



HOKKAIDO UNIVERSITY

Title	Bemerkungen über die früheren Entwicklungsstadien des Gefäßsystems des Ammonoetes
Author(s)	HATTA, S.
Citation	The journal of the College of Agriculture, Tohoku Imperial University, Sapporo, Japan, 3(1), 81-107
Issue Date	1908-06-30
Doc URL	https://hdl.handle.net/2115/12495
Type	departmental bulletin paper
File Information	3(1)_p81-107.pdf



Bemerkungen über die früheren Entwicklungsstadien des Gefässsystems des Ammocoetes.

VON

S. Hatta.

(Mit 3 Textfiguren.)

Seit den eingehenden Studien GOETTES¹⁾ ist das Gefässsystem des jungen Ammocoetes tatsächlich unberührt geblieben. Offenbar ist diese Arbeit heutzutage nicht mehr ganz genügend, sondern vielmehr finden sich darin mehrere Lücken. Neuerdings veröffentlichte CORI²⁾ seine diesbezügliche Arbeit, in welcher der Forscher sucht die Lücken zu ergänzen und seine Resultate mit denjenigen von JULIN³⁾ und NESTLER⁴⁾ welcher mit dem Gefässsysteme des erwachsenen Ammocoetes bzw. des Petromyzon eingehend beschäftigt haben, in Zusammenhang zu bringen. Ziemlich ausführlich ist die Angabe CORI'S dargestellt worden, leider sind seine Beobachtungen nur innerhalb enger Grenzen von Entwicklungsstadien, ja sogar vielfach auf ein einziges Stadium beschränkt, daher denn auf die Ergebnisse, wie es scheint, in mancher Hinsicht von den Tatsachen abweichen. In folgenden Zeilen werde ich darauf einige Hinweise geben.

Ich habe mich auch mit dieser Frage beschäftigt, insbesondere mit früheren Entwicklungsstadien des Gefässsystems angelegentlich bei der Untersuchungen der Vorniere von diesem Tier. Das Ergebnis von diesem Studium aber interessiert mich insofern, als das Gefässsystem in den früheren Stadien einfache, regelmässige und deshalb sehr klare Verhältnisse zeigt. Ich habe dieses Ergebnis bereits vor vielen Jahren (am 22. Februar, 1902) vor

1) GOETTE, A., Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*). Hamburg und Leipzig. 1890. •

2) CORI, C., Das Blutgefässsystem des jungen Ammocoetes. Arb. zool. Inst. Univ. Wien u. zool. Stat. Triest. T. XVI, 1906.

3) JULIN, C., Recherches sur l'appareil vasculaire et le systeme nerveux périphérique de la Ammocoetes (*Petromyzon Planeri*). Arch. Biol. T. VII, 1902.

4) NESTLER, K., Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*. Arch. f. Naturg. T. XIII, 1890.

der Versammlung der Tokyo Zoologischen Gesellschaft¹⁾ dargelegt; da ich aber bald darauf meine Arbeit andern Richtungen zuwenden musste, ist die Publikation desselben verschoben worden.

Abgesehen von der frühesten Spur vom Gefäßsystem des *Ammocoetes*, die von SHIPLEY²⁾, GOETTE³⁾, mir⁴⁾ und neuerdings von MOLLIER⁵⁾ beobachtet wurde, gibt es 2 Längsgefäße, deren eins auf der dorsalen Mittellinie direkt der Darmwand anliegt, das andere sich in der Regel, entlang der ventralen Mittellinie ebenfalls direkt an dieselben anschliesst. Wir wollen diese 2 Gefäße in Bezug auf ihre Lage weiterhin als Dorsal- und Ventral-längsgefäß bezeichnen.

Bereits bei Embryonen mit 4 Visceralausbuchtungen, die von der Befruchtung an gerechnet 9 oder 10 Tage alt sind, erstreckt sich das Dorsalgefäß vorwärts bis zur Trigeminusgegend, indem es sich unter den Glossopharyngeusganglienleisten in 2 Carotidenanlagen gabelt; man kann es rückwärts bis auf den vorderen Abschnitt des Mitteldarms verfolgen. Das Gefäß ist in früheren Stadien ziemlich weit, und doch ist es auf Querschnitten nicht rund, sondern mehr oder minder abgedrückt.

Was das Ventralgefäß anlangt, so ist dieses Gefäß beim in Rede stehenden Stadium unter der Vorniere am weitesten entwickelt, indem die unter dem Darm und zwischen den beiden visceralen Mesodermbältern befindlichen Zellen auf Querschnitten im Kreise angeordnet sind; hingegen wird es in der Kiemenregion nur von zerstreuten Zellgruppen repräsentiert; rückwärts ist die Bildung ebensowenig fortgeschritten. Unmittelbar hinter der Vorniere, wo der Darmtractus als die Leberanlage plötzlich dicker wird, sind die Gefäßzellen in einen Cellularstrang gruppiert, der an der ventralen Mittellinie derselben angeheftet ist. Hinter der Leberanlage spaltet sich dieser Strang in 2 Schenkel, und divergieren die letzteren rückwärts von

1) Sieh the Zoological Magazine (herausgegeben von the Tokyo Zoological Society). Vol. XIV, 1902, p. 117.

2) SHIPLEY, A., On Some Points in the Development of *Petromyzon fluviatilis*. Quart. Journ. Micr. Sc., 1887. N.s., Vol. XXVII., p. 15 ff.

3) loc. cit.

4) HATTA, S., On the Formation of the Heart in *Petromyzon*. Journ. Coll. Sc., Imp. Univ. Tokyo, Jap., 1897, Vol. X.

5) MOLLIER, S., Hertwicg's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere. 1906. Bd. I. S. 1080.

einander, so dass sie die laterale Lage einzunehmen gebracht sind. Diese Schenkel sind dennoch beim in Rede stehenden Stadium noch nicht lang, sondern sie gehen nach kurzem hinteren Verlauf verloren.

Solcher ist der Zustand des Gefässsystems von früheren Entwicklungsstadien. Die Embryonen, welche um 2 oder 3 Tage älter sind als die vorangehenden, verlassen die Eischale in einer pistolenförmigen Gestalt, und kommen hiernach mit Umgebungswasser in unmittelbare Berührung, damit sie durch die Körperoberfläche den Athmungsgasaustausch treiben können. Gerade in diesem Alter finden auffällige Entfaltungen des Gefässsystems statt. Vor allem tritt ausser den oben erwähnten Dorsal- und Ventralgefässen ein drittes Gefässsystem auf, welches aus den beiderseitigen lateralen Serien von Quergefässen besteht.

Bevor die Entstehung der Quergefässe eingehend besprochen wird, hat man einiges über die weitere Ausbildung der 2 Längsgefässe anzugeben. Die 2 Carotidenschenkel des Dorsalgefässes sind weiter nach kranialwärts gewachsen, so dass sie sich bis zur vorderen Partie des Kopfes, die von dem Ganglion ophthalmicum von der Trigeminiisgruppe liegt, verfolgen lassen. Kaudalwärts erstreckt sich das Gefäss bis zur Analgegend. Überdies erhält dieses Gefäss jetzt die vollständigen endothelialen Wandungen, die von aussen von der mesodermalen Häutungen umgekleidet werden, sogar tritt es nun aus dem dorsalen Gekröse heraus, deren 2 Blätter früher dasselbe von links und rechts umfassten, worauf GOETTE zuerst aufmerksam machte¹⁾. In der Kiemenregion und der Vornierengegend ist das Kaliber des Gefässes ziemlich weit, doch ist es in den übrigen Abschnitten mehr oder minder abgedrückt.

Ebenso weiter fortgeschritten ist die Ausbildung des Ventralgefässes. Der Branchialabschnitt desselben, der im vorhergehenden Stadium vom Cellularstrang vertreten war, ist jetzt zu einem merklich grossen Gefässe umgebildet; das letztere gabelt sich am hinteren Ende der Schilddrüse und verläuft hiervon nach kranialwärts längs der beiden Seiten des mittleren Lappens von der Drüse bis zum Vorderende desselben, um in das in den Mundboden vorhandenen Arterienpaar, die Lingualarterien, überzugehen. In der Vornierengegend bildet sich das Gefäss zu einem geräumigen Schlauche, dem

1) *loc. cit.* S. 78.

Herzschlauche, um und wird an 2 Stellen desselben eingeschnürt, deren eine sich unmittelbar hinter dem Hinterende der Kiemenregion befindet, und die andere am Mittelteile des Schlauches vorhanden ist. Die erstere Einschnürung ist die Anlage des *Conus arteriosus*, deren Vorhandensein beim *Ammocoetes* von CORI¹⁾ in Abrede gestellt wird, obgleich man an der Anwesenheit des später auftretenden, taschenförmigen Klappenpaars nebst der charakteristischen Einschnürung es erkennt. Die zweite Einschnürung repräsentiert Atrioventricularkonstriktion, welche die 2 Teile des Herzens, die *Kammer* und den *Vorhof*, voneinander absetzt und später ein paar Klappen erhält. Der Vorhof geht in den *Sinus venosus* ohne Grenze über.

