

# Morphologie der Akranier.

Von  
**V. Franz, Jena.**  
 (Zoolog. Institut.)

Mit 87 Textabbildungen.

## Inhalt.

Vorwort (S. 474).

I. Allgemeine Kennzeichnung (S. 476).

II. Systematik (S. 477).

III. Anatomie (S. 488).

1. Der Peribranchialraum (das Atrium) (S. 489).

2. Epidermis (S. 501).

3. Muskulatur (S. 503).

a) Somatische Muskulatur (S. 503).

b) Visceralmuskulatur (S. 505).

4. Chorda dorsalis (S. 508).

5. Bindegewebe (S. 511).

Hautkanäle S. 512. Flossensäume S. 515.

6. Nervensystem (S. 517).

a) Das Zentralnervensystem (S. 517).

b) Das periphere Nervensystem (S. 525).

7. Darmtraktus (S. 532).

a) Mund bis inkl. Velum und *Hatschek'sches* Nephridium (S. 532).

b) Der Kiemendarm (S. 540).

c) Der postrespiratorische Darm und Leberblindsack (S. 547).

8. Zirkulationssystem (S. 549).

a) Das Arteriensystem (S. 551).

b) Das Venensystem (S. 555).

c) Das Blut (S. 559).

9. Die Cölmräume (S. 560).

10. Die Excretionsorgane (Nephridien) (S. 565).

11. Die Gonaden (S. 571).

Spermato- und Oogenese S. 574.

IV. Ontogenie (S. 576).

1. Die embryonale Periode (S. 576).

a) Ei, Eifertung und Befruchtung (S. 576).

b) Furchung (S. 578).

c) Gastrulation (S. 579).

d) Bildung von Medullarrohr, Mesoderm und Chorda (S. 583).

e) Histologische Differenzierung (S. 587).

f) Übergang zum Larvenleben und zur selbständigen Ernährung (S. 590).

2. Die larvale Wachstumsperiode (S. 592).

3. Die Metamorphose (S. 602).

4. Die postlarvale Wachstumsperiode (S. 608).

V. Morphologische Überblicke (S. 613).

1. Zur Topographie (S. 613).

2. Die Metamerien der Akranier (S. 614).

3. Die Asymmetrien der Akranier (S. 615).

4. Variabilität und Zellkonstanz (S. 616).

5. Die histologisch tiefe Stellung der Akranier (S. 619).

6. Die relative technische Unvollkommenheit der Akranier (S. 620).

VI. Homologisierung (S. 620).

1. Akranier und Kranioten (S. 621).

Flossensaum S. 622. Chorda S. 622. Darmtraktus S. 623. Herz S. 625. Blutgefäße S. 625. Cölm S. 626. Myotom S. 626. Keimdrüsen S. 627. Nephridien S. 627. Kopfgebiet S. 628. Kiemengebiet

und Peribranchialraum S. 628. Myotome des Kopfgebiets S. 631. *Mund* = *Mund* S. 634. Einzelhomologisierung der Kiemenspalten S. 644. Zentralnervensystem des Kopfgebiets (Gehirn) S. 646. Gehirnnerven S. 649.

2. Vertebraten und Tunicaten (S. 656).

3. Chordaten und Enteropneusten (S. 664).

Frage der Trimerie S. 664.

Anhang: Ein Blick auf die Chätognathen (S. 672).

4. Deuterostomier und Protostomier (S. 672).

VII. Zur Phylogenese (S. 676).

1. Protostomier und Deuterostomier (S. 677).

2. Enteropneusten und Chordaten (S. 679).

3. Akranier und Tunicaten (S. 680).

4. Akranier und Kranioten (S. 682).

5. *Branchiostoma* und *Asymmetron* (S. 685).

Rückblick, besonders über Teil VI und VII (S. 690).

## Literaturverzeichnis.

*Abkürzungen:* Biol. Zbl. = Biologisches Zentralblatt; Jen. Z. = Jenaische Zeitschrift; QJmS. = Quarterly Journal of microscopical Science; Zool. Jahrb. Anat. = Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Anatomie; ZwZ. = Zeitschrift für wiss. Zoologie. — Die übrigen Abkürzungen verstehen sich von selbst.

*Ausführliche Literaturverzeichnisse* über „Amphioxus“ in den Werken von *Burchard, Lönnberg, Willey* 1894, zur Ontogenie bei *Korschelt-Heider*.

*Agduhr, Erik*, Über ein zentrales Sinnesorgan (?) bei den Vertebraten. Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. **66**, 223—360. 1922.

*Ahlborn*, Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten. ZwZ. **39**. 1883.

*Allis, E. P.*, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves of *Amia calva*. Journ. of morphol. **12**. 1897.

*Andrews, E. A.*, An undescribed Acraniate, *Asymmetron Lucayanum*. Studies Biol. John Hopkins Univ. **5**, 4. 1893.

*Asshelton, R.*, On growth centres in Vertebrate Embryos. Anat. Anz. **27**. 1905.

*Ayers, H.*, Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Journ. of morphol. **4**. 1890.

*v. Baer, K. E.*, Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828.

*Balfour, F. M.*, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.

*Bateson, W.*, Note on the later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii* (Agassiz) and the affinities of the Enteropneusta. Proc. R. Soc. **38**, Nr. 235. 1884 (a).

— The early stages in the development of *Balanoglossus* (sp. incert.). QJmS. **24**. 1884 (b).

— The later stages in the development of *Balanoglossus kowalevskii*. QJmS. **25**, Suppl., S. 110. 1885 (a).

— The morphology of the Enteropneusta. Studies morph. Lab. Cambridge **3**. 1885 (b).

— The ancestry of Chordata. QJmS. **26**. 1886.

*Bedford, F. P.*, Note on the occurrence of *Amphioxus* at Singapore. Nature (London) **61**, Nr. 1584. 1900.

*Benham, W. B.*, The structure of the pharyngeal bars of *Amphioxus*. QJmS. **35**. 1894.

*Boeke, J.*, Über das Homologon des Infundibularorgans bei *Amphioxus lanc.* Anat. Anz. **21**. 1902.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier 2. Die Segmentierung des Kopfmesoderms usw. Petrus Camper **3**. 1903 (a).

— Over den bouw der lichtcellen, der neurofibrillen, der gangliencellen en de innervatie der dwarsgestreepte spieren bij *Amphioxus lanc.* Verslag d. afdeel. natuurkunde, Königl. Akad. d. Wiss., Amsterdam (3), **11**. 1903 (b).

Das Infundibularorgan im Gehirn des *Amphioxus*. Anat. Anz. **32**. 1908.

Die Innervierung der Muskelsegmente des *Amphioxus* (*Branch. lanc.*) usw. Anat. Anz. **33**. 1908 (a).

— Das „Geldrollenstadium“ der Vertebratenchorda und das Skelett der Mundcirren von *Branchiostoma lanc.* usw. Ebenda 1908 (b).

- Boeke, J.*, Neue Beobachtungen über das Infundibularorgan des Amphioxus und das homologe Organ des Kraniotengehirns. *Ebenda* **44**. 1913.
- Boveri, Th.*, Über die Niere des Amphioxus. *Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol.*, München **6**. 1890 und *Münch. med. Wochenschr.* 1890, Nr. 26.
- Die Nierenkanälchen des Amphioxus. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. *Zool. Jahrb. Anat.* **5**. 1892.
- Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. *Anat. Anz.* **7**. 1892.
- Burhardt, E.*, Beiträge zur Kenntnis des Amphioxus lanc. nebst einem ausführlichen Verzeichnis der bisher über A. veröffentlichten Arbeiten. *Jen. Z.* **34**. 1900.
- Cerfontaine, P.*, Recherches sur le dévél. de l'Amphioxus. *Arch. de biol.* **22**. 1906—1907.
- Conel, J. le Roy*, Urogenit. syst. of myxinoids. *Journ. of morphol.* **29**. 1917.
- Cooper, C. F.*, und *R. C. Pannett*, Cephalochorda. In: *J. St. Gardiner, The fauna and geogr. of the Maldive and Lakkadive archipelago* **1**, 4, Cambridge 1903.
- Corning, H. K.*, Über die vergleichende Anatomie der Augenmuskeln. *Morphol. Jahrb.* **35**. 1900.
- Costa*, *Annuario zoologico: Cenni zoologici ossia descrizione sommaria di talune specie nuove di animali.* Napoli 1834 (S. 49). Diagnose wiedergegeben bei Rathke, 1841.
- *Frammenti anatomia comparata.* Napoli 1834, Fasc. I.
- *Fauna del regno di Napoli.* Napoli 1839 (wird auch mit der Jahreszahl 1850 zitiert). Hierin lt. *Joh. Müller* ausführliche Beschreibung und Abbildung des *Br. (lanc.)*.
- Couch, Jon.*, Some observations of the Lancelot (*Amphioxus lanceolatus*). *Magazine of nat. Hist.*, Juli 1838.
- Damas, D.*, *Contrib. à l'étude des Tuniciers.* *Arch. de biol.* **20**. 1904.
- Dammerman, K. W.*, Der Saccus vasculosus der Fische ein Tiefeorgan. *ZwZ.* **96**. 1910.
- Daniel, J. Fr.*, The Elasmobranch Fishes. *Univ. of California Press, Berkeley, California*, 1922.
- Delsman, H. C.*, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Oicopleura dioica*. *Verhdl. van het Rijksinstituut for onderzoek der Zee* **3**, 2. 1910.
- Weitere Beobachtungen über die Entwicklung von *Oicopleura dioica*. *Tijdschr. Nederl. dierk. Vereen.* (2), **12**. 1912.
- Der Ursprung der Vertebraten. *Anat. Anz.* **41**. 1913.
- The ancestry of vertebrates. *Weltvreden* und *Amersfort* 1922.
- Dogiel, A. S.*, Das periphere Nervensystem des Amphioxus (*Branch. lanc.*). *Anat. Hefte* **21**, H. 66. 1903.
- Dohrn, A.*, Studien zur Urgeschichte der Wirbeltierkörper IV, 5 (*Thymus*). *Mitt. d. zool. Stat. Neapel* **5**. 1884.
- v. Ebner, V.*, Über den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanc. *Sitzungsber. d. Akad. d. Wiss., Wien. Mathem.-naturw. Kl.*, **104**, Abt. 3. 1895.
- Edinger, L.*, Einiges vom „Gehirn“ des Amphioxus. *Anat. Anz.* **25**. 1906.
- Ehrenbaum, E.*, Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. *Wiss. Meeresunters.*, N. F. **2**. 1897 (Kiel u. Leipzig, Lipsius & Tischer), S. 266.
- Eismond, J.*, Zur Ontogenie des Amphioxus lanc. *Biol. Zbl.* **14**. 1894 (Betrachtungen zur Überwachung der Medullarplatte).
- Favaro, G.*, Cyclostomi. In: *Bronns Klassen und Ordnungen* Bd. **6**, 1. Abt., Lief. 23—33. 1908—1910.
- Felix und Bühler*, Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane. In: *O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere* Bd. VI. 1904.
- Franz, K.*, Über die Entwicklung von *Hypochorda* und *Lig. long. ventr.* bei Teleostiern. *Morphol. Jahrb.* **25**. 1898.
- Franz, V.*, Die Eiproduktion der Scholle. *Wiss. Meeresunters.*, Abt. Helgoland **9**. 1910.
- Das Vogelauge. *Zool. Jahrb. Anat.* **28**. 1909.
- Zur Physiologie und Pathologie der Chromatophoren. *Biol. Zbl.* **30**. 1910.
- Beitrag zur Kenntnis des Ependyms im Fischgehirn. *Ebenda* **32**. 1912.
- Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. *Zool. Jahrb. Anat.* **42**. 1920.
- Systematische Revision der Akranier. *Jen. Z.* **58**. 1922.
- Haut, Sinnesorgane und Nervensystem der Akranier. *Ebenda* **59**. 1923.

- Franz, V.*, Lichtsinnversuche am Lanzettfisch zur Ermittlung der Sinnesfunktion des Stirn- oder Gehirnbläschens. *Wiss. Meeresunters.*, Abt. Helgoland **15**. 1924 (a). (Festschrift f. Heincke.)
- *Geschichte der Organismen.* Jena 1924 (b).
- *Morphologische und ontogenetische Akranierstudien über Darm, Trichter, Cölomderivate, Muskulatur- und Bindegewebsformationen.* *Jen. Z.* **61**. 1925.
- Beiträge zur näheren Ergründung des Verhältnisses zwischen Lanzettfisch und Wirbeltier. *Biol. Zbl.* **46**. 1926 (a).
- Über subchordale Organsysteme von *Branchiostoma*. *Jen. Z.*, **62**. 1926 (b).
- *Branchiostoma.* In *Grimpe-Wagler, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Teil XII b, 1927.
- Froriep, A.*, Zur Frage der sog. Neuromerie. *Verhandl. d. anat. Ges.* **5**. 1892.
- Zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierkopfes. *Verhandl. d. anat. Ges.* **16**. 1902.
- Einige Bemerkungen zur Kopffrage. *Anat. Anz.* **21**. 1902.
- Fürbringer, M.*, *Morphologische Streitfragen.* *Morphol. Jahrb.* **30**. 1902.
- Fusari, R.*, Beitrag zum Studium des Nervensystems von *Amphioxus lanc.* *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.* **6**. 1889 (auch *Arch. ital. biol.*, *Ann.* **6**, T. 2).
- Garbowski, T.*, *Amphioxus als Grundlage der vergleichenden Anatomie*, 2. Aufl. 1870.
- Gegenbaur, C.*, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. 1870.
- Giard, A.*, *Rech. sur les Asc. composées (Synascidies).* *Coulommiers* 1872.
- Gibson*, The Cephalochorda, „Amphioxides“. *Transact. Linn. Soc. London*, 2. ser.; *Zool.* **13**. 1909—1910. (*Gardiners Rep. of the Percy Sladen Trust Exped. Ind. Ocean Bd. I.*)
- Goldschmidt, R.*, Das Bindegewebe des Amphioxus. *Sitzungsber. d. Ges. f. Morphol. u. Physiol.*, München. 1908.
- *Amphioxides.* In: *Wiss. Ergebnisse der deutschen Tiefseeexpedition 1898—1899.* **12**. Jena 1905.
- *Amphioxides und Amphioxus.* *Zool. Anz.* **30**. 1906.
- Die Amphioxidesformen. In: *Deutsche Südpolarexpedition 1901—1903*, Bd. XI (*Zool. Bd. III*). 1910.
- Göppert, E.*, Die Entwicklung des Mundes, der Mundhöhle und ihrer Organe. In: *O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere.* Bd. **2**, Teil 1, 1906.
- Goette, A.*, Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems. II. Die Wirbelsäule und ihre Anhänge. 1. Die Cyclostomen. *Arch. f. mikr. Anat.* **14**. 1877.
- *Entwicklungsgeschichte des Flußneunauges (Petromyzon fluv.).* *Hamburg u. Leipzig* 1890.
- Goodrich, E. S.*, On the structure of the excretory organs of *Amphioxus*. *QJmS.* **45**. 1902; II. *Ebenda* **54**. 1910.
- *Cyclostomes and fishes* (*Ray Lankesters Treatise on Zool.*, part 9). London 1909.
- A case of hermaphroditism in *Amphioxus*. *Anat. Anz.* **42**. 1912.
- Goodsir, J.*, On the anatomy of *Amphioxus lanc.* Read before the R. Soc. of Edinburg, May 1841. Abdruck mit 2 Tafeln in: *Turner, The anatomical Memoirs of John Goodsir*, Bd. I. Edinburg 1868.
- Gräper, L.*, Die Rhombomeren und ihre Nervenbeziehungen. *Arch. f. mikr. Anat.* **83**, 1913.
- Grave, C.*, *Amaroucium constellatum* (Verrill). II. *Journ. of morph.* **36**. Philadelphia 1922.
- Grenacher, H.*, Beiträge zur näheren Kenntnis der Muskulatur der Cyclostomen und Leptocardier. *ZwZ.* **17**. 1867.
- Grobden, K.*, Die systematische Einteilung des Tierreiches. *Verhandl. d. zool.-botan. Ges. Wien* **58**. 1908.
- Haeckel, E.*, Zur Phylogenie der australischen Fauna. In: *Semon, Zoologische Forschungsreise.* *Denkschr. d. med.-naturw. Ges.*, Jena **4**, Abt. I. 1893.
- Hammar, J. A.*, Über einige Hauptzüge der ersten embryonalen Leberentwicklung. *Anat. Anz.* **13**. 1897.
- Zur Kenntnis der Leberentwicklung bei *Amphioxus*. *Ebenda* **14**. 1898.
- Hartmann, A.*, Die Entstehung der ersten Gefäßbahnen bei Embryonen urodeler Amphibien (*Salamandra atra* und *Axolotl*) bis zur Rückbildung des Dotterkreislaufes. *Zeitschr. f. d. ges. Anat.*, Abt. 1: *Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* **63**. 1922; **67**. 1923; **70**. 1924.

- Hatschek, B.*, Studien über die Entwicklung der Anneliden. Arb. d. zool. Inst. Wien u. Triest **1**. 1878.
- Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Ebenda **4**. 1881.
- Mitteilungen über Amphioxus. Zool. Anz. **7**. 1884.
- Über den Schichtenbau des Amphioxus. Anat. Anz. **3**. 1888 (Verhandl. d. anat. Ges. 1888).
- Die Metamerie des Amphioxus und des Ammocoetes. Verhandl. d. anat. Ges., **6**, Vers. Wien; Anat. Anz. **7**, Ergänzungsh. 1892.
- Der Acromerit des Amphioxus. Morph. Jahrb. **35**. 1906.
- Das neue zoologische System. Leipzig, W. Engelmann, 1911.
- Hatta, S.*, Preliminary note on the devel. of the Pronephros in Petromyzon. Annot. Zool. Jap. **1**. 1897 (a).
- Contributions to the Morphol. of Cyclostomata. 1. On the formation of the heart in Petromyzon. Journ. Coll. Science Japan **10**. 1897 (b).
- Bemerkungen über die frühen Entwicklungsstadien des Gefäßsystems des Ammocoetes. Journ. Coll. agr. Sapparo **3**. 1908.
- Hertwig, O.*, Die Chätognathen. Eine Monographie. Jen. Z. **14**. 1880.
- Hertwig, O.* und *R.*, Die Cölomtheorie. Ebenda **15**. 1881.
- Hesse, R.*, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. IV. Die Sehorgane des Amphioxus. ZwZ. **63**. 1898.
- Heymans, J. F.*, und *O. van der Stricht*, Sur le système nerveux de l'Amphioxus et en particulier sur la constitution et la genèse des racines sensibles. Mém. cour. de l'Acad. R. Belg. **56**. 1898 (déposé 1896).
- Hochstetter*, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems. In: O. Hertwigs Handbuch der Entwicklung der Wirbeltiere Bd. VIII. 1906.
- Holmgren, N.*, Zur Kenntnis des Nervus terminalis bei den Teleostiern. Folia neurobiol. **10**, Ergänzungsh. 1917.
- Zur Kenntnis der Parietalorgane von *Rana temp.* Arkif för zool. **11**. 1918.
- van der Horst, C. J.*, Die motorischen Kerne und Bahnen in dem Gehirn der Fische, ihr taxonomischer Wert und ihre neurobiotaktische Bedeutung. Tijdschr. Ned. dierk. Vereen. (2), **16**. 1918.
- Westindische Enteropneusten. Bijdragen tot de Dierkunde, Afl. **23**. 1920.
- Huxley, Th. H.*, On the classification of the animal kingdom. QJmS. **15**. 1875.
- Ihle, J. E. W.*, Bijdragen tot de Kennis van de morph. en systematiek der Appendikularien. Inaug.-Diss. Amsterdam 1906.
- Die Appendikularien der Siboga-Expedition nebst Beiträgen zur Anatomie dieser Gruppe. In: Siboga-Expeditie, Monographie 56c, Leiden 1908.
- Über die sog. metamere Segmentierung des Appendikularienchwanzes. Zool. Anz. **35**. 1910.
- Die Appendikularien. Ergebnisse u. Fortschritte d. Zool. **3**. 1913.
- Jacobshagen*, Die Homologie der Wirbeltierkiemen. Jen. Z. **57**. 1920—1921.
- Johnston, J. B.*, The cranial nerve components of Petromyzon. Morphol. Jahrb. **34**. 1905 (a).
- The cranial and visceral ganglia and the visceromotor roots in Amphioxus. Biol. Bull. Woods Holl **9**. 1905 (b).
- Joseph, H.*, Über das Achsenskelett des Amphioxus. ZwZ. **59**. 1895.
- Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arb. a. d. zool. Inst. Wien u. Triest **12**. 1900.
- Einige anatomische und histologische Notizen über Amphioxus. Ebenda **13**. 1902.
- Über epidermale Sinneszellen des Amphioxus. Anat. Anz. **32**. 1908.
- Känsche, C. C.*, Beiträge zur Kenntnis der Metamorphose des Ammocoetes branchialis in Petromyzon. Schneiders zool. Beiträge **2**. 1890.
- Kappers, C. U. A.*, Vergleichende Anatomie des Nervensystems II. Haarlem 1921.
- Karny, H.*, Die Methoden der phylogenetischen (stammesgeschichtlichen) Forschung. In: Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. IX, Teil 3, H. 2. 1925.
- Kirkaldy, J. W.*, In: Rep. of the brit. assoc. 1894, Oxford meeting 1894.
- A Revision of the genera and species of the Branchiostomidae. QJmS. **37**. 1895.

- Klaatsch, H.*, Über den Bau und die Entwicklung des Tentakelapparates des Amphioxus. Verhandl. d. anat. Ges. **12**. 1898.
- Zur Frage nach der morphologischen Bedeutung der Hypochorda. Morphol. Jahrb. **25**. 1898.
- Kölliker, A. v.*, Über das Geruchsorgan des Amphioxus. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1843.
- Kohl, C.*, Einige Bemerkungen über die Sinnesorgane des Amphioxus lanc. Zool. Anz. **13**. 1890.
- Koltzoff, N. K.*, Metamerie des Kopfes von Petromyzon planeri. Anat. Anz. **16**. 1899.
- Entwicklungsgeschichte des Kopfes von Petromyzon planeri. Ein Beitrag zur Metamerie des Wirbeltierkopfes. Bull. Soc. imp. des Naturalistes de Moscou, 1902.
- Korschelt, E.*, und *K. Heider*, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Allgemeiner Teil, 4. Lief. Jena 1910.
- Kowalevsky, A.*, Zur Entwicklungsgeschichte der einfachen Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), **10**. 1866.
- Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceol. Ebenda **11**. 1867.
- Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien. Arch. f. mikr. Anat. **7**. 1871.
- Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanc. usw. Ebenda **13**. 1876—1877.
- Einige Beiträge zur Bildung des Mantels der Ascidien. Mém. Acad. St. Pétersbourg (7), **38**. 1892.
- Krause, R.*, Mikroskopische Anatomie der Wirbeltiere in Einzeldarstellungen. 1921.
- Krause, W.*, Die Retina der Fische. Leptocardii. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol. **5**. 1888.
- Kremer, J.*, Studien zur Oog. der Säug. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklungsmech. **102**. 1924.
- Krukenberg, C. Fr. W.*, Zur Kenntnis des chemischen Baues von Amphioxus usw. Zool. Anz. **4**. 1881.
- Kuhl, W.*, Das Retrocerebralganglion der Chätognathen. Abh. d. Senckenberg. Ges. **38**. 1923.
- Kupffer, C.*, Die Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbeltieren (*Ascidia canina*). Arch. f. mikr. Anat. **6**. 1870.
- Zur Entwicklung der einfachen Ascidien. Ebenda **8**.
- Die Entwicklung von Petromyzon planeri. Arch. f. mikr. Anat. **35**. 1890.
- Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. Heft 1: Deutung der Hirnblase des Amphioxus. 1893; Heft 3: Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes planeri. München u. Leipzig 1894; Heft 4: Zur Kopfentwicklung von *Bdellostoma*. 1900.
- Die Morphogenie des Zentralnervensystems. In: O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, Bd. II, Teil 3, Jena 1906.
- Langerhans, P.*, Untersuchungen über Petromyzon planeri. Ber. üb. d. Verhandl. d. naturf. Ges. zu Freiburg i. Br., 1873.
- Zur Anatomie des Amphioxus lanceol. Arch. f. mikr. Anat. **12**. 1876.
- Lankester, E. Ray*, Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus, Yarrell. QJmS. **39**, 1889.
- Note on the devel. of the atrial chamber in Amphioxus. Ebenda **40**. 1898.
- und *A. Willey*, The development of the atrial chamber of Amphioxus. Ebenda **31**. 1890.
- Leder, H.*, Zur Histologie des Rückenmarks von Ammocoetes. Arb. d. zool. Inst. Wien u. Triest **20**. 1915.
- Legros, R.*, Sur la morph. des glandes sex. de l'Amphioxus lanc. C. R. 3. Congr. int. Zool. 1895. Leyden 1896.
- Développement de la cavité buccale de l'Amphioxus lanceol. I. Arch. d'anat. micr. **1**. 1879; II und III ebenda **2**. 1898.
- Contribution à l'étude de l'appareil vasculaire de l'Amphioxus usw. Mitt. d. Zool. Stat. Neapel **15**. 1902.
- Sur quelques cas d'asyntaxie blastoporale chez l'Amphioxus. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel **18**. 1906—1908. (1907).
- Sur le dével. des fentes branchiales et des canalicules de Weiss-Boveri chez l'Amphioxus. Anat. Anz. **34**. 1909 (anonym!).

- Legros, R.*, Sur quelques points de l'anat. et du dével. de l'Amphioxus. *Ebenda* 35. 1910.
- Leuckart, R.*, und *A. Pagenstecher*, Untersuchungen über niedere Seetiere. *Müllers Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1858.
- Locy, W. A.*, On a newly recognized nerve connected with the forebrain of Selachians. *Anat. Anz.* 26. 1905.
- Lönnberg, E.*, Pisces. In: Bronns Klassen und Ordnungen 1902—1905.
- Lwoff, J.*, Über Bau und Entwicklung der Chorda von Amphioxus. *Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel* 9. 1890.
- Über den Zusammenhang von Markrohr und Chorda beim Amphioxus und ähnliche Verhältnisse bei den Anneliden. *ZwZ.* 56. 1893.
- Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms der Wirbeltiere. *Bull. Soc. imp. naturalistes de Moscou I und II*, 8. 1894.
- MacBride, E. W.*, The early development of Amphioxus. *QJmS.* 40. 1898.
- Further remarks on the devel. of Amphioxus. *Ebenda* 43. 1900.
- The formation of the layers in Amphioxus and its bearing on the interpretation of the early ontogenetic processes in other vertebrata. *Ebenda* 54. 1910 (1909).
- MacKibben, J.*, The nervus terminalis in urodele Amphibia. *Journ. of comp. neurol.* 21. 1921.
- Marcusen, M. J.*, Sur l'anat. et l'histol. du Branchiostoma lubricum usw. *Compt. rend. de l'Acad. des Sc.* 58, 10; 59, 2. 1864. (Institut de France.)
- Maréchal, J.*, Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Keimbläschen des Selachieries. *Anat. Anz.* 25. 1904.
- Über die morphologische Entwicklung der Chromosomen im Teleostierei (mit einem Zusatz über das Ovarialei von Amphioxus lanc. und Ciona intestinalis). *Ebenda* 26. 1905.
- Sur l'ovogénèse des Sélaciens usw. *La Cellule* 24. 1907.
- Martin, E.*, Studien über die Konstanz histologischer Elemente. I. *Oicopleura longicauda*. *ZwZ.* 92. 1909 (a). II. *Fritillaria pellucida*. *Ebenda* 94. 1910.
- Über die Segmentierung des Appendikularschwanzes. *Verhandl. d. dtsh. zool. Ges.* 19. 1909 (b).
- Die Zellkonstanz usw. *Zeitschr. f. d. ges. Anat., Abt. 1: Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.* 70. 1924.
- Masterman, A. F.*, On the Diplochorda. *QJmS.* 40. 1898.
- On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata. *Proc. R. Soc. Edinburg* 22. 1908.
- Maurer, F.*, Die Entwicklung des Darmsystems. In: O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere Bd. II, Teil I, 1906.
- Mayer, Fr.*, Das Zentralnervensystem von Ammocoetes. *Anat. Anz.* 13. 1897.
- Metcalf, M. M.*, Notes on the morphology of the Tunicata. *Zool. Jahrb. Anat.* 13. 1900.
- Metschnikoff, El.*, Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seetiere. I. Über Tornaria. *ZwZ.* 20. 1870.
- Morgan, T. H.*, The development of Balanoglossus. *Journ. of morphol.* 9. 1894.
- The number of cells in larvae from isolated blastomeres of Amphioxus. *Arch. f. Entwicklungsmech.* 3. 1896.
- und *A. P. Hazen*, The gastrulation of Amphioxus. *Ebenda* 16. 1900 (nicht experimentell).
- Mozejko, B.*, Ist das Cyclostomenauge primitiv oder degeneriert? *Anat. Anz.* 42. 1912.
- Untersuchungen über das Gefäßsystem der Fische I: Über das oberflächliche und subcutane Gefäßsystem von Amphioxus. *Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel* 21. 1913—1914.
- Müller, Erik*, Studien über die Neuroglia. *Arch. f. mikr. Anat.* 55. 1900.
- Müller, Joh.*, Einige Bemerkungen über den Amphioxus lanceolatus Yarrell. *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin* 1839, S. 197.
- Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. *Berlin* 1835, S. 38, 40, 41 (Gefäßsystem), 45.
- Mikroskopische Untersuchungen über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma usw. *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin* 1841.
- Über den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum Costa, Amphioxus lanceolatus Yarrell. *Abh. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin* aus dem Jahre 1842. *Berlin* 1844.

- Müller, Joh.*, Über die Jugendzustände einiger Seetiere. *Monatsber. d. Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin* 1851.
- Müller, W.*, Über den Bau der Chorda dorsalis. *Jen. Z.* 6. 1871.
- Über die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere. *Beitr. z. Anat. u. Physiol., Festschrift für C. Ludwig, Leipzig* 1874.
- Naef, A.*, Studien zur generellen Morphologie der Mollusken III. *Ergebnisse und Fortschr. d. Zool.* 6. 1924.
- Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere I. *Biol. Zbl.* 45. 1925.
- VII. Das Verhältnis der Chordaten zu niederen Tierformen und der typische Verlauf ihrer frühen Entwicklung. *Ebenda* 46. 1926.
- Nansen, Fr.*, The structure and combination of the histological elements of the central nervous system. *Bergens Museums Aarsberetn. for 1886. Bergen* 1887.
- Neidert, L.*, und *A. Leiber*, Über Bau und Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane des Amphioxus lanc. *Zool. Jahrb. Anat.* 18. 1903.
- Neumayer, L.*, Histogenese und Morphogenese des peripheren Nervensystems usw. In: O. Hertwigs Handbuch Bd. II, Teil 3, 1906.
- Nishi, S.*, Über die allgemeine Differenzierung der Stammuskulatur I (Fische). *Folia anat. japon.* 1. 1923.
- Nüßlin, O.*, Zur Kritik des Amphioxusauges. *Inaug.-Diss. Tübingen* 1877, naturw. Fakultät.
- Nußbaum, M.*, Über die Endigung der Wimpertrichter in der Niere der Anuren. *Zool. Anz.* 3. 1880.
- Orton, J. H.*, The ciliary mechanism on the gills and the mode of feeding in Amphioxus, Ascidians and Solenomya togata. *Journ. mar. biol. Assoc.* 10. 1914.
- On a hermaphrodite specimen of Amphioxus etc. *Ebenda*.
- Owsjannikow, Ph.*, Über das Zentralnervensystem des Amphioxus lanceol. *Bull. Ac. St. Pétersbourg* 6. 1867.
- Pallas, Spicilegia zoologica* 1774. Bd. X, S. 19. (Diagnose wiedergegeben bei *Rathke* 1841 und bei *Lönnberg*.)
- Parker, G. H.*, Maldive Cephalochordata. *Bull. Mus. Comp. Zool. of Harvard College* 46. 1904.
- The sensory reactions of Amphioxus. *Contributions from the Zool. Lab. Mus. of Comp. Zool. Nr. 195. Proceedings Amer. Acad. of Arts and Sciences* 43, Nr. 10. 1908.
- Pinkus, F.*, Über einen noch nicht beschriebenen Hirnnerven des Protopterus annectens. *Anat. Anz.* 9. 1894.
- Plate, L.*, Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre Bd. I. *Jena* 1922.
- Platt, J.*, Further Contribution to the morphol. of the vertebrate head. *Anat. Anz.* 6. 1891.
- Fibres connecting the central nervous system and chorda in Amphioxus. *Ebenda* 7. 1892.
- Price, G. C.*, Some points in the devel. of a Myxinoid (Bdellostoma). *Verhandl. d. anat. Ges.* 1896.
- Zur Ontogenie eines Myxinoiden (Bdellostoma). *Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. K. Bayr. Akad. d. Wiss.* 26. 1896.
- The structure and function of the adult head kidney of Bdellostoma stouti. *Journ. of exp. zool.* 9. 1911.
- Quatrefages, A. de*, Mémoire sur le système nerveux et sur l'histoire du Branchiostoma etc. *Annales des Sci. nat.* (3), 4. 1845.
- Rabl, C.*, Über die Prinzipien der Histologie. *Verhandl. d. anat. Ges.* 3. 1889.
- Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. *Ebenda* 5. 1892.
- Rathke, H.*, Bemerkungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus usw. *Königsberg* 1841.
- Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie. *Reisebemerkungen aus Skandinavien. Danzig* 1842.
- Rauther, M.*, Pisces. In: Bronns Klassen und Ordnungen 6, 1, 39. Lief. 1924.
- Reighard, J.*, und *J. Phelps*, The development of the adhesive organ and head mesoblast of Amia. *Journ. of morphol.* 19. 1908.
- Retzius, G.*, Zur Kenntnis des zentralen Nervensystems von Amphioxus lanc. *Biol. Untersuchungen, N. F.* 2, Stockholm 1891.

- Retzius, G.*, Über das hintere Ende des Rückenmarks bei Amphioxus, Myxine und Petromyzon. Ebenda 7. 1895.
- Die Methylenblaufärbung bei dem lebenden Amphioxus. Ebenda 8. 1898.
- Rice, H.*, Observations upon the habit, structure and devel. of Amphioxus lanc. Americ. naturalist. 14, Nr. 1 u. 2. 1880.
- Riddell, W.*, On a hermaphroditic specimen of Amphioxus. Ann. and mag. nat. hist. (9), 9, Nr. 53. 1922.
- Rohde, E.*, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem von Amphioxus. Zool. Anz. 1888.
- (Gleicher Titel, ausführlicher.) Schneiders Zool. Beiträge 2. 1888. Breslau, Kerns Verlag.
- Rohon, J. V.*, Untersuchungen über Amphioxus lanceolatus usw. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss., Wien, math.-naturw. Kl., 45. 1882.
- Rolf, W.*, Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanc. Sitzungsber. d. naturf. Ges. Leipzig 2. 1875.
- (Gleicher Titel, ausführlicher.) Morphol. Jahrb. 2. 1876.
- Rückert, J.*, Über die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1888.
- Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anat. Anz. 7. 1892.
- Salensky, W.*, Etudes anat. sur les appendiculaires I. Oicopleura vanhoeffeni Lohmann. Mém. Ac. Sci. St. Pétersbourg (8), 13, Nr. 7. 1903.
- Samassa, P.*, Studien über den Einfluß des Dotters auf die Gastrulation und die Bildung der primären Keimblätter der Wirbeltiere. IV. Amphioxus. Arch. f. Entwicklungsmech. 7. 1898.
- Sawadsky, A. M.*, Die Entwicklung des larvalen Haftapparates beim Sterlet (Acipenser ruth.). Anat. Anz. 40. 1915.
- Schneider, A.*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere. Berlin 1879. G. Reimer.
- Schneider, G.*, Einiges über Resorption und Excretion bei Amphioxus lanc. Anat. Anz. 16. 1899.
- Schneider, K. C.*, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
- Schultze, M.*, Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon planeri. Gekr. Preisschrift. Haarlem 1856.
- Beobachtung junger Exemplare von Amphioxus. ZwZ. 3. 1851.
- Schultze, O.*, Über den direkten Zusammenhang von Muskelfibrillen und Sehnenfibrillen. Arch. f. mikr. Anat. 79.
- Schultze, P.*, Der Nachweis und die Verbreitung des Chitins. Z. f. Morphol. u. Ökol. 2. 1924.
- und *G. Kunicke*, Zur Mikrochemie tierischer Skelettsubstanzen. Biol. Zbl. 43. 1923.
- Sedgwick, A.*, On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. QJmS. 24. 1884.
- Semper, C.*, Die Stammesverwandschaft der Wirbeltiere und Wirbellosen. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst., Würzburg 2. 1875.
- Seuvertzoff, A. N.*, Zur Entwicklungsgeschichte des Ceratodus forsteri. Anat. Anz. 21. 1902.
- Die Morphologie des Visceralapparates der Elasmobranchier. Ebenda 56. 1923.
- Stuiver, C. Ph.*, Die Tunicaten der Siboga-Expedition. I. Die sozialen und holosomen Ascidien. Siboga-Expedition 56a. 1904.
- Sobotta, J.*, Die Befruchtung des Eies von Amphioxus lanc. Anat. Anz. 11. 1895.
- Die Reifung und Befruchtung der Eier von Amphioxus lanc. Arch. f. mikr. Anat. 50. 1897.
- Söderström, A.*, Gastrula und Protosoma, Planula und Blastopor, Oropoectula und Oropoectus. Zool. Jahrb. Anat. 48. 1926.
- Spemann, H.*, Zur Geschichte und Kritik des Begriffes der Homologie. In: Kultur der Gegenwart III, 4, 1. 1915.
- Zur Theorie der tierischen Entwicklung. Rektoratsrede Freiburg i. Br., 1923.
- Spengel, J. W.*, Beitrag zur Kenntnis der Kiemen des Amphioxus. Zool. Jahrb. Anat. 4. 1890.
- Benhams Kritik meiner Ausgaben über Amphioxus. Anat. Anz. 8. 1893.
- Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfes von Neapel 18. 1893.

- Stannius, K.*, Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Aufl. (Fische). Berlin, Veit & C. 1851.
- Stendell, W.*, Betrachtungen über die Phylogenie der Hypophysis cerebri nebst Bemerkungen über den Neuroporus der Chordonier. Anat. Anz. 45. 1914.
- Zur Histologie des Rückenmarks von Amphioxus. Anat. Anz. 46. 1914.
- Die Hypophysis cerebri. In: Oppels Lehrbuch der vergleichenden mikroskopischen Anatomie der Wirbeltiere, Teil 8. Jena 1914.
- Stiasny, G.*, Studien über die Entwicklung des Balanoglossus clavigerus Delle Chiaje. II. Mitt. a. d. Zool. Stat. Neapel 22. 1914.
- Stieda, L.*, Studien über den Amphioxus lanceolatus. Mém. de l'Acad. imp. des sci. de St. Pétersbourg (7), 19, Nr. 7. 1873.
- Stöhr, Ph.*, Über die Entwicklung der Hypochorda und des dorsalen Pankreas bei Rana temp. Morphol. Jahrb. 23. 1895.
- van der Stricht, O.*, La maturation et fécondation de l'œuf de l'Amphioxus lanc. Arch. de biol. 14, 3. 1896.
- Studnicka, F. K.*, Die lateralen Rumpfmuskeln von Amphioxus. Anat. Hefte 1, Abt., 58. 1920.
- Die Cuticula und die Grenzschichten der tierischen Zellen. Zeitschr. f. Zellforsch. u. mikroskop. Anat. 2, 1925.
- Sundevall, Fr.*, Om Amphioxus lanceolatus. Förhandl. Skandin. Naturf. 1840, 2. Möde, S. 280, gedruckt in Kopenhagen 1841; auch in Vetensk. Akad. Aarsb. i. Zool. 1840—1842, I, S. 286, übersetzt in Okens Isis 1843, S. 290.
- Sunier, A. L. J.*, Les premiers stades de la différenciation interne du myotome et la formation des éléments scléromatiques chez les Acraniens, les Sélaciens et les Téléostéens. Onderzoekingen Zool. Lab. Groningen 2. Leiden 1911.
- Tagliano, G.*, Cons. morph. alle cellule nervose collossali dell' Amphioxus etc. Monit. Zool. Ital. 8. 1897.
- Tattersall, W. M.*, Notes on the Classification and geogr. distribution of the Cephalochorda. Trans. Liverpool Biol. Soc. (1), 17. 1903.
- Cephalochorda collected by Prof. Herdman, at Ceylon, in 1902. In: Herdman, Rep. to the Gov. of Ceylon on the Pearl Oyster Fisheries of the Gulf of Manaar 1. 1903.
- Tretjakoff, D.*, Nervus mesencephalicus bei Ammocoetes. Anat. Anz. 34. 1909.
- Das Nervensystem von Ammocoetes. I. Das Rückenmark. Arch. f. mikr. Anat. 73. 1909. II. Das Gehirn. Ebenda 74. 1909.
- Die zentralen Sinnesorgane bei Petromyzon. Ebenda 83. 1913.
- Ussow, S. A.*, Eine besondere Art der Zellenbildung usw. Zool. Jahrb., Abt. f. Zool. u. Physiol. 42. 1926.
- Veit, O.*, Entwicklungsgeschichtliche und vergleichende Anatomie in ihren Wechselbeziehungen zueinander, erörtert an dem Problem des Wirbeltierkopfes. Anat. Anz. 58. 1924.
- Beiträge zur Kenntnis des Kopfes der Wirbeltiere. II. Frühstadien der Entwicklung des Kopfes von Lepidosteus osseus usw. Morphol. Jahrb. 53. 1924.
- Verstuyvs, J.*, Über die Rückbildung der Kiemenbögen bei den Selachii. Bijdr. Dierk. Nr. 22 (Festnummer). 1922.
- Vogt, C.*, Zoologische Briefe Bd. VI. Frankfurt a. M. 1851.
- Vogt, W.*, Über die Einrollung und Streckung der dorsalen Urmundlippe bei Triton nach Versuchen mit einer neuen Methode embryonaler Transplantation. Verhandl. d. dtsh. zool. Ges. 1922.
- Weitere Versuche usw. Verhandl. d. anat. Ges. 1923.
- Wagner, R.*, Lehrbuch der Zootomie, Teil I, 2. Aufl. 1843.
- Weiss, F. E.*, Excretory tubules in Amphioxus. QJmS. 31. 1890.
- van Wijhe, J. W.*, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung des Selachierkopfes. Amsterdam 1882. Veröff. durch die Kgl. Akad. d. Wissenschaften.
- Über die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorganes der Wirbeltiere. Zool. Anz. 1886, Nr. 238.
- Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. 33. 1889 (a).

- van Wijhe, J. W., Die Kopffregion der Kranioten beim Amphioxus, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. Zool. Anz. 4. 1889 (b).
- Über Amphioxus. Anat. Anz. 8. 1893.
- Beiträge zur Anatomie der Kopffregion des Amphioxus lanc. Petrus Camper 1, 2. Aufl. 1901.
- Die Homologisierung des Mundes des Amphioxus und die primitive Leibesgliederung der Wirbeltiere. Ebenda 4, 1. Aufl. 1906.
- Studien über Amphioxus I. Mund und Darmkanal während der Metamorphose. Verhandl. Kon. Akad. van Wetenschappen (2. Sect.), 18, Nr. 1. Amsterdam 1914 (a).
- On the metamorphosis of Amphioxus lanc. Kon. Ak. van Wetensch. te Amsterdam, Proceedings 16. 1914 (b) (hauptsächlich resümierend).
- On the Nervus terminalis from man to Amphioxus. Ebenda 21, Nr. 1 u. 2. 1918.
- On the anat. of the larva of Amphioxus and the explanation of the asymmetry. Ebenda 21, Nr. 8. 1918.
- On the temporary presence of the primary mouth-opening . . . and three postoral papillae. Kon. Akad. van Wetenschappen Amsterdam, Proceedings 29, Nr. 2. 1926.
- Willey, A., The later larval development of Amphioxus. QJmS. 32. 1891.
- Studies on the Protochordata I. Ebenda 34. 1893.
- Amphioxus and the ancestry of the Vertebrates. New York and London 1894 (a).
- Report on a collection of Amphioxus etc. QJmS. 39. 1894 (b).
- Enteropneusta from the south Pacific etc. In: Willey, Zool. Results from Britain, New Guinea etc., 3, Cambridge 1899.
- Wilson, E. B., On multiple and partial development in Amphioxus. Anat. Anz. 7. 1892.
- Amphioxus and the mosaic theory of development. Journ. of morphol. 8. 1894.
- Wolff, G., Die Cuticula der Wirbeltier-epidermis. Jen. Z. 23. 1889.
- Wolff, M., Bemerkungen zur Morphologie und Genese des Amphioxus-Rückenmarks. Biol. Zbl. 27. 1907.
- Woodland, W. N. F., On the supposed Gnathostome Ancestry of the Marsipobranchii. Anat. Anz. 45. 1914.
- Yarrell, W., History of British Fishes, vol. II. London 1836, S. 468 (mit englischer Diagnose, wiedergegeben bei Goodsir).
- Zarnik, B., Über segmentale Venen bei Amphioxus und ihr Verhältnis zum Ductus Cuvieri. Anat. Anz. 24. 1904.
- Über die Geschlechtsorgane von Amphioxus. Zool. Jahrb. Anat. 21. 1905.
- Über abnorme Lage und Ausbildung der hintersten Gonaden eines Amphioxus. Anat. Anz. 38. 1911.
- Ziegler, A. E., Über die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbeltieren. Verhandl. d. D. zool. Ges. 1892.
- Die phylogenetische Entstehung des Kopfes der Wirbeltiere. Jen. Z. 43. 1908.
- Der jetzige Stand des Kopfproblems. Anat. Anz. 57. 1923—24.
- Zimmermann, Über Kopfhöhlenrudimente beim Menschen. Arch. f. mikr. Anat. 53. 1898.

### Vorwort.

Die Akranierforschung hat sich bekanntlich bisher ganz hauptsächlich auf dem morphologischen Gebiete betätigt. In dem vollständigen Überblick, den die folgenden Kapitel geben wollen, kommen auch die wenig zahlreichen experimentell-morphologischen Ergebnisse zur Sprache, Physiologisches dagegen grundsätzlich nur kurz, sofern überhaupt; in dieser Hinsicht konnte die Arbeit um so eher entlastet werden, als ich unsere physiologische Kenntnis von den Akranieren in meinem Beitrag „Branchiostoma“ zur Grimpe-Waglerschen „Tierwelt der Nord- und Ostsee“ zusammengestellt habe.

Die vorliegende Arbeit war anfangs nur als möglichst präzises kritisches Referat gedacht. Doch blieb es nicht in allen Punkten beim Referat, da ich möglichst jede irgend wesentlichere tatsächliche Angabe über den Lanzettfisch am

Objekt nachprüfte und sich hierbei auch neue Ergebnisse fanden. Mein Material umfaßt Larvenstadien aus dem Ende der Wachstumsperiode sowie alle Stadien von endigender Metamorphose bis zum adulten Volltier; die übrigen Entwicklungsstadien sind bekanntlich in den regulären Planktonfängen seltener vertreten und wurden mir aus Helgoland und Neapel noch nicht zugänglich. Unter den im folgenden verarbeiteten neuen Ergebnissen nenne ich hier besonders: die Struktur der Chorda und ihr gelegentliches kleines Lumen (S. 511); die Lage der Ekto-Entodermgrenze am Hinterrande des Velums (S. 539); segmentale alternierende Ganglienzellenanhäufungen im rostralen Teil der „Hinterhorn“-zellsäule des Rückenmarks (S. 522); Entstehung des Räderorgans und der Geißelgrube des Munddachs (S. 594); Herkunft der Quatrejageschen Körperchen oder peripheren Ganglienzellen im vordersten Spinalnerven (S. 596); physiologische Leberdegeneration unmittelbar nach der Metamorphose (S. 610). — Gleichfalls neu mitgeteilt werden hier Ergebnisse über die dorsalen Segmentalarterien und ihre Kommunikation mit den Scleromyocölien (S. 553), über retroatriale Cölomkanälchen (S. 560), und mehreres über die Boverischen Nephridien; doch habe ich in diesen 3 Punkten, die eine ausführliche Behandlung verlangten, die Arbeit entlastet, indem ich dieselben in einem anderen, gleichzeitigen Manuskripte behandle, das in der Jenaischen Zeitschrift zum Abdruck gelangen wird, und auf das ich somit in der vorliegenden Arbeit verweisen kann (ist inzwischen erschienen: Franz 1926 b).

Morphologie ist bekanntlich nicht nur Beschreibung der Form oder Gestalt, und ein wenig wäre Haeckel mit seiner Einteilung der Biologie in Morpho- und Physiologie schuld an jener Herabdrückung des Goetheschen Begriffes. Morphologie möchte ich auffassen als die Wissenschaft vom Bleibenden der Formen, von dem an ihnen, was den Wechsel der Funktion und Lebensweise überdauert. Diese Begriffsbestimmung entspräche ebensowohl dem Sprachgebrauch der älteren, vorwiegend idealistischen Morphologie wie der heutigen phyletischen Auffassung. Im Ergebnis bleibt die Morphologie nicht beim Ermitteln des Konstanten von Tier zu Tier, sondern unausbleiblich erarbeitet sie auch die Gesetze der Wandlung und bis zu gewissem Grade deren kausales Verstehen. Mit dem phyletischen oder „Entwickelungs“-gedanken hat das kausale Verstehen einst begonnen.

Eine „Morphologie der Akranier“ muß also auch die vergleichende Morphologie der Akranier umfassen einschließlich der phyletischen und genetischen Fragen. Und auch auf diesem großen Gebiete mußte die vorliegende Arbeit sichtlich zu bestimmten Auffassungen, zu Ergebnissen vorzudringen suchen. Hoffentlich ist in ihr mancher Punkt entscheidend geklärt, manche Problemlage weitergeführt.

Nach Beendigung der Arbeit muß ich fast lächeln über meine bei ihrem Anfange zeitweilig gehegte Hoffnung, in ihr die Anatomie und Ontogenie des Branchiostoma lanceolatum so lückenlos und endgültig behandeln zu können, daß wenigstens bei dieser einen Tierspezies, einer der am vollständigsten bekannten von allen, die deskriptive Arbeit sich hiermit in praxi abschließen ließe. Sie wird nie fertig, und nicht dies kann unser Ziel sein! Aber das Ziel vergleichender und phyletischer Morphologie wird sich verschieben und mit dem der neueren

Forschungsrichtungen allmählich übereinkommen, indem die hypothetische Darstellung phyletischer Wandlungen umschlägt in die genetische Erklärung derselben bis zur rein konditionalen Formulierung.

### I. Allgemeine Kennzeichnung.

Die *Acrania* oder *Lanzettfische* (Gattungen *Branchiostoma* [*Amphioxus*] und *Asymmetron*) sind bis knapp fingerlange, schmal lanzettförmige, schlüpfrige, schnell bewegliche, halbdurchsichtige cyclostomenverwandte Chordatiere des marinen Litorals mit persistierender, bis ins vorderste Körperende sich erstreckender Chorda dorsalis; ohne sehr deutlich abgegrenzten Kopfteil und ohne paarige Flossen; ohne Augenpaar, Riech-, Hör- oder statisches Organ und Zunge; ohne Schädel und wirbeltierartiges Hartskelett; ohne einheitliches Herz, mit farblosem Blut ohne eigentliche Blutkörperchen im fast geschlossenen Blutgefäßsystem; mit langem Kiemenspaltengebiet, das hinter einem ähnlich wie bei *Ammocoetes* gelegenen Velum beginnt und samt einem Teil des nutritorischen Darms in einem einheitlichen weiten Raume (Peribranchialraum oder Atrium) unter einer starkwandigen Peribranchialhülle liegt, die jederseits eine ventrolaterale Kante (Metapleurum oder Metapterygium) und an ihrem hinteren Ende auf etwa  $\frac{2}{3}$  der Körperlänge eine ventrale Ausflußöffnung (Atrioporus) für Atemwasser, Nieren- und Geschlechtsprodukte hat; mit einheitlichem unpaarem Flossensaum, der vorn als Rostralflosse die vordere Chordaspitze umsäumend beginnt und den ganzen Rücken (Dorsalflosse) und Schwanz (Caudalflosse) sowie von hier aus die Ventral- und Ventralkante nicht nur bis zum After, sondern (als Ventral-, besser Präanalflosse) bis zum Atrioporus umsäumt; mit subrostralem Mund und linksventral vorn Schwanzende gelegenen After; mit bläschenförmigem, epitheliale Vorderende des Rückenmarks (Stirnbläschen), darin vorn ein Pigmentfleck und hinten Sinneszellen; mit zweizelligen Becheraugen im ganzen Rückenmark und mit wenigen peripheren Sinneszellen, z. B. meist mit Sinnesknospen an den Lippen- oder Präoralantakeln (Cirren); mit scharf ausgeprägter Myomerie und sonstigen, ihr zum Teil gleichzähligen Metamerien, z. B. mit homomyomeren (bei *Asymmetron* links fehlenden) Gonaden in der Peribranchialhülle; mit branchiomeren Kiemenserzen und Nephridien an den zahlreichen, fenestrigitterförmigen Kiemenspalten; mit einschichtiger Epidermis und im allgemeinen auch sonst ziemlich einfachem, epithelnahem Gewebe- und in vieler Hinsicht technisch unvollkommen erscheinendem Organbau, fast geradlinigem Darmtraktus, einfachem, rechts liegendem Leberblindsack, ohne Galle, Milz und Nebenniere, ohne sympathisches Nervensystem, ohne eingesenkte Drüsen; mit linker Geißelgrube am Neuroporusrest (früher Riechgrube genannt, einigen Arten fehlend), rechter entodermaler (*Hatschekscher*) Geißelgrube im ektodermalen Epithel des „Gaumens“ (Munddachs), linkem großem, dicht hinterm Velum in den Darm mündendem (*Hatschekschem*) Nephridium und vielen sonstigen, meist ziemlich versteckten Asymmetrien; diese bestehen zum Teil im Alternieren rechter und linker Metamere, zum Teil rühren sie von den überaus starken Asymmetrien der planktonischen Larven (Mund links; anfangs nur linke, doch zeitweilig nach rechts wandernde Kiemenspalten, usw.) her, zum Teil endlich werden sie erst postlarval wesentlich.

In der Regel getrenntgeschlechtlich, ♂ und ♀ äußerlich und bis auf die Gonaden gleich. Eier sehr klein, pelagisch oder wohl auch auf den Grund sinkend; Befruchtung durch ein gleichfalls sehr kleines Spermium in der Regel sofort nach Ausstoßung aus dem Peribranchialraum; die etwas inäquale Furchung und die Invaginationsgastrula, Rückenmarks-, Chorda- und, vom Alternieren abgesehen, erste Mesodermbildung sind bilateralsymmetrisch; die Anfangsstadien verlaufen in der Eihülle, welche bei etwa 2 Myomeren (Myotomen) gesprengt wird. Die pelagischen asymmetrischen Larvenstadien sind 0,2—4,5 oder (*Asymmetron*) wohl höchstens 10 mm lang; dann erfolgt bei bereits voller Myotomenzahl die bei etwa 8 Kiemenspaltenpaaren vollendete Metamorphose zum mehr symmetrisch ausgeglichenen Lanzettfisch, dessen Kiemenspaltenzahl sich noch stark vermehrt, und der meist im Sande des Meeresgrundes mit herausragendem Vorderende steckt. — In allen wärmeren und gemäßigten Meeren, an den europäischen Küsten bis nördlich des Polarkreises. —

Diese Charakterisierung möchte die notwendigen Bestandteile einer „Diagnose“ umschließen und im übrigen die bekanntesten und bemerkenswertesten Charaktere der Lanzettfische, negative wie positive im Vergleich zu Cyclostomen und Fischen, möglichst in der Reihenfolge der Übersichtlichkeit nennen.

Die *Hatscheksche* Geißelgrube und das *Hatscheksche* Nephridium wurden in die allgemeine Kennzeichnung hier aufgenommen als Beispiele der Asymmetrie und weil sie neuerdings wiederholt von Fernerstehenden verwechselt wurden, endlich wegen der ihnen zugefallenen Rolle in bisherigen phyletischen Hypothesen (Mund = Kiemenspalte usw.).

„Pulsierende Gefäßstämme“ in der allgemeinen Charakterisierung zu nennen, scheint weniger wesentlich, da bekanntlich auch bei den Kranioten wenigstens die Arterien allgemein pulsieren und auch die meisten Venen der Kranioten Muskulatur haben.

### II. Systematik.

Die Systematik, das A und O unserer wie eigentlich jeder Wissenschaft, behandle ich hier am Anfange, weil sie bei den Akranieren noch nicht sehr weit über das Stadium des A oder der Speziesdiagnostik hinausgekommen ist.

Soweit bisher anatomische Untersuchungen an anderen Arten als *Branchiostoma lanceolatum* zu Ergebnissen geführt wurden — und die belangreichste war die von *Andrews* an *Asymmetron lucayanum*, während sonst oft und je länger je mehr Konservierungsmängel bei knappem Material hemmend sind —, hat sich zwischen den einzelnen Arten anatomisch und histologisch viele Übereinstimmung neben wenigen Abweichungen gefunden. Dies, obwohl die Gattungs- und Artunterschiede deutlich sind<sup>1)</sup>. Die Übereinstimmung der Akranier von Art zu Art hält wohl dasselbe Maß inne wie bei anderen Tiergruppen. Was in ihr also zum Ausdruck kommt, ist, daß das, was man in zwei Gattungen oder eine Familie zusammenfassen konnte, zugleich als Ordnung und Klasse dasteht, übrigens bei einer geringen Artenzahl.

Die Umgrenzung der Gattungen ist hier wie überall Sache der subjektiven Einschätzung objektiver Charaktere, hat daher gewechselt und ist bis heute

<sup>1)</sup> Eine Aufzählung der wichtigsten anatomischen Artunterschiede bringt S. 479 ff.

nicht absolut verbindlich, obwohl die unten gewählte Einteilung zur Zeit die empfehlenswerteste sein dürfte.

Die Kenntnis von den Akranieren begann 1774 mit Pallas' Entdeckung des „*Limax lanceolatus*“, der jedoch erst etwa 60 Jahre später von Costa 1834, Yarrell 1836 und anderen wiederentdeckt und morphologisch richtig erkannt wurde, worauf in den anfänglichen 40er Jahren gründliche vorwiegend morphologische Untersuchungen von Goodson 1841, Rathke 1841 und besonders Joh. Müller folgten. Eine Larve der Metamorphoseperiode (noch pelagisch?) wurde 1847 von Joh. Müller (1851) bei Helsingör — einem der südlichsten Fangorte von *Branchiostoma* im Kattegat — ermittelt; 2 Larven der larvalen Wachstumsperiode fischte 1850 O. Schultze (1851) bei Helgoland. Beide Autoren übersahen noch die starke larvale Asymmetrie. Diese wurde erst von Leuckart und Pagenstecher 1858 auf Helgoland an der larvalen Wachstumsperiode erkannt. Die vollständigeren Kenntnis der Embryonalentwicklung begann mit Kowalevsky 1867 (Untersuchungen in Neapel).

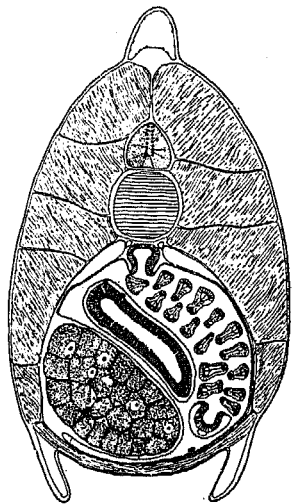


Abb. 1. Querschnitt durch *Asymmetron lucayanum* Andr. im Gona-denbereich.

verbindung übereinstimmen. In gleichem Sinne hat Parker 1904 3 Gattungen: *Branchiostoma*, *Heteropleurum* und *Asymmetron*. Tattersall 1903, Morris und Raff 1909 und ich 1922 ziehen die „Heteropleuren“ zur Gattung *Asymmetron* unter Kürzung und somit Erweiterung der Andreusschen Diagnose derselben. Doch sei ausdrücklich zugegeben, daß dem *Asymmetron lucayanum* eine ausgesprochenere Sonderstellung bleibt, als sie bei anderen Arten bisher nachgewiesen ist.

*Epigonichthys* Peters 1876 wurde zwar für die 1. Art (*cultellus* Peters 1876) der heutigen Gattung *Asymmetron* aufgestellt, aber schon von Günther 1884 mit Recht verworfen, da bei sicher identifizierbarer Artbeschreibung kein wahrer neuer Gattungscharakter erkannt war: vorn hohe Rückenflosse bleibt Speziesmerkmal, medialer After und Fehlen der Schwanzflosse trafen nicht zu.

*Paramphioxus* Haeckel 1893 = Nomen nudum für *Asymmetron bassanum*.

*Dolichorhynchus* Willey 1901 = eigener Gattungsname für die Spezies *indicus* Willey 1901, die sich mit Tattersall der Gattung *Branchiostoma* einreihen läßt.

*Amphioxides* Gill 1895 und Goldschmidt 1905 sind *Asymmetron*-Larven (s. u.).

<sup>1)</sup> Wie schon der Übersetzer einer Arbeit von Fr. Sundevall in der „Isis“ 1843 hervorhob!

<sup>2)</sup> „Amphioxus“ ist ein „colloquial name“ (Willey 1894b) oder Trivialname (Lönnberg).

Noch nicht ins System verarbeiten ließ sich, obwohl Morris und Raff es versuchten, das verschiedenliche Verhalten des Atrialblindsacks (paarig kurz, so bei *As. lucayanum*, bis unpaar sehr lang, so bei *Br. lanceolatum*), da es noch lange nicht bei allen Arten ermittelt ist. — Ob die Geißelgrube („Riechgrube“) am Neuroporusrest vorhanden ist oder fehlt, mag unwesentlicher sein, da sie selbst bei *Br. lanceolatum* in seltenen Ausnahmefällen fehlt (s. im anatomischen Teil).

Dem Stadium des O nähert sich die Systematik der Akranier mit den mir 1923 wahrscheinlich gewordenen phyletischen Entwicklungsrichtungen, wonach vielmyotomige Arten ursprünglicher als wenigmyotomige wären und die Gattung *Asymmetron* polyphyletisch aus *Branchiostoma* entstand (vgl. hierzu auch das Schlußkapitel vorliegender Arbeit, S. 685). Es ist nicht nötig, daraufhin die Gattung *Asymmetron* aufzuteilen, da — abgesehen davon, daß es bisher nicht in verbindlicher Weise möglich wäre — sich dieses Vorgehen nur dann bei einer polyphyletischen Kategorie empfehle, wenn sie von mehreren Kategorien höherer, nicht gleicher Ordnung abstammte (mit Handlirsch und Karny).

Die Artgrenze ist zwar bei vikariierenden Formen, wie *lanceolatum*, *belcheri* und *cari-baeum*, nur die konventionelle, da sie sich auch als geographische Varietäten würden auffassen lassen; sie genügt da dem praktischen Bedürfnis und der Kürze, solange nicht geographische vermittelnde Formen (falls solche bestehen!) vorliegen, da sie keinen Zweifel läßt über die Hinzurechnung eines hinreichend konservierten Exemplars auch bei unbekannter Herkunft. Jedenfalls aber sind innerhalb einer Gattung nicht alle benannten Formen nur „Varietäten“, da manche scharf unterscheidbare Formen nebeneinander leben.

Indem ich für eingehende Artbeschreibungen und vollständige Synonymik und Literatur auf Franz 1922 verweise, bringt der folgende Überblick einen Auszug aus jener Arbeit in Verbindung mit Ergänzungen und Berichtigung einiger Errata. — Die mit \* bezeichneten Arten kenne ich aus eigener Anschauung.

*Acrania* Haeckel 1866. — *Branchiostomidae* Bonaparte 1846 (*Amphioxidae* in B. F. Fries, C. N. Eckström und C. J. Sundevall, Skandinavien's Fiskar, 5. Lief; 1838, S. 120). — Lanzettfische.

Zwei Gattungen:

1. Gonadenreihe<sup>1)</sup> paarig; das rechte und linke Metapleurum endigen symmetrisch dicht hinter dem Atrioporus . . . . . **Branchiostoma.**
2. Gonadenreihe<sup>1)</sup> unpaar, alle Gonaden nur rechts befestigt (Abb. 1 auf S. 478). Nur das linke Metapleurum endigt dicht hinter dem Atrioporus, das rechte geht dort in die unpaare, mediane Ventralflosse (Präanalflosse) über (Abb. 6 auf S. 484). . . . **Asymmetron.**

## 1. Gattung: *Branchiostoma* Costa 1834.

### 1. *Br. \*lanceolatum* (Pallas 1774).

Abb. 2 und 3.

*Limax lanceolatus* Pallas 1774, *Branchiostoma lubricum* Costa 1834, *Amphioxus lanceolatus* Yarrell 1836 usw.

Meist 58—62 Myotome. Die Kammerung der Ventralflosse erstreckt sich, bei jeder Untersuchung ohne Mikroskop, nicht über den After hinaus in die

<sup>1)</sup> Bekanntlich von außen erkennbar.



Caudalflosse hinein. Häufigste Myotomformel etwa  $35 + 15 + 11 = 61^1$ ). Bis 60 mm lang (und nach Willey 1894 bis 8 cm ohne genauere Belege).

In den Meeren um Europa; südwärts bis zur Küste von Algier (lt. Stieda); nordwärts bis Bodö (Norwegen, nördlich des nördl. Polarkreises ca. auf  $67^\circ 20'$  n. Br.). Ostseewärts nur bis zum südlichsten Kattegat. Vom Ufer (selten in der Gezeitenzone) bis in Tiefen von fast 60 m.

*Geographische Variationen.* Worte wie Variation, Varietät, Variante, Abnormität wollen im vorangehenden und folgenden nichts über den Geno- und den Phänotypus präjudizieren. In der Mehrzahl der Fälle zwar würde die Annahme genotypischer Bedingtheit die nächstliegende erscheinen. — Die bedeutendste Körpergröße wird im allgemeinen im Pantano-Salzsee bei Messina erreicht (bis 60 mm Länge), während die Larven dort am kleinsten bleiben. Dies beides könnte rein phänotypisch sein, bei den Volltieren auf reichere Ernährung beruhen, bei den Larven auf Zusammenhängen, die unten (S. 689) erörtert werden. Auch sind die adulten Exemplare von Messina meist etwas dunkel gelblich gefärbt und „strotzend“. Solche liegen mir indessen neben anderen auch von Neapel vor, und dort beruht dies auf Epidermispigmentierung. Bei Helgoland werden nur etwa 47 mm Länge erreicht, mehr wiederum anderwärts.

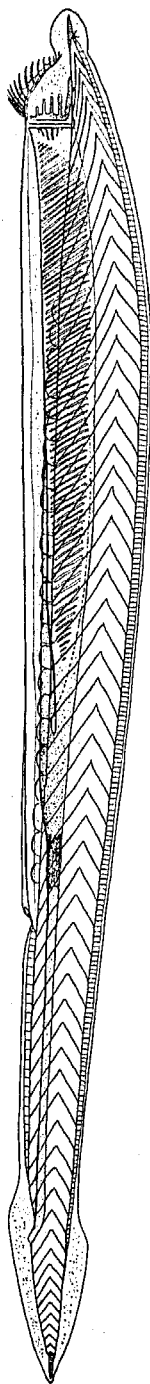
Hierüber sowie Näheres über die horizontale und vertikale Verbreitung, ferner über die Biologie (Laichzeit usw.) und Physiologie s. Franz, „Branchiostoma“, in Grimpe-Wagler, Die Tierwelt der Nord- und Ostsee.

Die Myotomformel  $35 (34-37) + 15 (13-16) + 11 (9-12) = 61 (59-62)$  gilt insbesondere für Messina und Helgoland übereinstimmend, sowohl nach meinen 1923 ausführlich mitgeteilten Zählungen als auch nach erneuten jetzigen. Keins meiner damaligen Exemplare war ganz sicher von Neapel, einige aber „wahrscheinlich“, und nicht nur diese zählten ebenso, sondern auch schon Lankester zählte an Neapler Stücken  $35-36 + 16-14 + 10-13 = 61-62$ . Demnach ist es mir sehr auffallend, daß ich jüngst an 8 im September 1925 aus Neapel erhaltenen großen, bis 48 mm langen Stücken nur zähle:

1. $32 + 15 + 12 = 59$	5. $33 + 14 + 11 = 58$
2. $32 + 15 + 11 = 58$	6. $32 + 15 + 11 = 58$
3. $32 + 15 + 10 = 57$	7. $32 + 15 + 10 = 57$
4. $32 + 16 + 10 = 58$	8. $33 + 15 + 11 = 59$

<sup>1)</sup> D. h. 35 „präatrioporische“ Myotome bis einschließlich desjenigen, dessen ventraler Rand auf die hintere Atrioporuslippe fällt, dahinter 15 „präanale“ Myotome bis einschließlich desjenigen, dessen ventraler Rand auf die hintere Afterlippe entfällt, endlich 11 postanale Myotome, insgesamt 61. Stets nahm ich die Zählung auf der linken Körperseite vor, da in ihr der After liegt; auf der rechten Seite kann infolge des um  $\frac{1}{2}$  Myotombreite nach hinten verschobenen Lage der rechten Myotome auf das präatrioporisches Gebiet eins weniger entfallen und aufs postanale eins mehr als links.

Abb. 2. *Branchiostoma lanceolatum* (Pallas) mit eingezeichnetem Darmtraktus und Gonaden. Die leichte Körperkrümmung möglichst natürlich. 4 : 1.



also nur  $32-33 + 14-16 + 10-12 = 57-59$ , m. a. W. daß hier Lanzettfische vorlagen mit geringerer Myotomzahl des Atrialteils, als sonst je bei dieser Spezies gefunden, und als die sonst mir jetzt vorliegenden. Dieser Fang der Neapler Station scheint also in eine hierin von der Norm abweichende Population hineingegriffen zu haben. Ich stelle diese Tatsache ohne die Möglichkeit einer näheren Erklärung hin<sup>1)</sup>, und sie beleuchtet das mitunter auch bei anderen Spezies (*Br. caribaeum*, *As. cultellus* und *luccayanum*) festgestellte, vereinzelte Vorkommen von bestimmt aus der Norm herausfallenden, verminderten Myotomzahlen. —

Den Lanzettfisch des Schwarzen Meeres, welchen nach brieflicher Mitteilung Prof. Nikitins schon Kowalevsky gekannt und als dem von Neapel ähnlich<sup>2)</sup> bezeichnet hat, und mit dem G. Schneider arbeitete, erhalte ich soeben erst von Prof. Nikitin (Sewastopol) in 8 Exemplaren. Diese haben folgende Länge und Myotomzahlen:

Nr.	Länge (mm)	Myotomformel	Fangort, Tiefe, Datum, Fixierung
1	29	$35 + 15 + 10 = 60$	Neben dem Vorgebirge Fiorent, 21 m; 2. IX. 1925. Bouinsche Flüssigkeit.
2	30	$34 + 14 + 11 = 59$	
3	32	$35 + 14 + 11 = 60$	Ebendaher, 16 m; 2. IX. 1925. Gilsonsche Flüssigkeit.
4	30	$35 + 13 + 11 = 59$	
5	27	$35 + 14 + 12 + 61$	
6	23	$34 + 14 + 11 = 59$	
7	25	$34 + 15 + 12 = 61$	Bei Sewastopol, 24 m; 27. IX. 1925. Formol-Alkohol.
8	26	$35 + \frac{14}{13} + 12 = \frac{61}{60}$	
9	17	$34 + 13 + 13 = 60$	

Diese Exemplare sind demnach den gewöhnlichen des Mittelmeeres, des Atlantischen Ozeans und der Nordsee gleichzählig. Dagegen weichen sie übereinstimmend (soweit es nicht der Konservierungszustand an einzelnen verundeutlicht zu haben scheint) von jedem bisherigen *Br. lanceolatum* ab durch längliche Rostralflosse, durch kräftige Flossenstrahlen auch in den vordersten Kammern der Dorsalflosse, in denen sie bis etwa zur 24. Kammer stets der Hinterwand angelehnt erscheinen, ferner durch meist vollständig glatt erscheinende, doch in einem Falle sehr kleine Sinnesknospen erkennen lassende (etwa 34) Präoral-tentakel<sup>4)</sup> (Abb. 3) und durchschnittlich etwas sanfteres Ansteigen des dorsalen und ventralen Lappens der Caudalflosse, indem beide sich meist etwa 1, auch 2 Myotombreiten weiter vorn als bei *lanceolatum* herauszuheben beginnen. Die übrigen äußerlich erkennbaren Merkmale stimmen mit *Br. lanceolatum* überein. Inwieweit die Flossenstrahlen paarig oder unpaar sind, konnte äußerlich nicht unterschieden werden. Gonaden (auf beiden Seiten) läßt nur Nr. 8 erkennen

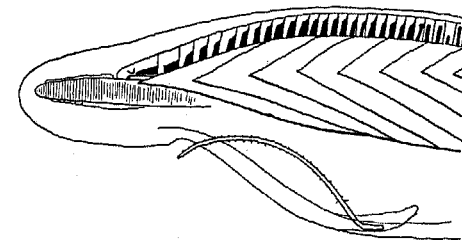


Abb. 3. *Branchiostoma* aus dem Schwarzen Meere, Vorderende. Von den Präoralcirren ist nur einer gezeichnet.

<sup>1)</sup> Einige 30 Neapler Exemplare vom Juni 1926, 40—54 mm lang, zählen wieder wie gewöhnlich.

<sup>2)</sup> Oder, wie mir Prof. Nic. Lignau (Odessa) schreibt: als dem des Mittelmeeres identisch.

<sup>3)</sup> Eine Abnormität: zwei linke Myotome in ihrer Ventralhälfte zu einem vereinigt, wie in Abb. 6 gezeichnet. Dies kommt also ab und zu vor. Auf der rechten Seite sind beide entsprechenden Myotome vollständig.

<sup>4)</sup> Zwar weiß ich aus wiederholten Beobachtungen an lebenden *Br. lanceolatum*, daß diese Sinnesknospen bei moribunden Tieren sich einebnen, also für äußere Betrachtung schwinden; doch scheint dieser Fall hier nicht vorzuliegen.

und zwar anscheinend auf dem Zustande früher Anlage, nämlich sehr klein und auf dem ventralen Grenzpunkt zwischen je 2 Myotomen gelegen, es sind anscheinend links 19 auf Myot. 10/11 und folg., rechts 20 auf Myot. 11/12 und folg. — Es ist kein Zweifel, daß diese Merkmale trotz *lanceolatum*-gleichen Myotomzahlen in anderen Fällen die Aufstellung einer eigenen Spezies nach dem oben entwickelten praktischen Gesichtspunkte veranlassen würden. Soll aber die gegenwärtige Artengrenzung *praktischem Bedürfnis* genügen, so scheint es mir im vorliegenden Falle besser, von der Schaffung eines neuen Namens vorläufig abzusehen, da ein, wie man hoffen muß, in absehbarer Zeit erfüllbares und daher stärkeres Bedürfnis hier zunächst die Ermittlung der zwischen Sewastopol und Messina vorkommenden *Branchiostoma*-Formen ist. — Zur anatomisch-histologischen Untersuchung dieser *Branchiostoma*-Form entschloß ich mich nicht, da, wie ich erfahre, solche am Fangorte geplant sind. — (Geschrieben am 12. I. 1926.)

