Austritt nochmals, so dass wir vier Paar Arterienbogen nachweisen können. Das vorderste Paar sind die bereits im vorigen Stadium allein vorhandenen Arteriae hyo-mandibulares (Fig. 12 und 13 *ahm*), welche noch genau wie dort vom Hyoid- in den Kieferbogen verlaufen. Hinter diesem Gefäß, das noch immer das mächtigste darstellt, haben sich die drei folgenden Gefäßbogen entwickelt (*ab₁₋₃*), welche in den drei ersten Kiemenbogen dorsalwärts verlaufen. Die Arterien für den zweiten und dritten Bogen entspringen mit gemeinsamem Stamm; eine Arterie für den vierten Bogen fehlt noch. Das Lumen des Conus arteriosus beträgt 0,064 mm. Der Truncus, in welchen sich der Conus fortsetzt, ist 0,09 mm weit. Von den abgehenden Arterien besitzen die Artt. hyo-mandibulares als die weitesten ein Lumen von 0,03 mm. Die drei folgenden Arterien messen: die des ersten Kiemenbogens 0,016 mm, die des zweiten 0,02 mm und die des dritten 0,015 mm im Durchmesser.

Es ist somit die Arterie des späteren zweiten Kiemenbogens von den drei hinteren die stärkste. Der dorsale Sehenkel des Hyoidbogens entbehrt eines Gefäßes. Die vorderste Theilungsgabel des Herzens liegt genau wie im vorigen Stadium zwischen den Hyoidbogen jeder Seite. Die aus dem Truncus arteriosus abgehenden Gefäße verlaufen: die Art. hyo-mandibularis stark nach vorn divergirend, fast ganz lateralwärts, die Arterie des ersten Kiemenbogens direkt lateralwärts, die des zweiten und dritten Bogens schräg nach hinten, gemäß der Anordnung des Herzens (vgl. Fig. 13). Wie aus dieser Schilderung im Vergleich mit dem ersten Stadium er-

sichtlich, ist es mir nicht gelungen bei Tritonen die erste Anlage der primären Gefäßbogen, ehe sie mit dem Herzen in Verbindung treten, zu beobachten. Es mag dies darin seinen Grund haben, dass diese Gefäßbogen sich ontogenetisch relativ später entwickeln als bei Anuren. Sie bilden sich erst zu einer Zeit, wo das Herz seine Pulsationen schon begonnen hat und in dem vordersten Gefäßbogen der Arteria hyo-mandibularis bereits einen Abzugskanal nach vorn besitzt.

Es bilden sich dann bei Urodelen die bei Anuren als primärer Gefäßbogen und sekundäre Kiemenarterie beschriebenen Gefäße zu gleicher Zeit, und zwar gerade in diesem Stadium, bei Tritonlarven von 4,4 mm Länge (Holzschnitt II). Die ventralen Enden der primären Arterienbogen (*apr*) im ersten bis dritten Kiemenbogen haben sich aber noch nicht mit den sekundären Kiemenarterien (*as*) vereinigt. Letztere sind hier wie bei Anurenlarven vom Herzen, d. h. vom Truncus arteriosus aus entstanden und erstrecken sich in die äußere Kiemenanlage. Das der primären Arterie der Anurenlarve entsprechende Gefäß ist in seinem ventralen Schenkel sehr schwach entwickelt und endigt ventral noch im Bindegewebe des ersten bis dritten Kiemenbogens spitz ausgezogen. Es geht an dem Winkel des betreffenden Kiemenbogens in den dorsalen Schenkel (*apd*) über. Dieser ist schon sehr mächtig, da er durch die Kiemengefäßschlinge (*ak*) schon mit der sekundären Arterie in Verbindung getreten ist. Dass das erwähnte noch blind endigende feine Lumen im ventralen Bogenschenkel dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens bei Anurenlarven homolog ist, ergibt sich u. A. daraus, dass es am Winkel des Kiemenbogens mit dem dorsalen Schenkel des Gefäßes stets in primärer offener Verbindung ist, während der ventrale Zusammenhang mit der sekundären, vom Herzen ausgebildeten Arterie erst später erreicht wird. Es fand sich dies bei Anurenlarven in ähnlicher Weise. Was die Verhältnisse dort anders erscheinen lässt ist nur der Umstand, dass diese Dinge bei Anuren früher sich ausbilden und sich rascher abspielen als bei Urodelen. Es mag dies einmal darin begründet sein, dass diese Verhältnisse bei Anuren viel rascher komplizierteren Einrichtungen weichen müssen. Ein

Fig. II.

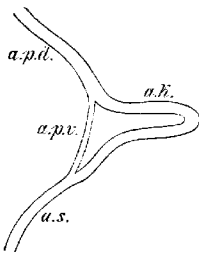


Schematische Darstellung der Gefäße eines Kiemenbogens bei einer 4,4 mm langen Tritonlarve. *apd* dorsaler Schenkel des primären Gefäßbogens; *apr* ventraler Schenkel desselben; *as* sekundäre Kiemenarterie; *ak* äußere Kiemengefäßschlinge.

sehr wesentliches Moment ist aber ferner das Verhalten des vordersten Gefäßbogens, der Arteria hyo-mandibularis. Warum dieses Gefäß eine so viel wichtigere Funktion in frühen Zeiten bei Urodelen, als bei Anuren besitzt, weiß ich nicht zu entscheiden. Im ersten bis dritten Kiemenbogen bestehen zu dieser Zeit die Gefäßverhältnisse, wie sie auf Holzschnitt II gegeben sind.

In einem folgenden Stadium, das einer Tritonlarve von 4,5 mm entnommen ist, zeigt sich schon eine Andeutung, dass der vorderste Gefäßbogen (Arteria hyo-mandibularis) sich auch an seiner Austrittsstelle aus dem Truncus arteriosus schärfer

Fig. III.



Schematische Darstellung der Gefäße eines Kiemenbogens bei einer Tritonlarve von 4,5 mm Länge. *apd* dorsaler Schenkel des primären Gefäßbogens; *apv* ventraler Schenkel desselben; *as* sekundäre Kiemenarterie; *ak* äußere Kiemenschlinge.

von den hinteren wahren Kiemenarterien abgesetzt. Der vordere Theil des Truncus hat sich etwas in die Länge gezogen, so dass wir an ihm zwei Abschnitte unterscheiden können. Aus dem hinteren mächtigeren gehen drei Arterien jederseits für die späteren drei ersten Kiemenbogen ab. Er besitzt ein Lumen von 0,08 mm und setzt sich in den vorderen, nur 0,03 mm weiten kurzen Endabschnitt fort. Aus diesem gehen die Arteriae hyo-mandibulares ab. Dieselben sind 0,015 mm weit. Die Arterie des ersten Kiemenbogens besitzt ein Lumen von 0,02 mm, die des zweiten Bogens ist 0,022 mm weit, die des dritten bloß 0,015 mm.

Im Vergleich zum vorigen Stadium haben somit die Arteriae hyo-mandibulares bedeutend an Lumen abgenommen, während die Kiemenarterien sich fortentwickelt haben. Die zweite ist noch die stärkste.

Die Lagerung des Herzens hat sich nicht geändert. In dem zweiten und dritten Kiemenbogen haben sich die Gefäße in so fern weiter gebildet, als die direkte Kommissur zwischen Kiemenarterie und Vene sich hergestellt hat (Holzschnitt III). Das ventrale Ende des primären Gefäßbogens (*apv*) hat sich mit der sekundären Arterie (*as*) vereinigt. Bei Larven von 5,2 mm Länge, welchen die Fig. 14 entspricht, hat die Rückbildung der Art. hyo-mandibularis (*ahm*) bedeutende Fortschritte gemacht. Außerdem hat sich nunmehr eine vierte Kiemenarterie gebildet.

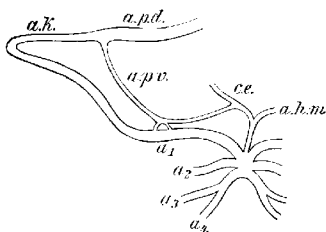
Die zwei Abschnitte des Truncus arteriosus sind viel prägnanter geworden, indem der vordere Theil, welcher eben die Art. hyo-

mandibulares hervorgehen lässt, als schwächtiges Stämmchen dem hinteren Abschnitt ansitzt. Der Fortsatz am Kieferbogen ist noch in die Länge gewachsen. Der Zungenbeinbogen zeigt noch keine Andeutung eines Kiemendeckels. Die drei äußeren Kiemen jederseits sind gleichfalls länger geworden. Die beiden vorderen zeigen schon kurze Fransen. Die Lage des Herzens hat sich nicht verändert, so dass die Arterie des ersten Kiemenbogens (ab_1) direkt lateralwärts verläuft, die zweite bis vierte (ab_2-4) aber sehr weit nach hinten verlaufen müssen.