Was die Lebergegend betrifft, so kehren wir zu einem etwas jüngeren Stadium, welches doch älter ist als das zuerst beschriebene, zurück. In diesem Stadium stellt das Ventralgefäss nicht mehr, wie früher, einen Cellarstrang dar, sondern ist grösstenteils ausgelichtet, indem es die endothelialen Wandungen erhält; überdies der nicht geteilte Abschnitt desselben rückt von der früheren Lage, d. h. von der Ventralseite der Leberanlage, vorwärts und stellt die Anlage des *Sinus venosus* her. Diese Verschiebung des Gefässes ist zweifellos scheinbar, tatsächlich ist sie bedingt von der Verlängerung des Speiserohrs, die immermehr vor sich geht. Die neue Lage der in 2 Schenkeln gespaltenen, hinteren Fortsetzung des Gefässes ist bemerkenswert. Im Anfangsabschnitte des Mitteldarms findet eine seichte horizontale Einschnürung statt, wodurch das dorsale Speiserohr von der ventralen Leberanlage abgesetzt wird; die 2 genannten Gefässchen passieren jederseits entlang dieser Einschnürungsgrube nach rückwärts und steigen hinter der Leberanlage wieder hinab, um in ihre auf den beiden lateralen Darmwänden befindliche, paarige hintere Fortsetzungen überzugehen, welche nach ziemlich langen kaudalen Verlauf verschwindet. Diese Lageveränderung der Gefässchen kommt wohl dadurch zustande, dass die beiden Lateralwände der Leberanlage blasenartig nach aussen aufschwellen und dabei die Gefässe, die sich auf diesen Wänden verlaufen, hinaufheben, wodurch dieselben in die Einschnürungsgruben kommen.

Jederseits von der Leberanlage steigt ein grosser Ast aus dem genannten

1) *loc. cit.*, S. 10.

Gefäßschenkel schräg nach vorwärts und dorsalwärts hinauf, und stellt durch eine ziemlich weite Spaltöffnung mit dem Dorsalgefäß in Verbindung; dieses querverlaufende Gefäßpaar ist nichts anders als die früheste Anlage der weiter nach unten zu beschreibende *Ductus Cuveri* und scheint weiter noch einem von solchen Gefäßpaaren zu entsprechen, welche GOETTE¹⁾ vermeintlich als der Ausgangspunkt der Cardinalvenen aufgefasst hat. Vielleicht hat dieser Autor wohl das in Rede stehende Stadium übersehen, obgleich der Embryo, wovon seine Fgg. 112-113, Taf. VIII, entnommen sind, einem solchen sehr nahe zu stehen scheint.

Wenn wir uns nun von der Umschweifung wieder dem älteren Stadium, das man oben verliess, zuwenden, so finden wir einige wichtige Veränderungen, welche in der Lebergegend des Darmes stattgefunden haben. Die letztere besteht jetzt aus 3 ungleichgeteilten Lappen, und zwar ist der mittlere Lappen in den nach kranialwärts und zugleich nach rechts gerichteten, tubulären Fortsatze verlängert, der die erste Anlage der Gallenblase darstellt. Diese 3 Leberlappen hängen so mittelst des durch die oben erwähnten Einschnürung erfolgten, gemeinschaftlichen Stiels, des *Ductus choledochus*, mit dem dorsal gelegenen Darm zusammen. Diese Stiel wird sehr verjüngt und zugleich verlängert, doch behält er noch die senkrechte Lage in der mittleren Längsebene der Leibeshöhle und unmittelbar hinter jenem Teile des Herzens, welcher den *Sinus venosus* darstellt. Der vorderste Abschnitt des Ventralgefäßschenkel verbindet sich jederseits mit dem oben erwähnten Quergefäßen, welche zum *Ductus Cuveri* Ursprung geben. Die hinteren Fortsetzungen der beiden Schenkel passieren nach rückwärts innerhalb des von dem Leberstiel und dem lateralen Leberlappen gebildeten Winkels, also sie behalten noch ihre ursprüngliche Lage bei. Kaudalwärts verlaufen die Gefäße nicht auf der ventralen, sondern lateralen Wandung des Darmes, aber ihre Lage wird um so höher, je weiter sie nach dem Kaudalende verfolgt werden, und zuletzt kommen sie so hoch, dass ihre obere Grenze beinahe auf derselben Niveau liegt wie der Boden des Dorsalgefäßes. Ohne Zweifel entsprechen diese Gefäße, wie CORI²⁾

1) *loc. cit.* S. 79

2) *loc. cit.* S. 42. GEETTE (*loc. cit.* S. 77) unterscheidet, in früheren Stadien, die Quer- und Längsgefäße gar nicht voneinander und fasst sie nur als die Darmlebervenen zusammen.

zuerst bemerkte, den *Venae omphalomesentericae* von der höherstehenden Craniota. Bemerkenswert ist ein Paar von der mit Blutzellen gefüllten ventralen Lakunen, deren Vorderende unter der Leberanlage steckt, und welche eine kurze Strecke nach rückwärts verlaufen, um zuletzt zu verschwinden. Dieselben stehen mit den beiderseitigen Gefässschenkeln oder Dottervenen in direkten Verbindung und werden im Verlauf der Entwicklung einerseits bis zur hinteren Partie des Darmtractus verlängert, und anderseits zu einer abgedrückten Gefässhöhle umgebildet, welche gleichfalls die beiden Dottervenen mit einander verbindet, deshalb als ein Teil der letzteren anzusehen ist. Hieraus folgt die Annahme, dass das ursprüngliche Ventralgefäss stark abgeplattet wird und den Darmkanal von Seiten und ventral umfasst, also dieses Gefäss zugleich entspricht, wie BALFUOR¹⁾ zuerst behauptete, demjenigen, das man bei Embryonen von niedrigstehenden Wirbeltieren die Subintestinalvene zu nennen plegt. Und der Grund, warum das Gefäss eine solche ausserordentliche Umwandlung erlitten hat, liegt wahrscheinlich darin, dass eine spezielle Einrichtung von physiologischen Seiten notwendig ist, d. h. von der Notwendigkeit eine umfangreiche Dotterrespiration zu ermöglichen. Überdies muss man nicht verkennen, dass alle jenen Gefässe und Lakunen, die in jüngeren Stadien unter dem vorderen Abschnitt des Mitteldarms nebeneinander lagen, in ihrem gesammten Umfang zur Subintestinalvene umgewandelt sind, so dass die Dottervenen auch ein Teil von dieser Vene darstellen. Ausserdem stammen jene Zellen, die dem Blutelemente Ursprung geben, ohne Zweifel von denjenigen ab, welche die oben erwähnten Ventrallakune ausgefüllt haben. Bei den ausgeschlüpften Larven sind die Gefässe fast überall ausgehöhlt, ausgenommen diejenigen im Schwanze.

In der Schwanzgegend werden sowohl das Dorsal-, wie Ventralgefäss normalweise gebildet. Der Postanaldarm stellt bei den 14-tägigen Larven ein mit dem Afterdarm zusammenhängendes, kegelförmiges Epithelrohr dar, dessen Spitze durch die den soliden neurentrischen Kanal vertretende, indifferente Zellenmasse mit dem Medullarrohr und der Chorda in Zusammenhang steht. Entlang der dorsalen und ventralen Mittellinien dieses Darmkegels kommen die Gefässzellen vor, welche nach kurzer Zeit

1) BALFOUR, F., A Treatise on Comparative Embryology. 1885, Vol. II, S. 89.

in die Dorsal- und Ventralgefäße umgewandelt werden. Die 2 Längsgefäße gehen um den Afterdarm in ihre vorderen Fortsetzungen über und später zur Kaudalarterie und Kaudalvene Ursprung.

Abgesehen von dem oben erwähnten Gefäßpaar, welches den Ductus Cuveri Ursprung gibt, kommt die erste Spur der Quergefäße in dem späteren ersten Kiemenbogen vor, welcher von den Facialisfasern innerviert wird, also als das Homodynam des Hyoidbogens von den Selachiern zu betrachten ist. Der zweite Kiemenbogen, welcher von den Glossopharyngeusfasern innerviert wird, erhält dann das Gefäß. In die nachfolgenden Kiemenbögen treten die ihnen bezüglichen Quergefäße bis auf den achten Bogen nach Reihenfolge auf. Im vor dem ersten Kiemenbogen liegenden Abschnitt des Kopfes finden wir 2 Paare von den Quergefäßen auf; einmal im Mandibularbogen, der sich vor der Hyomandibularvisceraltasche findet und von dem Mandibularast der Trigeminusgruppe innerviert wird, und legt sich das zweite Paar unmittelbar vor der Stomodaealeinbuchtung und unter das Auge; dieses letztere Paar gibt später zur Facialarterie Ursprung; es wurde von allen Forschern nicht berührt¹⁾. Diese 2 Gefäße treten fast gleichzeitig auf mit denjenigen von dem zweiten und dritten Kiemenbogen. Bei Larven, welche etwa 16 Tage alt sind, erhalten alle Bögen die ihnen gehörigen Quergefäße, d. h. Gefäßbögen, indem die letzteren sowhol mit dem Dorsal- wie Ventrallängsgefäße in freie Verbindung treten.

Wie man auf den Frontalschnitten anschaulich machen kann, liegen die Quergefäße, wie die Längsgefäße, unmittelbar der Kiemendarmwand an, und die Lumina der Gefäße sind nur durch eine dünne Endothel davon getrennt, und wo das Gefäß sich noch nicht anlegt, findet sich statt dessen die Gruppe von Gefäßzellen in der Ecke ausserhalb der Kiemeneinschnürung des Kiemendarms, um dem Gefäß Ursprung zu geben, während sie nach aussen vom Mesodermsäckchen scharf begrenzt wird, welches den Raum zwischen dem Entoderm bezw. den Vascularelementen und dem Ektodermüberzug²⁾ ausgefüllt und später die wesentlichen Bestandteile vom Kiemenbogen zu liefern hat. Deswegen und aus einem hier nicht anzugebenden Grunde kann

1) Ihre späteren Stadien haben von CORI aufmerksam gemacht (*loc. cit.*)

2) Zwischen dem Mesodermsäckchen und Ektodermüberzug befindet sich eine Epithelschicht, welche KOLTZOFF mit dem von MISS PLATT gefundenen Mesektoderm homologiert hat.

man sagen, dass sowohl die Längsgefäße, als auch die Quergefäße in der Kiemenregion und, wie weiter unten besprochen wird, diejenigen in den übrigen Gegenden den von der anliegenden Mesodermschichte herausgekommenen Mesodermalelementen ihren Ursprung nehmen; MOLLIER drückte bereits dieselbe Ansicht schon vor einigen Jahren aus¹⁾.