### 2. *Br. \*caribaeum* Sundevall 1853.

*Br. muelleri* Kroyer (nomen nudum in J. Müller 1844, S. 8, Fußnote 3).

*Br. lanceolatum*, M. Schultze, Sitzungsber. d. niederrhein. Ges. f. Naturk. 1862, S. 147.

Selten 48 (27 + 12 + 9), meist 57—60 Myotome, Caudalflosse länger als bei *lanceolatum*, indem ihr dorsaler Lappen sich vor der Vertikalen durch den After aus der Dorsalflosse erhebt, noch weiter vorne der ventrale. (Mitunter sind die Flossenstrahlen der Dorsal- und Ventralflosse verkümmert.) Häufigste Myotomformel etwa 35 + 14 + 9 = 58. Bis 62 mm lang.

Ostküsten Amerikas nordwärts bis Beaufort, Nord-Carolina (ca. 34°40' n.Br.) (Lönnberg), südwärts bis zur Mündung des La Plata nachgewiesen, auch an den westindischen und (G. H. Parker 1908) Bermudainseln.

### 3. *Br. \*belcheri* Gray 1874.

*Br. japonicus* Willey 1897.

*Br. nakagawae* Jordan und Snyder 1901.

63—66 Myotome, Rostralflosse länglicher als bei *Br. lanceolatum*; häufigste Myotomformel etwa 37 + 17 + 10 = 64. Bis ca. 70 mm lang, doch nur ausnahmsweise, meist kleiner, bis ca. 56 mm.

Indopazifisch: Ostküste Afrikas (Bagamoyo [Franz 1922]); Küsten von Vorder- wie Hinterindien und indischen Inseln (Ceylon, Borneo, Philippinen und südwärts bis zur Prince of Wales-Insel an der Nordspitze Australiens), Küsten von Südchina unweit Amoy<sup>1)</sup>, Küsten von Japan nordwärts bis Misaki (Sagamibay, ca. 35° 10' n. Br.). Larven bei Singapore (Bedford 1900) im November, nicht im Juni.

### 4. *Br. \*haeckelii* Franz 1922.

Abb. 4.

*Br. lanceolatum*, Tattersall 1903.

59—61 Myotome, also etwa die gleiche Zahl wie bei *Br. lanceolatum*, doch ist die Rostralflosse länglich wie bei *Br. belcheri*, der After erschien stets als

<sup>1)</sup> Hier liegt nämlich nach F. S. Light (Science Bd. 58, 1923) die Fischereibevölkerung eines 6 englische Meilen langen Küstenstreifens bei Liuwutiu ausschließlich dem Dresehen von Lanzettfischen ob, die vom Menschen als Nahrung verwendet, auch getrocknet verschickt werden, und die ich nach den vorliegenden Angaben nur zu *Br. belcheri* rechnen kann (39 + 17 + 9 Myotome, 20 Paar Cirren, 20 Paar Gonaden).

senkrecht weit nach unten hervorragende kleine Röhre, von der Caudalflosse beginnt auch der ventrale Lappen erst am After, und die Kammerung der Ventralflosse erstreckt sich deutlich, obwohl unregelmäßig und ohne Flossenstrahlen, in die Caudalflosse hinein. Postatrioporisches Coecum unbekannt. Häufigste Myotomformel etwa 36 + 12 + 12 = 60. Bis 41 mm lang.

Gonaden wurden von Tattersall rechts und links stets in gleicher Anzahl (21—24) gezählt, statt, wie meist bei anderen Arten, rechts zahlreicher als links.

Bei Ceylon.

### 5. *Br. \*elongatum* (Sundevall 1852).

? *Br. capense* Gilchrist 1902 (74—76 Myot., etwa 47 + 18 + 10, vorderer Pigmentfleck nie bemerkbar gewesen, bis 63 mm lang; Südafrika).

? „*Br. californiense*“? Tattersall 1903 (40 + 20 + 12 = 72 Myot., vorderer Pigmentfleck deutlich; 42 mm lang; Ceylon).

77—80 Myotome. Körper sehr gestreckt und schmal, Präoralantakeln etwas klein, vorderer Pigmentfleck oft undeutlich bis unkenntlich. Postatrioporisches Coecum unbekannt. Häufigste Myotomformel etwa 49 + 19 + 11 = 79. Bis 60 mm lang.

Gonaden mitunter links bedeutend zahlreicher als rechts, wohl öfter jedoch ebenso wie bei den meisten anderen Arten rechts etwas zahlreicher als links.

Westküste Südamerikas (Chile, Peru).

### 6. *Br. \*californiense* J. G. Cooper 1868.

*Br. elongatum*, Eigenmann 1892.

64—69, auch bis 73 Myotome, Körper gleichfalls ziemlich gestreckt, doch meist kräftig und groß, vorderer Pigmentfleck wohl oft undeutlich oder fehlend, die Präoralantakeln tragen im Gegensatz zu denen der vorerwähnten und meisten folgenden Arten keine oder nur vereinzelt schwächliche Sinnesknospen. Postatrioporisches Coecum unbekannt. Häufigste Myotomformel etwa 40 + 18 + 9 = 67. Bis 74 mm lang.

Küste von Californien.

### 7. *Br. indicum* (Willey 1901).

Abb. 5.

69—71 Myotome; Rostralflosse variabel, doch stets sehr lang (= 4—6 vordere Myotombreiten). (Ventralflosse nach Tattersall

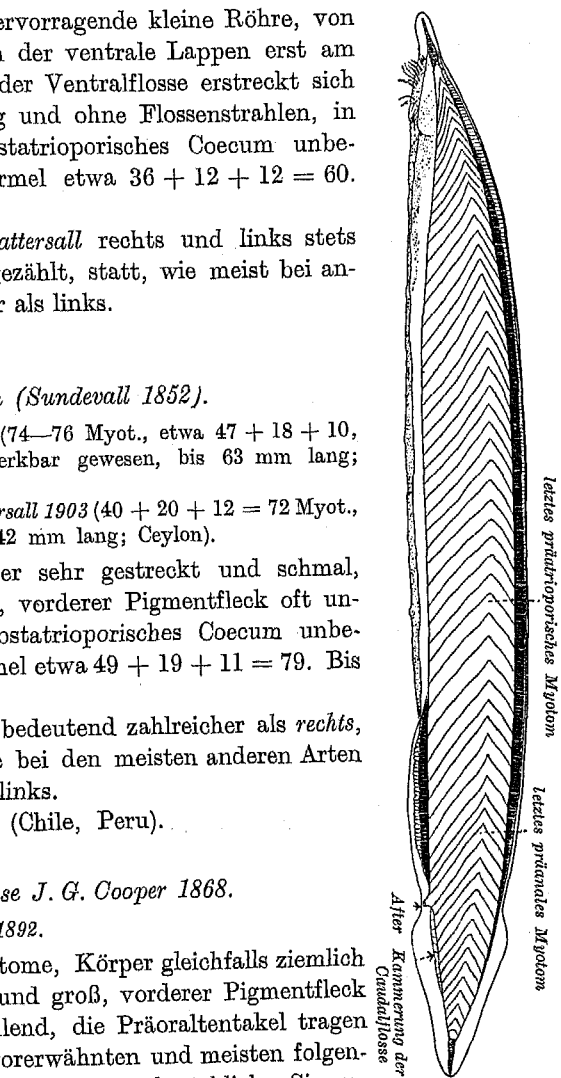


Abb. 4. *Branchiostoma haeckelii* Franz. 4 : 1. Aus Franz 1922.

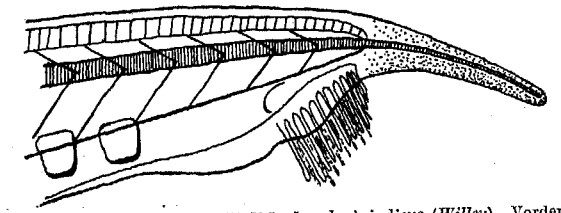


Abb. 5. *Branchiostoma (Dolichorhynchus) indicum* (Willey). Vorderende. Nach Tattersall 1903.

mit paarigen Flossenstrahlen, wie gewöhnlich.) Postatrioporisches Coecum unbekannt. Gesamtlänge bis 36 mm.

Küsten von Vorderindien und Ceylon.

2. Gattung: *Asymmetron* E. A. Andrews 1893 emend. Tattersall 1903.

1. *As. \*bassanum* (Günther 1884).

Abb. 6.

? *Amphioxus lanceolatus* in Hasse, Morphol. Jahrb. 1. 1876.

70—78 Myotome. Caudalflosse hinten anscheinend sanft gerundet ohne die sonst häufige Schweifung. Flossenstrahlen oft schwer erkennbar. Häufigste Myotomformel etwa  $44 + 16 + 14 = 74$ . Bis 50 mm lang. Postatrioporisches Coecum des Atriums nach Morris und Raff paarig, der rechte Arm fast bis zum After reichend, der linke kürzer<sup>1)</sup>.

Bass-Straße (Südaustralien).

Nach Morris und Raff soll die Rostralflosse in der Gegend des Neuroporusrestes und vorderen Pigmentflecks viel Epidermispigment (wie die Autoren sagen: Pigment in der „Cuticula“) enthalten. Wenn dies häufig ist, obwohl ich es nicht bestätigen konnte, so dürften Hasses Exemplare von den Fidshi-Inseln auch zu dieser Spezies gehört haben.

2. *As. hectori* (Benham 1901).

84—85 Myotome [ $53 + 19 (20) + 12$ ]. Rechte Wange nach Benham ausgedehnter als linke, ihre Präoralzirren kürzer als die linken. (Coecum unbekannt.) Bis 49 mm lang.

Avenui an der Ostküste der Nordinsel von Neuseeland.

3. *As. cingalense* (Kirkaldy 1895).

61—64 Myotome, meist  $35 + 16 + 8$ . (Coecum unbekannt.) Bis 36 mm lang.

Ceylon.

4. *As. maldivense* (Cooper 1903).

? *Heteropleurum agassizii* Parker 1904 ( $45 + 15 + 10 = 70$  Myotome, schlank, Umriß rein lanzettlich, Chorda vorn stumpf, Ventralflosse ohne Kammern und Flossenstrahlen, Malediv-Inseln).

? *Heteropleurum parvum* Parker 1904 ( $40 + 18 + 10 = 68$  Myotome, Umriß ähnlich wie bei *agassizii*, Chorda gleichfalls vorn stumpf. Ventralflosse mit unpaaren Flossenstrahlen. Bis 12,5 mm lang. Maledivinseln).

? *Branchiostoma pelagicum*, Parker 1904. (9 mm lang,  $46 + 10 + 11 = 67$  Myotome, Maledivinseln).

? *Amphioxides valdiviae* Goldschmidt 1905 und 1910: 5—10 mm lange pelagische Larven mit 67—70 Myotomen, davon 11—14 postanal. Schon bei 7,5 mm Länge manchmal Gonaden erkennbar.

<sup>1)</sup> Bei den übrigen Arten unpaar und wie bei *Br. lanceol.* beschaffen, soweit es bekannt ist, und soweit ich nichts Gegenteiliges erwähne.

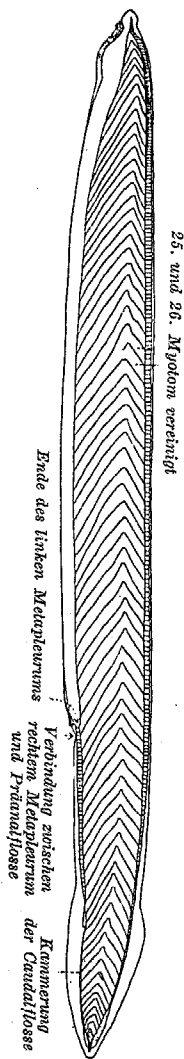


Abb. 6. *Asymmetron bassanum* (Günther). 3 : 1. Aus Franz 1922.

Zwischen den Wendekreisen im Atlantischen Ozean, bei Teneriffa und Senegambien, ferner im Indischen Ozean bei den Chagosinseln, westlich der Seychellen, bei Sumatra.

? *Amphioxides valdiviae*, Gibson 1909/1910: 7,4—10,25 mm lange, meist pelagisch gefischte Larven mit 69—70 Myotomen, davon 11—15 postanal, gefischt bei den Chagosinseln und bei den Farquharinseln im Indischen Ozean. Oberfläche bis 250 Faden Tiefe.

70—76 Myotome, meist  $45 + 16 + 12 = 73$ . Vorderende der Chorda stumpf, ähnlich wie oft bei der folgenden Art. Dorsalflosse ähnlich wie oft bei der folgenden Art vorn mit sehr hohen Flossenkammern. Caudalflosse wenig scharf umgrenzt. Ventralflosse mit unpaaren Flossenstrahlen, während bei den übrigen Arten die Ventralflosse paarige Flossenstrahlen zu haben pflegt (sofern überhaupt welche<sup>1)</sup>). Bis 30 mm lang. Die Atriocölotrichter sollen fehlen (?). Leberblindsack kurz (9 Myotombreiten, d. i. nicht sehr kurz!). Coecum unbekannt. Die Rostralflosse soll mit der linken Wange verbunden sein (anscheinend Schreibfehler statt: rechten [wie allgemein]).

Indischer Ozean: Maledivinseln (F. Cooper 1903, Parker 1904) und Lakkadivinseln und Zanzibar (F. Cooper 1903).

Gibson meint die Larvenform „*Amphioxides valdiviae* Goldschm.“ zu den in obiger Synonymie genannten Spezies *agassizii* oder *parvum* rechnen zu dürfen. (Sofern dies voll zuträfe, was noch nicht feststeht, kämen diese — wie ich vermute mit *maldivense* identischen — Arten auch im Atlantischen Ozean vor!)

5. *As. \*cultellus* (Peters 1876).

Abb. 7, 8 und 9.

*Epigonichthys cultellus* Peters 1876.

... *cultellum* (sprachlich falsch) bei mehreren Autoren.

Selten 48 Myotome ( $26 + 15 + 7$ ), meist 50—57 Myotome (vielleicht am häufigsten etwa  $31 + 12 + 9 = 52$ ).

Die Charaktere dieser Spezies scheinen stark zu variieren, daher hier 3 Abbildungen.

<sup>1)</sup> In günstigen Fällen erkennt man ohne Querschnitte einfach durch Blick auf die Ventralante, ob die Flossenstrahlen paarig oder unpaar sind.

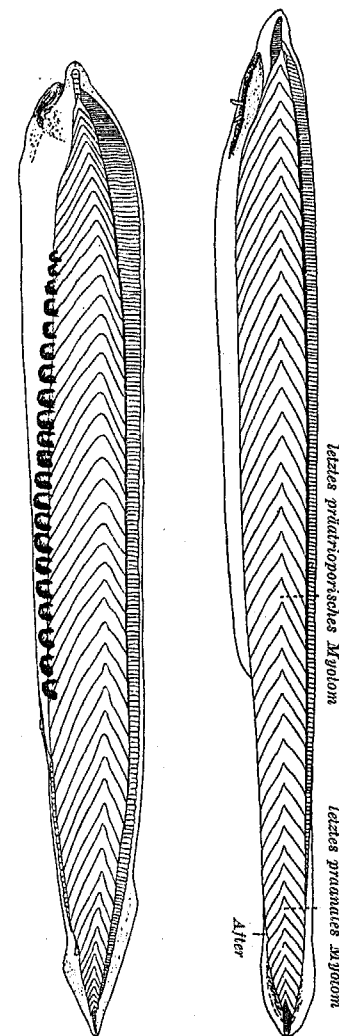


Abb. 7.

Abb. 8.

Abb. 7. *Asymmetron cultellus* (Peters), ca. 3 : 1. Aus Franz 1922.

Abb. 8. *Asymmetron*, wahrscheinlich *cultellus*, mit nur 48 Myotomen und wenig ausgesprochenen Speziescharakteren, ca. 8 : 1. Aus Franz 1922.

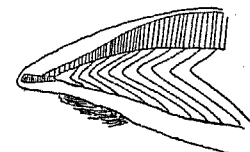


Abb. 9. Vorderende von *Asymmetron cultellus* mit weniger stark ansteigender Rückenflosse, ca. 5 : 1. Aus Franz 1922.

Die Geißelgrube am Neuroporusrest fehlt. Dorsalflosse manchmal besonders am Vorderende sehr hoch, mitunter von der Rostralflosse abgesetzt, ihre größte Höhe liegt stets etwa über dem 10. bis 15. Myotom oder weiter vorn. Vorderende der Chorda oft keulenförmig verdickt, manchmal jedoch (Abb. 8) nicht. Dorsalflosse mit höchstens sehr kurzen, Ventralflosse ohne Flossenstrahlen in den Kammern. Postatrioporisches Coecum unpaar und wie bei *Br. lanceolatum*. Bis 40 mm lang (Franz 1922), oft kleiner.

Von Ostafrika (Bagamoyo, Franz 1922) bis Vorderindien und Ceylon, sowie an den Sundainseln (Ternate bei Halmahera [F. Römer 1869], Sumatra [Franz 1923]) und rund um Australien.

Larven (bis 7,2 mm lang) mit halboval-förmiger Rostralflosse (die bei Larven von *Br. lanceolatum* spitz ist). (Franz 1922.)

#### 6. *As. \*lucayanum* Andrews 1893.

Abb. 10—14.

*As. caudatum* Willey 1897 und 1902. Louisiade-Archipel s.-ö. von Neuguinea.

? *As. orientale* Parker 1904: 63—69 Myotome, meist etwa  $44 + 10 + 12 = 66$ , Schwanzfaden von der übrigen Caudalflosse nicht scharf abgesetzt; bis 18 mm lang; Malediv-Inseln.

? *As. macricaudatum* Parker 1904: 58—66 zählbare und (angeblich) dahinter nicht zählbare kleine Myotome, meist etwa  $43 + 5 + 14 + = 62 +$ , Schwanzfaden wie bei *lucayanum*. Bis 14 mm lang; Floridaküste.



Abb. 10. *Asymmetron lucayanum* Andr., ca. 3 : 1. Aus Franz 1922.

*As. lucayanum*, Franz 1923: 62—67 Myotome, meist etwa  $44 + 9 + 12 = 65$ , von Mindoro (Philippinen).

? *Branchiostoma pelagicum* Günther 1839: Larve, 67 Myotome, davon 15 postanal (35 präatrial?), 10 mm lang, aus Schleppnetzfang nördlich Honolulu (Pazifischer Ozean), = *Amphioxides pelagicus* Günther bei Gill (Americ. naturalist 29. 1895).

? „*Pelagic Larvae*“, F. Cooper 1903, 60—61 Myotome, 5,75—6,5 mm lang, Maledivinseln.

? *Branchiostoma pelagicum*, Tattersall 1903: 65—67 ( $46 + 10 + 11$ ) Myotome, bis 9 mm lang, teils aus Schleppnetz zwischen Perim und den Maledivinseln, teils aus Planktonnetz bei den Maledivinseln.

? *Amphioxides pelagicus* Goldschmidt 1905 und 1910: pelagische Larven, 67 Myotome, davon 14—15 (nach der Abbildung [1905] nur 11) postanal; bis 10 mm lang; vereinzelt mit Gonaden; im Atlantischen Ozean z. B. im Golf von Guinea, im Indischen nördlich der Cocosinseln, im Bengalischen Busen, westlich der Seychellen, zwischen Seychellen und Zanzibar, östlich Ras Hafun (Ostafrika).

? *Amphioxides stenurus* Goldschmidt 1905: pelagische Larven, 70 Myotome, davon 15 postanal; bis 10 cm lang; zwischen Seychellen und Zanzibar.

*Amphioxides pelagicus* = *stenurus*, Gibson 1909/1910: pelagisch gefischte Larven (nebst vereinzelt metamorphosierten Stücken) von 3,9—9,5 mm Länge, mit 62—68 Myotomen, davon 11—17 postanal gezählt, von nahezu denselben Stellen wie des gleichen Autors *Amphioxides valdiviae* und bei Mauritius, aus Tiefen bis zu 600 Faden.

62—68, auch bis 71 Myotome. Geißelgrube am Neuroporusrest fehlt. Schwanzteil in einen linealischen langen „Schwanzfaden“ ausgezogen. Ventralflosse

ohne Kammern und Flossenstrahlen. Präoralantakelapparat (s. Abb. 12) ziemlich weit hinten gelegen, so daß er erst unter der 9. oder 10. Myotomspitze endigt. Die Präoralantakel sind ohne Papillen (Sinnesknospen); die mittleren (ventralen) sind schwimnhautartig untereinander verbunden, nur das ventralste (Tentaculum impar) ist wieder frei. Meist etwa  $44$  (selten  $40$ ) +  $9$  +  $12$  Myotome. Bis 30 mm lang. Postatrioporisches Coecum des Atriums paarig und kurz (hierzu Abb. 11). — Nephridien sollen nach F. Cooper fehlen (? ?).

Im Atlantischen und Indopazifischen Ozean. Atl.: Bahama-inseln (Andrews 1893), Harringtonsund bei der Bermudainsel Trunk-Island (Parker 1908). Indopac.: Zanzibar und Maledivinseln (F. Cooper und Punnett 1903), Louisiade-Archipel (Willey), Philippinen (Franz); dazu die übrigen in der Synonymie mit ? angeführten Arten, deren Zugehörigkeit im wesentlichen kaum zweifelhaft ist.

*As. caudatum* soll sich nur durch schärfer abgesetzte Rostralflosse unterscheiden, schon Willey erkannte 1902 die Artselbständigkeit nicht an. Meine Exemplare von den Philippinen weichen von den



Abb. 11. *As. lucayanum*, Querschnitt über dem Atrioporus. Nach Andrews 1893.

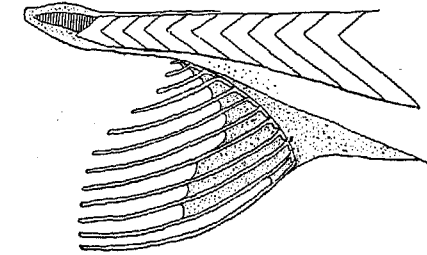


Abb. 12. *Asymmetron lucayanum*. Vorderende, vergrößert.

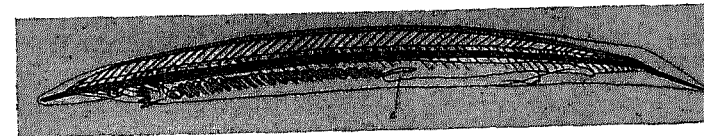


Abb. 14. *As. lucayanum*, Larve. Leberblindsack (c) noch kurz. Nach Andrews 1893.

Abb. 13. „*Amphioxides pelagicus*“, wahrsch. = Larve von *Asymmetron lucayanum*. 9 mm lang. Flossenstränge der Schwanzflosse etwas zu wenig zahlreich; scheinbare Kammerung der Ventralflosse trügerisch. Nach Gibson 1909/10.

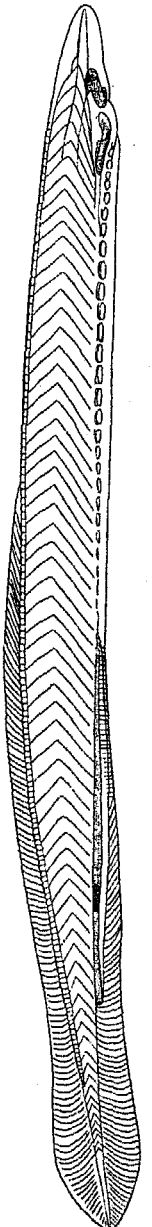


Abb. 13.

Andrewsschen von den Bahama-inseln in keinem entscheidenden Punkte ab. Die Zugehörigkeit der Arten *orientale* und *macricaudatum* (s. o.) erscheint mir sehr wahrscheinlich. Auch dürfte Gibson mit Recht eingehend darlegen, daß „*Amphioxides pelagicus*“ und „*stenurus*“ hierher zu zählen sind, wenigstens für die Mehrzahl der so benannten Exemplare.

Die Metamorphose kann demnach auf verschiedenem Größenstadium erfolgen: wir haben einerseits bis reichlich 10 mm lange Larven („*Amphioxides*“), andererseits metamorphosierte Tiere, d. h. mit beiden Kiemenspaltenreihen, von 8 mm Länge (*Gibson*).

Wie schon *Andrews* zeigte, haben Larven den Schwanzfaden noch nicht. Vgl. Abb. 13 und 14, letztere Abbildung zeigt auch den bei so jungen Stücken (wie bei anderen Arten) noch kurzen Leberblindsack. Gonaden sind mitunter bei 6 mm langen Larven (*Andrews*) oder bei 9–10 mm langen („*Amphioxides*“) erkennbar, nach *Goldschmidt* sogar bis „nahezu reife“ (?), nach *Gibson* indessen nur auf dem Entwicklungsstadium, auf welchem sie noch durch einen Stiel mit dem Muttersegment verbunden sind. Dies dürfte die Norm für diese Spezies sein, die somit immerhin, wie vielleicht auch andere *Asymmetron*-Arten (s. „*Amphioxides valdiviae*“, S. 484), die Gonaden früher erkennen läßt als unser *Branchiostoma lanceolatum*, denn bei diesem fand man vor der Metamorphose noch nicht einmal die Urgeschlechtszellen.

*Asymmetron lucayanum* ist die einzige sicher im Atlantischen und Indopazifischen Ozean vorkommende Akranierart und die einzige manchmal als Volltier (*Andrews*) pelagisch gefischte.

#### Incertae sedis.

##### 1. *Branchiostoma lanceolatum*, *Andrews* 1893.

36(–37) + 13(–16) + 13(7–15) Myotome. Bis 53 mm lang. Chesapeake-Bay, Ostküste von Nordamerika.

Die Originalstücke sind nach brieflicher Mitteilung von Prof. *E. A. Andrews* nicht mehr auffindbar, demnach ist hier einstweilen nichts Näheres zu ermitteln.

##### 2. *Branchiostoma pelagicum*, *F. Cooper* 1903.

Ca. 60 Myotome. 21 mm lang.

#### Geographische Verbreitung.

Die am weitesten polwärts reichende Spezies ist *Branchiostoma lanceolatum*. Sie verträgt demgemäß in Behältern mehr Kälte als das von *Parker* 1908 daraufhin untersuchte *Br. caribaenum*.

Weitere Betrachtung der geographischen Verbreitung s. *Franz* 1922.

Phylogenetische Betrachtungen, die sich aus der Kenntnis der Systematik ergeben, s. ebenfalls dort, ferner im Schlußkapitel (S. 690) der vorliegenden Arbeit.

### III. Anatomie.

Aus praktischem Grunde behandle ich die Anatomie vor der Ontogenie, weil in jener oder am relativ stationären Zustand des Tieres die meisten Organbegriffe geprägt worden und sie am bekanntesten sind, und weil der fertige Bau sich auch beim Lanzettfisch noch nicht in jeder Einzelheit ontogenetisch entwickeln läßt. Die älteren Autoren machten es nicht anders, wenn sie erst die „Entwicklung“, dann den „Bau“ eines Tieres beschrieben, denn ginge wirklich jene in diesen vollständig über wie in der Natur, so wäre die Zweiteilung nicht gegeben.

Unsere Kenntnis der Akranier-Anatomie beruht ganz hauptsächlich auf Untersuchungen an *Br. lanceolatum*. Untersuchungen an anderen Arten bezogen sich bisher ausschließlich auf relativ Größeres und ergaben hierin, wie schon gesagt, auffallend viel Übereinstimmung neben wenigen Abweichungen. Daher

liegt der folgenden Darstellung *Br. lanceolatum* zugrunde und sind, soweit es nicht besonders gesagt werden wird, bei den anderen bisher bekanntgewordenen Arten wohl keine Abweichungen zu gewärtigen.

Für die Reihenfolge der Darstellung gehe ich nur nach dem praktischen Gesichtspunkt, daß Übersichtlichkeit gewahrt und Wiederholungen möglichst vermieden werden sollen.

Der Bau von *Branchiostoma* ist bekanntlich dem der Cyclostomen und Fische in zahlreichen Punkten homolog bei größerer Einfachheit, daher läßt er sich größtenteils mit den bei diesen Tieren geprägten Begriffen beschreiben. Doch werde ich mir Begriffe, deren Berechtigung nach dem Gesichtspunkte der Homologie beim Lanzettfisch irgend zweifelhaft sein kann, wie „Gehirnbläschen“, „Nervus terminalis“, „Mandibularhöhle“, „Tremostoma“ u. dgl., im beschreibenden Teile versagen oder sie nur zur Verständigung nebenher erwähnen. Das Ziel des Kapitels Anatomie ist jedenfalls reine Beschreibung, nicht Vergleichung; Vergleichung wird nur wiederum zur leichteren Verständigung gelegentlich herangezogen.

Die wesentlichste gröbere Komplikation gegenüber dem Fischkörper bedingt

#### 1. Der Peribranchialraum (das Atrium).

Dennoch läßt sich die im wesentlichen von *Rolph* 1875 und 1876 klargestellte Peribranchialhülle (Abb. 20 *Pb*) mit ihrer hinteren Öffnung, dem Atrioporus, abgesehen von ihrer bedeutenden Länge und trotz fraglicher Homologie, zu Beschreibungszwecken noch immer vergleichen mit den Kiemendeckeln der Fische, „besonders derjenigen, die nur einen einzigen unpaaren Porus respiratorius besitzen, wie die *Symbranchus*“ (*Joh. Müller*): an ihrer Innenseite hat sie Epidermis, und der von ihr umhüllte „Kiemendarm“ ist wie beim Fisch mehr als „Darm“, eher ventrale Halshälfte, jedenfalls ein Rumpfteil mit Ento- und Mesoderm und Epidermis. Bekanntlich enthält hier das Mesoderm des Lanzettfisches wesentliche miteinander zusammenhängende Cölombestandteile als Reste der einheitlichen Leibeshöhle, die bei den Kranioten mit Ausnahme der Cyclostomen im erwachsenen Zustande völlig geschwunden sind: das ventrale unpaare Endostylcölom (Abb. 20 *Ec*) unterm Darmboden und die Kiemebogen-cölome, d. h. in jedem zweiten oder Hauptkiemebogen eine vom Endostylcölom emporsteigende enge Cölomröhre (Abb. 20 *Kc*), die ihrerseits dorsal in das paarige subchordale Cölom (Abb. 20 *Subch. C*) einmünden. Der Peribranchialraum oder das Atrium (*At*) ist im ersten Drittel der Peribranchialhülle eng (Abb. 20), wird dann geräumiger infolge des Raumbedarfs des Leberblindsackes (*L* in Abb. 21) auf der rechten Seite des Kiemendarms und nimmt im letzten Viertel der Peribranchialhülle (Abb. 23–25), wo er nur noch respiratorischen Darm umschließt, welcher enger als der Kiemendarm ist, bedeutenden Raum ein. Denn am Ende des Kiemendarms gehen hinter der letzten Kiemenspalte (*Ksp* in Abb. 22c) das subchordale und das Endostylcölom unter Verschmälerung auf capillare Spalträume gleichzeitig ineinander und in das ebenso schmale den postrespiratorischen Darm umhüllende Cölom über (Fig. 22c und d) und mit diesem bald darauf bei der ventralen Vereinigung des Darms mit dem Leberblindsack in das ebenso capillare Lebercölom: Abb. 23 *C*), und das Bindegewebe

Abb. 15-20. Querschnitte durch *Br. lanceolatum*, von vorn nach hinten. Ein ganz einheitlicher Größenmaßstab und ganz einheitliche technische Behandlung ließ sich nicht durchführen. *Rechts ist links, links ist rechts* (Aufblick von vorn.) *Gemeinsame Buchstabenerklärung:* *A.C.* = Atriales Coecum; *ä* = äußere(r); *Ao* = Aorta (u. Aortenwurzeln); *Ap* = Atrioporus; *artef.* = artifizeller Raum; *At* = Atrium (Peribranchialraum); *At'* = Atrium. Divertikel. *B* = Blindegewebe; *Bi.U* = Bindegewebsundichte; *C* u. *Cö* = Cölium; *Ch* = Chorda; *Da* = Dorsalarterie; *Dr* = Drüsenstreifen; *D.R* = in Abb. 15 dorsale Rostralhöhle; *D.R* in Abb. 16 Dachraum; *E* = Endostyl (insbesondere Hypobranchialplatte); *Ea* = Endostylarterie; *Ec* = Endostylcölium; *Epb* = Subch. Cölium; *Epe* = Epipterygialhöhle; *Epr* = Epibranchialrinne; *Fl* = Flossenstrahl; *Fk* = Flossekästchen (Flossenkammer); *G* in Abb. 21 = Gonade; *G* in Abb. 17 = Lippenöhre; *Gg* = Geißelgrube am Gaumen; *Gl* = Glomus; *Gr.Dz* = Große Dorsalzellen; *H.N* = Hatscheksches Nephridium; *Hpr* = Hypobranchialplatte; *Kb* = Kiemenbogen (1. u. 2.); *i* = innere(r); *Inf* = Infundibularorgan; *HK* = Hautkanäle; *Kd* = Kiemendarm; *Ksp* = letzte Kiemenpalte (in Abb. 22c); *l* = linke(r, s); *L* = Leberblindsack; *L.d* = Ligamentum denticulatum; *Lg* = Lippengefäß (Lippenarterie); *Lh* = Lippenhöhle; *Lm* = Lippenmuskel; *Lpl* = Lippen(nerven)plexus; *Lv* = Lateralvene; *Mc* = Myocöl; *Md.H.N* = Mündung des Hatschekschen Nephridiums; *m.N.* = motorischer Nerv; *MP* = Metapleurum; *Pb* = Peribranchialhülle; *Pte* = Pterygocöl; *Ptm* = Pterygialmuskel; *Q* = Quatreagesches Körperchen; *Qm* = Quermuskel; *r* = rechte(r, s); *R* = Rückenmark; *Ra.C* = retroatriale Cöliumkanälchen; *Ro* = Räderorgan; *Sa* = Septalarterien; *Se* = Sclerocöl; *Se'* = Sclerocöldivertikel; *s.N* = sensibler (besser dorsaler) Nerv *S.R* = seitliche Rostralhöhle; *Subch.C* = subchordales Cölium; *Tr* = Trichter; *V* = Vena (caudalis); *Vc* = Velicavum; *V.R* = ventrale Rostralhöhle.

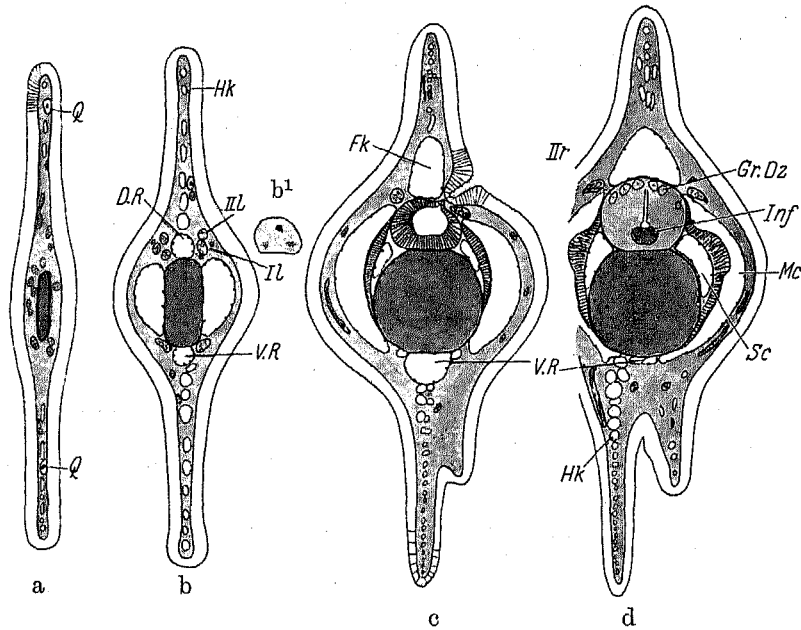


Abb. 15a-d. Querschnitte durch die Rostralflosse bis zum Infundibularorgan (*Inf*). *I l*, *II l*, *II r* = erster und weiter linker und rechter dorsaler Spinalnerv. - Abb. 15b' ist ein Schnitt durch die Vorderwand des Stirnbläschens mit dem Pigmentfleck und den Wurzeln der 1. dors. Spinalnerven.

der Wände dieser Cöliumteile besteht wie das der Wand zwischen subchordalem Cölium und Atrium nur aus je einer äußerst feinen subperitonealen Membran. Somit „fehlt“ hinterm Kiemendarm das subchordale Cölium und reicht das Atrium dort bis unter die Chorda empor.

An der Grenze von Kiemenpalten- und postrespiratorischem Gebiet entsendet dieser subchordale Atriumteil nach vorne ins rechte und linke subchordale Cölium je einen etwa kegelförmigen Blindsack, *Trichter* oder Atriocöliumtrichter (atriocoelomic funnel) genannt wegen früher mit *Lankester*, ihrem Entdecker, vermuteter Öffnungen, die aber nicht vorhanden sind. Von unsern Bildern zeigen Abb. 21 u. 22 die Trichter, insbesondere Abb. 22b das Schwenden des rechten

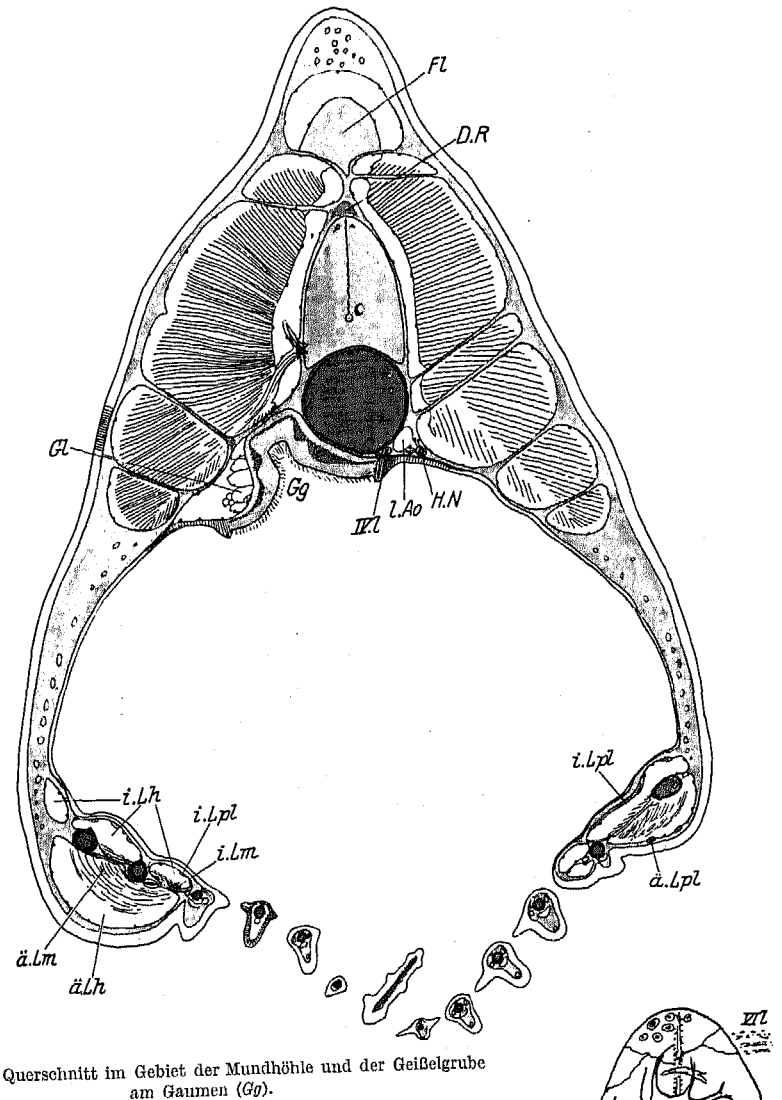


Abb. 16. Querschnitt im Gebiet der Mundhöhle und der Geißelgrube am Gaumen (*Gg*).

nach hinten. Die Lage der Trichterspitzen zu den Grenzlinien des 27. Myotoms in der betreffenden Horizontalebene bei einem Tier, dessen hintere Atrio-poruslippe unterm Rand des linken 33. Myotoms und kurz vor der Spitze des 36. liegt, zeigt Abb. 30, Mittelbild, in Übereinstimmung mit *Lankester* (1889) und *Burchardt* (1900). Dabei fällt hier die Spitze des rechten Trichters in die gleiche Querschnittebene wie die Spitze des 28. rechten Myotoms. Daß

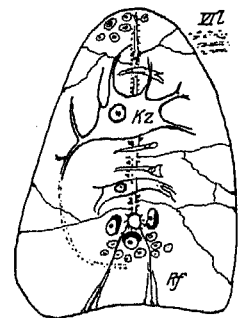


Abb. 16a. Querschnitt des Rückenmarks durch die erste Kolossalzelle (*K2*). *Rf* Radiärfaserschenkel (zur Neuroglia gehörig). *VI l* = sechster linker dorsaler Spinalnerv.

die Trichter aber *immer* genau so lägen, kann schon wegen der Variationen der Myotomenzahl nicht erwartet werden. Aber immer fand sich bisher der rechte Trichter länger als der linke, indem sein hinteres und besonders sein vorderes Ende gegenüber denen des linken nach vorn verschoben ist, auch wird

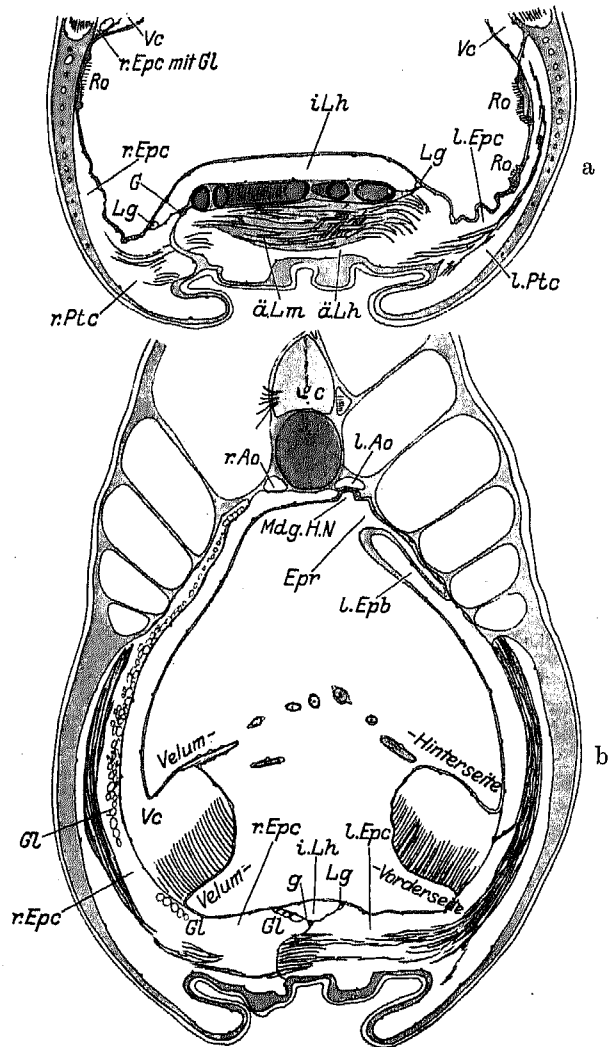


Abb. 17a und b. Querschnitte durch den hintersten (ventralsten) Lippentell (Abb. 17a) und durch den Bereich des Velums und der Mündung des Hatschekschen Nephridiums (Mdg.H.N) (Abb. 17b).

der rechte weiter vorn als der linke von der Rumpfwand frei und grenzt auf längere Strecke an sie als dieser. Somit ist an den Trichtern die alternierende Asymmetrie größtenteils nicht nur ausgeglichen, sondern *überkompensiert*. — Daß „in Wirklichkeit“ der rechte Trichter viel weiter nach hinten reicht als der linke (Burchardt), sehe und verstehe ich nicht.

Hinter den Trichtern ist das Atrium quer durchzogen von einigen *Strängen*, die in Abb. 30 Mittelbild — einer auch in Abb. 22d — durch punktierte Linien angedeutet sind. Es sind die sehr variablen „Joh. Müllerschen Stränge“, und dieses Autors Abbildung Taf. III Abb. 20 zeigt eine ähnliche Anordnung derselben, wie sie in unserer Abb. 30 auf der linken Körperseite besteht. Da sie

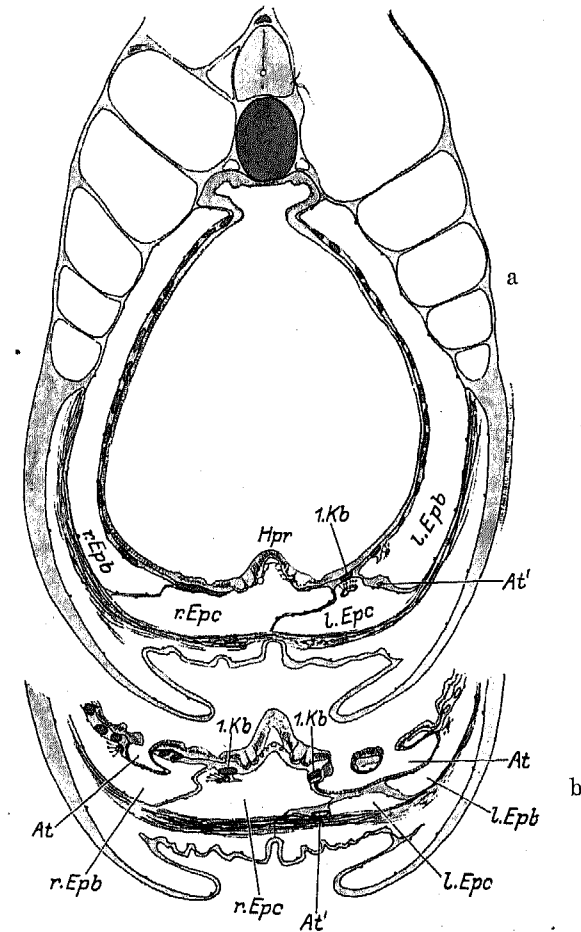


Abb. 18a und b. Querschnitte durch das Vestibulum pharyngis, besonders zur Verdeutlichung komplizierter Cöloverhältnisse. b liegt 9 Schnitte von 15  $\mu$  Dicke hinter a.

aus je einem Blutgefäß (Quervene [Burchardt und spätere]) und einem visceralen Nervchen (Legros 1902) in Bindegewebs- und Atrialepithelhülle bestehen, werden sie noch in 2 Kapiteln wieder zu erwähnen sein. Bei regelmäßigster Ausbildung sind es metamere Stränge in Abständen von je 1 Myotombreite<sup>1)</sup>,

<sup>1)</sup> Diese Quervenen samt Nervchen und, soweit sie das Atrium durchsetzen, Bindegewebs- und Epithelhülle, dürften auch das sein, was Goldschmidt 1905 als segmentale „Schwammkörper“ mit vermeintlichen Solenocyten beschrieb.

die rechten mit den linken alterierend, doch weichen viele Fälle von der Metamerie ab. Oft sind es — und vielleicht ist das der etwas häufigere Fall — statt Quersträngen Querwände, Quersepten, die von oben ins Atrium hineinhängen, Faltenbildungen der inneren Körper- und Atrialwand, in denen dann das Gefäß und Nervchen durchhängen. Die Mindestzahl für eine Körperseite ist 1 Strang

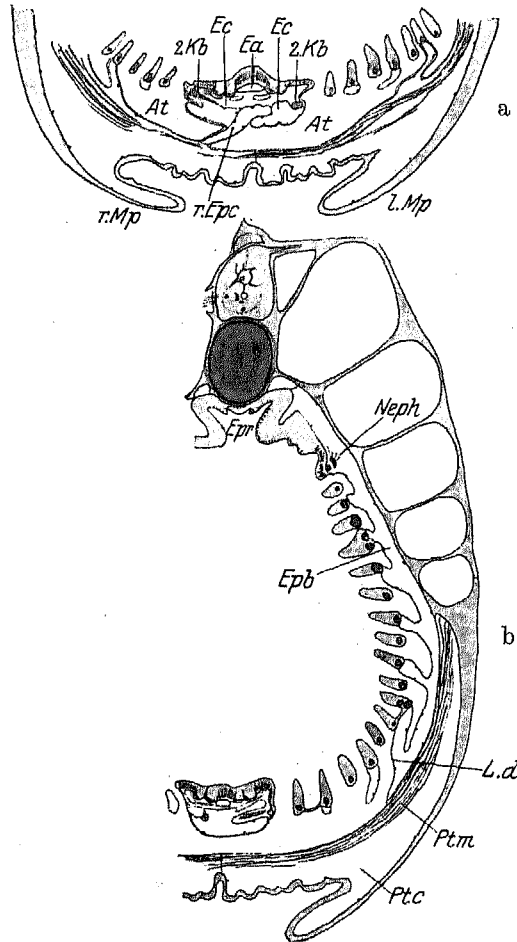


Abb. 19a und b. Wie Abb. 18. Abb. 19a 6 Schnitte hinter Abb. 18b. Im Rückenmark von Abb. 19b die dritte Kolossalzelle.

(Abb. 30 rechts); die Höchstzahl fand bisher Zarnik 1904: 8 ziemlich regelmäßig metamere Septen. Die anderen Angaben (Burchardt, Legros) liegen dazwischen.

Hinter dem Atrioporus ist das Atrium noch nicht zu Ende, sondern es entsendet noch einen großen Blindsack, *atriales Coecum* oder postatrioporisches Atrium genannt, bis an den After. Dieser Blindsack bleibt aber im wesentlichen auf die rechte Körperseite beschränkt (Abb. 26 A.C) unter entsprechender Ein-

engung des Cöloms. Insbesondere wird er unmittelbar hinter der hinteren Atrioporuslippe vom ventralen Körperboden frei (Franz 1925 Taf. 17, Abb. 10), bald darauf auch von der rechten Körperseite. Unmittelbar vorm After zeigt ihn obige Abb. 27a A.C noch bedeutend und wieder bis auf die ventrale Körperwand herabreichend, fast sein äußerstes Ende dagegen zeigt Abb. 27b A.C rechts (im Bild links) neben dem äußersten Enddarm. — Wie oben erwähnt,

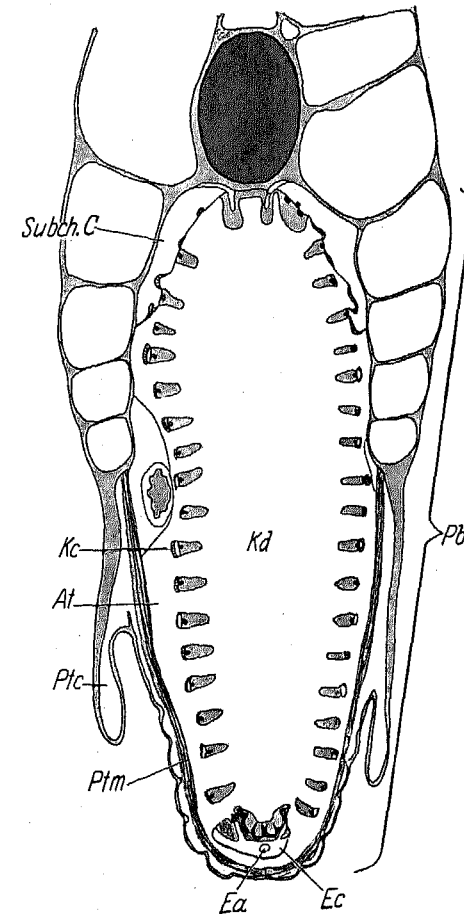


Abb. 20. Querschnitt (ungewöhnlich schmal, weil etwas geneigt) durch vorderes Kiemendarmgebiet.

wird bei *Asymmetron lucayanum* und *bassanum* statt des langen unpaaren ein kurzes paariges Atrialcoecum beschrieben. *Br. belcheri* und *As. cultellus* verhalten sich wie *Br. lanceolatum*.

Endlich ist das vordere Ende des Peribranchialraumes genau zu kennzeichnen. Er wird vorn sehr niedrig, da er dort nicht weiter dorsalwärts reicht als (Abb. 31) die dort niedrigen Kiemenspalten selber, und endet am 1. Kiemenspalte (d. i. vor der 1. Kiemenspalte). Nicht ganz vorn, aber noch unter der 3. Kiemenspalte



sind seine rechte und linke Hälfte ventral unterm Kiemendarm miteinander verbunden. Somit endigt das Atrium vorn paarig, zugleich etwas asymmetrisch, da der trennende Bestandteil (Abb. 19a und 18b r. *Epc*) nicht genau medial

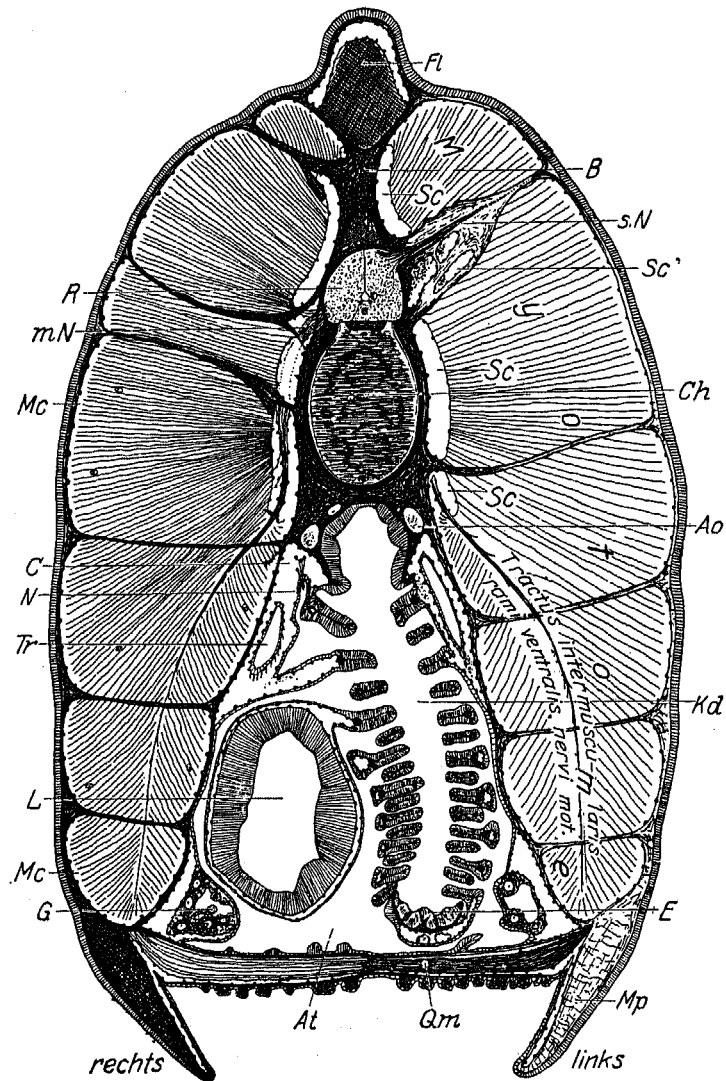


Abb. 21. Querschnitt durch Kiemendarm- und Lebergebiet. Korrigiert (Nephridium) nach Franz 1925. B = Bindegewebe; E = Endostyl; Sc = Sclerocödiverdikel; N = Nephridium; Qm = Quer- oder Pterygialmuskel.

liegt. Außerdem macht es bei seiner Bedingtheit durch die Kiemenspalten hier notwendig deren alternierende Asymmetrie mit, d. h. man trifft es in Querschnitten, von vorn nach hinten gehend, erst links, dann rechts (Abb. 18b *At, At*). Endlich zeigt mir der rechte Teil noch 2 unbedeutende, vielleicht nur

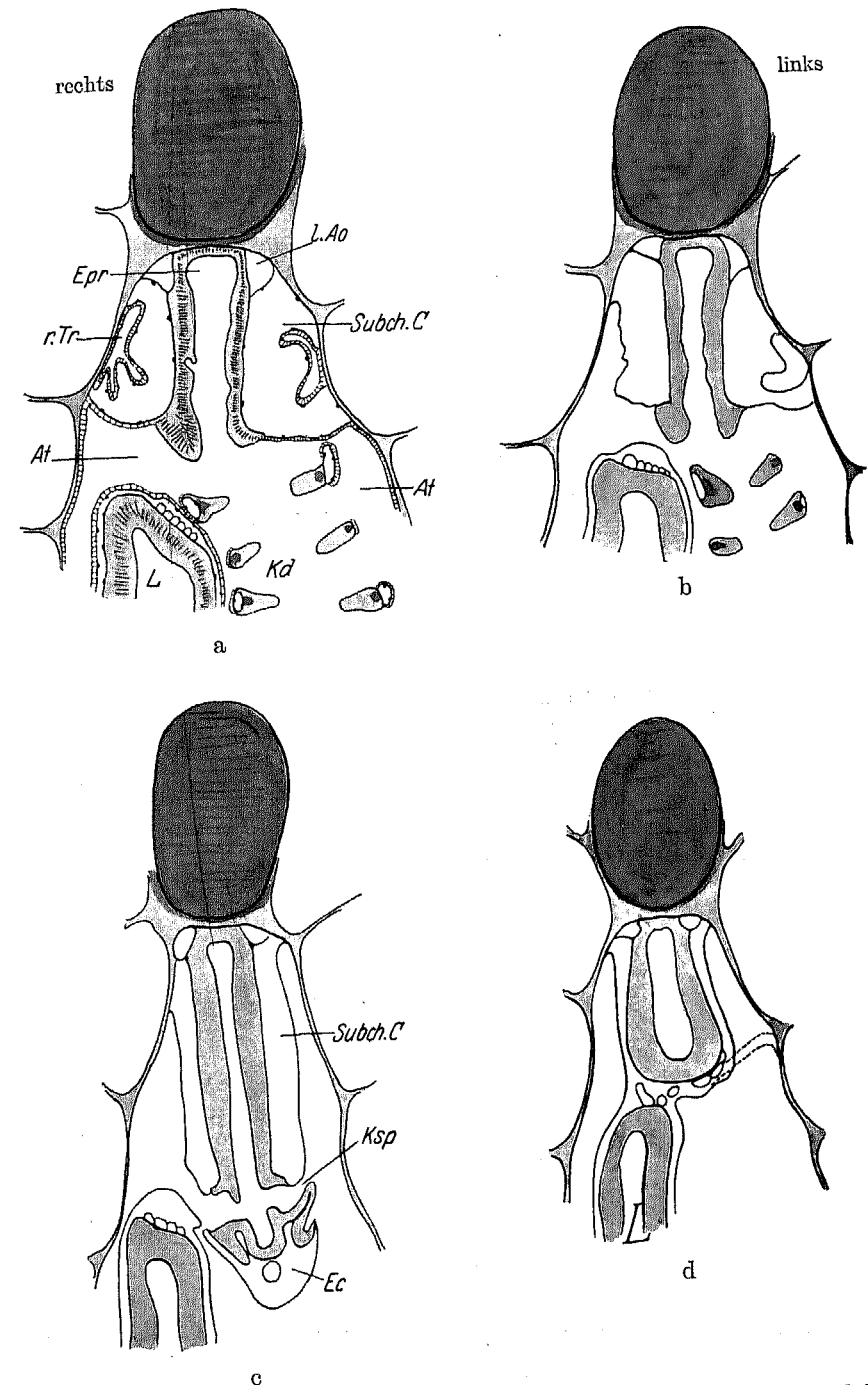


Abb. 22 a—d. Aus dem Übergangsteil von Kiemens- und nutritorischem Darm, zugleich aus dem hinteren Ende des Trichters (*Tr*). Die punktierten Linien in d zeigen eine der metameren Querverenen, die ungefähr in diesen Schnitt fällt.

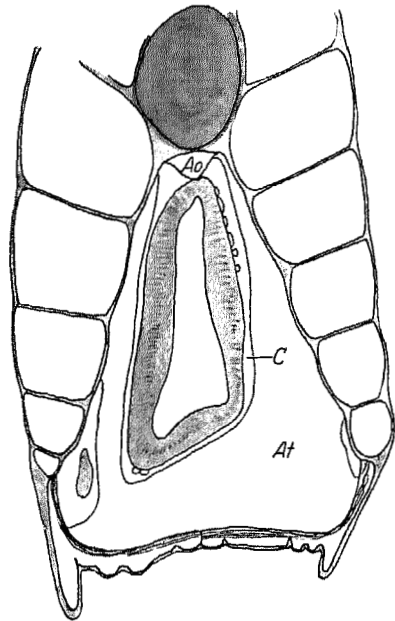


Abb. 23. Querschnitt durch das „Magen“-  
richtiger Mitteldarm-Gebiet.  
C = Cölon; At = Atrium.

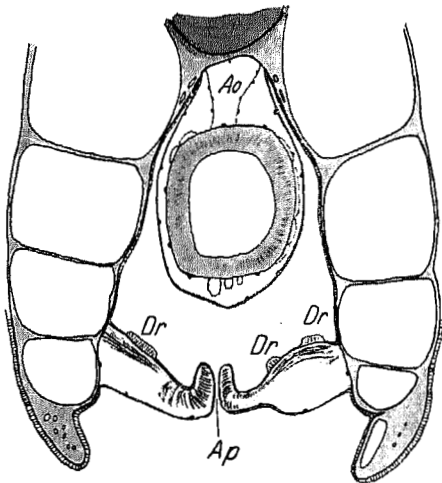


Abb. 25. Querschnitt durch den Atrioporus.

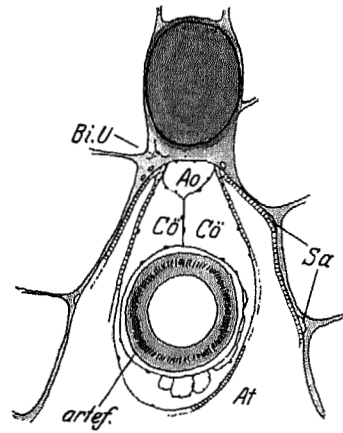


Abb. 24. Querschnitt durch das Gebiet  
des dunklen Darmrings.

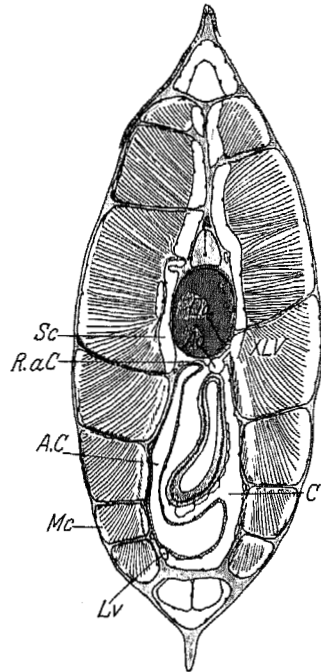


Abb. 26. Querschnitt zwischen Atrioporus  
und After.

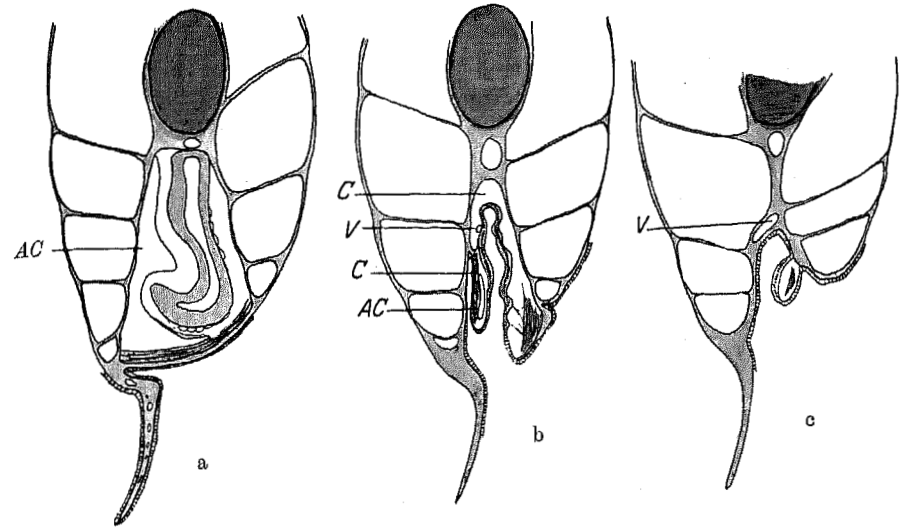


Abb. 27a-c. Drei Querschnitte durch das Aftergebiet.

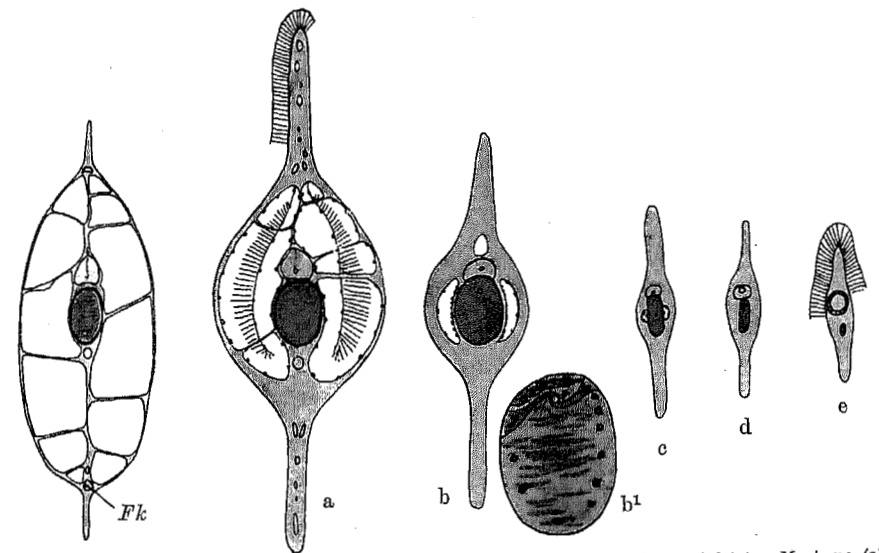


Abb. 28. Querschnitt  
durch postanales Gebiet.

Abb. 29a-c. Querschnitte durch das Gebiet der zwei letzten Myotome (a)  
und die Schwanzflosse. b¹ zeigt aus Abb. 29b die Chorda mit Lumen.

temporäre Fortsätze nach vorn (Abb. 18b At', 18a At') in den dortigen, später zu behandelnden Cölomsepten. —

Epidermis überkleidet notwendig auch die dünne Wand zwischen dem Atrium und dem subchordalen sowie dem allgemeinen Cölom (gezeichnet z. B. in Abb. 21, 24, 25 und 26), die Innenseite der Trichter (Abb. 21, 22a), die Querstränge oder Quersepten und die Außenkante jedes Kiemenbogens.

Es ist klar, daß alle Wand zwischen Atrium und Cölom in ihren mesodermalen

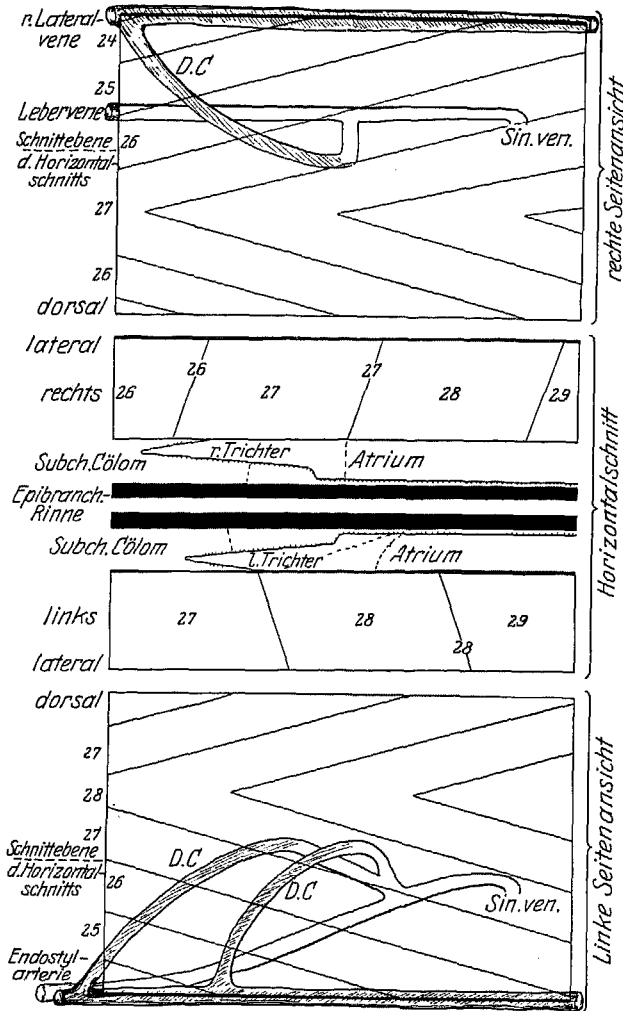


Abb. 30. *Mittelbild*: Schematischer Horizontalschnitt durch das Trichtergebiet von *Br. lanceolatum*. Punktirte Linien deuten an: Querbrücken durch das subchordale Cölom und Querstränge (manchmal Septen, variierend, Grundtypus metamer!) durch das postrespiratorische Atrium. Zähnelung = Trapezmuskel. — *Oberes und unteres Bild*: Rechte und linke Seitenansicht dieses Teils Körperwand, schematisch, mit eingezeichneten Längsgefäßen und Querven (Ductus Cuvieri, in den Strängen bzw. Septen verlaufend, Grundtypus metamer!). Gefäße, die der Körperwand innen anliegen, sind schraffiert, die des Inneren nicht. D.C. = Ductus Cuvieri, Sin. ven. = „Sinus venosus“.

Bestandteilen zur Somatopleura gezählt werden muß (parietales Peritoneum), während die Splanchnopleura (viscerales Peritoneum) die Cölomräume vom Darmentoderm trennt.

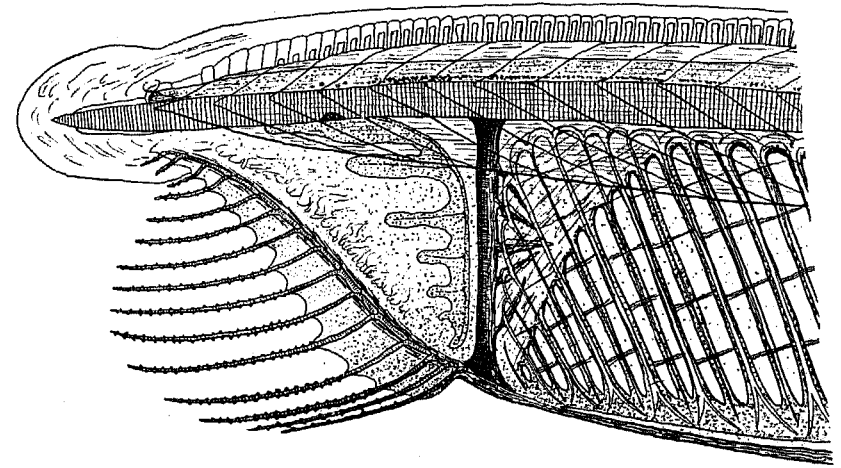


Abb. 31. *Br. lanceolatum*, Vorderende, linke Hälfte. Die mit eingezeichnete Gelbelgrube des „Gaumens“ liegt rechts hart an der Chorda.

## 2. Epidermis.

Die Epidermis ist allenthalben streng einschichtig, und nur an vereinzelten Stellen liegen ihre Kerne nicht alle in gleicher Höhe.

Die Epidermiszellen der Körperoberfläche sind ziemlich gleichmäßig hohe prismatische Zellen mit gestricheltem, apikalem Saum („Cuticularsaum“ — ein wenig begründeter Name). Näheres über ihre etwas komplizierte Struktur s. bei Franz 1923, sowie Studnička 1925, S. 422 und 449, Abb. f; besonders schmal scheinen diejenigen in der Nähe des Afters zu sein, diejenigen der Ventralseite der Peribranchialhülle aber sind ziemlich niedrig. Allenthalben sind sie überzogen von einer etwas klebrigen dünnen Deckschicht oder Schleimlage (früher als Cuticula gedeutet [G. Wolff 1889]), die jedoch an den Präoralantakeln fehlt.

Besonders beschaffene Epidermiszellen der Körperoberfläche sind die eingeißeligen Geißelzellen der Geißelgrube am Neuroporusrest (Abb. 15c), die jedoch bei einigen Arten fehlt (s. o.), bei *Br. belcheri* in vereinzelten Fällen ungewöhnlich klein ist (Franz 1923 Textabb. 2) und neuerdings von mir auch bei einem *Br. lanceolatum* von Neapel sogar ganz fehlend getroffen wurde (was aber eine große Ausnahme ist); sie liegt nie rechts (gegen Kohl, dessen gesamte Angaben über *Br. lanceolatum* von mangelhafter Konservierung sprechen).

Ferner sind offenbare Sinneszellen spärlich vorhanden, d. h. Zellen, die man nach ihrer Form und Lage ohne Zweifel als Sinneszellen ansprechen muß, obwohl es noch niemandem einwandfrei und auch mir kaum ganz zweifelsfrei gelungen ist, die zur Epidermis tretenden Nervenfädchen bis an diese Zellen heran zu verfolgen (vgl. hierzu Kapitel Nervensystem). Die Sinneszellen des Lanzettfisches sind:

a) Vereinzelte schmale flaschenförmige Zellen mit aufsitzendem, steifem Härchen, ganz sicher nur in der Rostral- und Caudalflosse nachgewiesen, in denen

sie zahlreich sind. (Joseph 1908, Franz 1923, vgl. Abb. 32.) Die steifen Härchen sind wenigstens an denen der Rostralflosse ganz sicher nachgewiesen. Für Methylblau zeigen diese Zellen der Rostralflosse intravital Affinität wie Nervengewebe. Parker (1908) schreibt ihnen nach seinen Experimenten Berührungssensibilität zu.

b) Die zum Teil recht langen Zellen, welche die Sinnesknospen der Lippentakel zusammensetzen, ohne Härchen (Abb. 42 auf S. 533); vereinzelt Arten fehlen diese Sinnesknospen fast oder ganz (s. o.); nach Parker 1908 läßt sich auch für diese Sinnesknospen Berührungssensibilität annehmen.

c) Ähnliche Sinnesknospen stehen auf dem Innenrande des Velums und auf den Velartentakeln; ihre gleichfalls schmalen, langen, übrigens kleineren Zellen

tragen jedoch wieder je ein Härchen. Ich gebe ihnen nach erneuter Prüfung eine etwas andere Form als früher und verweise auf Abb. 45a (S. 537) und die Ausführungen beim peripheren Nervensystem. Bei abgeschnittenem Vorderkörper bis einschließlich des Velums bemerkte Parker Herabminderung der chemischen Sensibilität.

Die Epidermis- und so auch die meisten ihrer Sinneszellen endigen basal breit, wie ich es 1923 dargestellt habe, wiewohl es gerade nebenstehende Abb. 32 nicht zum Ausdruck bringt, und insbesondere endigen auch die sehr schmalen Sinneszellen der Präoraltentakel basal breit oder, soweit sie nach unten besonders verschmälert sind, mit einer Endverbreiterung oder einem „Füßchen“, so daß hier nicht kontinuierlicher Übergang in eine Nervenfasern angenommen werden kann, da ein solcher, wo immer beschrieben, nie so aussah. Ich komme im Kapitel Nervensystem hierauf noch einmal zurück.

Nervenreichtum der Nachbarschaft und zentrale Sinneszellen s. beim Nervensystem.

Die Epidermis der Mundhöhle und des Velums werde ich beim Darmtraktus behandeln.

Die Grenze zwischen Epidermis und Enddarm am After ist durchaus scharf (Abb. 27b), ebenso die Ekto-Entodermgrenze am Hinterrand des Velums (s. beim Darmtraktus).