Das vordere Ende des Conus arteriosus liegt zwischen den beiderseitigen ersten Kiemenbogen, der Conus hat ein Lumen von 0,08 mm. Der hintere Abschnitt des Truncus, aus welchem die vier Arterien für die vier Kiemenbogen hervorgehen, ist 0,1 mm weit, während der vordere Abschnitt, der gemeinsame Stamm der Arteriae hyo-mandibulares, nur 0,015 mm weit ist. Die beiden Äste, in die er sich theilt, sind 0,01 mm weit. Das Lumen der Arterie des ersten Kiemenbogens beträgt 0,03 mm, das des zweiten 0,032 mm. Der dritte misst 0,024 mm und der vierte 0,015 mm im Querdurchmesser.

Man ersieht hieraus, dass der in früherer Zeit bei Tritonen so wichtige vorderste Arterienbogen, der früher die einzige Kommissur zwischen dem ventral gelagerten Herzen und der dorsalen Aorta gebildet hat, mit der Ausbildung der hinteren vier Kiemenarterien seine Bedeutung verliert und eine Rückbildung erleidet. Doch verschwindet er nicht ganz. Vielmehr tritt er auch hier (wie bei Anurenlarven in früherer Periode) mit dem ventralen Schenkel des primären Arterienbogens in Kommunikation und lässt den Anfang des Stammes der Arteria carotis externa aus sich hervorgehen. Am ersten Kiemenbogen zeigte sich schon bei Larven von 4,5 mm Länge, dass der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens sich abweichend von dem zweiten und dritten Bogen nicht bloß mit der sekundären Arterie ihres Kiemen-

Fig. IV.



Gefäße des ersten Kiemenbogens und Carotis externa durch Vereinigung der ersten Kiemenvene (apv) mit der Arteria hyo-mandibularis entstehend (Tritonlarve 5 mm lang). a_1-a_4 die Arterien der vier Kiemenbogen; ak erste äußere Kieme; apv ventraler Schenkel des ersten primären Arterienbogens; apd dorsaler Schenkel desselben; ce Carotis externa; ahm Arteria hyo-mandibularis.

bogens in Verbindung setzt, sondern sich auch weiter ventral fortsetzte und viel tiefer in ihrem Kiemenbogen noch blind endete. Ihr Zusammenhang mit der ersten sekundären Arterie ist ein unregelmäßiger, in so fern sie eben nicht mit ihrem ventralen Ende, sondern an mehreren Stellen ihres Verlaufes mit derselben in Verbindung tritt.

Bei Larven von 5—6 mm Länge zeigt sich das ventrale Ende des primären Gefäßbogens im ersten Kiemenbogen mit der Arteria hyo-mandibularis jeder Seite in Verbindung getreten, während der gemeinsame Stamm der letzteren, welcher aus dem Truncus arteriosus hervorging, sich rückgebildet hat und gänzlich verschwunden ist. (Holzschnitt IV zeigt das frühere Stadium, wo der Stamm der Arteria hyo-mandibularis noch besteht.) So geschieht es, dass auch hier, wie bei Anuren, die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene die Carotis externa darstellt. Bei Teleostiern komme ich auf diese merkwürdigen Gefäßbeziehungen zurück.

In Bezug auf die späteren Kiemengefäßverhältnisse, sowie über die Aortenwurzeln der Art. pulmonalis und die Verhältnisse der vierten Kiemenarterie habe ich den Beobachtungen von BOAS' nichts hinzuzufügen.

Nur in Bezug auf die Kiemenplatten bleibt noch Einiges zu bemerken. Es war mir vollkommen unmöglich auf Schnitten Äste, welche von der Kiemenarterie während ihres Verlaufes längs des knorpeligen Bogens in die Kiemenplatte einträten, in frühen Stadien nachzuweisen. Erst bei älteren Larven sieht man solche Äste. Dieselben sind äußerst fein und unregelmäßig, zeigen aber keinerlei Anordnung, die sich auf Ähnlichkeit mit den complicirten Gefäßbildungen der inneren Anuren beziehen ließe. Nach der Metamorphose werden sie dadurch bedeutsam, dass sie zuweilen die Epithelkörperchen versorgen, welche sich bei Urodelen erst um diese Zeit unter Verschluss der Kiemenspalten und Ancinanderlegen der Kiemenplatten bilden. Die Epithelkörper hängen dann den Gefäßbogen an durch einen Stiel, welcher durch ein kleines direkt von dem betreffenden Bogen abgehendes Gefäßchen gebildet wird.

Die Kiemenplatten dienen somit, wenn auch in geringem Grade, der Athmung, wie schon BOAS beschrieben hat. Doch muss ich hier bemerken, dass die Venen, welche aus dem oberen Ende hervorgehen, sich nicht in die Anastomose zwischen Arterie und Vene ergießen, sondern die Kiemenvene, die dieselbe den anastomotischen Ast aufnimmt, erreichen. Am vierten Bogen, wo die äußere Kieme

fehlt, geht in die Kiemenplatte ein stärkeres Gefäßnetz ein. BOAS hat dies bereits abgebildet.

Vergleichung der Anuren- und Urodelenkiemen.

Nachdem im Vorhergehenden die Art und Weise der ersten Entwicklung der Arterienbogen und der Kiemengefäße bei Anuren und Urodelen geschildert wurde, fragt es sich nun, ob wir die äußeren Kiemen, welche sich in früher Larvenperiode bei Anurenlarven bilden, für homolog halten dürfen den äußeren Kiemen, welche bei Urodelen während des ganzen Larvenlebens als Respirationsorgane bestehen. Die Unterschiede, welche in der ersten Entwicklung sich geltend machen, sind meines Erachtens nicht derart, dass sie die Homologisierung unmöglich machen. Als erstes gleichartiges Moment ist anzuführen, dass die äußeren Kiemen bei beiden Amphibienklassen an den drei ersten Kiemenbogen als ektodermale Bildungen auftreten. Ferner treten Gefäße in sie ein, welche vom Herzen aus als sekundäre Arterien sich entwickelt haben. Die Vene der äußeren Kieme ergießt sich an dem Kiemenbogenwinkel, welchem die äußere Kieme ansitzt, in den dorsalen Schenkel eines primären Gefäßbogens. Der ventrale Schenkel des letzteren Gefäßbogens bildet eine Anastomose zwischen sekundärer Arterie und Kiemenvene. In diesen wesentlichen Thatsachen stimmen die äußeren Kiemen beider Ordnungen überein.

Die Unterschiede, welche bestehen, sind folgende. Bei Anuren legen sich die primären Arterienbogen deutlich nachweisbar einige Zeit vor den sekundären Kiemenarterien an. Bei Urodelen erfolgt ihre Entwicklung gleichzeitig.

Der vorderste Gefäßbogen, den ich als Arteria hyo-mandibularis bezeichnet habe, hat bei beiden Klassen den gleichen Verlauf, verhält sich aber in seiner Beziehung zum Herzen verschieden. Bei Anuren giebt er seine Verbindung mit dem Herzen rasch auf, noch ehe das Herz zu pulsiren beginnt, bleibt aber mit dem ventralen Ende des primären Arterienbogens des ersten Kiemenbogens in Verbindung. Bei Urodelen stellt dieser vorderste Gefäßbogen eine Zeit lang die einzige Kommissur zwischen Herz und Aorta dar und besteht als solche längere Zeit. Er ist ein mächtiges Gefäß und wird erst allmählich mit der Ausbildung der hinteren Kiemenarterien rückgebildet. Dann setzt er sich ebenfalls mit dem ventralen Ende des primären Gefäßbogens vom ersten Kiemenbogen in Verbindung und lässt wie

bei Anuren den Stamm der *Art. carotis externa* aus sich hervor-
gehen.

Bei Anuren ist von vorn herein die *Art. hyo-mandibularis* ein schwaches Gefäß und die erste Kiemenarterie ist die mächtigste, welche mit dem pulsirenden Herzen in Verbindung tritt. Ihr folgen die zweite und dritte sofort nach.

Da bei Urodelen die *Art. hyo-mandibularis* eine Zeit lang als einzige mächtige Kommissur zwischen Herz und Aorta fungirt, bilden sich die hinteren bleibenden Arterienbogen erst zu einer Zeit, wo das Herz schon pulsirt und stellen nicht wie bei Anuren weite buchtige Räume dar, sondern treten als äußerst feine Kanäle auf. Zugleich bilden sich vom Herzen aus die sekundären Arterien, welche sich sofort erweitern und mit Blutkörperchen erfüllt sind. Da sich zu gleicher Zeit auch die äußeren Kiemen gebildet haben, und in diese durch die Herzaktion das Blut sofort eintritt, so bildet sich die starke Kiemenvene aus, welche sich in den dorsalen Schenkel des primären Gefäßbogens ergießt. Dieser wird in Folge dessen auch sofort sehr erweitert, während der ventrale Schenkel sehr dünn bleibt. Derselbe tritt erst später mit der sekundären Arterie in Verbindung.