Wir wollen nun unsere Aufmerksamkeit nach den Quergefäßen in der Vornierengegend richten. Hier sind bekanntlich 6 Metamere vorhanden, welche man noch in späteren Entwicklungsstadien durch die Nephromere am klarsten nachweisen kann. Hinter dem letzten Branchiomer folgt der erste Nephromer und die zweiten bis sechsten Nephromere liegen hintereinander nach diesem; doch wurde der sechste früh rückgebildet. Ein Paar von den Quergefäßen wird an jedem Internephromer gefunden, folglich gibt es 5 Paare von den intersegmentalen Quergefäßen und befindet sich ein Paar derselben hinter dem sechsten Nephromer. Wenn aber das fünfte Vornierenkanälchen zu Grunde geht, wie es nicht selten geschieht, so geht das Quergefäß vor desselben auch verloren; in diesem Falle bleibt ein weiter Raum zwischen dem vierten und sechsten Gefäß. Später wird ein Paar von diesen Quergefäßen zu den Glomusarterien umgebildet.

Im Gegensatz zu den Quergefäßen in der Kiemenregion stehen hier dieselben nie mit dem Ventrallängsgefäß im Zusammenhang, sondern sind nach abwärts blind geschlossen. Überdies liegen sie beim in Rede stehenden Stadium nicht auf der Darmwand, wie in der Kiemenregion, vielmehr sind durch die Leibeshöhle und den visceralen und parietalen Peritonealüberzüge davon getrennt, d. h. sie legen sich retroperitoneal, indem sie vom Dorsallängsgefäß entspringend innerhalb einer medial von dem Vornierenlappen speziell gebildeten Aussackung des Parietalperitoneums nach ventralwärts bis zu ihrem Grunde verlaufen. Dieser Peritonealblindsack aber faltet sich nicht selten ventral zwischen den Blindsack selbst und den Vornierenlappen hinein und trennt sich dadurch eine kurze Strecke von der letzteren.

In betreff der ersten Eigentümlichkeit besteht die Ursache darin, dass im Gegensatz zur Kiemenregion hier der Zusammenhang der Quergefäße mit dem Ventrallängsgefäß niemals tatsächlich hergestellt wird, und das rührt

1) *loc. cit.* S. 67-68.

davon her, dass durch starke Reduktion des Darmumfanges eine geräumige Leibeshöhle und mehr oder minder auch die Dorsalgekröse sehr früh gebildet werden, ehe die früheste Spur der Quergefäße vorkommt, infolgedessen nur ein enger Raum für die Bildung der letzteren hinterlassen wird, sodass die ersten Anlagen derselben jederseits vom Dorsalgefäß in der Form von kurzen Zweigen der letzteren auftreten. Also finden diese Zweige, wenn sie hervorgekommen sind, nach der parietalen Richtung allein den Raum, worin sie sich ausbilden, und hier ist die diese Gefäße einschliessende Peritonealaussackung erst später gebildet¹⁾. Darum findet man auch kein Gefäß auf der Darmwand, was die zweite Eigenthümlichkeit verursacht.

Die eben geschilderten Verhältnisse werden durch die Entstehungsweise des Quergefässpaares hinter dem letzten Nephromer, dem sechsten, weiter erhellt. Dieses Paar kommt dorsal von der Leberanlage vor, also kann man es auch als das sechste Paar von der Quergefässen in der Vornierengegend bezeichnen. Hier ist der Darmumfang enorm gross, und die Bildung der Dorsalgekröse kommt tatsächlich noch nicht zustande, wenn die Gefäße auftreten, sondern weichen die beiderseitigen Visceralblätter des Peritoneums weit voneinander ab, indem die Leibeshöhle nur spaltförmig repräsentiert wird. Demgemäss haben die Quergefäße, welche vom Dorsalgefäss entspringen, nicht nötig nach parietalwärts abzulenken, wie diejenigen in der Vornierengegend selbst, daher steigen sie schlechtweg nach ventralwärts hinab, um zwischen der Darmwand und dem Visceralperitoneum zu verlaufen; doch kann man ihre Verbindung mit dem Ventrallängsgefäss kaum auffinden. Der linke Ast dieses Paares wird früh obliteriert, hingegen wird der rechte später zur Wurzel von einem ansehnlichen Gefäss ausgebildet, welches als die *Arteria mesenterica* bekannt ist. Man darf nun daran denken, dass die vordren Quergefässpaare in der Vornierengegend ebenfalls zwischen dem Visceralperitoneum und der Darmwand vorkommen, aber sich nicht retroperitoneal legen, wenn die letzteren 2 Teile mechanisch in dieselben Beziehung gelegt werden, wie die entsprechenden Teile in der oben geschilderten Lebergegend sich zueinander beziehen. Diesen

1) In späteren Stadien überwiegt das Quergefäss an der linken Seite mehr oder minder das rechten in Entwicklung.

vermuteten Fall findet man doch wirklich gerade bei Anuren, wo der Darm und die Leibeshöhle in der Vornierengegend selbst noch nicht weiter ausgebildet werden, als diejenigen in der Lebergegend des *Ammocoetes*. In seiner schönen Arbeit gibt FIELD¹⁾ einen Schnitt durch die Vornierengegend eines Krötenembryo wieder (Fig. 47, Pl. VI) und weist dadurch nach, dass dieses die Anlage der Glomusarterie herstellende Gefäß in die Reihe von den Quergefäßen, welche man nach dem Entdecker die PAUL MAYER'schen nennt, zu stellen ist (S. 288), eine Auffassung, der ich völlig beistimmen kann.

Die Quergefäße in der Lebergegend selbst sind von einem auffällig starken Gefäßpaar repräsentiert, das in den allerfrühesten Stadien aufgetreten ist und, wie oben erwähnt, zu den Ductus Cuveri Ursprung gibt. Offenbar stehen diese Gefäße mit dem Ventrallängsgefäß in freier Kommunikation, hingegen verbinden sie sich in früheren Stadien mit dem Dorsallängsgefäß, haben später aber keine Beziehung mit ihm, sondern werden mit einem Paar von der beiderseits vom Dorsallängsgefäß neuaufgetretenen Längsgefäßen, den Cardinalvenen, im Zusammenhang gesetzt. Diese neuen Gefäße sind jedoch, wie später erörtert wird, nichts anders als ein Teil des Dorsallängsgefäßes; das in Rede stehende Quergefäßpaar zeigt also das normale Verhältnis in Bezug auf seine Verbindung mit dem Dorsal- und Ventrallängsgefäß. Überdies, wie es bei den 2 Hauptlängsgefäßen der Fall ist, liegt das Quergefäßpaar, welches dem Ductus Cuveri seinen Ursprung gibt, direkt auf der lateralen Wand der Leberanlage, wenn es aufgetreten ist, jedoch wird es im Entwicklungsverlauf der letzteren von dem visceralen Peritoneum übergezogen und in die Leibeshöhle frei gelegt²⁾. Deshalb ist in späteren Stadien ziemlich schwer, seine wahre Beschaffenheit zu erkennen, und hierin liegt wohl der Grund, warum CORI³⁾ diese Gefäße in die Reihe von den somatischen Gefäßen gesellt hat.

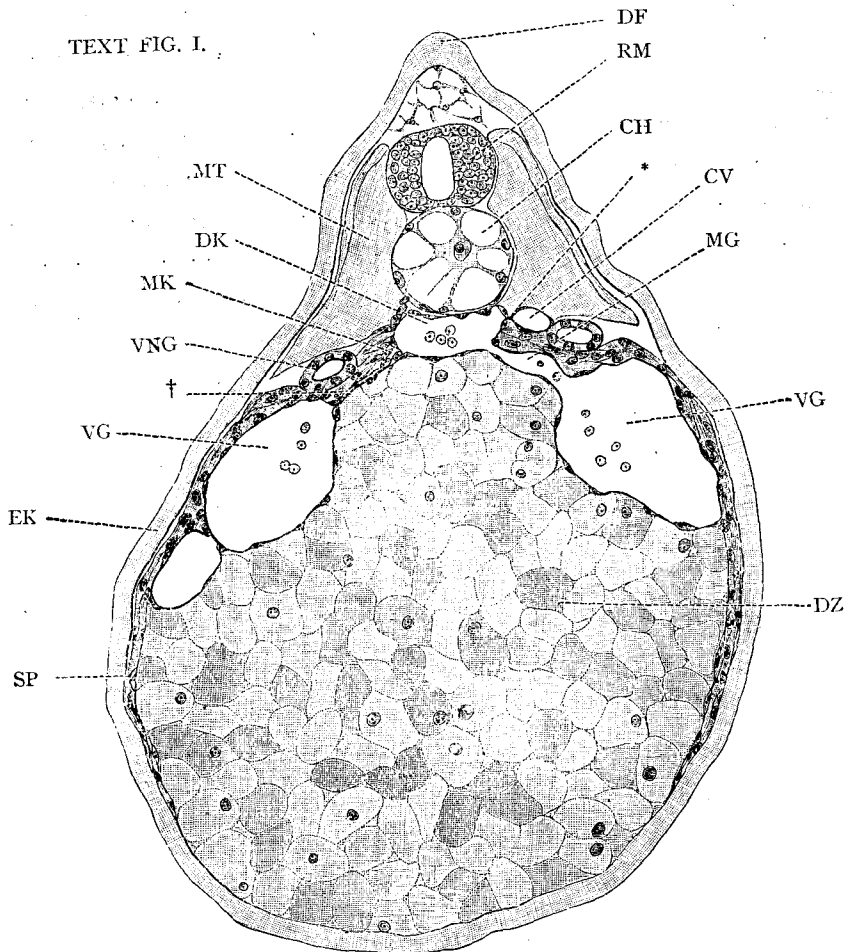
Im vorderen Abschnitt der Mitteldarmregion kommen die sehr kurzen

1)* FIELD, H., The Development of the Pronephros and Segmental Duct in Amphibia. Bull. Mas. Comp. Zool. Harvard Coll., Vol. XXI, S. 288.