Fast die gesamte atriale Epidermis ist ein niedrigeres Epithel (nähere Angaben bei Joseph 1902 [u. a. Sphären ohne Centriol], bei K. C. Schneider, auch bei Franz 1925 S. 444), doch auf dem Boden des Atriums sind in ihm zumal in der Nähe des Atrioporus hohe Drüsenstreifen entwickelt (Abb. 25 Dr, auch in Abb. 21 gezeichnet), die Joh. Müllerschen „Nieren“; sie bestehen aus 2 Arten von Zellen: aus dünnen Zellen mit apikalem, kernhaltigem, in Fortsätze verbreitertem Teil und stark sezernierenden (nach Rolph besonders bei prall gefüllten Gonaden am mächtigsten entwickelten) Drüsenzellen. (Langerhans, Rolph, Franz 1925.)

Wie die Oberflächen-, enthält auch die atriale Epidermis nicht selten wenigstens stellenweise braune Pigmentkörnchen, doch scheint dies sehr zu wechseln,

und es haben wohl die oben erwähnten Trichter kein besonderes Anrecht auf den Namen „brown funnels“. —

Nach Bildung eines sekundären Afters infolge gewaltsamer Querdurchteilung eines *Br. lanceolatum* zeigte sich, daß die atriale Epidermis mit dem Darm-entoderm verwächst, doch unter deutlicher Kenntlichlassung der Grenze (Franz 1925 Textabb. 10). — Bei einer pathologischen inneren Epithelwucherung haben die atrialen Zellen unter starker Höhenzunahme einen differenzierten Charakter angenommen, der jedoch dem von Außenepidermiszellen merklich ähnlich und von dem der dort ebenso abnorm verlängerten Cölomepithelzellen verschieden bleibt (und übrigens meines Erachtens nicht für eine sanative, etwa sezernierende Funktion spricht). (Franz 1926 b.) Sie verraten also in allen diesen Fällen ihre epidermale Spezifität.

Epidermis an den Kiemenbögen siehe dort, d. h. beim Darmtraktus. — Interepitheliale Nervenfasern siehe beim Nervensystem.

### 3. Muskulatur.

(Seitenstammuskel und 6 viscerele Muskeln.)

#### a) Somatische Muskulatur.

Die somatische oder „Rumpfmuskulatur“ (Abkömmling der in der Ontogenese auftretenden Myotome und bleibender Hauptbestandteil derselben) wird allein repräsentiert durch die gleichmäßig aufeinanderfolgenden, durch bindegewebige Wände (Myosepten oder Dissepimente) getrennten, einfach <-förmigen, also im Vergleich mit Fischen und selbst Cyclostomen sehr einfachen „Myotome“, da die Flossensäume ohne Muskulatur sind. Die vordersten und hintersten Myotome sind sehr klein, die hintersten haben kaum oder nicht einen längeren Unter- als Oberschenkel, und namentlich das hinterste rechts und links wird am ganzen Tier sehr leicht übersehen, da es oft die Chorda dorsal und ventral nicht überragt. Die nach vorn gerichtete Myotomspitze liegt im allgemeinen in Höhe der Chorda, bei den vordersten Myotomen in Höhe des oberen Chordarandes. Die Myotome decken einander dachziegelähnlich in bestimmter Weise und haben stellenweise einen ein wenig komplizierten Umriß (Franz 1925). Der ventrale Schenkel eines Myotoms pflegt bis unter die Spitze des fünftnächsten Myotoms zu reichen, der kürzere dorsale bis etwa über die Spitze des zweitnächsten. Die rechten und linken Myotome alternieren, indem die rechten gegen die linken etwa um  $\frac{1}{2}$  Myotombreite nach hinten verschoben sind. Am wenigsten gegeneinander verschoben sind die beiden vordersten, nur wenig mehr das zweite Paar.

Jedes Myotom besteht aus überaus zahlreichen etwa radiär zur Chorda stehenden „Muskelplatten“; auch sieht man, anscheinend dazwischen, vereinzelt Zellkerne (in Abb. 21, linke Bildhälfte; Boeke meint [1908], 2 Arten von Zellkernen unterscheiden zu können); ferner winzige Körperchen, die ich als degenerierende Zellkerne auffasse (denn Jungtiere zeigen Kerne im Myotom noch zahlreich, s. Ontogenie), an der medialen Seite der ventralen Myotomhälfte, wo sie ein aufliegendes Endothel vortäuschen können. Die Lage jeder Muskelplatte ergibt sich genau aus Querschnittsabbildungen wie Abb. 21, denn dort

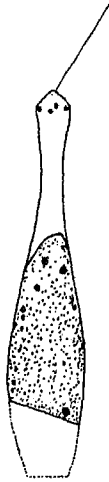


Abb. 32. Sinneszelle der Rostralflosse von *Br. lanceolatum* (Basaltteil fehlt im Schnitt). Neu gezeichnet nach der in Franz 1923, Taf. 19, Abb. 4 gezeichneten und ebenda S. 516 fotografierten Sinneszelle.

sind sie quergeschnitten (nur in geringerer Zahl gezeichnet als vorhanden), und es sind ebene dünne Platten, die auf den dort gezeichneten Strichen senkrecht zur Ebene des Papiers stehen würden, so daß die Myotome bei Aufblick auf ihre Außenseite wagrecht- oder zur Achse des Tiers längsge-, „fasert“ erscheinen wie die eines Fisches. Weiter zeigt der Querschnitt, daß die Platten der Ventralhälfte fiederförmig zu einem „Muskellängsseptum“, einem flächenartig breiten Ast des motorischen Nerven stehen. Diesen gefiederten Ventralteil der Myotome habe ich 1925 den *Myotomschweif* genannt.

Jede Muskelplatte besteht aus einer Lage horizontal in Längsrichtung laufender contractiler „Fibrillen“, besser *Bänder* oder *Streifen*, mit kräftiger, einfacher Querstreifung. (*Grenacher* 1867, *K. C. Schneider*.) Jeder Querstreifen liegt in Verlängerung desjenigen des benachbarten Fibrillenstreifens, so daß ein außerordentlich regelmäßiges Bild entsteht. Natürlich muß jeder Fibrillenstreifen mit seinen beiden Nachbarn irgendwie verbunden sein, bilden sie doch nur dadurch miteinander eine Platte. Doch läßt sich das äußerst feine, vielleicht die „Grundlage“ einer Platte bildende Häutchen nicht weiter mit dem Mikroskop sicher analysieren. Jeder Fibrillenstreifen ist am vorgehenden und folgenden Myoseptum mit einem kurzen Endstück von offenbar sehnentartiger Leistung befestigt. Näheres hierüber siehe bei *O. Schultze* 1912, *Studnička* 1920.

1920 brachte *Studnička*, wie ich hier nachträglich einfüge, eine eingehende Arbeit über diese Muskulatur. Sie war mir entgangen, weil in jener Zeit das Referierwesen still lag, und erst durch den Autor selbst wurde ich unlängst freundlichst auf sie hingewiesen. Der Autor nennt die Muskelplatten Muskelblätter und die Fibrillen recht treffend Bänder. Besonders eingehend behandelt er den nach seiner Ansicht komplizierten Charakter der Querstreifung und ein zierliches, die Platten (Blätter) verbindendes interstitielles Gerüst, bei dem ich jedoch den Verdacht auf Artefakte zunächst nicht von mir weisen kann. Nachprüfung sei empfohlen. — Auch im ontogenetischen Teil werde ich diese Arbeit zu erwähnen haben (S. 600 und 609).

Die ganze Muskelmasse eines Myotoms ist umzogen von einem ihr zugekehrten Endothel. Dieses beginnt an ihr selber dorsomedial und umzieht die ganze Außenseite und den ganzen Schweif (Abb. 21). Der schmale, vielleicht in Wirklichkeit nur virtuelle Hohlraum zwischen diesem Endothel und der Muskelmasse bis hierher heißt *Myocöl* (Abb. 21 *Mc*, 26 *Mc*). Weiterhin steigt dieses Endothel an den axialen Organen (Chorda, Rückenmark) empor bis wieder fast zur oben erwähnten Anfangsstelle, biegt hier wieder ventralwärts zurück und endigt in subchordaler Aortenhöhe wieder an der Muskelmasse. Der von dieser Endothelfalte, dem von *Hatschek* 1888 entdeckten *Sclerotom*, umschlossene schmale Raum heißt das *Sclerocöl* (Abb. 26 *Sc*, Abb. 21 *Sc*). Diese Namen beruhen auf einwand sicherer Vergleichung mit den Verhältnissen des Anamnierembryos (*Franz* 1926 a). Der motorische Nerv des Myotoms liegt retroendothelial (dieselben Abbildungen). Näheres über diese Endothelien in meinen Arbeiten von 1925 und 1926. Das vollständige *Myotom* im Sinne der Ontogenie ist die Muskelmasse samt diesen Endothelien.

Am vordersten Myotom sind das Sclero- und besonders das *Myocöl* relativ sehr geräumig (Abb. 15d), ja das letztere überragt in endothelialer Umhüllung die Myotomspitze weit nach vorn um etwa 1 Myotombreite als „seitliche Rostralhöhle“, Abb. 15c und b. Das *Sclerocöl* kommuniziert mit ihr hier nicht direkt,

sondern nur in üblicher Weise unter der eigentlichen, dicken Muskelmasse dieses Myotoms mit dem dortigen *Myocöl* (*Hatschek* 1906). Ob der „vordere Fortsatz des ersten Myotoms“, wie die seitliche Rostralhöhle einwandfrei auch genannt wird, auch Muskulatur enthält, darüber lauten die Angaben verschieden, und es scheint verschieden zu sein. Ich halte die mediale Wand dieser Höhle in einer Serie für glatte horizontale Muskelfasern (oder -platten?), in einer anderen nicht (Abb. 15b), und sehr oft sieht das hier sehr kern- und plasmareiche Endothel so aus, als hätte es noch Bildungspotenzen. Nicht sehe ich die nach *Hatschek* (1906) an Stelle larval vorhandener Muskelfasern hier auftretenden Sehnenfasern. Auch darin scheint Verschiedenheit zu bestehen, daß ich an der muskulösen Spitze dieses Myotoms in einer Serie *embryonale* Muskulatur erkenne (Abb. 15c: niedrige Muskelplatten mit apikalen Kernen, wie in Abb. 71), wenschon ihre weitere Analyse dort leider nicht möglich ist, während andere Serien das nicht zeigen. — Auch an den allerhintersten Myotomen sind *Myo-* und *Sclerocöl* sehr geräumig (Abb. 29a), und das erstere bildet über das letzte Myotom caudalwärts hinaus eine „seitliche Caudalhöhle“, wie wir sagen könnten, wieder mit dem anscheinend für Muskulaturbildung potenzierten medialen Endothel (Abb. 29b und c); sie endigt auf beiden Seiten in der Serie, in der ich sie feststellte, symmetrisch kurz vor dem Chordaende (vgl. auch hierzu *Hatschek* 1906); das *Sclerotom* muß, soweit diese letzten Myotome nicht unter den Chordarand hinabreichen, die Myotominnenseite bis an den Ventralrand des Myotoms herab bedecken, da bei jedem Myotom sein unteres Ende in Aortenhöhe liegt (Abb. 29a).

Die Gesamtheit der Myotome wird auch „der *Seitenstammuskel*“ genannt. Bis zum Atrioporus reicht er in den oberen Teil der Peribranchialhülle hinein. Hinter dem Atrioporus sind die ventralen Hälften einander wie die dorsalen genähert.

#### b) *Visceralmuskulatur*.

Die *splanchnische* oder *viscerale* Muskulatur (Abkömmlinge der Somatopleura des Splanchnocöls, d. h. der einheitlichen Leibeshöhle) ist durch folgende Muskeln vertreten:

1. den *Pterygialmuskel*, *Transversal-*, Quer- oder sehr ungenau Bauchmuskel genannt, in der Bodenwand des Peribranchialraums etwa (s. u.) vom Bereich des Velums bis zum Atrioporus (Abb. 20 *Ptm*, Abb. 21 *Qm*). Ventral liegt ihm wieder ein wohl „capillar“ zu nennender, aber jedenfalls nicht virtueller Hohlraum an, das *Pterygocöl*, das sich außerdem in das rechte und linke Metapleurum (Metapterygium, *Mp* in Abb. 21) erstreckt (*Ptc* [*Pterygocöl*] in Abb. 20). Der Muskel besteht aus vertikal stehenden, transversal verlaufenden Muskelplatten (somit würde ein idealer Frontalschnitt stets nur eine Platte zeigen) ähnlich denen der Myotome, doch mit zahlreicheren und in der einzelnen Platte oft am oberen oder unteren Rand gelegenen Kernen (*Franz* 1925, Taf. 16, Abb. 8). Die Platten haben eine dem Myotom wohl kaum nachstehende quergestreifte Fibrillierung (und Contractilität) in der Transversalrichtung des Tieres. Der Muskel ist in einen rechten und linken *Pterygialmuskel* zerlegt durch ein dünnes, vertikales, bindegewebiges Septum, das auch das unter ihm liegende *Pterygocöl* durchsetzt. Außerdem ist der rechte wie linke *Pterygialmuskel segmentiert*

durch zahlreiche Transversalsepten; sie reichen medialwärts bis an das Medialseptum, in dorsoventraler Richtung aber nur von der den Muskel dorsal bedeckenden Bindegewebslage bis zu einer ebensolchen ihn unten gegen das Pterygocöl abschließenden, die durch Zellkernreichtum auch leicht wie ein Endothel aussehen kann; ein eigentliches Offensein des Muskels gegen das Pterygocöl besteht demnach nicht. Näheres über die Histologie und Genese dieser Teile bei Franz 1925. Diese Transversalsepten prägen dem Muskel eine Art Metamerie auf, die aber mit den Myotomen nicht gleichzählig ist, sondern wesentlich dichter (etwa 4 Quermuskelsegmente auf eine Myotombreite). Lateralwärts reicht der Pterygialmuskel im allgemeinen bis fast an die ventrale Myotomkante, von der er durch Bindegewebe getrennt ist, in das die Quersepten dort eingehen.

Am Atrioporus jedoch ist der rechte und linke hintere Eckteil des Pterygialmuskels dorsalwärts umgeschlagen nach Art zweier „Eselsohren“ eines Papiers, daher zeigt der Muskel dort (Abb. 25) 2 Teile, einen medialen (die Platten stehen in ihm etwa tangential zum Atrioporus) und einen lateralen (inwieweit dort Endothelien oder Septen ausgebildet sind, wäre noch genauer zu prüfen); schließlich berühren die umgeschlagenen Teile einander mit ihren morphologisch lateralen Rändern in der Medialebene und bilden somit die muskulöse *hintere Atrioporuslippe* (Franz 1925).

Vorn, im Bereich des Velums und davor, auch schon kurz dahinter, treten Lockerungen des Muskels besonders über den beiden Metapleurenansätzen auf (man sieht sie z. B. in Abb. 19a, 18b und 17b gezeichnet), die Septierung schwindet, sein Verhältnis zu den cölomatischen Höhlen ändert sich; insbesondere tritt dorsal von ihm eine rechte und linke „Epipterygialhöhle“ (van Wijhe 1901) auf (Abb. 18b r. *Epc.* und l. *Epc.*, Abb. 17 dieselbe Beschriftung), die aber durch die Lockerungen des Muskels hindurch mit dem rechten bzw. linken Pterygocöl (= Metapleurahöhle, *Ptc* in Abb. 19b und 18a) eins sind. Das Medialseptum scheint mir nicht mehr in jedem Schnitt den Muskel zu durchsetzen, es durchsetzt jedoch und trennt somit voneinander durchaus die beiden Epipterygialhöhlen, und zwar unter starker Asymmetrie. Der rechte Pterygialmuskel, in Abb. 17b noch vollständig entwickelt, *endigt* dann in Abb. 17a, wo man im rechten Pterygocöl (im Bilde links) einen letzten Ausläufer sieht; der linke reicht (diesmal wenigstens) mit einem Seitenteil noch etwas weiter nach vorn.

2. *Äußerer Lippenmuskel* (Außenmuskulatur des Tentakelapparates). Die Verhältnisse dieses Muskels sind wie die letzterwähnten von van Wijhe 1901 aufgeklärt worden. Es hat sich nun ein *medialer* äußerer Lippenmuskel, Abb. 17a *ü.Lm.*, aus dem seitlich bleibenden Pterygialmuskel von hinten nach vorn herausgeklärt und zwar doch wohl aus dem linken und rechten — da ihm auch aus dem rechten z. B. in Abb. 18 einige contractile Elemente zuströmen —, hauptsächlich aber aus dem linken, wie van Wijhe es betont, und wie es besonders Abb. 17b und a zeigen; wie denn auch die Höhle, die ihm ventral anliegt, die äußere Lippenhöhle (Abb. 17a, *ü.Lh.*), sich als Fortsatz der linken Epipterygial- und Pterygialhöhle in dieser Abbildung erweist. Die Fasern dieses Muskels — wahrscheinlich auch hier richtiger: Platten — laufen zum Teil geradezu nach vorn, größtenteils schräg in verschiedenen Richtungen.

So erreicht dieser Muskel sehr bald die „Lippe“, den Basalring (besser Hufeisen) der Cirren, er liegt schon in Abb. 17a unter den Basalstücken der ventralsten Cirrenstäbe, und von da zieht er sich nach rechts und links längs jeder Lippe an deren Außenseite hin als eigentlicher äußerer Lippenmuskel (Abb. 16 *ü.Lm.*) in der ebenso verlaufenden äußeren Lippenhöhle (*ü.Lh.* dortselbst).

Der gesamte äußere Lippenmuskel ist also im wesentlichen eine Verlängerung des *linken* Pterygialmuskels. Manchmal wurde der kurze mediale Teil hinter der Lippe als besonderer Muskel aufgefaßt, so von A. Schneider, er hängt aber mit der besagten Tentakelmuskulatur ebenso wie mit dem linken Pterygialmuskel vollständig zusammen. (van Wijhe nennt diesen kurzen Medialteil des Mundbodens den „Lippenstiel“.)

Der Muskel besteht wenigstens in seinem paarigen Teil wieder aus quergestreiften Platten wie auch 3, 4 und wohl 5. Er dürfte die Öffnung des Cirrenkranzes bewirken, sein caudalerer kurzer medialer Teil zugleich, als Zurückzieher des ventralen Lippenteils funktionieren und vielleicht bei stärkerer Kontraktion als Herabschläger der ventralsten Cirren (vgl. Joh. Müller 1844 S. 16).

3. *Innerer Lippenmuskel* (Innenmuskulatur des Tentakelapparates). Abb. 16 *i.Lm.* Schwache in der Lippe von Cirrenstab zu Cirrenstab (nach A. Schneider von einem Cirrenstab und seinem Basalstück zum nächsthinteren Cirrenstab) intercortales-artig ziehende Muskeln, deren Gesamtheit samt den dazwischen liegenden Cirrenskelettstücken an der Mundhöhlenseite bedeckt ist von der einheitlichen, an jedem Cirrus in einen kurzen Fortsatz auslaufenden „inneren Lippenhöhle“ (van Wijhe a. a. O.). Dieser Muskel dürfte die Schließung des Cirrenkranzes bewirken oder, soweit sie schon durch bloße Elastizitätswirkung erfolgt, unterstützen.

4. *Der Ringmuskel des Velums*. Ein Ringmuskel, transversal liegend wie das Velum selbst, und zwar (Abb. 17b) in der Vorderseite desselben, während die Hinterseite des Velums das Velicavum einnimmt. Er besteht, wie besonders an jungen Lanzettfischen leicht zu erkennen ist, aus Muskelplatten, die auf der Vorderseite des Velums stehen, also als kurze Röhren ineinander stecken. Außer quergestreiften zirkulären Fibrillen zeigt er ziemlich zahlreiche Zellkerne. Muskelplatten stehen auch noch (Abb. 45 auf S. 537) auf dem Innenrand und dem innersten Teil der Hinterseite des Velums, hier aber sind es embryonale Muskelplatten, wie solche schon oben erwähnt wurden.

5. *Der Schließmuskel des Afters* (Abb. 27) ist starke, zellkernreiche, glatte Muskulatur der ventralen Cölomwand, obwohl zum Teil vom Atrialcoecum überdeckt (Abb. 27a). Das Endstück des Enddarms, welches sich (Abb. 27b) medialwärts und caudalwärts gegen einen medialen Körpereinschnitt öffnet, umzieht er vorn (Abb. 27a), medial (Abb. 27b) und lateral (b und c), also als nach hinten offenes Hufeisen. Der Verlauf ist größtenteils zirkulär, doch setzen sich auch Fasern aus dem Muskel (in Abb. 27b) etwa radiär — also dilatatorisch — und zum Teil nach oben an der Splanchnopleura dieses Darmstückes an, und die caudalen Endstücke der beiden Schenkel des Hufeisens werden in vertikalem Verlauf gefunden, wie um den After zu heben. — Vgl. die Angaben von Rolph, nach welchen der Muskel auch durch Bindegewebslamellen zerlegt sein soll.

6. Der von *A. Schneider* (1879 S. 19) entdeckte, von *Legros* 1902 so genannte *Musculus trapezius*, den späterhin *Zarnik* (1904 S. 621) und *Franz* (1925) untersuchten, ist ein ziemlich ausgedehnter paariger, infolge des Atriums tief im Innern liegender Muskel. Er besteht nicht aus Platten, sondern ist fibrillöse kräftig entwickelte quergestreifte Endothelmuskulatur (fast schon mehr als das wegen der Kräftigkeit der Fibrillen) der rechten wie linken Wand der schmalen Leibeshöhle um den postrespiratorischen Darm — also der Somatopleura — und ist wie die meisten vorerwähnten Muskeln von Cöloflüssigkeit umspült. Da seine Fasern näherungsweise vertikal verlaufen, zeigen Horizontalschnitte sie quergeschnitten; so erkennt man sie in Abb. 30, allerdings nur bei genauerem Hinsehen und nur zum Teil, da der Muskel weiter nach hinten reicht als diese Abbildung. Genauer beschrieben, hat er auf jeder Körperseite die Form eines auf der Spitze stehenden Dreiecks, dessen Basallinie sich subchordal hinzieht, und das mit seiner vorderen oberen Ecke auch auf den Trichter übertritt, während seine (ventrale) Spitze ventral des Darms nahe hinter der Grenze von respiratorischem und postrespiratorischem Darm liegt, ohne die Spitze des Partnerdreiecks zu berühren; von jener Basis ziehen seine quergestreiften Fasern konvergierend zu dieser Spitze. Der rechte Muskel hat größere Ausdehnung als der linke, besonders nach hinten-oben und anscheinend auf dem Trichter. Näheres bei den genannten Autoren. Funktion: vermutlich darmhebend, demnächst trichterverengernd; siehe auch *Zarnik* 1904 S. 621 Fußnote.

Als weitere Muskeln des Lanzettfisches wären nur noch Endothelmuskeln von Blutgefäßen zu erwähnen (s. u.). Der Darm im übrigen und insbesondere der Kiemendarm entbehren also jeglicher eigener Muskulatur.

Oft werden zwar Muskelendothelzellen an Cöloiwänden beschrieben. Diese häufigen fibrillenartigen Elemente erachte ich aber nicht für muskulös (s. bei Bindegewebe).

#### 4. Chorda dorsalis.

Die schon von *Yarrell* 1836 erkannte Chorda, im Querschnitt hochoval, unter den vordersten Myotomen mehr drehrund, endigt bekanntlich in der Rostral- und Caudalflosse verjüngt, wobei wohl Beachtung verdient, daß sie in beiden einen sehr hochovalen Querschnitt gewinnt (Abb. 15a und b; Abb. 29c und d), der diese Flossen gegen vertikale Umknickung steift. — Als seltenerer individuelle Variante kann die Chorda bei *Br. lanceolatum* (*Rohon* 1882) und *belcheri* (*Franz* 1922 Textabb. 10) in der Rostralflosse außerdem einen kleinen fadenförmigen Fortsatz nach vorn haben; keulenförmig endigt sie vorn oft bei *As. cultellus* und *maldivense*.

Die histologische Struktur ist früher viel untersucht worden, in jüngster Zeit nicht mehr. Die Chorda des Lanzettfisches besteht bekanntlich, allgemein und kurz gesagt, aus dicht stehenden vertikalen, wie in einer Geldrolle aufeinanderfolgenden dünnen Platten, an denen man auch vereinzelte Zellkerne sieht, ferner aus dem die dorsale und ventrale Linie breit einnehmenden *Wilh. Müllerschen Gewebe* sternförmig verzweigter Zellen (s. in Abb. 33; angedeutet in Abb. 21). Durch diese Struktur ist sie weit von jeder anderen, Wirbeltier- oder Tunicatenchorda verschieden, und nur in der Ontogenie (siehe dort) hat man die Übereinstimmung zu finden versucht.

Eine weitere, einzig dastehende Besonderheit sind die gleichfalls von *W. Müller* 1871 entdeckten „Chordazähne“ (Abb. 33 *Ch.z*), dorsolateral je eine Reihe hervorstehender, bis ans Rückenmark reichender schmaler Zacken mit transversalem Kamm, etwa 10—12 auf eine Myotombreite; sie stehen ziemlich genau gepaart, so daß ein idealer Frontalschnitt entweder ein Paar treffen muß oder keinen, und werden beschrieben als erfüllt teils von *Müllerschem Gewebe*, teils von vorspringenden Ecken der Chordaplatten, indem jenes von medial her, diese von lateral her in den Zahn eindringen.

Im einzelnen besteht eine Chordaplatte ihrerseits aus zahlreichen sehr feinen *Elementarplatten*, und solche schlagen sich in den Horizontal- oder Sagittalschnittbildern oft genug von einer Platte abzweigend zur folgenden oder vorangehenden über, so daß es nicht sicher möglich ist, die „Platten“ zu zählen (etwa 20—40 auf eine Myotombreite). *Joseph* zieht es daher vor (1895), die „Platten“ Plattenbündel (besser wäre: Plattensätze) zu nennen. Das heißt aber nicht, daß die „Bündelung“ oder Zusammenlegung der Elementarplatten zu den größeren, auf den ersten Blick sichtbaren Platten artifizial wäre, sondern schon der lebende Lanzettfisch zeigt die letzteren.

Die Elementarplatte ihrerseits besteht aus sehr feinen wagrechten *Fibrillen* (angedeutet in Abb. 33). Diese bestehen ähnlich einer quergestreiften Muskelfibrille aus „färbaren“ positiv einachsigen doppeltbrechenden (*b*) und „nicht färbaren“, isotropen Gliedern (*a*, Abb. 34) (*v. Ebner* 1895). *a* zeigt wiederum in sich einige, aber nach *Joseph* 1912 nicht konstante Differenzierungen von verschiedenen starker Färbbarkeit, unter denen das wohl selten fehlende kleine stark färbbare Glied *c* durch benachbarte Fasern hindurch — da senkrecht gleiche Glieder aneinanderschließen (wie wagrecht in den Muskelplatten des Myotoms) — eine „körnige Linie“ (*v. Ebner*) bildet, längs welcher die Platten leicht entzweibrechen und somit in bandartige vertikale Streifen zerfallen sollen.

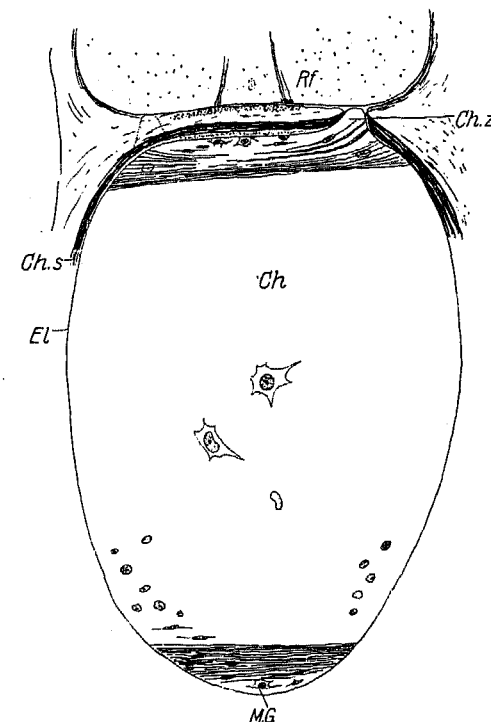


Abb. 33. Chordaquerschnitt (*Br. lanceolatum*). *Ch* = Chorda. Rechts oben ein Chordazahn (*Ch.z*). Dorsal und ventral in der Chorda Müllersches Gewebe (*M.G.*). *Ch.s* = bindegewebige Chordascheide l. e. S.; *El* = Elastica. „Chordakörperchen“. *Rf* = Radialfaserschenkel im Rückenmark.

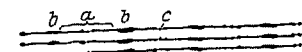


Abb. 34. Ausschnitt aus vier Chordaplattenfasern von *Br. lanceolatum*. Skizze nach *Joseph* 1902. Färbbarkeitsgrade durch die Strichdicke angedeutet.

Cytologisch sind mit alledem die Chordaplatten noch nicht aufgeklärt, d. h. in der Frage nach dem genetischen Verhältnis der Chordaplatten zu den „Chordakörperchen“, den vereinzelt im Frontalschnitt sich mitten oder an beliebiger anderer Stelle zeigenden Zellkernen, sieht man nach dem soeben Gesagten noch nicht klar. Zwischen 2 Elementarplatten liegt wohl nie mehr als ein solcher Zellkern, oft aber sicherlich keiner. Hiernach könnte ein Kern samt einer Mehrzahl aufeinanderfolgender Platten ursprünglich einer Zelle entsprechen; die Plattenbildung wäre vielleicht ein *Liesegang*scher rhythmischer Vorgang (?). Es läßt sich durchaus nicht sagen, ob der vor oder hinter einem Plattenbündel liegende Kern samt Plasma den das Plattenbündel erzeugenden Zellkörper darstellen würde.

Mehr und mehr scheint dagegen klar zu werden, daß zwischen den Chordaplatten inkl. Chordakörperchen und den Zellen des *Müllerschen* Gewebes eine ganz scharfe Grenze nicht für alle Fälle besteht. Hierfür erwähne ich zunächst die schon von *Joseph* 1895 beschriebene, in sehr vielen Schnitten bemerkbare „Tendenz“ des dorsalen wie ventralen *Müllerschen* Gewebes, „entlang der Wand (der Chorda) sich herab- resp. heraufzuerstrecken“, wobei die Kerne „den Chordakörperchen ähnlicher werden“ und eine „Verwandtschaft“ zwischen beiden anzeigen. *W. Müller* und *Stieda* hatten auch schon einen Übergang zwischen *Müllerschem* Gewebe und Chordaplatten behauptet, den *Joseph* mit Unrecht bestreiten dürfte; ein solcher Übergang besteht auch in unserer Abb. 29b<sup>1</sup>, wenigstens soweit das Auge diese Schnitte aus äußerster Schwanzregion<sup>1</sup>) analysieren kann, denn es scheinen da die Zellen des dorsalen *Müllerschen* Gewebes mehr oder weniger plattenartig entwickelt. Vielleicht spricht auch der in *Josephs* Abb. 13, 1895 dargestellte pathologische Fall, den ich hiermit nur erwähne, in gleichem Sinne; in ihm könnten Chordaplatten zerstört (?) und durch reichlich regeneriertes (??) *Müllersches* Gewebe ersetzt scheinen.

Wie ich die von *Joseph* beschriebenen normalen Verhältnisse an gutem Material sehe, habe ich in Abb. 33 skizzierend zu verdeutlichen versucht. Die horizontale Fibrillierung der Chorda in diesem Bilde ist nur zum kleinsten Teile gezeichnet; den ganzen weißen Raum zwischen dem dorsalen und ventralen Segment denke man sich mit durchgehenden horizontalen Strichen (Fibrillen) erfüllt, und die Schnittdicke von einer Mehrzahl von Elementarplatten eingenommen. Nun sieht man von den Zellen des dorsalen und ventralen *Müllerschen* Gewebes sehr wohl einige sternförmig, insbesondere sind dies die extrem dorso- bzw. ventromedial gelegenen, andere aber sind spindelförmig bis fibrillenförmig; ich könnte nicht bezweifeln, daß *diese* in Bildung von Chordafibrillen begriffen sind. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß der Übergang am adulten Tier noch fortschreitet, sondern wahrscheinlich sehen wir in alledem nur den Zustand, auf dem der Differenzierungsvorgang stehen blieb. (Vgl. Ontogenie.)

Plasma sehe ich an diesen Randkernen der Chorda nicht. Die „Chordakörperchen“, die mehr *mitten* im Chordaquerschnitt gelegenen Kerne, sind nicht so spärlich, wie man leicht glaubt, nur ungemein blaß, obwohl in Längsschnitten des Tieres nicht einmal *sehr* flach. Man findet in Querschnitten von 15  $\mu$  Dicke

<sup>1</sup>) Die äußerste Rostral- und Schwanzregion ist oft etwas überfixiert und daher ein wenig maceriert, wenn das Tier in seinen stärkeren Partien gut fixiert ist. So auch diesmal.

sehr wohl bis *drei*. Sie haben einen schönen, großen, chromatischen mitten gelegenen Nucleolus, oft in strahligem achromatischem Netz aufgehängt, den die randständigen Kerne nicht haben, nebst vielen kleinen Chromatinkörnern. Außerdem lassen sie oft *sehr* deutlich um sich herum einen blassen sternförmigen *Plasmaleib* erkennen (Fixierung in *Rabls* Gemisch, Färbung in Hämatoxylin [*Delafield*]-Eosin), den auch schon *Joseph* abbildete.

Endlich erwähne ich von der Chordastruktur hier das kleine dorsomediale zweifellose *Lumen*, welches in der der Abb. 29 zugrunde liegenden Schnittserie die Chorda im hinteren, myotomfreien Teil kurz vor ihrer extremen Verschmälerung durchzieht. Ventrales *Müllersches* Gewebe fehlt hier, das dorsale wurde eben behandelt. Plattenartige Elemente treten anscheinend etwas spiralig an das winzige dorsomediale Lumen heran. Da ein so weit hinten gelegener Bestandteil des Lanzettfisches, ebenso wie weit vorn gelegene, wohl einmal relativ embryonale histologische Strukturen gewärtigen läßt (vgl. die vordersten und hintersten Myotome, auch sind *alle* Endothelien der Rostralflossenhöhlen aus relativ großen, plasmareichen, etwa kubischen Zellen zusammengesetzt, ähnlich wie embryonale), so scheint mir dies Chordalumen nicht sicher zufällig oder belanglos zu sein, obwohl es nicht regulär vorkommt, sondern es scheint mir eine Potenz zu beweisen, die auch in der Ontogenie vorübergehend angedeutet wird (virtueller Medialsplatt, S. 587), und deren Verwirklichung bei Ascidienlarven das Normale ist.

Als eigentliche *Chordascheide* findet sich eine überaus dünne Hüllhaut, auch *Elastica interna* genannt, welche auch die Chordazähne umzieht (Abb. 33 *El*) und sie somit gegen das Rückenmark (das keine Grenzmembran hat!) abschließt. — Die Annahme von *Lwoff* und *Platt*, daß Chordafasern in die Radiärfasern des Rückenmarks übergehen, war ganz verfehlt.

Die auf den ersten Blick auffallende viel dickere, übrigens in sich zweischichtige „Chordascheide“ gehört zum Bindegewebe (s. dort).

Für weitere Einzelheiten und Literatur der Chorda sei besonders auf die erwähnten feinen Untersuchungen von *Joseph* verwiesen.

## 5. Bindegewebe

(inkl. Hautkanäle und Flossensäume).

Das Bindegewebe des Lanzettfisches besteht allgemein aus einer knetbar weichen Grundsubstanz mit sehr spärlichen Zellkernen und meist zahlreichen Fasern, die ihm Festigkeit verleihen. Es ist nur in wenigen Bezirken verhältnismäßig massiv, in vielen jedoch, wie am Darm, zunächst gar nicht auffallend und nur durch eine faserreiche Membran unter dem Peritonealendothel dargestellt. So erklären sich die verschiedenen gebräuchlichen Namen wie „Gallertbindegewebe“, „bindegewebiges Skelett“ und „Stützlamelle“ (*Boveri*, *Zarnik*), „Grenzlamelle oder Endothelbindegewebe“.

Bei *van Gieson*-Färbung kann das gesamte Bindegewebe rot (selten lebhaft rot) werden, wenn Muskulatur- und Epithelplasma gelb sind. Man kann auch Färbungen erhalten, in denen die Fasern sich als rot von der Grundsubstanz abheben. Doch ist das Rot dann nie sehr kräftig.

Das Bindegewebe unter der Außenepidermis wurde auch *Cutis* genannt (*Hatschek* 1888, *Goldschmidt* 1908 u. a.) und hat eine komplizierte, oft beschriebene



Schichtung, deren oberste zellenlose Schicht auch Basalmembran der Epidermis genannt wird. In ihr liegen die Fasern sich kreuzend so / und so \ zur Horizontallinie und sind an den oft abgebildeten (*Langerhans* Abb. 13, *Nüsslin*, *Rohon* Taf. V, Abb. 44, *K. C. Schneider* 1902 S. 716, *Franz* 1923 Textabb. 17) „Kreuzlöchern“<sup>1)</sup> für die sensiblen Nerven gleichsam durch den vordringenden Nervenfasern auseinandergesperrt. Die breite Schicht II der Cutis ist gegen die lamellenartige Schicht I (Basalmembran) und III (s. u.) durch je ein Netz sternförmig weit verästelter und kommunizierender (so in vivo sichtbar; Silbernitrat schwärzt sie, wenigstens das obere Netz) Bindegewebszellen begrenzt und von kräftigen „Radiärfasern“ durchstemmt, ferner durchzogen von peripheren Nerven und „Hautkanälen“ (Abb. 35).

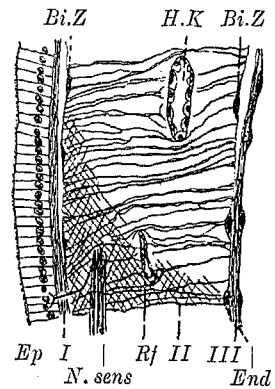


Abb. 35. Epidermis und sog. Hautbindegewebe des Metapleurums von *Br. lanceolatum* im Querschnitt: Schicht I (Basalmembran der Epidermis), II („Gallerschicht“) und III. Die knetbare Grundmasse zum Teil durch Kreuzschraffierung angedeutet. Bi.Z = Bindegewebszellen; End = Endothel der Metapleuralhöhle; Ep = Epidermis; H.K = Hautkanäle; N.sens = Nerv; Rf = Radiärfasern. Aus *Franz* 1923.

rechts stärker und von anderer Architektur als links. Die Einzelheiten der Anordnung, z. B. die schönen Trajektorien (Abb. 37 auf S. 516) in der Rostralflosse, die näherungsweise ebenso in der Caudalflosse vorhanden sind, und der arkadenartige Verlauf in der Wange (Abb. 31) machen *Goldschmidt* eine mechanische, festigende Funktion wahrscheinlich, so daß er das Gallerröhrensystem das „Hautskelett“ nennt.

An der Ventralfläche der Peribranchialhülle bildet das auch hier der obigen „Cutis“ ähnlich beschaffene Bindegewebe Längsriefen unter der dadurch gefalteten Epidermis (Abb. 21). Sie ziehen ziemlich parallel; in Atrioporusnähe nähern sie sich schräg und etwas alternierend der Medianlinie.

„Schicht III“ der „Cutis“ (Abb. 35) ist nicht überall ein und dasselbe, über den Myotomen z. B. ist sie die Grenzschicht gegen das Myocöl oder Basal-

<sup>1)</sup> Diese gleichen übrigens hochgradig den ihnen durchaus nicht gleichbedeutenden Kreuzlöchern in der Cuticula des Regenwurms (gleichfalls abgebildet bei *K. C. Schneider* 1902).

membran des Myocölendothels, und sie geht hier über in die starkfaserigen Myosepten (*Dissepimente*), welche die Myotome voneinander trennen. Die Myosepten (s. *Franz* 1926 b) zeigen deutlich auf ihrer Vorder- und Hinterfläche, wo die Muskelplatten ansetzen, stets eine Anzahl Zellkerne und in ihrem Innern stellenweise eine Art lockeres Bindegewebe ähnlich dem der Kranioten, nämlich „Bindegewebsundichten“ (*Franz* 1926 b), die nur blaß färbbare und stellenweise überhaupt keine Grundsubstanz enthalten, oft von Fasern durchzogen sind und verstreute Zellkerne bergen. Wie *Burchardt* hervorhebt, werden die Bindegewebsundichten (die er für Gefäßlumina hält) mit zunehmendem Alter des Tieres deutlicher. Den Myosepten sitzen einige ins Myocöl hineinragende faserarme Flügelbildungen an, wieder mit Zellkernen auf beiden Seiten (*Franz* 1926 b). In Nachbarschaft der Nervenursprünge erscheinen in Querschnitten bindegewebige „Flügel“ infolge etwas komplizierten Verlaufs des Myoseptums (*Franz* 1925).

Die Myosepten gehen über in das fast zellenfreie „axiale“, besser *mediale* Bindegewebe, welches um Rückenmark und Chorda eine auch zwischen beiden hindurchziehende Scheide bildet (Abb. 16—28) und sich dorsal sowie hinterm After ventral in ein mediales Septum fortsetzt, vorm After aber ventral in die rechte und linke „hyposomale Lamelle“ an der Innenseite der Myotome (= Basalmembran des medialen Myocölendothels und überhaupt der Körperwand) übergeht. Eine regulär an jedem Segment, somit alternierend rechts und links vorkommende Bindegewebsundichte mit kleinen sternförmigen Zellen (*Franz* 1926 b) zeigt Abb. 24 *Bi. U*. Sie dürfte schon *Gegenbaur* begegnet sein, der wiederholt das Vorhandensein von Zellkernen im Bindegewebe unseres Tieres hervorhob (Vergleichende Anat. I, 1898, S. 192, 199, 221).

Die Faserung der Scheide um Rückenmark und Chorda folgt im allgemeinen zirkulär der Peripherie der umschlossenen Organe, läßt aber dorsal wie ventral der Chorda starke Längsfaserung erkennen (Lig. longitudinale superius und inferius).

Als bindegewebige Chordascheide im engeren Sinne läßt sich der unmittelbar auf die Elastica der Chorda nach außen folgende Zylinder „verdichteten“, d. h. stärker färbbaren und wohl auch faserreicheren Bindegewebes auffassen (Abb. 33 *Chs*, Abb. 21).

Faserfreies Bindegewebe, also nur Grundsubstanz, erfüllt den überm Rückenmark hinziehenden „Dachraum“ (Abb. 16 *D.R*) und die Flossenstrahlen (s. u.).

Die bindegewebig-membranösen Wände der Kammern des Pterygialmuskels (s. Kapitel Muskulatur) sind reich an z. T. anscheinend degenerierenden, dem Schwund zwischen den Fasern anheimgegebenen Zellkernen.

Durchaus membranösen Charakter („Stützlamelle“!) haben durch ihre Dünne und das Fehlen von Zellkernen, bei unmittelbarem Übergang in massiveres Bindegewebe, z. B. die vordere und hintere Velumwand (beide unter Ektoderm, erstere innen vom Velummuskel bedeckt, letztere innen von Endothel), die gesamte Wand zwischen Atrium und Cölom (Teil der Somatopleura), die Splanchnopleura des postrespiratorischen Darms und der Leber, die Genitalkammern (größtenteils zwischen Atrialepidermis und Endothel), der Außenschkel des Sclerotoms (d. h. die unter dem Sclerocölendothel liegende Membran), die Wände der *i. Lh* (Abb. 17) usw.; ferner die Wände aller freier liegen-

den Blutgefäße, z. B. der Endostylarterie (Abb. 20 *Ea*), des Glomus *Gl* in Abb. 16 und 17, der unpaaren Aorta *Ao* in Abb. 23—25, der subintestinalen Venen z. B. in denselben Abbildungen: immer sind diese Gefäßwände eine feine Membran, innen mit Gefäß-, außen mit Cölomendothel belegt und kontinuierlich ins übrige, sei es membranöse oder massivere Bindegewebe an den Verbindungsstellen übergend.

Ein eigentliches *Mesenterium des Darms*, und zwar ein dorsales, besteht für eine kurze Strecke. Im allgemeinen liegt ja das entodermale Darmrohr dorsal dem subchordalen Bindegewebe (Abb. 18—22) oder der Aorta (Abb. 23 und 25—27) unmittelbar an, wobei die den postrespiratorischen Darm eng umschließende Splanchnopleura am subchordalen Bindegewebe oder an der Aortawand in fester Verwachsung hängt. — Irgendein Verwachsungszusammenhang zwischen Splanchnopleura und dem Entoderm besteht übrigens nicht, daher erscheint zwischen beiden leicht ein *artef.* Raum (Abb. 24). — Das eigene *Mesenterium* ist ausgebildet über dem schmalen „dunklen Darmring“ als eine zwischen Aorta und Splanchnopleura sich ausspannende, cölomhalbierende Längsmembran (Abb. 24); so auch bei *Br. belcheri*. Außerdem sehe ich bei einem *Br. lanceolatum* über dem „Magen“teil des Darmtrakts die Aorta für eine noch kürzere Strecke wieder paarig geworden, und da hängt die Splanchnopleura an einem zwischen den beiden Aorten entspringenden ebenso dünnhäutigen Mesenterium; doch habe ich noch nicht geprüft, ob dies Verhalten konstant ist; wahrscheinlich nicht!, und bei *Br. belcheri* finde ich es nicht so.

Bindegewebe der *Tentakel* und der *Kiemenbögen* siehe bei Darmtraktus; der *Nephridien* siehe bei den Excretionsorganen.

Die *Muskulatur* enthält außer den groben Dissepimenten zwischen den Myotomen und den ähnlich häutigen Septen des Transversal- und evtl. des Aftermuskels kein Bindegewebe; es gibt kein Myolemm und keine Bündelung der contractilen Elemente wie bei Kranioten. —

Man kann vom Bindegewebe des Lanzettfisches, von seinen massiveren wie von den durchaus membranösen Partien, den Satz aufstellen: diese meist zellenfreie, andernfalls zellenarme Formation liegt stets unter mesodermalem Endothel — welches nur in vereinzelt Fällen durch Endothelmuskulatur (*Musc. trapezius*) oder durch die bedeutenden Muskelplatten der übrigen Muskeln vertreten ist. Natürlich stößt es auf der anderen Seite oft an andere Gewebe (Ektoderm, Entoderm, Keimzellen). Selten, wie in den Kiemenbögen, ist die Berührung mit mesodermalem (hier z. T. Blutgefäß-) Endothel nur gering, nie fehlt sie. Ontogenetisch ist sie auch beim Kiemenbogen bedeutend, denn statt des ganzen bindegewebigen Septums eines Kiemenbogens einschließlich des Skelettstabes findet sich bei der Larve noch ein Cölomraum (Abb. 68 auf S. 593; auch Franz 1925 Taf. 15 Abb. 4). Es gibt kein ringsum von Ekto- oder Entoderm eingeschlossenes Bindegewebe und keine lediglich zwischen diesen Geweben gelegene Basalmembran beim Lanzettfisch.

Es entspräche unserer Begriffsbildung besser, sein Bindegewebe, diese grundsubstanz- und faserreiche Formation, wenigstens in ihren ausgedehnten wirklich zellen- und kernlosen Partien nicht als „Gewebe“ zu bezeichnen, sondern als Abscheidungsprodukt. Sind die abscheidenden Zellen die der mesodermalen

Endothelien, was kaum zu bezweifeln ist schon wegen der nur zu ihnen konstanten Beziehung, so ist das Abscheidungsprodukt erst mit diesen zusammen „ein Gewebe“ im cytologischen und histogenetischen Sinne — *alles* Bindegewebe des Lanzettfisches ist also m. E. „Endothelbindegewebe“, wie *K. C. Schneider* die dünnen Membranen nennt — und kann es aus den Endothelzellen wohl auch seine zahlreichen Fasern beziehen:

Sehr verbreitet ist nämlich das Vorkommen *spindelförmiger Endothelzellen*. Sie galten bisher allgemein für muskulös. *van Wijhe* erwähnt sie 1901 von der Dorsalwand des *Epc* und von der *Vc*-Wand gegen die *Epb*-Höhle (beides in unserer Abb. 17 b), *Zarnik* und *Cerfontaine* von der Wand der Gonade i. e. S., ich finde sie in großer Ausdehnung an der postbranchialen Splanchnopleura und (Abb. 52) am Endostylcölom — an beiden liegen sie longitudinal —, wenigstens stellenweise auch am subchordalen Cölom, wo sie transversal verlaufen. Ich halte sie sämtlich *nicht* für muskulös und vermute eher, daß sie in Bildung von Bindegewebsfasern begriffen sind. Denn sicherlich weichen sie von den bandförmigen muskulösen Gefäßendothelien des Lanzettfisches ab durch Spindelform und, wie es scheint — doch das liegt an der Grenze des sicher Feststellbaren — durch Umschließung nur je einer Faser, die anscheinend über den Kern hinwegzieht und die für das Säurefuchsin in der *van Gieson*-Lösung eine, zwar nicht sehr ausgesprochene, Affinität hat. Abb. 36 zeigt einige dieser Spindelzellen (weitere durch ihre Kerne angedeutet) aus einem Horizontalschnitt durch die dorsalste Decke des subchordalen Cöloms.

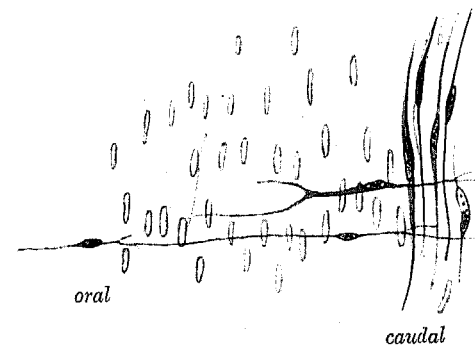


Abb. 36. Bindegewebs- und spindelförmige Endothelzellen der dorsalsten Wand des subchordalen Cöloms von *Br. lanceolatum*.

Hier kommt allerdings zu dieser, wie gesagt, sehr verbreiteten Erscheinung noch etwas hinzu, indem unter (topographisch über [dorsal von]) dem Spindelzellenendothel noch wunderschöne kommunizierende longitudinalgestreckte sternförmige Bindegewebszellen dem subchordalen Bindegewebe aufliegen, bis auf die Gestrecktheit denen gleich, die man in der „Cutis“ besonders in vivo erkennt.

Es haben aber nicht alle mesodermalen Endothelien diese Zusammensetzung aus Spindelzellen. Insbesondere dürften das Myo- und Sclerocölendothel einfache niedrige Endothelien sein.

#### Die Flossensäume.

Der *unpaare Flossenraum* ist an zwei oder drei Stellen asymmetrisch: 1. Der ventrale Lappen der Rostralflosse geht in die *rechte* Wange und Lippe über (Abb. 15 a—d, Abb. 4a); nicht so bei *As. lucayanum* (*Andrews*), wo ja die Lippen etwas weiter caudal liegen, wohl aber bei *Br. belcheri*, *caribaenum*, *elongatum*, *californiense*, *As. cultellus* und *bassanum*, also sonst wohl bei allen Arten. 2. Der ven-

trale Lappen der Schwanzflosse weicht neben dem After auf die *rechte* Körperseite (Abb. 27). 3. In der Gattung *Asymmetron* geht die Präanalflosse vorn in das *rechte* Metapleurum über (Abb. 6). — Als „paarige Flossen“ oder „Seitenflossen“ werden oft die Metapleuren (*Mp* in Abb. 21) bezeichnet, jene ventrolateralen Leisten an der Peribranchialwand, die vorn hinter den ventralsten Cirren beginnen und etwa eine Myotombreite hinterm Atrioporus endigen bzw. (die rechte bei *Asymmetron*) dort in die Präanalflosse übergehen. Sie sind gleich dem unpaaren Flossensaume ohne Muskulatur, doch weit verschieden von ihm strukturiert (Abb. 21), ohne jede Segmentierung, mit einheitlicher Pterygialhöhle (vgl. bei „Muskulatur“ und bei „Cölomräume“). Die Bezeichnung „Flossen“ empfiehlt sich für sie wenig, selbst wenn sie keine Homologie präjudizieren will, denn dann wird sie hier nichtssagend.

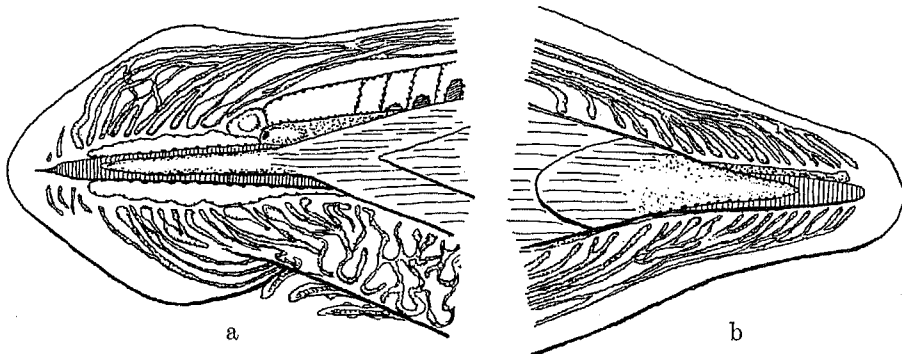


Abb. 37. Vorderende (a) und Hinterende (b) von *Branchiostoma lanceolatum* mit den Haut- oder Gallertkanälen. In der Rostralflosse außerdem folgende Höhlen: die Flossenkästchen (auf das vorderste entfällt die Geißelgrube am Neuroporusrest) und dicht an der Chorda die dorsale, ventrale und (paarige) seitliche Rostralhöhle. — Es dient der Verdeutlichung, daß letztere an ihrem hinteren Ende zu niedrig gezeichnet wurde, während sie dort in Wahrheit höher als die Chorda ist, vgl. Abb. 15 *Me.* — In der Caudalflosse die paarige seitliche Caudalhöhle.

In den pseudometameren Flossenkammern des unpaaren Flossensaumes (etwa 3—5 auf 1 Myotom, örtlich, individuell und nach Arten verschieden) finden sich die „bindegewebigen Flossenstrahlen“, die frei von Fasern, also wie der Dachraum (s. o.) nur Bindegewebsgrundsubstanz sind, und an denen schon *Joh. Müller* feststellte, daß sie knetbar weich sind. Sie stehen auf dem Boden der Kammer und sind an ihrer freien Oberfläche mit Endothel überzogen wie die Kammerwand (Abb. 16 *Fl*); bei den gewöhnlich oder immer paarigen, nur bei einzelnen Arten fehlenden Flossenstrahlen der Ventralflosse (Abb. 26) schiebt sich dieses Endothel auch in den oft unregelmäßigen, die beiden Partner trennenden Spalt. Nach *van Wijhe* 1901 ist das Endothel auf dem Flossenstrahl wie auf der Seitenwand der Kammer ein polygonales mit darstellbaren Zellgrenzen, während es auf der Vorder- und Hinterwand spindelförmige Kerne zeigt.

Als vorderste zwei dorsale Flossenkammern von *Br. lanceolatum* sehe ich meist zwei längliche, deren kürzere vordere etwa mit Stirnbläschen und Geißelgrube der Rostralflosse zusammenfällt (Abb. 37 a, auch Abb. 15 c *Fk*). Der davor liegende lange, etwas weniger regelmäßige, niedrige suprachordale Raum wird nicht als Flossenkammer gezählt, sondern als „dorsale Rostralhöhle“ (Abb. 15 b

*D.R.*), weil sie in der Ontogenese viel früher erscheint (*Hatschek* 1906). — In der Schwanzflosse wird die dorsale Kammerung niedrig, unregelmäßig und wohl spärlich, doch kommt es nicht etwa zu einer dorsalen Caudalhöhle (ebenso wenig zu einer ventralen, die in der Rostralflosse vorhanden ist und bei den Cölomräumen zu erwähnen sein wird). — Die Kammerung der Präanal- (Ventral-)Flosse erstreckt sich auch bei *Br. lanceolatum* über den After hinaus in die Caudalflosse hinein, selbst mit sehr kleinen paarigen Flossenstrahlen, doch zeigt dies bei dieser Spezies nur das Mikroskop, und zwar an größeren Exemplaren erst in Mikrotomschnitten.

## 6. Nervensystem.

Da ich das Nervensystem des Lanzettfisches 1923 bearbeitet habe, zielt der folgende Überblick auf Kürze, Tatsächlichkeit, erhöhte Präzision und einzelne Korrekturen oder Ergänzungen ab und verweise ich für Literatur und nähere Einzelheiten hauptsächlich auf jene Arbeit von mir<sup>1)</sup>.

Das Nervensystem besteht aus dem Zentralnervensystem oder Rückenmark, den dorsalen, „sensiblen“ oder *richtiger*: gemischten und den ventralen, „motorischen“, vielleicht *auch* gemischten Spinalnerven. Ein sympathisches Nervensystem fehlt (S. 527 unten).

### a) Das Zentralnervensystem.

Am Rückenmark lassen sich von vorn nach hinten 4 Abteilungen unterscheiden, die ohne äußere und zum Teil ohne scharfe innere Grenze ineinander übergehen: 1. das Stirnbläschen, 2. der Teil mit den großen Dorsalzellen (= Vorderteil des Rückenmarks im engeren Sinne), 3. das lange Stück Rückenmark im engsten Sinne und 4. der Endteil des Rückenmarks. — Das Zentralnervensystem liegt der Chorda auf, von ihr bindegewebig getrennt (Chordazähne oben behandelt). Es ist durchzogen vom etwas ventral in ihm liegenden Zentralkanal und einem von diesem dorsalwärts bis fast an die obere Grenze emporeichenden rhapsartigen (s. u.) Medialspalt (Zentralkanalspalt).

1. Das *Stirnbläschen* („Gehirnbläschen“), Abb. 37, über oder unmittelbar vor der vordersten Myotomspitze, mit dem schon von außen sichtbaren vorderen Pigmentfleck (der bei einzelnen Arten schwach entwickelt scheint, s. im Kapitel Systematik), umfaßt eine ventrikelartige Erweiterung des Zentralkanal- und -spalts. Seine Wand ist ein einschichtiges Epithel aus fädigen, unverzweigten, dicht nebeneinander stehenden Gliazellen, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen, mit oft deutlichen fußenartigen Basalverbreiterungen der fädigen Zellen, deren geknöpftes apikales Ende eine nach vorn umgebogen zu findende Geißel ins Lumen hineinragend trägt (vgl. Abb. 38).

Der *Pigmentfleck* in der Vorderwand ist oft etwas unregelmäßig umgrenzt — doch sind die älteren Angaben (z. B. *Nüsslin*, *Kohl*) in dieser Hinsicht infolge von Konservierungsmängeln übertrieben — und wird hergestellt durch braune Pigmentkörnchen zwischen den dortigen Fadenepithelzellen im gemeinsamen

<sup>1)</sup> Übersehen habe ich in jener Arbeit diejenigen von *Boeke* 1903 b und 1908 a und die von *Johnston* 1905 b. In den folgenden Zeilen wurden sie berücksichtigt.

Plasma (Grundsubstanz, s. u.) der somit eigentlich syncytialen Glimasse. Nie ist er paarig, sondern stets unpaar-medial (Abb. 15 b<sup>1</sup>).

Dicht hinterm Pigmentfleck bildet die Wand links oben einen stumpfkegelförmigen, übrigens in der Gestaltung variablen Fortsatz nach außen, der einen entsprechenden unbegeißelten Fortsatz der Ventrikelhöhle (*Neuroporusrest*) umfaßt (Abb. 15 c und Abb. 38 *Np*). (Der Abschluß gegen die anliegende epidermale Geißelgrube ist schon in der larvalen Periode vollendet, s. Ontogenie.)

Am Hinterende des Bläschens nimmt den Boden des Übergangsteils zwischen seinem Ventrikel und dem Zentralkanal des folgenden Rückenmarksteils eine Gruppe von langen plasmatischen Zellen ein, das von *Boeke* 1902 sogenannte „*Infundibularorgan*“, *Inf* in Abb. 15 a und 38. Eine infundibulumartige Bodenvertiefung vor demselben (*Kupffer*) besteht nicht (mit *Boeke*). Objektiver wäre diese Zellengruppe daher das Geißelorgan im Stirnbläschen zu nennen, doch geschah das noch nicht, und der Name Infundibularorgan ist verbreitet. Diese

Zellen, nach *Boeke* von je einer (Neuro-)Fibrille durchzogen (? *F.*), tragen sehr lange Geißeln, die *Boeke* immer nach hinten, also in den Zentralkanal hinein, umgelegt findet, wie in Abb. 38 gezeichnet. Daß sie manchmal statt dessen nach vorn gelegt zu treffen seien, wie ich angab, wurde mir zweifelhaft, nachdem ich an einem Präparat, das es so zeigen

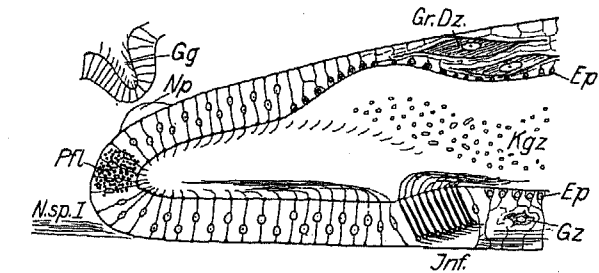


Abb. 38. Stirnbläschen von *Br. lanceolatum*, medialer Sagittalschnitt mit eingezeichnete Geißelgrube (*Gg*) am Neuroporusrest (*Np*) als links-lateralen Teilen und dem paarigen (also lateralen) Nervus spinalis I (*N.sp. I.*). *Pfl* = der vordere Pigmentfleck; *Inf* = Infundibularorgan; *Gr.Dz* = Große Dorsalzellen; *Gz* = eine (beliebige) Ganglienzelle; *Kgz* = Commissurganglienzellen (deren dünner Commissurteil vom Schnitt getroffen ist); *Ep* = Ependym.

wollte, bei wiederholten Prüfungen in den scheinbaren Infundibulargeißeln desselben die unmittelbar lateral benachbarten Ependymgeißeln (der vorerwähnten Art) erkannte. Dagegen wird es wohl dabei bleiben, daß die Zellen sich basal ihres tief liegenden Kerns in Nervenfädchen fortsetzen, die teils in der Medianlinie kreuzend, teils ungekreuzt caudalwärts ziehend, eine kurze Strecke verfolgbar sind (*Franz* 1923, mit *Boeke* 1913, der aber noch mehr als dies behauptet). Abb. 39 zeigt diese partielle Kreuzung, und oft kommen die Zellfortsätze einzeln, aber nicht in solcher Länge, in der durch Abb. 38 angedeuteten Weise heraus. Hieraus und aus dem Vorhandensein des Pigmentflecks ergab sich meine Vermutung des Schattensinnesorgans und meine einschlägigen Versuche (1924a), nach denen mit Wahrscheinlichkeit das Stirnbläschen den Lanzettfisch im Umkehren vor Licht unterstützt.

Von Nervenfasern (des ersten Spinalnerven, s. u.) wird der laterale Basal- und hintere Lateraleil der Bläschenwand nur durchzogen (Abb. 15 b<sup>1</sup>; siehe auch S. 528).

Mit seinem Hinterende sitzt das Bläschen schon im Rückenmark im engeren Sinne drin; dessen nach hinten darüber hinaus reichender Vorderteil:

2. der Teil mit den großen Dorsalzellen, ohne vergleichend-anatomische Tendenz auch (mit *Rohde*) *Gehirnteil* zu nennen, bis zum 5. rechten dors. Spinalnerven (hinter dem 3. rechten Myotom), ist ausgezeichnet durch zwei Eigentümlichkeiten: 1. der vom Zentralkanal dorsalwärts aufsteigende Zentralspalt ist hier in ganzer Länge dorsal größtenteils nochmals erweitert zu mehreren hintereinanderliegenden, zum Teil asymmetrischen, ventrikelartigen Räumen, die vielleicht weniger individuell variieren, als es bei verschiedenen Konservierungszuständen erscheint. 2. Dorsal und seitlich dieser Räume finden sich, schon überm Hinterende des Stirnbläschens beginnend, die zahlreichen „großen Dorsalzellen“, große, meist in der Längsrichtung des Tieres gestreckte, wohl bipolare Ganglienzellen (*Gr.Dz* in Abb. 38 und in Abb. 15 d). „Stiftchensäume“ an ihnen sind, wenn vorhanden, artifiziell. Ich gab diesen Zellen auch den Namen „Gehirnzellen“, der in vergleichend-anatomischer Hinsicht nichts präjudiziert. Sie nehmen nach hinten an Größe ab, so daß sie schließlich nicht sicher gegen kleinere Ganglienzellen abzuschneiden sind<sup>1</sup>).

Im übrigen hat dieser Rückenmarksteil die Beschaffenheit des folgenden, bis auf die geringere Zahl der unten zu erwähnenden Becher-Augen.

3. Im Rückenmark im engsten Sinne hat der Medialspalt oben keine oder höchstens stellenweise eine geringe, höchstens örtlich bedeutendere Erweiterung. Abgesehen von diesem dorsalsten Teil ist der Medialspalt von Ganglienzellen durchzogen (Abb. 16a) — so also auch schon im unter 2. behandelten Teil (Abb. 37 *Kgz*) —, daher vom Charakter einer *Rhaphé*.

Die *Neuroglia* ist ein, vom Stirnbläschen und vom hinteren Endteil des Rückenmarks abgesehen, sehr reich entwickeltes anastomosierendes Netz stärkerer und feinerer Fasern in schwach färbbarer Grundsubstanz, mit kleinen, im Innern aber nur spärlichen Zellkernen, zum Teil mit Füßchen an der Rückenmarksoberfläche (die keine Grenzmembran hat) und mit einem aus kleinen zellkernhaltigen Faseraufpinselungen bestehenden, unbegeißelten Ependym (*Ep* in Abb. 38) am Zentralkanal und Medialspalt. Gliafasern können auch gebündelt sein. Schöne Abbildungen lieferte schon *Erik Müller* 1900, doch ist wohl meine 1923 begründete Auffassung der *Neuroglia* des Lanzettfisches als *Syncytium*

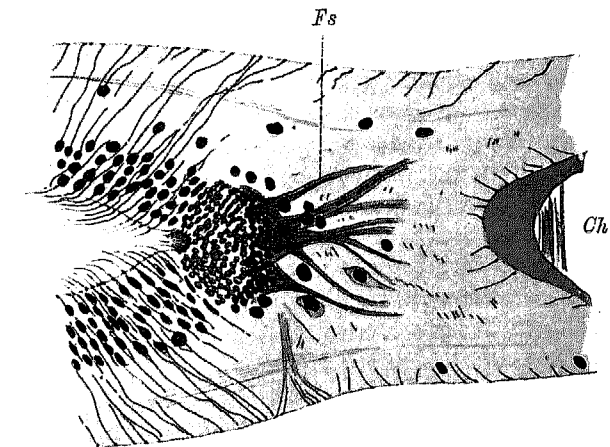


Abb. 39. Ein Horizontalschnitt (etwas von vorn oben nach hinten unten) zu Abb. 38, zeigt bei *Fs* die von den Infundibularsinneszellen nach hinten ausgehenden teils kreuzenden, teils ungekreuzten Fasern. *Ch* = Chorda, angeschnitten. Nach *Franz* 1923.

<sup>1</sup> Meine 1923 gegebene Textabb. 23 zeichnet sie wohl bis 1 Segment zu weit nach hinten reichend.

(Kerne und Fasern in gemeinsamer plasmatischer *Grundsubstanz*) die einzig richtige. Kräftige Bündel von Gliafasern sind besonders die „Radiärfaserschenkel“ (Abb. 16a *Rf*), in unregelmäßigen Abständen aufeinanderfolgende dachartige Streben zwischen dem Zentralkanalependym und der Basalfläche des im Querschnitt größtenteils etwa dreieckigen Rückenmarkes, auf der sie etwas medialwärts der Chordazahnreihen auftreffen. (Sie haben also mit den Chordazähnen nichts zu tun, und sie haben im Gegensatz zu diesen Longitudinalausdehnung.) Feine Gliafasern umspinnen die größeren Ganglienzellen, so auch die vorerwähnten großen Dorsalzellen und deren Fortsätze. Äußerst feine Gliafäserchen bilden um dickere Nervenfasern in einigem Abstände eine parallelfasrige Scheide, wenigstens um die längste und größte der sogleich zu erwähnenden Kolossalfasern (Franz 1923, Taf. 16, Abb. 38 bei *Ko. F.*).

Die Ganglienzelltypen im 3. Teile sind folgende:

α) Die *Kolossalzellen*, von *Rohde* 1888 genauer analysiert. Sie sind multipolar, durchsetzen den Zentralspalt, folgen aufeinander in nicht ganz gleichmäßigen Abständen von etwa  $\frac{1}{2}$  Myotombreite, liegen hierbei wenigstens zum Teil immer im Bereich eines (abwechselnd r. und l.) dors. Nervenursprungs, haben (wenigstens im Vorderkörper) den Kern abwechselnd auf der rechten und linken, dem Nervenursprung *abgewandten* Seite des Zentralspalts, wohl stets einen an dieser Zellkernseite etwa dorsalwärts abgehenden Neuriten (Franz 1923; s. obige Abb. 16a und 19b<sup>1)</sup>) und eine gleichfalls an der Kernseite — also abwechselnd nach rechts und nach links — entspringende Kolossalfaser, die wir sogleich sehr weit verfolgen werden, während die meist zahlreichen übrigen kräftigen Dendritenfortsätze stets nur eine kurze Strecke zu verfolgen sind, weil sie sich bald *plötzlich* (Franz 1923 Textabb. 26) aufs feinste verästeln.

Die *vorderste* Kolossalzelle (Abb. 16a *Kz*) liegt regulär am Ursprung des 6. l. sens. Spinalnerven, insbesondere unmittelbar davor oder vielleicht auch manchmal statt dessen, wie *Rohde* es angibt, dicht dahinter, jedenfalls somit im Gebiet zwischen der Geißelgrube des Gaumens und dem Velum und kurz hinter den vordersten Becheraugen; sie ist von allen die größte und die einzige, deren Kolossalfaser in die *Medianlinie* eingeht. Diese Faser biegt nämlich auf der rechten Seite, nach hinten ziehend, zur Mediallinie um, erreicht letztere bald und ist dann in jedem Schnitt (z. B. Abb. 19b) ventral des Zentralkanals zu erkennen als kräftige Achsenfaser eines langzylindrischen, mit färbbarer Grundsubstanz erfüllten Raumes, den die obenerwähnte feine Glia-scheide umgrenzt. Die Zelle ist demnach stets sehr leicht zu finden, denn jeder Schnitt hinter ihr zeigt die mediale Kolossalfaser, jeder Schnitt vor ihr enthält diese nicht. Abzweigungen von der Kolossalfaser wurden selten sichergestellt. Nach allmählicher und schließlich extremer Verdünnung konnte ich diese Faser bis zwischen das letzte Myotompaar erkennen. Vgl. auch die Angaben *Rohdes*.

Von den folgenden Kolossalzellen, unter denen die vierte wieder etwas durch Größe auffällt und die sechste die zweitgrößte von allen ist, werfen wenigstens die nächsten 6 (also bis zur siebenten) ihre Kolossalfaser ventral-

<sup>1)</sup> Auch Franz 1923 Textabb. 20 und Taf. 16, Abb. 32, während dort in Abb. 33 wohl eine spiegelbildliche Verwechslung der Neuritenlage an einer von hinten geschnittenen Serie passiert ist.

wärts abwechselnd links- und rechtsherum und zugleich caudalwärts, jedoch gelangt jede dieser Kolossalfasern bald bis zur gegenüberliegenden Seite (wie in Abb. 19b [3. Kolossalzelle] angedeutet, während auf der anderen Seite dortselbst die 2. Kolossalfaser schon da ist), so daß sich in der rechten und linken Rückenmarkshälfte etwa in mittlerer Höhe ein lockerer Bündel aus nach hinten ziehenden Kolossalfasern entwickelt.

Weiterhin konnte ich im Vorderkörper wenigstens noch 9, obwohl kleinere, Kolossalzellen bis zum 13. r. dors. Nervenursprung erkennen, nach *Retzius* fehlen sie auch im mittleren Rückenmark nicht. Deutlich und von verschiedener Größe, dabei zum Teil paarweise dicht hintereinanderliegend sind sie endlich im hinteren Drittel des Tieres, wo *Rohde* 14 fand, ich 16 sicherstellte, zum Teil in anderen Abständen als *Rohde* es zeichnete. Nach *Rohdes* (hier vielleicht etwas zu schematischer) Darstellung senden sie ihre Fortsätze wieder unter den Zentralkanal hindurch abwechselnd rechts- und linksherum bis zur gegenüberliegenden Seite, doch zugleich nach *vorn*; jedenfalls bilden diese nach *vorn* ziehenden Kolossalfasern ventral des lockeren Bündels der vorerwähnten, nach hinten ziehenden ein ähnliches, etwas schwächeres Bündel.

β) Die wesentlich kleineren *Commissurganglienzellen*, wie *Stieda* sie nannte (in Abb. 16a ohne Beschriftung), sind überaus zahlreich und dicht gelagert und haben in vieler Hinsicht einen den Kolossalzellen wesensgleichen Charakter bei geringerer und gleichmäßigerer Größe; sie durchsetzen stets mit einem schmalen, in Abb. 38 geschnittenen Fortsatz den Medialspalt des Rückenmarks, haben ebenso wie die Kolossalzellen einen an der Zellkernseite dorsalwärts entspringenden Neuriten (*Wolff* 1907, *Franz* 1923) und zeigen auch wie jene oft eine Fibrillierung, die in ihre Fortsätze hineingeht. Die Fortsätze waren jedoch nie auf so weite Strecken hin sicher erkennbar, obwohl so viel feststeht, daß sie zum Teil gleichfalls unter dem Zentralkanal hinüberkreuzen.

γ) Als *mittelgroße sternförmige bis bipolare Ganglienzellen* (in Abb. 16a rund gezeichnet, ohne Beschriftung) fasse ich die übrigen Ganglienzellen des Rückenmarks zusammen, welche *nicht* den Medialspalt durchsetzen und besonders eine dorsale und ventrale Gruppe (oder Zellensäule, durchs Rückenmark hindurch) bilden: erstere um das dorsale Ende des Medialspalts herum, letztere um den Zentralkanal herum. Sie werden mitunter auch „Hinterhorn-“ und „Vorderhornzellen“ genannt. Es kann nicht bezweifelt werden, daß auch bei diesen Ganglienzellen ein Fortsatz stets Neuritenatur (d. h. besondere Dünne, Ursprung an einem mehr oder weniger deutlichen Zellkegel, Leitvermögen [nach anderweitigen neurologischen Erfahrungen] in *cellulipetaler* Richtung) hat. Daß *Rohde* in seiner Lanzettfischarbeit den Ganglienzellen allgemein einen Neuriten gegen *Golgi* und *Nansen* absprach, war allerdings wenigstens insofern begründet, als *Nansen* die einschlägigen Verhältnisse am *Lanzettfisch* verkannt und die Neuriten dort *nicht* nachgewiesen hat.

Die *dorsale* Zellsäule beginnt eigentlich schon gleich am Stirnbläschen, denn zwischen und namentlich lateral von den großen Dorsalzellen findet man stets viele kleinere, hier meist bipolare Ganglienzellen. Sobald dann am 5. dors. Nerven die großen Dorsalzellen über den vordersten Becheraugen aufgehört haben, sehe ich neuerdings deutlich, daß diese „mittelgroßen“ Zellen der dor-

salen Zellsäule *abwechselnd links und rechts überwiegende Anhäufung* haben, nämlich jedesmal gegenüber einem dors. Nervenursprung (Abb. 16a). Besonders bis zum 8. dors. Nerven ist dies recht deutlich, doch ist es auch weiterhin noch zu konstatieren, und wenn auch allmählich die Sicherheit schwindet, da die Zellen spärlich werden, so würde vielleicht durch genaue Zählung jenes Alterieren im ganzen Rückenmark feststellbar sein.