Bei Anuren vollziehen sich die Vorgänge in so fern schneller, als die funktionelle Bedeutung der *Art. hyo-mandibularis* wegfällt. Es beschränken sich die Verschiedenheiten auf die zeitliche Folge, in welcher die einzelnen Abschnitte der Gefäße sich ausbilden. Das Resultat aber ist das gleiche, indem bei Anurenlarven von 6 mm Länge sich vollkommen gleiche Kreislaufverhältnisse in den Kiemen finden, wie sie bei Urodelen dauernd bestehen.

Wir können also sagen, dass bei Urodelen, entsprechend der verschiedenen Ausbildung der Kieferregion und des Mundes die erste Ausbildung der großen Gefäßbogen und der Kiemengefäße in den einzelnen Kiemenbogen, im Vergleich zu den Verhältnissen bei Anuren etwas modificirt erscheint, dass wir aber nicht die Berechtigung haben, darin etwas wesentlich Verschiedenes zu erblicken.

Aus alledem ergibt sich somit, dass die Anuren in früher Larvenperiode einen Kiemenapparat besitzen, welcher dem bis zur Metamorphose bestehen bleibenden bei Urodelen homolog ist. Da aus diesem Apparat bei Anuren sich ein sekundärer anderer entwickelt, so stellen die Urodelenkiemen im Vergleich mit den inneren Anurenkiemen einen primitiven Zustand dar. Es fragt sich nun, an welcher Stelle der Urodelenkieme die inneren Anurenkiemen sich entwickeln. Es ergab sich schon bei der Schilderung der Entwicklung der Anuren-

Kiemengefäße, dass der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens, welcher bei Urodelen die direkte Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene bildete, bei Anuren die innere Kiemenvene darstellt. Es folgt hieraus, dass die inneren Anurenkiemen an der Verlaufsstrecke der erwähnten Anastomose zur Ausbildung kommen. Dabei fragt sich nun ferner, in welchem Verhältnis dazu die Kiemenplatten der Urodelen stehen. Ich verweise bei der Besprechung dieser Dinge auf die Figg. 15—19. Fig. 15 stellt ein Schema einer Urodelenkieme mit ihren Gefäßstämmen dar. Von den Gefäßen der Platte ist als unwesentlich hier Abstand genommen. Hier findet sich etwa in der Mitte der Kiemenplatte (kp) die Abgangsstelle des anastomotischen Zweiges von der Kiemenarterie (x). Derselbe mündet bei y in die Kiemenvene (vb). Fig. 16 stellt den Zustand der äußeren Anurenkieme dar. Hier ist die Strecke, welche die Anastomose von x — y durchläuft, bedeutend länger als bei Fig. 15. Eine Kiemenplatte fehlt. Der Konvexität des Bogens sitzen die inneren Kiemenstummel an. Ventral von diesen findet sich eine Epithelknospe (e), welche bei Fröschen sich zwischen erstem und zweitem, sowie zwischen dem zweiten und dritten Kiemenbogen bildet¹. Auch im vorderen Bereich des ersten Kiemenbogens entwickelt sich eine solche Knospe, die sich an der Bildung der Carotidendrüse theiligt. Alle diese Gebilde treten bei Froschlärven schon in früher Larvenperiode auf, zur Zeit, wenn sich die inneren Kiemen zu entwickeln beginnen. Ihr weiteres Verhalten wurde früher ausführlicher geschildert. Die Knospe (e) schnürt sich sehr bald von ihrem Mutterboden ab und bildet ein Epithelkörperchen.

Gehen wir zu Fig. 18 über, die einem Triton nach der Metamorphose entspricht, so sehen wir, dass der anastomotische Ast (x — y), welcher dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens entsprach, zum mittleren Theil des bleibenden Arterienbogens geworden ist. Ferner lagert der Stelle x , welche die frühere Abgangsstelle der Anastomose von der Kiemenarterie darstellt (vgl. Fig. 15), ein erst zur Zeit der Metamorphose gebildetes Epithelkörperchen an. Dasselbe bildete sich aus den mit einander verklebten Flächen der Kiemenplatten beim Verschluss der Kiemenspalten. Es ist eben so, wie die Carotidendrüse der Anuren derjenigen der Urodelen homolog ist, das Epithelkörperchen (e) der Urodelen homolog dem Epithelkörper bei Anuren. Da dies Gebilde bei Urodelen aus den Kiemenplatten hervorgeht, so müssen wir annehmen, dass homologe Bildungen dieser Platten bei

¹ MAURER, Schilddrüse, Thymus u. Kiemenreste d. Amph. Morph. Jahrb. Bd. XIII.

Anuren in früher Larvenperiode sich nur in Rudimenten anlegen und dass die inneren Anurenkiemen dorsal davon entstehende Neubildungen sind. Es drückt sich dies auch im Verhalten während der späteren Lebenszeit aus. Bei Anurenlarven lag das Körperchen *e* am ventralen Ende des Kiemenbogens. Diese Lage behält es auch bei älteren Larven und nach der Metamorphose in seiner Beziehung zum Arterienbogen bei (Fig. 19), lagert aber auch hier der Stelle *x* an, welche dem früheren Abgang der Anastomose von Kiemenarterie zu Kiemenvene, vor dem Bestehen innerer Kiemen, entspricht. Die Strecke von *x—y* der Fig. 15 hat sich bei Anurenlarven mächtig ausgedehnt und lateralwärts ausgebuchtet zum Zweck der bedeutenden Entfaltung innerer Kiemen (Fig. 17 *x—y*, *ik*).

Der ganze Apparat der inneren Kiemen kommt somit an einer intermediären Zone der Urodelenkieme zur Entwicklung, d. h. zwischen äußerer Kieme und Kiemenplatte. Die äußere Kieme der jungen Anurenlarven liegt dorsal von ihnen, wohingegen das Rudiment der Urodelenkiemenplatte, das wir im Epithelkörperchen (*e*) erblicken müssen, ventral vom Apparat der inneren Anurenkiemen gefunden wird.

Für die drei ersten Kiemenbogen stimmen diese Beziehungen zwischen Anuren und Urodelen genau überein. Es bleibt nur noch übrig betreffs des vierten Kiemenbogens bei beiden einige Worte hinzuzufügen. Der vierte Kiemenbogen entwickelt bei Urodelen bekanntlich keine äußere Kieme, dagegen eine Kiemenplatte, welche hier sich in höherem Grade an der Athmung beteiligt, als die drei vorderen Platten. Bei Anuren fehlen an diesem Bogen gleichfalls äußere Kiemen, dagegen kommen innere Kiemen zur Entwicklung. Es muss mit dem Fehlen der äußeren Kiemen eine direkte Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene fehlen und dieselbe ist doch nach dem Vorstehenden zur Bildung der inneren Anurenkiemen, sowie zum Schluss des bleibenden Arterienbogens bei der Metamorphose nothwendig. Es kommen aber am vierten Bogen eben so gut wie an den vorhergehenden ein primärer Gefäßbogen und eine sekundäre Kiemenarterie zur Ausbildung und damit sind alle Erfordernisse erfüllt. Bei Anuren bildet die sekundäre Arterie die Arterie der inneren Kiemen, der primäre Gefäßbogen dagegen bildet mit seinem ventralen Schenkel die innere Kiemenvene und wird bei der Metamorphose zum bleibenden Arterienbogen, resp. dem Stamm der Pulmonalis. Bei Urodelen bildet die sekundäre Arterie das starke Gefäßnetz in der Kiemenplatte, während der primäre Bogen

längs des Knorpelbogens verläuft. Auch hier bleibt bei der Metamorphose das letztere Gefäß erhalten.

Vergleichung der Kiemen von Amphibien und Fischen.

Zum Schlusse fragt es sich, wie wir die Kiemen der Amphibien aufzufassen haben im Vergleich zu den Kiemenbildungen der Fische. Die Kiemen der Fische sind sämtlich entodermale Bildungen. Auch wo äußerlich sichtbare Kiemen bestehen, wie bei Selachierembryonen, sitzen diese Fäden stets in der Tiefe der Kiemenspalten fest, sind somit entodermaler Natur. Es besteht also bei Fischen stets eine wirkliche Vorderdarmathmung.

Im Gegensatz dazu sehen wir bei Urodelenlarven und im frühesten Larvenzustand der Anuren ektodermale Kiemenfransen an drei Kiemenbogen auftreten.

Es wird dies Verhältniss leichter verständlich, wenn wir bedenken, dass bei Fischen, z. B. bei Teleostiern, in früher Zeit eine sehr ausgebildete Dottersackathmung besteht, und demgemäß zur Zeit der Ausbildung der Schlundkiemenhöhle für genügende Athmung gesorgt ist.