2) GOETTE (*loc. cit.* S. 79) erklärt dasselbe Vorgang daraus, dass die Verbindung dieses Quergefäßpaars mit den Cardinalvenen durch die sogenannte Parielgekröse vermittelt wird.

3) *loc. cit.* S. 79.

abortiven Quergefäße eine Strecke weit vor; in hinteren zwei Dritteln bildet sich dagegen jederseits eine Reihe von stark ausgebildeten Quergefäßen; die Anordnung der Gefäße sind in der vorderen Partie nur annähernd metametamerisch und werden gegen dem hinteren Ende des Darmtractus allmählich metametamerisch, was sich durch ihre Öffnungen in das dorsale Längsgefäß



Textfig. I. Querschnitt durch ein eben ausgekrochenes Ammocoetes im mittleren Mitteldarmbereich. *RM* Rückenmark. *CH* Chorda. *CV* Cardinalvene. *MG* MAYER'sches Gefäß. *DG* Dorsallängsgefäß. *VG* Ventrallängsgefäß. *MT* Myotom. *VNG* Vornierengang. *MK* Mediale Kante des ventralen Mesoderms. *SP* Seitenplatte. *DZ* Dotterzellen. *EK* Ektoderm *DF* Dorsalflosse. * Im Verschluss begriffene Kommunikation des Cardinalvenendivertikels. † Obliteriertes MAYER'sches Gefäß.

erkennen lässt. Namentlich sind die in der vorderen Partie befindlichen Quergefäße so kurz, dass sie vom Ventrallängsgefäß entspringend als solche nicht das Dorsallängsgefäß erreichen, vielmehr durch engen Spaltöffnungen mit demselben in Zusammenhang stehen; doch werden sie gegen rückwärts länger, sodass sie sowohl mit dem Dorsalgefäß, als auch mit jedem Schenkel vom Ventrallängsgefäß in einer offenen Verbindung zu stehen kommen (Textfig. 1-3). Die Verbindungsquergefäße werden doch weiter hinteren Gegend im Maasse verkürzt, als die Lage von den beiden Schenkel des Ventrallängsgefäßes, wie oben erwähnt, gegen kaudalwärts hinaufsteigt und sie kommen endlich, wie man bei etwa 13-tägigen Embryonen beobachten kann, so hoch, dass man keineswegs entscheiden kann, ob das letzte Verbindungsstück wirklich das Quergefäß sei, ob es sich um das hintere Ende des Ventralgefäßschenkel handelt, welches in direkte Verbindung mit dem Dorsallängsgefäß gesetzt ist. In der Postanalgegend fehlen doch nicht die Quergefäße, sondern kommen 2 oder 3 Paare von denselben vor, welche die Dorsal- und Ventrallängsgefäß in dieser Gegend mit einander verbinden.

Man darf vielleicht nicht die Annahme leugnen, dass die oben ausgeführten Quergefäßserien des *Ammocoetes* denjenigen bei Selachierembryonen, die PAUL MAYER¹⁾ bekannt gemacht hat, morphologisch entsprechen. Bekanntlich hat dieser Forscher dieselben sowohl in dem vorderen Abschnitt, wie in der hintren Gegend des Mitteldarms aufgefunden, nach seiner Angabe gibt es im ersteren die 4-6 streng segmental angeordneten Quergefäße, welche früher nach abwärts blind endigen, später aber mit einander zusammenfließen, um sich ein Stück der rechten Dottervene zu bilden. Darnach weisen RÜCKERT²⁾, VAN WIJHE³⁾, und RABL⁴⁾ einstimmig nach, dass diese Quergefäße mit der Vornieren in nächster Beziehung stehen, und zwar, wie besonders der letzte Autor angibt, sind diejenigen an der linken Seite rudimentär, während die Gefäße an der rechten Seite mit einander verschmelzen,

1) MAYER, PAUL, Über die Entwicklung des Herzens und grossen Gefäßstämme bei den Selachiern. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. VII, 1886-1887. S. 343.

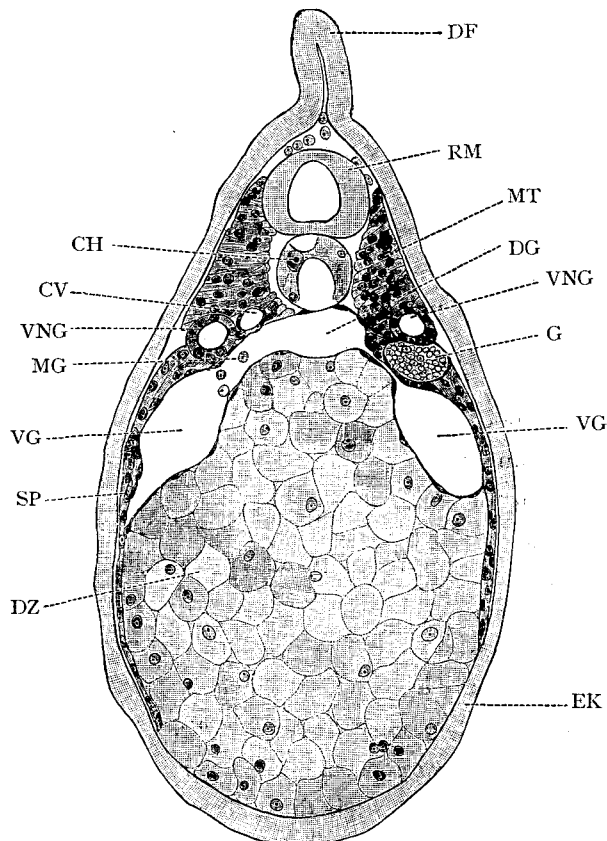
2) RÜCKERT, J., Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. Anat. u. Physiol., Anat. Abth. Jahrg. 1883.

3) VAN WIJHE, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Urogenitalsystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.

4) RABL, C., Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier (Zweite Fortsetzung der "Theorie des Mesoderms"). Morphol. Jahrb. Bd. XXIV, 1896.

wodurch eine Arterie, die Dotterarterie, entsteht. Die Anordnung der in der hinteren Gegend befindlichen Quergefäße ist nach dem Entdecker höchst wahrscheinlich nicht metamerisch, und sie verfallen später dem Untergange. Allerdings neigt MAYER sich diese beiden Serien der Quergefäße als mit

TEXTFIG II.



Textfig. II. Querschnitt durch ein 13-tägiges Ammocoetes im hinteren Bereich des Mitteldarms. G. Genitalzelle. Übrige Buchstabenerklärung wie Textfig. I.

einander serial homolog aufzufassen (S. 362). Meine oben ausgeführte Angabe stimmt in dieser Hinsicht offenbar mit seinen überein, hat sogar seinen blossen Hinweis tatsächlich gemacht, indem ich die streng metamerische Anordnung der in den hinteren Gegenden befindlichen Quergefäße bei einem von den niedrigsten Cranioten nachgewiesen habe. Diese Auffassung ist umso sicherer, als wir sehen, dass die Dotterarterie sowohl bei Selachiern, als

auch beim Ammocoetes von den rechten Quergefäßen aus gebildet und die linken bei den beiden Formen nie ihre ursprüngliche Beschaffenheit verloren, so lang sie fortbestehen. Ein Unterschied besteht darin, dass beim Ammocoetes nur das letzte eine, bei Selachiern aber fast alle rechten Vornierenarterien an der Bildung der Dotterarterie teilnehmen¹⁾; jedoch ist diese Uneinigkeit daraus zu erklären, dass beim ersteren die Dottarterie und die Vornierenarterie im Gegensatz zu den Selachiern unentbehrlich gleichzeitig vorhanden sind, da die letzteren Gefäße wirklich als solche funktionieren.