Die *ventrale* Zellsäule beginnt erst unweit vor dem 5. dors. Nerven, ist hier besonders mächtig, nimmt nach hinten an Mächtigkeit ab, ist aber auch unter der 1. Kolossalzelle noch bedeutend, geringer erst von da an, wo die 1. Kolossal-faser am 7. linken dors. Nerven die Medianlinie erreicht, und zeigt mir keine sichere Asymmetrierung.

Der *Nervenfaserverlauf* im Rückenmark ist hauptsächlich longitudinal, da laterale Partien von den in Medialgegend den dortigen Zellen entspringenden Neuriten- und Dendritenfasern, meist wenigstens, nur sehr allmählich erreicht werden. Bekannt sind das oben schon erwähnte kräftige laterale und etwas schwächere lateroventrale Bündel von Kolossalfasern. *Johnston* (1905b) unterscheidet außerdem ein sehr feinfaseriges dorsomediales Längsbündel, ein relativ stark-faseriges dorsoventrales, rechts kräftiger als links, und ein mittelstarkfaseriges laterales. Will man Längsbündel in dieser Weise gegeneinander abgrenzen, so würden das sicher noch nicht alle sein. Es sind auch transversal und schräg verlaufende Fasern — obwohl kaum Bündel — vorhanden, wurden doch solche schon bei den Kolossal- und Commissurganglienzellen erwähnt, und in dem ventralsten Rückenmarksniveau dicht über der Chorda überwiegt transversaler bis schräger Verlauf. — An jeder dorsalen Nervenwurzel ziehen ganz sicher viele longitudinale Fasern vorbei, die sich etwas gegen die Abgangsstelle des Nerven hin krümmen oder nach *Johnston* gar in seinen Anfangsteil ziemlich tief hineinbiegen, ohne in den Nerven einzutreten, d. h. in ihm zu bleiben und ihn zu bilden.

Endlich die *Becheraugen*, jene altbekannten „Pigmentflecke“, die *Hesse* 1898 als zweizellige Organe aus je einer etwa kugligen Ganglienzelle in einer etwa becher- bis schüsselförmigen Pigmentzelle ermittelte. Die Ganglienzelle (Sehzelle) hat einfachste Struktur (ohne Stiftchensaum) und nur einen, noch nie verzweigt gesehenen, etwa bis 4 Sehzellenbreiten verfolgbaren Fortsatz, offenbar einen Neuriten. Die Pigmentzelle enthält ein feinkörniges, tief-schwarzes (blauschwarzes), im Gegensatz zum „vorderen Pigmentfleck“ des Stirnbläschens in Alkali (Natronlauge, *W. Krause*) blau lösliches (*W. Müller* 1874) Pigment. Die Becheraugen liegen zu beiden Seiten des Zentralkanal und, zumal wo sie dichter angehäuft sind, auch ventral von ihm. Sie sind am zahlreichsten im Vorderkörper, demnächst im Hinterkörper. — Für die einwandfreie Annahme der Lichtsinnfunktion steht eine dieser Verteilung entsprechende verschiedene Lichtempfindlichkeit der Körperabschnitte gesichert zur Verfügung. — Dabei liegen sie deutlich in homomyomeren Gruppen, jedem Myotom entspricht eine Gruppe; demzufolge unterscheidet man, wenn man von den spärlicheren ventral vom Zentralkanal gelegenen absieht, rechte und linke Gruppen, die rechten sind wie die Myotome dieser Körperseite gegenüber den linken nach hinten verschoben, — doch decken die rechten und linken Gruppen einander in Seitenansicht größtenteils, wegen ihrer Längenausdehnung. Besonders merkwürdig ist, daß bei jung-

metamorphosierten Tieren die Becheraugen noch nicht so zahlreich sind wie bei älteren — daß sie also aus unbekanntem Quellen sich noch im „fertigen“ Zentralnervensystem vermehren — und daß statt je einer Gruppe auf 1 Myotom bei jenen kleinen Tieren von 6—12 mm Länge noch je zwei hintereinanderliegende Gruppen vorhanden sind (*Hesse*). Die vorderste Gruppe liegt am 3. Myotom und besteht in der Regel aus nur zwei linken und zwei gegen sie nach hinten verschobenen rechten Becheraugen (*Hesse*) (Abb. 44), wobei jedoch auf der einen Seite statt der zwei ausnahmsweise auch drei oder nur eins vorhanden sein können, und so auch schon bei ziemlich jungen bis halbwüchsigen Tieren (*F.*).

Die vorderen Becheraugen, besonders die eben besagten vier und die der folgenden Gruppe, haben oft etwas Blickrichtung nach vorn; von den kleinen hinteren haben einige etwas Blickrichtung nach hinten; die ventralen blicken allgemein ventralwärts. Im übrigen gilt für alle daraufhin untersuchten Arten das Gesetz:

Im Vorderkörper blicken die linken Becheraugen vorwiegend nach oben-rechts, die rechten vorwiegend nach unten-rechts; im Mittelkörper (d. h. im

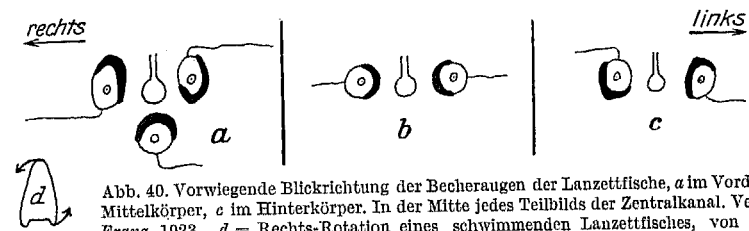


Abb. 40. Vorwiegende Blickrichtung der Becheraugen der Lanzettfische, a im Vorderkörper, b im Mittelkörper, c im Hinterkörper. In der Mitte jedes Teilbilds der Zentralkanal. Vereinfacht nach *Franz* 1923. d = Rechts-Rotation eines schwimmenden Lanzettfisches, von vorn gesehen.

mittleren Drittel) blicken die linken Becheraugen nach links, die rechten nach rechts; im Hinterkörper blicken die linken vorwiegend nach unten-links, die rechten vorwiegend nach oben-links. — Abb. 40.

Dieses Gesetz gilt, besonders was den Vorder- und Hinterkörper betrifft, nicht für jedes einzelne Becherauge, aber stets für eine entschiedene Mehrzahl unter ihnen; andere zeigen Abweichungen sehr wohl bis zur einfach lateralen Blickrichtung, doch selten darüber hinaus.

Bei der auch vom erwachsenen Lanzettfisch beim Vorwärtsschwimmen bevorzugten Rotation des Körpers rechts herum (im Sinne des Urzeigers, wenn man in die Schwimmrichtung blickt) (*Franz* 1924a) schauen demnach die vorderen Becheraugen in die Drehrichtung, die hinteren entgegengesetzt oder zurück; zugleich im Vorderkörper die rechten nach außen, die linken nach innen durch den Körper hindurch, und im Hinterkörper machen die rechten und linken dies umgekehrt.

Strukturelle Besonderheiten, die sicher nicht artifiziell wären, könnte ich den Sehzellen nicht nachsagen. Mit Gewißheit erachte ich die Stiftchensäume, wenn sie auftreten, für artifiziell (*Franz* 1923), und auch von den viel weitergehenden Einzelheiten, die *Boeke* 1903 beschreibt (der Stiftchensaum kehrt darin wieder), überzeuge ich mich durchaus nicht. —

*Ependymsinneszellen* besitzt der Lanzettfisch nicht (u. a. gegen *Agduhr*, dessen Arbeit für *Branchiostoma* unwesentlich ist) außer in den „Infundibular“-

zellen, die ja ganz wahrscheinlich Sinneszellen sind. Für die Sehzellen der Becheraugen paßt der Name „Ependym“sinneszellen kaum. —

Sind im vorstehenden kurz die gesicherten *Tatsachen* vom Aufbau des Lanzettfischrückens behandelt, was man wohl mit kaum einem wesentlichen Zweifel behaupten kann, so fehlt noch sehr viel an Gewißheiten über die vermutlich per contiguitatem geknüpften Reflexketten und über die cellulären Ursprünge der Fasern der peripheren Nerven. Das liegt daran, daß auf *Golgi*-Imprägnation der Lanzettfisch meist leider nur sehr schlecht anspricht — relativ am besten die motorischen Nervenfasern und ihre Endplatten, im übrigen mag *Johnston* (1905b) mit dieser Methode die relativ besten Erfolge gehabt haben<sup>1)</sup>. Auch die Silberimprägnation nach *Bielschowsky*, mit der ich im ganzen mehr Erfolge hatte als mit der nach *Golgi*, hat beim Lanzettfisch bei kritischer Benutzung (an unkritischer, zum Teil mit sie lobendem Wortschwall und sehr kümmerlichen Abbildungen, hat es nicht gefehlt<sup>2)</sup>) meist kaum über die *Heidenhain*-Färbung hinausgeführt (vielmehr erwies sich diese in manchem Punkte bei progressiver Anwendung [d. h. schwacher Haematoxylinum-Lösung nach Eisenalaunbeizung, ohne Nachdifferenzierung] als überlegen), wie auch die Versilberung nach *Cajal* und die Vergoldung nach *Apathy* noch nicht viel besonders Gutes ergab, während die prachtvoll gelingende, am Rückenmark oft *Golgi*-ähnlich elektiv wirkende Methylenblau-Vitalfärbung die feinsten Endzweige der Fasern im Zentralnervensystem unseres Tieres wohl kaum besser hervorbringt als im peripheren Nervensystem, wo sie sie beim Lanzettfisch *nicht* färbt.

Eine Abbildung bei *Retzius* (1891 Taf. 14. Abb. 4) zeigt, daß eine der dorsalen sternförmigen Ganglienzellen eine Faser in einen dorsalen Spinalnerven entsendet. Alle übrigen zur Frage der Nervenverbindung und Reflexknüpfung uns vorliegenden Bilder, sagte ich 1923, halten entweder einer kritischen Be-

<sup>1)</sup> Jedoch sicherlich *nur* bezüglich der bipolaren bis sternförmigen mittelgroßen Ganglienzellen, welche ein für allemal die am leichtesten auf *Golgi* ansprechenden Zellen des Zentralnervensystems des Lanzettfisches sind neben den Gliafasern, die ich übrigens in *Johnstons* „Ganglienzellen 4. Typus“ ziemlich sicher vermute: diese sollen nach dem Autor einen dicken Fortsatz haben, der an der äußeren Grenzmembran des Rückenmarks (die nicht existiert, *F.*) in mehreren plattenartigen Ausbreitungen endigt! Die von diesem „Dendriten“ des Autors abgehende feine Faser, die in die dorsale Nervenwurzel eintreten soll, kann gerade so gut von einem andern (wirklichen) Neuron herkommen und von der Verklebungsstelle an sich mitgefärbt haben, denn solche Erfahrungen macht man mit der *Golgi*-Methode nicht zum wenigsten bei *Branchiostoma* oft. Es kann eben nicht genug betont werden, wie schwer gute Ergebnisse dieser Methode beim Lanzettfisch zu erlangen sind. Die Befunde *Johnstons* erachte ich im ganzen für beachtenswertes Material, das neben künftigen Befunden kritisch zu berücksichtigen sein wird; jedoch muß ich sagen, die Materie ist zu kompliziert und die Täuschungsquellen sind zu zahlreich, als daß auf so wenigen Seiten und mit so wenigen selbstgefühlten Zweifeln wie bei *Johnston* die Punkte, auf die der Autor abzielt, den Eindruck gesicherter Ergebnisse machen könnten.

<sup>2)</sup> Diese Bemerkung über den Wert der *Bielschowskyschen* Methode oder der mit ihr ausgeführten „Arbeit“ bezieht sich natürlich nur auf Abhandlungen über *Branchiostoma* und auch da nicht auf alle. *Stendell* arbeitete sorgfältig, doch an unbrauchbarem Material. *Boeke*, gleichfalls ein äußerst sorgfältig arbeitender Forscher, hat m. E. in mancher Hinsicht mehr gesehen, als ohne Artefakte da ist, doch konnte ich seinen Angaben über das Infundibularorgan zum Teil und zwar in Wesentlichem beipflichten, und auch die über die Endigungen der ventralen Nerven (s. u.) dürften wertvoll sein.

urteilung nicht stand, da die angewandte Methode solchen Nachweis nicht leistet, oder sie sind aus diesem Grunde bewußt leider unvollständig oder bewußt unsicher, so daß sie *Kombination* erfordern, wie solche allerdings noch bei keinem Zentralnervensystem außer nach *Goldschmidt* bei *Ascaris* entbehrlich war. Zieht man die Abbildungen *Johnstons* mit in Betracht, zugleich aber auch meine soben (Fußnote <sup>1)</sup>) geübte Kritik an seinen „Zellen des Typus 4“ und das häufige Vorbiegen vorbeiziehender Fasern gegen die Nervenwurzeln, „until they seem as if they were about to enter it“, so wird man kaum günstiger urteilen müssen, als ich es 1923 tat. Auf die Kombinationen nun, wie auch *Johnston* sich in solchen ergeht, und die in günstigen Fällen immerhin Wahrscheinlichkeit haben, gehe ich hier nicht ein, sondern verweise auf *Johnston* 1905b und *Franz* 1923. Nur so viel sei zur Frage der zentralen Nervenursprünge als gut gesichert erwähnt, daß, allermeistens wenigstens, eine Nervenzelle, die eine periphere Nervenfasern entsendet, nicht im gleichen Querschnitt liegen kann wie die sichtbare Ursprungsstelle des Nerven am Rückenmark, sondern zunächst lange Longitudinalwege der Fasern im Rückenmark die Regel sind. Ferner sei noch zur Reflexknüpfung gesagt, daß ich nach Auffindung der Neuriten der Kolossalzellen nicht bezweifeln kann, daß die *Kolossalfasern Dendriten* sind, also Impulse aus den verschiedenen Körperteilen *sammeln* und der Kolossalzelle *zuführen*, worauf sich die Kolossalzelle auf ziemlich eng lokalisiertem Gebiet — meist gegenüber einem sensiblen Nervenursprung — entladen muß.

4. *Das Hinterende des Rückenmarks* variiert stark. Nicht selten besteht eine einfache allmähliche Verjüngung bis zum blind geschlossenen Ende. Öfter aber ist letzteres zu einer Ampulle erweitert (Ventriculus terminalis, *Quatrefojes*), so in Abb. 29 d. Häufig ist das Rückenmarksendstück samt der Endampulle von der Chorda abgehoben, indem es dorsalwärts oder sogar oralwärts emporgekrümmt ist. Selten wiederum folgt der dann der Chorda aufliegenden Ampulle noch ein extrem verdünntes, blind endigendes Stück Röhre. Die Endampulle kann genau auf dem Chordaende liegen (Abb. 29 d) oder kurz davor. In meiner Serie von *Br. belcheri* fand ich 1923 den Zentralkanal und Medialspalt schon zwischen den letzten Myotomen stark erweitert (gleichwohl zum Teil noch von Commissurganglienzellen durchzogen), was noch nicht bei *Br. lanceolatum* beobachtet wurde. Bei letzterer Spezies ist die feine, meist in die besagte Ampulle endigende Endröhre aus einschichtigem Epithel gebildet, dessen Zellenbau — inwieweit gliaähnlich oder aber wirklich aus kubischen Zellen bestehend — noch der Aufklärung bedürfte wegen des so häufig bestoßenen und überfixierten Zustandes des äußersten Caudal- wie Rostralteils der Objekte. Während aber diese rein epitheliale Beschaffenheit oft schon dicht hinter dem letzten Myotom beginnt, ist sie in den Schnitten der Abb. 29 allein auf die Endampulle beschränkt: bis dahin ist das Rückenmark dort nervös mit Ependymglia. — Literatur: *Quatrefojes*, *Rohon*, *Retzius* (1898), *Franz* (1923); *Hatschek* 1881 S. 71.

#### b) *Das periphere Nervensystem.*

Die dorsalen Spinalnervenursprünge (Wurzeln) alternieren auf der rechten wie auf der linken Körperseite mit den ventralen, da die dorsalen intermyomer, die ventralen myomer liegen, und wie sonst nur bei *Petromyzon* vereinigt sich

die dorsale Wurzel mit der ventralen außerhalb des Rückenmarks nicht. Außerdem alternieren natürlich die rechten mit den linken Nerven nach Maßgabe des Alternierens der Myotome (Einzelheiten vgl. Franz 1923, Textabb. 15).

α) Die dorsalen Wurzeln sind nicht schlechtweg „sensibel“ Nerven, da außer der Haut und der Atriahöhle auch die splanchnische Muskulatur nur von ihnen versorgt wird. Es sind also gemischte, sensibel-motorische Nerven, doch bilden die sensiblen, zentripetal leitenden Fasern bei den meisten dieser Spinalnerven sicher den Hauptteil, und wenigstens die meisten postanalen dürften rein sensibel sein, da dort keine viscerale Muskulatur hinter der des Afters mehr ist. Rein sensibel ist auch das vorderste Paar.

Der einzelne Nerv entspringt dem Rückenmark dorsolateral, zieht im Myoseptum lateralwärts und zwar in einer nach hinten offenen, lateralwärts verstreichenden kleinen Falte desselben (Franz 1923 Textabb. 3 und 4: die bekannten „Flügelbildungen“ der Myosepten in Schnittbildern), erreicht die Haut über der Spitze des folgenden Myotoms und teilt sich (Abb. 21) etwa beim Übertritt ins Hautbindegewebe in einen in ihm nach oben ziehenden *Ramus dorsalis*, der im Vorderkörper nach vorn oben, im Hinterkörper nach hinten oben geneigt ist, und einen längeren, dickeren, ventralwärts und ein wenig caudalwärts ziehenden *Ramus ventralis*; beide Rami verästeln sich mehr oder weniger nach bestimmten Regeln weiter bis in die Flossensäume hinein. — Der einzelne Nerv innerviert somit einen ungefähr myotombreiten, ziemlich senkrechten Streifen der Haut. — Anomalien kommen vor und treten oft paarig auf (Dogiel 1905).

Auf der Vorderhälfte bis zum Atrioporus entsendet ferner jeder *Ramus ventralis* zwischen Myotom und Pterygialmuskel hindurch einen *Ramus visceralis* an die Innenseite der Atrialwand. Der teilt sich im dortigen wenigen Bindegewebe zwischen Atrialepidermis und Muskulatur, m. a. W. in der „perihyposomalen Lamelle“, alsbald in einen dorsalen und einen ventralen Ast, *Ramus visceralis ascendens* und *descendens*.

Ersterer steigt — was den respiratorischen Teil des Körpers betrifft — empor zur Scheidewand („Ligamentum denticulatum“) zwischen Atrium und subchordalem Cölo, verästelt sich vorher und auf ihr stark und pinienförmig, besonders also in Chordanähe; er soll auch Zweige an die Kiemenbögen abgeben, was ich aber entschieden bezweifle: ich sehe solche nicht, und die von *Fusari*, *Heymans* und *van der Stricht* wie von *Dogiel* gebotenen Abbildungen scheinen mir hier nicht für Nerven überzeugend. Was den postbranchialen Körperabschnitt betrifft, so entsenden die den Atriocölointrichtern benachbarten Rami ascendentes längs jeder metameren Quervene ein Zweiglein durchs obere Atrium hindurch medialwärts zum Trapezmuskel, an dem die motorischen Nervenendigungen nach einer mir von *van Wijhe* vorgelegten Mikrophotographie eines *Golgi*-Präparates ebenso beschaffen sind wie die im Myotom (s. u.)<sup>1)</sup>. Nach *Legros* (1902) sind diese Nervchen nur ein Spezialfall der postbranchialen Rami viscerales ascendentes überhaupt, unter denen der 27.—30. (sicher können die Zahlen wechseln!) jeder in einem der epidermisumhüllten Quersepten (S. 494)

<sup>1)</sup> Nach dem begleitenden Briefe erachtet *van Wijhe* die imprägnierten Gebilde für Ganglienzellen. Ich kann kaum an meiner obigen Deutung des Bildes zweifeln.

hängend oder doch in einer epidermalen und bindegewebigen Hülle das Atrium medialwärts durchquere, und zwar jeder folgende höher und somit kürzer als der vorhergehende, und jeder zur Hülle des Darmcöloms gelange. Der Ast des 28. Nerven sei besonders stark, er gehe längs dem Ductus Cuvieri, d. h. der stärksten Quervene, zum Musc. trapez. (wie oben gesagt), gelange mit dem Duct. C. zu den Darmgefäßen, breite sich auch auf der subhepatischen Vene aus, gehe mit den Gefäßen auf die Dorsalseite des Leberblindsacks und vielleicht auf die Kiemenarterie. Ich bestätige davon so viel, daß ich in einer Serie einen Nervenast eines *Ramus ascendens* längs einer starken Quervene bis auf die Dorsalseite des Leberblindsacks verfolgen kann; die er in Schnitten wie Abb. 22d längs den Gefäßen erreicht. Der Ast des 31. Nerven hängt nach *Legros* in keinem Septum mehr, sondern bleibt in der Atrialwand. — Es kommen sicher Variationen vor, wie schon im Kapitel über den Peribranchialraum angedeutet wurde, oder wenn z. B. zwei gleichstarke „stärkste“ Quervenen vorhanden sind, jede von einem Nervenästchen zum Musc. trapez. begleitet (Franz 1925; auch in der Serie, die der obigen Abb. 30 zugrunde liegt).

Der *Ramus visc. descendens* dürfte sich über dem Pterygial-(Transversal-)muskel im Bindegewebe reich und mit Nachbarn anastomosierend verästeln und entsendet sicher zahlreiche nackte Fäserchen in diesen Muskel (Franz 1923).

Auch die postatrioporischen Nerven haben wenigstens bis zum After einen *Ramus visceralis*. Diese steigen unter der ventralen Myotomkante oder schon dorsalwärts von ihr, also durch ein Myoseptum hindurch, zur inneren Körperwand empor, breiten sich (*Dogiel*) in ihr im Bindegewebe unter dem Seitestammuskel aus und helfen die Atrioporusmuskulatur innervieren und innervieren ausgiebig die Muskulatur des Afters. Es sei hier besonders auf die schönen Angaben und Abbildungen von *Dogiel* verwiesen, welche eine Vorstellung von der reichen Verzweigung geben.

Inwieweit allerdings „der Darm“ innerviert sei, diese Frage ist dort nicht geklärt und verlangt schärfere morphologische Begriffe. Ich sehe nirgends ein Nervchen etwa in der entodermalen Darmwand noch — mit Ausnahme des oben in Anlehnung an *Legros* erwähnten und von ihm entdeckten — an seiner Splanchnopleura, und ich glaube, man könnte solche schwerlich übersehen, da sie ja, wenn nicht frei durchs Cölo hindurch, was ganz unwahrscheinlich wäre, nur auf der Aortenwand dorthin gelangen könnten, wo „Nerven“ wohl kaum dem Auge entgehen könnten. Eine andere Frage bliebe zwar immerhin die nach einzelnen Nervenfasern; aber irgendeine ausgiebige und deutlich erkennbare Innervierung dürfte die Darmsplanchnopleura — mit der besagten Ausnahme — nicht haben, noch weniger der entodermale Darm und der ganze „Kiemendarm“. Wohl aber ziehen Nervenästchen der Rami ascendentes in der Atrialwand zur Somatopleura des Darmcöloms und sind in dieser Bindegewebslamelle auffindbar. Das sind natürlich keine Darmnerven, sondern sie bleiben vom Darm durch Cölo getrennt.

Der Name „sympathique“ wäre für den Darm- und Lebernerven und die angeblichen sonstigen Darm- und Kiemenerven nicht geeignet, geschweige denn für die Rami ascendentes, für die *Fusari* ihn verwendet. Das mindeste



für den Begriff eines sympathischen Nervensystems wären doch wohl paraspinale Ganglien reiner Eingeweidenerven — oder aber ein Grenzstrang. Beides fehlt dem Akranier, und so sind seine Eingeweidenerven so wenig „sympathisch“ im morphologischen Sinne wie die viscerele Verzweigung des Vagus bei einem Kranioten. —

Hinter dem letzten Myotompaar gibt es normalerweise noch ein dorsales offenbar rein sensibles, den Endteil der Schwanzflosse versorgendes Nervenpaar und gelegentlich dahinter noch einen linken unpaaren Nerven (Franz 1923 Textabb. 16). —

Die *vordersten 7 dorsalen Spinalnervenpaare* zeigen bei geringfügigen Variationen konstant folgende Abweichungen von der Norm.

Das *erste Paar* (Abb. 15b I) ist durchaus symmetrisch, abgesehen von kleineren Variationen der Verzweigung. Der Nerv tritt, wenn wir ihn von der Peripherie zentralwärts verfolgen, ins Stirnbläschen vorn basal — also nicht dorsal — ein (Abb. 15b<sup>1</sup>), durchzieht dann, unter Lockerung und Verbreiterung nach oben, die Lateralwand desselben und ist bis hinter dasselbe ins Gebiet der großen Dorsalzellen als sich allmählich aufteilende Fasernstränge zu verfolgen. Einige Stränge wahren basalen Verlauf noch zu seiten des Infundibularorgans und kurz dahinter. Vom Stirnbläschen her peripheriewärts verfolgt, zieht dies Nervenpaar auf der Chorda genau nach vorn (Abb. 15b I) und verästelt sich reich im größten Teil der Rostralflosse. Irgendein Übertritt von rechts nach links oder umgekehrt ist nicht bekannt.

Bevor die Fasern dieses offenbar rein sensiblen Nerven die Epidermis erreichen, sind in sie dicht unter der Basalmembran der Epidermis die *Quatrefageschen Körperchen* (Quatrefages 1845) eingeschaltet, welche mitunter schon an moribunden Tieren oder an bloßem Alkoholmaterial ohne Färbung sichtbar werden (Abb. 15a Q). Die meisten Autoren seit einigermaßen ausgebildeter Mikrotechnik hielten sie für Ganglienzellen. Ich beschreibe sie 1923 als bestehend aus Haupt- und Nebenzellen und halte erstere — meist nur eine in einem Körperchen — für *bipolare Ganglienzellen* mit peripheriewärtigem Dendriten und zentral-(rückenmark-)wärtigem Neuriten. Dafür spricht auch entschieden ein ontogenetischer Befund (s. Kapitel Ontogenie). Die *Quatrefageschen Körperchen* sind also kleine Ganglien. Es sind dies *die einzigen peripheren Ganglienzellen des Lanzettfisches*, da ich irgendwelche sonstige, die man beschrieben hat (sogar in den Kiemenbögen [Dogiel]), nicht anerkennen kann; auch die nach *van Wijhe* 1914b (Proc. Kon. Ak. van Wetensch. te Amsterdam vol. 21 S. 574 Fußnote 1) vorhandenen enorm zahlreichen multipolaren Ganglienzellen unter dem Atrialepithel der Leber und des Darms kann ich nicht bestätigen<sup>1</sup>). — Es

<sup>1</sup> Hier dürfte vorliegen, was ich auf S. 526 in Fußnote 1 erwähnte. — *Johnston* möchte ich hier nicht unbedingt widersprechen, wenn er bei vereinzelt Individuen im *Wurzeltail* der dorsalen Nerven bipolare Ganglienzellen — besonders im Vorderkörper — bei *Golgi-Imprägnation* zu finden meint, Zellen also, die solchen des Rückenmarks wesensgleich und nur ein wenig peripheriewärts gerückt wären. Daß das Vordringen vorbeiziehender Fasern gegen oder in die Nervenwurzel wahrscheinlich auf ontogenetischem Vorwandern besagter „Spinalganglienzellen“ beruhen soll, leuchtet nicht ein. Auch im übrigen ist meine Erwähnung der Angabe *Johnstons* noch keine Zustimmung, denn mir sind solche Zellen bzw. Individuen, die solche haben, nicht begegnet.

ist aber möglich, daß eine Anzahl der *Quatrefageschen Körperchen* auch in das *zweite* Nervenpaar innerhalb der Rostralflosse eingeschaltet sind.

Das *zweite Paar* (Abb. 15b—d, II), noch rostral des 1. ventralen Paares, entspringt jederseits dem Rückenmark dorsolateral wie die folgenden, und zwar über der ersten muskulären Myotomspitze, demgemäß mit deren geringer Asymmetrie, auch hat es schon einen ziemlich deutlichen Dorsalast, der bei den folgenden noch klarer wird. Der rechte und linke Nerv sind übrigens gewöhnlich je ein doppelter, indem ventral vom Hauptstrang ein 2., ventralwärts ziehendes Stämmchen dem Rückenmark entspringt. Die genannte Verästelung erfolgt wieder in der Rostralflosse, besonders im caudalen und ventralen Teil derselben; mitunter finden sich Anastomosen mit dem vorigen Nerven. — An der Innervation des hinteren ventralen Teils der Rostralflosse nimmt auch noch ein vorderes Geäst des 3., mitunter selbst des 5. Nerven teil (Dogiel).

Das *dritte* (nach Dogiel manchmal gleichfalls gedoppelte) *bis siebente Paar*, noch vor der Velumebene dem Rückenmark entspringend, sind die offenbar sensibel-motorischen Nerven der Wangen, der Lippen und des Velums, haben schon deutlich alternierende Symmetrie und bringen durch die starke Asymmetrie der linken Nerven (Abb. 44 auf S. 536, vgl. auch Abb. 41) die berühmte *wesentlich von links kommende Innervation des Mundes und Velums zustande*:

Diese Spinalnerven verlaufen zunächst links wie rechts in gewohnter Weise und innervieren somit die Außenseite auch der Wangen (hier zeichnet Dogiel einmal eine Anastomose zwischen II und III, ebenso *Hatschek* 1892, der aber sicher zu viele Anastomosen zeichnet), während die Innerepidermis der Wangen vielleicht nicht innerviert ist, treffen schließlich auf die Lippen und bilden in ihnen längs den Tentakelbasen durch Aufteilung und Anastomosen einen äußeren und inneren Lippenplexus, von denen einzelne Nervenchen in obiger Abb. 16 mit *i. Lpl* und *ä. Lpl* bezeichnet sind. Beide Lippenplexus müssen größtenteils motorisch sein, da die Lippenmuskulatur sonst keine Innervation hätte, doch enteilen dem inneren auch die ebenso sicher rein sensiblen Nerven der Lippententakel, in der Regel je Tentakel ein winziges Nervchen medial der Tentakelachse dicht unter der Innerepidermis, wie man es in Abb. 16 gezeichnet sieht (deutlich in Abb. 42 auf S. 533).

Außerdem haben der *dritte und vierte linke* Spinalnerv je 1—2 starke viscerele-ähnlich unter der ventralen Myotomkante abzweigende Äste, die im Munddach (Gaumen) unter der Chorda hindurch (Abb. 16 IV l) zur rechten Seite ziehen und an der Bildung des rechten Lippenplexus stark beteiligt sind. Übrigens sollte nach *van Wijhe*, der (1893; neben ihm *Hatschek* 1892) der Entdecker dieser Nervenassymmetrien ist, die von links kommende Innervation der rechten Lippe nur den *vorderen* Teil des *inneren* rechten Lippennervenplexus

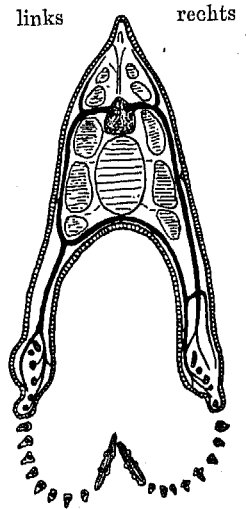


Abb. 41. Schema des dritten und vierten sensiblen Spinalnervenpaars von *Br. lanceolatum*. Der überaus deutlich zur Hautseite hinüberziehende Zweig des rechtsseitigen „Ramus visceralis“ des linken Spinalnerven wurde am 3. Nerven gefunden. Aus Franz 1923.

bilden, sie sendet aber auch Zweige zum äußeren rechten Plexus (Abb. 41) und nicht unwahrscheinlich auch solche zum hinteren Teil des inneren Plexus.

Außerdem sendet der *vierte linke* Spinalnerv einen starken, wieder visceralis-ähnlichen Ast im Munddach unter der Chorda und über die Geißelgrube hinweg (Abb. 19 *IV l*) kreuzend caudalwärts zum *rechts-oberen Velumquadranten*; ferner der *fünfte, sechste und siebente* linke etwa je einen in der linken Wange zur *linken* Velumhälfte ziehenden Ast. Weitere Innervation fließt dem Velum nicht zu, es ist also ganz von links innerviert. Diese 4 Äste zum Velum fließen zunächst in einen an der Vorderseite des Velumrandes subepidermal gelegenen Nervenring (Ringnerven, Abb. 44 in *V*, Abb. 45 *Rn*) ein und bilden ihn somit: Aus ihm treten Zweige subepidermal in die Vorderseite des Velums, aus ihnen sensible Nervchen an die Velartentakeln, wo sie ebenso verlaufen wie die in den Lippententakeln, und nach *van Wijhe* motorische Fäserchen zum Ringmuskel des Velums.

Das *achte* Nervenpaar liegt bereits hinter dem Velum und entspricht der oben angegebenen Norm wie die folgenden. Vordere ventrale Zweige von ihm sind nach den schönen und bezüglich der gesamten Haut-Nervenverastelung wohl ganz verlässlichen Abbildungen von *Dogiel* noch an der Innervation des hinteren Lippenteils beteiligt. —

Von der *Struktur* der dorsalen Spinalnerven (*Franz* 1923) sei hier nur so viel erwähnt, daß sie bis fast in die letzten Verzweigungen Gliazellen und in der Cutis eine dünne Scheide aus verdichtetem Bindegewebe führen, innerhalb des Myoseptums auch noch Gliafasern wie das Rückenmark selbst.

Die Frage der letzten *sensiblen Endigungen* ist leider noch nicht durchaus geklärt, und keine von den älteren oder auch neueren Angaben, nach denen die Nerven in epidermale Sinneszellen übergehen sollen, hält der Kritik stand. Unsere Methoden zeigen nur so viel *ganz* sicher, daß letzte Verzweigungen (wohl einzelne Fädchen in Bindegewebsscheide) zahlreich an die bekannten „Kreuzlöcher“ (s. Kapitel Bindegewebe) der subepidermalen Basalmembran herantreten, demnächst daß sie als nackte Faser durch diese Löcher zur Epidermis hindurchtreten, wie nicht anders zu erwarten. Äußerst selten sehe ich dann wieder irgendwo in der Epidermis zwischen den Basalteilen der Zellen horizontalverlaufende Fäserchen, die feinste, auch verzweigte Nervenfasern sein *können*, so daß man zur Vorstellung eines feinsten intraepithelialen Plexus käme. Etwas anders ist's an den Lippen- und Velartentakeln: an beiden besteht zunächst die Merkwürdigkeit, daß das Tentakelnervchen mit seltenen Ausnahmen stets ungeteilt in gleichweitem Abstände von den beiden Sinnesknospenreihen eines Tentakels verläuft (Abb. 16 und 42 [Lippen-], Abb. 45 bei *T* [Velartentakel]). Übertritt von Fasern dieser subepidermalen Nervchen in die Epidermis selber scheint mir auch jetzt wieder, wie ich es schon 1923 zeichnete, am ehesten nur gleich an dem Nervenstämmchen selber zu erfolgen (Abb. 42), übrigens ohne daß hier auch Kreuzlöcher wären. Ganz zweifellos wäre an den Lippententakeln bisher allerdings schon dies nicht. Bis zu den Sinnesknospen hin hatte sie sodann in der Epidermis der Lippententakel noch niemand verfolgen können, obwohl das doch augenscheinlich ein Postulat ist. Die *Velartentakel* waren mir in dieser Hinsicht neuerdings ein etwas günstigeres Objekt. Da sehe ich jetzt ziemlich

deutlich, daß mehr oder weniger an der ganzen Innen- oder Medialseite des Tentakels in der Epidermis basal ein ziemlich zweifelloses Nervenlager liegt: feine, zwischen den Zellen sich hindurchschlängelnde Fäserchen — wohl ganz sicher Nervenfasern —, die oft als punktförmige Querschnitte, andernfalls als kurze, parallel der Basalmembran laufende Striche erkennbar sind. Weiterhin wird dies Nervenlager unter den Velartentakelsinnesknospen oft ziemlich deutlich höher und dichter, so daß man annehmen kann, daß die einzelnen Fäserchen sich dort nochmals verästeln. Bei dieser Gelegenheit prüfte ich auch die Zellen der Sinnesknospe neu und fand, daß die mittleren in jeder Sinnesknospe homogenplasmatisch fadenförmig sind (Abb. 45a [S. 537] *b*), während rundherum vielleicht als Deckzellenkranz, wie er auch bei niederen Kranioten an Sinnesknospen häufig ist (Lit. *Franz* 1920), Zellen vom Charakter wie in Abb. 45a *a* stehen. Nun war ich schon drauf und dran, doch zu der Ansicht zu kommen, der fadenförmige Basalteil der Sinneszelle setze sich in ein Nervenfasern unmittelbar fort. Nach genauer Prüfung aber konnte ich mir nicht nur dies nicht erweisen, sondern viel wahrscheinlicher scheint es mir nach einigen Anblicken, daß dieser Basalteil der Sinneszelle wieder auf der Basalmembran *steht*, wenn auch ohne die füschenförmige Endverbreiterung, die bei den Sinneszellen der Lippententakel vorhanden ist (diese Sinneszellen sehe ich nach wie vor so wie früher beschrieben, d. h. so, daß die mittelsten Zellen desselben nur durch Länge und Dünne von den randlichen unterschieden sind). Nach der Gesamtheit der Bilder muß ich *annehmen*, daß die Nervenfasern vom Nervchen des Velartentakels direkt in die Epidermis treten, basal zwischen den Epidermiszellen zu den Sinnesknospen ziehen, sich hier nochmals verästeln und die Sinnesknospen *umspinnen*. (Fixierung in *Rabls* Gemisch, 5  $\mu$  Schnittdicke, *Heidenhain*-Färbung). — Sind die Fäserchen in den *Lippententakeln* nicht nur sehr leicht durch Verklebung unsichtbar, sondern außerdem nach dem Übertritt in die Epidermis etwa so plötzlich verästelt, wie es an einem viel größeren Objekt, den kurzen Fortsätzen der Kolossalzellen des Rückenmarks, der Fall ist, so können die letzten Endigungen dort vielleicht submikroskopisch sein.

Die Verhältnisse brauchen nicht überall gleich zu sein, sondern wir fanden soeben Anzeichen von Unterschieden schon zwischen Lippen- und Velartentakeln.

Zwei Tatsachen sprechen jedenfalls sehr gegen die alte Annahme „primärer“ Sinneszellen beim Lanzettfisch, d. h. solcher, die sich direkt in eine Nervenfasern zum Zentralnervensystem fortsetzen: 1. daß die Sinneszellen stets auf der Basalmembran zu *stehen* scheinen und oft basal breit endigen (vgl. S. 502), 2. daß dicht unter den Sinneszellen der *Rostralflosse* die *Quatrejagessen* Körperchen oder — was sie im *wesentlichen* sind (S. 528) — bipolaren peripheren Ganglienzellen liegen, die als solche die Nervenfasern des ersten Nerven zu einem eigenen Neuron stempeln und somit nicht die Annahme gestatten, die Sinneszelle sei ein bis ins Zentralnervensystem reichendes Neuron. Demnach nehme ich sekundäre Innervation der Sinneszellen des Lanzettfisches nebst freien Nervenendigungen in der Epidermis an. —

$\beta$ ) Die *ventralen* Spinalnerven sind die der somatischen Muskulatur, aber auch sie sind wohl nicht rein motorisch, sondern führen nach *Boeke* (1908) wahrscheinlich auch sensible Fasern für den Muskelsinn. Sie sind ein viel einfacheres

Kapitel als die dorsalen, denn sie verhalten sich alle einander gleich und ohne bekannte Variabilität. Sie entspringen dem Rückenmark ventrolateral je mitten zwischen 2 Myosepten oder, im Hinterkörper, dem vorangehenden Myoseptum etwas genähert, und zwar als wagrechte Bänder. Jedes durchbohrt sofort die Bindegewebshülle des Rückenmarks in einer Siebplatte und spaltet sich sofort darauf im Sclerocöl — in welchem es nicht badet, sondern (Abb. 16, Abb. 21) retro-endothelial liegt (Franz 1925, 1926 a und b) — in ein dorsocaudal und ein ventrocaudal ziehendes Nervenband für die beiden Myotomschenkel; das letztere muß natürlich, außer an den hinteren Myotomen, die nächstfolgende Myotomspitze umziehen, wobei dieser Nerv dort auf dem nächsten Myoseptum derart in einer Rinne desselben liegt, daß mancher Querschnitt vortäuscht, er habe eine Bindegewebshülle. Beide Nervenschenkel entsenden nackte Fasern unter einigen Verzweigungen zwischen die Muskelplatten, an denen sie mit etwa dreieckigen Nervenendplatten (s. u.) endigen. Der ventrale Ast jedoch senkt sich, nachdem er lateralwärts Fasern in der besagten Weise abgegeben hat, in Aortenhöhe in den Myotomschweif hinein als „Tractus intermuscularis“ (Abb. 21), welchen schon A. Schneider 1879 und Rohde 1888 — nicht erst, wie ich angab, Legros — entdeckten, und erschöpft sich durch Fasernabgabe an die dortigen fiedrig gestellten Muskelplatten.

Der motorische Nerv führt Gliagrundsubstanz und Gliakerne, aber keine stärkeren Gliafasern. Die dreieckige bis trompetenförmige Endplatte, die nach Boeke bei Bielschowsky-Imprägnation ein feines Fibrillennetz erkennen läßt, wie der Autor auch eine Längsfibrillierung der Nervenfasern beschreibt, strahlt in lange feinste Nervenfasern aus, die somit viele Muskelfibrillen überqueren. Dieser Angabe von Boeke (1908), die ich früher übersehen hatte, möchte ich zustimmen, denn solche Bilder, wie er sie in seinen Abb. 3, 4 und 5 zeichnet, kenne ich von meiner *Br. belcheri*-Serie (fxt. in Subl.-Alk.-Eisessig) bei einfacher Färbung mit Delafieldschen Hämatoxylin und Eosin schon lange, und schon immer hatte ich vermutet, daß darin Endplatten der motorischen Nerven sichtbar geworden seien, konnte sie aber nicht in volle Übereinstimmung bringen mit der zu einfachen Beschreibung der Endplatten, wie sie sonst und 1923 auch von mir gegeben wurde. Weiterhin soll jede dieser Nervenfasern nach Boeke an die von ihr überquerten Muskelfibrillen feinste Zweiglein abgeben.

Neben den motorischen Fasern führt der ventrale Nerv nach Boeke (1908) auch eine Anzahl dünnere, homogene oder seltener streckenweise in Elementarfibrillen zerlegte, die mit Endschlingen endigen. In diesen Gebilden vermutet der Autor die *Organe des Muskelsinnes*.

## 7. Darmtraktus.

Mehr als in anderen Kapiteln sind in diesem, zur allein übersichtlichen topographischen Anordnung; Bestandteile verschiedenster Art und Herkunft zu behandeln.

### a) Mund bis inkl. Velum und Hatscheksches Nephridium.

1. Lippen und Wangen. Die die Mundöffnung begrenzenden Lippen, die rechte und linke, gehen ventral ineinander über und bilden somit ein Hufeisen,

da sie dorsal getrennt bleiben: die linke an massivem, subchordalem Bindegewebe verstreichend, die rechte in den hier (Abb. 15c) nach rechts verlegten Hinterteil des ventralen Rostralflossenlappens übergehend.

In Schnitten nicht weit hinter Abb. 15c würde man beide Wangen gleichmäßig schon so entwickelt finden wie hier die rechte, und auf ihrem ventralen Rande die kleinen obersten Cirren, Lippen- oder Präoralantakel.

Die Lippententakel schlagen sich bei geschlossenem Cirren-„Kranz“ ineinander wie gefaltete Hände. Sie stehen auf der Lippe etwa in Verlängerung der Wangen, sind basal schwimnhautartig verbunden durch eine somit gleichfalls auf der Lippe stehende „Cirrenmembran“ (die bei *As. lucayanum* z. T. stark verbreitert ist; Abb. 12 u. 31), haben birnförmigen Querschnitt (Abb. 16 und 42), tragen auf den Flanken bei den meisten Arten je eine Reihe epidermaler Sinnesknospen (S. 502), welche paarständig, nahe der Tentakelspitze wechselständig stehen, und sind durchzogen von einem bemerkenswerten Skelettstab. Bezüglich des Nervchens s. o., der cölomatrischen Räume s. u.

Die Cirrenskelettstäbe („Mundknorpel“, Joh. Müller) sitzen im Lippenrand mit medialwärts

umgebogenen „schuhförmigen“, aneinanderstoßenden Basalteilen, doch sind hierbei individuelle Unregelmäßigkeiten häufig, u. a. derart, daß ein mediales Tentaculum impar, wie in Abb. 43, bei einer und derselben Spezies vorhanden sein oder fehlen kann; selbst bei *As. lucayanum* scheint das dort äußerlich deutliche Medialtentakel, nach Coopers Zeichnung, die hierin von Andrews' abweicht, in seinem Basalteil manchmal einen aus der Medial-

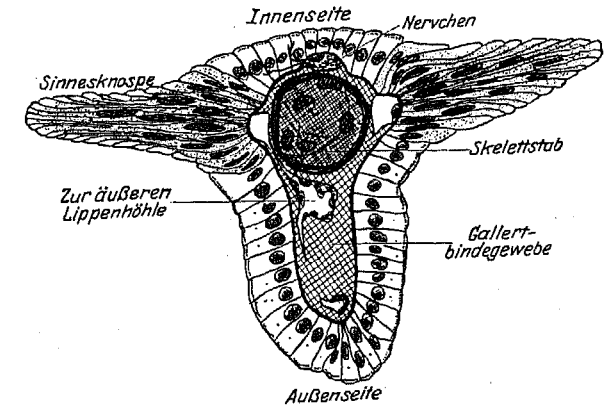


Abb. 42. Querschnitt durch einen Lippententakel von *Br. lanceolatum* nach Franz 1923.

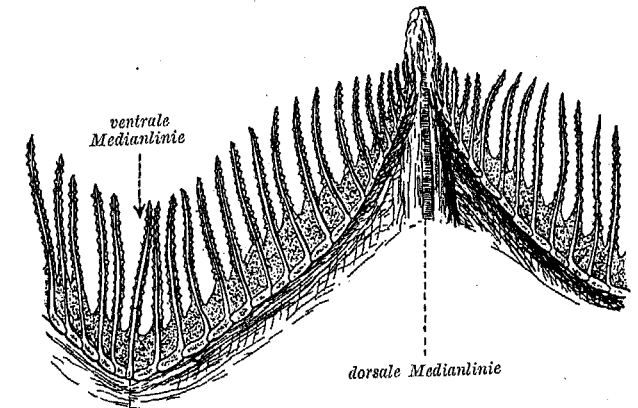


Abb. 43. Cirrenapparat von *Br. elongatum* nach Linksdurchschnitt, ausgebreitet, Innenseite. Etwa 25 : 1. Aus Franz 1922.

linie abbiegenden Basalteil zu haben. Bei *Br. lanceolatum* fand ich mehrmals die 2 ventralsten, paramedialen Tentakel durch einen etwa queren gemeinsamen Basalteil verbunden, doch variiert es mannigfaltig (vgl. die Abbildungen bei *Joh. Müller, Langerhans, Lönnberg, Franz* 1922 und unsere Abb. 44 auf S. 536).

Histologisch (*Joseph* 1900) hat der Skelettstab eine als etwa chordaähnliche bekannte Struktur durch seinen geldrollenartigen Aufbau aus Plättchen in einer Scheide. Doch sind keine einem Müllerschen Gewebe vergleichbaren Bestandteile vorhanden, und die somit kreisrunden Plättchen erscheinen keinesfalls fibrilliert, eher rein plasmatisch; jedem ist ein flacher Kern eingelagert. Nach *Boeke* 1908b lassen die plättchenförmigen Zellen des Skelettstabes dauernd alle ihre Entwicklungsstadien erkennen, wenn man genaue feine Querschnitte des Tentakels herstellt und sie von der Tentakelspitze her basalwärts durchmstert. Nur ganz in der Spitze liegen die Zellen unregelmäßig, alle andern sind plättchenförmig. Jedes Plättchen hat nach dem Autor in der Mitte, also in der Tentakelachse, ein Centrosom — meist Diplosom — in einer hellen Sphäre, von der ein Strahlensystem zur Peripherie geht. Die jüngeren, kleineren Zellen haben einen hufeisenförmig das Diplosom umgebenden Zellkern, die älteren, größeren statt dessen einen exzentrisch liegenden nierenförmigen bis rundlichen. In den basaleren, ältesten Zellen treten außerdem exzentrische Vakuolen auf, und die Zellen bleiben hier nicht mehr eben, sondern wölben sich, so daß ein Querschnitt nicht mehr eine ganze treffen kann.

*van Wijhe* (1901) hält die ringfaserige, in vieler Hinsicht wie verdichtetes Bindegewebe des Lanzettfisches aussehende, der bindegewebigen Chordascheide (S. 513) ähnelnde Scheide des Skelettstabes für Knorpelsubstanz wegen ihrer starken Färbbarkeit für Bismarckbraun, Saffranin, Methylenblau und (1914) Viktoriablau. Auch Thionin, selbst Hämatoxylin, besonders aber das Methylenblau färben sie stärker als anderes Bindegewebe, z. B. die Basalmembran der Epidermis und die Chordascheide. Indem *van Wijhe* die knorpeligen Visceralbögen von Teleostiern und die Knorpelfäden in Kiemenblättern der Fische ähnlich strukturiert sieht wie die Cirrenskelettstäbe, meint er, die Plättchenzellen scheiden die knorpelige Hülle aus. Es wäre dies der einzige Knorpel bei den Akraniern. Literatur: auch *Joseph* 1902.

Die Wangen bestehen, da die kleinen vorderen Myotome nur in ihren obersten Teil hineingreifen, größtenteils aus Bindegewebe mit vielen Gallertröhren, wie S. 512 des näheren erwähnt. Die Innenauskleidung der Wangen ist schon nach dem Zellentyp zweifellos ektodermal, die Zellen haben den gleichen Bau wie die der Lippententakel und Außenepidermis, nur ohne den Schleimüberzug der letzteren, und zum Teil tragen sie an der Wangeninnenseite eine schlaife Geißel. — Die von den Wangen und Lippen umschlossene Höhle, die Mundhöhle bis zum Velum, führt auch den Namen Präoralhöhle oder Vormundhöhle aus ontogenetischem Grunde, weil der anfängliche Mund zur Velumöffnung wird und die Wangen und Lippen erst später in komplizierter Weise hervortreten.

2. Das Geißelorgan der Mund- oder Präoralhöhle ist ein etwas asymmetrisches, kompliziertes, im Grunde genommen einheitliches Organ, welches teils dorsal

liegt, also vergleichsweise gesprochen am Gaumen<sup>1)</sup>, teils von dort sich an den Wangen längs dem Velum hinzieht. Abb. 44 zeigt am ventral aufgeschnittenen und aufgeklappten Mund, also bei Aufblick von unten auf den Gaumen, seine Lage und seine bei allen individuellen Variationen konstante Asymmetrie sowie seine zwei oder wenn man will drei miteinander zusammenhängenden Hauptbestandteile: 1. die Hatscheksche Geißelgrube *Gg* (am „Gaumen“, auch in Abb. 16; von *Hatschek* 1884 entdeckt [bei der Larve schon vorher bekannt] und irrig als Sinnesorgan gedeutet), unter dem rechten Chordarande und 3. Myotom; 1a oder 2. dicht hinter ihr die Geißelzange (*Franz* 1923) oder „Flimmergrube“ *van Wijhe*, ein in die tiefere Geißelgrube mündendes schmales Tal mit hochaufgefalteten Rändern, 3. den gesamten bandförmigen, bildlich gesprochen von vorn über die Geißelgrube gehängten Restteil, das Räderorgan *Joh. Müllers* (Abb. 43 *Ro*) mit dem kürzeren linken und längeren rechten Arm („Flimmerrinnen“, *van Wijhe*) und deren fingerförmigen Fortsätzen nach vorn (den fingerförmigen Figuren der Wangeninnenseite; „Nebenrinnen“, *v. W.*). Der rechte Arm zieht von der Geißelgrube immer ziemlich genau unterm rechten Chordarand nach hinten, bis er in Velumnähe lateral umbiegt; der meist etwas kürzere linke nimmt stets sogleich schrägeren Verlauf und erreicht daher die Velumnähe etwas mehr lateral der Chorda. So scheint es bei allen Akranierarten zu sein. Mitunter treten (bei *Br. lanceolatum*) der rechte und linke Arm ventral miteinander in Verbindung, öfter nicht. Unter der wechselnden Zahl der fingerförmigen Fortsätze befinden sich manchmal ein oder einige gegabelte, und manchmal liegt vor einem ein isoliertes, gleichsam (und nach der Ontogenie wirklich) abgerissenes Stück.

Das gesamte Organ besteht aus schmalzelligem Geißelepithel, dessen wogend längs seinem Rande fortschreitender Schlag in vivo das von *Joh. Müller* beschriebene optische Phänomen des Räderorgans der Rädertierchen hervorruft, und kann wegen der weitgehenden, obschon nicht restlosen Übereinstimmung seiner Bulbillen-Geißelzellen (*Franz* 1923) mit ähnlichen an vielen Stellen des Darmepithels ohne Zweifel als entodermal angesprochen werden — in Übereinstimmung mit der Ontogenie. Doch liegt es vom Darmentoderm durchaus getrennt im Ektoderm der Mundhöhle und ist sogar von besonders hohen, ebenso zweifellos ektodermalen geißellosen Zellen umsäumt: dies erkennt man, wie ich 1923 näher beschrieb, an Querschnitten, wie denn auch in unsrer Abb. 16 die Geißelgrube *Gg*, in Abb. 17a und 45 (Horizontalschnitt) die mit *Ro* bezeichneten Querschnitte von fingerförmigen Figuren jedesmal von hohen Ektodermzellen umgrenzt sind.

Wesentlich ist ferner für das in der Ontogenie zu erlangende Verständnis, daß — wie ich es gleichfalls 1923 genauer ausführte und hier Abb. 16 und 17a es andeuten — die Entodermzellen zwei allerdings ineinander übergehende Typen in scharfer Anordnung erkennen lassen: a) meist etwas niedrigere, mit basalen,

<sup>1)</sup> Ich bevorzuge meist den Ausdruck Gaumen (oft in Anführungsstrichen) als einen indifferenten, da „Munddach“ ungeeignet erschiene, sobald man, wie bisher üblich, den Raum vor dem Velum nicht Mund-, sondern Präoralhöhle nennt. Auch „Mund“ will hier nur topographisch verstanden sein (die von den Lippen und Wangen umschlossene Öffnung), vorbehaltlich der späteren Homologisierung.

eine einschichtige Kernzone bildenden Kernen (und kürzeren Geißeln), b) längere mit schmalen, verteilten, eine hohe Kernzone bildenden Kernen (und längeren Geißeln). Die Zellen a) nehmen 2 Bezirke ein: 1. (Abb. 44 sucht es anzudeuten) einen Mittel- oder Achsenstreifen des ganzen bandförmigen Räderorgans und seiner fingerförmigen Figuren, der, von hinten nach vorn verfolgt, durch die Seitenwand der Geißelgrube hindurchzieht (Abb. 16) und sich rostral von ihr, von rechts und links kommend, zu einem vereinigt; 2. den Boden der Geißelgrube und das schmale Tal der Geißelzange, und in diesen beiden haben sie besonders

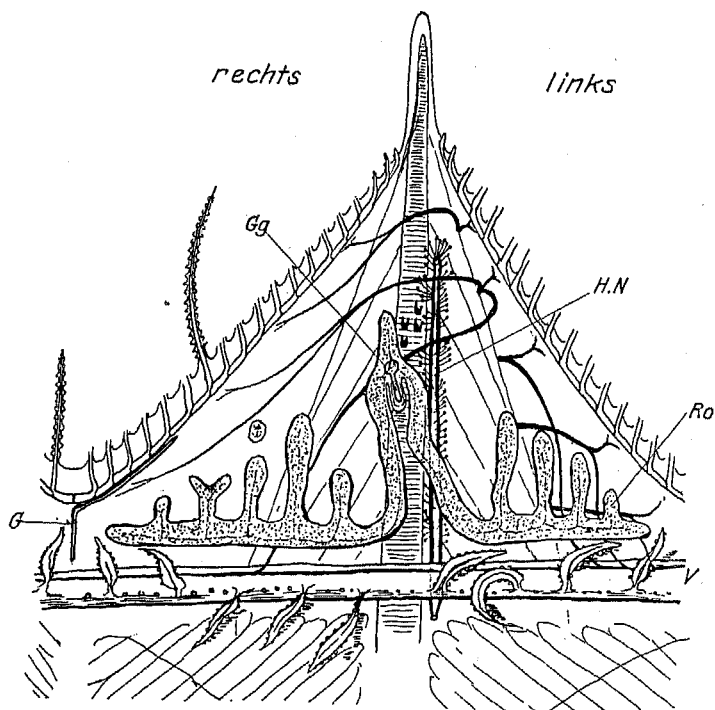


Abb. 44. Mundhöhle von *Br. lanceolatum*, ventral paramedial aufgeschnitten und aufgeklappt. *G* = *van Wijhescher* Lippengang (skizzierte Rekonstruktion nach Schnittserien); *Gg* = Geißelgrube; *H.N.* = *Hatschek'sches* Nephridium (skizzierte Rekonstruktion nach Schnittserien); *Ro* = Räderorgan; *V* = Velum mit Velartentakeln und Sinnesknospen. Von den durch die Chorda hindurch sichtbaren *Becheraugen des Rückenmarks* ist die vorderste Gruppe (vier Becheraugen am 3. Myotom) gezeichnet.

lange Bulbillen (geißeltragende Verlängerungen über die Kittleisten hinaus, hier bis etwa 4mal so lang wie in Abb. 47). Die ganze übrige bandartige, um das Tal der Geißelzange hoch emporgesfaltete Fläche halten die Zellen mit breiterer Kernzone (b) besetzt.

Die Entodermzellen sezernieren einen die Nährkörper einhüllenden Schleim (vermutlich die mit den längsten Bulbillen am stärksten), ihr Geißelschlag führt diese Massen nach hinten. Doch gehe ich auf das Biologische, an dem übrigens noch einiges zu klären wäre, hier nicht näher ein<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Weiteres über die physiologische Wirksamkeit s. bei *Orton*, dessen Angaben jedoch hier fühlbar die Bezugnahme auf die Anatomie und den Einklang mit den *J. Müllerschen* Beobachtungen am lebenden Tier vermissen lassen.

3. Der *van Wijhesche* Lippengang (Lippen- oder Unterlippenkanälchen, Abb. 44 *G*). Eine von *van Wijhe* 1901 (S. 21/22) entdeckte, feine Epithelröhre, variabel in ihrer Länge, konstant asymmetrisch im Boden der Mundhöhle, sei hier erwähnt, obwohl sie beim adulten Tier nicht mehr in die Mundhöhle mündet, sondern hauptsächlich in dem kurzen ventralen Teil, den *van Wijhe* Lippengang nennt, zwischen dessen Cölomräumen liegt, die ich erst unten vollständig behandeln werde. Dieser Gang (*G* in Abb. 44, 17a und b) mit etwa kubischem

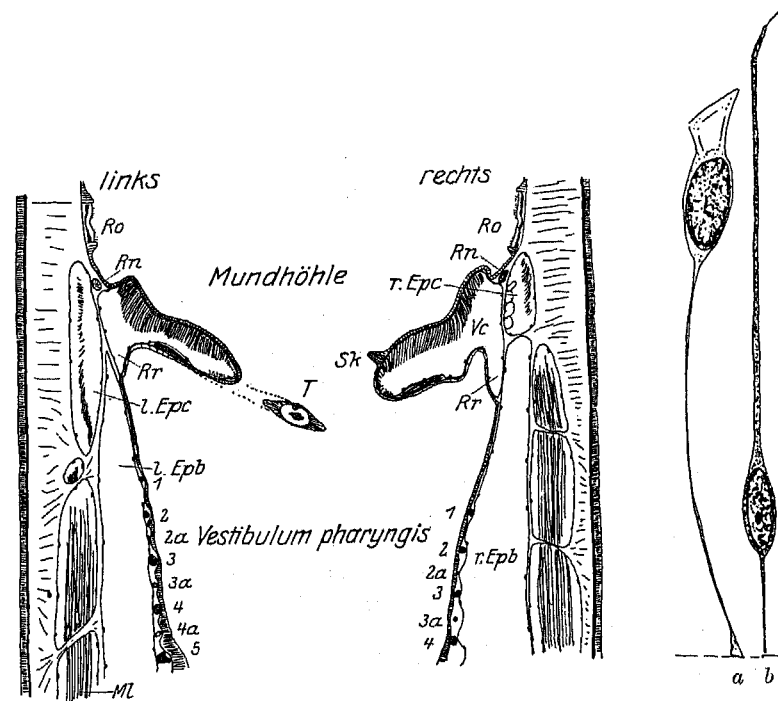


Abb. 45.

Abb. 45. Horizontalschnitt von *Br. lanceolatum* durch die Velumöffnung. *l.Epb*, *r.Epb* = linke und rechte Epipterygialhöhle (= subchordales Cölom); *l.Ptc* = linke Epipterygialhöhle mit linkem Pterygialmuskel; *r.Ptc* = rechte Epipterygialhöhle mit Glomus und rechtem Pterygialmuskel; *Mt* = Myotom; *Rn* = Ringnerv des Velums; *Ro* = Räderorgan der Mundhöhle; *Rr* = Randring des Velicavums; *Sk* = Sinnesknospe des Velums, *T* = ein Velartentakelquerschnitt mit Skelettachse, Nerven und zwei Sinnesknospen. 1-5 = Haupt-, 2a-4a = Nebenkienmögenskelettstäbe in der Wand des Vestibulum pharyngis.

Abb. 45a. Zellen aus einer Sinnesknospe eines Velartentakels. *a* = randliche, *b* = mittlere Zelle aus der Sinnesknospe.

oder höherem Epithel endet vorn und hinten blind. Bei guter Entwicklung hat er sein hinteres Ende kurz hinter dem Schnitt Abb. 17b, also in der Medianlinie in der gemeinsamen Linie der aufeinanderstoßenden Bindegewebsmembranen zwischen der inneren Lippenhöhle, der rechten und der linken Epipterygialhöhle. Von dort nach vorn verfolgt, zieht er anfangs in der Medianlinie hin, sehr bald aber erreicht er die in Abb. 17a gezeichneten Tentakelbasen und geht dann, ihnen dicht angeschmiegt bleibend, mit der Membran zwischen *r.* und *l. Epc* in die rechte Lippe hinein. „Hier bildet der Gang Ausbuchtungen und Windungen, während sein Lumen stellenweise verlorenggeht.“ Er endet

entschieden vor Erreichung des rostral-dorsalen Lippen- und Tentakelkranzendes. Irgendeine physiologische Bedeutung dieses vermutlich rudimentären, nach der Ontogenie entodermalen Organs ist nicht ermittelt.

4. Das *Velum*. Dieses Diaphragma steht gewöhnlich etwas keglig nach hinten (Abb. 45), wie auch die Velartentakel meist nach hinten gerichtet getroffen werden. Das Velum ist nicht ganz symmetrisch ausgebildet, sondern seine Hinterseite macht noch die alternierende Asymmetrie der Kiemenbögen mit, während an seiner Vorderseite dieselbe ausgeglichen ist. Man erkennt das deutlich genug an dem Horizontalschnitt Abb. 45, obwohl er nicht absolut horizontal, sondern, wie an den Myotomen zu erkennen, rechts etwas höher als links liegt. Die Vorder- und Hinterseite des Velums können temporäre Falten haben, doch stets ist der Hinterseite ein *Randring* (Abb. 45 *Rr*) eigen. Diese neuen Tatsachen werden uns im folgenden Abschnitt (5) nochmals wesentlich werden. — Im vorangegangenen Kapitel genügend beschrieben und weiterhin durch Abb. 45 erläutert sind der Ringmuskel und das Velicavum *Vc*, die Nerven des Velums und die Sinnesknospen. Das ganze Epithel des Velums ist sicher ektodermal (epidermal), auch auf der Hinterfläche, wo es manchmal schlaffe Geißeln zeigt und ebensogut wie sonst das ektodermale Epithel des Lanzettfisches pigmentiert sein kann. Höhe und Ausbildungsart der Zellen wechseln im übrigen wohl individuell etwas. — Die Velartentakel („Oral-“, „Postoral-“, „Intrabuccal-“, oder „Buccaltentakel“ oder „Papillen“) entspringen der Hinterseite des Velums am inneren Velumrande. Ihre Zahl variiert individuell und zwischen rechts und links wie auch die höhere der Lippententakel, und ähnlich wie bei letzteren kann ventral ein unpaares Tentakel vorhanden sein oder fehlen, desgleichen bei den Velartentakeln auch dorsal. Wie die Lippententakel tragen sie die Sinnesknospen auf den Flanken, bestehen außer dem Epithel aus Bindegewebe mit einer Skelettachse und führen je ein subepidermales, meist einheitliches subepidermales Nervchen (vgl. S. 530) auf der Medialseite (von einer solchen kann gesprochen werden, da sie meist caudalwärts gerichtet getroffen werden), dagegen unterscheiden sie sich bei diesen Übereinstimmungen auffallend von den Lippententakeln durch kurz gestielte Form (Abb. 44), Fehlen der dortigen Cölomkanäle und den histologischen Charakter der Skelettachse, die nämlich nur ein besonders stark längsfaseriges Bindegewebe ist und als solches sich aus der Bindegewebsmembran der Velumhinterseite (in der man es daher in Abb. 45 gleichfalls sieht) heraussondert.

5. Das *Hatscheksche Nephridium*, von *Wijhes* „Schlundfortsatz“, wurde von *Hatschek* 1884 entdeckt und sogleich für eine „Niere“, ein „Nephridium“ gehalten; es führt obigen Namen, seitdem *Goodrich* 1910 und im gleichen Jahre *Legros* den Bau dieses Organs aufs neue klargelegt haben und hierbei *Goldschmidts Entdeckung* — 1905 — von Solenocyten an ihm, eine bei dem Material dieses Autors bewunderungswürdige Leistung, bestätigt wurde. Es ist (Abb. 16 *H. N.*, Abb. 44 *H. N.*) eine im Munddach links subchordal laufende, horizontale Röhre aus etwa kubischem Epithel, die vorn mit blindem Ende beginnt, dicht hinterm Velum in den vordersten Darm mündet und mit vielen Solenocyten — Röhrengeißelzellen wie an den Nephridien von Polychäten (*Phyllodoce*) und an den Kiemennephridien von *Branchiostoma* (s. u.) — besteckt ist.

Die *Mündung* genau zu finden, gelang *Hatschek* noch nicht und hat oft einige Schwierigkeiten bereitet. So wie *van Wijhe* 1901 sie in seiner Abb. 13 zeichnet, als senkrecht herabgehende Röhre in der Velumhinterwand, kann sie nur dann erscheinen, wenn letztere dort eine ihrer häufigen temporären Radiärfalten hat. Die Mündung liegt hart auf dem hinteren Außenrande des Velums, insbesondere also auf dem Außenrande des der Hinterseite aufgesetzten, von Velicavum erfüllten *Randrings*. Diesen zeigt Abb. 17b auf der linken Bildseite, während er auf der rechten nicht mehr da ist, weil hier (im Objekt links) schon die linke Epibranchialhöhle angeschnitten ist, die entsprechend dem Alternieren der Kiemenbögen wieder etwas weiter nach vorn reicht als die rechte; er würde im nächstvorangehenden Schnitt erscheinen und in wenigen weiteren die *l. Epb* verdrängen, wie in Abb. 17a (*Vc*) geschehen. Kurzum wir sehen die Mund- oder Darmhöhle in Abb. 17b auf der linken Bildseite und subchordal noch begrenzt von angeschnittenem Velum, rechts schon von Darmwand. Auf der Grenze von beiden liegt die Mündung des *Hatschekschen Nephridiums*, *Mdg. H. N.* Nun ist die Grenze von Ektoderm der Velumhinterseite und Darmentoderm zwar nicht an jeder Stelle ganz deutlich, doch ist sie stellenweise scharf: Ektoderm oft pigmentiert und mit basalen, Entoderm stets unpigmentiert und hier mit apikalen Zellkernen; so konnte mir klar werden, was ich 1923 dahingestellt ließ, daß die Ektoderm-Entodermgrenze hier zusammenfällt mit der hinteren Grenze des Velums, des Velicavums, und daß auch in Abb. 17b links (am Objekt rechts) der *Mdg. H. N.* Ektoderm, an der anderen Seite bis exkl. Velum herab Entoderm zu sehen ist. Mit anderen Worten, die Mündung des *Hatschekschen Nephridiums* liegt genau auf der Grenze von Ektoderm und Entoderm — wie (s. u.) die der Kiemennephridien.

Das *Hatscheksche Nephridium*, dessen Epithel übrigens bis ins Alter ein geordnet einschichtiges und etwa kubisches bleibt (gegen *Goodrich*), liegt nicht, wie *Hatschek* meinte, in einer eigentlichen Cölomröhre (die endothelial ausgekleidet sein müßte), sondern ist — Abb. 46 — ins Bindegewebe zwischen Aorta und Myotom eingebettet und kann daher neben sich allerdings in so manchem Querschnitt eine Bindegewebsundichte mit Zellkernen sehen, wie solche im Kapitel Bindegewebe beschrieben wurden. Die solenocytenträgenden Abschnitte jedoch sind samt diesen Röhrengeißelzellen in Hohlräumen ohne Endothel gelegen (oder in einem zusammenhängenden solchen?), die gegen das Aortalumen durch eine feinste, die Aortenwand bildende Membran abgeschlossen sind.

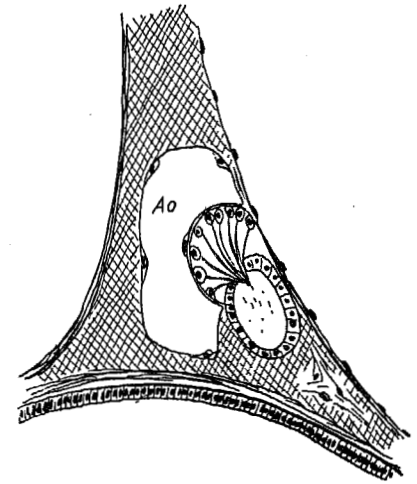


Abb. 46. Querschnitt durch das *Hatscheksche Nephridium* von *Br. lanceolatum* neben der Aorta (*Ao*), diese beiden Teile zwischen Chordascheide (links), Myotom (rechts) und Mundhöhle (Ektoderm, unten). Kreuzschraffierung vertritt Ton (Bindegewebe). Rechts unten eine Bindegewebsundichte.

Wie bisher angegeben wird, soll das *Hatscheksche* Nephridium kurze Verzweigungen (Divertikel) haben, denen die Solenocyten aufsitzen. Doch wird mir bei wiederholten Prüfungen sicher, daß dies nicht zutrifft. Verzweigungen der Röhre können vorkommen, aber nur äußerst selten, ich habe nur einmal sicher eine Gabelstelle bemerkt, von der ein kurzer Ast neben dem Hauptast caudalwärts geht. Der in Querschnitten häufige Anschein, als sei das Lumen ein doppeltes oder mehrfaches, beruht auf der in Abb. 46 gezeichneten häufigen Anordnung der Solenocytenköpfe, wie sie schematisch schon *Legros* 1910 zeichnete in unserer Abb. 66b.

Unumgänglich muß ich im Kapitel Excretionsorgane noch einmal darauf zurückkommen. Dort werde ich auch von der Anordnung der Solenocytenstiele sprechen. —

Als seltene Abnormität erwähnt *Goodrich*, daß das *Hatscheksche* Nephridium in einem Falle außer der normalen Mündung eine zweite in die hintere Region der „buccal cavity itself“, also vor dem Velum, gehabt habe.

#### b) Der Kiemendarm.

Der ganze Darm des Lanzettfisches verläuft gestreckt mit Ausnahme einer durch den stets rechts liegenden Leberblindsack veranlaßten Linksausbiegung des dortigen Kiemendarmteils.

Der „Kiemendarm“ des Lanzettfisches wird in der Literatur auch Pharynx (Schlund), sein Anfangsteil (bei *van Wijhe*) Vestibulum pharyngis genannt. Er ist rechts und links durchbrochen von alternierenden schmalen, schräg nach vorn geneigten Kiemenspalten zwischen ebenso schmalen Kiemensbögen. Jeder rechte Kiemenspalten ist gegen den gleichzähligen linken um 1 nach hinten verschoben, der 1. rechte steht also dem 2. linken gegenüber. Die Kiemensbögen enthalten bekanntlich Skelettstäbe und sind hiernach mit *Ray Lankester* 1885 zu unterscheiden in abwechselnde Haupt- oder primäre Bögen und Neben- oder sekundäre Bögen oder Zungen (Zungenbalken, Zungenbögen). Ein rechter Hauptbogen steht also (mit Ausnahme der vordersten zwei, s. u.) einer linken Zunge gegenüber und umgekehrt. Haupt- und Nebenbogen sind von gleicher Stärke, doch ist die Zunge ontogenetisch anfänglich noch nicht da, sondern wächst von oben hinein, und am fertigen Tier endigt ihr Skelettstab unten einfach, während der etwas dickere des Hauptbogens sich unten gabelt in einen vorderen und hinteren Gabelzinken. Somit umrahmen 2 Hauptbögen 1 (auf der Spitze stehendes) Spitzbogenfenster, dessen senkrechter Mittelbalken die Zunge ist; und in kleinere Abteile wird das Fenster zerlegt durch die von Haupt- zu Hauptbogen hinüberziehenden Querbrücken oder Synaptikel. — Jedem Hauptbogen läuft außen eine Cöloröhre entlang (Abb. 20 Kc, Abb. 21 usw.), der Zunge nicht (*Spengel*). — Der Ausdruck „Kiemenspalte“ ist beim Lanzettfisch wohl durch keinen geeigneteren zu ersetzen und will nicht besagen, daß eine solche (zwischen Haupt- und Nebenbogen!) einer Kiemenspalte eines Kranioten entspräche.

Der unpaare Dorsalteil des Kiemendarms umschließt die Epibranchialrinne (Abb. 19 *Epr*), den dorsalsten Teil des Darmlumens, und ist somit, was den Entodermteil betrifft, eine subchordale rinnenförmige Entodermplatte, ließe sich also auch die „Epibranchialplatte“ nennen. Deren Innenfläche zeigt stellen-

weise bis 4, selbst noch mehr Längsrinnen, wie man solche in den Querschnitten Abb. 18a, 19b, 21 als Kerben in der Epitheloberfläche erkennt. Dieser dorsale Kiemendarmteil, auch der rein nutritorische<sup>1)</sup> Dorsalteil des Kiemendarms zu nennen, liegt durchaus zwischen den beiden subchordalen Cölomen und ist von ihnen durch je eine subchordale (subaortische) Bindegewebslängsleiste getrennt (Abb. 21), die sich aber bei genauerer Betrachtung in mehr Blutgefäße (Kiemenenen) als Bindegewebe auflöst.