Anders bei Amphibien, die eines Dottersackes entbehren. Hier sind in früher Zeit, wo die Kiemenspalten noch nicht geöffnet sind und die Mundkiemenhöhle noch in der Entwicklung begriffen ist, bereits Organe für die Athmung nothwendig. Naturgemäß bilden sich solche da, wo die großen Gefäßbogen in den Anlagen der Schlundbogen nahe dem Ektoderm verlaufen, von diesem aus. Es stellen diese Kiemen somit eine lokalisierte Hautathmung dar, die nur an dem Punkte, wo sich die äußeren Kiemen bilden, auftreten kann, weil bloß hier starke Blutgefäße nahe der Haut verlaufen. Bei Urodelen bleibt dieser Zustand während der ganzen Larvenperiode erhalten. Es bildet sich ventral von den äußeren Kiemen eine Kiemenplatte, welche entodermaler Herkunft ist, da sie aus dem Epithel der Schlundtaschen entsteht, nachdem deren Blätter auseinander gewichen sind. Bei Anurenlarven ist der Zustand der äußeren Kiemen nur ein vorübergehender. Zwischen äußerer Kieme und Kiemenplatte, die nur im Rudiment als Epithelkörper auftritt, bildet sich eine neue sekundäre Kiemenform. Ich stehe nicht an diese sekundären, inneren Anurenkiemen gleichfalls als ektodermale Kiemen aufzufassen (gleich Göttré). Ontogenetisch lässt sich freilich ihre ektodermale Herkunft sehr schwer nachweisen, wie dies schon in

einer früheren Arbeit betont wurde. Sie bilden sich nach den dortigen Ausführungen gerade an der Stelle, wo die entodermale Schlundtasche mit dem Ektoderm zusammentrifft und bei der Öffnung der Kiemenspalten verschmilzt. Es wurde aber damals schon darauf hingewiesen, dass die Betheiligung des Ektoderm an diesen Kiemenbildungen die wahrscheinlichere ist. Es sitzen nämlich sehr viele Kiemenbäumchen auf der freien lateralwärts gekehrten Oberfläche der Kiemenbogen, die sicher von Ektoderm überzogen ist. Wenn auch bei Kiemenbildungen die mesodermale Grundlage mit den Gefäßen dem überziehenden Epithel gegenüber das Wichtigere ist, so handelt es sich doch hier darum, ob wir in der Einrichtung der inneren Anurenkiemen eine Hautathmung oder eine Darmathmung erblicken müssen. Nach dem vorher Angeführten bin ich der Ansicht, dass die inneren Kiemen der Anurenlarven Hautkiemen darstellen, die in so fern einen höheren Zustand als die ersten äußeren Kiemen und als die äußeren Kiemen der Urodelenlarven darstellen, als sie sekundär mit dem Vorderdarm in Beziehung getreten sind durch die Ausbildung des Kiemensackes.

Die ersten Arterienbogen der Knochenfische und die Arterie der Pseudobranchie.

Das eigenthümliche Verhalten im Verlauf des vordersten primären Arterienbogens bei Amphibien veranlasste mich, meine Präparate, die ich von niederen Entwicklungsstadien der Forelle und des Hechtes von der Bearbeitung von Pseudobranchie, Schilddrüse und Thymus her noch zur Hand hatte, auf die Bildung der ersten Arterienbogen bei diesen Teleostiern zu durchmustern. Es ist mir gelungen Einiges zu finden in Betreff der Umbildung der vorderen Arterienbogen, was bis jetzt wohl noch nicht bekannt geworden ist. Schon JOH. MÜLLER¹ und HYRTL² haben den eigenthümlichen Ursprung und Verlauf der Arteria hyoidea zur Pseudobranchie erkannt und festgestellt, dass bei Teleostiern mit freien Nebenkiemen die Arterie für letztere als ventrale Fortsetzung der Vene des ersten Kiemenbogens entspringt, nach Durchbohrung des ventralen Endes des Hyoids längs der Vorderfläche

¹ JOH. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoïden (Abhandl. der königl. Akademie der Wissenschaften. Berlin 1839. pag. 213 u. ff.).

² HYRTL, Beobachtungen aus dem Gebiete der vergleichenden Gefäßlehre. Medicinische Jahrbücher des österreichischen Staates. Bd. 24.

des Hyoidknorpels dorsalwärts verläuft und dann, das Hyomandibulare durchbrechend, zur Pseudobranchie tritt. Wie sich diese eigenthümliche Ursprungs- und Verlaufsweise entwickelt, ist bei Knochenfischen noch nicht geschildert. Wenn die Arterie der Pseudobranchie seither stets als Art. hyoidea bezeichnet wurde, so wurde ihr Verlauf im Hyoidbogen, der ganz verschieden ist von der Art des Verlaufs der vier hinteren Kiemenarterien in ihren resp. Bogen, stillschweigend hingenommen, ganz abgesehen davon, dass man über die Art, wie diese Arteria hyoidea dazu kommt aus einer Kiemenvene hervorzugehen, nichts wusste. Die Art. hyoidea durchbohrt an zwei Stellen ihres Verlaufs Knorpelspangen. Erstens kurz nach ihrem Abgang aus der ersten Kiemenvene das ventrale Ende des Hyoidknorpels, zweitens höher oben, ehe sie zur Pseudobranchie tritt, das Hyomandibulare. Während die Arterien der vier hinteren Kiemenbogen stets hinter den Knorpelspangen ihres resp. Bogens verlaufen, meist in Rinnen dieses Knorpels eingelagert, verläuft die Art. hyoidea vor dem Hyoidknorpel.

Unter diesen Umständen fragt es sich, ob die Art. hyoidea in früherer Periode der ontogenetischen Entwicklung einmal vom Herzen resp. dem Kiemenarterienstamm abging und wie sie dann mit der ersten Kiemenvene in Verbindung kommt. Ferner fragt es sich, wie der abweichende Verlauf des Gefäßes im Zungenbeinbogen verständlich wird.

Zur Klarlegung dieser Verhältnisse beginne ich mit der Schilderung von Zuständen, wie ich sie bei Forellenembryonen gefunden habe.

Bei Forellenembryonen, die 35 Tage nach dem Streichen der Eier aus diesen genommen und konservirt waren, fand ich auf Horizontalschnitten Folgendes:

Der S-förmig gekrümmte Herzschlauch theilt sich an seinem vorderen Ende und lässt jederseits ein starkes Gefäß abgehen, welches den Darm umgreifend dorsal in die Aorta übergeht. Dieser primäre Gefäßbogen nimmt einen eigenthümlichen Verlauf, wie er keinem einzigen in der Folge auftretenden Arterienbogen eigen ist. Wir finden hier dieselben Verhältnisse, wie ich sie bei Urodelen geschildert habe. Es bestehen außer dem Kiefer- und Hyoidbogen bereits drei Kiemenbogen in der ersten Anlage. Die letztere trennenden Schlundtaschen erreichen zwar das Ektoderm, ihre Epithellamellen schließen aber zusammen, so dass noch keine Spalten bestehen. Die erste Schlundtasche, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen er-

reicht das Ektoderm nicht, in Folge dessen hängen diese beiden Schlundbogen mit ihrem mesodermalen Gewebe direkt zusammen. Die Tasche zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen ist bereits als Spalte durchgebrochen, was nicht allein auf das Auseinanderweichen ihrer Epithellamellen zu schieben ist, als vielmehr auf eine starke ektodermale Einsenkung zwischen dem Hyoid- und ersten Kiemenbogen. Dieselbe mag durch das mächtige Wachsthum des Hyoidbogens zu dieser Zeit bedingt sein.

Knorpel ist noch nirgends differenzirt. Zwischen dem dorsalen Schenkel des Hyoidbogens und dem ersten Kiemenbogen liegt das voluminöse Gehörbläschen, wodurch die vorn gelegenen Kiefer- und Zungenbeinbogen von den hinteren wahren Kiemenbogen getrennt werden.

In den drei hinteren Kiemenbogenanlagen sind noch keine Spuren von Arterienbogen zu erkennen. Es besteht nur ein einziger Aortenbogen und in seiner Theilungsgabel liegt die Anlage der Schilddrüse. Der Verlauf des einzigen Aortenbogens dieser Zeit ist genau wie derjenige des ersten Aortenbogens bei Urodelen. Da durch die erste Schlundspalte Kiefer- und Zungenbeinbogen nicht von einander getrennt werden, so besteht die Möglichkeit, dass ein Arterienbogen aus dem einen in den anderen Bogen verläuft. Die vordere Theilungsgabel des Herzschlauches liegt in der ventralen Mittellinie, zwischen Zungenbein und erstem Kiemenbogen jeder Seite. Von dieser Stelle aus verläuft der erste Gefäßbogen lateralwärts und etwas nach vorn im ventralen Schenkel des Zungenbeinbogens derart, dass er gerade an der Grenze zwischen beiden Bogen verläuft, da er direkt hinter der epithelialen Einsenkung, welche die Trennung des Maxillar- und Hyoidbogens andeutet, liegt, so gehört er zum Zungenbeinbogen. An dem Übergang des ventralen in den dorsalen Schenkel des Hyoidbogens angekommen, biegt aber der Gefäßbogen etwas nach vorn um und gelangt somit in den dorsalen Schenkel des Maxillarbogens. In Folge dessen fehlt dem dorsalen Schenkel des Hyoidbogens, welcher dicht unter der vorderen Hälfte des Gehörbläschens liegt, ein Gefäß. Am hinteren Rande des Kieferbogens, in dessen dorsalem Schenkel, verläuft die Arterie weiter, um sich dorsal vom Darmrohr in zwei Äste zu theilen. Der stärkste biegt nach hinten um und vereinigt sich mit dem andersseitigen zur Aorta, der schwächere zieht nach vorn zur Anlage des Gehirns und des Auges.