In betreff der Quergefäße an der Vornierengegend habe ich einige hinzuweisen; diese Gefäße scheinen der Lage nach derjenigen bei den Selachierembryonen nicht zu entsprechen. Wie ich früher angab²⁾, treten die Vornierenkanälchen des Ammocoetes an den vor der Leberanlage befindlichen Nephrotomen auf, hingegen kommen die Vornierenostia bei den Selachiern an den Nephrotomen hinter ihr vor, indem die kranialwärts davon liegenden Vornierenanlagen nicht zur Ausbildung kommen. Daraus folgt, dass die Quergefäße der Ammocoetesvorniere mit denjenigen in den vorderen, untergedrückten Vornierenanlagen bei den Selachiern verglichen werden müssen, wenn solche vorhanden sind; indessen legt sich hier kein Gefäß von solcher Art an. Sicher ist jedoch die Annahme, dass die Vornierenquergefäße des Ammocoetes der Reihe nach mit den dahinter befindlichen, folglich mit den PAUL MARER'schen homolog sind. Ungeachtet der Berichtigung FELIX'S³⁾ halte ich somit meine frühere Ansicht aufrecht, und der Grund dafür besteht einfach darin, dass ich diesen Gefäßen keine anderwertige Beschaffenheit als die MAYER'schen, beimessen kann⁴⁾. Wenn auch FELIX die Homologie des Glomus des Ammocoetesvorniere mit demjenigen der Amphibienvorniere bezweifelt, so glaube ich doch diesen bezweifelten Punkt durch die oben kurz erwähnte Angabe verständlich gemacht zu haben; andererseits

1) Sieh noch weiter unten.

2) HATTA, S., On the Development of Pronephros and Segmental Duct in Petromyzon. Journ. Coll. Sc., Imp. Univ., Tokyo, Jap. Vol. XIII, 1900. S. 412 ff.

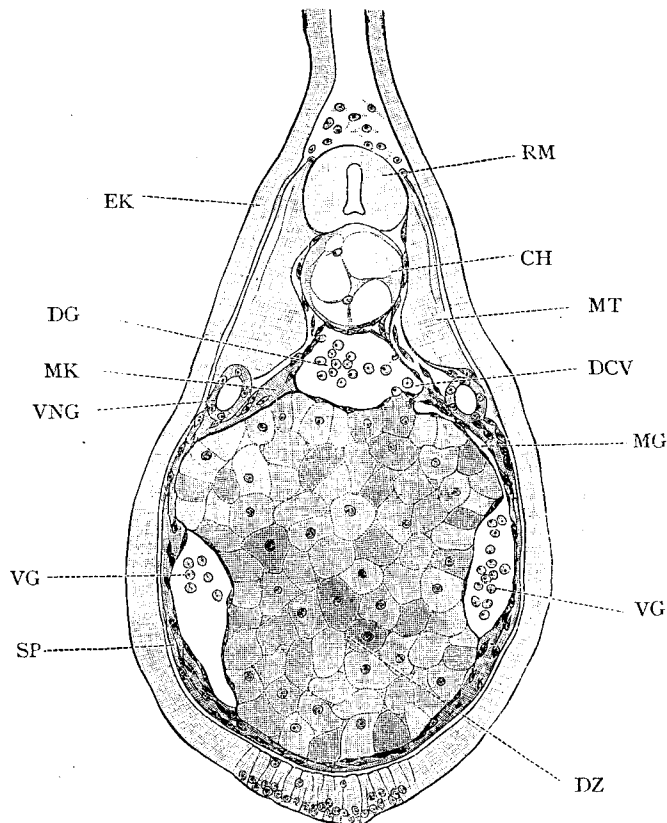
3) FELIX, W., Entwicklungsgeschichte des Excretionssystems von der RÜCKERT'SCHEN Arbeit (1888) bis in den Beginn des Jahres 1904. *Ergebn. Anat. Entwicklungsgesch.* Bd. XIII (1904), S. 164. Und HERTWIG's *Handb. vergl. experim. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere.* Bd. I (1904) S. 165.

4) Die Glomusarterien münden dem Dorsallängsgefäß nicht sekundär ein, wie FELIX (*loc. cit.* 1904, S. 164) vermutet, sondern stellen sie von Beginn an ihre Zweige dar.

hat FIELD¹⁾ festgestellt, dass der Glomus der letzteren morphologisch demjenigen der Selachierembryonen entspricht, und diese Auffassung hält FELIX für wahrscheinlich²⁾.

Bei den soeben ausgekrochenen Larven beobachtet man 2 Längsstämme von Gefäßen, die jederseits von Dorsallängsgefäß neu aufgetreten sind; sie sind die beiden Cardinalvenen. Man unterscheidet den vorderen, kranialwärts von den Ductus Cuveri befindlichen Abschnitt derselben, den man als die vorderen Cardinalvenen bezeichnet, vom kaudalwärts davon lie-

TEXT FIG. III.



Textfig. III. Querschnitt durch ein 14-tägiges Ammocoetes im hinteren Mitteldarmbereich, *DCV* Cardinalvenenendivertikel des Dorsallängsgefäßes. Die überrige Buchstabenerklärung wie Textfig. I.

1) *Loc. cit.*, S. 288.

2) *Loc. cit.*, 1904, S. 177.

genden Abschnitt, welchen man die hinteren Cardinalvenen nennt. Diese Längsvenen erreichen beim in Rede stehenden Stadium kranialwärts den intersomitischen Raum hinter dem zweiten metaotischen Myotom, wo sie beiderseits in die ersten Vertebralvenen übergehen; kaudalwärts jedoch erstrecken sie sich kaum bis zur hinteren Partie der vorderen Hälfte des Mitteldarms. Der hinten davon liegende Abschnitt der Gefäße kommt erst in den weiter sich entwickelten Stadien vor und geht in die unter der Kaudalarterie verlaufende einheitliche Kaudalvene über, indem die beiderseitigen Cardinalvenen unmittelbar hinter dem Kloaka mit der letzteren Vene in sekundäre Verfindung kommt.

Eine direkte Beobachtung von der Entstehung der Cardinalvenen ist, wie bei andern Wirbeltieren der Fall ist, grossen Schwierigkeiten unterworfen. Nach den vielfach vergeblich wiederholten Versuchen, konnte ich doch endlich ihren Bildungsmodus in dem Mitteldarmgebiete constatieren. Ursprünglich sind sie nichts anders als die lateralen segmentalen Aussackungen vom Dorsallängsgefäss, und zwar geht jede Divertikel vom letzteren an der intersomitischen Stelle zwischen 2 benachbarten Myotomen aus (Textfig. 1, 2 und 3). Die auf diese Weise hervorgebrachten Serien der Gefässäckchen werden vorerst vom Muttergefäss getrennt, indem jede Kommunikation zwischen beiden Gefässsteilen durch Verschmelzung der medialen Ränder jedes Säckchens verschlossen wird (Textfig. 1), und zwar erfolgt dieser Verschluss bei den hinteren Cardinalvenen von vorn nach hinten. Darum wiederholen sich jene isolirten Säckchen segmentalweise, und hierin liegt der Grund, warum, wie PAUL MAYER¹⁾ aussagt, die Gefäße kommen nicht auf jedem Schnitte vor, sondern die gefässtragende Stelle und die gefässlose folgen aufeinander, wenn man die Querschnittserie von einer solchen Larve durchmustert. Darauf fliessen die blindgeschlossenen Säckchen einerseits der Länge nach mit einander zusammen, die longitudinal verlaufenden Cardinalvenen zu liefern, und anderseits erstreckt sich jedes Säckchen nach dorsalwärts und dringt in den Intersomitalraum und zwar zwischen den Axialorganen (Chorda und Medullarrohr) und dem Myotom hinein; man bezeichnet diese senkrecht hinauflaufenden, segmental angeordneten Gefäße als die *Vertebralvenen*.

Wenn ich auch trotz aller Anstrengung diejenigen Stadien der Em-

1) *Loc. cit.* S. 354-355.

bryonen, bei denen die vorderen Cardinalvenen gerade in Bildung begriffen sind, zuletzt nicht auffinden konnte, so halte ich doch für richtig, dass derselbe Bildungsmodus, welchen ich eben an den hinteren Cardinalvenen angegeben habe, auch bei der in Rede stehenden Region stattfindet. Vor allem spricht die Lagebeziehung des Dorsallängsgefäßes auf die in Frage gestellten Gefäße und MAYER'schen Gefäße in Bezug auf die mediale Kante des Ventralmesoderms für unsere Auffassung; denn in den beiden Fällen ist diese Beziehung ebendieselbe, wie man durch die folgenden Besprechungen erkennen wird. Wie ich vormals gezeigt hatte¹⁾, wird schon in früheren Entwicklungsstadien der Ventralteil des Segmentalmesoderms, der Gononephrotom, im Zusammenhang mit den Seitenplatten—sowohl in der Kiemenregion, als auch in der hinteren Gegenden—von seinem dorsalen Teil, dem Skleromyotom, abgetrennt. In betreff des ersteren Teiles besteht im weiteren Verlauf der Entwicklung doch ein Gegensatz zwischen der Kiemenregion und den kaudal davon liegenden Regionen. Bekanntlich differenziert in der letzteren der Gononephrotom teils zum Vornierenkanälchen bzw. Vornierenengang, teils bleibt zeitlebens unverändert, nachträglich die Gekröse, Gonade und Urniere zu liefern. Der dementsprechende Teil des Mesoderms in der Kiemenregion differenziert nicht weiter, vielmehr verliert er seine metamerische Beschaffenheit, indem er sich zu zerstreuten, bindegewebigen Elementen auflöst, welche den Raum an jeder Seite des Dorsallängsgefäßes ausfüllen. Demgemäß sind wir berechtigt anzunehmen, dass dieses Lager von den zerstreuten Zellen in der Kiemenregion der Urogenitalorgane und der dorsalen Gekröse in der hinteren Gegenden homolog ist. Und dieses ist der Teil des Mesoderms, welchen ich oben als die mediale Kante des Ventralmesoderms bezeichnet habe.