Der unpaare rein nutritorische<sup>2)</sup> Ventralteil des Kiemendarms samt Bindegewebe, Cölom, Arterie und Epidermis heißt *Endostyl* (Abb. 21 *E*), sein Entoderm heißt am besten die *Hypobranchialplatte* (Abb. 18a *Hpr*, in der Literatur auch *Endostyl* genannt). Deren Innenseite bildet die 2-, weniger deutlich 4fache *Hypobranchialrinne*.

Nach diesen Vorbemerkungen in medias res!

1. *Schlundvorhof* (Vestibulum pharyngis, *van Wijhe*) heiße auch für uns der kurze, auf das Velum folgende, in Seitenansicht dreieckige Abschnitt des Kiemendarms, an dem die Kiemenspalten häutig verschlossen sind (Abb. 31). Seine hierdurch scharfe hintere Grenze steigt von einem dicht hinterm Velum gelegenen ventralen Punkt schräg empor zu einem etwa 3—4 Myotombreiten weiter hinten gelegenen dorsalen Punkte. Die Wand des Schlundvorhofes besteht (Abb. 18a) aus einschichtigem Entoderm und einer Bindegewebsmembran, welcher außen größtenteils (Näheres später) das hier ebensoweit herabreichende epibranchiale Cölom (Abb. 45 *Epb*), das hier ventralwärts erweiterte Subchordalcölom, mit Endothel anliegt. Die Bindegewebslamelle ist durchzogen von den ersten etwa 12 Kiemenskelettstäben, die sich in jeder Hinsicht, auch in der dorsalen Vereinigungsweise und im Besitz von Querbrücken, hier ganz wie zwischen Kiemenspalten verhalten. — Die Epibranchialrinne reicht, sich etwas verbreiternd, in den Schlundvorhof hinein und läßt kurz vor Erreichung des Velums seitlich weiter aus, wie es Abb. 17b noch auf der rechten Bildseite zeigt, während sie auf der linken dort eben geschwunden ist (ganz symmetrisch zur Gegenseite bis auf das geringfügige weitere Vorstoßen links entsprechend dem Kiemenspaltenalternieren). Sie schwindet dicht hinter dem Velum in Höhe der ventralen Myotomkante, indem der Raum *l. Epb* in Abb. 17b sich in den vorangehenden Schnitten von oben und unten her verkleinert bis auf eine vordere, in Höhe der ventralen Myotomkante liegende Spitze, womit er dem Velicavum dieselbe Ausdehnung gestattet wie auf der linken Bildseite.

Längs dem schrägen Hinterrand des Vestibulums zieht von der Epibranchial- zur Hypobranchialplatte, in deren Lateralstreifen übergehend, die „peripharyngeale Wimperrinne“ (*van Wijhe*), vielmehr wohl nur ein Streifen langgeißeligen, entodermalen Epithels mit verteilten Zellkernen, der ventral in die Hypobranchialplatte in der besagten Weite kurz vor ihrem vorderen Ende, und dorsal in das Epithel der Epibranchialrinne nach hinten eingeht, während sonst im Vestibulum samt seinem Teil Epibranchialrinne das Entoderm aus den schon früher erwähnten, kaum ein wenig breiteren Zellen mit apikalen Kernen,

<sup>1)</sup> Er dient wahrscheinlich hauptsächlich der Fortführung von Nahrungsstoffen nach hinten unter zunehmender Schleimhülle.

<sup>2)</sup> Vermutlich ähnlich, wie in voriger Fußnote gesagt.

somit aus „vakuolären“ Zellen (*K. C. Schneider*), besteht, die höchstens kurze Geißeln, aber vielleicht nie keine tragen. Sehr niedrig werden diese Zellen an der Grenze gegen das ektodermal bedeckte Velum (Abb. 45).

Die Hypobranchialplatte bildet im Vestibulumteil keine Rinne, sondern ist aufgebogen (Abb. 19a, 18b, Abb. 18a *Hpr*) und gabelt sich schließlich in dem kurzen Bereich zwischen Abb. 18 und 17, indem ihr Mittelstreifen durch einen Streifen niedrigen Epithels mit apikalen Kernen gespalten wird, wie *van Wijhe* es zeichnet, jedoch, soviel ich sehe, ohne Abbiegen des Ganzen nach rechts. Sie endet also, auf der Mediallinie bleibend, dicht hinter dem Velum; doch der linke Teil etwas weiter oral als der rechte.

2. *Kiemendarm im engeren Sinne.* Am Übergang zum respiratorischen Darm setzt sich die Bindegewebsschicht der Vestibulumwand fort in die paramediale, die Epibranchialrinne (Hyperbranchial- oder Hypochordalrinne) ein-klemmende subchordale (Blutgefäß- und Bindegewebsleiste. Das peripharyngeale Geißelband fließt von rechts und links in die Epibranchialrinne ein, die von da ab aus Bulbillengeißelzellen mit verteilten Kernen besteht und medial unter der Chorda einen Streifen besonders niedriger solcher Zellen mit einschichtiger basaler Kernzone stets erkennen läßt. —

Die zahlreichen, ziemlich geradlinigen Kiemebögen — bei soeben metamorphosierten *Br. lanceolatum* jederseits etwa 16, bei 15 mm langen *Br. lanceolatum* etwa 80, bei größeren 100—180, bei *Br. belcheri* bis über 200 — liegen bei kontrahiertem Pterygialmuskel schräger als bei entspanntem.

Der *Kiemebogen* besteht aus Bindegewebe, einer Cölomröhre (diese nur in den Hauptbögen), Blutgefäßen, entodermalem und ektodermalem Epithel.

Vom Bindegewebe des Kiemebogens, welches zellenfrei ist, wurden bisher meist nur die massiveren Teile, die Skelettstäbe, erwähnenswert befunden. Zu ihm gehören aber außerdem das dünne epithelientrennende „Längsseptum“ und die andern feinsten subepithelialen Membranen und Kantenfüllungen, welche Abb. 47 zeigt, einschließlich der feinen Membran zwischen dem Cölomendothel und der Epidermis (dem „Außenstreifen“ in Abb. 47). Es ist klar, daß letztere Membran zur Somato-, alles übrige Bindegewebe des Kiemensystems zur Splanchnopleura gehört. Das ganze Bindegewebe des Kiemensystems ist ein zellenfreies und kontinuierliches, größtenteils membranöses, örtlich verdicktes: Die Verdickungen sind die Skelettstäbe und (s. u.) die Endostylarplatten. Die membranösen Teile gehen dorsal in benachbarte, nämlich in die subchordale Leiste und in das „Ligamentum denticulatum“ über.

Der Skelettstab ist zum Teil faserfreies, größtenteils aber (in Abb. 47 schwarz) dicht parallelfaseriges Bindegewebe, ohne Anlaß auch „chitinig“ genannt. Mit dem der anderen Seite hat er keine Berührung. —

Es können Anomalien vorkommen, z. B. 2 Skelettstäbe in einem Kiemebogen neben- oder übereinander. Beides kommt in Abb. 19b vor, wo dann der eine Stab einem Hauptbogen (mit Cölom), der andre einem Nebenbogen entspricht. — Anders lagen die von *Benham* (1894) und *Joseph* (1902) beschriebenen Fälle, in welchen bis 3 oder (*Joseph*) bis 5 Skelettstäbe in einem Kiemebogen lagen und dies nicht abwechselnd primäre und sekundäre waren, sondern einige

dazwischen sogar fehlten oder vielmehr, wie *Joseph* es an einer Schnittserie analysiert, unvollständig entwickelt waren.

Die Skelettstäbe der *Synaptikel* oder *Querbrücken* ziehen von Haupt- zu Hauptbogenstab an der Lateralseite des Nebenbogenstabes vorbei und sind mit letzterem an der Berührungsstelle verlötet.

Cölomröhre und Blutgefäße am Kiemebogenquerschnitt s. Abb. 47: Der Skelettstab enthält stets neben häufigen, oft etwas wechselnden, vielleicht nur artifizialen Spalträumen, die den Stab des Hauptbogens oft in einen lateralen, einen vorderen und einen hinteren zerlegen (*Benham*), ein Haupt-, Außen- oder

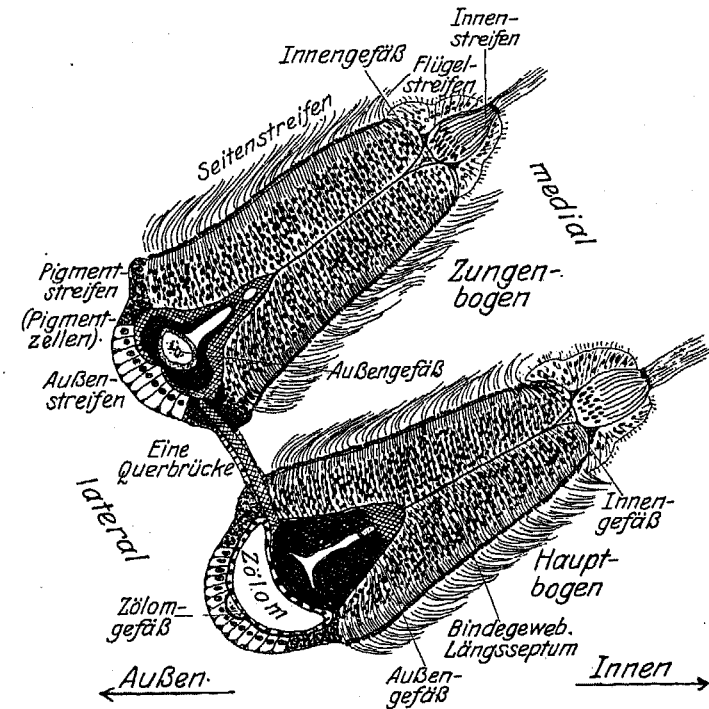


Abb. 47. Frontalschnitt durch einen Haupt- und einen Nebenkiemebogen von *Br. lanceolatum*. Kreuzschraffierung vertritt Ton.

Achsengefäß, das im Nebenbogen mehr lateral liegt als im Hauptbogen. Außerdem führt jeder Bogen ein Innen- oder Nebengefäß, das nur im Hauptbogen wiederholt mit dem Achsengefäß kommuniziert, und der Hauptbogen ein „Cölomgefäß“. Für die Zu- und Abflußwege s. Abb. 54 (S. 566) und Kapitel Zirkulationssystem. Längs den Querbrücken ziehen nach *Spengel* Verbindungsgefäße zwischen den Außengefäßen der Haupt- und Nebenbögen.

Auch für die Epithelverhältnisse am Querschnitt vgl. Abb. 47, ferner *K. C. Schneider* 1902. Der langeißelige „Innenstreifen“ hat basale Kerne und auf Bulbillen (Bulben, *K. C. Schneider*, Fußstücken), welche die hier vorhandenen Kittleisten (Schlußleisten) des Epithels überragen, sitzende Geißeln, die sich als Geißelwurzel tief in die hexagonal-prismatischen Zellen hinein verfolgen lassen;



Schlußleisten sind auch nach *Schneider* hier vorhanden. Die kurzgeißeligen „Flügelstreifen“ haben verteilte Kerne. Ebensolche, und wieder lange Geißeln auf Bulbillen, doch nicht sicher Schlußleisten zeigen nach *Schneider* die „Seitenstreifen“. Während alle diese schmalen Zellen sicher *entodermal* sind, weil vom Charakter der Darmzellen des Lanzettfisches überhaupt, sind ebenso sicher *ektodermal* die geißellosen pigmentierten Zellen der Flanken- oder „Pigmentstreifen“ und die, wie *Langerhans* und *K. C. Schneider* fanden, zweierlei m. E. stets geißellosen Zellen des „Außenstreifens“: es sind „Drüsenzellen“ und „Deckzellen“ — ganz wie an den atrialen Drüsenstreifen (S. 502); sicherlich *ektodermal* dürfte auch der Überzug der Querbrücken sein, da er im Ektodermgebiet wurzelt. Merkwürdigerweise fand *Joseph* 1902 die Außenstreifen in der Regel nur an den Zungen infolge vieler feinsten Granula stark färbbar mit Toluidinblau, wie auch die atrialen Drüsenstreifen, dagegen nicht die Außenstreifen der Hauptbögen; nach *Weiß* trifft dasselbe zu für Färbung mit Bismarckbraun und für die Speicherung von

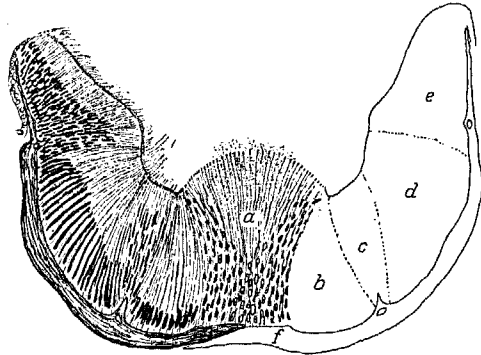


Abb. 48. Querschnitt durch die Hypobranchialplatte von *Br. belcheri*. a–e = die verschiedenen Zellstreifen, f = Endostylarplatten. Nach *Franz* 1925.

Carminkörnchen. Höchst wahrscheinlich werden die *ektodermalen* „Drüsenzellen“ eine sekretorische Funktion haben, abgesehen davon, daß sich eine solche weder der Epidermis noch den *entodermalen* Zellen des Lanzettfischdarms kaum sicher ganz absprechen ließe. Die Sekretion dürfte in den Nebenbogen-Außenstreifen etwa ebenso bedeutend sein wie in den Drüsenstreifen des Atriumbodens. Abgesehen hiervon scheint es wohl einleuchtend, den langegeißeligen *entodermalen* Zellen des Kiemenbogens vor allem die *flagellomotorische*, wasserbewegende Funktion zuzuerkennen; mithin besonders den *ektodermalen* „Drüsenzellen“ des Außenstreifens (mit *Jacobshagen*) und demnächst etwa den Flügelstreifen, die ja dem Innengefäß relativ benachbart sind, vorwiegend die respiratorische, Gas diffundieren lassende Funktion eines Atemepithels. — Bei *Br. belcheri* finde ich das zweierleizellige Epithel des Außenstreifens höher und kräftiger als bei jedem *Br. lanceolatum*.

Am *Endostyl* sind die Endostylarplatten (Abb. 48 f, Näheres alsbald) wieder nur ausgezeichnete Partien des sonst membranösen, *cölo*mumhüllenden Bindegewebes über dem *Endostylcölo*m, in das die *Cölo*mrohren der Hauptbögen einmünden (die *Endostylarterie* siehe später). Von den bekannten 9 *entodermalen* Zellstreifen der Hypobranchialplatte, a (unpaar) bis e in Abb. 48, kann man a, c und e nicht mehr sicher als „Stützzellen“ den beiden andern („Drüsenzellen“) gegenüberstellen, seitdem ich bei *Br. belcheri*, anders als stets bei *Br. lanceolatum*, den Mittelstreifen unbegeißelt und ein körniges Sekret ergießend fand (Abb. 48). Bei *Br. lanceolatum* (Abb. 49) scheinen stets alle Streifen der Hypobranchialplatte, bei *Br. belcheri* die übrigen 8 aus Geißelzellen mit Bulbillen zu bestehen.

Das obere und untere Ende der Kiemenbögen (vgl. zunächst Abb. 31) wurden von *Spengel* (1890) verhältnismäßig am genauesten beschrieben. Was zunächst das Verhalten der *Skelettstäbe* an diesen Stellen betrifft, so sieht man *oben* jeden Stab sich gabeln in einen vorderen und hinteren Teil, der sich zum vorangehenden bzw. folgenden Stab hinüberschwingt als nach unten offener, die Kiemenpalte also überbrückender, etwa halbkreisförmiger Bogen (Arkade), bestehend aus wohl faserärmerer und oft weniger dichter, immerhin wie die Stäbe selbst verdichtet bleibender Bindesubstanz. Jeder Stab gabelt sich also oben in 2 *Skelettarkadenschenkel*. Die hierbei von *Spengel* beschriebenen Bügelstücke — d. s. dem hinteren Schenkel jeder 2. Arkade (immer vor einem Hauptkiemenbogen) aufsitzende, bei *As. lucayanum* nach *Andrews* besonders kräftige Stabstücke (der *Arkadenschenkel* ist hier also verdoppelt) — dürften von *Lönnerberg* aufgeklärt sein als Verwachungsstellen ursprünglich getrennter Stabteile (s. *Ontogenie*). — *Unten*, am *Endostyl*, endigen in der schon besagten Weise die *Nebenstäbe frei*, die *Hauptstäbe gegabelt*, und alle biegen etwas medialwärts ein. Die durch zwei sich einander zuneigende Gabelzinken gebildeten Spitzbögen sind hier *nicht* geschlossen, höchstens daß diese Stücke manchmal einander berühren sollen, und auch der Zungenstab erreicht die Bogenspitze nicht. Jedem Spitzbogen liegt oben, also unmittelbar unter dem *Entoderm*, eine Bindegewebsplatte („*Endostylarplatte*“, — bei *As. lucayanum* „*fehlend*“) auf, etwas größer als der Spitzbogen selber, von der Form einer querhalbierten Ellipse, ihre gerundete Spitze wieder medialwärts (vgl. Oberleder eines Pantoffels [*Endostylarplatte*] und *Sohlenrand* [*Gabelzinken*] — *Spengel*), und es überschreitet diese gerundete Spitze die *Mediallinie*. Infolge des *Alternierens* liegt die Spitze zwischen zweien der Gegenseite. Der Vorderrand der Platte greift unter den hinteren der vorangehenden der Gegenseite. Durch je einen kurzen Streifen membranösen Bindegewebes hängt die Platte mit den beiden unter sie greifenden Gabelzinken zusammen. In einer von *Spengel* gezeichneten Art, die aber hinsichtlich der sich dachziegelig deckenden Teile noch etwas zu klären sein könnte, sind auch die *Endostylarplatten* untereinander durch eine feine Bindegewebsmembran verbunden, sie sind also „*Teile einer durch das ganze Endostyl fortlaufenden Skelettplatte*“.

Was sodann die *übrigen Bestandteile des Kiemenbogens an dessen dorsalem und ventralem Ende* betrifft, so liegen die Verhältnisse sehr kompliziert. Ich verlasse die Schilderung *Spengels* und anderer Autoren und suche, es an unsern Abbildungen vollständiger klarzumachen.

Betrachten wir zunächst die *dorsalen* Verhältnisse. Allbekannt zwar sind einige wesentliche Verhältnisse des „*Ligamentum denticulatum*“, der welligen Membran zwischen Atrium und subchordalem *Cölo*m, deren Wellenverlauf oder — bei präparatorischer Auseinanderziehung von Kiemenarm und Körperwand — gezähneltes Aussehen darauf beruht, daß diese Membran, die Kiemenbogencölome aufnehmend, an den Hauptbögen tiefer ansetzt als an den Nebenbögen (Abb. 20, 21). — Übrigens zeigt sie sich in dieser Gegend auf der Atrialseite mit besonders hohem Epithel besetzt, da das Kiemenbogenektoderm auf sie übergeht; mit niedrigerem weiter dorsal in dem Bereich, wo das *Lig. dent.* die *Nephridien* enthält (Abb. 20). — Unmittelbar unter der Gabelung der *Skelettstäbe* in die *Arkadenschenkel* setzt sich das *Lig. dent.* auch an die *ektodermale*

Außenkante des Nebenkiemenbogens an, die daher weiter oben nicht mehr besteht. Dies mache man sich an Abb. 54 (S. 566) klar, wo diese Ansatzlinie links neben der Nierenöffnung  $\dot{O}$  liegt, sowie an dem ein wenig nach vorn geneigten Horizontalschnitt Abb. 55, wo Nebenbogen 1 und 3 noch vom Lig. dent. frei sind, 5 aber und die folgenden nicht mehr (weil der Schnitt hier höher liegt). Dorsal davon sind also die Kiemenpalten lateral durch Lig. dent. verschlossen. Auch medial werden sie verschlossen, da die medialen Teile des Kiemenbogens (Flügel- und Innenstreifen) in die Seitenfalte der Epibranchialrinne übergehen. Somit ist der obere Teil einer Spalte nicht Spalte, sondern eine dorsalwärts sich schließende Tasche oder „Arkadenbucht“ (K. C. Schneider) (Abb. 55). In ihr reicht das Ektoderm des Lig. dent. als laterale Wand empor bis medial des Arkadenskelettbogens (in Abb. 55 neben dem Kiemenbogen 8). Dorsal davon hat die Arkadenbucht nur noch entodermale Auskleidung innerhalb gefäßreichen

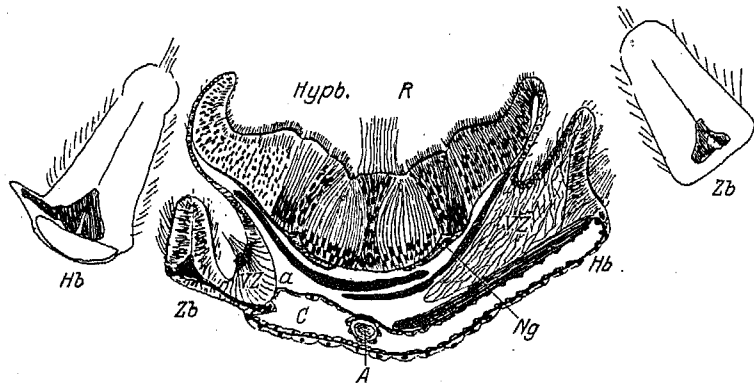


Abb. 49. Querschnitt durch den Endostyl von *Br. lanceolatum*, d. h. durch die Hypobranchialplatte unter *Hypb.R* = (Hypobranchialrinne) und ihre Nachbarteile. *A* = Gefäß, Aorta ventralis oder ascendens, *Ng* = Nebengefäß des Endostyls, *Hb* = Hauptbogen, *Zb* = Zungenbogen, *C* Cöliom, *a* = artifizierlicher Raum, darin Endostylarplatten. *VZ* = vakuoläre Zellen.

(d. h. von Kiemen- und Nierenvenen durchsetzten) Bindegewebes, das dicht unter dem Endothel des subchordalen Cölioms liegt. Dieses Entoderm wird, wie man in Abb. 55 bei Kiemenbogen 9 ersieht, geliefert in seinem lateralen Teile vom Seiten-, im medialen vom Flügelstreifen des Kiemenbogens, und hat in letzterem den Charakter des oben schon erwähnten „vakuolären“ Epithels. Der schöne Innenstreifen des Kiemenbogens, in Kiemenbogen 1 noch vorhanden, ist von Kb. 2 ab geschwunden — aber nur deshalb, weil es sich um einen Schnitt aus ziemlich caudaler Gegend des Kiemendarms handelt: weiter vorn würde man die Arkadenbucht tiefer beginnend, weniger hoch endigend, und den Innenstreifen in das Epithel der Epibranchialrinne übergehend sehen.

Ventral, am Endostyl, geht der Hauptbogen an der Gabelstelle seines Skelettstabes derart in das Endostylentoderm über, daß der Innenstreifen (in meinen Präparaten allerdings nach extremer Verdünnung) sich mit dem Seitenstreifen der Hypobranchialplatte verbindet, während Flügel- und Seitenstreifen den Spitzbögen von Haupt- zu Hauptstab folgen, also eine der Hypobranchialplatte lateral ansitzende wellige massive Linie bilden, wobei deren Hauptmasse,

in den Wellentälern äußerst verdünnt, vom Seitenstreifen gebildet wird und stark vakuoläres Epithel darstellt (Abb. 49 *VZ.*), während der Flügelstreifen nur einen verbindenden einschichtig kubisch- bis abgeplattet-epithelialen Streifen zwischen diesem Wellenzug und der Hypobranchialplatte bildet. Der Außenstreifen geht über in den dünnen, plattenepithelartigen ventralen Ektodermüberzug des Endostyls. Der Nebenbogen verjüngt sich am ventralen Ende, zeigt hier nur noch Seitenstreifenepithel außer dem ektodermalen, erreicht in dieser Verjüngung endlich die Taltiefe der Wellenlinie und verschmilzt mit ihr. Vgl. die Abbildung bei Spengel 1890 Textabb. 1 (Willey 1894 Textabb. 21) und die Angaben bei K. C. Schneider 1902 S. 719. — Ich sehe zwar auch den Innenstreifen des Nebenbogens in den Seitenstreifen der Hypobranchialplatte eingehen. Gleichwohl sind, nach den im vorstehenden enthaltenen Klarstellungen, Epibranchialrinnenepithel (mit Ausnahme desjenigen des Vestibulum pharyngis), Peripharyngealband, Seitenstreifen der Hypobranchialplatte und Innenstreifen der Kiemenbögen ein zusammenhängendes System histologisch gleichartiger, hoher, basalkerniger, langgeißelter Zellen<sup>1)</sup>. —

Die vordersten Kiemenpalten sind sehr kurz, da ihr oberer Teil, obwohl durch die Skelettstäbe angedeutet, durch die Bindegewebsmembran des Vestibulum pharyngis verschlossen ist (so in Abb. 31, 44 und 18a). Die allererste, von etwa gleicher Breite wie die folgenden, ist (bei *Br. lanceolatum*) eine Kiemenpalte zwischen 2 Hauptbögen (jeder mit Cöliomröhre!) ohne Zunge und Synaptikel (Näheres siehe van Wijhe 1901; bei *As. lucayanum* beschreibt Andrews in ihr eine unvollständige Zunge). — Meine Querschnittserien treffen von vorn nach hinten zuerst immer auf das Dorsalende der zweiten Kiemenpalte (Abb. 18b, rechte Bildseite).

Auch die hinteren Kiemenpalten werden allmählich immer kürzer, da gegen Ende des Kiemendarms der Kiemendarmboden sich hebt und die Epibranchialrinne sich vertieft: vgl. Abb. 22c, Schnitt durch die ganz kurze letzte Kiemenpalte *Ksp.*

Auf die Nephridien am Kiemendarm und die Eigenart des ersten Kiemenbögen-cölioms werde ich später eingehen.

#### c) Der postrespiratorische Darm und Leberblindsack

oder rein nutritorische (postbranchiale) Darm beginnt nach oben Gesagtem mit einem engen, hoch liegenden Stück (Abb. 22d) und setzt sich so als „Speiseröhre“ (Joh. Müller) (Oesophagus) etwa 3 Myotombreiten weit fort, bis seine ventrale Wand nach vorn zurückwendend in die dorsale des Leberblindsacks übergeht. Der hierdurch stark erweiterte folgende, noch durchaus vor dem Atrioporus gelegene Darmteil (Abb. 23) wurde auch Magen, besser Mitteldarm genannt. Er verdünnt sich nach hinten allmählich, dann zieht sich der Darm (Abb. 24) auf ein enges, ungefärbt wie gefärbt als sehr dunkel (infolge des Zellkernreichtums?) auffallendes Stück zusammen, welches, wie um die allgemeine Flucht beizubehalten, an einem häutigen Mesenterium hängt (in seiner Splanchnopleura), und welches van Wijhe 1914 den „Iliocolonring“ nennt. Ich behalte den neutralen Namen dunkler Darmring bei. Dieser dunkle Darmring ist allen Arten

<sup>1)</sup> Zur Physiologie des „Ciliary mechanism“ s. Orton.

der Akranier eigen. Auch er liegt (beim Volltier) ganz vor dem Atrioporus, doch sein hinteres Ende nur ein Myotombbreite vor der vorderen Atrioporuslippe. Weiterhin hängt der Darm etwas tiefer herab mit temporär veränderlicher Querschnittform, wieder ohne eigentliches Mesenterium; erst ganz an seinem Ende (Abb. 27b) wird seine Dorsalwand vom subchordalen Bindegewebe frei und biegt herab zur hinteren Afterlippe, während seine untere und linke Wand ohne Senkung die in der linken Körperhälfte gelegene, medialwärts (Abb. 27b) und nach hinten gerichtete Afteröffnung erreichen.

Wie schon Joh. Müller bemerkte, sind der Magenteil des Darms und der Leberblindsack am lebenden Tier „immer grün gefärbt“; die Färbung „rührt von einer drüsigen Beschaffenheit her“. Nach Langerhans gehört sie nur der apikalen Hälfte der Entodermzellen an. Diese Färbung des Darms hört hinten „mit einer scharfen Grenze auf“ (Joh. Müller). van Wijhe verlegt diese Grenze an den dunklen Darmring — vermutlich ist gemeint: exklusive.

Die stets rechts gelegene „Leber“, jener Blindsack, der, wie gesagt, aus der ventralen Darmtraktuswand am Ende des „Oesophagus“ heraustritt, erstreckt sich bei 12—15 mm langen Tieren erst etwa 5—6, bei 25 mm langen und größeren etwa 12 oder mehr Myotombreiten nach vorn und wurde von den älteren Autoren, wie Joh. Müller, Rolph, Langerhans, vornehmlich Blinddarm oder Blindsack genannt. Joh. Müller begründete zugleich die auf dem Blutgefäßverlauf und auf der Ähnlichkeit mit der ersten Leberausstülpung der Kriotenembryonen beruhende Homologisierung mit der Kriotenleber, sagte aber auch gleichzeitig, „offenbar ist die ganze grüne Region des Darms mit dem Blinddarm als Leber zu betrachten“ (also auch der „Magen“). Da klar abgeschlossene physiologische Ergebnisse über die Funktion der einzelnen Teile noch nicht vorliegen, wird der Ausdruck *Leberblindsack* für den „Blinddarm“ einstweilen der geeignetste sein und in morphologischer Hinsicht nicht zu viel präjudizieren (Homologisierungen in einem späteren Kapitel).

Das hohe, aus langen schmalen Zellen bestehende Darmepithel „flimmert“ allenthalben, am stärksten am dunklen Darmring, und wurde z. B. von Langerhans aufgefaßt als bestehend aus je eine Geißel tragenden Zellen von nur einer Art, von denen einige mit größeren Körnchen erfüllt gefunden wurden. K. C. Schneider gibt eine kompliziertere Darstellung, nach der „Nährzellen“, d. s. Bulbillengeißelzellen wie in der Epibranchialfurche, nur größer, und unbegeißelte Eiweißdrüsenzellen zu unterscheiden seien, letztere nur bei Erfüllung mit Sekret deutlich. Sehr schön entwickelt und reichliches körniges Sekret ergießend finde ich sie manchmal im Leberblindsack. Es ist noch ununtersucht, ob vielleicht nur verschiedene Zustände eines und desselben Zellentyps vorliegen, der dem vorherrschenden des Kiemendarms, eben den Bulbillengeißelzellen, gleicht, und der im postrespiratorischen Darm also zeitweilig begeißelt wäre, vielleicht zugleich durch den Bulbill Flüssigkeit sezernierend, zeitweise aber Bulbill und Geißel abwürfe und dann ein mehr körniges Sekret ergösse. Im Leberblindsack herrschen histologisch nicht sehr vom übrigen Darm verschiedene Verhältnisse, doch stehen die Zellen oft weniger dicht, und ihre Kerne bilden dann besonders deutlich eine einschichtige Zone, während im übrigen Darm dies oft weniger deutlich, und oft Mehrschichtigkeit der Kern-

zone angedeutet ist. Der dunkle Darmring hat Bulbillengeißelzellen mit besonders kurzen Kernen in sehr verschiedener Höhe (eine mehrschichtige Kernzone) und mit besonders langen Geißeln. Für die weiteren histologischen Einzelheiten sei jedoch auf die genannten Autoren verwiesen, auch dürfte noch einiges zu klären sein.

Als *Pankreas* erwähnt van Wijhe 1918 eine horizontallängliche Falte in der linken Seite des Mitteldarms und des hinteren Teils des Leberblindsacks (? F.). Schon in der Metamorphose werde das Gebilde deutlich (s. Ontogenie, S. 605).

Erst ich habe 1925 hingewiesen auf die doch wohl schon vielen Untersuchern zu Gesicht gekommene „histologische Bilaterie des Darms“: in einem schmalen dorsalen wie ventralen Streifen sind die Zellen besonders niedrig und ihre Kerne viel weniger verteilt als in den gesamten Seitenteilen, also sehr deutlich auf eine einschichtige, niedrig liegende Zone beschränkt; so besonders unverkennbar am „Mitteldarm“ (Abb. 50) und am Leberblindsack, auch stellenweise am hinteren Darm, nicht deutlich zwar am dunklen Darmring. Der dorsale Streifen setzt übrigens nur den ebenso beschaffenen Dorsalstreifen der Epibranchialrinne fort, und der ventrale kann als innerhalb der Hypobranchialrinne gleichfalls nach vorn verlängert gelten, da sie mich ja wenigstens bei *Br. belcheri* (nie bei *lanceolatum*) an ihrem Mittelstreifen *a* einen relativ basalkernigen Mittelstreifen i. e. S. erkennen läßt (Abb. 48) und sie außerdem bei *Br. lanceolatum* (und wahrscheinlich allgemein) vorn sich in dieser Linie gabelt (S. 542).

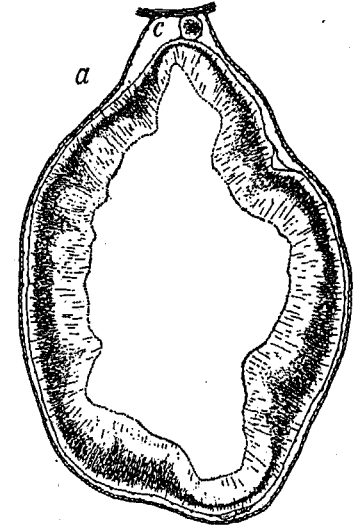


Abb. 50. Querschnitt durch den gerümpften Teil des Darms von *Br. belcheri*. Kernzone dorsal und ventral niedrig. *c* = Cöliom, *a* = Atrium.

## 8. Zirkulationssystem.

Das Blutgefäß- oder Zirkulationssystem des Lanzettfisches ist, wenn auch bisher nicht jedes Gefäß sicher in seinem ganzen Verlaufe verfolgt werden konnte, wohl ein *geschlossenes* (Legros 1902 gegen A. Schneider, Lankester u. a.) mit Ausnahme der unten zu erwähnenden Sclerocölöffnungen der Dorsalarterien. — Es hat keine Verbindung mit den sog. „Gallert-“, „Lymph-“ oder Hautkanälen, in denen übrigens nichts zirkuliert (s. bei Bindegewebe). — Zweifellos hat schon Joh. Müller seine Beobachtungen über die Pulsation und Zirkulation nur im Sinne eines *geschlossenen* Blutkreislaufs niedergeschrieben.

Die Blutgefäße liegen zum kleineren Teil streckenweise in massivem Bindegewebe, so die paarige „Aorta“ in Abb. 21 (*Ao*), die Kiemenbogengefäße (Abb. 47). Öfter liegen die Blutgefäße dem Bindegewebe, besonders wo dieses, wie so oft, nur in einer feinsten, den Gefäßlumina nicht Raum gebenden Membran besteht, in gewissem Sinne nur *an*: so z. B. in Abb. 24 die Gefäße ventral des Darms, ins Darmcöliom vorspringend, ebenso dortselbst die Aorta *Ao*,

nicht minder die daneben gezeichneten Septalarterien *Sa* (in Abb. 17b ohne Beschriftung eingezeichnet, ebenso in Abb. 26), welche an der perihyposomalen Lamelle unter Atrial- oder Cölomepithel liegen und mehr oder weniger unter dem Epithel vorspringen. Da auch in allen diesen und ähnlichen Fällen das Blutgefäß um sein Endothel herum eine feinste zellenlose Bindegewebsmembran hat, die in die immerhin stärkere, der es „an“liegt, kontinuierlich übergeht, so ist der Unterschied kein essentieller und liegen auch diese Gefäße eigentlich im Bindegewebe (Franz 1926a). Daß Gefäße „frei“ in Cölomräumen liegen, kommt eigentlich nicht vor: die Endostylarterie (Abb. 49 A) im Endostylcölom und die Bestandteile des Glomus (*Gl* in Abb. 16 und 17) sind immer der Cölomwand, wenn auch nur mit kleinem eigenem Wandteil, in der besagten Weise angelötet.

Histologie des Endothels und Frage der Blutzellen s. u. —

Die Begriffe Arterien, Venen und Capillaren sind beim Lanzettfisch nicht in jeder Hinsicht so naturgegeben und relativ einwandfrei wie bei den Kranioten. Wir können zwar ohne Mißverständlichkeit von einer unpaaren ventromedialen Aorta ascendens des Kiemenkorbs oder Kiemenarterie (Truncus arteriosus), von den einzelnen Kiemenbogenarterien und -venen, von der Aorta dorsalis (descendens), ihren Abzweigungen und den Carotiden sprechen wie beim Fisch, nennen alle diese Bestandteile zusammen das Arteriensystem (Abb. 51 b auf S. 558) — indem wir am Hinterende der Kiemenaorta das fehlende Herz lokalisieren<sup>1)</sup> — und sind sicher, daß das Blut in ihm beim Aufstieg durch die Kiemenbögen oxydiert wird. Venen, insgesamt Venensystem (Abb. 51 a) nennen wir ebenso einwandfrei in morphologischer Hinsicht und in Vergleichung mit niederen Kranioten und deren Embryonen diejenigen Gefäße, welche in der Richtung ihres Blutstromes an Stärke zunehmen und ihr Blut schließlich dem Kiemenkorb zuführen. Doch dürfen wir nicht glauben, daß in ihnen das Blut beim Lanzettfisch schon ein durchaus verbrauchtes, „venöses“ wäre. Sind doch auch die das Venensystem speisenden Gefäße durchaus nicht „capillar“ im Verhältnis zu den Hauptgefäßen, obwohl alle Gefäße des Lanzettfisches ein viel kleineres Kaliber haben als eine Capillarröhre (was für die Hydrodynamik wohl in Betracht kommen muß), sondern sie sind im allgemeinen von für den Lanzettfisch mittelmäßigem Kaliber und weniger eng als seine Kiemenbogengefäße und die Lippenarterien. Man kann einfach sagen, „Capillaren“ im Sinne von besonders engen, reich entfalteten und histologisch durch Einfachheit ausgezeichneten Gefäßen zwischen Arterien- und Venensystem besitzt der Lanzettfisch nicht (mit Reichert und Stieda), obschon die Lumina natürlich nicht alle gleichweit sind und man immer hier und da einzelne sehr enge treffen kann. Die „Capillarlacunen“ Zarniks, z. B. auf der Leberoberfläche, auf dem postrespiratorischen Darm (wo sie aus der Aorta entspringen), sind im wesentlichen nicht sehr enge Gefäßnetze. Vermutlich sind sie, wie das Boveri insbesondere an den nierenumspinnenden Glomerulis hervorhob, von denen es in erhöhtem Maße gilt (s. u.), viel weniger durch Oberflächenvergrößerung wirksam — dies ist das Prinzip der feintröhriigen Capillarsysteme, Wundernetze und Glomeruli bei den Kranioten — als durch relativ langes Verweilen des verlangsamt strömenden Blutes in ihnen,

<sup>1)</sup> Vgl. Kapitel Homologisierung.

das eben durchaus nicht „verbraucht“ ist, obwohl es beim jedesmaligen, nach Joh. Müller etwa 1 Minute dauernden Zirkulieren durch den Körper (wobei sich aber vielleicht diese Netze nicht erschöpfen! F.) natürlich eine „Durchatmung“ in den Kiemen erfährt. — Den mitunter behaupteten capillaren Verzweigungen der zwischen Aorta und Lateralvene verbindenden Septalarterien muß ich, wie wir hören werden, die Anerkennung verweigern.

Schließlich sind einige Gefäße noch in anderem Sinne physiologisch Arterien und Venen zugleich, da wir annehmen müssen, daß in ihnen das Blut einem Organ abwechselnd zu- und entströmt. Diese Auffassung ist bei den am „Venensystem“ entspringenden Genitalgefäßen (mit Zarnik) und wohl auch bei den am Arteriensystem entspringenden Dorsalarterien sowie Lippengefäßen unumgänglich, da keine eigenen Abführwege nachweisbar sind.

#### a) Das Arteriensystem.

Die topographische Betrachtung beginnen wir mit der pulsierenden Endostylarterie. Sie durchzieht das Endostylcölom, ist also so lang wie der Kiemen Darm und setzt sich vielmehr, wie schon Joh. Müller fand, auch hinter ihm noch an der Ventralseite der „Speiseröhre“ fort.

Der Endostylarterie, von Joh. Müller Arterienherz, später auch Truncus arteriosus, Aorta ascendens oder ventralis genannt, sitzen rechts und links dorso-lateral regelmäßig je Hauptkiemenbogen eine contractile Erweiterung, die Bulbillen oder Kiemenherzen, an: Abb. 54 auf S. 566 l.B. bzw. r.B. Auch sie liegen ziemlich frei im Endostylcölom, mit ihrem oberen Teil stets in einem entsprechenden zipfelartigen Seitenfortsatz dieses Cöloms, der seinerseits dorsal unter Verjüngung in das Kiemenbogencölom übergeht (Spengel 1890 Abb. 1—5).

Dünnere, longitudinal verlaufende Gefäße des Endostyls sind die Spengelschen Längs-, vielleicht besser Nebengefäße des Endostyls (Abb. 49 Ng), unmittelbar unter der Hypobranchialplatte, „wahrscheinlich in Gestalt eines Gefäßgeflechtes“. Sie sind bei *Br. lanceolatum* in Querschnitten stets sehr deutlich erkennbar und nur durch ihre feinste, mit den bindegewebigen Endostylarplatten zusammenhängende dorsale Wandmembran gegen die Hypobranchialplatte begrenzt. Bei *Br. belcheri* liegen sie vielleicht etwas tiefer in den Endostylarplatten (Abb. 48). In Abb. 54 ist, vielleicht nicht sehr schematisierend, fast nur je ein einheitliches rechtes und linkes Nebengefäß gezeichnet. Von Strecke zu Strecke kommunizieren sie (bei *Br. lanceolatum*) mit der Endostylarterie.

Am Vorderende des Endostyls konnte van Wijhe die sehr verdünnte Endostylarterie nur bis zum 3. Kiemenbogen verfolgen, er meint aber, auch die vordersten Kiemenbögen würden Arterien bekommen. Dies ist sicher der Fall, doch ist, soviel ich sehe, die Endostylarterie hier vorn nicht mehr in ihrer sonstigen oder Cölomlage erhalten, sondern gänzlich aufgegangen in den Nebengefäßen des Endostyls, unter denen sich ein mediales, *Ea* in Abb. 19a, dadurch besonders entwickelt hat. Die Zweiglein zu den vordersten Kiemenbögen sind leicht mit feinen cölomatischen Räumen, die uns später wesentlich sein werden, zu verwechseln und mußten daher in den Abbildungen fortgelassen werden. Sehr bald treten unter dieser *Ea*, während sie selber sich erschöpft, zahlreiche kleine Gefäßlumina auf (Abb. 18a—17b), die uns noch beschäftigen werden (S. 554).

Unter den Kiemenbogengefäßen (Kiemenarterien) haben nur diejenigen der Hauptbögen Zufluß aus der Endostylarterie (mittels der Bulbilli) und aus den Nebengefäßen. Dies und weiteres stellte *Spengel* fest, der jedoch am Hauptbogen das Achsengefäß übersah, obwohl schon *Lankester* es richtig hatte, so daß erst *Benham* und *Boveri* es wiederentdeckten. *Willey* gibt 1894 in seiner Textabb. 21 eine schematische Abbildung „after *Spengel*“, die jedoch wohl auf Grund eigener Nachprüfung das *Spengelsche* Versehen zu berücksichtigen sucht, und in ihr ansteigt, wie ich es in Abb. 54 gezeichnet habe, dem Bubil nicht nur das Cölo-, sondern auch das Achsengefäß des Hauptbogens, während sein Nebengefäß, wie *Spengel* richtig angibt, sich aus dem gleichseitigen Endostylnebengefäß erhebt und an seinem Anfang eine Verbindung mit dem Bulbill haben dürfte. Cölo- und Achsengefäß des Hauptbogens kommunizieren wiederholt (*Spengel*). Im Nebenbogen tun sie das nicht, sondern sein Achsengefäß erhält nur vom Cölogefäß des Hauptbogens Zuflüsse in den Synaptikelgefäßen, und sein Nebengefäß hat keinen anderen Zufluß als allein ganz ventral eine Verbindung mit dem Hauptgefäß (*Spengel*).

Das komplizierte Verhalten der Kiemenbogengefäße zur „Aorta“, mit anderen Worten dasjenige der *Kiemenvenen* ist in Abb. 54 (S. 566) wohl so klar dargestellt, daß es keiner Einzelerläuterung bedarf. Hinzugefügt sei nur, daß nach *Boveri* mitunter außerdem ein Längsgefäß vom dorsooralen Winkel des Glomerulus horizontal nach vorn zum nächstvorderem Achsengefäß zieht; vor allem aber sei zum Verständnis des Bildes betont, daß dieses ganze dorsale Gefäßarrangement einschließlich des nierenumfassenden Glomerulus und des Nierenorgans selber im Ligamentum denticulatum liegt oder doch ihm an der Lateralfläche anliegend (im oben gekennzeichneten Sinn dieses Worts) befunden wird.

Der Kiemen- oder Nierenglomerulus ist schon nach *Boveri* geräumig im Verhältnis zu den Gefäßen und wird daher von *Boveri* verglichen mit einem von einem Fluß durchströmten See. Noch geräumiger als in unserer Abb. 54 zeichnet den Glomerulus *Goodrich*.

Die Aorta (dorsalis, descendens) ist im Bereich der Kiemengegend paarig (*Stieda* 1873 und alle späteren), hieße also hier besser die Aortenwurzeln, und beide Partner sind nach vorn über das Vorderende des Kiemendarms hinaus — also wenn man will als Carotiden — (l. und r. Ao in Abb. 17 u. 16) — bis zum vordersten Myotombereich sicher zu verfolgen. In Schnitten wie Abb. 20 ist der ventrale, der Epibranchialrinne anliegende Teil des Aortenquerschnitts oft vom dorsalen durch eine Membran getrennt, er gehört eigentlich zu den abführenden Kiemengefäßen (Kiemenvenen). Paarig ist die Aorta auch noch ein Stück hinter dem Kiemendarm über dem „Speiseröhre“ genannten Darmteil (Abb. 22d) und, wie ich es finde, bis über den Anfangsteil des „Magens“! Dann wird sie unpaar (sie kann allerdings im anfänglichen unpaaren Stück streckenweise wieder paarig, selbst dreifach werden, letzteres wenigstens durch trennende Bindegewebssepten) und ist unpaar als „Arteria abdominalis“, „posterior“ oder *Aorta schlechthin* nach hinten wieder für mich erkennbar bis in den letzten Myotombereich (nach *Lankester* bis nahe an das Ende der Chorda): „Aorta caudalis“. In ihrer ganzen Länge gibt die Aorta nach rechts und links *metamere, homo-*

*myomere* Zweige ab, die, soweit die Aorta paarig ist (inkl. Carotiden), natürlich auf der rechten Seite dem rechten Stamm entspringen, auf der linken dem linken. Soweit sie unpaar ist, entspringen dem unpaaren Stamm die Zweige nach rechts und links, wobei die rechten im Gebiet zwischen Atrioporus und After infolge der dortigen Linkslage (Abb. 26 Ao) der Aorta zunächst die Chorda unterqueren müssen.

Diese metameren Zweige, von *A. Schneider* 1879 entdeckt, sind:

1. die *Dorsalarterien* (dorsalen Parietalarterien, *Legros*), je Myotom ein kurzer, dicker, ganz im massiven perichordalen Bindegewebe gelegener dorsolateraler unverästelter Zweig nach außen-oben, wie ein solcher in Abb. 26 Da gezeichnet ist. *Burchardt* stellte sie komplizierter dar, und 1902 gab *Legros* eine Darstellung von ihnen, in der er ihnen eine außerordentlich weitgehende Verzweigung im Tierkörper bis in die Haut hinein nachsagt. Dies glaube ich (1926b) jedoch mit Bestimmtheit dahin berichtigen zu können, daß die Arterie (diese Bezeichnung wird sie trotz eigenartigen Verhaltens führen dürfen) wirklich nicht weiter emporreicht, sondern, wie in Abb. 26 angedeutet, am unteren Ende des benachbarten Sclerocöls endigt, wobei sie von ihm durch eine dünne Bindegewebshaut zwischen den 2 Endothelien getrennt bleibt, aber diese Haut eine feine *Durchbohrung* hat, eine *Kommunikation zwischen Gefäß und Sclerocöl* (Scleromyocöl). Es sind also sehr eigenartige Bestandteile des Gefäßsystems. Nur wenig unverändertes Serum dürfte durch diese gleichwohl vermutlich für die Ernährung des Myotoms wesentlichen Öffnungen in das Sclerocöl eindringen und (s. *Franz* 1925) in bestimmten Winkeln des Sclerocöls als körniges Gerinnsel in den Schnitten zu finden sein. Auch mögen diese Arterien in der Phase des negativen Druckes der (wohl nicht pulsierenden) Aorta eine Saugwirkung ausüben, also dem Scleromyocöl Stoffe entziehen. Einzelheiten, wie geringfügige Abweichungen und individuelle Variationen der vordersten Dorsalarterien, s. *Franz* 1926b, wo auch die Öffnungen genau beschrieben werden. Ein solches Gefäß fehlt keinem Myotom, nur kann das 2. und 3. rechten Myotoms fehlen, wenn die Geißelgrube des Munddachs ihm nicht Platz läßt<sup>1)</sup>.

2. Die *ventralen* (vielmehr ventrolateralen) Zweige der Aorta (ventralen Parietalarterien) sind die den Myosepten an ihrer Innenkante folgenden *Septalarterien* (Sa in Abb. 24, gezeichnet auch Abb. 17b und Abb. 26, aber in den meisten obigen Abbildungen weggelassen). Diese Arterien senden in der perihyposomalen Lamelle, in der sie (also an der Atrium- oder Cölomaußenfläche unter dem Epi- bzw. Endothel) verlaufen, soviel ich sehe, fast *keine* capillaren Zweige aus, *A. Schneider* zeichnet solche wohl viel zu zahlreich, sondern eine jede bleibt auf dem Myoseptum, bis sie (*Weiß* 1890, *Legros* 1902) in die laterale Kardinalvene (s. u.) einfließt. (*A. Schneider* sagt schon: „eine Auflösung dieser Arterien in Capillaren findet nicht statt“, *Zarnik* jedoch nahm eine solche an). Ein paar ausführlichere Angaben über diese Arterien macht *Legros* 1902: im Bereich des Kiemendarms, wo ihr Anfangsteil nach obigem in der lateralen Wand des subchordalen Cöloms verläuft, entsendet nach genanntem Autor jede Septalarterie unmittelbar über der ventralen Kante dieses Cöloms eine Arteria liga-

<sup>1)</sup> Die Dorsalarterien sind allen von mir darauf hin untersuchten Akranierarten eigen, so auch *As. lucayanum*, von dem ich es 1926b noch dahingestellt sein ließ.

menti denticulati superior caudalwärts an die Ventromedialwand (Lig. dent.) dieses Cöloms unter deren Atrialepithel — und unmittelbar *unter* der besagten Cölomkante eine Art. lig. dent. inferior ebenso nach vorn. —

Hinterm Kiemendarm gibt die Aorta in der ganzen Länge des Darmes viele wohl miteinander anastomosierende *Zweige an die „Darmaußenwand“*, d. h. an die Splanchnopleura ab, in der sie gegen das Darmcölom vorspringen; wir können sie Intestinalarterien nennen, und sie sind wohl nicht metamer angeordnet. Auch diese Arterien entdeckte *A. Schneider*.

Die rechte und linke Aortenwurzel wie Carotis sind durch zahlreiche — wohl nicht den Myotomen gleichzählige — subchordale *Queranastomosen* miteinander verbunden. —

In die rechte Carotis ist der große *van Wijhesche Glomus* eingeschaltet, ein überaus reich verzweigtes, nach *Joh. Müller* pulsierendes Gefäßnetz. Es liegt, in Abb. 16 u. 17b mit *Gl* bezeichnet, in einer Cölomhöhle, einer nur rechts vorhandenen Erweiterung des Cavum epipterygium, und läßt sich mit *van Wijhe* 1901 zur Beschreibung in drei aufeinander senkrechte Schenkel zerlegen: einen dorsalen, horizontal-longitudinalen, der vor der Geißelgrube des Gaumens beginnt, von dort nach hinten an ihr außen vorbei (Abb. 16) und bis an die Außenseite des Velicavums zieht; einen lateralen, vertikalen, vom besagten Hinterende des dorsalen Schenkels nach unten ziehenden, in welchem Verlauf ihn Abb. 17b in voller Ausdehnung trifft; endlich einen ventralen, horizontal-transversalen, der in Abb. 17b im ventralen *r. Epc.* zweimal getroffen ist und sich bis zur Mediallinie erstreckt. Die rechte Carotis sehe ich nicht nur in den Glomus eintreten, und zwar von hinten in seinen dorsocaudalen Winkel, sondern ebenso vorn aus dem dorsalen Schenkel wieder sich herauslösen, wonach wir es mit einem in sie eingeschalteten Wundernetz zu tun haben. Mindestens eine Schnittserie zeigt mir dies ganz deutlich: Aus- und Eintritt liegen innerhalb des Raumes zwischen dem vorderen und hinteren Myoseptum des Myot. III, so daß jedes Myoseptum seine Septalarterie auch dort aus der Aorta (Carotis) beziehen kann. Es kommen aber individuelle Variationen vor z. B. bezüglich der Dorsalarterien in diesem Gebiet; anderweitige betont *A. Schneider*, und *van Wijhe* scheint eine rechte Carotis rostral des Glomus nicht mehr gefunden zu haben, sondern findet als Vas efferens des Glomus ein ihn schon hinter der Geißelgrube verlassendes, erst nach vorn ziehendes, dann unter der Chorda hindurch in die linke Carotis mündendes Gefäß. (Daß auch hier vorn Querkommunikationen der beiden Carotiden bestehen, bezweifle ich ohnedies nicht.) Ganz sicher ist mir ferner, daß der *ventromediale Glomusteil* auch Verbindung mit dem dortigen Vorderende der Endostylgefäße hat, womit die Ansicht *Joh. Müllers*, *Langerhans'* und *Lankesters*, daß er von dort her einen (also nicht durchgeatmeten) Blutstrom erhalte, wiederhergestellt wird, — obwohl dies sicher nicht vollständig war (dieser Zustrom nicht der einzige ist, s. o.). — *Joh. Müller* hat doch die Pulsationen des Glomus, „von unten nach aufwärts“, gesehen! — Der Glomus wurde von den älteren Autoren ein „Aortenbogen“, von *Joh. Müller*, der wie später noch *Langerhans* ihn paarig glaubte, auch Ductus Botalli genannt.

Dem ventralen Teil des Glomus entspringt nach vorn die überaus feine paarige Lippenarterie (*Lg* in Abb. 17b und a). In die Cirren hinein kann ich

dieselbe nicht verfolgen, sondern sie ziehen nach vorn im Kantenwinkel zwischen Epipterygial- und innerer Lippenhöhle und verästeln sich schließlich an der Innenseite der letzteren. Ein zugehöriger Abschluß fand sich nicht. —

In die Haut dringen keine Gefäße vor, ebensowenig in die *Myotome* (beides gegen *Legros*) oder in sonstige Muskeln, in das Zentralnervensystem oder in das Darmentoderm. Die Darstellung des *Arteriensystems* im oben gekennzeichneten, morphologischen Sinne ist also mit vorstehendem schon erschöpft. —

#### b) Das Venensystem.

Die großen *Venen* des Lanzettfischkörpers sind: eine rechte und linke horizontale *Lateralvene*, im Hinterkörper leicht asymmetrisch; eine etwa mediale *Intestinalvene* (im weiteren, ontogenetisch gerechtfertigten Sinne, nämlich einschließlich des Lebergefäßsystems), leicht asymmetrisch; und eine wechselnde Anzahl *metamere Quervenen* oder *Ductus Cuvieri*.

Am Schwanzende anfangend, stößt man zunächst auf eine unpaare mediale Caudalvene „ventral der Aorta“. In Abb. 28 liegt sie schon sehr ventral, über dem Flossenkammerchen *Fk*; am Enddarm, den sie nach ihrem Eintritt ins Cölom rechts umzieht (Abb. 27b *V*), teilt sie sich im nächsten Schnitt vor Abb. 27b in die rechte *Lateralvene* (Abb. 26 *Lv*; in den übrigen Schnittbildern außer Abb. 27a nicht gezeichnet) und die am Darm bleibende *Subintestinalvene*. Die linke *Lateralvene* ist bis dahin nicht zu finden, sie soll selbst im Bereich zwischen After und Atrioporus noch sehr schwach und schwer auffindbar sein. Dem ist aber nicht immer so, sondern hier sehe ich sie mehrmals, z. B. einmal in einem Totalpräparat, schon genau so kräftig wie die rechte, nur zieht sie nicht wie diese genau horizontal, die gesamten Septalarterien aufnehmend, sondern wird dadurch dargestellt, daß jede Septalarterie etwa auf der ventralen Myotomkante caudal- und etwas dorsalwärts biegt und in die folgende einmündet. — Es scheinen mir ventrale Kommunikationen zwischen den beiden Lateralvenen in einem Totalpräparat über den ventralen Flossensaum hinweg in der Rumpfwand zu bestehen. *Weiß* meint, auch unter den atrialen Drüsenstreifen Gefäßlumina zu erkennen, die er durch Carminverfütterung sichtbar gemacht habe, da das Carmin aus dem Darm in die Blutgefäße (also durch die Splanchnopleura hindurch) eindringt<sup>1)</sup>.

Die weiteren, wesentlichen klaren Feststellungen über die *Lateralvenen* (Kardinalvenen) brachte erst *Legros* 1902. Ihre einzige sicher bekannte Speisung mit Blut erhalten sie aus der Aorta (inkl. Aortenwurzeln und Carotiden) durch

<sup>1)</sup> Daß verfüttertes Carmin in die Gefäße des Lanzettfisches eindringt, bestätigt 1899 auch *G. Schneider*. Während *Weiß* aber anzunehmen scheint, es gelange in Körnchenform in die Gefäße, spricht *G. Schneider* von einer *diffusen* Rötung der Gefäße, als ob nur eine Lösung des Carmins durch die Splanchnopleura und das Gefäßendothel in die Gefäßlumina dringe, und dies scheint mir das Wahrscheinlichere, da ja Carmin bis zu gewissem Grade sich auch in Wasser löst. — *Mozejko*, der dasselbe annimmt, möchte die topographischen Angaben *Weiß'* weitgehend erweitern, und er findet ungeheuer viele durch die eingetretene Rötung sich abhebende „*Venen*“. Die meisten derselben sind uns als *Nerven* bekannt, und einige scheinen bindegewebige Septen oder Septenkanten zu sein; histologische Schnitte fehlen. Auch die Hautkanäle der Wange erhielt er gefärbt, die übrigen jedoch nicht. Unter diesen Umständen läßt sich auf seine wenig kritische Arbeit nicht näher eingehen.

die oben behandelten Septalarterien. Hinter dem Atrioporus sowie vor ihm, wo sie beide in gleicher Weise kräftig entwickelt sind, verlaufen sie horizontal auf der inneren Rumpfwand, insbesondere etwa auf der ventralen Myotomkante. Daher überschneiden sie jede Gonade an deren Medialseite und schnüren dieselbe, wenn die Keimzellen vor der Laichreife reichlich entwickelt sind, von medial her tief ein. In jede Gonade gibt die Lateralvene ein kurzes *Genitalgefäß* ab, das sich darin (vgl. Kapitel Gonaden) reich und wohl anastomosierend verzweigt; daß keine besonderen abführenden Genitalgefäße nachweisbar sind, wurde schon oben erörtert. — Nach vorn konnte *Legros* die Lateralvenen nach allmählicher Verdünnung bis zum 1. Myotom unsicher erkennen. — Der Blutstrom in ihnen muß im Vorderkörper nach hinten, im Hinterkörper nach vorn gerichtet sein, er würde also im Mittelkörper aus der Vena cardinalis „anterior“ und „posterior“ zusammenstoßen, wenn von dort ihn nicht die Ductus Cuvieri abführten (s. u.).

Die *Subintestinalvene* oder kurz *Darmvene*, deren hinteren Ursprung am Enddarm wir schon kennzeichneten, ist kein einheitliches Gefäß, sondern man trifft auf der Ventralseite des Darms in Abb. 27 a—23 auf (in) der Splanchnopleura stets *mehrere* Gefäßquerschnitte, und *A. Schneider* gab von ihr eine Abbildung (Taf. 15 Abb. 4) nach einem Totalpräparat, nach welchem diese Vene „am Hinterende des Darmes mit etwa 5 parallelen Röhren beginnt, welche durch langgestreckte Anastomosen verbunden sind“. Allmählich aber sinke die Zahl dieser Röhren auf 3, 2, „und zuletzt ist nur noch 1 Rohr vorhanden“. Dieses „zuletzt“ bezieht sich auf eine noch hinter dem Ursprung des Leberblindsacks gelegene Gegend, wo auch nach *Legros*, ähnlich nach *Zarnik* 1904 sich eine einheitliche „Vene“ aus dem bis dahin reich verästelten System herausklärt. Wie oben schon gesagt, hat inzwischen dieses „Lacunensystem“ zahlreiche Zuflüsse aus der dorsalen Aorta, die Intestinalarterien, aufgenommen, die gleich ihm auf (in) der Splanchnopleura verlaufen.

Die nunmehr einheitliche Vena subintestinalis tritt, weiter nach vorn ziehend, auf die Ventralseite des Leberblindsacks, vielmehr seiner Splanchnopleura, als *Vena subhepatica* oder *Leberpfortader*, begleitet ihn so, sich erschöpfend, vielleicht bis an sein vorderes Ende, gibt aber unterdessen zahlreiche anastomosierende, ihn netzartig ganz umspinnende Zweige („Capillaren“, *Legros*, *Zarnik*) ab und sammelt sich aus ihnen wieder an der Dorsalseite des Blindsacks als *Vena suprahepatica* (Veine sur-hépatique, *Legros*).

Die somit noch auf der Dorsalseite des Leberblindsacks wieder einheitlich (oder nach *Zarniks* Abbildung doch doppelt) gewordene Vene zieht und leitet auf ihm horizontal nach hinten, stößt somit auf die Vereinigungsstelle von dorsaler Leber- und ventraler Darmwand, wendet hier als einheitliches weites Gefäß (sog. „Sinus venosus“) in scharfem nach vorn offenem Bogen linkswärts (Abb. 50, Abb. 30), gelangt somit auf die Unterseite der „Speiseröhre“ und geht dort nach vorn in die Endostylarterie über.

Dieser ganze, hier Subintestinalvene genannte Gefäßtraktus umfaßt die von *Joh. Müller* unter dem Eindrucke der Pulsationen geprägten Begriffe Pfortaderherz (vom Enddarm bis zum Vorderende des Leberblindsacks) und Hohl- oder Lebervenenherz (an der Rückenseite des Leberblindsacks). —

Querverbindungen zwischen rechter Lateralvene und rechtem Schenkel des Sinus venosus sowie zwischen linker und linkem bilden:

die von *Burchardt* 1900, *Legros* 1902 und *Zarnik* 1904 entdeckten *metameren Quervernen* oder *Ductus Cuvieri*, unverstanden wohl schon von *A. Schneider* (1879, Taf. XV Abb. 4  $V_3$ ) gezeichnet, wie sie auch in den *Joh. Müllerschen* „Strängen“ sicher schon vorliegen. Ich mußte sie schon beim Peribranchialraum erwähnen, da sie ihn in Bindegewebs- und Ektodermhülle gekleidet oder in den Septen hängend durchziehen, sowie bei den Visceralnerven, da solche sie begleiten. Wir betrachten zunächst den Fall *regelmäßigster* Ausbildung, in welchem homomyomere Verbindungen zwischen Lateralvene und Sinus venosus vorhanden sind (Abb. 51 a *Qv* 1—7). Die rechten und linken alternieren, denn der Ursprung einer jeden aus der Lateralvene liegt zwischen zwei Gonaden. Den Weg zum Darmbereich hin nehmen sie in hohem, nach unten offenem Bogen, ziemlich hoch aufsteigend in der Körperwand (perihyposomale Lamelle), absteigend quer durchs Atrium, oft in den besagten Septen hängend. Die vordersten eine oder zwei jeder Seite können direkt in den „Sinus venosus“ münden, weil sie gerade dort liegen. Etwaige weiter hinten noch folgende drei bis vier, oft schwächere Quervernen erreichen den Sinus venosus nur unter Umbiegung des absteigenden Schenkels nach vorn in der Somatopleura des Darmcöloms. Nach *Zarnik* findet in dieser Bindegewebswand zunächst eine derartige Verästelung statt, daß der Autor von einem „Parietallacunensystem“ spricht, dessen morphologische Deutung für *A. Hartmann* Schwierigkeiten bereitete! Eine besondere morphologische Bedeutung kommt ihm keinesfalls zu, sondern *Zarnik* hat einen durch hohe Quervernenzahl ausgezeichneten Fall vor sich gehabt und in seiner schematischen Abbildung das „Parietallacunensystem“ vielleicht etwas zu stark gezeichnet; es ist ganz begreiflich, daß Quervernen auf etwaigem *langem* Weg zum Sinus venosus sich erst so oder so verästeln, und sind nicht mehr als 1 oder 2 Quervernen auf jeder Körperseite vorhanden, so fehlt die „Parietallacune“ vollständig. Etwaige weitere 3—4 schwache Quervernen erreichen nach *Zarnik* die „Parietallacune“ und somit auch den Sinus venosus nicht in irgendeiner erkennbaren Weise, sondern scheinen vorher blind und ohne Abfluß zu endigen. — Selten sind alle Quervernen gleichstark. Ist dagegen je eine rechts und links die stärkste, so ist dies wohl immer die vorderste oder höchstens rechts die zweite und stets eine in den Sinus venosus direkt mündende, und *Zarnik* behält dann dieser den Namen eines (rechten und linken) Ductus Cuvieri vor, der sich aber auch ein für allemal auf *alle* Quervernen des Lanzettfisches anwenden läßt.

Abweichungen von diesem Schema bestehen zunächst in der oft nur geringen Zahl der Quervernen, so daß nur 1—3 vorderste entwickelt sind; ferner ist das Metamerieprinzip oft nicht streng gewahrt, z. B. schon in der prächtigen Abbildung von *Zarnik* 1904 Taf. II nicht ganz; bedeutendere und nicht unbedeutende Abweichungen vom Metamerieprinzip durch partielle Fusion zweier Quervernen zu einer zeigt *Franz* 1925 S. 448 Abb. 14, ähnlich *Joh. Müllers* Abbildung Taf. III Abb. 2 o, wieder etwas anders unsere obige Abb. 30. —

Abb. 51 b ist ein Versuch, zu *Zarniks* Schema des Venensystems ein darauf projizierbares des Arteriensystems zu schaffen. Allerdings mußten Vereinfachungen Platz greifen: Zahlverminderung der Kiemengefäße, Weglassung der

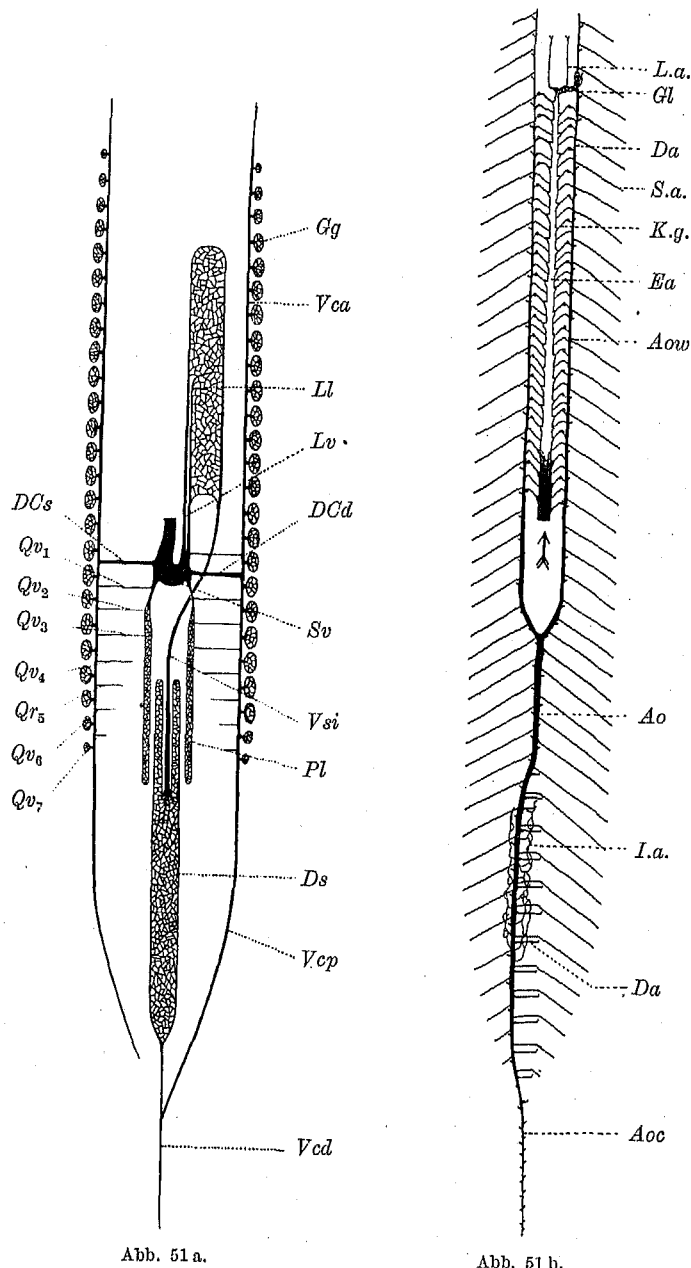


Abb. 51 a.

Abb. 51 b.

Abb. 51 a. Schema des Venensystems von *Branchiostoma*. DCd = Ductus Cuvieri dexter, DCs = Ductus Cuvieri sinister, Gg = Genitalgefäße, Ll = „Leberlacune“, Lv = Lebervene, Pl = „Parietallacune“, Qv<sub>1</sub>-Qv<sub>7</sub> = Quer-venen, Vca = Vena cardinalis anterior, Vcd = Vena caudalis, Vep = Vena cardinalis posterior, Ds = Darm-sinus, Vst = Vena subintestinalis, Sv = Sinus venosus. Nach Zarnik.

Abb. 51 b. Schema des Arteriensystems von *Branchiostoma*. Ao = Aorta (abdominalis), Aoc = Aorta caudalis, Aow = Aortenwurzel, Da = Dorsalarterie, Ea = Endostylarterie, Gl = Glomus, I.a. = Intestinalarterien, L.a. = Lippenarterien, K.g. = Kiemenbogengefäß mit Glomerulus, S.a. = Septalarterie.

Querverbindungen zwischen den beiden Aorten(wurzeln); Weglassung der Nebenarterien des Endostyls, wie auch für jeden der (an Zahl verminderten) Kiemenbögen nur ein Kiemengefäß gezeichnet ist.

Alle Gefäße des Lanzettfisches haben außer der vom Bindegewebe gebildeten Wand ein Endothel mit deutlichen, vorspringenden, oft gar etwas voluminösen Kernen. Es ist, mit *Cerfontaine*, nicht zu verstehen, wie *Zarnik* am ganzen Venensystem Endothelien „trotz eifrigen Mikroskopierens“ nicht „entdecken konnte“. Myoendothel findet sich bei genauer Prüfung vor allem in der Endostylarterie: sie ist ausgekleidet mit sehr flachen zirkulären Streifen, den Myoendothelzellen, darin je mehrere feinste und doch überaus deutliche Fibrillen, die anscheinend unter<sup>1)</sup> dem zugehörigen, gegen das Lumen etwas vorspringenden Kern hinwegziehen (Abb. 52). Dies Myoendothel ist vielleicht als ein Syncytium mit nur spärlichen zugehörigen Zellkernen in Plasmaleib aufzufassen, wie schon *K. C. Schneider* angibt. Auch die Bulbillen (Kiemenherzen) haben Myoendothel dieser Art. An anderen Gefäßen ist solches noch nicht beschrieben worden, doch sehe ich es zweifelsfrei auch an größeren Gefäßen des Subintestinalsystems, obwohl es hier spärlicher und weniger regelmäßig ausgebildet zu sein scheint als in der Endostylarterie. Die ganze Aorta von den Carotiden an hat es dagegen wohl nicht. Ihr wurden ja auch noch keine Pulsationen nachgesagt.

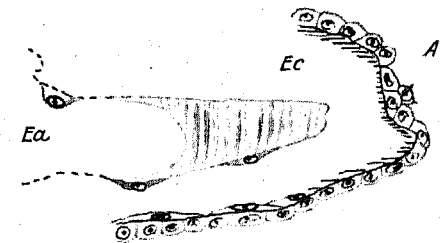


Abb. 52. Anschnitt der Endostylarterie (Ea) mit innerem, muskulösem Endothel und ihr außen aufliegendem Plattenendothel des Endostyls (Ec). Dessen Außenwand hat innen fibrilläres Endothel und außen Atrialepithel. A = Atrium.

Eine besondere Ausbildung hat das Endothel der zweifellos nicht contractilen, im massiven Bindegewebe liegenden Dorsalarterien: seine kleinen schmalen Kerne liegen in Längsrichtung dieser kurzen Blutröhren (*Franz 1926 b*). — Der Nachweis von Zellgrenzen fehlt noch an allen Gefäßendothelien.

### c) Das Blut.

Alle Gefäße, auch die Dorsalarterien, können mit Blut erfüllt getroffen werden. Das Blut erscheint in den Schnitten fixierten Materials als körniges Gerinnsel, meist allerdings ohne Blutzellen, und ganz abnorme pathologische Verhältnisse mögen *Rohon* vorgelegen haben, der Gefäße mit ovalen „roten“ Blutkörperchen nebst wenigen „weißen“ vollgestopft fand. Aber einige Autoren meinten doch auch Blutzellen zu sehen (s. *Krukenberg 1881*, *Ziegler 1892*), und sehr oft finde auch ich ohne viel Suchen vereinzelte im Blutplasma offenbar flottierende Zellreste, wenigstens Kerne von blasser Färbbarkeit, die also wohl in vorgeschrittener Lösung begriffen sind. Sie dürften hier und da, vielleicht zeitweilig, von den Endothelien abgestoßen worden und zu eigenem cellulärem Leben nicht mehr berufen sein. Daher formulierte ich eingangs in der einleitenden allgemeinen Kennzeichnung der Akranier die Worte: „Ohne eigentliche Blutzellen.“

<sup>1)</sup> Ich weiß wohl, daß die Muskelfibrillen im allgemeinen apikale Differenzierungen der bipolaren Zelle sind (*Rabl 1889*) und beschreibe hier, was ich — allerdings an der Grenze des Erkennbaren — zu sehen meine.



### 9. Die Cölomräume.

Cöломatische Räume mußten im vorangehenden schon mehrfach erwähnt werden.

1. Das eigentliche *Cölom*, d. h. derjenige große Hohlraum, der sich verhältnismäßig am glattesten der Leibeshöhle eines Kranioten gleichsetzen läßt, ist beim Lanzettfisch ein komplizierter, in zweierlei Hinsicht asymmetrischer, doch *zusammenhängender* Raum, der übrigens eine bestimmte, enge, paarige Kommunikation mit dem unter 2. zu nennenden Raume hat. Am wenigstens befremdlich erscheint das Cölom zwischen Atrioporus und After (*C* in Abb. 26, 27 b), da hier nur das Atrialcoecum (*A. C*) es von rechts her einengt. Als solch weiter Raum reicht es vom Aftergebiet, wo es gleich hinter dem Enddarm endigt, nach vorn ventral bis nahe hinter den Atrioporus. Bevor es ihn erreicht, verengt es sich infolge Zunahme des Atrialblindsackes auf das größtenteils capillare Darmcölom (Abb. 25—22), doch reicht zugleich noch ein ventraler Blindsack von ihm nach vorn bis an die hintere Atrioporuslippe, da der Atrialblindsack, nach vorn verfolgt, erst an ihr den ventralen Körperboden erreicht (vgl. S. 495 oben und Franz 1925 Taf. 17 Abb. 10).