Nach dieser Schilderung gehört hier der erste Aortenbogen eben so wie bei Anuren und Urodelen sowohl dem Zungenbein- als dem

Kieferbogen an. Er hat aber auch wie bei Urodelen in der ersten Zeit allein die Verbindung zwischen Herz und Aorta herzustellen. Funktionell ist er also wichtiger als bei Anuren.

Es fragt sich nun, wie sich dieses Gefäß im weiteren Verlauf der Entwicklung verhält.

Bei einem Forellenembryo, der 41 Tage nach dem Streichen der Eier konserviert war, fand sich auf Horizontal- und Sagittalschnitten Folgendes:

Hinter dem Zungenbeinbogen sind vier Kiemenbogen entwickelt. Die Schlundtaschen beginnen gerade zu Spalten aus einander zu weichen. Die knorpeligen Bogen sind bereits angelegt, indem die mesodermalen Zellen an den Stellen, wo sich im nächsten Stadium ein deutlicher Knorpel zeigt, bedeutend dichter stehen und einen abgegrenzten Komplex darstellen.

Das vordere Herzende zeigt noch die Theilung wie im vorigen Stadium an der gleichen Stelle. Es gehen aber hinter dem mächtigen vordersten Arterienbogen noch fünf weitere Gefäßbogen jederseits von der kurzen Anlage des späteren Kiemenarterienstammes ab. Die beiden letzten entspringen mit gemeinsamem Stamm.

Es bestehen demnach jederseits sechs Arterienbogen. Die vier hinteren, welche den späteren vier Kiemenbogen angehören, verlaufen alle gleich, und zwar hinter der Anlage der Kiemenbogenknorpel. Diese vier Arterien jederseits besitzen nur ein sehr geringes Lumen.

Der mächtigste Bogen ist immer noch der erste, während der zweite ein äußerst feiner Kanal ist. Der erste Bogen durchsetzt die knorpelige Anlage des Zungenbeinbogens, die sich in seiner Umgebung zu differenzieren beginnt und verläuft vor dieser Knorpelanlage im ventralen Schenkel des Hyoidbogens. Der zweite Gefäßbogen verläuft ebenfalls im Hyoidbogen, aber hinter dem Knorpel. Er zeigt demnach eine Anordnung wie sie auch die hinteren Kiemenarterien in ihren Bogen zeigen. Ich stehe daher nicht an, diese Arterie als die *Arteria hyoidea* zu bezeichnen. Dass die vorderste Arterie den Knorpel durchbohrt, ist nunmehr auch ohne Weiteres verständlich: da sie bereits vor der Anlage von Knorpel bestand, konnte letzterer nur um sie herum sich bilden.

Nachdem der vordere Gefäßbogen den Winkel des Hyoidbogens erreicht hat, nimmt er die hintere *Arteria hyoidea* auf und der gemeinsame Stamm durchsetzt die Anlage des Hyomandibulare, um wie im letzten Stadium nach vorn in den dorsalen Schenkel des Kiefer-

bogens zu treten. Er theilt sich dann in einen schwachen nach vorn zu Gehirn und Auge verlaufenden Zweig und in die nach hinten gehende mächtige Aortenwurzel.

Da zu dieser Zeit noch keine Spur von Kiemenanlagen besteht, so stellen die sechs Aortenbogen glatt durch die Bogenanlagen verlaufende Kanäle dar, welche sich alle dorsal über dem Darm zur Aorta vereinigen. Die beiden ersten Arterienbogen nehmen den vier hinteren gegenüber eine Sonderstellung ein. Sie verhalten sich auch im Verlauf der weiteren Entwicklung sehr eigenthümlich. Diese ersten Gefäßverhältnisse lassen sich auch leicht an lebenden Embryonen nachweisen. Allerdings kann die eigenthümliche Verlaufsweise des vordersten Gefäßes nur auf Schnitten erkannt werden, da die Grenze zwischen Hyoid- und Kieferbogen bei den glashellen Thierchen nicht zu sehen ist.

Bei Forellen von 56 Tagen, welche seit acht Tagen das Ei verlassen haben, sind unter der Ausbildung von Kiemenstummeln die vier hinteren Arterienbogen bedeutend weiter geworden. Die Kiemenbogen sind nun aus einander gerückt und der Kiemenarterienstamm hat sich unter dem Zurückweichen des Herzens in die Länge gestreckt. Die beiden vordersten Bogen sind im Gegensatz zu den vier hinteren ganz schwache Gefäße. Der erste hat an Lumen bedeutend abgenommen, während der zweite nicht weiter geworden ist. Auf der Fig. 20, welche diesem Stadium entspricht, erkennt man den Kiemenarterienstamm *AB*, welcher in seinem hinteren weiten Abschnitt die vier Arterien (*ab₁₋₄*) für die vier Kiemenbogen (*I—IV*) abgibt. Die beiden letzten entspringen mit einem gemeinsamen Stamm, die zweite dicht davor. Aus der Theilungsgabel in die Arterien des ersten Kiemenbogens setzt sich der Kiemenarterienstamm in seinen schwächtigen vorderen Abschnitt fort. Derselbe theilt sich, hinter dem ventralen Ende des Hyoidbogens angekommen, indem er zwei Äste nach jeder Seite abgibt. Der eine (*ah*) bleibt hinter dem Hyoidknorpel und verläuft längs desselben dorsalwärts, während der vordere (*aHm*) den Hyoidknorpel (*kn*) durchbohrt und dann vor demselben dorsalwärts verläuft. Am dorsalen Ende des Hyoidknorpel angekommen, wendet sich die hinter dem Knorpel verlaufene Art. *hyoidea* nach vorn und vereinigt sich mit der Art. *hyo-mandibularis*. Der gemeinsame Stamm der beiden ersten Arterienbogen wird zur Arterie der Pseudobranchie. Dies Gefäß muss, um zur Anlage der Nebenkienne zu gelangen, das Hyomandibulare durchbohren. So bewahrt der vorderste Gefäßbogen auch in diesem Stadium seinen eigen-

thümlichen Verlauf. Er ist das einzige Gefäß, das vom vorderen Herzende abging zu einer frühen Zeit, wo noch keine Knorpelanlagen der Kiemenbogen bestanden. In Folge dessen bildet sich da, wo das Gefäß an Strecken verläuft, die in späterem Knorpelgebiet liegen, der Knorpel um das Gefäß herum, d. h. das Gefäß durchbohrt dann den Knorpel. Der charakteristische Verlauf dieses ersten Gefäßes findet sich aber nicht bei Teleostiern allein, sondern in gleicher Weise bei Amphibien. Bei Urodelen hatte er auch die gleiche funktionelle Bedeutung in früher Periode, bei Anuren war er stets unbedeutend, aber doch auch das zuerst gebildete Gefäß.

Dass das dort beschriebene Gefäß nicht der Art. hyoidea, welche bei der Forelle hinter dem Hyoidknorpel verläuft, entspricht, geht aus seiner Anordnung im ventralen Schenkel des Zungenbeinbogens hervor. Auch bei Triton verläuft er, gerade wie bei der Forelle die vorderste Arterie, im vorderen Theile des Hyoidbogens dicht hinter der ersten Schlundfalte, welche den Zungenbeinbogen vom Kieferbogen trennt.