In betreff der Lagebeziehung der 2 Gefäßsysteme, der Cardinalvenen (Vertebralvenen eingeschlossen) und der MAYER'schen Gefäße, bezüglich der oben genannten Mesodermkante finden sich die Cardinalvenen immer dorsal von dieser Kante, während die MAYER'schen Gefäße im Dorsallängsgefäß ventral davon einmünden, um auf die darunter gelegene Darmwand bzw. Kiemendarmwand hinunterzutreten. Diese Lagebeziehung wird nirgends vertauscht, vielmehr ist überall sehr streng angestellt. Dazu kommt

1) *Loc. cit.* (1900), S. 315 und ff.

die Tatsache, dass, wenn sie zuerst vom Dorsallängsgefäss getrennt sind, die Cardinalvenen naturgemäss in der nächsten Nähe vom letzteren stehen, doch später allmählich nach seitwärts ablagerern und endlich latral von der Vorniere bzw. dem Vornierengang platzzufinden kommen, ein Vorgang, den man in den hinteren Gegenden ohne Schwierigkeit constatieren kann. Obschon ich ihre ursprüngliche genetische Beziehung zu dem Dorsallängsgefäss in der vorderen Gegend vermisste, so möchte man doch ihre Entstehung durch den Ablagerungsgang dieser Venen vermuten, welcher in ganz gleicher Weise vor sich geht, wie ich soeben erwähnt habe; sie stehen nämlich in jüngeren Stadien an der nächsten Nachbarschaft vom Dorsallängsgefäss und ziehen sich erst später nach seitwärts zurück.

Fassen wir die oben ausgeführten Tatsachen in bezug auf die Lage der Cardinalvenen zusammen, so werden wir gezwungen anzunehmen, dass die Art und Weise, wie die beiden Abschnitte dieser Venen hervorgebracht worden sind, mindestens nicht abweichend voneinander, ja ganz die gleiche ist. Darum kann man entscheiden, dass die Cardinalvenen entlang ihrer ganzen Länge hindurch die Derivate vom Dorsallängsgefäss sind, und der auf diese Weise abgeschiedene Hauptstamm des letzteren stellt das ausgezeichnete Längsgefäss her, welches man die *Dorsal aorta* zu heissen gewöhnt ist.

GOETTE¹⁾ nimmt an, dass die Cardinalvenen nebst der Ductus Cuvieri von seinen Darmlebervenen abgeleitet werden; ausserdem gibt, soweit mir bewusst, niemand die Entstehung dieser Venen an.

Ausser den Cardinalvenen und ihren Derivaten, den Vertebralvenen, kommt etwas früher als diese, eine Reihe von segmental angeordneten, sehr engen Parietalgefässen vor, welche die Aorta an ihrer dorsolateralen Partie verlassen und beinahe in derselben senkrechten Querebene wie die Vertebralvenen und zwar parallel mit diesen Venen nach dorsalwärts verlaufen. Diese Gefässe sind die Vertebralarterien; sie treten durch vielfach anastomosierten Kapillarien mit den Vertebralvenen im Zusammenhang.

Vom morphologischen Gesichtspunkt aus findet man 2 Gegensätze, welche zwischen den Vertebralarterien und Vertebralvenen bestehen: einmal verlaufen die Vertebralarterien, wie CORI bemerkt²⁾, intrameningeal, d.h.

1) *Lot. cit.*, S. 79-80.

2) *Lot. cit.*

zwischen dem Medullarrohr und seinem bindegewebigen Kapsel; dagegen stehen die Vertebralvenen ausser diesem Kapsel; zweitens, den vor dem Gehörkapsel befindlichen 3 Korpsomiten entsprechend kommen die 3 Vertebralarterien in dieser Gegend vor, während die Vertebralvenen nicht kranialwärts über die hintere Grenze des ersten metaotischen Myotoms hinaus gebildet werden. Die vorderste Vertebralarterie entspringt von der Wurzel des zur Facialarterie differenzieren, prämandibularen Gefässbogens; die zweite verlässt jederseits die Carotidenarterie unmittelbar vor der Verbindungsstelle des Mandibulargefässbogens mit dieser Arterie; und die letzte geht von der Einmündungsstelle des Hyoidgefässbogens in die Aorta aus.

Im weiteren Entwicklungsverlauf erfahren die vorderen Vertebralarterie und Venen merkwürdige Differenzierungen. Vor allem sendet jede Vertebralarterie je ein vorderer und ein hinterer Collateralast auf 2 verschiedenen Höhen aus: einmal auf der Höhe der dorsalen Kante des Medullarrohrs und zweitens, im Niveau der Basalfläche desselben. Die dorsalen Collateraläste der Vertebralarterien treten zuerst mit benachbarten Vertebralvenen im Zusammenhang, aber fliessen endlich miteinander zusammen. Hingegen sind die ventralen Collateraläste ganz frei von der Vertebralvenen; aber sie verbinden sich sofort mit einander und werden dadurch jederseits zu einer engen doch langen Arterie umgebildet, welche auf der Basalfläche durch die ganzen Körperlänge hindurch verlaufen. Der präotische Abschnitt dieses Arterienstammes ist nichts anders als die hintere Cerebralarterie von CORI¹⁾, deren hintere Abschnitt, wie es scheint, der Basalarterie der Anurenlarve, während der vordere Collateralast der vordersten Vertebralarterie stellen zweifellos CORI'S vordere Cerebralarterie dar.

Ferner geben die präotischen Vertebralarterien selbst, von vorn nach hinten aufgezählt, der Arteria ophthalmica, Arteria plica encephali und Arteria cerebellaris von CORI Ursprung. Mit Ausnahme von der vorderen Cerebralarterie, welche nebst der Facialarterie mit der Facialvene in die kapillare Verbindung tritt, alle hier erwähnten Arterien anastomosieren mit den Ästen einer ansehnlichen Kopfvene, welche wir als die laterale Kopfvene bezeichnen wollen, obgleich nach CORI²⁾

1) *loc. cit.* S. 35.

2) *loc. cit.* S. 50.

sie nus folgenden 5 Venenstücken besteht : die Vena cerebri anterior, Vena cerebri media, Vena cerebri posterior, Vena capitis lateralis und Vena jugularis dorsalis. Genetisch ist die laterale Kopfvene nichts anders als die hinter den ersten und zweiten metaotischen Myotomen befindlichen, ersten und zweiten Vertebralvenen, welche vorwärts gebogen und über die präotische Korbregion verlängert werden, indem ihre Verbindungsstelle mit der Cardinalvene die frühere Lage beibehält¹⁾. Diese Veränderungen kommen dadurch zustande, dass die von ihren medialen Teilen getrennten lateralen Abschnitt von den 2 vorderen (ersten und zweiten) Myotomen, mit welchen die 2 geschilderten Venen in inniger Beziehung stehen, kranialwärts gebogen und zur präotischen Kopfregion vorrücken, um die sogenannten Capitismuskel zu liefern. CORI²⁾ nimmt im Gegenteil an, dass die eben von mir als die laterale Kopfvene bezeichnete Vene grösstenteils durch die Cardinalvene repräsentiert wird.

Die Facialvene ist die eigentliche Kopfvene ; sie ist ursprünglich ein Ast von der lateralen Kopfvene. Die letztere treibt ein zwischen dem Trigeminalganglion und ventralen Schenkel des ersten metaotischen Myotoms³⁾ hinabsteigenden Vertikalast, welcher unter dem Muskel in 2 Venenstämmen geteilt wird : die vorwärts gerichtete, durch den somatischen Teil der Kopfwand hindurch verlaufende Facialvene selbst und dem medial gerichtete Venenstamm. Die letztere Vene wird wieder in einen vorderen langen und einen hinteren kurzen Ast gespaltet ; der vordere lange Ast tritt in den Velarmuskeln hinein und stellt die Velarvene dar, indem er mit einem arteriellen Ast von der Lingualarterie, der Velararterie, in kapillare Verbindung kommt ; der hintere kurze Ast tritt mit der durch den Mandibulargefässbogen selbst repräsentierte Mandibularvene nicht in kapillare,

1) Die Lage ist durch die Ablagerungsweise des hiesigen Abschnitts von der Cardinalvene in Bezug auf die Branchialelemente, wie z. B. die Knorpelspanne, den branchialen Adduktormuskelbündel, u.a., gekennzeichnet, welche über dem Gefäss mit ihm kreuzen, während in den übrigen Kiemenbögen, wo die Cardinalvene normalweise vorkommt, umgekehrt der Fall ist. Der erwähnte Abschnitt des Gefässes liegt unter den Branchialelemente, weil derselbe keineswegs die Cardinalvene ist, sondern die Mandibularvene repräsentiert, welche erst hinter diesem (dritten) Kiemenbogen in das Vorderende der Cardinalvene übergeht.

2) *loc. cit.* S. 48.

3) Der laterale Abschnitt des Myotoms wird >-förmig gefaltet, sodass er aus dorsalen und ventralen Schenkeln besteht.

sondern in direkte Verbindung und stellt die offene Kommunikation der Gesichtvenen und lateralen Kopfvene sowohl mit der Cardinalvene, wie mit der Vena jugularis impar (sich unten) her.