Im ganzen Bereiche des postrespiratorischen Darmes ist das Cölom dorsal in zahlreiche winzige Röhren von unbekannter Bedeutung fortgesetzt, die *retroatrialen Cölomkanälchen*. Sie entsteigen dem Cölom hart neben der Aorta, und zwar zu beiden Seiten derselben im Bereich vom Ende des Kiemendarmes bis zum Atrioporus, dagegen im postatrioporusischen Bereiche des Atrialblindsacks nur auf dessen, d. h. der rechten Seite, also alle zwischen Aorta und Atrium. Sie dringen ins subchordale Bindegewebe vor und folgen weiterhin an der Atriumaußenseite (durch Ventralwärtsumbiegen) der perihyposomalen Lamelle, in der sie etwa bis  $\frac{1}{2}$  Myotombbreite unter die Chorda herabreichen, um dann blind zu endigen. Man sieht in Abb. 26 (*Ra. C*) eins dem Cölom neben der Aorta entsteigen und bemerkt daneben 2 Querschnitte von zwei vorangehenden gezeichnet. Solche Querschnitte zeigen auch Abb. 24 und 25 ohne Beschriftung zu beiden Seiten des obersten subchordalen Atriums. Die Röhren, mit gutem, plasmareichem, im übrigen nicht irgendwie besonders ausgebildetem Endothel, folgen in sehr kurzen Abständen dicht aufeinander und verlaufen einander parallel, nicht ganz transversal, sondern etwas von unten-vorn nach oben-hinten. Franz 1926 b.

Das Darmcölom und das ihm anhängende capillare *Lebercölom* (Abb. 21), sehr einfach gestaltete Räume, sind schon fast in jeder Hinsicht genügend behandelt. Höchstens sei noch erwähnt, daß die vom Darmcölom zur lateralen Körperwand ziehenden Quersepten (S. 494) begreiflicherweise teilweise ein virtuelles Lumen vom Darmcölom her haben können, welches sich dadurch kennzeichnet, daß Muskelfasern des Musculus trapezius oft in die Septen einstrahlen. Die Septen sind also eigentlich Cölomwandfalten.

Beschrieben wurde auch schon (S. 489) der Übergang des Darmcöloms in das *branchiale Cölom*, und fast genügend behandelt sind schon dessen Bestandteile, das paarige *subchordale (epibranchiale) Cölom*, das unpaare *Endostyl-* (oder *hypobranchiale) Cölom* und die zwischen beiden verbindenden Cölomröhren der Hauptkiemenbögen: das *Kiemenbögen-* (oder *mesobranchiale, van Wijhe) Cölom*.

Eine Kleinigkeit nur ist die Tatsache, daß der durch den Trichter verengte Caudalteil des subchordalen Cöloms auf beiden Seiten des Darms an etwas unsymmetrischer Stelle durchzogen sein kann von einer feinen Querbrücke (Abb. 30, Mittelbild) zwischen Somato- und Splanchnopleura. Sie kann eine etwa senkrechte feinste Bindegewebsplatte mit beiderseitigem Endothelüberzug oder auch bloß ein Bindegewebsfaden mit Endothelresten sein; vielleicht ein Rest einer Quervene, die nach Auftreten der Trichter obliteriert? Diese 2 Querbrücken sind aber bisher nur in *einem* Exemplar beobachtet, denn daß ich 1925 angab, ich glaubte schon bei *Lankester* eine Andeutung von ihnen gezeichnet zu sehen, scheint doch nicht genügend veranlaßt.

Nach *Legros* (1902) soll das subchordale Cölom feine metamere Verbindungen mit den Perigonialhöhlen der Gonaden längs jedem Myoseptum haben! Es soll nämlich jede Septalarterie ventral des subchordalen Cöloms in einem Tunnel liegen, einer zwischen dem subchordalen Cölom und einer Perigonialhöhle verbindenden Cölomröhre. So brauche die Arterie am ventralen Rand des subchordalen Cöloms nicht Cölomendothel zu durchbrechen. Ich sehe von alledem *nichts*. Wäre es vorhanden, so müßte der Tunnel in jedem durch die Gonadenregion gehenden Querschnitt des Tieres *mindestens einmal* jederseits erkennbar sein, nämlich jedesmal an derjenigen Septalarterie, die zwischen subchordalem Cölom und Gonade im Schnitt getroffen ist. Dort findet sich aber neben der Arterie *höchstens* eine geringfügige Bindegewebsundichte als mögliche Ursache der Täuschung. Die Arterie tritt nirgends in das subchordale Cölom ein oder aus ihm aus, sondern verläuft von Anfang an außerhalb desselben und dauernd in der perihyposomalen Lamelle.

Vom subchordalen Cölom ist hier noch der *vorderste* Teil genauer zu beschreiben: Abb. 19 b—17 b *Epb*. Er könnte auch *advestibulares Cölom* genannt werden, da hier, am Vestibulum pharyngis, das epibranchiale Cölom sich von hinten nach vorn im gleichen Maße ventralwärts vergrößert, wie die Kiemenspalten weniger weit dorsalwärts emporreichen. Seine ventrale Grenze gegen das Atrium, das Ligamentum denticulatum *L. d.*, von hinten nach vorn verfolgt, sinkt demgemäß immer weiter ventralwärts, und zwar die mediale Anheftungslinie längs dem Dorsalrand der Kiemenspaltenreihe, ebenso die laterale Anheftungslinie an der Rumpfwand. Diese Anheftungslinie gelangt somit von der perihyposomalen Lamelle des Rumpfmuskels herunter zunächst auf die bindegewebige Deckschicht des Pterygialmuskels *Ptm*. Über dem vordersten Kiemenbogen, d. h. oral der ersten Kiemenpalte, wo das Atrium — nicht höher als diese selbst — aufhört und vorn auf jeder Körperseite auf das nicht höhere Cavum epipterygium (*l. Epc* und *r. Epc* in Abb. 18) stößt, geht das Ligamentum denticulatum hierdurch in die dorsale Decke des Cavum epipterygium über, — unter rechts und links verschiedenen Bildern infolge der schon an ihrem hinteren Anfang bedeutend asymmetrischen Cava epipterygia. Schematische Abbildung Abb. 53.

So ist es möglich, daß die *Cölomröhre des ersten Kiemenbogens* nicht wie alle anderen in das *epibranchiale*, sondern in das *epipterygiale Cölom* mündet (s. in Abb. 53) — als *die einzige Kommunikation dieser beiden Räume*, des branchialen, somit allgemeinen, und des epipterygialen Cöloms, — eine hier zum ersten Male nachgeprüfte und bestätigte Ermittlung von *van Wijhe* 1905. Die subtilen Einzelheiten sind wieder rechts und links nicht ganz gleich, und ich finde sie genauestens so, wie *van Wijhe* sie beschrieb: wir sehen in Abb. 18 b rechte Bildseite neben dem ersten Kiemenbogen (*l. Kb*) seine Cölomröhre geschnitten und in Abb. 18 a die dorsale Ausmündung derselben ins *l. Epc*, ein Nephridium

umfassend; auf der linken Bildseite würde ein Schnitt hinter Abb. 18b neben dem 1. *Kb* gleichfalls die Cölomröhre als umschlossenes Lumen zeigen, Abb. 18b selber zeigt schon seine Mündung ins *r. Epc*, und zwar nicht ein Nephridium umfassend, sondern dicht medial desselben.

Ventral mündet dieses Kiemenbogencölom jederseits wie alle anderen in das Endostylcölom, und zwar, wie ich es sehe, ins Vorderende eines paarigen, erweiterten, bulbösen abgesetzten Teils desselben, den Abb. 19a *Ec* zeigt und der dort auch das 2. Kiemenbogencölom aufnimmt, gleich dahinter aber ins unpaare *Ec* aufgeht und vorn ebenso wie dieses blind endigt. Nach *van Wijhe* mündet das erste Kiemenbogencölom „in den vorderen Zipfel“ des

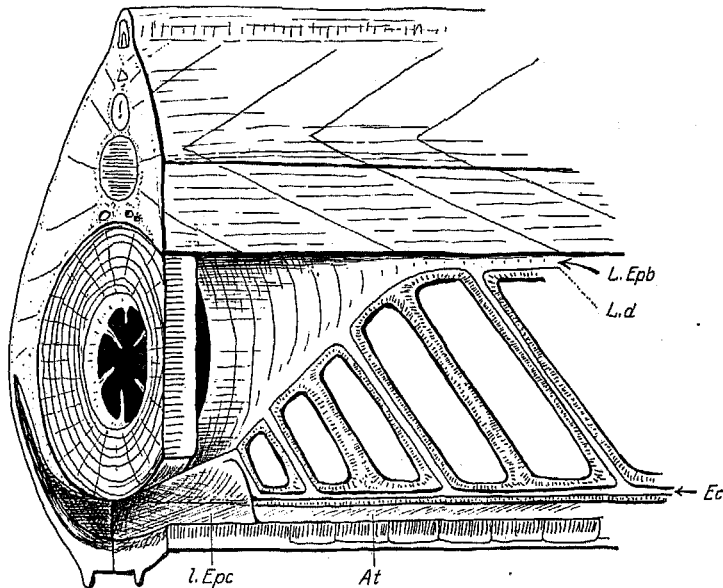


Abb. 53. Verhältnis des branchialen zum epipterygialen Cölom, schematisch. So zu verstehen, daß der paramediale Längsschnitt ventral auch das mediale Endostylcölom — also etwa eine Linie nahe seinem linken Rande — getroffen hat bis zur Grenze zwischen Atrium (*At*) und linker Epipterygialhöhle (*l. Epc*). *L. Epb* = linke Epibranchialhöhle (subchordales Cölom), *Ec* = Endostylcölom; *L. d* = Ligamentum denticulatum, proximale Anheftungslinie. Velum und Velicavum bedürfen keiner Beschriftung. Glomus weggelassen.

Endostylcöloms, welches nämlich an seinem vorderen Ende in einen paarigen Zipfel ausgezogen sei, der noch ein paar Schnitte weiter nach vorn reiche und dann blind endige.

Vorn endigt das epibranchiale, insbesondere das advestibulare Cölom rechts und links auf dem Außenrand des Velums, insbesondere des Velicavums, von dem es wieder durch eine Membran zwischen 2 Endothelien getrennt ist, und ventral endigt es ebenso an und auf der rechten und linken Epipterygialhöhle. — Hierzu auch Abb. 45 (S. 537).

2. Die nächstgrößte cölomatische Höhle ist das mit der vorigen in der besagten Weise verbundene, paarige, vorn unsymmetrische *Cavum metapterygium* + *eipterygium* + äußere Lippenhöhle.

a) Das *Cavum metapterygium* liegt als Höhle der ventralen Peribranchialwand an der Ventralseite des Transversalmuskels und reicht von dort lateralwärts über eine endothelüberzogene membranöse Bindegewebsleiste hinweg (Abb. 21) in die Medialseite des Metapterygiums (Metapleurums) hinein als Seitenflossenhöhle. Es ist durch Endothel, gegen den Muskel aber durch die oben erwähnte bindegewebige, kernhaltige Ventralwand der metameren Kammern dieses Muskels begrenzt und kann blasse, degenerierende Zellen oder Kerne in reichlichem Koagulum enthalten, was sich aus seiner Histogenese erklären dürfte. Auch in der hinteren Atrioporuslippe ist das submuskuläre Cölom vorhanden an ihrer Hinterseite infolge ihres morphologischen Verhältnisses zum Pterygialmuskel (S. 506). Schon erwähnt wurde auch das dünne mediale Septum der ventralen Peribranchialwand, das die Pterygialhöhle in eine rechte und linke zerlegt. Nach hinten ist dieses Septum manchmal bis an die vordere Atrioporuslippe zu verfolgen, manchmal wird es kurz vorher undeutlich.

Auch von dem komplizierten und asymmetrischen Verhalten dieses Cöloms und Septums vorn und ventral des Velums wurde schon einiges, doch noch nicht zusammenhängend, erwähnt. Unter dem vordersten Kiemendarm hebt sich (Abb. 18, 53) vom hier nicht mehr deutlich septierten oder umkammerten Transversalmuskel die bindegewebige dorsale Decke ab und setzt sich am Kiemendarm ventral und ventrolateral an. So wird das Atrium hier paarig und tritt überm Vorderende des Transversalmuskels die dorsal endothelial begrenzte

b) *Epipterygialhöhle* auf (*van Wijhe* 1901), *r.* und *l. Epc* z. B. in Abb. 18a. Abb. 18b und 19a zeigen, daß unterm Vorderende der Hypobranchialplatte (*Hpr*) die rechte Höhle geräumiger ist als die linke, so daß sie hier das sonst mediale Septum nach links drückt, und daß nur die rechte einen in Abb. 19a noch getroffenen, dahinter bald blind endigenden caudalwärtigen Zipfel hat. Da der Muskel wenig weiter vorn Durchbrechungen hat (Abb. 17b) und dann auch vom lateralen Ende der Pterygialhöhle frei wird (diesmal zuerst rechts: Abb. 17a, dann links; es mag auch das Umgekehrte vorkommen), so sind die Pterygial- und die Epipterygialhöhle *eins*. Diese Höhle mit ihrem Muskel zieht unterm Velum hindurch nach vorn.

Am Velum und dicht rostral desselben steigt die linke Epipterygialhöhle empor bis zur ventralen Myotomkante (Abb. 17a); noch mehr erweitert sich hier die rechte, indem sie einen großen Fortsatz dorsalwärts entsendet, der den vasculären Glomus *Gl* enthält (Abb. 17b) und, ihm folgend, subchordal nach vorn umbiegt (Abb. 17a, 16 bei *Gl*), um dann blind zu endigen.

Ventral von den Basalstücken der ventralsten Cirrenskelletstäbe ist das „mediale“ Septum zwischen der rechten und linken Pterygial- und Epipterygialhöhle stark nach rechts hinübergerückt (Abb. 17a). Indem von laterodorsal dann die rechte und linke Höhle wieder eingeschränkt wird, bleibt daher von der rechten weiter vorn als in Abb. 17b nur noch ein nach vorn ziehender Zipfel, das Vorderende der rechten Seitenflossenhöhle im Vorderende des rechten Metapleurums. Auch die linke Höhle endigt im Vorderende des linken Metapleurums muskellos (nach *van Wijhe* in mehreren Zipfeln), hängt aber dabei breit zusammen mit dem in Abb. 17a schon mächtig entwickelten Medialteil der

c) *äußeren Lippenhöhle* (*ä. Lh*), die der Hauptsache nach wieder auf die Ventralseite des Muskels, des nunmehrigen äußeren Lippenmuskels (*ä. Lm*) beschränkt ist. Die äußere Lippenhöhle zieht vom besagten Medialteil längs jeder Lippe auf der äußeren Seite der Cirrenskelettbasalstücke und des äußeren Lippenmuskels entlang (Abb. 16).

Die vier jeden *Cirrus* durchziehenden Längsröhren, unter denen die äußerste streckenweise fehlen kann, haben mehrfache Kommunikationen untereinander (Abb. 42), eine besonders breite gewöhnlich in der die Basalteile der Tentakel verbindenden Cirrenmembran. Von dort her proximal setzen sich nur die beiden Röhren der Tentakel/*lanke* fort, den Skelettstab flankierend (dies wird hoffentlich in Abb. 16 trotz der Verkleinerung erkennbar bleiben; man muß in der Abbildung von den einzeln geschnittenen Cirren her lateralwärts gehen, so kommt man zu den Basalteilen), und sie stoßen somit auf die Vorderseite der queren Skelettbasalstücke. Hier vereinigen sich je zwei zwischen 2 Skelettstäben und sind dabei wahrscheinlich gegen den äußeren Lippenmuskel offen. Es sind also nicht „Lippengefäße“, sondern, wie ich schon 1922, im vorstehenden aber vollständiger aufklärte, Cölomräume, augenscheinlich nicht gesonderte, sondern Fortsätze der äußeren Lippenhöhle. —

Während alle bisher genannten Cölomräume *zusammenhängen*, 1 und 2 allerdings nur durch die je eine rechte und linke feine Röhre, sind die folgenden cöломatischen Räume von diesen und voneinander *getrennt*.

3. Die *innere Lippenhöhle* ist fast symmetrisch und beginnt, wenn wir sie von hinten nach vorn betrachten, mit einem medialen feinen Zipfel, der in Abb. 17b *i. Lh* schon angeschnitten, in Abb. 17a *i. Lh* schon bedeutend vergrößert ist, liegt also am Boden der Mundhöhle zunächst zwischen beiden Epipterygialhöhlen eingekeilt, dann auf den Cirrenskelettbasalstücken, dann zieht sie sich wie die äußere Lippenhöhle längs der Lippe, aber auf der Innenseite derselben und des inneren Lippenmuskels, hin (Abb. 16).

4. Das *Velicavum* im Velum an der Hinterseite des Ringmuskels bedarf nicht mehr vieler näheren Erläuterung, da es beim Darmtraktus behandelt wurde (Abb. 45). An der Peripherie des Velums reicht es auch bis an die Vorderseite des Velums, da der Ringmuskel die Peripherie frei läßt, und rührt somit an den hier der Bindegewebswand eingelagerten Ringnerven. Erwähnt wurde auch schon, daß das Velum und somit das *Velicavum* an der Hinterseite einen aufgesetzten Randring hat, der an der alternierenden Symmetrie noch teilnimmt, daher in Abb. 17b nur rechts (linke Bildseite) getroffen ist. In die Velartentakeln erstreckt sich das *Velicavum* nicht.

5. *Myocöl* + *Sclerocöl* jedes Myotoms. *Sclerocöl* wahrscheinlich in vivo im allgemeinen etwas geräumiger als das vielleicht nur virtuelle *Myocöl*. Erweiterte *Myocölien* sind die seitliche Rostral- und die seitliche Caudalhöhle. Einzelheiten im Kapitel über die Muskulatur sowie, was den Verlauf der Myosepten betrifft, bei *Franz* 1925 und 1926a.

NB. Auch den Kammern des Transversalmuskels je eine eigene, evtl. virtuelle Cölohmöhle nachzusagen, scheint weder histologisch noch ontogenetisch sehr begründet. Die zugehörige Höhle ist die, obwohl bindegewebig von ihm abgetrennte Pterygialhöhle ventral dieses Muskels. *Franz* 1925.

6. Die *ventrale Rostralhöhle* zieht sich in der Rostralflosse unter der Chorda hin (Abb. 15, 37), endigt vorn und hinten blind, hinten wohl immer etwas niedriger als vorn, hat eine mehr epi- als endothelartige Innenauskleidung aus näherungsweise kubischen kleinen Zellen, wie auch die Höhle 7 und die vordersten Flossenkästchen und soll manchmal, besonders in ihrem vorderen Teile, in mehreren hintereinander liegende Teile getrennt sein.

- |                                                |                       |
|------------------------------------------------|-----------------------|
| 7. Die <i>dorsale Rostralhöhle</i> ,           | } s. S. 516.          |
| 8. Die <i>Flossenkästchen</i> (Flossenkammern) |                       |
| 9. Die <i>Perigonialhöhlen</i> ,               |                       |
| 10. Die <i>Keimhöhlen</i>                      | } s. Kapitel Gonaden. |

Über die *Endothelien* wurde, außer soeben bei Punkt 6, schon im Kapitel Bindegewebe gesprochen (S. 515 und S. 516). Hier sei noch zusammengefaßt, an welchen Stellen die Höhlen statt dessen von Muskulatur umgrenzt sind: Das eigentliche Cölom bespült am *Musculus trapezius* dessen quergestreifte Fasern und am Aftermuskel dessen wohl vorwiegend als Platten ausgebildete, glatte contractile Elemente. Die äußere Lippenhöhle ist proximal, die innere distal, die Velarhöhle rostral, das *Myocöl* proximal von quergestreiften Muskelplatten begrenzt (oder, anders aufgefaßt, jede dieser Höhlen dringt zwischen die Platten hinein). Endothelverhältnisse der Pterygialhöhle s. S. 506 u. 563.

## 10. Die Excretionsorgane (Nephridien).

Wir haben nicht Anlaß, ektodermale sekretbildende Zellen, also die *Joh. Müllerschen* „Nieren“ (S. 502) und das Ektoderm der Kiemenbögen, zu den Excretionsorganen zu zählen, zumal ihre Sekrete vom Organismus gebraucht werden dürften.

Wohl aber haben die *Gonaden* (s. dort) eine excretorische Nebenfunktion.

Schon erwähnt wurde auch das *Hatscheksche* Nephridium, das ich unten nochmals mit den Kiemennephridien in Vergleichung bringen werde.

Die metameren, insbesondere branchiomeren *Kiemennephridien* oder *Kopfnieren* des *Branchiostoma* sind wegen ihrer Kleinheit einer der schwierigsten unter den morphologisch wesentlichen Bestandteilen dieses Tieres.

Ihre Entdeckung gelang bekanntlich ungefähr gleichzeitig *Boveri* und *Weiß*. *Boveri* hatte planmäßig das Homologon der embryonalen Selachiennieren gesucht und gefunden, *Weiß* hatte Experimente mit anderem Ziele angesetzt und fand hierbei unerwartet die „excretory tubules“ und deren richtige Deutung. *Boveris* erste Druckveröffentlichung erschien am 1. VII. 1890 (Münch. med. Wochenschr. Nr. 26) als Wiedergabe eines Vortrags in Form einer vorläufigen Mitteilung mit einem gleichzeitigen Nachtrag über ein einschlägiges Experiment. 1892 folgte seine ausführliche Darlegung, bekanntlich eine der glänzendsten Leistungen der mikroskopischen Anatomie. *Weiß*'s einzige Veröffentlichung erschien im November 1890. Schon 1890 waren *Boveris* Angaben, zumal wenn man den gleichzeitigen Nachtrag nicht übersieht, inhaltreicher und vollständiger als diejenigen von *Weiß*, u. a. durch die Auffindung der „Fadenzellen“ und des Geißelschlags am lebenden Tier, und in experimenteller Hinsicht sind *Boveris* Befunde schon 1890 belangreicher als die von *Weiß*, da sie nicht wie diese nur die Excretion an sich, sondern in ihr auch eine Übereinstimmung (1892 zwei solche) mit der Nierensekretion der Kranioten nachweisen. Es ist also in keiner Weise begründet, daß einzelne Autoren (*Goodrich*; *Legros* 1909, nicht mehr 1910) *Weiß* vor *Boveri* nannten. — *Goodrich* brachte 1902 die bis heutigentags voll berechtigt erscheinende histologische Gleichsetzung der „Fadenzellen“ von *Boveri* (1890 und 1892) mit den Solenocyten (Röhrengeißelzellen) der Nephridien von Polychäten und manche kleinere

Korrektur und Klarstellung zu den Befunden *Boveri*, ähnlich 1910, wo er außerdem wesentliche ontogenetische Beiträge bringt. Vollständiger — sicher mit einigen Irrtümern, doch vermutlich auch mit wesentlichen Klarstellungen (mesodermale Herkunft; vgl. Abschnitt Ontogenie) — behandelte die Ontogenese *Legros* 1909 und 1910. Neue Korrekturen und Klarstellungen am Volltier wird der folgende Bericht enthalten auf Grund mühsamer, sicherlich zum Teil hundertfältiger, obwohl anfangs nicht geplant gewesener Nachprüfung der entscheidenden histologischen Punkte an meinen Präparaten (ausführlichen Bericht darüber mit Mikrophotographien s. *Franz* 1926 b; auch *Franz* in Verhandl. Dtsch. Zool. Ges. 1926).

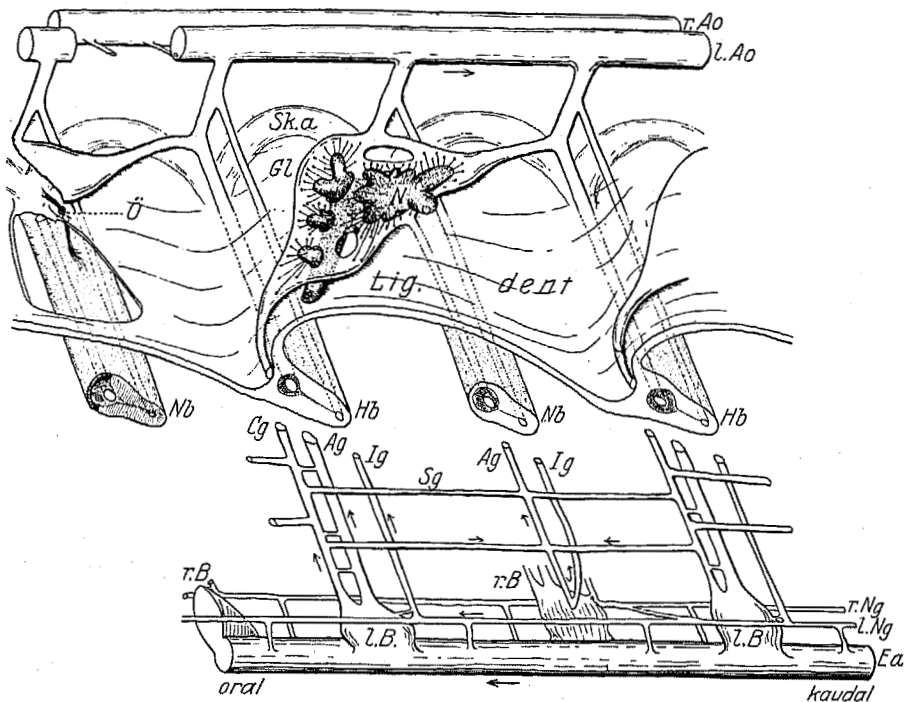


Abb. 54. Schema der linken Kiemengefäße und einer linken Niere von *Br. lanceolatum*, von lateral gesehen nach Abtragung der Rumpfwand mit den Myotomen. *Ag* = Achsen-, *Cg* = Cöliom- und *Ig* = Innengefäß des Kiemenbogens, *Ea* = Endostylarterie, *Gl* = Glomerulus, *Hb* = Hauptkiemenbogen, *l.Ao* und *r.Ao* = linke und rechte Aortenwurzel („Aorta“), *l.Ng* und *r.Ng* = l. und r. Nebengefäß des Endostyls, *l.B* und *r.B* = linker und rechter Bulbillus der Endostylarterie, *Lig.dent* = Ligamentum denticulatum, *N* = Nephridium, *Ö* = Öffnung desselben mit Geißelschopf nach gedachter Abtragung des Nephridiums und des Glomerulus, *Sg* = Synaptikalgefäß, *Sk.a* = Skelettarkade. Kombiniert nach *Spengel* und *Benham* (bez. des Ursprungs und der Strömungsrichtung der Kiemenbogensgefäße), *Boveri* und *Goodrich*, jedoch in manchem und besonders bez. der Lage der Nierenöffnung Orig).

Die Nephridien an den Kiemenöffnungen sind ins Atrium sich öffnende einschichtig-epitheliale kurze Röhren im Ligamentum denticulatum. Das Plasma der etwa kubischen Zellen ist hell, stets ohne Pigment, doch nach *Boveri* im frischen Zustande mit eigenartigen bräunlichgelben Körnchen; bei Eisenhämatoxylinfärbung finde ich in dem hellen Plasma reichliche Granula, vermutlich jene Körnchen, die demnach schwerlöslich sein dürften (und vielleicht aus Harnsäureverbindungen bestehen; mikrochemischer Nachweis gelang noch nicht). Jede Zelle trägt eine mäßig lange Geißel. Das einzelne Röhren hat etwa — siehe Abb. 54 *N* — die Gestalt der oberen Hälfte eines C, mit andern Worten es ist

gebogen und gestattet, zur Beschreibung von einem etwa senkrechten vorderen Schenkel und einem ihm oben ansitzenden wagerechten hinteren Schenkel<sup>1)</sup> zu sprechen (┘). Der vordere Schenkel liegt jedesmal hinter einem Hauptkiemenbogen etwa parallel zu diesem. Die einzige oder Exkretionsöffnung, Abb. 54 *Ö*, liegt nahe am hinteren Ende des wagerechten Schenkels, sie liegt in der Medialseite des Ligamentum denticulatum jedesmal dicht hinter (*Franz* 1926 b gegen *Boveri* 1892 [lateral] und *Goodrich* 1910 [oral]) dem obersten Ende eines Nebekiemenbogens, in caudaler Verlängerung der dortigen Anheftungslinie des Lig. dent. an ihm, unmittelbar ventral der Gabelungsstelle seines Skelettstabs, und führt medialwärts ins oberste Atrium (s. Abb. 55 bei Kiemenbogen 3 und 5). Das Röhren hat (*Boveri*, *Goodrich*) viele kurze, blind (*Goodrich*) endigende Abzweigungen (Divertikel), in denen die Solenocyten wie Stecknadeln stecken. Die Solenocyten sind lang stecknadelartige Zellen, doch innen hohl mit Ausnahme des Stecknadelkopfes, der den Zellkern birgt, und durchzogen von einer hier wurzelnden langen Geißel (*Goodrich*). Geißeln, aber m. E. nicht sicher die der Solenocyten, sondern solche der kubischen Epithelzellen des Röhrens, ragen auch aus der Öffnung des Nephridiums heraus. — Diesen herausragenden Geißelschopf dürfte *Boveri* als eine „Flimmerrinne“ aufgefaßt haben, die als solche nicht da ist.

*Goodrich* gibt dem Nephridium eine etwas weniger zierliche Form als *Boveri*, der sie aber nach dem Leben entwarf, und läßt es mit seinen solenocytenträgenden Divertikeln in den Maschen des Blutgefäßglomerulus gewissermaßen aufgehängt sein. Dies wurde in unserer Abb. 54 berücksichtigt.

Während alle Nephridien mit ihren Solenocyten ins subchordale Cöliom ragen und keinem Nebekiemenbogen eins fehlt, macht das vorderste rechts und links, am ersten Kiemenbogen (der, weil mit Cöliomröhre, als Hauptbogen gezählt

<sup>1)</sup> *Boveri* umgrenzte die „Schenkel“ etwas anders. Die Umgrenzung ist in jedem Falle bewußt künstlich.

Abb. 55. Horizontalschnitt, eine Spur oralwärts geneigt, durch das obere Ende linker Kiemenbögen mit anliegenden Nephridien, von *Br. lanceolatum*. *Ao* = linke Aortenwurzel, *N* = Öffnung eines Nephridiums. *Subch.* = Subchordales Cöliom. — Auf die Zählung 1–8 bezieht sich der erläuternde Text. — Es sind Kiemenbögen aus ziemlich caudaler Region des Kiemenarms.

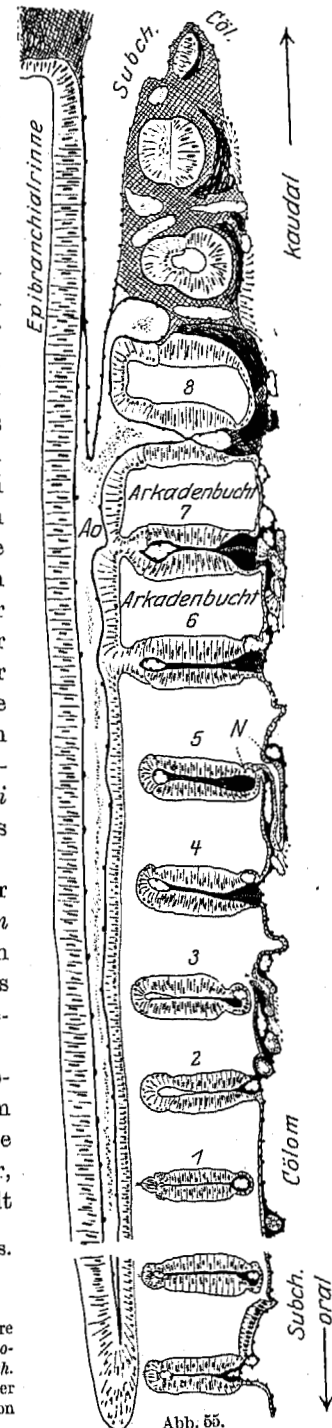


Abb. 55.

wird), eine Ausnahme: es ragt ins *epipterygiale* Cölom. Man sieht den Anfang des linken in Abb. 18a im *l. Epc*, in Abb. 18b ist es nicht mehr da, sondern hat unter Durchbohrung der Grenzmembran, dem Cölomröhrchen (S. 561) folgend, bereits ins Atrium *At* gemündet. Ebenso zeigt Abb. 18b den Anfang des rechten *l. Nephridiums* im *r. Epc*, es mündet, dem Cölomröhrchen folgend, einige Schritte caudaler ins dann an diese Höhle anstoßende *At*. Diese Verhältnisse stellte zugleich mit der Cölokkommunikation zwischen Kiemen- und Epipterygialcölo *van Wijhe* 1901 in ausgezeichneter Weise klar — sie waren wie letztere bisher nicht nachgeprüft.

Abb. 56. Mündungsteil eines Nephridiums im Frontalschnitt von *Br. belcheri*. *Ao* = Aortenwurzel (und einfließende Kiemennierenvene), *At* = Atrium, *Ch* = Chorda, *Subch. C* = subchordales Cölo. Punktirt angedeutet ist der ganze restliche Teil der Nephridiums.

Abb. 56a. Zwei geneigte Transversalschnitte von *Br. belcheri*. *Ao* = Aortenwurzel; *N* = Nephridium, im unteren Bild mit Mündung.

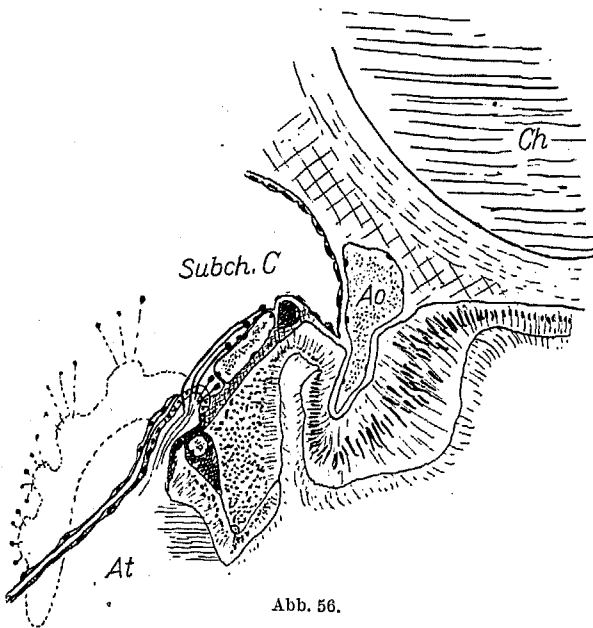


Abb. 56.

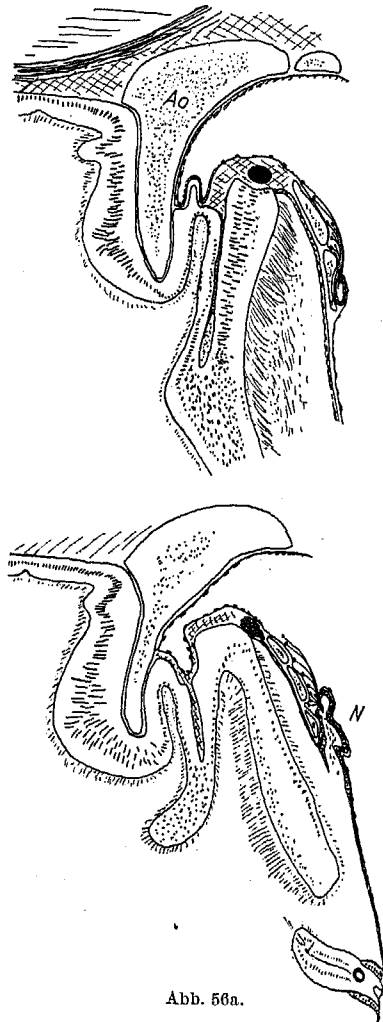


Abb. 56a.

Was feinere, morphologisch meist wohl kaum unwesentliche Einzelheiten der Nierenorgane des Lanzettfisches betrifft, so sei zunächst noch betont, daß das Nephridium im Ligamentum denticulatum liegt geradeso wie die Blutgefäße und der auf S. 552 behandelte Glomerulus, mit andern Worten: diese beiderlei Epithelröhren sind in die bindegewebige Stütz(lamellen)substanz jener Membran eingebettet, mögen sie auch großenteils wegen ihres Raumbedarfs „hervorspringen“, was sie dann stets gegen die Cöloseite tun (s. in Abb. 55 z. B. den

Nephridiumanschnitt rechts-unten von Kiemenbogen 1 oder die Durchschnitte neben Kb. 2 und 3): stets sind sie dann gegen das Cölo nicht nur durch dessen Endothel, sondern auch durch die ihm unterliegende Bindegewebsmembran begrenzt, was schon *Boveri* betonte und aufs klarste zeichnete, während *Goodrich* es übersah.

Cöloendothel und Bindegewebsmembran hören nur dort stets plötzlich auf, wo in den Divertikeln die Solenocyten stecken. Die Solenocyten ragen also frei ins Cölo (oder zum Teil, wie Abb. 55 es auch zeigt, in umschlossene, aber wohl sicher mit dem Cölo kommunizierende, den Blutgefäßen benachbarte Kammern im Lig. dent.), darüber herrscht Übereinstimmung aller Untersucher, wenn wir von *Weiß* hier absehen, der die Solenocyten noch nicht sah. In meiner *Br. belcheri*-Serie besteht zwar oft der Anschein, als ob das Endothel und die Bindegewebsmembran, letztere aber verdünnt, auch über die Solenocyten und ihre Köpfe hinwegzöge. Ich muß das erwähnen für den Fall der Nachprüfung an dieser Spezies, weil es in Abb. 56 und 56a nicht so gezeichnet ist; und dies unterblieb, weil ich zu sehr an Täuschungsquellen gewöhnt bin, um nach Teilen einer Schnittserie überzeugt zu sein von einem so merkwürdigen Unterschied zwischen zwei so nahe verwandten Arten. Bei *Br. lanceolatum* jedenfalls finde ich dies immer nur so wie *Boveri* und *Goodrich*, und wie es z. B. Abb. 55 rechts unter Kb. 5 und 7 zeigt.

Kontrovers war eine Zeit lang die Frage, ob die Nephridien auch ins Cölo hinein Öffnungen haben (*Boveri*) oder gegen dasselbe geschlossen sind (*Goodrich*). *Goodrich* weist nach, daß die Solenocyten in der geschlossenen Wand der somit blind endigenden Divertikel stecken, und daran ist heute und für mich schon histologisch nicht zu zweifeln; auch injizierte *Goodrich* indische Tusche in das subchordale Cölo, und sie drang nicht in die Nephridien und in das Atrium ein.

Fragen wir jedoch abermals genauer nach dem histologischen Verhältnis der Solenocyten zur Kanälchenwand, so kann ich die Ansicht, welche *Goodrich* gewann, nicht teilen. Nach ihm soll die Wand der Divertikel dort aus Plasma ohne Zellkerne bestehen, das von den Solenocyten durchbohrt sei. Ich bin dagegen überzeugt, daß der von einem Solenocytenbündel durchbohrte Bereich an plasmatischen Massen nur die Solenocytenstiele enthält, die also dort wirklich als ein Bündel aufgefaßt werden müssen und das Loch im Nephridium vollständig ausfüllen: Abb. 57 zeigt dies von *Br. belcheri*, und *Br. lanceolatum* zeigt es mir oftmals bestimmt ebenso. Nur irgendwelche minimale artifizielle Lockerungen können zwischen den Solenocytenstielen oder um sie herum offene Durchgänge herstellen.

Besonders schwierig zu ermitteln war, wie schon oben angedeutet, die genaue Lage der einzigen, äußeren, atrialen oder Excretionsöffnung. Daß sie

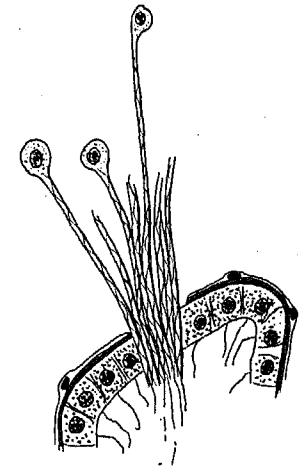


Abb. 57. Verhältnis der Solenocytenstiele zur Nephridialröhrenwand. Zeichnung nach *Br. belcheri*.

caudal des Nebenkiemenbogens liegt, zeigt Abb. 55 zweifelsfrei im Horizontalschnitt. Transversalschnitte — Abb. 56, 56a — sind viel schwerer zu analysieren. *Jedesmal* finde ich aber an *klaren* Transversalschnitten durch die Nierenöffnung diese Öffnung an der im Bild *oberen* Seite des Kiemenskelettstäbchens, so in Abb. 56, und die obere ist bei der Schräglage der Kiemenbögen die caudale. Auch *Weiß* zeichnete es schon so, ohne es zu erläutern oder eine genauere Angabe über die Lage der Öffnung zum Nebenkiemenbogen zu gewinnen als „at“.

Erschwert ist das Verständnis selbst der klarsten vertikalen Transversalschnitte zu nächst dadurch, daß der caudale (im Bild obere) Seitenstreifen des Kiemenbogenepithels durch sein Umbiegen in die Arkadenbucht (S. 546) verbreitert erscheint; im Falle nicht sehr klar hervortretenden histologischen Details (Skelettstab hier oben oft unscharf!) und gegenseitiger Schrägdeckungen der Einzelheiten kann dann die Nephridialöffnung zur unteren (rostralen) Hälfte des breiten Kiemenbogenquerschnittes zu gehören scheinen. Ferner sind bei der stets etwas gebogenen Achse (Chorda) des Tieres Abweichungen von vertikaler Schnitt- richtung unvermeidlich (Abb. 56a).

In einem vereinzelt Ausnahmefall fand *Boveri* die Nierenöffnungen des Tieres „je zwischen zwei Kiemenstäbchen“. Mir ist ein solcher Fall nicht begegnet.

Besonders wichtig ist, ob die Mündung in ekto- oder zum Teil in entodermalem Bereich liegt, nachdem die entsprechende Frage beim *Hatschekschen* Nephridium geklärt ist, bezüglich der Kiemenephridien aber die einschlägigen Angaben — nur aus der Ontogenese liegen bisher solche vor, daher vgl. Kapitel Ontogenie — noch verschieden lauten. Deutlich genug sehe ich mehrmals, daß das Nephridialepithel an der Mündung des Nephridiums eine kleine Randausbreitung hat, mit der diese Mündung — im übrigen vom Ektodermepithel der Medialseite des Lig. dent. umgrenzt — *oral* (rostral) an das Entoderm des Kiemenbogens rührt: Abb. 55 bei Kiemenbogen 5, und *Franz* 1926b. Auch eine Zeichnung von *Weiß* (Taf. 34 Abb. 4) kommt diesem Befund nahe. Die Nierenöffnung liegt also in ektodermalem Bereich, grenzt aber mit ihrem vorderen Rande an den entodermalen hinteren Seitenstreifen des Nebenkiemenbogens und liegt somit wahrhaft *auf der Grenze von Ekto- und Entoderm*, wie es an der *Larve* schon *Goodrich* 1910 fand.

Die Frage, ob das Nephridium selber ekto-, ento- oder mesodermal ist, wird in letzter Instanz von der Ontogenie zu entscheiden sein (s. dort). Am fertigen Nephridium spricht aber schon für seine mesodermale Herkunft zu nächst seine scharfe histologische Abgrenzbarkeit gegen Ekto- wie Entoderm; auch ist das Loch im Cölomepithel am wenigsten befremdlich, wenn wir es so auffassen, als wäre dort die Abschnürung des Nephridiums vom Cölomepithel nie vollständig durchgeführt, der Umschlagsrand von Cölom- in Nephridialepithel aber gelockert und seine Zellen in Solenocyten verwandelt.

Gegenüber dem *Hatschekschen* Nephridium haben die Kiemenephridien allerdings einige Unterschiede, da jenes die asymmetrische Längslage und viel bedeutendere Größe hat und es ferner kein Verhältnis zum Cölom (mehr, im Sinne der Ontogenie) hat und keine Divertikel. Übereinstimmungen sind dagegen, daß auch bei ihm die Mündung auf der Ekto-Entoderm-Grenze liegt, und ferner, wie ich nicht bezweifle (Abb. 46), daß auch bei ihm die Solenocyten *gebündelt*, d. h. dicht aneinander, in der Nierenwand stecken.

Unter den schönen, obwohl immer noch vereinzelt Experimenten von *Boveri* und *Weiß* zeigen diejenigen von *Weiß* eine starke Infiltration des Epithels der Kiemenephridien mit Carmin nach vorheriger Verfütterung desselben (vgl. S. 555). *Boveri* färbte das Tier vital mit Indigocarmin, welches in den Darm und das Bindegewebe, aber nicht besonders in die Blutbahn eindrang, und sah nach Wiederentfärbung des Tieres Farbtröpfchen im Nierenepithel. Vitalfärbung mit Ammoniakcarmin dagegen ergab ihm zunächst nur Blutfärbung, die nach Entfärbung auf die Glomeruli beschränkt blieb und dann, während auch der Glomerulus sich entfärbte, in Tröpfchengestalt im Nierenepithel erschien. Nach diesen Versuchen *Boveris* reagierte der Glomerulus wie derjenige eines *Malpighischen* Körperchens und das Nierenkanälchen bezüglich des Indigocarmins wie ein gewundenes Harnkanälchen der Wirbeltiere.

## 11. Die Gonaden.

Nur die Gonaden des *geschlechtsreifen* Tieres werden hier behandelt. Das übrige gehört in die Ontogenie.

„Geschlechtsreife“ bezeichne das fortpflanzungsfähige Lebensalter, „Laichreife“ den periodischen Zustand des Fließens der Keimdrüsen.

Die Gonaden liegen metamer und mit den Myotomen genau gleichzählig, soweit nicht einzelne abnormerweise verkümmert sind, an der Innenwand des präatriopporischen Atriums, jede etwa auf der hinteren ventralen Ecke eines Myotoms. Bei starker Schwellung vor der Laichreife sind sie von dort bis an die nächste Stelle entwickelt und hierdurch aneinander abgeplattet, außerdem in der Dorsoventralrichtung sehr hoch, und springen sie bedeutend ins Atrium vor, durch die Lateralvene von innen her tief eingeschnürt. Gonadenzahlen s. *Franz* 1922. Daß auch bei *Branchiostoma* gewöhnlich die rechte Reihe etwas stärker entwickelt ist als die linke, s. *Franz* 1922, ein extremer Fall s. Abb. 58, wie auch *Willey* 1894b erwähnt, daß solche öfter vorkommen.

Die einzelne Gonade ist gegen das Atrium abgeschlossen durch eine rund um sie herum an der Atrialwand entspringende Bindegewebsmembran, die *Perigonialmembran*, auch *Genitalkammer-* oder *Gonocöhwand* genannt. Man könnte sie einfach *Gonadenhülle* nennen, doch ist dieser Ausdruck leider in wohl weniger passendem Sinne vergeben (s. u.). Die Außen- oder bezüglich des Tierkörpers mediale Seite der Perigonialmembran trägt natürlich Atrialepithel, ihre membranöse Bindegewebschicht setzt an die perihyposome Bindegewebslamelle an; stoßen geschwellte Gonaden mit der Vorder- und Hinterwand aneinander, so sind in der Berührungsfläche die beiden benachbarten Perigonialmembranen zu einer verschmolzen ohne bisher gefundene eingelagerte Atrialepithelreste.

Da die Perigonialmembran zunächst eine Höhle, die *Perigonialhöhle* oder *Genitalkammer*, umschließt, trägt sie und das von ihr umschlossene Stück der perihypo-

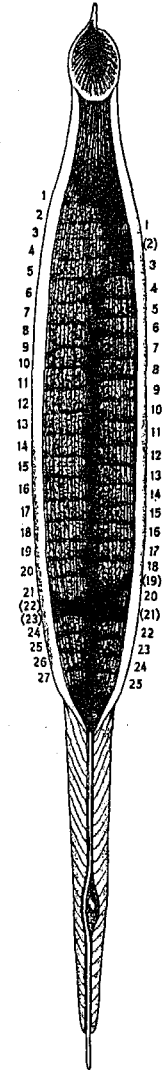


Abb. 58. *Br. lanceolatum* mit ziemlich starkem Überwiegen der rechten Gonaden über die linken. Aus *Franz* 1922.

somalen Lamelle Endothel. In dieser Höhle schwebt gewissermaßen eine zweite Kapsel, die *Gonade im engeren Sinne*: nur an der Medialseite ist diese an der Innenseite der Perigonialmembran befestigt; hier geht also das Endothel und die Bindegewebsmembran der Perigonialmembran auf die Außenseite der Gonade im engeren Sinne über. Auf dieser soll das Endothel muskulös sein, während es auf der Innenseite der Perigonialmembran mit Silbernitrat zackige Zellgrenzen zeigt (*Zarnik*).

Die Gonade i. e. S. umschließt wieder einen Hohlraum, die *Keimhöhle* (Abb. 59 *Kh<sub>1</sub>*), deren Wand somit aus drei verschiedenen Schichten besteht, von außen nach innen: das erwähnte Endothel, die Bindegewebsmembran und die mannigfaltige Innenepithelschicht. Letztere ist teils einschichtiges indifferentes endothelartig plattes Epithel, teils mehrschichtiges *Keimepithel*.

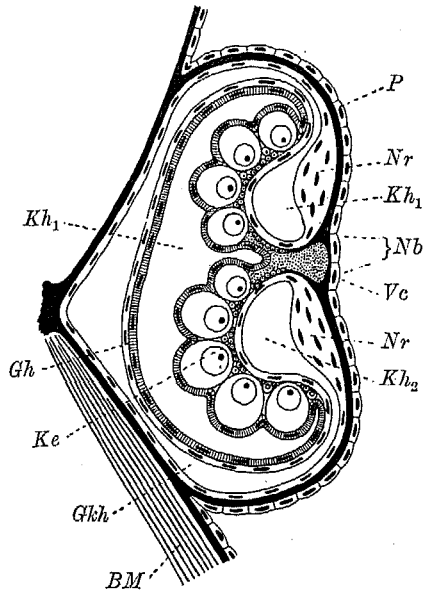


Abb. 59. Schematischer Querschnitt eines Ovars von *Br. lanceolatum*. Nach *Zarnik* 1911. *BM* = Bauch-(Transversal-)muskel, *Gh* = „Gonadenhülle“, *Ghh* = Genitalkammer(höhle), Perigonialhöhle, *Ke* = Keimepithel, *Kh<sub>1</sub>* = „primäre“, *Kh<sub>2</sub>* = „sekundäre Keimhöhle“, besser Reifungshöhle, *Nb* = Nabel, *Nr* = Narbe, *P* = Peribranchialraumepithel auf der Perigonialmembran, *Vc* = Vena cardinalis.

Die folgende Darstellung beruht hauptsächlich auf der Arbeit von *Zarnik* 1905 und einigen Ergänzungen aus der Arbeit von *Cerfontaine* 1906. Ältere Untersuchungen sind die von *Legros* 1895/96, von *Neidert und Leiber* 1903. Die Keimdrüsen des ♂ sind von denen des ♀ in vieler Hinsicht so verschieden, daß man jede für sich beschreiben könnte; doch ziehe ich es hier vor, vom erwähnten Gemeinsamen aus die Unterschiede nach Kompliziertheitsgraden zu entwickeln, da die Einzelbeschreibung des Hodens ebenso wie die des Ovars mit Komplikationen beginnen müßte, die dem andern Geschlecht nicht eigen sind.

Verschieden ist bei Hoden und Ovar zunächst die an der Medialseite gelegene Befestigungsstelle der Gonade an der Perigonialmembran. Sie ist beim Hoden größer als beim Ovar. Beim *Ovar* ist sie gewissermaßen nur ein Stiel desselben und wird sie allein gebildet durch den zentral in der Medialseite ge-

legenen „Nabel“ oder *Hilus* (Abb. 59 *Nb*), d. h. die Eintrittsstelle des einzigen Genitalgefäßes, das sich aus der Lateralvene in die Gonade hinein abzweigt und in dem besagten Stiele die Bindegewebsmembran als Gefäßwand benutzt (natürlich mit Gefäßendothel, vgl. S. 559).

Beim *Hoden* dagegen umfaßt die Befestigungsstelle außerdem die ventro-caudal vom Nabel gelegene „Narbe“ (Abb. 60 *N*). Die Narbe des Hodens ist also an ihrer Lateralseite von Keimhöhlenflüssigkeit umspült, anders als die zwei Narben des Ovars (Abb. 59). Die Narbe ist nach *Zarnik* dadurch gekennzeichnet, daß das Innenepithel der Keimhöhle ein Polster aus Zellen, Fasern und homogenen Kugeln bildet (vgl. unten Narbe des Ovars), das vom dortselbst sehr verdünnten Atriumepithel durch die hier gleichfalls äußerst verfeinerte Bindegewebsmembran getrennt ist. Das übrige Keimhöhleninnenepithel des Hodens ist nur in kleinem Umkreise der Narbe ein indifferentes, allenthalben sonst dagegen spermatogonien-, und spermatocytenbildendes Keimepithel. Die Spermien werden in einfacher Weise entleert, indem im Narbengewebe eine Öffnung nach dem Peribranchialraum hin entsteht.

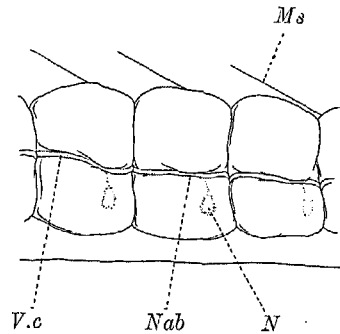


Abb. 60. Drei Hoden eines vor der Laichreife stehenden *Br. lanceolatum*. 25 : 1. Nach *Zarnik* 1905. *Ms* = Myoseptum, *N* = Narbe, *Nab* = Nabel, *Vc* = Vena cardinalis (Lateralvene).

legenen „Nabel“ oder *Hilus* (Abb. 59 *Nb*), d. h. die Eintrittsstelle des einzigen Genitalgefäßes, das sich aus der Lateralvene in die Gonade hinein abzweigt und in dem besagten Stiele die Bindegewebsmembran als Gefäßwand benutzt (natürlich mit Gefäßendothel, vgl. S. 559).

Beim *Hoden* dagegen umfaßt die Befestigungsstelle außerdem die ventro-caudal vom Nabel gelegene „Narbe“ (Abb. 60 *N*). Die Narbe des Hodens ist also an ihrer Lateralseite von Keimhöhlenflüssigkeit umspült, anders als die zwei Narben des Ovars (Abb. 59). Die Narbe ist nach *Zarnik* dadurch gekennzeichnet, daß das Innenepithel der Keimhöhle ein Polster aus Zellen, Fasern und homogenen Kugeln bildet (vgl. unten Narbe des Ovars), das vom dortselbst sehr verdünnten Atriumepithel durch die hier gleichfalls äußerst verfeinerte Bindegewebsmembran getrennt ist. Das übrige Keimhöhleninnenepithel des Hodens ist nur in kleinem Umkreise der Narbe ein indifferentes, allenthalben sonst dagegen spermatogonien-, und spermatocytenbildendes Keimepithel. Die Spermien werden in einfacher Weise entleert, indem im Narbengewebe eine Öffnung nach dem Peribranchialraum hin entsteht.

In anderer Hinsicht ist das *Ovarium* komplizierter als der Hoden. Auf dem besagten Stiel hat es die Form eines Pilzhutes oder Quallenschirmes (Abb. 59), während der Hoden einfach kuglig ist. Somit besteht beim Ovar unter dem Pilzhut eine besondere Höhle um den Stiel herum (Abb. 59 *Kh<sub>2</sub>*), die zwar nur ein Teil der Perigonialhöhle ist, aber dauernd geräumig bleibt, während die übrige Perigonialhöhle vor und bei Beginn der Laichreife so gut wie auf Null reduziert ist. Wir nennen sie am besten mit *Cerfontaine* die *Reifungshöhle*, da in ihr die Eier die Reifeteilungen durchmachen. Es sind beim *Ovarium* zwei Narben entwickelt, eine obere und eine untere, von denen allerdings meist nur die untere zur Funktion kommt. Sie bestehen nach *Zarnik* aus gleicher Gewebsart wie im Hoden oder, wie der Autor 1911 sagt, aus „bindegewebig differenziertem Epithel“, gehören jedoch dem Endothel der „sekundären Keimhöhle“ *Kh<sub>2</sub>* (Reifungshöhle), somit der Perigonialhöhle, an. *Neidert und Leiber*, die die Narbe des Ovars in manchem Punkte genau beschreiben, sagten u. a., sie enthalte auch Spalträume und *spindelförmige Zellen*, und letztere Angabe scheint mir wesentlich, da sie klarmachen dürfte, daß es sich um eine Modifikation des Spindelzellenendothels handelt (vgl. Kapitel Bindegewebe). Das Innenepithel der Keimhöhle *Kh<sub>1</sub>* ist an der ganzen lateralen Gonadenseite des Ovars (Abb. 59 *Gh*, „Gonadenhülle“) nur *indifferentes* Epithel, an der *Medialseite* dagegen *Keimepithel* (*Ke*) unter einem Überzug von indifferentem. Das Keimepithel bildet die Oogonien und aus ihnen die Ovarialeier. Vor der Laichreife ragen die Ovarialeier lateralwärts gegen die Keimhöhle unter je einem vom indifferenten Epithelüberzug gebildeten Follikelsack, der also das Ei nicht ganz zu umschließen scheint, hervor (Abb. 59). Zur Laichreifezeit geraten die Eier in die Reifungshöhle, indem die sie von dort trennende Bindegewebs- und Endothelschicht reißt. Aus der Reifungshöhle können sie, während das Keimbläschen schwindet, durch Öffnung der Narbe in den Peribranchialraum gelangen wie beim Hoden die Spermien.

*Cerfontaine* sagt der Narbe des Ovars radiäre Muskelfasern nach, und nicht nur dies, sondern es soll auch die vorher in die Reifungshöhle führende Durch-

bruchsstelle für jedes einzelne Ei als „Närbchen“ (cicatricule) radiäre Muskelfasern enthalten.

Obwohl ich über eigene genaue Untersuchungen der Gonaden nicht verfüge, möchte ich aussprechen, daß mir die Histologie der Narben und nun gar der fraglichen „Närbchen“ nicht genügend geklärt scheint. Besonders zweifle ich natürlich an den „Muskelfasern“, da ich, wie angedeutet, vom nicht muskulösen Charakter des Spindelzellenendothels überzeugt bin.

Weitere Unterschiede zwischen Hoden und Ovar sind nach *Zarnik*, daß nur im Hoden in der lateralen Wand des Keimepithels eine vorspringende Leiste getroffen wird, von der *harnsaure Excretkörner* gebildet und entleert werden, während im Ovar die Bildung solcher Excretkörper weniger örtlich umgrenzt ist; ferner, daß im Hoden ein vielfach anastomierender Blutraum, durch das einzige Genitalgefäß gespeist, unter dem Endothelüberzug der Gonade i. e. S. liegt, im Ovar dagegen liegt das Blutgefäßnetz unter der obersten Epithelschicht des Keimepithels, somit auch um jedes Ei unter seinem Follikel. —

*Abnormitäten* der Keimdrüsen, wie sie ab und zu vorkommen, erklären sich wenigstens zum Teil als *ontogenetische Hemmungsbildungen*. So beschreibt *Zarnik* 1911 in einem Fall die kleinen hintersten Gonaden als nicht ins Atrium vorgestülpt, sondern statt dessen unter der ventralen Myotomkante im Bindegewebe über dem Metapleurum gelegen, wo zwar die Eier heranwachsen, aber wahrscheinlich nicht nach außen gelangen können. Nicht ganz unähnlich liegt ein Fall, in welchem ich das Myocöendothel ventral des Myotomschweifes eines Myotoms — also die Stelle, welche die augenscheinliche Bildungsstätte der Keimdrüsen ist — beim adulten Tier in ein kleines Keimlager (anscheinend Spermatogonien) umgewandelt finde, allerdings *neben* vollständig entwickelten männlichen Gonaden.

Äußerst selten sind *zwitterige* Tiere. *Langerhans* fand bei einem jungen Weibchen von Neapel von 22 mm Länge in jedem Ovar neben den Eiern einige Spermien. *Goodrich* beschrieb 1912 ein Exemplar von Neapel mit Hoden und (links) einem Ovar; ein ebensolches von Plymouth, mit Hoden und rechts einem Ovar, behandelt *Orton* 1914. *Riddel* endlich (1922) fand die einzelnen Gonaden in einer unvollständigen Schnittserie eines ca. 5 cm langen Exemplars teils mehr männlich, teils reicher an Eiern als an Spermien, auch fand sich in einem Schnitt dieses Tieres auf der einen Seite ein reiner Hoden und auf der andern ein reines Ovar. In allen diesen Fällen ist nicht festgestellt, wie sich die übrigen, bei ♂ und ♀ verschiedenen Teile der Keimdrüsen, also die Narben und die Lage der Blutgefäße, an den Zwitterdrüsen verhalten. *Riddels* Fall ist übrigens vielleicht mit Hemmungsbildungen der vorerwähnten Art verquickt, denn der Autor fand eine Eiermasse auch in der Seitenflossenhöhle und einzelne Eier (wie es gemeint zu sein scheint) ventral des Transversalmuskels.

Die *Spermatogenese* scheint sich, wie *Zarnik* sagt (Näheres dortselbst), sehr rasch im Laufe des Winters zu vollziehen. Eine vollständige Untersuchung derselben steht noch aus. Die *Spermien* (Abb. 61) zeigen von vorn nach hinten folgende Teile: Perforatorium, Kopf (acidophil im Gegensatz zu dem von Spermien anderer Tiere) mit eingezogenem hinterem Pol, Mittel- oder Verbindungs-

stück von wechselnder Breite, schwach färbbar, hinten auf den Geißelfaden ein Stück fortgesetzt; im Mittelstück liegen zwei für *Heidenhain*-Färbung stark schwärzbare Centriole, ein punktförmiges, dem die Geißel entspringt, und ein ringförmiges, das sie durchbohrt. Mit einer Gesamtlänge von etwa 30  $\mu$  und einer Breite von 0,8—0,9  $\mu$  sind die Spermien „bei weitem die kleinsten in der Wirbeltierreihe“. Dies entspricht vielleicht nur der Kleinheit des ganzen Tiers, und es wären vielleicht noch die Spermien anderer kleiner Vertebraten, wie *Crystallogobius* und *Aphya* (kleine planktonische Nordseefische), auf ihre Größe hin zu prüfen.

Über die *Oogenese* liegen besonders bei *Maréchal* und *Cerfontaine* in mancher Hinsicht etwas genauere Angaben vor, obwohl auch hier noch vieles fehlt<sup>1)</sup>. Sie läßt sich sowohl nach dem Laichen wie an Ovarien junger Tiere studieren. Im Keimepithel, das im jungen Ovarium kleinzelliger ist als im abgelaichten, so daß nur im ersteren die Oogonien sich durch ihre Größe herausheben, finden sich Mitosen mit 24 Chromosomen (*Cerfontaine*) in der Äquatorialplatte. Nach geringem Kernwachstum ist die junge Oocyte kenntlich und wird ein prä-synaptisches Ruhestadium (Nucleolus und Chromatinfadenwerk deutlich), dann wie in der Spermatogenese ein Synapsisstadium erreicht ( $\cap$ -förmige Chromosomen stehen an einer Stelle dicht beieinander auf der Kernmembran, am gegenüberliegenden Kernteil liegt der Nucleolus), dann folgt ein Spiremstadium (die Chromosomen verteilen und verdicken sich) und ein Diplotänstadium (in welchem sie verdoppelt und oft die Partner eines Paares umeinander geschlungen sind). Übrigens sind die Stadien nach *Maréchal* denen der Tunicaten und Fische nahezu gleich. Die Reihenfolge der erwähnten Vorgänge ist allerdings beim Lanzettfisch und den Ascidien noch nicht so sicher ersichtlich wie bei den Selachiern und demnächst Teleostiern, und die erwähnten Stadien nach der Synapsis zeigen die Chromosomen beim Lanzettfisch und *Ciona* mehr versammelt. *Maréchal* macht diese Angaben nur kurz bei Gelegenheit seiner großen Untersuchung über die Oogenese der Selachier, in der er im Sinne von *Rückert* und *v. Winiwarter* das Fortbestehen der Chromosomen in der nun folgenden Wachstumsphase und die Verteilung der Partner der Paare oder Achterschleifen auf die zwei Oocyten 1. Ordnung bei der ersten Reifeteilung nachzuweisen sucht. Dieses Schicksal der Chromosomen während ihres nun folgenden scheinbaren Schwindens wurde auch von *Cerfontaine* beim Lanzettfisch nicht verfolgt.

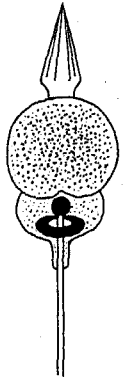


Abb. 61. Schema des Spermienkopfes von *Br. lanceolatum*, ca. 10000 : 1, kombiniert nach *Zarnik* 1905.

<sup>1)</sup> Sehr merkwürdige, aber m. E. nicht beweisende Angaben macht soeben *Ussow*: es sollen häufig *Verschmelzungen* von Oocyten unter sehr verschiedenartigen Erscheinungen an den Zellkernen vorkommen. — Es scheint indessen nach *Ussows* Angaben damit zu rechnen zu sein, daß ein dem Kern, insbesondere seinen Nucleolen entstammender „Dotterkern“ sich auch bei *Branchiostoma* findet, wie er bei fast allen Wirbeltieren nach und nach ermittelt wird (*Kremer* 1924). Ich möchte hierbei die gewöhnlich übersehenen Angaben von mir (1910) an Teleostiern in Erinnerung bringen, die im ganzen im gleichen Sinne sprechen, mag auch nicht mehr jedes Bild vorbehaltlos so zu deuten sein, wie es damals am ehesten schien.



Bis hierher beruhen die Angaben mehr auf *Maréchal* als auf der Arbeit von *Cerfontaine*, die dem folgenden allein zugrunde liegt.

Ins Wachstum treten nur solche Oocyten ein, die sich in Kontakt mit dem Follikelepithel befinden. Der Kernwand scheinen eine Zeitlang basophile Massen außen angelagert, doch nach *Cerfontaine* nicht gesonderte chromophile Massen wie z. B. der schließlich glockenförmige Dotterkern bei Teleostiern. (Hierzu vorige Fußnote!) Der anfangs massiv erscheinende Nucleolus wird wie der Kern selbst größer und wird blaß, mit chromophilen Körnern an seiner Peripherie. Dotterkörner lagern sich um den Kern hufeisenförmig, da er stets der Zellwand des animalen Pols (s. Abb. 59) genähert bleibt, und erfüllen allmählich im übrigen sehr dicht die ganze Plasmamasse — so daß das Ei nicht dotterarm oder dotterfrei genannt werden kann, sondern telolecithal ist. In der Peripherie unter der Zellwand bildet sich unterdessen ein Alveolarsaum, an dessen Stelle jedoch manche Konservierung nur runde, blaß färbare Tröpfchen zeigt. In diesem Stadium ragen die Oocyten in die Keimhöhle unter dem Follikelüberzug vor, jetzt ohne unter ihm erkennbare Bluträume.

Jetzt erfolgt der Übertritt in die Reifungshöhle und die Bildung des ersten Richtungskörpers. Näheres darüber im folgenden Kapitel.

#### IV. Ontogenie.

Unsere Einteilung der Ontogenie in „Perioden“ (Abschnitte) folgt im ganzen *Willey* 1891 (und *van Wijhe* 1914), doch umfaßt unsere erste Periode auch den Anfang der zweiten dieser Autoren und reicht bis zu dem Punkte, bis zu welchem *Hatscheks* Arbeit reicht, d. h. bis zum Ende der Ernährung von Dotter und zum Beginn der selbständigen Ernährung.

##### 1. Die embryonale Periode.

Ca. 4 Tage von der Befruchtung ab, bis über das Verlassen der Eischale (nach ca. 15 Stunden) hinaus und bis zum Beginn der selbständigen Ernährung nach Schwund aller Dotterkörnchen bei 1,1 mm Körperlänge<sup>1</sup>).

###### a) Ei, Eireifung und Befruchtung (letztere abends).

Wie die Spermien (S. 575) dürften auch die Eier des Lanzettfisches zu den kleinsten der Wirbeltiere gehören, maß doch *Kowalevsky* als Durchmesser des Eies — anscheinend ohne Befruchtungsmembran — 0,105 mm, andere nannten bis 0,13 mm, dies entspricht etwa der Größe des Meerschweincheneies, während für das menschliche Ei 0,2 mm, für das der „Maus“ aber nur 0,02 mm angegeben werden. Mit bloßem Auge ist das Lanzettfischei eben noch als Pünktchen erkennbar; in Massen erscheinen diese Eier als leichte Wölkchen.

Noch in der Reifungshöhle des Ovariums im weiteren Sinne erfolgt gewöhnlich die Bildung der ersten Richtungsspindel und Polocyte, und zwar, wie angegeben wird, am animalen Pol, der vorher schon durch das an ihm liegende Keimbläschen gekennzeichnet war. Die Spindel scheint aber nicht in dem durch das Keimbläschen gehenden Eiradius zu liegen, sondern etwas neben der Keimbläschenlage und dem noch erkennbaren Keimbläschenrest, so daß der

<sup>1</sup>) Sämtliche Zeitangaben zur Ontogenie in dieser Arbeit beziehen sich hauptsächlich auf Messina; bei Plymouth geht die Entwicklung langsamer (*Orton*; vgl. *Franz* 1927).

„animale Pol“ des Ovarialeies und der nunmehrige durch Spindel und Richtungskörper gekennzeichnete „animale Pol“ nicht ganz genau ein und dasselbe sind. Centrosome (oder Centriole) fehlen der Spindel, auch hat sie keine scharfen Pole, sondern ist mehr breit. Die Äquatorialplatte scheint 12 Vierergruppen zu enthalten, deren Hälften biskuitförmig in die beiden Tochtersysteme eingehen. Die beginnende Abschnürung des ersten Richtungskörpers erfolgt unter einer soeben sich ausbildenden und zunächst nur ein wenig sich abhebenden Eimembran. Er umschließt sich mit einem Stück derselben und trennt samt dieser Umhüllung sich ab, bleibt aber in der Reifungshöhle mit dem Ei in Kontakt; selten ist er „riesig“. So nach *Cerfontaine*, dem wir hier und fortan hauptsächlich folgen. Nach *Sobotta* entbehrt er der Membran oft, sei es, daß diese sich auflöst, oder daß er in solchen Fällen sich vor der Bildung der Membran abgelöst hatte. Gleich nach seiner Abschnürung teilt er sich nicht selten noch einmal, während gleichzeitig die zweite Richtungsspindel (wieder ohne Centrosome) sich bildet. Die Chromosomenzahl wird damit auf 12 reduziert.

Auf diesem Stadium etwa, doch manchmal auch bei noch nicht voll abgeschnürtem erstem Richtungskörper, tritt das Ei in den Peribranchialraum. Gewöhnlich haftet in ihm der erste Richtungskörper am Ei nicht mehr. Die Eimembran ist meist schon größtenteils ein wenig abgehoben — was am animalen Pol begann. Der Vakuolensaum des Eies fließt in eine Flüssigkeit zusammen, und deren dotteraufliegender Teil wird zu einer zweiten, dickeren Membran. Auch diese hebt sich vom Dotter ab, am animalen Pol beginnend, dehnt sich dabei und legt sich dicht an die erste, die jedoch fein gekräuselt bleibt. Der zweite Richtungskörper bleibt weiterhin für lange Zeit, bis weit in die Gastrulation hinein, mit dem Ei in Kontakt innerhalb der zweiten Membran. Der Eikern baut sich wieder auf als kleiner weiblicher Vorkern. — Im Peribranchialraum verbleiben die Eier normalerweise vermutlich nur kürzeste Zeit.

Die Befruchtung vollzieht sich meist abends (6—9 Uhr) und sofort nach dem Austritt des Eies aus dem Peribranchialraum in das spermatozoenhaltige Meerwasser. Äußerst selten ein befruchtetes Ei in der Reifungshöhle. Polyspermie dürfte besonders dann eintreten, wenn (im Laboratorium) nicht sofort Spermien im Seewasser sind, da dann die zweite Eimembran von den Spermien leichter zu durchbrechen sein dürfte als im Falle baldiger Besamung. Die normale Besamung erfolgt am vegetativen Pol, wo die Membran am längsten mit dem Dotter in Berührung bleibt und noch trichterförmig eingezogen ist. Eine Mikropyle tritt nicht auf. Sogleich nach dem Eintritt des Spermiums hebt die doppelte Membran sich nun stark vom Ei ab, offenbar unter Eindringen von Wasser. Während der kleine männliche Vorkern sich bildet und in die Tiefe rückt, und später noch bis zum 8-Zellen-Stadium ist der Rest des Spermatozoons an der Stelle, wo es eingedrungen war, im Eiplasma erkennbar. Neben dem männlichen Vorkern findet *Sobotta* nur 1 Centrosom, das aber bald vermutlich durch Teilung verdoppelt erscheint. Männlicher und weiblicher Vorkern rücken, der Peripherie nahebleibend, aufeinander los, umgeben von je einem sie begleitenden dotterfreien Hof, die miteinander verschmelzen. Die beiden Vorkerne verschmelzen nach *Cerfontaine* nicht immer. 2 Centrosome leiten die erste Furchungsspindel ein.

Eine *bilaterale Symmetrie* (Abb. 62) erkennt *Cerfontaine* an dem schon im Ovar *polar* differenzierten Ei von der Bildung der ersten Richtungsspindel ab, da, wie gesagt, *neben* dieser radial stehenden Figur, nicht in ihrer Verlängerung, der noch erkennbare Rest des Keimbläschens liegt. Deutlicher ist die durch ihn und die Spindel bezeichnete Ebene — die *Medialebene*, die Ebene des Papiers in Abb. 62 —

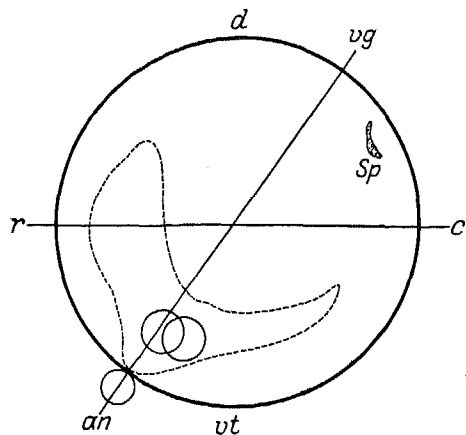


Abb. 62. Bilaterie des *Br. lanceolatum*-Eies nach der Befruchtung. *d* = dorsal; *vt* = ventral; *r* = rostral; *c* = caudal; *vg* = vegetativer, *an* = animaler Pol; *Sp* = Rest des Spermatozoons. Punktirt umzogen: dotterarmer Raum, darin die beiden Vorkerne; am animalen Pol der 2. Richtungskörper. Nach *Cerfontaine* kombiniert.

markiert nach der Befruchtung, denn in ihr liegt nicht nur auch der zweite Richtungskörper wie der erste, sondern auch der Rest des Spermatozoons sowie die beiden Vorkerne, ferner hat in ihr ein großer dotterarmer Raum seine Hauptausdehnung, der vom Richtungskörperpole her in zwei ungleiche Schenkel divergiert: der breitere nimmt die Stelle des vorherigen Keimbläschens ein, der schmalere bezeichnet die Spur des Spermachromatins, und die gegen den Richtungskörper gerichtete Spitze die Spur der Richtungsspindeln. Noch nicht erörtert ist, ob schon die Oogonien polar differenziert sind und dies in der Lage des Synapsisbuketts zum Ausdruck komme. Wenn nicht, dann könnte das Ovarialei seine Polarität erhalten, indem mechanische oder chemische oder chemisch-physikalische Umstände die Lage seines Kerns bestimmen. Die Bilaterie könnte dann durch die Lage der Richtungsspindel zum Keimbläschenrest bestimmt werden (wenn nicht erst durch die Befruchtung und den Weg des Spermatozoons).