Dieser vorderste Aortenbogen richtet sich in seinem Verlaufe nicht nach einem einzelnen Schlundbogen, wie es die hinteren Arterien thun, sondern besteht bereits früher, als diese differenzirt sind und lässt ihre Knorpel, die später auftreten, sich nach ihm richten. Wir dürfen daher in diesem Gefäße nicht einfach einen den übrigen Arterienbogen serial homologen Aortenbogen erblicken, sondern müssen durch Vergleichung mit dem Verhalten der ersten Aortenbogen bei anderen Vertebraten festzustellen suchen, ob wir in diesem Gebilde nicht eine Kommissur zwischen ventralem Herzen und dorsaler Aorta vor uns haben, welche phylogenetisch älter ist, als die hinteren Kiemenarterienbogen. Zunächst will ich aber an das zuletzt geschilderte Stadium der Forelle anknüpfen, und nehme ein drei Wochen älteres, 2 cm langes Exemplar zur Hand. Um diese Zeit haben sich die Kiemen schon mächtig entwickelt. Die Arterienbogen sind dadurch in Kiemenarterien und Kiemenvenen gesondert worden. Auf die feineren Vorgänge dabei achte ich hier nicht weiter, möchte nur darauf aufmerksam machen, dass wir in den Kiemenarterien und Kiemenvenen, da sie aus einem einfachen Gefäßbogen sich differenzirt haben, nicht so verschiedene Gebilde erblicken dürfen, wie es z. B. Arterien und Körpervenen sind. Diese Andeutung mag genügen, um die folgende auffallende Erscheinung verständlicher zu machen.

In dem früheren Stadium bekam die Pseudobranchienanlage das

gleiche Blut, wie die hinteren Kiemenarterien, da ihr Gefäß eben so wie diese aus dem Kiemenarterienstamm hervorgeht. Es ist gemischtes Blut, da es aus den Körper- und Dottervenen kommend, das Herz passiert hat. In dem uns vorliegenden Stadium (Fig. 22) besteht nun eine ventrale Fortsetzung der Kiemenvene des ersten Kiemenbogens (vb_1), welche sich direkt mit der vorderen Art. hyomandibularis vereinigt. Diese Vereinigung findet gerade da statt, wo die genannte Arterie eben durch das ventrale Ende des Hyoidknorpels (kn) durchtreten will. In Folge dessen bekommt nun die Pseudobranchie Blut von zwei Seiten zugeführt. Da die Dotterathmung nur noch gering ist, kommt aus der Fortsetzung des Kiemenarterienstammes venöses Blut, die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene führt ihr arterielles Blut zu, da dieses den Kiemenkreislauf bereits passiert hat. Im Übrigen hat sich an den Arterienbogen nur so viel geändert, dass die Arterien für die vier Kiemenbogen stärker geworden sind. Aus der Gabel der Arterien für den ersten Kiemenbogen jeder Seite setzt sich der Kiemenarterienstamm als viel schwächeres Gefäß fort. Dasselbe theilt sich in der gleichen Weise wie früher, indem es jederseits zwei Gefäße abgibt. Die hinter dem Hyoidknorpel verlaufende Art. hyoidea erhält kein Blut aus der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene. Es führt sein venöses Blut aber auch der Arterie der Pseudobranchie zu, da es sich am oberen Ende des Hyoidknorpels mit der vorderen Arterie vereinigt, ehe dieselbe das Hyomandibulare durchsetzt.

Bei einer gleichalterigen Forelle fand ich an Horizontalschnitten, dass der Kiemenarterienstamm nach seiner Theilung in die Arterien des ersten Kiemenbogens sich nicht aus der Gabel heraus fortsetzte, sondern dass das schwache Stämmchen, welches die beiden vordersten Arterienbogen jeder Seite abgibt, von der linken ersten Kiemenarterie abging (Fig. 21).

Von diesem zuletzt geschilderten Zustande ist es nur noch ein Schritt zu den bleibenden Verhältnissen. Diese zeigen sich bereits gebildet bei Forellen von 2,5 cm Länge, also wenige Wochen später, als das letzte Stadium. Diesem Zustande entspricht Fig. 23.

Der Kiemenarterienstamm (AB) endigt mit der Gabelung in die Arterien für die beiderseitigen ersten Kiemenbogen. Die Fortsetzung ihres Stammes ist obliterirt und mit ihr die hinter dem Hyoidknorpel verlaufende Art. hyoidea in ihrem ventralen Anfang (ah der Fig. 20 bis 22). Die Arteria hyomandibularis, welche nach Durchbohrung des Hyoidknorpels vor diesem dorsalwärts verläuft, erhält nur arte-

rielles Blut. Sie geht direkt aus der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene hervor, während ihr primärer Ursprung aus dem Kiemenarterienstamm rückgebildet ist.

Die Arteria hyo-mandibularis, d. h. die Arterie der Pseudobranchie, giebt, bevor sie das Hyomandibulare durchbohrt, einen Ast ab, welcher zum Opercularapparat tritt. Dieser Ast ist das dorsale Ende der früher hinter dem Hyoidknorpel verlaufenden Arteria hyoidea. In diesem Gefäß hat sich die Richtung des Blutstromes während der ontogenetischen Entwicklung umgekehrt. Früher verlief dieser Gefäßbogen, in dessen Bereich es nie zur Ausbildung von Kiemen kommt, vom Herzen aus dorsalwärts, und vereinigte sich stets als schwaches Gefäß mit dem vorderen Gefäßbogen am dorsalen Ende des Hyoidknorpels zur Arterie der Pseudobranchie. Mit der Rückbildung des vorderen Abschnittes vom Kiemenarterienstamm und der Obliteration des ventralen Ursprungsstückes der hinteren Arteria hyoidea geht dies Gefäß nicht mehr in die Arterie der Pseudobranchie ein, sondern geht von dieser Arterie ab, stellt einen Ast derselben dar: die Arteria opercularis, welche, wie erwähnt, gerade ehe jene das Hyomandibulare durchsetzt, von ihr sich abzweigend zum Kiemendeckel tritt. Es ist bemerkenswerth, dass diese merkwürdigen Umbildungen an den vordersten Arterienbogen sich in der Ontogenie erst so spät vollziehen. Die Pseudobranchie bekommt allerdings niemals venöses Blut, wird also auch nie als Kieme fungiren. Ganz eben so vollziehen sich auch die Veränderungen am Kiemenvenensystem, besonders am vordersten Abschnitte des Circulus cephalicus, erst spät und die für die Teleostier mit Pseudobranchien so charakteristische Blutversorgung des Auges durch die Vene der Pseudobranchie allein, ist gleichfalls ein erst später sich ausbildender Zustand.

Leider bin ich noch nicht im Stande an den mir vorliegenden Serien genau die Art und Weise dieser Umbildung festzustellen. Ich muss mich daher damit begnügen, darauf hingewiesen zu haben, dass bei Forellen, die gerade ausschlüpfen, das Auge noch direkt vom Circulus cephalicus aus mit Blut versorgt wird.

Nach der Schilderung dieser Vorgänge bei der Forelle bleibt noch übrig, die Entwicklung dieser Gefäße bei anderen Teleostiern zu vergleichen. Es handelt sich dabei besonders um die Zustände der Pseudobranchie.

Es ist bekannt, dass dies Gebilde bei Knochenfischen nicht immer von der ventralen Fortsetzung der ersten Kiemenvene versorgt wird, sondern bei vielen Teleostiern direkt aus dem Circulus cephalicus

cus ihr Blut erhält (Esox). Bei anderen erhält sie Zufluss von beiden Seiten (Gadus). Ich will mich darauf beschränken, die Zustände beim Hecht zu schildern. Dort bestehen bekanntlich verdeckte Pseudobranchien, die nur vom Circulus cephalicus einen Ast erhalten. Hierbei kann ich einfach auf die Fig. 20—23 verweisen, so weit sie die beiden vordersten Arterienbogen (*ahm* und *ah*) betreffen. Beim Hecht bestehen in früher Periode nicht nur diese Bogen genau wie bei Salmo, sondern sie gehen auch dieselben Umbildungen ein, so dass auch das Stadium der Fig. 23 nachgewiesen werden konnte. Dabei bleibt es aber nicht, sondern das vor dem Hyoidknorpel verlaufende Gefäß unterliegt auch einer Rückbildung, so dass die ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene sich später nur auf die Versorgung des Zungenkörpers und des Kiemendeckels beschränkt. In einer früheren Arbeit betonte ich schon, dass beim Hecht in Jugendzuständen die Arteria hyoidea auch bestehe und sich erst ontogenetisch zurückbilde. Das Vorstehende giebt das genauere Verhalten.

Es erübrigt endlich noch, diese Thatsachen zu überblicken und mit dem seither Bekannten in Beziehung zu bringen.