Was die Schicksale der MAYER'schen Gefäße betrifft, so wird der Prämandibulargefäßbogen zur Facialarterie umgebildet; die Gefäße bestehen in der Kiemenregion hinter der Mundeinbuchtung fort, um nachträglich eine Reihe von Veränderungen erfahren. In der Vormierengegend bleiben zeitlebens die zweiten und dritten Paare, zuletzt aber das dritte Paar von der Reihe als die Glomusarterien erhalten, ferner ist der rechte Ast vom sechsten Paar beibehalten und ist zur Wurzel von der Arteria mesenterica umgebildet, während die 3 bzw. 4 Paare und das linke Gefäß vom sechsten Paar spurlos verloren gegangen sind. In der Lebergegend, wo von Beginn an nur ein einziges Paar der Quergefäße vorkommt, persistirt dasselbe dauernd und tritt sogleich in die Bildung des ausgezeichneten Venenpaares, Ductus Cuveri ein¹⁾. Interessant sind die Veränderungen, welche auf die kaudalwärts hiervon befindlichen Quergefäße erfolgen. Sie existieren zeitlebens als solche, aber sie werden bald 2 Richtungen differenziert. Einmal fließen die hintereinanderfolgenden Quergefäße entlang der dorsalen Mittellinie des Darmes zusammen, indem ihre Einmündungsstellen in das Dorsallängsgefäß obliteriert werden (Textfig. 1), sodass infolgedessen ein erheblicher Arterienstamm gebildet wird; er setzt unmittelbar dem kurzen Gefäß fort, welches oben die Wurzel von der Arteria mesenterica genannt wurde, und stellt die Arteria mesenterica selbst dar. Zweitens, die laterale Partie jedes Quergefäßes wird in dorsale arterielle und ventrale venöse Stücke gespaltet, deren ein, das dorsale, mit der Arteria mesenterica in Verbindung steht, und das andere die Kommunikation mit dem Ventrallängsgefäß, der Subintestinalvene, beibehält, während die beiden Stücke in kapillare Anastomosen treten. Auf diese Weise wird jederseits eine Reihe von queren Vaskularverbindungen auf der lateralen

1) Es ist noch nicht ganz klar, dass man die Gefäße, von denen die Ductus Cuveri grösstenteils Ursprung nehmen, in die MAYER'schen Quergefäße einreihen möchte; dessenungeachtet stelle ich sie in die Reihe von diesen Gefäßen, weil allerdings das in Frage gestellte Gefäßpaar alle ursprünglichen Beschaffenheiten besitzt, welche die typischen Quergefäße zeigen: es ist, wie GOETTE (*loc. cit.* S. 77-80) auch angibt, der Entstehung nach ein splanchnisches, der Lage nach ein queres und endlich verbindet sich sowohl mit dem Ventrallängsgefäß, als auch mit den Derivaten vom Dorsallängsgefäß, den Cardinalvenen.

Wand des Darmes hervorgebracht¹⁾. Es gibt endlich ein einziges Paar der Quergefäße, welches nicht rückgebildet wird, vielmehr bis auf den ältesten Larven, die ich beobachtet habe, ausdauert. Dies entspräche jenem Gefäß, die JULIN²⁾ als die Rektokloakalarterie bezeichnet.

Nachdem die Cardinalvenen bis zum hinteren Ende hergestellt worden und die hinteren MAYER'SCHEN Gefäße zu den Darmgefäßen umgebildet worden sind, folgt darauf eine wichtige Veränderung, die sich auf der Quergefäßreihe des Kiemendarms stattfindet. Diese Veränderung besteht, wie vorerst DOHRN³⁾ entdeckt hat, im Princip einfach darin, dass jedes Gefäß von der Reihe sich der Länge nach spaltet und das mit dem Truncus arteriosus zusammenhängende Einfuhrgefäß, die Branchialarterie, und das in die Dorsaluorta einmündende Abfuhrgefäß, die Branchialvene, liefert, welche 2 vermittelt der kapillaren Anastomosen miteinander in Verbindung stehen. Obgleich die Velarspalt des Munddarms schon etwa den sechszehnten Tag durchgebrochen ist, so geschieht doch die erwähnte Herstellung der Kiemengefäß erst am achtzehnten Tage, wo fast alle Visceraltaschen ihre Spaltöffnungen bekommen haben, damit die Atmungsfunktion hier vor sich geht⁴⁾. Diese im Bereich des Kiemengefäßsystems stattgefundenen Veränderung ist mithin physiologisch darum ganz bedeutungsvoll, dass die Atmungsfunktion von nun an von der Oberfläche des überaus grosse Menge Dotter enthaltenden Mitteldarms aus auf diese neue respiratorische Einrichtung des Kiemendarms übertragen wird, indem der bisher auf dem Quergefäßgebiete der Mitteldarmwände vor sich gehende Gasaustausch aufgehoben wird⁵⁾.

1) Niemand gibt diese Veränderungen von den MAYER'schen Quergefäßen an.

2) *loc. cit.*

3) DOHRN, A., Stad. Urgesch. Wirbeltierk. Mitteil. Stat. Neapel. Bd. V, 18. S. 192.

4) Die 2 vor dem ersten Gefäßbogen befindlichen Paare sind nicht respiratorisch angewandt, sondern kommen in die anderen physiologischen Dienste.

5) Die zweiten, dritten und vierten Branchialvenen entsenden ventralwärts je ein Ast und liefern dadurch ein unansehnliches Arteriensystem, dessen Entstehung und Verteilung von CORI (*loc. cit.* S. 18) ausführlich beschrieben werden. Allerdings bestehen die hauptsächlichsten Teile desselben aus 2 Paare von Längsgefäßen, deren ein oberhalb und das andere innerhalb der Schilddrüse vorkommt. Das ventrale Paar steht in Ernährungsdienste der Schilddrüse, woher es nach CORI die Schilddrüsenarterien genannt wird, hingegen verbindet sich das dorsale Paar sekundär mit der Lingulararterien und deren Zweigen (Velararterien, Maxillararterien, u. a.), damit die Gesichtsteile im Stande sind das arterielle Blut zu erhalten. CORI fasst das letztere Gefäßpaar als die ventralen (äusseren)

Wir finden 2 Paare von den Quergefäßen, welche von dieser Reihe von Veränderungen unabhängig stehen; sie sind die mandibularen und prämandibularen Gefäßpaare. Wie schon oben bemerkt wurde, das letztere Paar wird zu den Facialarterien umgebildet, hingegen tritt mandibulare Gefäßpaar jederseits sowohl mit dem vorderen Ende der Cardinalvene, wie mit der später auftretenden Vena jugularis impar in sekundären Zusammenhang, indem es seine Verbindungen mit den Dorsal- und Ventralgefäßen verloren hat. Die erste neue Verbindung findet hinter dem dritten Kiemenbogen (dem vierten Visceralbogen) statt, wo die Cardinalvene in die vorderste Vertebralvene übergeht; die zweite Verbindung geschieht am Vorderende der Schilddrüse, wodurch die Vena jugularis impar kranialwärts verläuft, um der Linguarvene Ursprung zu geben. Dieses Verbindungsvenenstück steht ferner mit der Facialvene im direkten Zusammenhang und entspricht dasselbe der Mandibularvene CORI's¹⁾. Der Autor nimmt die Vene für ein sekundäres Gefäß an, während der Mandibulargefäßbogen nach ihm in die Velararterie und Velarvene gespalten wird.

Fast gleichzeitig unterwerfen sich die Venen in der Leber- und Mitteldarmgegend einer Reihe von ebenfalls wichtigen Veränderungen. Vor allem wird das vordere Stück der linken Dottervene immer schwächer und verfällt endlich durchaus dem Untergange. Hingegen dauert der entsprechende Teil der rechten Dottervene nicht einfach fort, ja sich entfaltet weiter, indem sie den Funktionswechsel erfährt. Der proximale Abschnitt derselben behält nicht länger eine direkte Verlängerung ihrer langgestreckten hinteren Hälfte, sondern wird von der letzteren abgesetzt, indem ihr durch die Leber hindurch laufender Abschnitt in komplizierten Kapillargefäßnetzen abgelöst wird, welche die vorn und hinten davon befindlichen Abschnitte miteinander in anastomösen Zusammenhang setzen, ein Vorgang, wodurch das Pfortadersystem hergestellt wird. In dieser Hinsicht bestätigen deshalb meine Resultate lediglich diejenigen GOETTES²⁾; hingegen nimmt CORI eine neue³⁾ Bildung der Vena hepatica an.

Carotidenarterien auf, doch dasselbe besteht aus sekundären Ästchen der Branchialvenen und hat daher mit den Carotidenarterien nichts zu tun; wir wollen deshalb sie als die Hypobranchialarterien bezeichnen.

1) *loc. cit.* S. 48.

2) *loc. cit.* S. 84-85.

3) *loc. cit.* S. 44.

Entgegen der Auffassung GOETTES¹⁾, dass der kaudalwärts von der Leber verlaufende, linke Schenkel der Darmlebervene verloren geht und der rechte allein als die dauernde Subintestinalvene erhalten bleibt, weist die Tatsache nach, dass weder der linke noch der rechte rückgebildet wird, sondern diese beiden in einen Blutsinus auf der ventralen Mittellinie zusammenfließen, welcher, wie man oben erfahren hat, frühzeitig den Zusammenhang zwischen diesen 2 Schenkeln vermittelt hatte; dadurch entsteht ein einheitliches Ventralgefäß, die Subintestinalvene von Autoren, welche die Aufgabe hat, das Blut von der Verteilungsgebiet der Darmarterie (d. h. die überaus grössere Teile der Mitteldärmwände) nach der Leber und hiervon nach dem Herz zurückzubringen. Eine winzig kleine Menge Blut, das vermittelt der Arteria rectocloacalis nach der hinteren Partie vom Darne hingekommen ist, kehrt nach den hintren Cardinalvenen durch einige kleinen Venen zurück, welche man als die *Venae rectocloacales* bezeichnen könnte.