#### b) Furchung (bis gegen 1 Uhr nachts).

Obwohl auch an den folgenden Angaben über Furchung, Gastrulation usw. einige von *Cerfontaine* abweichende Meinungen möglich sind, ist es ein Genuß, der klaren Darstellung dieses Autors zu folgen. Alle früheren Angaben sind von ihm kritisch geprüft worden, und es ergaben sich bekanntlich auch Abweichungen von der klassischen Untersuchung von *Hatschek*, besonders für die anfänglichen Embryonalstadien. Einige meist sehr gut passende Ergänzungen experimenteller Art brachte 1907 *Legros* (1906—1908).

Die erste, vertikale Furchungsebene teilt nach *Cerfontaine* das Ei in eine rechte und linke gleiche Hälfte; die zweite, senkrecht auf jener in der animal-vegetativen Achse, teilt jedes der beiden Bläschen in ein anterodorsales und ein etwas größeres posteroventrales. Die dritte, senkrecht auf jenen beiden, teilt eine kleinere animale von einer größeren vegetativen Hälfte des Embryos ab. Auch die weiteren Teilungen erfolgen streng generationsweise, so daß aus dem 8-Zellen-Stadium ein 16-, 32-, 64-, 128-, 256- und 512-Zellen-Stadium der

Blastula hervorgeht. Etwa vom 128- bis 256-Zellen-Stadium ab (ca. 12<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr morgens) ist der Charakter ein epithelartiger (Abb. 63).

Die Furchung ist weder eine einfach radiäre noch, wie *Wilson* meinte, eine spirale, — beides ist nach *Cerfontaine* mindestens die Ausnahme oder wahrscheinlich stets abnorm. Vielmehr ist die Furchung wie das befruchtete Ei *bilateralsymmetrisch*, wie die Abbildungen (Abb. 63) es zeigen; die vordersten Zellen bleiben die kleinsten, die hintersten die größten. Daher ist auf späteren Stadien die Bilateralität noch am deutlichsten an den hintersten Zellen erkennbar (Abb. 63 16 und 17).

Die Zellteilungen verlaufen, obwohl streng generationsweise, niemals eigentlich synchron, sondern bei jeder Entstehung einer neuen Zellgeneration von der Bildung des 4-Zellen-Stadiums ab ist die anterodorsale Fläche der posteroventralen und der animale Pol dem vegetativen voraus entsprechend der geringeren Zellgröße. Man sieht dies an Abb. 63 7, welche sämtliche Zellen in Teilung, die vorderen in vorgeschrittener, zeigt. Entsprechend ist in Abb. 63 22 die anterodorsale Hälfte gegenüber der posteroventralen voraus.

Die Furchungshöhle (*Baersche Höhle*) ist infolge der Zellrundungen, da sie Lücken offen lassen, von der Entstehung des 4-Zellen-Stadiums an vorhanden, und während sie sich allmählich rundherum schließt (was erst während der Gastrulation etwa um 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> 3 Uhr morgens sich vollendet), behält sie am animalen und vegetativen Pol etwa bis zum 16- oder 32-Zellen-Stadium eine Öffnung. Selten besteht eine solche erheblich länger. *Vorübergehend* treten diese Öffnungen sowie andere bei einigen der folgenden Teilungsschritte noch auf, wie es die Zellrundung verlangt.

Während der Furchung scheint eine geringe Durchmesservergrößerung des Eies zu erfolgen (*Kowalevsky*, *Hatschek*).

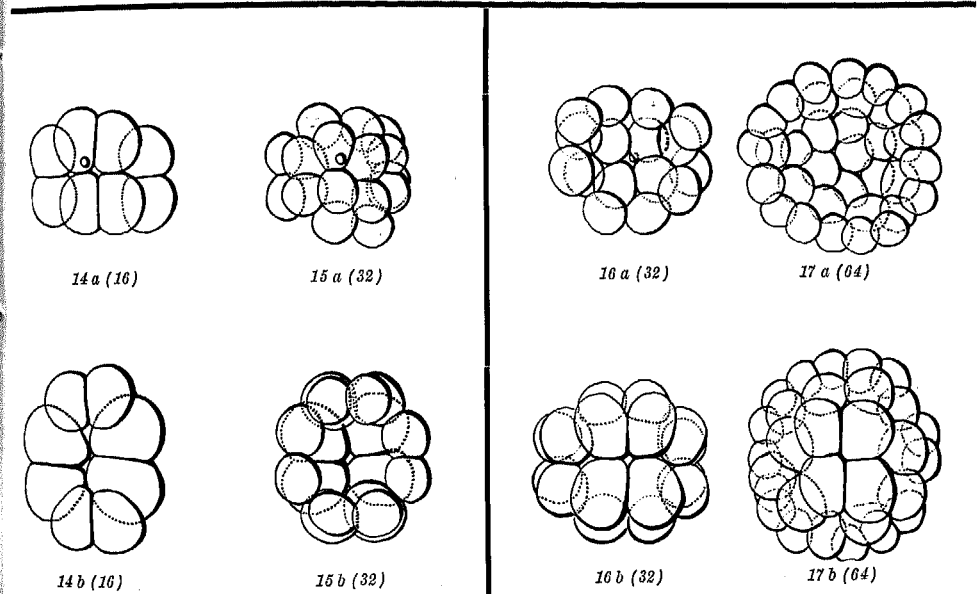
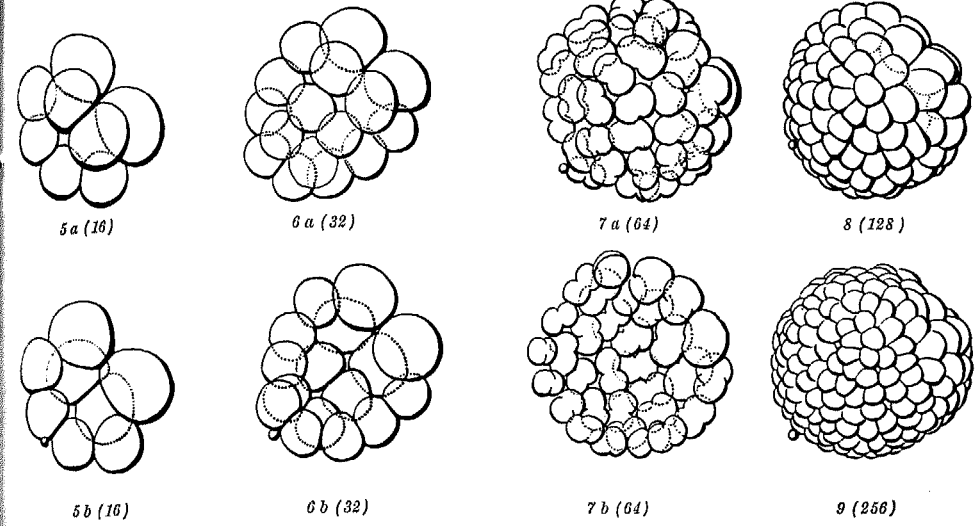
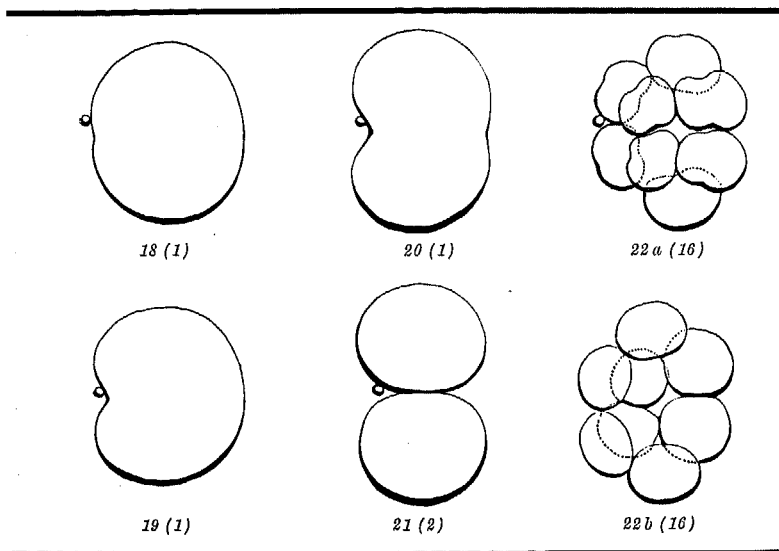
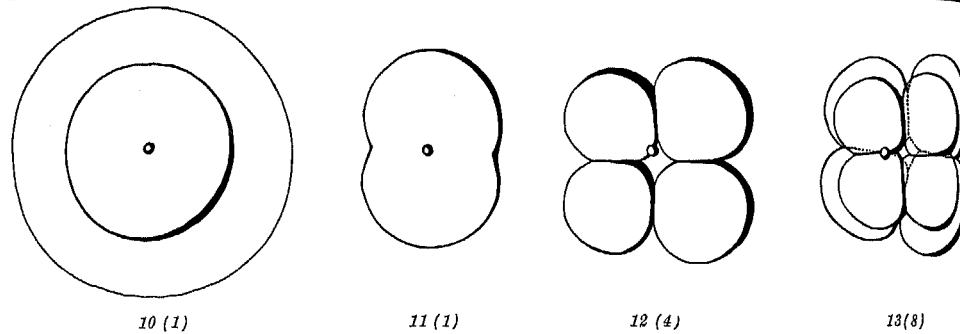
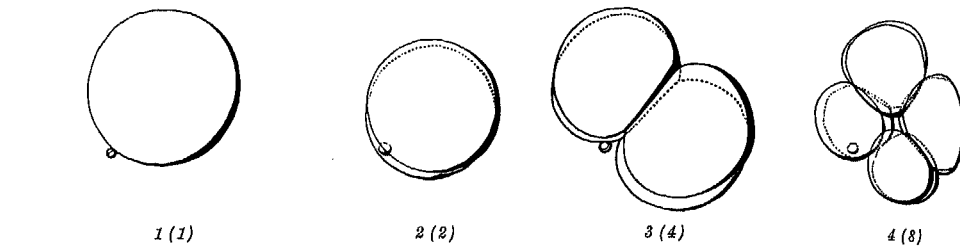
Das 16-Zellen-Stadium wird nach der etwa um 8 Uhr abends erfolgten Befruchtung des Eies in 4—5 Stunden erreicht (*Kowalevsky*), die geschlossene Blastula nachts um 1, der Beginn der Einstülpung (s. nächsten Abschnitt) um 1<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Uhr, vollkommene Verdrängung der Furchungshöhle 2<sup>3</sup>/<sub>4</sub> Uhr.

#### c) Gastrulation (etwa bis zum ersten Morgen).

Die Gastrulation (Abb. 64 und 64a) beginnt mit einer dorso caudalen Abplattung. Dann erfolgt eine dorsoorale Zellvermehrung, dann eine wohl hierdurch unterstützte Einstülpung des oralen Teils der dorsocaudalen Abplattung, während der caudale Teil desselben durch die Größe und den Dotterreichtum der Zellen gehemmt erscheint. Dann sieht man den Richtungskörper dem vorderen Urmundrande genähert, was anzeigen dürfte, daß Ektoderm in das Urmunddach hineinbezogen wird — siehe auch die geringe Größe der dortigen Zellen. Dann erscheint der Richtungskörper wieder der vorderen Urmundlippe ferner, jetzt dürfte also Ektoderm auch in den Urmundboden hineinbezogen werden. Wie Mikrotomschnitte lehren, sind Mitosen etwa vom Stadium Abb. 64 2 ab besonders zahlreich am vorderen Urmundrande, also erfolgt die Einstülpung der großen Zellen in gleichem Maße wie die Mitosenbildung am Urmundrande. Schließlich *verlängert* sich der Embryo in caudaler Richtung. Offenbar ist der Urmundrand jetzt Wachstumszone.

Abb. 63. Furchungsstadien von *Br. lanceolatum*. Zusammengestellt (auszugsweise) nach *Cerfontaine*. Die eingeklammerten Zahlen bezeichnen die jeweilige Zellenzahl. 1-9 = Ansicht von links; 5a-7a, 8 und 9 = linke, b = rechte Hälfte; 10-15 = Aufsicht auf den Richtungskörper (animaler Pol); 14a und 15a = animale, b = vegetative Hälfte; 16-17 = Aufsicht auf den vegetativen Pol; a = animale, b = vegetative Hälfte; 18-22 Aufsicht auf die Anterodorsalseite; 22a = anterodorsale, b = posteroventrale Hälfte.

← oral



caudal →

Wie besonders die Totalbilder lehren, ist der Urmund anfangs klein, dann nimmt er nach allen Seiten zu, dann bleibt er sich gleich, aber rückt nach hinten, dann nimmt er wieder ab und rückt weiter nach hinten und kommt somit auf das dorsocaudale Ende des sich streckenden Embryos.

*Cerfontaine* meint, nach diesen Feststellungen entstehe die Gastrula des Lanzettfisches nicht nur durch Invagination, sondern auch durch Epibolie. Ähnlich hatte *Lwoff* gesagt, die Gastrula des Lanzettfisches sei keine Archi-

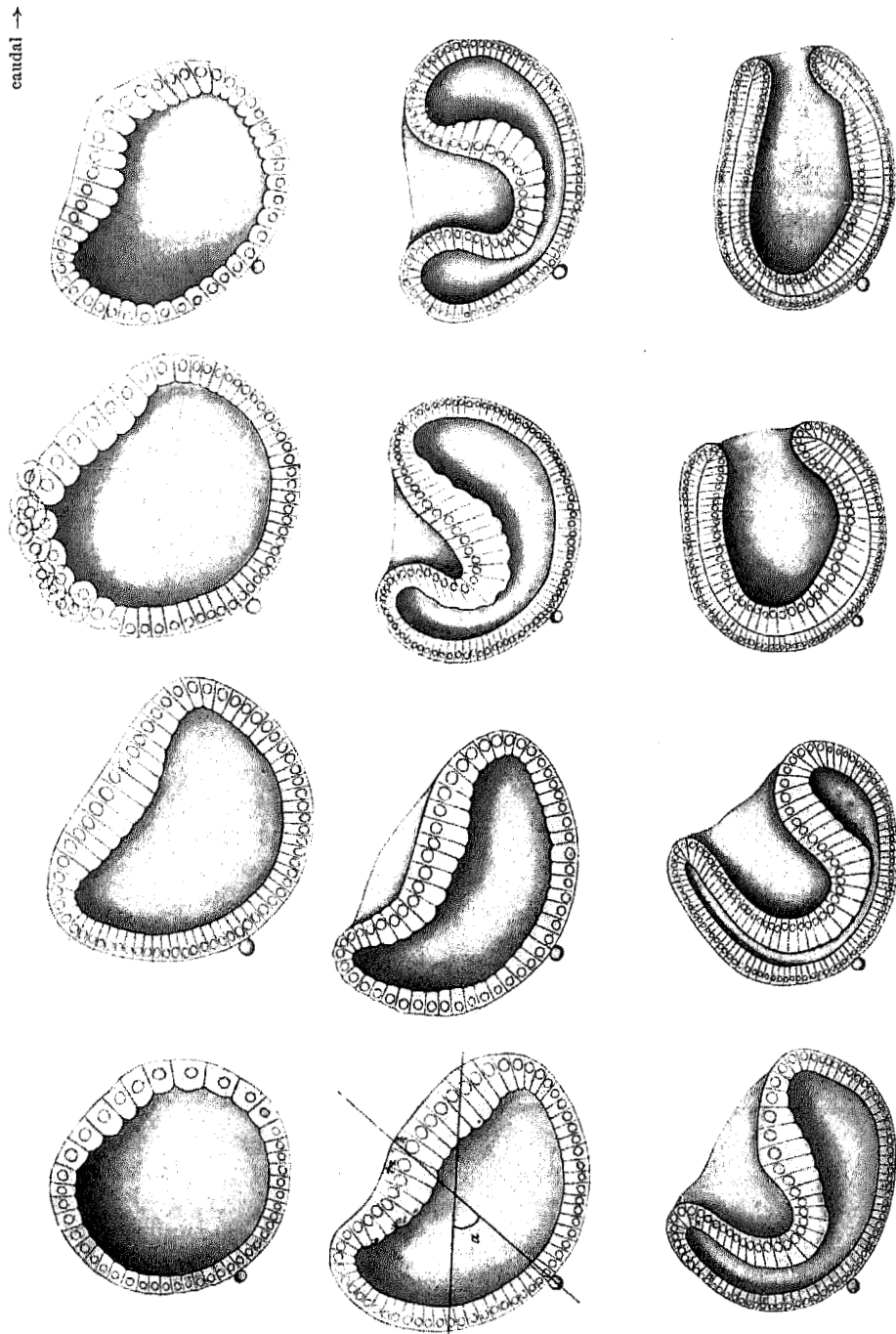


Abb. 64. Gastrulationsstadien von *Br. lanceolatum*. Zusammengestellt (auszugsweise) nach *Cerfontaine*.

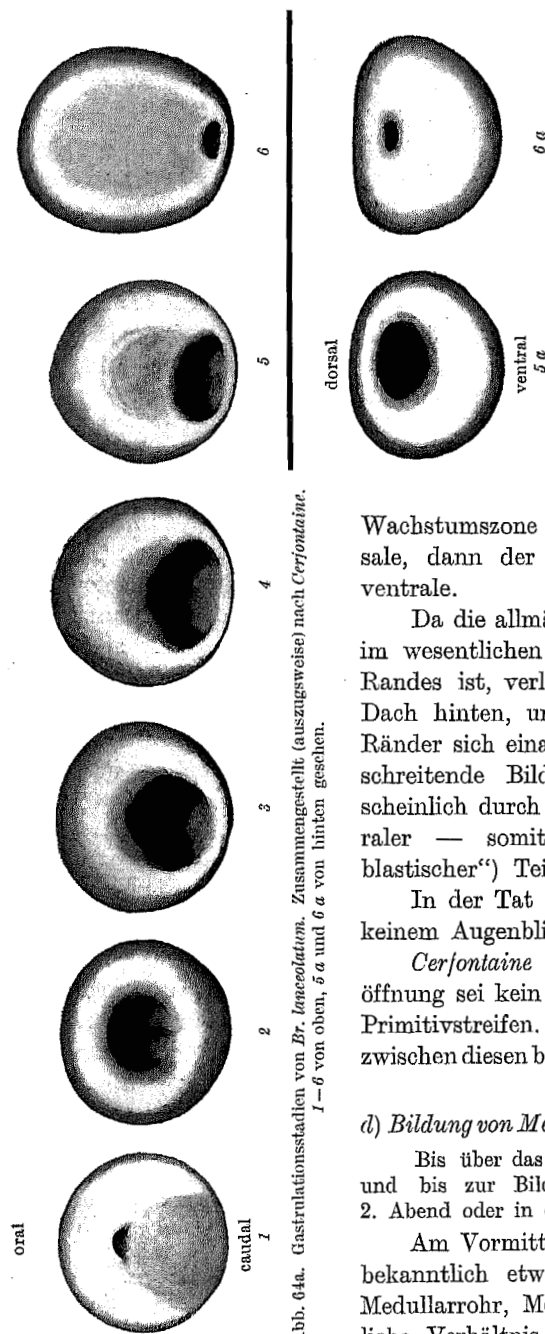


Abb. 64a. Gastrulationsstadien von *Br. lanceolatum*. Zusammengestellt (auszugsweise) nach *Cerfontaine*. 1-6 von oben, 7 a und 6 a von hinten gesehen.

sondern eine Amphigastrula. *Legros* (1906—1907) hat ähnliche Auffassungen. Man kann hierauf wohl fragen, ob das nicht bis zu gewissem Grade an und für sich notwendig oder wenigstens der häufigste und der einfachste denkbare Weg ist: die Einstülpung, sofern sie eine „typische“ ist, muß „Ektoderm“ in sich hineinbeziehen, doch mindestens beim Beginn. Neu scheint dagegen für *Branchiostoma*, daß der Urmundrand eigentlich dauernd gleichzeitig

Wachstumszone ist, anfangs besonders der dorsale, dann der seitliche, schließlich auch der ventrale.

Da die allmähliche Verengung des Urmunds im wesentlichen ein Vorrücken seines dorsalen Randes ist, verlängert sich währenddessen sein Dach hinten, und da gleichzeitig die seitlichen Ränder sich einander nähern, geschieht die fortschreitende Bildung des Urmunddachs wahrscheinlich durch fortschreitende *Concrescenz* lateraler — somit ursprünglich äußerer („ektoblastischer“) Teile; vgl. auch *Legros* a. a. O.

In der Tat bleibt also der Urmundrand in keinem Augenblick derselbe.

*Cerfontaine* sagt auch, die Einstülpungsöffnung sei kein Urmund, sondern homolog dem Primitivstreifen. Einen wesentlichen Unterschied zwischen diesen beiden Auffassungen sehe ich nicht.

d) *Bildung von Medullarrohr, Mesoderm und Chorda.*

Bis über das Schlüpfen aus der Eischale hinaus und bis zur Bildung des 9. Ursegmentpaares am 2. Abend oder in der 2. Nacht.

Am Vormittag des folgenden Tages beginnt bekanntlich etwa gleichzeitig die Bildung von Medullarrohr, Mesoderm und Chorda. Das zeitliche Verhältnis dieser Vorgänge ist vielleicht nicht immer genau dasselbe.

Etwa zwischen 12 Uhr mittags und 1 Uhr, meist auf dem Stadium mit zwei Ursegmentpaaren, auch wohl etwas früher oder während der Bildung des

ritten, und während der Überwachsung der Medullarplatte, bei etwa 0,15 bis 0,25 mm Länge verläßt der Embryo die Eihülle, die meist weit platzt und in zwei Teile auseinanderfällt (*Hatschek*).

Der Embryo, nun besser Larve zu nennen, bewegt sich fortan lange Zeit unter Rechts-Rotation vorwärts, nachdem er vorher schon in der Eischale (Dottermembran) rotiert hatte seit einem Zeitpunkt kurz nach beendeter Gastrulation. Die Bewegung geschieht mit Hilfe der um diese Zeit, nach *Kowalevsky* schon noch früher, aufgetretenen Geißeln des Ektoderms.

a) *Medullarrohr*. Im Augenblick der Beendigung der Gastrulation (Verdrängung der Keimhöhle) bildet sich die ektodermale Dorsalfäche als *Medullarplatte* aus durch Höherwerden ihrer Zellen. Sie läuft — wie *Cerfontaine* meint — nach hinten in eine enge Zone aus, die um den Urmund herum im Außenblatt liegt. Die Überdachung der Medullarplatte scheint sich nicht immer in der von *Kowalevsky*, *Hatschek* und *Mac Bride* beschriebenen Weise zu vollziehen, daß Ektoderm vom unteren Urmundrand sich drüber schiebt, sondern nach *Samassa* beginnt sie überm dorsalen Urmundrand durch einen >-förmigen Hautlappen, der nach vorn (←) vorwächst und schließlich sich auch nach hinten verlängert und mit dem Ektoderm des unteren Urmundrandes Verbindung gewinnt (Abb. 65), worauf übrigens dann erst das Lumen des Medullarrohrs auftreten soll. *Cerfontaine*, der solchen vorübergehenden virtuellen Zustand des Neuralkanals nicht bemerkt, fügt hinzu, daß das nach hinten wachsende Ende zuerst den Urmundrand umwächst und dann erst über ihm sich nach vorn ausdehnt und mit dem Medullarrohrdach verwächst. In diesem Augenblick entstehe also der Canalis neurentericus. Wahrscheinlich können die zeitlichen Verhältnisse etwas verschieden sein und kann insbesondere die Ausbildung der Deckplatte nach vorn mehr oder weniger weit vorgeschritten sein, wenn der Urmund sich schließt.

Vergleichung mit Cranioten soll insofern möglich sein, als bei diesen das Medullarrohr zuerst über dem Mittelhirn sich schließt und der Verschuß von dort nach vorn und hinten vorschreitet. Aus *Cerfontaines* Abbildungen, besonders Taf. 21 Abb. 6, ist jedoch zu entnehmen, daß sich das Medullarrohr zu schließen beginnt nicht über oder gar vor dem 1. Segmentpaar, wo beim Lanzettfisch das Stirnbläschen (nach meiner Vermutung das Homologon des Vorder-, Zwischen- und Mittelhirns) liegt, sondern weiter hinten, etwa über der Stelle des 5. oder 6., die aber noch nicht vorhanden sind. Ebenso nach *Hatschek*. Vgl. hierzu unser Kapitel „Homologisierung“, S. 647.

Der Canalis neurentericus soll nach *Samassa* erst dann entstehen, wenn die bei 2 Ursegmenten begonnene leichte Einkrümmung der Medullarplatte — die um diese Zeit manchmal vorn noch nicht überdacht sei — bei 3 Ursegmenten bis nach hinten fortgeschritten ist. Bei abnormem, früherem Zusammenschluß der Urmundränder könne die Bildung dieses Canalis vollständig unterbleiben. Schon bei 8 Segmenten — nach *Kowalevsky* und *Hatschek* erst zur Zeit des Afterdurchbruches, auch *Cerfontaine* bildet ihn noch bei 9 Segmenten ab — sei der C. n. geschlossen durch Verschuß der eigentlichen Urmundlippen. Nach Zusammenkrümmung des Medullarrohres habe der hintere Teil anfangs überhaupt kein Lumen, sondern nur radiäre Zellen um die Achsenlinie wie im Nervenstrang der Ascidienlarve. Später rücke der Zentralkanal weiter gegen das caudale Ende vor.

Daß in diesen Punkten also Verschiedenheiten bestehen, glaube ich sehr wohl, wenigstens ließe sich in ihnen manche Erklärung angedeutet finden für das sehr verschiedene Verhalten des Rückenmarks-Endteiles am Volltier.

β) *Ursegmente*. Während der Einsenkung der Medullarplatte stülpt sich bekanntlich aus dem Urdarmdach rechts- und links-oben je eine Falte aus, die *Mesodermfalte*, die nach Tiefenzunahme in hintereinanderliegende Abteile oder *Ursegmente* zerlegt wird durch von oben nach unten vorwuchernde Querfalten. Noch nicht geklärt scheint, ob die Querfalten, aus denen wohl allein die Myosepten (Dissepimente) hervorgehen, durch die ganze Mesodermfalte hindurchreichen, oder ob vielmehr nur der obere Teil der Mesodermfalte segmentiert wird.

Dann schnüren sich die Ursegmente vom Urdarm ab, vorn beginnend und nach hinten vorschreitend. Die meisten legen sich dabei oder selbst schon vor der Abschnürung zu massiven Körpern zusammen, doch nie ohne Wahrung einer epithelialen Anordnung ihrer Zellen um ein virtuelles Lumen. Der Teil des Mesoderms, der aus dem seitlichen Urdarmdach nach beendeter Gastrulation gebildet wird, ist natürlich das *gastrale Mesoderm*, und der Teil, der dann erst bei der Verlängerung des Embryos entsteht, das *prostimiale*.

Die Ursegmente des *gastralen Mesoderms* sind nach *Cerfontaines* Meinung nur 2 Paare, und diese haben gewisse Besonderheiten:

Das zeitliche zuerst entstandene Paar, das *vorderste*, hat weite Kommunikation mit dem Urdarm (*Hatschek*, *Kowalevsky*), schnürt sich erst spät ab (*Hatschek*, *Cerfontaine*), nämlich erst wenn das 7. Paar sich bildet und das 2.—5. schon abgeschnürt sind (nach *Mac Bride* 1898 soll es sogar erst nach den räumlich folgenden sich bilden und sollen die räumlich folgenden 5 etwa gleichzeitig aus dem Mesoderm hervorgehen), es behält dauernd weite Höhlungen (mit *Kowalevsky*, *Hatschek*, *Lwoff* und *Samassa*, *Mac Brides* „Halshöhlen“ 1898) und bildet um die Zeit, wo 8 Segmente vorhanden sind, je einen stumpfen Fortsatz nach vorn — die *seitliche Rostralhöhle des Volltiers*.

Weniger geräumig, doch gleichfalls dauernd offen ist die Höhle des zweiten Paares. — Noch geringer und oft virtuell sind die Höhlen der folgenden Paare (des *prostimialen Mesoderms*).

Langsam bildet sich aus dem *gastralen Mesoderm*<sup>1)</sup> nach dem erstentstandenen vordersten Paar (nämlich zur Zeit der Anlage des 7. [*Hatschek*] oder 9.) noch ein sozusagen allervorderstes Paar „Ursegmente“, die *Hatschekschen vor-*

<sup>1)</sup> Nach *Legros* aus dem anfangs rostral des Urmundes gelegenen, dann in den Urmund hineinbezogenen Ektoderm.

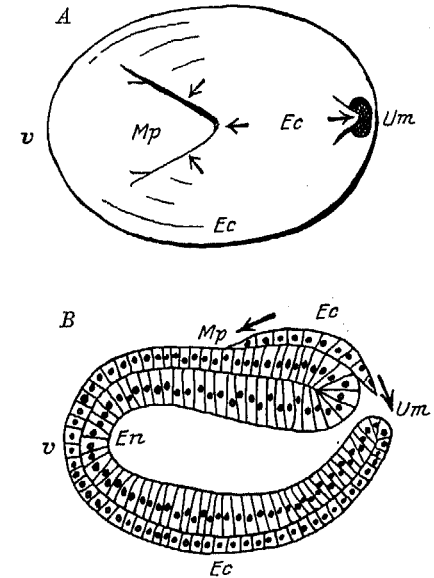


Abb. 65. Überdachung der Medullarplatte und des Urmunds bei *Br. lanceolatum*. A = Embryo (in der Eihülle zu denken) von oben gesehen; B = Sagittalschnitt dazu; v = vorn; Ec = Ektoderm; En = Entoderm; Mp = Medullarplatte; Um = Urmund. Pfeile = Wachstumsrichtung. Nach *Samassa* 1898, etwas verändert.

deren *Entodermsäckchen*, ventral des vorderen Fortsatzes des chronologisch 1. Segments (des vordersten oder 1. der endgültigen Zählung). Obwohl sie später zu ganz anderen werden, sind sie nach *Cerfontaine* topographisch und nach Aussehen und Bildungsweise zunächst den Ursegmenten *gleich*, während *Mac Bride* sie wohl richtiger als caudale Hörner *einer vorderen Darmausstülpung* auffaßte (dafür sprechen auch *Hatscheks* Abbildungen). Ihre Lumina nennt *Mac Bride* die *Kopfhöhlen* (1898).

Ein Beweis, daß diese nur *drei* vorderen Säckchenpaare und kein folgendes mehr dem gastral Mesoderm angehören, die folgenden dagegen dem prostomialen, daß also die Grenze hinter dem 3. (bei Nichtzählung der vorderen „Entodermsäckchen“ hinter dem 2.) liege, liegt nicht vor, sondern dies ist Hypothese, und fast scheint es, als könne man auch mehr Ursegmente im ursprünglichen Urdarmraum unterbringen.

Es ist klar, daß die von *Cerfontaine* beschriebenen und erdeuteten Vorgänge schon von der Gastrulation an große Ähnlichkeit mit denen bei Cranioten, nicht zum wenigsten bei den viel untersuchten Amphibien, aufweisen. Neuerdings zwar wurde nach experimentellem Befund angegeben (*Vogt*), die 1. Furche stehe bei Amphibien in *keiner* bestimmten Beziehung zur Orientierung des Embryos, doch widersprechen dem viele bisherige Beobachtungen und Experimente, beim Lanzettfisch auch die von *Wilson*. Wie *Vogt* durch Transplantation und lokale Vitalfärbung zeigt, bildet auch bei *Triton* der Urmund eine Zone der allmählichen, besonders dorsalen Einrollung und allerdings *gleichzeitigen* Streckung. Hiernach würde der Unterschied zwischen gastralem und prostomialem Mesoderm gegenstandslos, und es ist wohl möglich, daß in *diesem* Punkte *Branchiostoma* das eigentliche Verhalten noch nicht vollständig erkennen ließ. Wenn aber *Vogt* Conrescenz nach seinen Experimenten beim Amphibium *bestreitet*, so stehen *Cerfontaines* Auffassung die Beobachtungen *Legros'* (1907) bei experimentell verspätet sich schließendem Urmund von *Branchiostoma* zur Seite, auch glaube ich, daß das Volltier des *Branchiostoma Cerfontaine* recht gibt. Zeigt doch sehr deutlich das Rückenmark dieses Tieres über dem Zentralkanal jene *Raphe*, die ohne einen zugrunde liegenden Conrescenzvorgang wohl kaum entstehen könnte, auch spricht die *bilaterale Symmetrie seines Darmtraktes* zugunsten eines Conrescenzvorganges wenigstens in der dorsalen, vielleicht auch in der ventralen Medianlinie der Darmwand.

Die Segmente des Lanzettfisches werden offenbar *sogleich alternierend angelegt* (*Cerfontaine* gegen *Hatschek*, der eine starke Verschiebung der ursprünglich symmetrischen Anlage zu sehen glaubt), und damit beginnt die *Asymmetrie* des Lanzettfisches, nur das erste Paar sei ganz symmetrisch wie dauernd (am Volltier ist jedoch auch das erste Paar *nicht ganz* symmetrisch, sondern das rechte Segment ein wenig gegen das linke verschoben! *F.*). Nachgewiesen ist in *Cerfontaines* Arbeit vom 5. Segment ab, daß sie *sogleich asymmetrisch* entstehen, und für die vorangehenden ist es mithin wahrscheinlich.

Um diese Zeit erfolgt auch schon die Bildung der ersten Muskelfasern: sie sind bei 8 Segmenten links bis zum 7., rechts nur bis zum 6. sichtbar. — Symmetrisch bleiben zunächst die „vorderen Entodermsäckchen“. Ihr späteres asymmetrisches Verhalten beginnt erst bei 9—11 Segmenten (*Hatschek*). Bei 13 Ursegmenten liegen nach *Hatschek* 1881 Abb. 57 auch die vorderen Entodermsäckchen alternierend, d. h. das rechte gegen das linke nach hinten verschoben.

Während das 8. Segment sich bildet, haben die vorangehenden sich schon ventralwärts zu strecken begonnen, und Hohlräume scheinen jetzt immer in ihnen deutlich zu sein; die umwandenden Zellen flachen sich ab, nur die der

Chorda anliegenden, d. h. die der Medialwand jedes Ursegments, werden höher und ihre Kerne rücken lumenwärts — denn dies ist die beginnende Bildung der Muskulatur.

Bei der Verlängerung der Ursegmente nach unten bilden ihre ventralen Teile, die vielleicht (S. 585 oben) nie gekammert waren, zweifellos das einheitliche *Cölom*. Sichtbar scheint aber das Cölom einstweilen nicht zu sein, es sind vielleicht seine beiden feinen Blätter zu oft aufeinandergepreßt, um mikroskopisch auseinandergehalten werden zu können. Somit ist seine Entstehung und auch seine Abschnürung von den Ursegmenthöhlen noch nicht aufgeklärt.

*γ) Chorda.* Erst *nach* der Abschnürung der Ursegmente vom Darm trennte sich inzwischen im je zugehörigen Bereich, also wieder von vorn nach hinten vorschreitend (nur am 1. Myotompaar von hinten nach vorn), die *Chorda* unter Umbildung eines etwa 8 Zellen breiten Streifens dorsomedialer Darmwand heraus, der nicht vollständig den zwischen den Medullarfalten gelegenen dorsalen Darmteil aufbraucht. Bei etwa 6—10 Ursegmenten findet man zwischen diesen alle Stadien der Chordaabschnürung. Die Chorda ist bekanntlich ein Zellenstab, dessen im Querschnitt 8 Zellen anfangs epithelial zu einem virtuellen Medialspalt liegen, dann auseinander überinandergeschichtet getroffen werden.

Es versteht sich, daß *Cerfontaine* im Sinne des Obigen sagt, auch die Chorda sei ektoblastischen Ursprunges (wie alles, *F.*), und daß er (wohl mit vollem Rechte) auch die Chordanlage in ihrer weiteren Verlängerung nach hinten durch Conrescenz entstehen läßt. Die Verlängerung der Chorda nach vorn soll wahrscheinlich durch zellproliferatorische Verlängerung ihrer ektoblastischen Anlage ermöglicht sein. Wir werden nicht sagen müssen, die Chorda sei ektodermal, oder doch abwarten dürfen, ob die damit übereinstimmende und dennoch neue Auffassung, die *Legros* (1906—1908) gewann, sich erhärten wird: der Autor sieht, wenn der Urmund infolge verspäteter Befruchtung zunächst weit offen bleibt, in seiner rechten und linken Lippe je eine (also paarige) Chordaanlage, ventral von ihr bilden sich die Mesodermfalten. Ventral von diesen bildet sich sodann eine rechte und linke „Darmlippe“, und durch deren mediales Zusammenwachsen schließt sich der Darm zum Rohre (an dem später der After durchbricht), während über ihm Mesoderm und Chorda ein 2. Rohr — einer Schwanzknospe eines Cranioten entsprechend — bilden (unter dem Medullarrohre); Chorda und Mesoderm seien ektodermal, und die „Darmlippen“ stellen die eigentlichen Urmundränder dar.

#### e) *Histologische Differenzierung.*

Bis zur Bildung des 14. Ursegmentpaares am 2. Tag (3. Lebensstage) morgens oder mittags.

Weiterhin streckt sich der Körper bedeutend, weniger durch langsame Vermehrung der Ursegmente als durch Dehnung besonders der vorderen, am Vorderende auch unter Vorwachsen der Chorda in die dabei entstehende Rostralflosse hinein, er wird seitlich komprimiert und erhält durch Ausbildung einer vorläufigen, wohl rein epidermalen Schwanzflosse und die Verlängerung des vorderen Körperendes fischähnliche Form.

Nach Bildung des 14. Ursegmentpaares schnürt sich ein noch hinter ihm liegender Teil Mesodermfalte ungegliedert vom Darm ab.

Die Ursegmente wachsen ventralwärts — nach *Hatschek* mit Dissepimenten, die erst gegen Ende der embryonalen Periode im ventralen Teil schwinden,

so auch nach *Mac Bride*<sup>1)</sup> — bis zur Medianlinie und erhalten die <-förmige Knickung. Das erste Paar (der endgültigen Zählung) sollte nach *Mac Bride* 1898 je einen hinteren ventralen Fortsatz bilden, der, immer länger werdend, später zur Metapleuralhöhle auswachse (vgl. folgende Periode). Die der Chorda anliegende Medialwand jedes Ursegments — gemeint ist jetzt: des embryonalen *Myotoms*, das sich vom Cölomteil abgetrennt hat oder abtrennen wird — besteht wie bei der Appendicularlarve<sup>2)</sup> aus einem Stapel Muskelplatten, deren jede eine Zelle darstellt und basal eine horizontale Fibrille bildet, die jetzt Querstreifung zeigt und bald horizontal-bandförmig wird; ihr Kern liegt apikal, lumenwärts, und so ergeben Querschnitte des Tieres das Bild der embryonalen Muskulatur des Lanzettfisches, d. h. stehende Streifen mit oberen Kernen (vgl. in Abb. 15c [vom Volltier]). Auch die Kopffortsätze des 1. Segmentpaares sollen solche Fibrillen enthalten (Verschiedenheiten beim Volltier s. S. 505).

Ventral vom Darm bildet sich in der scheinbar einschichtigen Zelllamelle, die das Cölom und seine Wände enthalten muß, ein endothelumkleidetes, etwa mediales Längsgefäß aus, das in der Region des 2. Segments über einer scheibenförmigen, etwas rechts liegenden Anlage der ersten Kiementasche nach rechts aufsteigt: die *Endostylarterie*. Im späteren Larvenstadium liegt sie, wie wir sehen werden, ganz auf der rechten Körperseite, und die jetzige Ausbiegung ihres Vorderendes nach rechts sowie die Rechts-Lage der soeben sich anlegenden Kiementasche sind zeitlich die ersten larvalen Asymmetrien nächst der vorerwähnten *alternierenden* Asymmetrie.

Die Trennung der Chorda aus dem Darm vollendet sich im *vorderen* Teile des Embryos erst während dieses Entwicklungsabschnittes, am Hinterende ist die *Chordafalte* erst wenig vom Darmlumen gesondert. Nach *Boeke* 1908 hat die larvale Chorda (in welchem Stadium?) denselben Aufbau aus Plättchenzellen mit zentralem Centrosom und hufeisenförmigem Kern wie die Lippententakel (S. 534). Bei 9—10 Segmenten beginnt nach *Hatschek*, dem wir in diesem Abschnitt im allgemeinen hauptsächlich zu folgen haben, eine Vakuolisierung der (vielleicht zuvor bunt durcheinandergewürfelten?) Chordazellen; am wenigsten betrifft dies eine obere und untere Zellenreihe, während im großen mittleren Raume „die Zellen sich so sehr ausdehnen, daß zwischen ihnen nur dünne senkrechte Scheidewände persistieren“. Nach *Hatschek* entsteht jetzt also der endgültige Aufbau der Chorda aus Platten und *Müllerschem* Gewebe, und zwar anscheinend durch ein vorübergehendes vakuolisierendes Chordastadium hindurch, das dem persistierenden niederen Kranioten entsprechen könnte. Nach *Boeke* aber ist der beim Lanzettfisch persistierende Plättchenbau der Chorda beim Fisch als *embryonales* Stadium wiederzufinden, so daß der vakuolisierende Zustand einer Kraniotenchorda vom Lanzettfisch nie erreicht würde. Obwohl noch nicht alles für heutige Zeit genügend geklärt ist (vgl. Kapitel Chorda im anatomischen Teil), kann das, was Abb. 33 zeigt, das Endprodukt dieser Vorgänge sein.

Das *Medullarrohr* wird sehr schmal, so daß es der Chorda aufliegt. Im Zentralkanal bemerkte *Hatschek* Flimmerung, während beim Volltier nur im Stirnbläschen Geißeln vorhanden sind. Den Neuroporus zeichnet *Hatschek* noch

<sup>1)</sup> Beachte hierbei die Bemerkung am Ende des Teils *d*, *β*.

<sup>2)</sup> Vgl. S. 662.

offen, medial. Das Vorderende des Medullarrohrs ist verdickt und beansprucht eine dorsale Eindellung der Chorda. Am 5. Myotom tritt ein Pigmentfleck im Neuralrohr auf — also etwa in der Gegend, wo sie (die Becheraugen) später am dichtesten liegen.

Die beiden *vorderen Entodermsäckchen* behalten nach *Mac Bride* noch Verbindung miteinander nach ihrer Trennung vom Darm.

Das *rechte* wird, wie *Hatschek* fand, groß, endothelial, schiebt sich nach vorn in mediale Lage unter die Chorda und wird zur (beim Volltier durch Bindegewebe stark eingeschränkten, weitere Präzisierung s. u.) *ventralen Rostralhöhle*, dem Schnauzenbläschen *van Wijhes*, das die ganze Rostralflosse ventral der Chorda einnimmt. Eine Zeitlang behält es noch seine Kommunikation mit dem Darm. Das *linke* Entodermsäckchen bleibt kleiner, wird etwas rückwärts verschoben, gerät gleichfalls unter die Chorda, reicht mit dem blinden Ende nach rechts über sie hinaus, gliedert sich in einen weiten „flimmernden“ Abschnitt (wohl zunächst noch in Verbindung mit dem Darm) und in einen kleinen, engen, rechten.

Durch Faltung vom Darmkanal aus (nach *Legros* durch ursprünglich solide Wucherung) in der Region des 1. Segments entsteht die „*kolbenförmige Drüse*“. Dies blinde, hufeisenförmig verlaufende Epithelrohr, was es nach Abschnürung gegen Ende des in Rede stehenden Entwicklungsabschnittes ist, von *Max Schultze* 1851 entdeckt, zieht an der rechten Darmwand von oben-vorn (wo es ans Vorderende der Endostylarterie reicht) nach unten-hinten, dann nach unten-vorn unter dem Darm hindurch, und endet nach starker Verschmälerung in halber Darmhöhe links. (Auf einem späteren Stadium zeigt Abb. 68 dieses Organ [*Ko*].) Der rechte Teil dieses embryonal-larvalen Organs ist der Kolben- oder Drüsenteil, mit körnigen, trübgelblichen, zweifellos sezernierenden Zellen; der linke Teil ist der Ausführungsgang, noch geschlossen, mit platten Geißelzellen. Zwischen beiden Teilen besteht nach *van Wijhe* (1901) ein kurzer Mittelteil mit dichtgedrängten Geißelzellen wie an den Kiemen.

Gleich nach dem Auftreten der kolbenförmigen Drüse zeigt sich dicht vor ihr in der rechten Munddarmwand ein doppelter Streifen verdickten Geißel-epithels von nach vorn (←) offener >-Form. Er wird sich später als Anlage der Hypobranchial-,rinne“, besser der Hypobranchialplatte, erweisen. Auch ihn zeigt Abb. 68: *Hp*.

Der *Darmkanal* bildet flimmernde Geißeln an jeder Zelle.

Die Bildung des *Mundes* und der *Kiemenspalten* bereitet sich vor: die des Mundes durch eine linke Ektodermverdickung ventral des 1. Myotoms (richtiger wohl: ventral des 1. Myoseptums, der Scheidewand zwischen 1. und 2. Myotom, im Bereich des vermutlich hier schon vorhandenen einheitlichen Cöloms), die der ersten Kiemenspalte durch eine stark „flimmernde“ rechtsventrale Entodermverdickung ventral des 2. Myotoms und topographisch ventral des im darmumgebenden Mesodermgewebe nach rechts emporsteigenden vorderen Endteils der Endostylarterie.

Die bisher bestehende Schwanzflosse wird als ein Epithelkamm aus hoch zylindrischen Zellen mit basalen Kernen beschrieben. Wie alle Epidermiszellen tragen auch diese je eine Geißel.

## f) Übergang zum Larvenleben und zur selbständigen Ernährung.

Bildung von Körperöffnungen. Bis zur Bildung des 15. Segments. Nachmittag des 3. Lebenstages und weiterhin.

Die Streckung und Komprimierung des Körpers schreitet fort unter Bildung nur eines weiteren Segmentpaares, des 15.

Den Neuroporus findet *Kowalevsky* 1867 jetzt schon geschlossen.

Die Mundöffnung tritt als feine Öffnung in der Mitte der erwähnten Epithelverdickung auf und vergrößert sich langsam nach hinten. Stets umgibt sie ein verdickter Ektodermrand.

Die erste Kiemenspalte entsteht etwa gleichzeitig mit der Mundöffnung durch trichterförmige Einsenkung der Innenseite der Entodermverdickung bis zur Haut, die eine feine Öffnung erhält, welche sich langsam vergrößert. Das Entoderm bildet um sie herum einen breiten, dicken Ringwall aus hohen Geißelzellen. Die Öffnung ist schon beim Durchbruch etwas nach rechts verschoben und rückt bei ihrer Vergrößerung weiter hinauf.

Dann bricht auch — gegen Ende des 4. Tages — das „Flimmerorgan“ oder linke Entodermäckchen dicht unter dem linken Rande der Chorda rostralwärts vom Mundbereich ventral des von *Hatschek* noch offen gezeichneten Neuroporus durch. Diese Öffnung wird größer.

Ventral vom vorderen Mundrande bricht der Ausführungsgang der kolbenförmigen Drüse durch.

Gegen Ende dieser Periode,  $1\frac{1}{2}$ —2 Tage nach dem Durchbruch des Mundes bei immer noch reichlich 1 mm Tierlänge, bricht links nahe der unteren Medianlinie unter dem Chordaende der After durch unmittelbar vor der noch nicht von der Chorda durchzogenen Schwanzflosse, nach *Hatscheks* Abb. 66 ventral des letzten Myotoms.

Ungefähr um diese Zeit oder auch (*Hatschek*) etwas später schließt sich der Canalis neurentericus, der Urmund (abweichende Angaben s. o.); — es läßt sich hiernach nicht sagen, der Urmund erscheine als After wieder.

Links dicht vorm Mundrande liegt jetzt eine Ektodermverdickung mit langen, mundwärts schlagenden Geißeln, die Mundpapille, *Kowalevskys* „Tastorgan“ (Abb. 68 *Mp*).

Die Leibeshöhle scheint fertig und einheitlich. Das (vermutlich in ihr der Wand anliegende) ventrale Blutgefäß pulsiert von jetzt an. Es ist wesentlich, sich gegenwärtig zu halten, daß die Mundöffnung und erste Kiemenspalte (wie später auch alle folgenden) Cölon durchbrechen mußten, da das Cölon den Darm (lateral wie ventral) von der Körperwand (Ektoderm) zweifellos trennt. Nach *Legros* 1909 geschieht die Durchbrechung stets nach Verlötung der beiden Cöloepithelien miteinander sowie mit dem Ento- und Ektoderm.

Etwa ins Ende der embryonalen Periode fallen auch die Vorgänge, unter denen nach *Heymans* und *van der Stricht* die ersten Spuren der Spinalnerven auftreten. Jedem dorsalen Nerven entspricht nach diesen Autoren zunächst nicht nur eine dorsolaterale Zellenhervorwucherung am Rückenmark, sondern auch eine zweite, ventralere, somit lateralere. Beide vereinigen sich außerhalb des Rückenmarkes miteinander. Wie aus dem hiermit erreichten Zustande der zweiwurzeligen dorsalen Nerven — deren ventrale Wurzel vermutlich die

visceral-motorische Komponente wäre — der endgültige entschieden einwurzelige Zustand hervorgehen soll, ist noch nicht ermittelt. — Die ventralen, somatisch-motorischen Nerven treten sogleich in fein-fibrillärer Form auf.

*Bildung des Hatschekschen Nephridiums.* Nach *Mac Bride* 1898 sollte das *Hatscheksche* Nephridium morphologisch ein persistierender Rest des Verbindungskanals zwischen dem linken 1. Myotom (der endgültigen Zählung) und dem Darm sein, nach *Legros* 1898 ein caudaler Auswuchs des linken Entoderm-säckchens. *Hatschek* hatte 1884 eine Entstehung des Nephridiums aus Mesoderm an ungefähr dem Ort angegeben, auf den

*Legros* 1910 kommt. Nach *Legros* 1910 bildet sich diese Röhre als caudalwärtiger, hinten zunächst blind endigender, kurzer sackförmiger Auswuchs des linken 1. Myoseptums (zwischen 1. und 2. Myotom) dicht unter der ventralen Myotomkante und dicht über dem Mund; ihr Lumen mit kubischem Epithel kommuniziert also ventral des 1. Myotoms zunächst mit dem Splanchnocöl. Diese Anlage (Abb. 83 [S. 635] *H. N.*) wird nach dem Autor bei wechselndem, doch ungefähr 30—40stündigem Lebensalter bemerkbar, wo die Myosepten eben ihre Knickung bekommen. Bei 45—48 Stunden, gleichzeitig mit der Entstehung der Mundöffnung, öffnet sich dieses Mesodermrohr mit seinem hinteren Ende ventralwärts dicht über und medial vom Mundrande in die Mundhöhle. Gleichzeitig beginnt das offene vordere Ende sich abzuschließen, indem in Höhe des ventralen Randes der Röhre von ihrem vorderen Ende nach vorn eine horizontale Wand sich ausbildet, die also das 1. Myotom samt einem Stückchen Cölomraum — „vésicule intermédiaire“

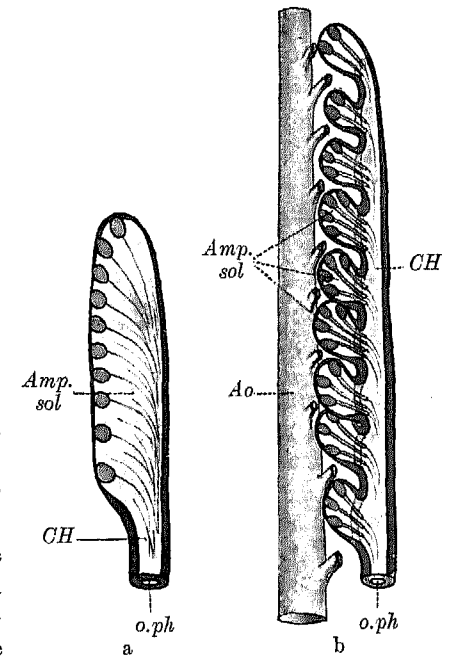


Abb. 66. Entstehung des Solenocytenbesatzes des *Hatschekschen* Nephridiums aus der cöломatischen Wand, schematisch; a) bei der 5 Tage alten Larve; b) beim Volltier. Aus *Legros* 1910. o.ph = Öffnung in die Mundhöhle; Ao = Aorta; Amp.sol = Solenocytenkammer(n); CH = Kanal des *Hatschekschen* Nephridiums.

= spätere anfangs einheitliche Solenocytenkammer — vom Splanchnocöl abtrennt und vom Vorderende des Mundes bis zum Hinterrand der geräumigen ventralen Rostralhöhle reicht. Dieser Vorgang ist bei 5 Tage alten Larven mit einer Kiemenspalte vorgegangen, bei pelagischen mit 2 Kiemenspalten vollendet, er reicht also in die folgende Periode hinein. Schließlich trennt sich — um das gleich hier zu erwähnen — bei 6—7 Kiemenspalten die *vésicule intermédiaire* auch vom darüberliegenden Myotom durch eine Horizontalwand, die von medial nach lateral und von hinten nach vorn entsteht, während der Myotomschweif (s. Kapitel Muskulatur und s. u.) auszuwachsen beginnt. Inzwischen sind schon bei der 5 Tage alten Larve die ersten Solenocyten sichtbar, sie entstehen aus



Cöloendothelzellen, indem diese die Fadenfortsätze mit Geißel bekommen: vgl. Abb. 66.

Nach dieser Darstellung ist das *Hatscheksche* Nephridium samt seinen Solenocyten *mesodermal* als ein vom Cölom abgegliedertes, Öffnung in die Mundhöhle erlangendes Stück Cöloiwand.

Gegen Ende der „embryonalen Periode“ ist die Epidermis niedriger geworden, jede ihrer Zellen hat eine Geißel, nur an der vorderen Körperspitze ist das Epithel noch hoch zylindrisch und ebenso am Hinterende, wo es die epitheliale, vorläufige Schwanzflosse bildet.

Die Dotterkörnchen schwanden, am schnellsten in der Epidermis, dann im Mesoderm, dann in der Medullarplatte, endlich im Entoderm. Alle Zellen wurden hierbei durchsichtig, und es beginnt die Periode der selbständigen Ernährung des Tierchens.

Im Rückenmark trat als erster „Pigmentfleck“ (Becherauge) ein solcher in der Gegend des 5. Myotoms auf (wie schon erwähnt wurde), dann ein zweiter dicht dahinter; der Pigmentfleck des Stirnbläschens erst am *Ende* der embryonalen Periode, und etwa gleichzeitig auch die ersten sichtbaren Längsfasern im Rückenmark.

Das etwa 1,1 mm lange Tierchen bewegt sich durch Geißelschlag, manchmal aber auch schon durch seitliche Schlängelung.

Bis hierher lassen sich die Larven „züchten“. Sie sinken jetzt in den Versuchsgläsern auf den Boden und ließen sich zwar noch einige Zeit am Leben erhalten, doch nur unter kümmerlicher Weiterentwicklung. Die folgenden Stadien sind also nur lebend gefangen genauer bekannt.

Doch scheinen die Larven auf dem nun erreichten Stadium zunächst etwa 14 Tage zu *verharren* (*Hatschek* 1892 S. 13, *Lankester* und *Willey* 1891 S. 447); *van Wijhe* nennt 1893 und 1914 dies Stadium das *Copelatenstadium* der Lanzettfischlarve.

## 2. Die larvale Wachstumsperiode.

Bis zur Erreichung einer Gesamtlänge von meist 4—5 (*van Wijhe* 1914 S. 17), selten mehr, bei Messina nur 3,5 mm Länge, voller Myotomzahl (ca. 61) und ca. 15, auch 17 (*Leuckart* und *Pagenstecher* S. 563) unpaaren Kiemenspalten<sup>1)</sup>.

(Diese Angaben gelten für *Br. lanceolatum*. — *Asymmetron* s. S. 689.)

Die genaue Zeitdauer dieser Periode steht nicht fest. Allermeistens oder immer leben die Larven in ihr noch *pelagisch*<sup>2)</sup>. In den Beobachtungsgläsern hängen sie oft regungslos (nach *Willey* [1891] vermöge des Geißelschlags der Epidermis) senkrecht im Wasser. *Orton* fand, daß sie mit der Kopfregion am Boden des Gefäßes festklebten, vielleicht infolge eines Sekrets der kolb. Drüse.

Die Kenntnis dieser Periode verdanken wir besonders *Kowalevsky* 1867 und 1877, *Lankester* und *Willey* 1890, *Mac Bride* 1898 und 1900.

Die Geißeln der Körperoberfläche schwinden allmählich, am spätesten die

<sup>1)</sup> *van Wijhe* betont 1926, es würden gewöhnlich 18—19 Kiemenspalten vor Beginn der Metamorphose gebildet.

<sup>2)</sup> Nach *van Wijhe* (l. c. und früher) jedoch (auch) am Meeresgrunde.

der Mundpapille<sup>1)</sup>. Die zuvor epitheliale Schwanzflosse wird durch die bleibende ersetzt, wie überhaupt die Bildung der Flossensäume beginnt und vorschreitet.

*Mund*. Der Mund vergrößert sich allmählich zu einem riesigen links oder doch links-ventral (Kontraktionsgrade?) gelegenen Maul, das bis unter die inzwischen entstandene (s. u.) 5. oder 6. Kiemenspalte (Kiemenspalte) reicht (Abb. 67), noch weiter nach *Goldschmidt* 1905 Abb. 14 bei der *Asymmetron*-Larve „*Amphioxides valdiviae*“.



Abb. 67. Lanzettfischlarve am Ende der larvalen Wachstumsperiode. Habitusbild. Nach Franz 1925.

*Kiemenspalten*. Während der Bildung neuer Ursegmente erscheinen ferner in ziemlich rascher Folge hinter dem ersten Kiemenspalte meist etwa 14 (auch 13 oder 15) weitere, immer unpaare Kiemenspalten (bei 36 Myotomen sind es im ganzen erst 3), in etwa myotombreiten Abständen von Mitte zu Mitte je

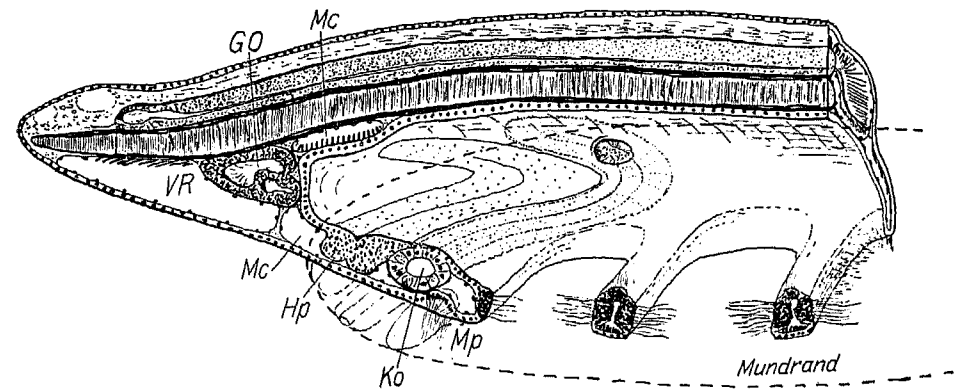


Abb. 68. Medialer Sagittalschnitt einer Larve vom Stadium der Abb. 67 oder etwas früher (da Kiemenspalten noch mehr ventral), mit eingezeichnetem rechter Darmwand und darauf projiziertem Mundrand. GO = Geißelorgan des (noch nicht als solcher vorhandenen) Gaumens; Ko = kolbenförmige Drüse, Hp = Anlage der Hypobranchialplatte; Mc, Mc = Mundcöloiwand; Mp = geißeltragende Mundpapille (*Kowalevskys* Tastorgan); VR = ventrale Rostralhöhle. Kombiniert nach mehreren Schnittserien.

zweier Löcher; jedes entsteht wieder in der Mitte einer dunklen Entoderm-scheibe nahe der unteren Medianlinie und schiebt sich unter Vergrößerung nach rechts hinauf wie das erste, nur daß die hinteren das weniger tun als die vorderen und somit etwa die hinteren 3 von 15 vorhandenen medioventrale Lage und wohl geringere Größe behalten.

*Weitere Veränderungen entodermaler Organe.*

Von der Anlage der *Hypobranchialplatte*, jenem oben (S. 589) erwähnten Streifen hohen Geißelepithels in der Mundhöhle, liegt jetzt der eine Schenkel

<sup>1)</sup> *van Wijhe* setzt jüngst (1926) auseinander, daß drei Mundpapillen vorliegen, die unpaare vordere (Mp in unserer Abb. 68) und eine paarige postorale. Letztere beiden gehen in die *Gibsonschen* Zellkämme der Metapleuren über (S. 608), alle drei bestehen nach Verf. aus *sezernierenden* Zellen.

dorsal in Chordanähe, er geht an seinem hinteren Ende über in den anderen, jetzt längeren, der von dort in der rechten Mundwand nach vorn zieht (Abb. 68 *Hp*).

Die kolbenförmige Drüse (Abb. 68 *Ko*) bekommt nahe ihrem rechts-dorsalen Anfangsteil eine von Lankester und Willey entdeckte Öffnung ihres Anfangsteils in den Darm, d. h. in die rechteitige Mundwand (in Abb. 68 gezeichnet ohne Beschriftung). Sie behält ihre bisherige Öffnung auf der Lippe vorn-unten des Mundes.

Die beiden vorderen „Entodermstäckchen“ sind jetzt durchaus voneinander und vom Darm<sup>1)</sup> getrennt und jedes ganz selbständig geworden: das rechte ist die jetzt sehr große, rein endotheliale<sup>2)</sup> ventrale Rostralhöhle (Abb. 68 *VR*), die auch als eine Cölomhöhle aufgefaßt werden kann und muß; vom linken ist nur noch die Mündung nach außen-links vorhanden<sup>3)</sup> als eine jetzt ziemlich große Geißelgrube (*GO* in Abb. 68) mit geschlossenem Fundus, mit hohen Zellen von am ehesten entodermalem Charakter. Max Schultze hat sie 1851 entdeckt und hielt sie (als hätte er van Wijhes Theorie vorausgeahnt!) für den Mund. Da sie nach links schaut, ist ihr Fundus in Abb. 68 unter der Ebene des Papiers zu denken, wo er im nächsten oder übernächsten Schnitt erreicht wird. Man sieht nun, die Grube hat zwei Tiefen, die durch einen (allerdings sehr niedrigen, nur in einem Schnitt der 5- $\mu$ -Serie deutlich enthaltenen) Damm getrennt sind. Die besondere Konfiguration macht klar, daß die größere Grube durch flaches Auswachsen ihrer hier schon angedeuteten zwei Arme nach hinten sich gewissermaßen auf der kleineren von vorn her aufhängen würde, womit die Anordnung entstehen muß, die Abb. 44 vom Volltier zeigt: die größere Grube wird zum Räderorgan (Abb. 44 *Ro*), die kleinere zur Hatschekschen Geißelgrube (Abb. 44 *Gg*). Obwohl das erst später geschieht, erwähne ich es hier, weil allein das hier vorliegende Stadium die Genese dieser beiden Teile aufklärt. Es war mir, bei der vielen Belehrung, die ich den Arbeiten van Wijhes verdanke, stets unerfindlich, wie dieser Autor die Geißelgrube für etwas anderes ansehen will als die Mündung des 1. Entodermstäckchens, und diese Komplikation erübrigt sich nun, sie ist ein Teil desselben, oder: diese Entodermmündung wird zum ganzen Geißelorgan, d. h. zur Hatschekschen Grube und zum Räderorgan.

Der dunkle Darmring ist sichtbar und liegt bei 36 Segmenten unter dem 15.; bei 61 (der vollen Zahl) liegt er infolge Zusammenschiebung der Segmente unter dem 35., somit noch hinter dem dann schon erkennbaren Atrioporus.

#### Nephridien.

An der noch unpaaren Kiemenspaltenreihe konnten Legros 1909 und Goodrich 1910 schon Nephridien sicherstellen. Nach Goodrich sind sie je Kiemenspalte ein kleines Säckchen, das auf dem Rand des Kiemenloches genau auf der Grenze von Ekto- und Entoderm mündet, mit seinem blinden Ende gegen

<sup>1)</sup> Vgl. hierzu S. 594, Fußnote 3.

<sup>2)</sup> Ich behalte den Brauch bei, als „Endothelien“ flache Epithelien von Hohlräumen zu bezeichnen, ohne Rücksichtnahme auf die Entstehungsweise, gleichviel ob von vornherein epithelial oder nicht.

<sup>3)</sup> Wie van Wijhe jüngst angibt (1926), ist die Verbindung mit dem Darms bei einer oder wenigen Kiemenspalten verschlossen, bei 12–16 Kiemenspalten aber ist wieder eine solche, und zwar transversale, Kommunikation vorhanden. Späterhin wieder nicht mehr.

das Cölom vorstößt (anscheinend schon in Bindegewebsüberzug wie beim Volltier) und hier mit reichlichen Solenocyten (die also wohl im Cölom liegen) besteckt ist. Das Säckchen (Nephridium) und seine Mündung liegen (Legros, Goodrich) am linken bzw. ventralen Rand der Kiemenlöcher (Abb. 69 *1*), welcher, da dies die späteren linken Kiemenspalten sind, später zum dorsalen Rand wird (Abb. 67, Abb. 69 2–4), und hier liegen sie nach Goodrich am caudalen Winkel des Kiemenloches. Diese Ermittlungen standen bisher etwas unvermittelt und nicht voll verständlich da, zumal da Legros die Ekto-Entodermgrenze nicht erkannte<sup>1)</sup> und das Nephridium in seiner im übrigen sehr anschaulichen Abb. 14 (1909) am oralen Winkel zeichnete. Ich kann aber in diesen Punkten nicht mehr an der Darstellung Goodrichs zweifeln, nachdem ich auch am Volltier die Mündung des Nephridiums an der Caudalseite des Zungenbalkens und zwischen Ekto- und Entoderm fand (s. S. 570). Daß das Nephridium an die Zunge heranrückt, zeigt Abb. 69 4 nach Legros. Sobald die linke Metapleuralfalte sich bildet, liegt die Mündung des Nephridiums hart zwischen dem Kiemenloch und ihr (Goodrich). Sobald das Atrium also als anfangs schmale

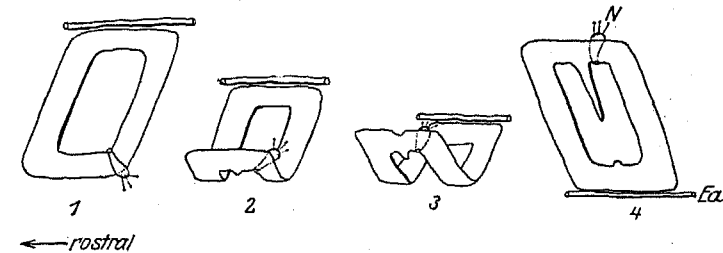


Abb. 69. Ein Kiemenloch der larvalen Wachstumsperiode mit seinem Nephridium (*N*) in vier Stadien (1–4) der Wanderung von rechts nach links. *Ea* = Endostylarterie. Kombiniert nach Legros 1909 und Goodrich 1910.

ventrale Röhre sich bildet, muß das Nephridium in das Atrium münden. — Die meisten Solenocyten breiten sich zu dieser Zeit nach Goodrich längs einem längsverlaufenden Blutgefäß aus, das auf dem linken (späteren oberen) Rand der Kiemenlöcher entlangläuft und nicht die Aorta darstellt, sondern wohl einen Teil des Kiemen- und Nierenvenenapparates; einige Solenocyten aber sind nach Goodrich erstaunlich lang und reichen bis zur Aorta hinauf, was sie später nicht mehr tun.

Weitere Ausbildung des Hatschekschen Nephridiums s. o.; rechteitige Nephridien und deren Entstehung s. u.

#### Vorgänge am Nervensystem.

Das Stirnbläschen der Larve ist voluminöser als das ihm folgende Rückenmark im Querschnitt: beim adulten Tier ist es umgekehrt (Abb. 37a); es beansprucht daher bei der Larve eine Eindellung der Chorda.

Bei 35 Segmenten sind einige „Pigmentflecke“ im Rückenmark am 3. und 5. Myotom sichtbar, bei 61 zahlreichere, besonders im Vorderkörper (vorderer Pigmentfleck des Stirnbläschens s. o.).

<sup>1)</sup> Legros, auch van Wijhe hält das oberste Dach des Atriums „wenigstens an seiner medialen Seite“ (van Wijhe 1914 S. 62) für entodermal. Damit kann die Arkadenbucht (S. 546) gemeint sein (Abb. 55). Das Atrium hat keine mediale Wand im Kiemenarmgebiet außer den ektodermalen Lateralkanten der Kiemenbögen und Zungen.

Das sog. *Infundibularorgan* will *Boeke* 1908 schon bei 1,5—2,2 mm langen Larven mit nur 3—5 Kiemenpalten sichergestellt haben, wo, anders als bei älteren Larven, nur seine linke Hälfte entwickelt sei und hieraus auf eine ursprünglich paarige Anlage geschlossen werden könne.

Die Rostralflosse war am Ende der vorigen Periode noch niedrig, obgleich über der Chorda die Epidermis lag (*Hatschek* 1882). Es entwickelt sich nun allmählich der unpaare Flossensaum, wobei übrigens die Rostralflosse relativ etwas größer und vorn spitzer<sup>1)</sup> als beim Volltier wird. Der *Neuroporus* mag schon geschlossen sein (s. o.), oder schließt er sich jetzt erst?, jedenfalls rückt er oder sein beiderseitiges — epidermales und medullares — Rudiment bei der Entwicklung der dorsalen Flosse aus der Mittellinie nach links; „und dann erst, wenn die Haut sich allmählich vom Medullarrohr entfernt, bildet sich eine trichterförmige Epitheleinsenkung“ (*Hatschek* 1884), so daß die Geißelgrube in der Rostralflosse (*Köllikers* „Riechgrube“) sich nicht nur als Rudiment, sondern auch als eigene progressive Bildung darstellt (ihre Form und Variation beim Volltier s. o. und *Franz* 1923).

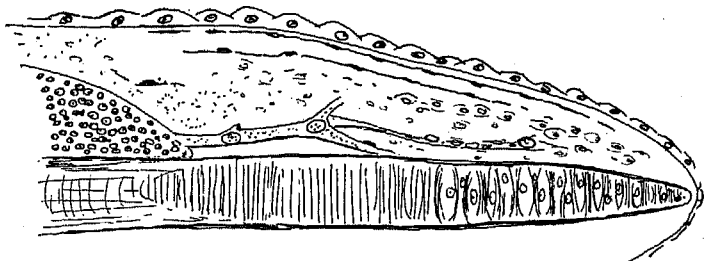


Abb. 70. Rechtsparamedialer Sagittalschnitt des oberen Lappens der Rostralflosse von *Br. lanceolatum* der larvalen Wachstumsperiode. Herkunft der *Quatrejagesschen* Körperchen.

In der Rostralflosse sieht man (Abb. 70) reichliche Zellen und sicher wenigstens zum Teil schon endothelial umgrenzte Hohlräume: wohl Anfangsstadien der Hautkanäle. Am schon deutlichen 1. Spinalnerven finde ich in den Verzweigungsstellen auffallend große Kerne in der ziemlich homogen erscheinenden verzweigten Nervenmasse. Ich kann nicht zweifeln, daß dies die Vorstufen der Ganglienzellen der *Quatrejagesschen* Körperchen sind. Es sind jetzt noch einfache große Kerne in dem sich verzweigenden Nerven, vermutlich zu je einer Nervenfasern gehörig, die sich nicht einzeln im Nerven abhebt, und sicher eine sehr erwünschte Bestätigung unserer am Volltier gewonnenen Auffassung, daß die *Quatrejagesschen* Körperchen bipolare Ganglienzellen sind — mit gliartigen Nebenzellen zwar, die man aber natürlich auch dem jetzigen larvalen Stadium der Nerven nicht absprechen kann. Da die *Quatrejagesschen* Körperchen beim Volltier gleichfalls in Verzweigungsstellen der Nerven, aber viel näher der Epidermis liegen, so sehen wir die Ganglienzellen jetzt mit dem vorwachsenden Nerven dem vorderen Rückenmark entwandern. Sie mögen vielleicht aus caudaleren Partien als dem Stirnbläschen kommen, jedenfalls ist jetzt klargelegt, daß sie nicht der Epidermis, sondern dem Zentralnervensystem entstammen.

<sup>1)</sup> Nicht so bei *Asymmetron cultellus* (*Franz* 1922).