Die Forelle besitzt, wie alle Knochenfische, bekanntermaßen sechs Arterienbogen in der Anlage. Die erste sollte dem Kieferbogen, die zweite dem Zungenbeinbogen angehören, während die vier hinteren im ersten bis vierten Kiemenbogen verlaufen. Die Arterie der Pseudobranchie wurde stets als Arteria hyoidea bezeichnet, da sie in der That im Hyoidbogen, d. h. in dessen ventralem Schenkel verläuft. Es würde somit dies Gefäß dem zweiten Arterienbogen entsprechen, während die Arteria maxillaris, das vorderste Gefäß, eine Rückbildung erlitten hätte. So verhält es sich indessen nicht. Die seither als Arteria hyoidea bezeichnete Arterie der Pseudobranchie bei Knochenfischen ist der vorderste der sechs Arterienbogen. Nicht sie, die vor dem Hyoidknorpel verläuft, sondern die zweite, welche hinter diesem Knorpel verlief, erleidet eine Rückbildung. Letztere verlief genau wie die Arterien der vier Kiemenbogen, während die vordere einen eigenthümlich abweichenden Verlauf nimmt. Sie ging in ihrem dorsalen Schenkel in den Kieferbogen über. Daher bezeichnete ich sie als Arteria hyo-mandibularis. Es soll damit angedeutet werden, dass sie sowohl dem Hyoid-, als dem Kieferbogen angehört. C. VOGT¹ giebt in seiner Embryologie des Salmones verschiedene Abbildungen der Gefäßbogen bei jungen Lachsen. Der von mir als Arteria hyo-

¹ AGASSIZ, Histoire naturelle des poissons d'eau douce. Neuchâtel 1842.

mandibularis geschilderte erste Arterienbogen findet sich in den Figg. 46 u. 52 gegeben. Dagegen hat VOGT den hinter dem Knorpel des Hyoidbogens verlaufenden zweiten Arterienbogen nicht abgebildet. Bei späteren Stadien zeichnet er im Hyoidbogen ein großes Gefäß eben so wie in den vier Kiemenbogen ohne Angabe der knorpeligen Bogen. Auch ist VOGT auf die Gefäße der Pseudobranchie nicht weiter eingegangen, so dass ich seiner Abhandlung für die soeben besprochenen Verhältnisse nichts Wesentliches entnehmen konnte.

DOHRN¹ hat in seiner VII. Studie zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers bei Selachiern die Bildungsvorgänge der ersten Gefäßbogen beschrieben und schildert dort Ähnliches vom ersten Gefäßbogen. Derselbe wurde zuerst als Arteria mandibularis, später als Arteria thyreoidea bezeichnet. Auf pag. 7 der Studie VII schildert DOHRN wie die Arteria thyreoidea kurz nach ihrem Ursprunge mit allerhand Bluträumen gemeinsame Sache macht und sich mit diesen zu einem beträchtlichen Gefäße vereinigt. Was das für Bluträume sind, woher sie ihr Blut beziehen, erfahren wir nicht. An einigen Serien von jungen Acanthiasembryonen konnte ich mit Sicherheit nachweisen, dass, eben so wie bei Teleostiern, eine ventrale Fortsetzung der ersten Kiemenvene sich mit dem vordersten Arterienbogen vereinigt. Dabei war leider das Spritzloch schon so weit gebildet, dass eine epitheliale Schlundfalte zwischen Unterkiefer und Hyoidknorpel nicht mehr besteht. Daher ist auch nicht zu entscheiden, ob das Gefäß im Kieferbogen hinter dem Unterkiefer, oder im Zungenbeinbogen vor dem Hyoidknorpel verläuft, wie Letzteres bei Teleostiern von Anfang an der Fall ist.

Mit der Kenntnis dieser Gefäßverhältnisse wird auch die Beurteilung der Pseudobranchie der Knochenfische im Verhältnis zu der Spritzlochkieme und Kiemendeckelkieme bei Selachiern und Ganoiden eine andere. Denn es ist klar, dass die hinter dem Hyoidknorpel im Zungenbeinbogen verlaufende Arteria hyoidea bei Forellen demjenigen Gefäß entspricht, an welchem sich bei Ganoiden die Kiemendeckelkieme entwickelt und bei Selachiern die vordere Kiemenblättchenreihe der ersten Kiemenspalte zwischen Hyoid- und erstem Kiemenbogen. Dann muss man allerdings auch anerkennen, dass die Pseudobranchie der Teleostier homolog ist der Spritzlochkieme

¹ DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers (IV. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. V. VII. eod. Bd. VI.

bei Selachiern und Ganoiden. Dies war aber aus den seitherigen Angaben DOHRN's noch nicht erwiesen. Der wesentliche Grund dieser Homologisirung liegt darin, dass eben die Pseudobranchie der Teleostier nicht von der eigentlichen Hyoidarterie versorgt wird, sondern von einem vor derselben liegenden Gefäßbogen: der Arteria hyo-mandibularis, die dem Zungenbein- und Kieferbogen angehört, jedenfalls den vordersten der sechs Gefäßbogen bei Teleostiern darstellt.

Zur Schilddrüse steht die vorderste Arterie in keinem wesentlichen Verhältnisse. Die Schilddrüse der Teleostier ist ein in sehr viel Drüsenpackete zertheiltes Organ und wird von Gefäßen umspinnen, die schon HYRTL¹ beschrieben hat. Es sind dies ventrale Fortsetzungen verschiedener Kiemenvenen, die nicht nur das Herz versorgen, sondern auch die Organe, die in der Umgebung des Kiemenarterienstammes liegen.

Zum Schlusse möchte ich noch darauf aufmerksam machen, wie die vordersten Arterienbogen der Amphibien aufzufassen sind, im Vergleich mit denjenigen der Teleostier. Bei Amphibien konnte ich nur fünf Arterienbogen finden. Diese verhalten sich zu denjenigen der Teleostier so, dass die Arteria hyoidea, die schon bei letzteren ein schwaches unbedeutendes Gefäß war, nicht mehr zur Anlage kommt. Es hat dies auf die Gesamtheit der Arterienbogen keinen Einfluss. Die vierte Kiemenarterie der Amphibien, welche die Arteria pulmonalis bildet, ist trotzdem homolog der Arterie des vierten Kiemenbogens, d. h. dem sechsten Gefäßbogen der Forelle.

Die kürzlich erschienene Mittheilung von BOAS² über die Arterienbogen der Wirbelthiere (Morphol. Jahrbuch Bd. XIII) bleibt daher vollkommen zu Recht bestehen mit dem Vermerk, dass der Arterienbogen 2 bei Fig. 2—4 nicht nur ontogenetisch sich rückbildet, sondern hier nicht zur Anlage kommt. Es ist diese Rückbildungserscheinung bei Amphibien natürlich bedeutungslos für die höheren Wirbelthiergruppen.

¹ a. a. O.

² BOAS, Über die Arterienbogen der Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII. pag. 115.

Erklärung der Abbildungen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

<i>Cb</i> Anlage des Centralnervensystems,	<i>as₁₋₃</i> erste bis dritte sekundäre Kiemenarterie,
<i>au</i> Gehörbläschen,	
<i>i</i> Darmlumen,	
<i>c</i> Herzanlage,	<i>ap_{1-3d}</i> dorsaler
<i>pc</i> Perikardialhöhle,	<i>ap_{1-3v}</i> ventraler
<i>ak</i> äußere Kiemen,	} Schenkel des primären ersten bis dritten Gefäßbogens,
<i>ik</i> innere Kiemen,	
<i>op</i> Kiemendeckel,	<i>vbe</i> Vena branchialis externa,
<i>o</i> Auge,	<i>vbi</i> - - interna,
<i>cl</i> Riechgrube,	<i>vbc</i> - - communis,
<i>ap₁₋₃</i> erster bis dritter primärer Gefäßbogen,	<i>m</i> Kieferbogen,
	<i>H</i> Zungenbeinbogen,
	<i>I-IV</i> die vier Kiemenbogen,
	<i>A</i> Aortenwurzel.

Tafel IX und X.

Fig. 1. Querschnitt durch den Kopf einer 4 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*. Aus drei Schnitten kombiniert zur Darstellung des zweiten primären Arterienbogens, entsprechend dem späteren ersten Kiemenbogen.

Fig. 2, 3 und 4. Querschnitte durch hinter einander gelegene Kopfabchnitte einer 5 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*. Jede Figur aus vier Schnitten kombiniert.

Fig. 4 zeigt das Gefäß des späteren dritten Kiemenbogens im Zustand eines primären Gefäßbogens.

Fig. 3 entspricht dem zweiten Kiemenbogen. Der primäre Gefäßbogen ist in einen dorsalen und ventralen Schenkel geteilt. Am Winkel ist er in die Anlage der äußeren Kieme (*ak*) ausgebuchtet. Medial ein bindegewebiger Sporn (*sp*) ins Lumen einspringend.

Fig. 2. Sekundäre Kiemenarterie im ersten Kiemenbogen schon gebildet. Nur dem ventralen Schenkel des Kiemenbogens zukommend. Bestehen einer einfachen Gefäßschlinge im äußeren Kiemenböcker (*ak*). *as₁* und *ap_{1v}* gehen aus einem gemeinsamen Gefäßstamm hervor.

Fig. 5, 6 und 7. In gleicher Weise kombinierte Querschnitte durch den Kopf einer Kaulquappe von *Rana esculenta* von 6 mm Länge.

Fig. 7. Dem dritten Kiemenbogen entnommen, zeigt den gleichen Zustand wie Fig. 2.