Bald nach dem Ausschlüpfen der Larve tritt eine neue unpaare Vene auf, die zuerst von MAX SCHULTZE²⁾ beschrieben wurde, später aber von BALFOUR³⁾ SHIPLEY⁴⁾ und GOETTE⁵⁾ wieder gefunden und vom letzten Autor als die *Vena jugularis impar* und neuerdings von CORT⁶⁾ zutreffend als die *Vena jugularis ventralis* bezeichnet wurde. Der letzt genannte Forscher gibt sogar eine genauere Beschreibung über den vollständig hergestellten Verlauf dieses Gefäßes und seine Beziehung zu anderen Organen an. Man beschäftigt sich jedoch gegenwärtig nicht mit der Frage um solch einen weit entwickelten Zustand des Gefäßes, sondern es handelt sich hier nur um die Beziehung, in deren dieses Gefäß genetisch zu jenen oben angegebenen, ursprünglichen Längsgefässen steht.

Die früheste Spur von der in Frage gestellten Vene ist als ein kranialwärts gerichtete Fortsatz von dem Sinus venosus anzusehen, welcher aus dem basalen Mittelpunkt des letzteren entspringt und zwischen das Peritoneum und den Ektoderm hineintritt, um davon nach kranialwärts zu verlaufen. Auf den Querschnitten durch die Larven vom in Rede stehenden Alter konnte ich ihre kraniale Fortsetzung bis zur hinteren Grenze der Kiemenregion

1) *loc. cit.* S. 79.

2) *loc. cit.* S. 32.

3) *loc. cit.* Vol. II. (1885), S. 97.

4) *loc. cit.* S. 19.

5) *loc. cit.* S. 80.

6) *loc. cit.* S. 57.

verfolgen, aber sie erstreckt sich in weiteren Entwicklungsstadien jenseits des Vorderendes der Schilddrüse, eine Tatsache, die genügend beweist, dass diese nichts anders als eine Sprosse vom Sinus venosus ist.

Aus dem Gesagten geht hervor, dass diese Vene morphologisch keineswegs von wichtiger Bedeutung ist. CORI¹⁾ legt auf den Verlauf dieses Gefässes einen grossen Wert, womit dieser Autor vielleicht eine schwierige morphologische Frage zu lösen versucht. Er vermutet, dass eine quere Scheidewand vor der Leber einst vorhanden war, wodurch bei den Petromyzonten eine Art Perikardialraum, wie dieser bei anderen Cranioten der Fall ist, hergestellt wurde, weil es unmöglich sei, ohne solche feste Stütze die genannte Vene senkrecht hinaufsteigt, um in den Sinus venosus einzumünden. Diese Auffassung ist doch, wie es scheint, etwas willkürlich, und der Irrtum besteht darin, dass der Forscher 2 sehr wichtige Tatsachen übersehen hat: einmal die genetische Beziehung zwischen der Vene und dem Sinus venosus, welche oben hinlänglich erörtert wurde, und zweitens die Beschaffenheit der sogenannten Scheidewand, worüber ich aber einiges zu bemerken habe. In früheren Larvenleben ist eine vollständige geräumige Leibeshöhle in der Vornierengegend allein gebildet; verfolgen wir die Höhle nach rückwärts, so finden wir, dass dieselbe in die von Seiten und von ventralwärts den Darm umfassenden, spaltförmigen Lücke übergehen, indem die Leibeshöhle durch den plötzlich aufgeschwollenen Anfangsabschnitt des Mitteldarms abgedrückt wird. Unter solchen Umständen müssen die beiderseitigen visceralen Peritonea, die in der Vornierengegend dem ventralen Gekröse Ursprung geben, von der Leberanlage voneinander weichen, um in die gegen jene spaltförmige Leibeshöhlenlücke angrenzenden Visceralblätter überzugehen. Nun ist es begreiflich, dass die vordere Fläche der Leberanlage jederseits von den beiden Flügeln der voneinander abweichenden Visceralperitonea überkleidet wird und dadurch die letzteren eine Art Querwand herstellt, und folglich dass diese Querwand eher rein mechanisch als morphologisch hervorgebracht wird. Und die Vena jugularis impar sprosst darauf aus dem Sinus venosus gerade hinter diese Fachwand hinaus. Durch Reduzierung des Darmumfanges, wie es in weiterem Entwicklungsgange geschieht, kommt die Bildung der ventralen Gekröse zustande, aber der

1) *loc. cit.* S. 11.

wesentliche Teil von der letzteren verfällt, mit Ausnahme der Bekleidung um diesen sehr kurze Abschnitt der Vene herum, früh dem Untergange, so dass dieses Gefäß frei in der Leibeshöhle emporsteigt, um mit dem Sinus venosus in Verbindung zu stehen. Nun ist es selbstverständlich, dass diese Fachwand mit dem Perikardium nichts zu tun hat, sondern ist nur von einem vorübergehenden mechanischen Vorgang; deshalb hat diese Lage der Vene keine genetische Beziehung zu dem Perikardium.

Ein im somatischen Teile der Kiemenregion eingebettete Venensystem, das man nach CORI¹⁾ die *Venae superficiales* nennt, kommt erst alsdann vor, wenn es daran gekommen ist, dass die Kiemenatmung lediglich vor sich geht; es ist also morphologisch kein wesentlicher Bestandteil des Gefäßsystems, wie CORI²⁾ auch bemerkt, vielmehr ist es eine sekundäre Bildung für besondere physiologische Notwendigkeit. Der genannte Forscher teilt vielfach die komplizierten Daten von der Aus- und Rückbildung dieser Venen mit; seine Angabe kann ich mit einigen Modifikationen bestätigen.

Von dem oben Gesagten geht hervor, dass in den Entwicklungsstadien des Ammocoetesgefäßsystems 2 phylogenetischen Stufen dieses Systems wirklich beobachtet werden können: einmal der Annelidentypus und zweitens fischartige Typus. Beim ersteren finden wir zwei Längsstämme, einen dorsalen und einen ventralen, welche mittelst 2 lateralen Reihen von den segmental angeordneten Quergefäßen miteinander verbunden sind. Der zweite Typus wird durch weitere Differenzierungen des ersteren hervorgebracht, und zwar wird der Dorsalstamm zu der Dorsalaorta, den inneren Carotidenarterien und der Kaudalarterie verwandelt und gibt ferner den Cardinalvenen, Vertebralarterien, Vertebralvenen und ihren Derivaten Ursprung; hingegen sendet der Ventralstamm, abgesehen von dessen Umbildung zu den Herzteilen, dem Truncus, der Subintestinalvene und der Kaudalvene, nur 3 unansehnlichen Gefäße, die Vena jugularis impar und die beiden Lingualarterien, aus.

Was die Quergefäße betrifft, so werden diejenigen in der Kiemenregion zur respiratorischen Vaskuläreinrichtung umgewandelt; dagegen richten sich das eine vor dem Stomodaeum befindliche Gefäß zum Ernährungsdienste in

1) *loc. cit.* S. 76-77.

2) *loc. cit.* S. 58.

den Gesichtsteilen ein und das eine hinter ihm vorhandene Gefäß vermittelt die Kommunikationen von dorsalen und ventralen Längsvenen und den Gesichtsvenen. In den Vornieren- und Mitteldarmgegenden sind einige von den Gefässen spurlos verloren gegangen; doch wird die übrige Mehrzahl derselben zu verschiedenen Arterien und Venen umgebildet; sie sind: die Glomusarterien, Arteria mesenterica, Darmarterien und -venen, Ductus Cuveri und Arteria rectocloacalis. Auf diese Weise hervorgebrachte Gefäße stellen das Kreislaufssystem vom Fischtypus dar.

Man kann also weiter zusammenfassen, dass solche Gefäße, die den ursprünglichen Charakter zeigen, alle auf der Darmwand vorkommen, d. h. die *splanchnischen* sind, und dass alle somatischen Gefäße durch *Ausbuchtung* bzw. *Aussprossung* von jenen *splanchnischen* Gefässen hervorgebracht worden sind. Die *splanchnisch* angelegten Gefäße verloren doch manchmal ihre ursprüngliche innige Lagebeziehung zu den Darmwänden, wenn sie in der Bildung des sekundären Gefässsystems teilzunehmen gekommen sind. Ferner gehen diejenigen Gefäße, welche das Gefässsystem vom Annelidentypus zusammensetzen, *direkt* ineinander über; hingegen werden die zu den arteriellen und venösen Stämmen differenzierten und als solche neuauftretenden Gefäße in der Regel durch *Kapillaren* miteinander verbunden.

Ich kann mich anschliessen der Annahme CORIS in betreff des ursprünglichen Kreislaufs, welcher in dem Gefässsysteme vom Annelidentypus vor sich ginge, und auch kann ich ihm beistimmen in der Annahme des Grundes, welcher auf Erwerbung des Fischtypus die umgekehrte Strömungsrichtung des Kiemengefässblutes verursachte¹⁾. Ich möchte hier noch beifügen, dass ein enorm weites Kaliber der Cardinalvenen physiologisch von wichtiger Bedeutung ist; es besteht darin, dass diese Gefäße die Aufgabe haben das Blut von den Gebieten aller dorsalen somatischen Arterien aufzunehmen.

Durch der oben gegebenen, sehr abgekürzten Darlegung der Resultate glaube ich die genetischen Beziehungen der primären *splanchnischen* Gefäße mit den sekundären definitiven Gefässen erhellt haben zu können; eine nähere Angabe wird, wie ich hoffe, nach kurzem veröffentlicht werden.

Sapporo, den 20., September, 1907.

1) Sieh *loc. cit.* S. 73.