Fig. 6. Den zweiten Kiemenbogen darstellend. Die sekundäre Arterie im ventralen Bogenschlenkel (*as₂*) stärker als der ventrale

Schenkel des primären Gefäßbogens (ap_{2v}), welcher sich rückzubilden beginnt. Äußere Kiemen (ak) enthalten zwei resp. drei Gefäßschlingen.

Der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens dient als direkte Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene (wie bei Urodelen).

Fig. 5. Dem ersten Kiemenbogen entnommen. ap_{1v} noch weiter rückgebildet wie in Fig. 6. Äußere Kiemen weiter entwickelt.

Der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens (ap_{1v}) fungiert noch als direkte Anastomose zwischen Kiemenarterie und Kiemenvene (wie bei Urodelen).

Fig. 8. Querschnitt durch den Kopf einer 9 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*. Aus vier Schnitten kombiniert. Stellt die Gefäßverhältnisse des zweiten Kiemenbogens dar. Der ventrale Schenkel des primären Gefäßbogens stellt keine direkte Anastomose zwischen sekundärer Kiemenarterie und Kiemenvene mehr dar, sondern hat sich an ihrem ventralen Ende von der sekundären Arterie gelöst und ist mit der Ausbildung innerer Kiemenanlagen zur inneren Kiemenvene geworden (vb_{12}). Äußere Kiemen stärker entwickelt als innere.

Fig. 9 und 10. Kombinierte Querschnitte durch den Kopf einer 13 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*.

Fig. 9. Den ersten Kiemenbogen darstellend. Auf der rechten Seite sind die äußeren Kiemen (ak) durch den bereits erfolgten Abschluss der Kiemenhöhle in diese eingeschlossen, beginnen sich rückzubilden. Links ist der Kiemensack noch offen, äußere Kiemen noch frei und stark entwickelt.

ab_1 erste (sekundäre) Kiemenarterie. vb_1 erste innere Kiemenvene, aus dem ventralen Schenkel des primären Gefäßbogens hervorgegangen. ce Carotis externa, deren ventrale Verlängerung, aus der Arteria hyo-mandibularis gebildet. cd Carotidendrüse. F Anlage des Filtrirapparates.

Fig. 10. Linke Seite der Figur, den zweiten Bogen darstellend. Aus zehn Schnitten kombiniert. Äußere und innere Kiemen mit ihren Gefäßen. Von inneren Kiemen nur einige gezeichnet.

af Arterie des Filtrirapparates. vf Vene desselben Apparates. l Anlage eines Epithelkörperchens.

Rechte Seite der Figur, den vierten Kiemenbogen darstellend. Seine inneren Kiemen sind noch frei; auf die ventrale Hälfte des Bogens beschränkt. pl Lungenanlage. ap Arteria pulmonalis. ac Arteria cutanea.

kv 3 und 4 dritte und vierte Kiemenvene.

Fig. 11. Kombiniertes Querschnitt durch den Kopf einer 17 mm langen Kaulquappe von *Rana esculenta*. Kiemensack geschlossen. Äußere Kiemen bis auf geringe stark pigmentierte Reste (ak) rückgebildet. Gefäße der inneren Kiemen des zweiten Kiemenbogens. F Filtrirapparat, af seine Arterie, vf seine Vene. e_2 zweites Epithelkörperchen in der Anlage.

Fig. 12. Kombiniertes Horizontalschnitt durch das vordere Drittel des Körpers eines 3,8 mm langen Embryo von *Triton taeniatus*. Der Schnitt des Körpers ist etwa der Mitte des dorsoventralen Durchmessers entnommen. Das Herz (e) ist seiner Lagerung nach genau eingezeichnet. Es theilt sich an seinem vorderen Ende nur in jederseits ein Gefäß,

die Arteria hyo-mandibularis. Sie liegt in ihrer ersten Verlaufsstrecke im Hyoidbogen *II*. *km* Anlage des Fortsatzes am Kieferbogen. *I*, *II* erste und zweite Kiemenbogenanlage, noch ohne Gefäße. Hintere Bogen noch nicht differenziert.

Fig. 13. Die gleiche Zeichnung eines späteren Stadiums. Triton taeniatus von von 4,4 mm Länge (ausgeschlüpft). Es bestehen jederseits vier Kiemenarterien, die vorderste ist die stärkste (*ahm*). Sie verläuft zuerst im Hyoidbogen, geht dann in den Kieferbogen, wo sie in den Fortsatz *km* einen starken Ast abgibt.

Fig. 14. Die gleiche Zeichnung eines späteren Stadiums (Triton taen. 5,2 mm lang). Es bestehen fünf Arterienbogen. Der erste verläuft vom Hyoid zum Kieferbogen. Der dorsale Schenkel des Hyoidbogens enthält keinen Arterienbogen.

Der vorderste Arterienbogen ist schwächer geworden und setzt sich schärfer vom vorderen Ende des Kiemenarterienstammes ab. Das Gefäß des ersten Kiemenbogens (*ab*) ist am stärksten.

Fig. 15—19. Schematische Übersicht des Kiemenkreislaufs in einem Kiemenbogen bei Anuren und Urodelen, sowie die Zusammensetzung eines Bogens nach der Metamorphose.

Fig. 15. Urodelenkieme. *ak* äußere Kieme, *kp* Kiemenplatte, *ab* Kiemenarterie, giebt bei *x* einen Ramus anastomoticus (*ra*) direkt zur Kiemenvene, bei *y* einmündend. *vb* Kiemenvene, *A* Aortenwurzel.

Fig. 16. Erste äußere Kieme einer Anurenlarve. Bezeichnungen wie in Fig. 15. *ik* Anlagen der inneren Kiemen längs der Verlaufsstrecke von *ra*, dem Ramus anastomoticus, welcher hier eine größere Strecke des Kiemenbogens einnimmt als bei Urodelen. *e* Anlage eines Epithelkörpers, die bei Urodelen während des Larvenzustandes fehlt. *ra* ist der Ramus anastomoticus, welcher aus dem ventralen Schenkel des primären Arterienbogens hervorgeht und später zur inneren Kiemenvene wird.

Fig. 17. Innere Anurenkieme, späteres Larvenstadium als Fig. 16. Im Verlauf der Anastomose *x y* haben sich die inneren Kiemen gebildet. Äußere bis auf unansehnliche Reste (*ak*) verschwunden. *ap* Kiemendeckel, *e* Epithelkörper.

Fig. 18. Arterienbogen nach der Metamorphose eines urodelen Amphibioms.

Fig. 19. Arterienbogen nach der Metamorphose eines anuren Amphibioms. In beiden Fällen wird der Ram. anastomoticus zum bleibenden Arterienbogen. Bei Anuren bedeutend länger als innere Kiemenvene der Larve, bei beiden durch *x y* bezeichnet. Bei beiden liegt direkt unter *x* ein Epithelkörper, welcher bei Anuren schon zur Larvenzeit, bei Urodelen erst nach der Metamorphose sich bildet.

Fig. 20, 22 und 23. Der Kiemenarterienstamm mit seinen Ästen; von einer jungen Forelle in drei verschiedenen Stadien.

Fig. 20. Jüngstes Stadium (Forelle 16 mm lang, seit acht Tagen ausgeschlüpft). Es bestehen sechs Arterienbogen jederseits. Die zwei vordersten *aHm* und *ah* verlaufen im ventralen Schenkel des Hyoidbogens, die erste vor, die zweite hinter dem Zungenbeinknorpel. Erstere durchsetzt den Knorpel. *AB* Kiemenarterienstamm.

- Fig. 21. Ein abnormer Befund bei einer Forelle von 17 mm Länge. Die Fortsetzung des Kiemenarterienstammes ist auf die linke erste Kiemenarterie *ab*₁ gerückt.
- Fig. 22. Älteres Stadium als Fig. 20. (Forelle von 2 cm Länge.) Fortsetzung des Kiemenarterienstammes, nach Abgabe der beiden ersten Kiemenarterien bedeutend schwächer geworden. Eine ventrale Fortsetzung der Vene des ersten Kiemenbogens ergießt sich in das vorderste Gefäß *ahm* gerade, wo es den Hyoidknorpel durchsetzt. Dies Gefäß bekommt somit Blut von zwei Seiten.
- Fig. 23. Älteres Stadium (Forelle von 2,5 cm Länge), zeigt den Zustand des Erwachsenen. Es bestehen nur noch vier Kiemenarterien jederseits. Von den beiden vordersten ist bloß *ahm* als die Arterie der Pseudo-branchie erhalten. Sie erhält ihr Blut nur von der ersten Kiemenvene. Die Fortsetzung des Kiemenarterienstammes nach Abgabe der beiden ersten Kiemenarterien ist völlig obliteriert und damit auch die hinter dem Zungenbeinknorpel verlaufende Arteria hyoidea *ah* der Fig. 20—22.



15898