### Cölom.

Das Cölom besteht nach *van Wijhe* 1914 S. 39 in der larvalen Wachstumsperiode aus drei getrennten Räumen:

1. der unpaaren ventralen Rostralhöhle (s. o.), aus vergleichend-anatomischem Grunde „Protocöl“ genannt;

2. dem allgemeinen Cölom oder Splanchnocöl, von den Kiemenpalten durchbrochen, daher zwischen je zweien im Kiemenbogen ein Kiemenbogencölom herstellend, welches man in Abb. 68 sieht. Das Splanchnocöl dürfte hinten wie beim Volltier bis zum After reichen, vorn stößt es auf die Scheidewand gegen die ventrale Rostralhöhle; links aber, am Mund, ist ein Raumteil wenigstens zeitweise wohl völlig von ihm abgetrennt:

3. das Mundcölom, der schwierigste Cölomteil, eine nur links vorhandene, einstweilen hufeisenförmige Höhle, die in der ganzen rostralen Hälfte der Umrandung des Larvenmaules eingelagert ist, also etwa von der Mitte des oberen Mundrandes über den rostralen Mundrand bis zur Mitte des unteren reicht und mit ihrem rostralen oder Bogenteile ventral des 1. 1. Myotoms liegt: es ist die „Mandibularhöhle“ von *van Wijhe*<sup>1)</sup> 1906 u. 1914. Sie ist in Abb. 68 2mal geschnitten (*Mc, Mc*), ebenso in Abb. 85 auf S. 642 (*Mc, Mc*). Sie grenzt dorsal an die ventrale Myotomenkante, das *Hatscheksche* Nephridium und die Chorda, rostral an die sicherlich nicht mehr mit dem Darm zusammenhängende entodermale Geißelgrube und an die ventrale Rostralhöhle, von letzterer membranös getrennt (Abb. 68); ventral grenzt sie vorn an die kolbenförmige Drüse, caudaler an das allgemeine Cölom; an ihrer Medialseite endlich wird diese hufeisenförmige Höhle größtenteils von Mundhöhlenepithel umgrenzt, da die Mund- oder vorderste Darmhöhle nach oben (wo sie bis an die Chorda reicht) sowie nach unten (als „präoraler“ Darm) nach vorn mehr Ausdehnung hat als die Mundöffnung; der rostrale Teil dieses Cöloms aber grenzt medial etwa in der Medialebene an das allgemeine Cölom und (wenigstens später) an die *Glomusanlage*. Siehe auch die Abbildungen bei *van Wijhe* 1914 Abb. 11 und 20—25, die zwar einem späteren, schon in die Metamorphose fallenden Stadium angehören (unsere Abb. 85 auf S. 642 ist die dortige Abb. 23). Die Hufeisenform wurde schon von *Legros* 1898 ermittelt, der auch über die Herkunft dieser Höhle Auskunft gibt: anfänglich umgab ja den Mund noch allgemeines Cölom links des Darmes, dieses hängt zwar mit dem rechten im ganzen übrigen Körper ventral des Darmes zusammen, wird aber hier vorn vom rechtsseitigen durch den bis ventral herabreichenden Mundhöhlenboden getrennt und obliteriert am dorsalen und ventralen Mundrand von hinten her so weit, daß eben jene hufeisenförmige Höhle übrigbleibt. Diese läßt *Legros* zwar anfänglich vorn mit unserer ventralen Rostralhöhle und durch sie mit dem allgemeinen Cölom rechts

<sup>1)</sup> Der von mir hier gebrauchte Ausdruck *Mundcölom* bezeichnet also die „Mandibularhöhle“ von *van Wijhe* 1906 und 1914; dagegen ist „Stomocöl“, in den Arbeiten dieses Autors von 1901 und späterhin, ein umfassenderer Begriff, der unser Mundcölom — das spätere Velicavum + innere Lippenhöhle — sowie den vorderen Teil des linken allgemeinen Cöloms — die spätere linke Epipterygialhöhle, den ventral von ihr liegenden Teil Pterygialhöhle und die äußere Lippenhöhle — umfaßt. Stomocöl = „Mesocöl“; Rest des allgemeinen Cöloms = „Metacöl“. „Kopfcölom“ = Protocöl (s. o.) + Mesocöl.

der Mundhöhle kommunizieren, was kaum in allem zutrifft, dann aber sich ungefähr in der oben besagten Weise umgrenzen<sup>1)</sup>. Zu irgendeiner, wenn auch vielleicht erst späteren Zeit muß diese Höhe rundum abgeschlossen sein, da sie (s. u.) zur Velumhöhle wird. *van Wijhe* hat besonders seit 1906 (dort S. 6) die Auffassung, daß diese Höhle lediglich dem Splanchnocöl des vordersten 1. Myotoms entspreche, da ihre vordere Spitze nach *Goldschmidt* 1905 Abb. 33 und 50—59 bei „*Amphioxides valdiviae*“ mit dem Myocöl dieses Myotoms durch eine feine Röhre kommunizieren sollte. Dies Myotom entspreche dem Mandibularsomiten der Cranioten, — daher „Mandibularhöhle“. Ich habe nichts zur Bestätigung dieser Angabe *Goldschmidts*, die *Gibson* durch eine andere (richtigere?) ersetzte, und bin beim ersten Myotom so wenig wie bei jedem anderen sicher, ob sein Splanchnocöl bei den Akranieren *jemals* vom übrigen Splanchnocöl abgekammert ist; aber soviel ist einwandfrei und auch beim Blick auf die Abbildung bei *Legros* 1910 Abb. 1 (= unsere Abb. 83 auf S. 635) klar, daß der Splanchnocölteil am Vorderende des (anfangs kleinen, später riesengroßen) Mundes dem 1. Myotom als dessen Splanchnocöl *zugehört*, da es ventral dieses Myotoms und der anfängliche, kleine Mund auf der verlängerten Grenze zwischen Myot. 1 und 2 liegt.

#### Splanchnische Muskulatur.

Wohl das ganze Cölom der Lanzettfischlarve auf dem vorliegenden Stadium neigt zur Bildung von Myoendothel oder endothelialer Muskulatur auf der somatopleuren Wand. Es sind, generell gesprochen, auf dem lateralen Peritoneum stehende transversale Platten (Abb. 68 rechts, scharf hinsehen!) von homogenem Plasma mit apikalen Kernen (Abb. 71). Trifft

man viele Platten mit Kern beieinander, so ist also das Bild dessen, was beim Lanzettfisch „embryonale“ Muskulatur heißt, hergestellt (vgl. in Abb. 15 c und d die Muskulatur der vordersten Myotomspitze). Möglich, daß auf der Somatopleura jede Platte von rechts über ventral nach links durchreicht und nur *einen* Kern hat, also *einer* Zelle entspricht.

Die speziellere Anordnung ergibt sich im wesentlichen aus der besagten Teilung des Cöloms und seiner Durchbrechung seitens des Mundes und der Kiemenpalten: es versteht sich, daß nach Auftreten und Vergrößerung der Kiemenlöcher (-spalten) auf dem Bodenteil jedes Kiemenbogencöloms transversale Muskelplatten zunächst stehenbleiben müssen, wie in Abb. 68 gezeichnet (scharf hinsehen!) und um den lateralen Rand jedes Loches dann Platten sphincterartig von Bogen zu Bogen ziehen. Diese beiden Elemente, von den übrigen des Splanchnocöls ontogenetisch und topographisch nicht zu trennen, sind die von *Goldschmidt* 1905 entdeckte *Kiemenmuskulatur*. Sie ist übrigens *kräftiger* als das Cölom-Myoendothel sonst. *Goldschmidt* und andere nehmen an, daß auf ihr die in fixiertem Material so häufigen starken Verkrümmungen der larvalen Kiemenbögen beruhen; ich habe dem widersprochen, weil man den homogenen Platten

<sup>1)</sup> Wir werden unten zu erwähnen haben, daß während der *Metamorphose* nach *van Wijhe* die ventrale Rostralhöhle mit dem allgemeinen Cölom konfluert. Doch auf dem jetzigen und von *Legros* behandelten Stadium ist es noch nicht so anzutreffen.

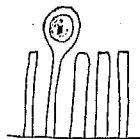


Abb. 71. „Embryonale“ Muskulatur von *Br. lanceolatum* aus einem larvalen Kiemenbogencölom im Querschnitt durch ihn (Längsschnitt durch das Tier).

Kontraktionsfähigkeit nicht ansieht. Ferner sehe ich auch bei betäubt (Cocain) fixiertem Material die Kiemenbögen nicht glatt, und bei dem der Abb. 67 zugrunde liegenden Material war nicht angegeben, daß es nach Betäubung fixiert worden wäre. *Entscheidende* Argumente für die Frage, ob die larvale Kiemenmuskulatur eine Aufgabe bei der Atmung habe, wie es *Goldschmidt* vermutete, sind das natürlich nicht, aber es haben auch *Leuckart* und *Pagenstecher*, wenn man ihre Angaben (1858 S. 566) richtig auffaßt, Bewegungen an den Kiemenöffnungen *nicht* beobachtet. Querstreifung erlangt diese Muskulatur nie; später zerfällt sie vollständig (s. u.).

Entsprechende Muskulatur hat auch das Mundcölom, man sieht sie in Abb. 68 im oberen *Mc*-Raum oder in Abb. 85 in *beiden Mc*-Anschnitten als den *vorderen Mundmuskel*, der naturgemäß den vorderen Maulrand hufeisenförmig umsäumt. Symmetrisch dazu — für Seitenansicht — ist auch ein *hinterer* Mundmuskel um den hinteren Rand des Mauls vorhanden, und nach *Goldschmidt* sollte er mit dem vorderen eins sein, d. h. am ventralen Maulrande würden beide ineinander übergehen. So zeichnete es demgemäß auch *van Wijhe* 1906. Sobald aber das Mundcölom vom allgemeinen Cölom abgetrennt wäre, könnten die beiden Muskeln nicht mehr zusammenhängen, sondern müßte der hintere dem allgemeinen Cölom verbleiben. So sieht es *van Wijhe* 1914. Die Platten des Mundmuskels sind weniger hoch als die im allgemeinen Cölom, daher kaum Platten zu nennen, kräftiger färbbar und in Richtung längs dem Maulrande jetzt schon quergestreift.

Endlich verhält sich die ventrale Rostralhöhle nun auch darin ganz wie Cölom, daß auch sie einen zierlichen Endothelmuskel ausbildet, den *Präoralmuskel* von *Legros* 1898. Er hat ähnlichen Verlauf wie der Mundmuskel, denn auch er „entspringt“, wenn man so sagen will, hoch subchordal (Abb. 68 in *VR*) und schwingt sich in der linken lateralen Wand der Rostralhöhle nach hinten-unten herab.

#### Histologisches.

Weiteres vom bisher erreichten Zustand sei in den hier folgenden Abschnitten behandelt. Die Gewebe nähern sich mit Ende der larvalen Wachstumsperiode schon stark dem definitiven Zustand. Die Epidermis ist zwar noch niedrig, das Cölomendothel hat z. T. noch große, vorspringende Kerne.

Das *Myotom* hat ventralwärts schon kleine „Schweife“ vorgetrieben, wovon der erste Anfang nach *Legros* (1910) zur Zeit der ersten Anlage des *Hatschekschen* Nephridiums feststellbar ist. In einem Querschnitt des Tieres zähle ich etwa 60 Muskelplatten, also viel weniger als später (S. 609), während bei 1 Kiemenpalte nach *Hatschek* erst 12 vorhanden waren. Kerne sind im Myotom noch zahlreich, vielleicht so viele wie Muskelplatten (auf *einem* Querschnitt natürlich viel weniger); die Platte ist oft noch ohne Querstreifung, tief schwarz tingierbar, und *umschließt* einen Kern. Sicherlich (vgl. hierzu S. 609) ist das die Vorstufe der Bildung zweier Platten aus einer Zelle, wie *Sunier* (1911) es meint. Gleichzeitig zeigt das Myocölendothel an der Lateralseite des Myotoms größtenteils eine eigentümliche, von *Sunier* entdeckte Struktur: jeder Zelle sind apikal dachförmig zwei ebenso schwarz wie die Muskelplatten für Eisenhämatoxylin färbare Platten eingelagert (*Sunier* 1911 Abb. 35, *Franz* 1923 Taf. 16 Abb. 5).

Die Vorstellung liegt nahe, daß, wie *Sunier* annimmt, diese Zellen in die Muskelmasse hineinrücken und zu (im obigen Sinne doppelten) Muskelplatten werden, doch bewiesen scheint mir das nicht. Auch *Studnička* steht dieser Annahme nahe, ohne sie streng beweisen zu können. Ich komme auf S. 608 nochmals darauf zurück!

In Aortenhöhe (Aorta paarig schon erkennbar), wo ventralwärts der Myotomschweif vorzuwachsen begann, ist nun dorsalwärts auch die *Sklerotomfalte* vorgewachsen, aber vorläufig nur bis an die motorische Nervenwurzel heran (Abbildungen s. *Franz* 1925, 1926 a). Da sie später weiter dorsalwärts wachsen muß, bezweifle ich nicht, daß sie auch bis hierher als Falte, also durch *Evagination*, wie *Hatschek* 1888 es meinte, vorgewachsen ist, obwohl das von *Suniers* Angabe (ursprünglich und jetzt noch solid, aus embryonaler, medialer Myotomwand hervorgehend) abweicht und auch *van Wijhe* es brieflich mir nicht anerkennt, sondern er eher der *Sunierschen* Vorstellung beizupflichten scheint: ich *sehe* das Lumen (1925 Textabb. 6, Taf. 16 Abb. 5), wo *Sunier* es, bei den Schwierigkeiten des Objekts begrifflich genug, nicht sah.

Die Myotome sind durch feine *Bindegewebsplatten* getrennt, mit anliegenden Zellkernen, die, entgegen der früheren allgemeinen Vorstellung, nie verlorengehen, nur kleiner werden. Dünnes, noch stützlamellenartiges Bindegewebe

liegt auch zwischen dem Myocölendothel und der Epidermis, zwischen letzterer und der Somatopleura, sowie unter der Splanchnopleura



Abb. 72. Somatopleura mit Anlage zweier Septalarterien. Aus Horizontalschnitt.

auf dem Darm. Das axiale Bindegewebe beginnt deutlicher zu werden, Flossenkammerchen und Flossenstrahlen sind vorhanden. Die Herkunft der Kammerchen ist unbekannt (nach *Goldschmidt* gliedern sie sich von den Myocölen ab), vermutlich entstehen sie schizocölartig zwischen kernarmem Bindegewebe oder, mit anderen Worten, zwischen vom Myocölendothel ausgewanderten Bindegewebszellen. Massiveres Bindegewebe, etwa um die Chorda herum, oder in Gestalt von Kiemenstäben, ist noch nicht erkennbar mit Ausnahme der Flossenstrahlen.

In den Flossensäumen schreitet also das Bindegewebe zu einiger Organbildung. Wir erwähnten auch schon, daß die definitive bindegewebige Schwanzflosse entsteht, und daß die Rostralflosse einen Reichtum an Zellkernen und werdenden Hohlräumen zeigt, die natürlich ohne Mitwirkung der ihnen dauernd eigen bleibenden Zellen nicht entstehen könnten. Wahrscheinlich bilden sich hier Hautkanäle und die dorsale Rostralhöhle, welche nach *Hatschek* (1906) viel früher auftritt als die erst am Ende der Larvenperiode erscheinenden Flossenkammerchen. Metapleuralfalte siehe unten.

Während die Endostylarterie und Aorta schon lange mit deutlichem Lumen fertig sind, entstehen die *Septalarterien* jetzt erst. Es sind zunächst im Schnitt knospenförmige Zelleisten (Abb. 72), unter denen dann je eine Bindegewebsleiste auftritt (*Franz* 1926 Abb. 12), in der vermutlich nach Einwanderung von Zellen das endothelumkleidete Lumen auftritt.

Ventral des Maules sind unter der Epidermis in der Vorderwand des Mundcöloms erste Anlagen des *Cirrenskeletts* aufgetreten, etwa drei aneinander-

schließende Basalstücke mit ganz kurzen Cirrenansätzen, alle schon mit der typischen Plättchenstruktur. Diese Elemente liegen, wie *van Wijhe* richtig sagt, in der Bindegewebsmembran unter dem Endothel, und alle Versuche einiger Autoren, wie *Klaatsch*, sie auf entodermale Elemente, wie die kolbenförmige Drüse, zurückzuführen, scheinen ganz verfehlt.

Das Zentralnervensystem zeigt schon viele Zellen und Fasern.

#### *Metapleuren und Atrium.*

Die anfängliche, *Kowalevskysche* Darstellung der Atriumbildung war noch sehr ungenau. Allerdings erscheint zunächst längs jeder Seite der Kiemenlöcherreihe eine ihr entsprechend gebogene, also asymmetrische „Hautfalte“, vielmehr eine epidermisüberzogene Bindegewebsleiste, die rechte nach *Lankester* und *Willey* zunächst höher als die linke: die späteren Metapleuren (nach *Kowalevsky* anfangs stark „flimmernd“). Das Vorderende der linken liegt also ungefähr medial, links von ihr das riesige Maul. Die beiden Längsleisten verbinden sich miteinander, indem auf jeder eine Querleiste (Subatrialfalte) nach der anderen hinwächst, welche verschmelzen. Dies *beginnt* noch innerhalb der „larvalen Wachstumsperiode“ und schreitet in der folgenden von hinten nach vorn fort.

Über diesem nunmehrigen Querboden, dem künftigen Atrialboden, bleibt also ein schmaler, hinten dauernd und vorn vorläufig offener ventraler *enger Längskanal*, das zunächst sehr kleine *Atrium*. Zweifellos wächst dieser Raum sodann dorsalwärts in den Tierkörper hinein. Es liegen klare histologische Zeichnungen von *Lankester* und *Willey* (1890) vor, welche dies bezüglich der Region des postrespiratorischen Darms zeigen: der Boden der zunächst schmalen Röhre dehnt sich, so daß die Metapleuralfalten auseinanderrücken, noch mehr dehnt sich seine Decke, so daß sie in einem gewissen Stadium als dünnes Blatt zwischen 2 Epi- oder Endothelien (atrialem und somatopleurem) etwa von der linken zur rechten ventralen Myotomkante hinüberzieht und der Darm (Splanchnopleura) ihr aufliegt. Ein entsprechendes Bild aus dem *branchialen* Bereich gab *Boveri* 1892 in seiner Abb. 1. Die weitere Vergrößerung des Atriums hat dagegen *Mac Bride* 1900 offenbar richtiger dargestellt. Sie fällt wohl größtenteils, sicher im Vorderkörper, erst in die nächste Periode und ist eine Folge des ventralen Wachstums des Darmes oder, was dasselbe ist, der Verlängerung der Kiemenpalten nach unten. Denn der larvale Darm wird fast ganz, d. h. mit Ausnahme seines Bodenteils, der die Kiemenlöcher enthält, nur zur Epibranchialrinne. — Die Bildung der hinteren Atrioporuslippe ist noch nicht beobachtet.

Noch in der larvalen Wachstumsperiode kann jedoch die Bildung des Pterygocöls *beginnen*. Richtige Angaben darüber scheinen aber noch spärlich zu sein. Wie oben erwähnt, soll nach *Mac Bride* vom rechten und linken 1. Myotom ventral je ein Fortsatz weit nach hinten vorgetrieben werden. Nach des Autors Darstellung von 1900 soll er in die Atrialfalten hineinbezogen werden, dann aber zu einer soliden Zellmasse werden, aus der wiederum die Metapleuralhöhle und ihre Muskulatur entstünde. An den ganzen caudalen Fortsatz des ersten Myotoms, der ähnlich auch bei *Goldschmidt* und *van Wijhe* wiederkehrt (s. o.), kann ich nicht glauben. Wohl aber sehe ich, daß die junge Metapleuralfalte Endothelkerne der Somatopleura in sich hineinbezieht (1915 Taf. 16

Abb. 5), und wenn es damals *möglich* erschien, daß zugleich auch somatopleure Endothelmuskulatur in die Metapleuralfalte hineingerät, so erachte ich dies nach inzwischen erlangten neuen Bildern für sicher, da *stellenweise* diese Einwanderung durch Hineinfaltung geschieht, und somit eine noch kleine „paarige“, auf die Atrialfalten beschränkte Metapleuralhöhle stellenweise mit dem Splanchnocöl in der larvalen Wachstumsperiode zeitweise offen in Verbindung steht. Die Angabe von *Gibson* (1909—1910), daß bei jungen *Asymmetron lucayanum* eine solche Kommunikation nahe vorm Hinterende der Metapleuren „apparently“ (scheinbar) bestehe, scheint daher gar nicht mehr befremdlich. Weiteres darüber im folgenden Kapitel.

### 3. Die Metamorphose,

„the later larval development“ von *Willey* 1891, bringt kein Wachstum mit sich und besteht in der Herstellung der Symmetrie, soweit dem Volltier solche eigen ist, also im partiellen, weitgehenden Ausgleich der starken larvalen

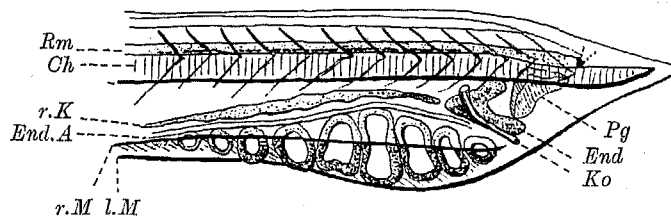


Abb. 73. Vorderende einer Lanzettfischlarve beginnender Metamorphose, von etwa 1½ mm Länge, rechte Seitenansicht. *Ch* = Chorda; *End* = Endostyl (Anlage der Hypobranchialplatte); *End.A* = Endostylarterie; *Ko* = kolbenförmige Drüse; *l.M* = linke Metapleuralfalte; *r.K* = rechte Kiemenanlagen; *r.M* = rechte Metapleuralfalte; *Rm* = Rückenmark; *Pg* = Prioralgrube (Öffnung des linken Entoderm säckchens = späteres Geißelorgan der Mundhöhle). Skizziert nach *Lankester und Willey*.

Asymmetrien, und somit in der Umwandlung in das junge Volltier. Außer *Kowalevsky* 1867 und *Willey* hat besonders *van Wijhe* 1914 Beiträge zur Kenntnis dieser Periode gebracht.

Die Larven können noch pelagisch gefischt werden, meist aber leben sie schon am Grunde und sind daher durch Dredschen von Sand reichlicher zu erhalten (im Sommer).

Wie größtenteils schon *Kowalevsky* fand, erscheinen nunmehr bei vorn noch weit offenem Atrium und anfangs noch sehr großem linkem Mund die Anlagen der zweiten Kiemenpaltenreihe. Sie treten stark rechts auf, dorsal der rechtsventral gelegenen bisher unpaaren Reihe und der mit ihr nach rechts verlagerten, den rechten Rand ihrer Öffnungen begleitenden Endostylarterie. Die 8 neuen Anlagen treten sogleich *alternierend* mit den bisherigen auf und liegen somit über den *Kiemenbögen* oder Zwischenräumen zwischen den Löchern der bisherigen Reihe, im besonderen über den Räumen oder Bögen zwischen der 2. bis 10. Kiemenöffnung, so daß zur ersten ein nach rechts verschobener Partner fehlt. Zuerst erscheinen die 6 vorderen etwa zugleich (nach *Willey* erst Nr. 3 bis 6, dann Nr. 1, dann Nr. 7, dann die 7. als zweite der Reihe und die 8. am

Ende.) Es sind zunächst horizontallängliche Entodermverdickungen (Abb. 73 r.K). Unterdessen beginnt der Mund sich von seinem Hinterende her zu verkleinern.

Sodann, wenn die Mundöffnung nur noch rostral aller Kiemenanlagen liegt, ist von den *linken* („primären“) Öffnungen die erste „verodet“ (geschwunden, sie schwand während Bildung der 7. rechten). Die folgenden 8 sind auf die linke Körperseite hinübergewandert; fernerhin schwanden die hintersten, von hinten beginnend, die allerletzte schon vor der ersten, dann die jener vorangehenden, bis nur noch 9—7 linke Öffnungen übrig bleiben. Die Anlagen der rechten („sekundären“) wurden inzwischen zu Darmtaschen, bekamen gleiche Höhe wie Breite und öffneten sich (Abb. 74) — nicht nach außen, sondern gleich ins Atrium hinein, da dieses inzwischen um die Zeit des beginnenden Kiemenpaltenchwands sich vorn geschlossen und dorsalwärts vervollständigt hat. So kommt es am Ende der Metamorphose zu einem Stadium mit 8, auch 7 oder 9 *symmetrischen* Kiemenöffnungenpaaren, der „critical period“ *Willeys*; alsdann beginnt die folgende Periode (Kapitel 4) mit der Bildung neuer („tertiärer“) Paare am Hinterende der Reihe. — Bei den bis 10 mm langen *Asymmetron*-Larven indessen, die als „*Amphioxides*“ beschrieben wurden, werden in der Wachstumsperiode wohl etwa 27—30 linke Kiemenpalten gebildet und dürfte nach Rückbildung etwa der hinteren 6 die rechte Reihe auftreten (*Gibson*).

Inzwischen traten die *Zungenbalken* auf, vom morphologisch dorsalen Ende vorwachsend und jede Kiemenöffnung halbierend, die „*sekundären Kiemenbögen*“ im Vergleich zu den vorher allein vorhandenen „primären“ oder eigentlichen, d. h. den trennenden Brücken zwischen je 2 Öffnungen. Die Verdoppelung der Kiemenpalten ist anfangs an den rechten vorgeschrittener als an den linken; ja jene lassen nach *Legros* z. T. schon vor ihrem Durchbruch auf dem Stadium der Darmtasche den *Zungenbalken* erkennen.

Die kolbenförmige Drüse und die Mandibularpapille (*Kowalevskys* Tastorgan) verschwanden, erstere gleichzeitig mit der 1. linken Kiemenpalte, nach *van Wijhe* z. T. durch Zerfall ins Cölom (durch die Splanchnopleura hindurch ??).

Der *Mund*, anfangs noch links gelegen, hat sich in der ersten Hälfte der Metamorphose von hinten her äußerst *verkleinert* auf eine ganz enge, vertikale Spalte (*van Wijhe* 1914), in der zweiten Hälfte hat er sich wieder *erweitert*, und zwar nach *rechts* hin bis zur Bildung einer kreisförmigen, symmetrisch transversal gelegenen Öffnung; diese führt also jetzt von vorn in den Darm und liegt ventral eines etwa rostrumartigen vorderen Körperteils, ist also nach vorn überragt nicht nur von der Rostralflosse und Chordaspitze, sondern auch von den vorderen etwa 5 Myotomspitzen und von der *Hatschekschen* Geißelgrube inkl. Räderorgan(anlage), die ja ventral der Neuroporusstelle an der linken Körperseite auftrat und nun, etwa bis unters 2. oder schon 3. Myotom nach hinten gerückt, ventralwärts schaut.

Die besagte, nun transversale Mundöffnung ist, wie schon *Kowalevsky* wußte, die Velumöffnung<sup>1)</sup>, denn die Bodenfläche des „Rostrums“ wird zum „Gaumen“teil der endgültigen Mundhöhle durch Auftreten der lateralen *Wangen*, somit der *endgültigen Mundränder*. Die *rechte* Wange braucht sich vielmehr nicht erst zu entwickeln, sie ist nichts anderes als die bleibende, jetzt nach rechts

<sup>1)</sup> Doch werden wir dies auf S. 642 noch genauer zu präzisieren haben.

gedrückte, ventrale Hälfte (der ventrale Kiel) des dorsal die vordersten Myotome enthaltenden Körperabschnitts. Der soeben hier zur Anschaulichkeit gewählte Ausdruck Rostrum paßte also insofern nicht ganz, als diesem Teil rechts schon gleich eine bis unter die Mundöffnung reichende Wangenhaut anhing, und es erklärt sich, daß die Rostralflosse *dauernd* in die rechte (Lippe und) Wange übergeht (Lippe = Rand der Wange). Die linke Wange wächst allmählich, beginnend etwa um die Zeit der kleinsten Mund-(Velum-)Öffnung, von dorsal herab als „Hautfalte“ vor. Dieser Vorgang soll bei *Asymmetron hectori* (S. 484) im Vergleich mit den übrigen Arten auf unvollendetem Stadium stehen bleiben.

Der Velummund hat auf dem erwähnten *Willeyschen* „kritischen“ Stadium der in jenem Augenblick zum Volltier werdenden Larve 4 zierliche, anfangs breit lappenförmig gewesene Velartentakel. Kurze Cirren oder *Lippententakel* samt ihrem Skelett (s. voriges Kapitel, Abschnitt Histologisches) sind schon vorher in ein wenig größerer Zahl zuerst ventral des noch ziemlich großen linksseitigen Larvenmaules aufgetreten; sie nahmen zu an Größe und Zahl; die anfangs horizontale Reihe ihrer Basalstücke nimmt entsprechend an Länge zu. Hierbei schiebt sie sich (*van Wijhe* 1914) als Ganzes an die Caudalseite des extrem klein werdenden Mundes, bis sie ihn von hinten hufeisenförmig umzieht und somit ihr oberes, vorher caudales Ende nach vorn umbiegend in die werdende linke Lippe eintreten kann. Ihr vorher rostrales, jetzt unteres Ende dürfte etwas weiter nach vorn reichen als das obere und muß bei der beschriebenen Drehung des wieder größer werdenden (Velum-)Mundes in die rechte Lippe zu liegen kommen. So entstehen also der rechte und linke Schenkel des endgültigen Cirren, „kranzes“, der ja *dauernd* ein vorn-oben offenes Hufeisen ist, und der endgültig ventrale Mittelteil liegt auf dem Stadium des extrem verkleinerten Mundes wohl noch ventrocaudal desselben.

In der ersten Hälfte der Metamorphose entsteht auch das *van Wijhesche* *Lippenkanälchen*, und zwar entsteht (*van Wijhe* 1914 S. 54) zunächst eine Entodermrinne am Boden des larvalen Mundes längs den Basalteilen des Cirrenskeletts; nur ihr rostraler Teil schnürt sich ab zu dem daher beim Volltier (S. 537) in der rechten Körperhälfte zu findenden Röhrchen. Wohl seit der Abschnürung endigt er caudal blind, während er rostral eine Öffnung in den Darm noch kurz nach der Metamorphose hat und dann auch diese verliert.

„Der Endostyl“, wie es in der Literatur heißt, besser gesagt: die anfangs >-förmige Anlage der Hypobranchialplatte (bei *van Wijhe* Glandula thyreoidea genannt) kam bei der Verlagerung des Mundes (wohl ohne wesentliche Caudalwärtsverschiebung) hinter das Velum und in die rechte Darmwand, wuchs mit der Spitze caudalwärts (→) zwischen die beiden Kiemenspaltenreihen hinein und gelangte somit beim Linkswärtswandern der „primären“ Spalten in die endgültige ventrale symmetrische Lage wie auch die Endostylarterie. Ihr anfangs dorsaler Schenkel wird somit zur rechten, der anfangs rechte zur linken Hälfte dieser „Flimmerrinne“.

Vom *Geißelorgan* der nunmehrigen, im übrigen ektodermalen *Mundhöhle* liegt die *Hatscheksche* Grube wenigstens am Ende der Metamorphose schon an ihrer definitiven Stelle, gegen die anfängliche etwas nach rechts und

mehr nach hinten verlagert: unterm rechten Chordarand und anliegenden 3. Myotom; auch hat sich von ihr aus (vgl. voriges Kapitel) das „Räderorgan“ zu entwickeln begonnen, *doch noch asymmetrisch*, nämlich zunächst (*van Wijhe* 1914) nur in der rechten Mundwand und nur als ein einziger breiter Lappen. Der Lage nach muß ich annehmen, daß er aus dem in Abb. 68 noch ganz kurzen *ventralen* Schenkel der Grube *G. O* durch ausflachendes Auswachsen hervorging. Der linke (in Abb. 68 dorsale), in der ontogenetisch jüngeren linken Wange, wächst erst am Anfang der folgenden Periode beim Auftreten des 9. Kiementaschenpaares vor. Weiteres darüber also später. — Dies ist der einzige Punkt, in welchem die Metamorphoseperiode noch nicht soviel Symmetrie herstellt, wie beim Volltier vorhanden ist.

Die *Leberentwicklung* beginnt bei etwa auf die Zahl 11 oder 10 reduzierten linken Kiemeneröffnungen (von denen um jene Zeit die 3. bis 7. schon komplett geteilt sind), und zwar dürfte zunächst jene Darmerweiterung, die wir als „Mitteldarm“ oder auch (bisher) als „Magen“ bezeichneten, bemerkbar werden, indem ein Stück hinterm Kiemendarm der Darmboden sich senkt, also eine longitudinale „Leberfalte“ entsteht, was an einer nach vorn scharf begrenzten Stelle beginnt; gleich darauf wächst die hierdurch in der ventralen Darmwand entstehende Stufenwand nach vorn als „Leberprominenz“ zum Leberblindsack aus (Abb. 82 auf S. 623). Am Ende der Metamorphose hat sein vorderes Ende die Region der 8. oder 9. Kiemenspalte erreicht. Von dieser Zeit an weicht er, weiter nach vorn wachsend, dem Kiemendarm nach rechts aus. Wenn *Hammar*, der dies beschreibt, dabei auch eine gleichzeitige, caudalwärts fortschreitende Abschnürung des Blindsacks vom Darm annimmt, so ist das durchaus nicht begründet, denn der Autor nahm als Punctum fixum für seine Messungen den dunklen Darmring und übersah, daß dieser gleichzeitig nach vorn rückt (s. u.), also der Ursprungsstelle des Leberblindsacks sich nähert. — Das *Pankreas* (S. 549) tritt nach *van Wijhe* (1918 S. 9) gleichzeitig mit der Leberanlage auf, und zwar als bei guter Kernfärbung in Totalpräparaten sich scharf abhebender dreieckiger Fleck in der linken Darmwand dicht hinter der Ursprungsstelle des Leberblindsacks. Die meisten Zellen dieser Stelle seien nicht Geißel-, sondern Drüsenzellen.

Die *Subintestinalvene* und die Kiemenerarterie bildeten bis zum Auftreten des Leberblindsacks (begrifflicherweise) ein einheitliches Gefäß (*Willey* 1894 S. 53). Erst mit dem Erscheinen dieses Blindsacks kann sich das Pfortadersystem und muß sich der >-förmige „Sinus venosus“ ausbilden.

Der *dunkle Darmring* rückt nach vorn in seine endgültige Lage. Diese Tatsache oder die Verlängerung des Darmes zwischen Ring und Anus und seine gleichzeitige Verkürzung vor dem Ring könnte lediglich auf dem Materialbedarf des sich weitenden „Magens“ und des auswachsenden Leberblindsacks beruhen. Natürlich werden „Magen“ und Leberblindsack nicht ausschließlich ihren Materialbedarf durch Hineinbeziehung von caudalem Darm decken, aber vielleicht zum Teil, und auf andere Weise wäre die Wanderung des dunklen Ringes schwer zu verstehen. Bei auf die Zahl 11 oder 10 reduzierten linken Kiemenspalten liegt der Ring *über* dem Atrioporus, bei Ende der Metamorphose (8 linke wie rechte Kiemenspalten) *vor* ihm in seiner endgültigen Lage.

Die *atrialen Drüsenstreifen* sind erkennbar wenigstens von der Zeit an, wo das Atrium vorn geschlossen ist (*van Wijhe* 1914 Abb. 49).

Nach *Goodrich* sind auch hinter der noch unpaaren Kiemenlöcherreihe noch einige segmentale *Nephridien* gefunden worden sein, vermutlich zurückgebildeten Kiemenspalten gehörig. Nach *Legros* dagegen bilden die Nephridien obliterierender Kiemenspalten sich mit letzteren gleichzeitig zurück, so daß *Goodrich* vielleicht Nephridien gesehen hat, zu denen die Kiemenspalte erst entstehen sollte (?).

Die *Nephridien der rechten Kiemenspalten* bilden sich erst während der Metamorphose. Der Vorgang scheint besser zu verfolgen zu sein als die wohl sehr rasch vor sich gehende Bildung der linken (s. voriges Kapitel) und wird von *Legros* 1909 mutatis mutandis ähnlich dargestellt wie die oben behandelte Bildung des *Hatschekschen Nephridiums*, denn auch die Kiemenephridien entstehen nach dem Autor zunächst als Cölovorstülpungen, die dann in die Kiemen-

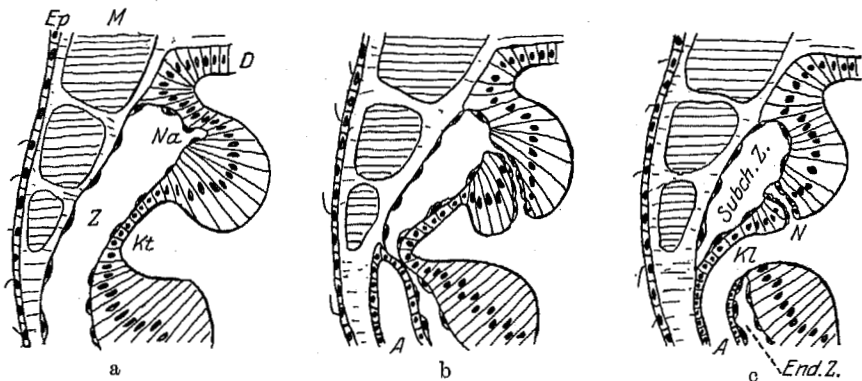


Abb. 74. Entwicklung einer rechten Kiemenöffnung und ihres Nephridiums in drei Stadien a, b und c. Kombiniert nach *Legros* 1909. A = Atrium; End.Z = Endostylecölov; Ep = Epidermis; D = Darm (Epibranchialrinne); Kt = Kiemenloch; Kt = Kiementasche; M = Myotome; N = Nephridium; Na = Nephridiumanlage; Subch.Z = Subchordales Cölov; Z = Cölov.

spalte sich öffnen und vom Cölov sich abschnüren (Abb. 74). Die Solenocyten gehen auch hier aus Cölovemepithel hervor. Vermutlich ist alles dies richtig, obwohl von *Goodrich* 1910 stark in Zweifel gezogen, und obwohl die Lage zu Ekto- und Entoderm von *Legros* nicht richtig erkannt wurde; dies ist ja am Frontalschnitt im allgemeinen kaum möglich (s. S. 570), und nur bei den werdenden linken Nephridien traf *Goodrich* die dortigen für diese Feststellung günstigen Verhältnisse an. Als *Cölovabkömmlinge* müssen wir die Nephridien wohl ansprechen, schon aus den im anatomischen Teil erwähnten Gründen (S. 570).

Die weitere Entwicklung des Cöloms bietet bedeutende Komplikationen. Statt der oben (S. 597) besagten 3 Räume bestehen (*van Wijhe* 1914 S. 38) während der ganzen Metamorphose nur noch 2, da das allgemeine Cölov und die ventrale Rostralhöhle durch Resorption der Scheidewand vereinigt sind zu einer Höhle von der Schnauzenspitze bis zum Anus. Auf der rechten Seite soll sie breit zusammenhängen mit dem Myocölv des 1. Myotoms (*Goldschmidt, van Wijhe*). Hier gedenke ich auch der Angabe von *Gibson*, daß links eine feine Röhre zwischen Rostralhöhle und Splanchnocölv bei *Asymmetron*-Larven zu finden

sein soll. Die Angaben sind aber histologisch noch sehr wenig klar. — Das vorher hufeisenförmige Mundcölov wächst mit seinen beiden Schenkeln während der Verkleinerung des noch linksseitig liegenden Mundes um diesen herum zum Ring und wird somit alsdann, durch die Drehung des Mundes nach vorn, zum *Velicavum*.

Als Anlage der *äußeren Lippenhöhle* findet *van Wijhe* 1914 bei noch links gelegenen Mund ein dünnwandiges Endothelrohr, das der allgemeinen Leibeshöhle subchordal nahe am Dorsalrande des hinteren Mundmuskels noch recht geräumig entspringt und in die Oberlippe des Larvenmundes einbiegt. Ein zeitweilig dicht ventral von ihm verlaufender hochepithelialer „Oberlippenkanal“, der vorher schon auftrat (Abb. 85 O. K.), ein Abschnürungsprodukt des hufeisenförmigen Mundcöloms, „verödet“ und „liefert wohl nur die Bahn“ für die äußere Lippenhöhle, die also dem allgemeinen Cölov entstamme. — Anschluß an die Basalteile des Cirrenskeletts dürfte sie zu dem Zeitpunkte finden, wo dieses mit seinem hinteren, späteren linken Ende in den hinteren Oberlippenteil einrückt (s. o.).

Die *innere Lippenhöhle* entsteht im hinteren Mundrand als ein Fortsatz des Mundcöloms an der Stelle, wo es sich zum Ring schloß. Dieser Cölovfortsatz wird von dem in die Oberlippe fortwachsenden Cirrenskelett mitgenommen. — Die äußere und innere Lippenhöhle wachsen also längs dem Cirrenskelett einander entgegen: *ü. Lh.* | *i. Lh.* — doch muß wohl die innere außerdem auch in umgekehrter Richtung sich etwas verlängern — und entstammen beide *linken* Cölovteilen. — Gegen Ende der Metamorphose trennt sich die *i. Lh.* vom *Velicavum*, zuerst an zwei lateralen symmetrischen Stellen.

Den Anfang des *Pterygocöls* (der Metapleuralhöhle) aus dem allgem. Cölov sahen wir schon oben (S. 601). Noch ist nicht beobachtet, wie es sich von rechts und links her zur Einheit verbindet, was natürlich in der Subatrialfalte (S. 601) geschehen muß, doch wahrscheinlich dürfte es dabei keinen Hohlraum darstellen, sondern nur eine an Zellen und Muskelplatten reiche Masse, denn so ähnlich ist es noch im Anfang der folgenden Periode (s. dort). Ziemlich vorn dürfte es die persistierende Kontinuität mit der äußeren Lippenhöhle dauernd bewahren; denn hier läßt *van Wijhe* 1914 Abb. 43 das *Pterygocölv* auch mit dem allgemeinen Cölov noch weit kommunizieren.

Die Bildung der *Epipterygialhöhle* ist noch nicht beschrieben. Ihr präatriales Septum entsteht nach *van Wijhe* S. 57 „durch Verödung des Atriums zwischen den Taschen  $K_0$  und  $K_1$ “, d. h. zwischen der obliterierenden 1. und der bleibenden 1. 1. Kiementasche.

Nicht schwer zu verstehen ist endlich die Einengung des *peribranchialen Cöloms* auf seine 3 kommunizierenden Bestandteile Epibranchial- (Subchordal)-, Kiemenbögen- und Endostylecölov durch das vordringende Atrium (Abb. 74 A).

Von der *splanchnischen Muskulatur* zerfällt die Kiemenmuskulatur in umher schwimmende Trümmer im Cölov. Die sonstige Endothelmuskulatur des allgemeinen Cöloms ist noch nicht weiter verfolgt. Sicherlich schwindet auch sie größtenteils, doch muß wohl von ihr der Trapezmuskel übrigbleiben. Es schwindet auch der vordere und hintere Mundmuskel sowie der Präoralmuskel (in der ventralen Rostralhöhle); der Velummuskel wird als neu auftretend beschrieben. Über den inneren und äußeren Lippenmuskel fehlt noch nähere Auskunft. —



Eine Eigentümlichkeit der *somatischen* Muskulatur beschreibt *van Wijhe* 1914 S. 52. Während der ganzen Metamorphose habe jedes Myotom mit Ausnahme des 1. (nach des Autors Zählung 2.) auch eine (später nicht bemerkbare) *laterale* oder *parietale* Lage von dünnen Längsmuskelfasern (die also wohl dem lateralen Myocölendothel entstammen müßten). 3 Abbildungen, allerdings histologisch nicht beweisend. Wahrscheinlich liegt hier etwas vor, was im Zusammenhange mit den auf S. 599/600 erwähnten Erscheinungen verstanden werden muß. —

Keinen Zweifel hege ich bezüglich der Angabe des Autors (S. 45), daß „das Epithel der Mundspalte sich ganz so wie das angrenzende Epithel der Epidermis zeigt“. Ist auch nicht klar erkennbar, wie weit nun die *Epidermis* (darum handelt es sich) in den Mundspalt hineinreiche, so sieht man sie doch in des Autors Abb. 23, die ich auf S. 642 als Abb. 85 wiedergebe, auf noch ziemlich frühem Metamorphosestadium schon auf der *Hinterseite des Velarmuskels*, woraus einstweilen genügend verständlich wird, daß das *Velum im adulten Zustande auch an seiner Hinterseite bis genau zur Mündung des Hatschekeschen Nephridiums Epidermis tragen kann* (S. 638/39).

*Gibson* beschreibt an der jungen Atrialfalte einen Kamm aus hohen Epidermiszellen. Auf Sinneszellen dürfte daraus kaum sicher zu schließen sein (starke dortige „Flimmerung“ [wohl richtiger Geißelschlag] wurde oben erwähnt). Vgl. auch S. 593 Fußnote 1!

Die Kiemenspalten haben am Ende der Metamorphose schon unter Bildung von Querbrücken (s. u.) ventralwärts zu wachsen begonnen, womit natürlich auch das Atrium sich dorsalwärts vergrößert.

Entstehung der *Gonaden* s. nächstes Kapitel (der erste Anfang entfällt noch ins Ende dieser Periode).

#### 4. Die postlarvale Wachstumsperiode.

Nur noch wenigens hat der mit beendeter Metamorphose im „kritischen“ Stadium *Willeys* erstandene Jung-Lanzettfisch nachzuholen, um zum Volltier zu werden, dessen Wachstum vielleicht nie ganz aufhört. (Über das endliche Altern und den natürlichen Tod ist nichts bekannt.) Der Übergang zum Volltier ist ein ganz allmählicher ohne aufstellbare Grenze wie bei den bei Teleostiern gebräuchlichen Begriffen Jungfisch (nach beendetem Larvenleben) und Vollfisch.

Wie schon gesagt, ist die Larvenasymmetrie nur noch in *einem* Punkte auszugleichen, um den Symmetriegrad des Volltieres zu erreichen: Der bisher fehlende linke Arm des Räderorgans wächst während des Auftretens des ersten nachkritischen (in der Regel 9.) Kiementaschenpaares vor. Beide Arme wachsen nun stets ventralwärts, während sie nach vorn Ausläufer, die fingerförmigen Figuren *Joh. Müllers*, zu entsenden *scheinen*: in Wirklichkeit rückt der Arm caudalwärts, so daß von ihm die Ausläufer zurückbleiben. Bei 18—20 Kiemenspaltenpaaren ist das Organ etwa vollständig (*van Wijhe* 1914 S. 26).

Die *Epidermis* ist noch nicht sogleich (Abb. 79), aber bei etwa 8 mm langen Tierchen schon höher als in der vorigen Periode und dem endgültigen Zustande sehr nahe. Das *Atrium* hat den blinden rechten caudalen Fortsatz vorgetrieben, aber noch nicht bis zum After, sondern etwa erst halb so weit. Die *Chorda* zeigt

*pro* *Schnittdicke* etwa so viele Kerne wie beim Volltier, denn der in Abb. 75 abgebildete Schnitt ist mit 25  $\mu$  etwa  $2\frac{1}{2}$  mal so dick wie der in Abb. 33, doch liegen die Plattensätze noch lockerer und scheinen noch nicht so viele Elementarplatten zu enthalten wie später. Woher die spätere Vermehrung der Kerne (Zellen) kommt, die übrigens jetzt noch ziemlich gleichmäßige Kernstruktur zeigen, ist nicht bekannt. Die *Rumpfmuskulatur* (der Myotome) zeigt gleichzeitig bei etwa schon 500 Muskelplatten<sup>1)</sup> im Myotom zahlreiche Zellkerne etwa in einem Band längs der Mittellinie des Myotoms (Abb. 76, *Studnička* 1920 Textabb. 7), nahe der Epidermis. Wiederum ist nicht aufgeklärt, woher die offenbare Vermehrung der Kerne gegenüber *larvalen* Stadien kommt. Deutlich liegt jetzt jeder Kern — und nie mehr als einer — samt einer homogenen Masse zwischen 2 Muskelplatten, er dürfte also samt der homogenen Masse (Plasma) deren Bildner sein (vgl. S. 599): Abb. 77. Demnach *entsprechen zwei Muskelplatten zusammen einer Zelle*, was schon *Sumier* annahm und von mir bisher nicht als sicher klargelegt erachtet wurde. Allmählich müssen sodann die Kerne der großen Mehrzahl nach schwinden, und ich glaube jetzt schon zu sehen, daß sie auf die Außenseite rücken, also gegen das Myocöl hin, wo sie wahrscheinlich degenerieren bis zum gänzlichen Schwunde, so daß sich die Muskulatur dann mit *Studnička* als

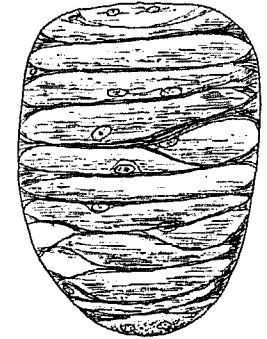


Abb. 75. Dicker Schnitt der Chorda eines 8 mm langen Lanzettfischs; aus Frontalserie (etwas zur Frontalebene geneigter Schnitt).

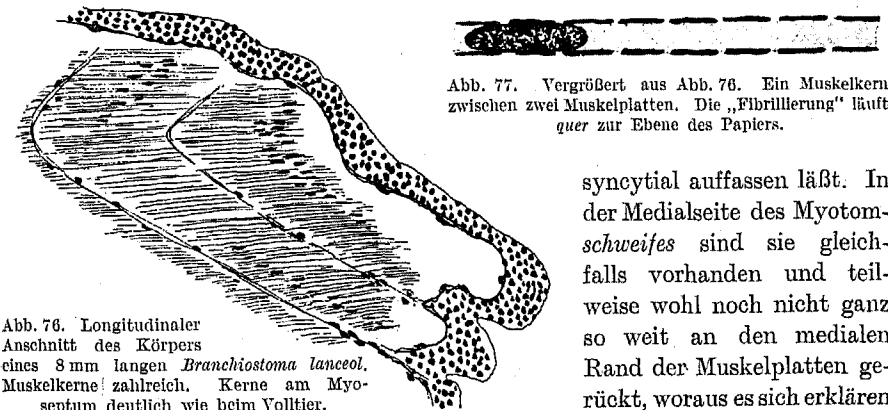


Abb. 76. Longitudinaler Anschnitt des Körpers eines 8 mm langen *Branchiostoma lanceol.* Muskelkerne zahlreich. Kerne am Myoseptum deutlich wie beim Volltier.



Abb. 77. Vergrößert aus Abb. 76. Ein Muskelkern zwischen zwei Muskelplatten. Die „Fibrillierung“ läuft quer zur Ebene des Papiers.

syncytial auffassen läßt. In der Medialseite des Myotomschwefes sind sie gleichfalls vorhanden und teilweise wohl noch nicht ganz so weit an den medialen Rand der Muskelplatten gerückt, woraus es sich erklären könnte, daß man beim Voll-

tier hier an der Medialseite des Myotomschwefes winzige stark tingierbare, offenbar degenerierte Kerne findet, die leicht ein Endothel vortäuschen können. Das *Sclerotom* ist fertig (Abb. 79). Das *Bindegewebe* ist auch an seinen später verdickten Stellen meist noch dünn, doch deutlich sind z. B. die die Aortenwurzeln umfassenden Verdickungen. — Der *Transversalmuskel* ist vollständig,

<sup>1)</sup> Zahlen auf früheren Stadien s. S. 599; das adulte Tier hat nach *Studnička* mehrere 1000 Muskelblätter im Myotom.

wenigstens bei 8 mm Länge auch seine hintere Lippe (S. 506). Seine Septierung bildet sich nun erst allmählich durch Ventralwärts-Vorwachsen der Septen aus der über dem Muskel liegenden kernreichen Bindegewebsmembran und durch ventrales Zusammenwachsen dieser Septen zur Bildung der Kammern (Kästchen), während gleichzeitig die Pterygocölflüssigkeit wohl größtenteils, wenigstens im Medialteil des Atriumbodens (über  $x$  in Abb. 79) aus den Pterygialmuskelplatten unter Sekretionserscheinungen herausstrat. Diese Vorgänge beschrieb ich 1925.

— Am Zentralnervensystem ist die noch geringe Zahl der Becheraugen bemerkenswert (sowie deren vom Volltier abweichende Anordnung, S. 523), es muß also auch das Nervensystem des Lanzettfisches nach der Metamorphose wenigstens anfangs noch in einer gewissen Weiterbildung stehen. Die Kolossalzellen sind schon da. Man sieht daher in Abb. 79 deutlich die ventrale große Rostralfaser, deren erstes Auftreten nicht allzuschwer zu ermitteln sein muß. — Die Lippen- und Velartentakel vermehren sich.

Die Kiemenspalten, am Ende der Metamorphose 8 (7—9) seit ihrer Anlage alternierende Paare bzw. doppelt so viele, wenn man, wie nun und beim Volltier üblich, auch die Zungen als „Kiemerbögen“ zählt, nehmen am Hinterende der Reihen ständig an Zahl zu und verlängern sich sämtlich nach (hinten-)unten wie demgemäß auch das Atrium und seine Hülle und in ihr die Myotomschweife. Jede neue Kiemenspalte ist also anfangs wieder ein kleines Loch ins Atrium hinein, sie wird auf diesem Stadium durch einen von oben hineinwachsenden Zungenbalken halbiert und verlängert sich dann ventrocaudalwärts, wobei in bestimmten Intervallen die Querbrücken oder Synaptikel stehenbleiben. Abb. 78 zeigt nach den Ermittlungen von Lönnerberg S. 138 in 2 Stadien (von verschiedenen Individuen), wie sich dabei die Skelettstäbe und die Spengelschen „Bügelstücke“ (*Bg*) entwickeln, sowie daß die Skelettstäbe der Hauptbögen aus je zweien zu einem verschmelzen, und daß die Arkade und der

Abb. 78. Die Skelettanlagen der zwei hintersten Kiemenspalten ( $n-1$  und  $n$ ) von *Branchiostoma lance* in zwei verschiedenen Stadien A und B (entnommen zwei verschiedenen Individuen). Umgezeichnet nach Lönnerbergs Texttab. 8.

so gleich einheitliche Zungen-Skelettstab als Fortsatz des hinteren Stabes des vorangehenden Hauptbogens entstehen. — Ein „Vestibulum pharyngis“ besteht am Anfang der postlarvalen Wachstumsperiode noch nicht, sondern die vordersten Kiemenspalten sind da noch gänzlich unverschlossen (*van Wijhe* 1914 Abb. 35). Sicher rückt der partielle Verschluss von oben nach unten-hinten vor.

Natürlich muß auch fortan an jeder neuen Kiemenspalte ein Nephridium entstehen, so daß auch an Volltieren noch die Ontogenese der Nephridien sich untersuchen lassen muß, was denn auch schon *Boveri* (1842) begann.

Der anfangs sehr kleine (S. 605), dann allmählich sich verlängemde (Abb. 82) Leberblindsack dürfte bei etwa 8 mm langen Tierchen eine besondere Funktion haben, denn ich finde ihn an drei solchen von Neapel vom September 1925 übereinstimmend verändert: Er ist teilweise bis ganz solid und von offenbar degene-

rierenden Zellenmassen erfüllt, die seiner Wand entstammen und auch ins Darm-lumen hineingelangen; seine schmal zylindrischen Epithelzellen werden vollständig ins Lumen ausgestoßen, wobei sie sich abkugeln, blaß, trüb und vakuolisiert werden und der Kern zu einem kleinen, stark färbaren Körperchen wird, das meist einer hellen Vakuole anliegt. Im extremsten Falle hat diese Veränderung das ganze Blindsackepithel ergriffen und reicht in einen Teil des Epithels des „Magens“ (besser Mitteldarms) hinein. Mitosen, die auf gleichzeitige Regeneration des Epithels hindeuteten, sind um diese Zeit nicht vorhanden.

Wohl durch Zunahme von Bindegewebssubstanz hat sich die ventrale Rostralhöhle wieder vom allgemeinen Cölo abgetrennt und ist sie auf ihr endgültiges kleines Maß eingeschränkt. Auch die übrigen Cöloverhältnisse sind bei 8 mm Länge schon in allem Wesentlichen wie beim Volltier, insbesondere das „Kopfcölo“ (S. 597 Fußnote 1) und die Epipterygialhöhle und die beiderseitige Verbindung zwischen ihr und dem Endostylcölo

Ununtersucht ist u. a. noch die genauere Histogenese der Hautkanäle (Anfangsstadium in Abb. 70, fernerhin scheinen nach den Befunden bei „*Amphioxides*“ und [*Andrews*] bei *Asymmetron lucayanum* Beziehungen zu den Flossenkästchen zu bestehen, die aber noch näherer Aufklärung

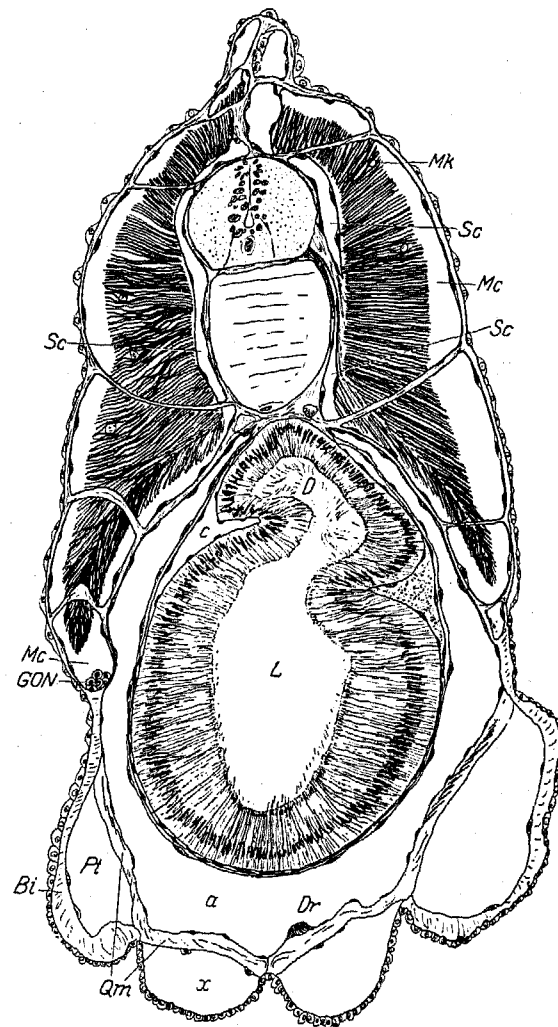


Abb. 79. Querschnitt eines am Ende der Metamorphose stehenden Lanzettfisches im Bereich des Übergangs zwischen Darm (D) und Leberblindsack (L). Das Stadium ist das gleiche wie *Boveri*s Abb. 1, 1892 und zeigt weiter vorn das Atrium nach oben hin noch ebenso unvollständig wie dort. GON = Gonadenanlage im ventralsten Myocöl Mc. Mk = Muskelkerne. Mc = Myocöl. Sc = Sclerocöl (den motorischen Nerven umscheidend). Pt = Pterygialhöhle. Qm = Quermuskel. Bi = Bindegewebe der Atrialfalte (Peribranchialfalte). c = Cölo. a = Atrium. Dr = ektodermale Drüsenstreifen. x = künstlich erweiterter Raum. Aus Franz 1925.

bedürfen) sowie die Entstehung der retroatrialen Cölokanälchen. An genügendem Material muß herauskommen, ob und inwieweit sie bei erst halbentwickeltem Atrialcölo schon vorhanden sind.

Endlich fällt die besonders durch *Boveri* geklärte Entwicklung der Gonaden bei *Branchiostoma* größtenteils in die postlarvale Wachstumsperiode; bei *Asymmetron* allerdings, wo sie ja auch früher reifen (*Franz* 1922), beginnt sie nach *Goldschmidt* und *Gibson* schon in der larvalen Wachstumsperiode. Ihre erste sichtbare Anlage, die *Boveri* (1892) bei 5 mm langen Tieren fand und *Zarnik* (1905) schon bei 3 mm langen Tieren gefunden haben will, fällt bei *Br. lanceolatum* zweifellos in die Metamorphoseperiode und ist ein kleines Keimlager im ventralsten Myocölothel an der vorderen Ecke eines jeden Myotomschweifs. So zeigt sie auch noch Abb. 79, natürlich nur auf einer Körperseite (*GON*), da ja die Myotome alternieren, und (nach *Boveri*) Abb. 80 a. Nachdem sie, wahrscheinlich durch das Längenwachstum des Myotomschweifs und seiner Endothelhülle, ein wenig relativ emporgerückt ist (Abb. 80 b), wird sie unter Erlangung eines virtuellen Lumens (Abb. 81) in das vorangehende Myocöl vorgestülpt, bald



Abb. 80. Totalpräparat zweier Gonadenanlagen a und b, Lateralansicht; b etwas vorgeschrittener als a. Nach *Boveri* 1892.

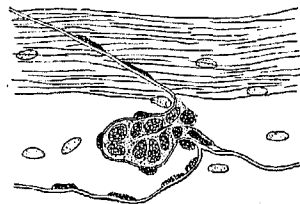


Abb. 81.

Abb. 81. Eine von ihrem Muttermyotom ins vorangehende sich vorstülpende Gonadenanlage. Nach *Zarnik* 1905.

darauf abgeschnürt; das virtuelle Lumen wird später zur Keimhöhle, die also ein Derivat des Muttermyocöls ist. Ganz abgeschnürt wird die Gonade jedoch nie, sie käme ja sonst zum Flottieren, vielmehr behält sie eine in Abb. 81 nicht sichtbare *mediale* Befestigung an der hyposomalen Lamelle, denn längs letzterer schiebt die Keimzellenmasse sich ins vorangehende Myocöl vor und trennt sich dann auch von ihr zwar weitgehend, aber an einer Stelle, dem damit entstehenden *Nabel*, nicht. Das hier eintretende Blutgefäß wird gleichzeitig sichtbar. Bald darauf wird nach *Zarnik* ♂ und ♀ daran zu unterscheiden, daß nur dem *Hoden* indifferente Zellen neben den großkernigen Urkeimzellen fast ganz fehlen. Dann kammert sich bei immer noch sehr kleinen, etwa 18 mm langen Tieren die *Genitalkammer* vom Myocöl ab durch Bildung einer Falte der medialen Myocölwand, die wie vom herabwachsenden Myotomschweif mitgeführt oder, ihn begleitend, von oben nach unten gegen die untere Myocölwand vorwächst und wieder mit der hyposomalen Lamelle verwächst.

Nach *Zarnik* (S. 267) kommt dieser Faltenbildung eine andere entgegen, indem der durch die Bildung des Peribranchialraumes zu dem großen Umweg über die ventrale Myotomkante gezwungene Nervus visceralis an dem rascher als er wachsenden Myotom eine Einschnürung der Myocölwand hervorruft. Später wird nur beim Ovarium die Narbenportion von der Keimdrüse i. e. S. frei durch Eindringen der Reifungshöhle, eines Fortsatzes der Genitalkammer (*Zarnik* 1905, S. 283). Für alles Weitere verweise ich, da es mehr spezielle Bedeutung hat und ich aus eigenem Urteil nichts beibringen würde, auf die Arbeiten von

*Boveri* 1892 und *Zarnik* 1905. Nur sei aus letzterer noch erwähnt, daß am Ovarium sich von der „sekundären Keimhöhle“, die wir *Reifungshöhle* nannten, zuerst nur der *ventrale* Teil bildet, der dann durch entsprechendes Wachstum der Gonade sich rund herum um den Nabel ausdehnt.

## V. Morphologische Überblicke.

### 1. Zur Topographie.

Die Beschreibung der einzelnen Organsysteme ergibt noch kein Bild von Lagezusammengehörigkeiten. Selbst beim eigenen Studium eines Systems am Objekt verliert man diesen Überblick leicht, und ich hätte z. B. lange Zeit nicht auswendig sagen können, wie die Geißelgrube des Gaumens zu den vordersten Becheraugen, oder wie die ersten Kolossalzelle zum Velum liegt.

Um solche Übersicht zu erleichtern, die doch eine Forderung der Totalität ist, sei hier einiges zusammengestellt.

Allbekannt ist die Einteilung des Lanzettfischkörpers in die präatrioporische, postatrioporische und postanale Region und die Ausdrucksweise, daß dieses Tier einen Kopf „nicht hat“. Wird vom „Kopfgebiet“ gesprochen, so bezieht sich das auf die dem Wirbeltierkopf homologen Bestandteile, die, mit Einschluß des Kiemendarms, zum Teil allerdings stark in Rumpfteile hineingeschoben erscheinen. Nehmen wir aber das Wort „Kopf“ zunächst im gewohnheitsmäßigen Sinne wie bei Tieren überhaupt, verstehen wir darunter einen *vorderen* Körperteil, der vom übrigen Körper *einigermaßen abgegrenzt* ist, der den *Mund*, eine *Mehrzahl von Sinnesorganen* und eine *bevorzugte Ausbildung des Nervensystems* hat sowie bei bohrenden Tieren ein zum Einbohren geeignetes *rostrumartiges Vorderende*, so können wir einen solchen „Kopf“ oder doch *Kopfteil* auch beim Lanzettfisch ziemlich gut umgrenzen, und er reicht bis zum von außen durchscheinenden Velum (vgl. Abb. 31 auf S. 501) einschließlich desselben.

Dieser Teil des Lanzettfisches, mit der dem Einbohren angepaßten (S. 512) Rostralflosse, bis zur Außenspitze des 7. Myotoms hat u. a. folgende Besonderheiten:

a) am *Darmtraktus*: er umfaßt die *Mundhöhle* und deren hintere Wand, das *Velum*, und alle diese Teile sind mit *Ektoderm* ausgekleidet bzw. überzogen, erst an der hinteren Grenze des Velums beginnt das Entoderm. Nur das Geißelorgan in der Mundhöhle mit seinen Bestandteilen Geißelgrube (rechts subchordal, stark schleimbereitend) und Räderorgan (fingerförmige Figuren) ist gleichfalls entodermal.

b) Am *Nervensystem*: Die Rostralflosse enthält die einzigen bipolaren Ganglienzellen des Lanzettfisches in den *Quatrefagesschen* Körperchen. Das Rückenmark enthält vorn das Stirnbläschen, dahinter unregelmäßige ventrikelartige Räume und, etwa bis zum 3. Myotom, die „großen Dorsalzellen“, auf denen vermutlich die größere Reflexerregbarkeit der isolierten Vorderhälfte eines Lanzettfisches im Vergleich zur Hinterhälfte beruht, dahinter die mächtigste Ausbildung der „Vorderhorn“- und „Hinterhorn“-Zellsäule sowie die mächtige vorderste Kolossalzelle und die ihr folgenden Kolossalzellen bis zur relativ mächtigen vierten, welche über dem Velum liegt. Da die Grenze des „Kopfteils“ nicht ganz scharf sein kann, sondern immer etwas willkürlich bleibt, wird man auch noch die kurz hinter das Velum fallende 6. Kolossalzelle hinzurechnen dürfen, welche die zweitgrößte von allen ist.

c) *Sinnesorgane*: Im Zentralnervensystem das *Infundibularorgan* (*wahrscheinlich* sensorisch) und die Becheraugen; letztere reichen zwar weit über den „Kopfteil“ hinaus bis in den Schwanzteil des Tieres, doch findet sich hier vorn zunächst jene deutliche Vierergruppe, die Abb. 31 zeigt, und dahinter die dichteste Anhäufung. An Hautsinneszellen ist die Rostralflosse reich. Endlich entfallen sämtliche Mund-Sinnesknospen auf den Kopfteil im hier gebrauchten Sinne des Wortes, nämlich diejenigen der Cirren, des Velum-Innenrandes und der Velartentakel. Sinneszellen, die nicht in den „Kopfteil“ fallen, sind nur die Becheraugen des übrigen Rückenmarks und die Sinneszellen der übrigen Körperoberfläche, letztere ganz sicher nur in der Schwanzflosse nachgewiesen. (Außerdem ist mit vielen sensiblen Nervenendigungen zu rechnen.)

Das *Blutgefäßsystem* enthält im „Kopfteil“ den großen asymmetrischen *Glomus*. — Ziemlich genau in einem Querschnittsbereiche, in welchem des 3. linke Myotom an die obere Chorda und das Rückenmark rührt, das ist etwa  $\frac{1}{2}$  Myotombreite hinter den

Grenzen des oberen Schenkels des 3. Myotoms in Abb. 31, weil er sich auf den vorangehenden (der untere Schenkel dagegen auf den nächstfolgenden) lehnt, liegen untereinander: das hintere Ende der großen Dorsalzellen, die 4 vordersten Becheraugen und die Geißelgrube des Gaumens. Etwa 1 Myotombreite dahinter liegen untereinander: die vorderste Kolossalzelle und der hohe Reichtum an Becheraugen des 4. Myotoms.

NB. Da vor dem 1. Myotom 2 sensible Nerven jederseits entspringen, einer am Stirnbläschen vorn-ventral und einer (der oft gedoppelt ist) hinter dem Stirnbläschen latero-dorsal, so liegt hinter jedem  $n$ -ten Myotom der  $n + 2te$  „sensible“ (strenggenommen gemischte) Nerv. Dagegen an jedem  $n$ -ten Myotom der  $n$ -te motorische Nerv. —

Von der übrigen Körpereinteilung ist es wesentlich, daß das Atrium über den Peribranchialraum hinaus mit einem rechtsseitigen Blindsack bis zum After reicht (so bei *Br. lanceolatum*; nicht bei allen Arten ebenso) und daß es bis zum *Atrioporus* folgende Bestandteile des Darmtrakts wohl bei allen Arten enthält (s. Abb. 2): 1. Vestibulum pharyngis, 2. Kiemendarm, 3. „Oesophagus“ (von der letzten Kiemenspalte bis zur Ursprungsstelle des Leberblindsacks), 4. den „Magen“, „Mitteldarm“ oder erweiterten Darmteil, zum Teil von gleicher Funktion wie der ventral-vorn nach rechts abgehende Leberblindsack, 5. den dunklen Darmring (Iliocolonring), 6. den Anfangsteil des Enddarms. — Der Enddarm erreicht weiter hinten den nicht eigentlich links, sondern in der linken Körperhälfte rechts gelegenen Anus ohne Herabziehung seines Bodenteiles.

Der „Sinus venosus“, die Umbiegung der auf der Leber nach hinten ziehenden Lebervene nach vorn in die Endostylarterie, liegt am Übergangsteil zwischen dorsaler Leber- und ventraler Darmwand.

## 2. Die Metamerien der Akranier.

Nach den Begriffsbestimmungen von „Metamerie“, „Pseudometamerie“, „Histomerie“ usw. in *Plates Allgemeiner Zoologie und Abstammungslehre* Bd. I, S. 145 wäre der Lanzettfisch ein metamerer Tier noch nicht, sondern ein pseudometamerer, denn ihm fehlt eine äußere Gliederung, die der inneren entspräche und bei Reptilien und Fischen durch Schuppenreihen ausgeprägt sein kann. Schon die Vergleichung mit Wirbeltieren jedoch legt es auch für *Plate* nahe, dem Lanzettfisch *Metamerie* nachzusagen, zumal eine Mehrzahl sich wiederholender Organe miteinander gleichzählig ist infolge ontogenetischer Abhängigkeit voneinander. Von allen diesen sind zugleich die rechten mit den linken alternierend und ist stets das rechte gegenüber dem linken um  $\frac{1}{2}$  nach hinten verschoben.

Die ontogenetisch zuerst und anscheinend sogleich alternierende Metamerie der Akranier ist die der *Myotome*. Die ihnen gleichzähligen metameren alternierenden Organe sind (zum Teil nicht allenthalben ausgebildet, vereinzelte stellenweise von der Gleichzähligkeit abweichend): die Sclerocölien als Bestandteile des Myotoms; die Myosepten, die dorsalen Spinalnerven, die motorischen Spinalnerven, die Gruppen von dorsalen mittelgroßen Ganglienzellen (S. 522), die Kolossalzellen, die Gruppen der Becheraugen; die Dorsalarterien, die Septalarterien, die metameren Quervernen oder Ductus Cuvieri; die ventralen Bindegewebsundichten (S. 513); die Gonaden und ihre Blutgefäße; endlich die Kiemenspalten und ihre Nephridien bis zur Metamorphose.

Bei der späteren Zusammenschiebung verliert sich die Übereinstimmung zwischen Myo- und Branchiomerie, aber das Alternieren der Kiemenspalten samt den zugehörigen Nephridien bleibt. Die Branchiomerie wird natürlich auch allen Hilfstteilen der Kiemensbögen und der Nephridien zuteil: den Zungenbalken, den Kiemengefäßen und Arkadenbuchten (je *Hauptbogen* zwei), den Kiemenerzen, den Glomeruli, den Endostylarplatten.

Ferner haben einige Bestandteile je eine Metamerie für sich, worin sie also mit der Myomerie und miteinander nicht gleichzählig sind: die Radiärfaserschlenkel des Rückenmarks, die Chordazähne, die Kammern des Transversalmuskels, die Flossenkammern und -strahlen, wahrscheinlich die Querverbindungen der „paarigen Aorta“. Diese Metamerien kann man die *Pseudometamerie* des Lanzettfisches nennen.

Die übrigen Bestandteile des Lanzettfisches sind ohne Metamerie. — Ob wir in vorderen Cölobbestandteilen eine versteckte primäre, homomyomere Metamerie erkennen müssen, ist eine andere Frage (s. Kapitel Homologisierung).

## 3. Die Asymmetrien der Akranier.

Die Asymmetrien der Akranier lassen sich einteilen in:

1. Die *alternierende* Asymmetrie, soeben behandelt, ontogenetisch mit den ersten Myotomen beginnend, endgültig auch die Hinterfläche des Velums ergreifend (Abb. 45). (Auch an der auf S. 561 erwähnten Cölobbrücke ausgeprägt.) Am 1. Myotom ist das Alternieren nur *wenig* ausgeprägt.

2. Sonstige *larvale* Asymmetrien und deren Nachklänge.

a) Asymmetrisch auftretend, nicht zu vollem Ausgleich kommend:

$\alpha$ ) Der *Mund* mit Mundcölo, Cirrenkranz und vergänglicher Mundpapille tritt *links* auf. Er kommt zwar während der Metamorphose als Velum, Velicavum, innere Lippenhöhle und Cirrenkranz in symmetrische Lage zur Mediallinie, aber seine Innenseite, vielleicht auch der gesamte Cirrenkranz und sicher das ganze Velum behalten ausschließlich von links kommende Innervation. — Die kolbenförmige Drüse tritt asymmetrisch von rechts nach links ziehend auf und schwindet. — Das *van Wijhesche* Lippenkanälchen tritt im links gelegenen Mund vorn auf und gerät nach rechts. — Das linke Entodermsäckchen tritt, wie der Name sagt, links auf (es hat um diese Zeit dem Aussehen nach einen Partner im rechten), und sein Derivat, das Geißelorgan der Mundhöhle, gerät in eine etwas stärker die rechte Seite betonende Lage (Geißelgrube rechts subchordal, rechter Arm des Räderorgans länger als der linke). — Noch nicht völlig geklärt ist die Entstehung der Asymmetrie des vorderen Pterygocöls, Epipterygocöls und Pterygialmuskels: wesentlich die *linken* Bestandteile setzen sich in die symmetrische äußere Lippenhöhle und äußere Lippenmuskulatur fort, und es muß auch dies mit der anfänglichen Linkslage des Mundes zusammenhängen.

$\beta$ ) Dorsolaterales Längsbündel des Rückenmarks s. S. 522. (Vermutlich schon bei der Larve rechts stärker als links, wenn beim Volltier so.)

b) Asymmetrisch auftretend, zu voller Symmetrie gelangend:

$\alpha$ ) Mund, Mundcölo, Cirrenkranz, äußere Lippenhöhle: eben behandelt.

$\beta$ ) Das rechte Entodermsäckchen wird zur symmetrischen medialen ventralen Rostralhöhle, wahrscheinlich infolge der Drehung des Mundes.

$\gamma$ ) Die beiden Kiemenspaltenreihen (und somit Kiemensbögen) treten in offener Lagekorrelation zum linken Munde rechts auf (die linke Reihe erst ventral, dann nach rechts rückend) und gelangen zu voller Symmetrie, abgesehen von der Ausbiegung des Kiemendarmes vor der Leber. Ihr gleichfalls aus Asymmetrie zur Symmetrie gelangendes Gefolge sind die Kiemennephridien, die Endostylarterie, überhaupt der Endostyl (Abb. 74c), die Hypobranchialplatte (Abb. 68 Hp). Auch die Atrialfalten und das werdende Atrium sind infolge der Kiemenspaltenwanderung anfangs asymmetrisch und gelangen zu voller Symmetrie mit Ausnahme der zwei vordersten Zipfel des Atriums.

$\delta$ ) Infundibularorgan s. S. 596.

c) Asymmetrisch auftretend, in loco asymmetrisch bleibend:

$\alpha$ ) Die linke Wange; sie wird gleichzeitig zum Partner der rechten (s. d,  $\alpha$ ).

$\beta$ ) Das *Hatscheksche* Nephridium (links).

$\gamma$ ) Der Glomus (rechts).

$\delta$ ) Der After (links).

e) Die spiralförmige Asymmetrie der Becheraugen dürfte schon im Larvenstadium vorhanden sein, obwohl es noch nicht erwiesen ist.

d) Symmetrisch auftretend, asymmetrisch werdend:

$\alpha$ ) Die rechte Wange; sie bleibt in Verbindung mit der medialen Rostralflosse und erhält einen Partner in der linken (s. c,  $\alpha$ ).

$\beta$ ) Der Neuroporus (rest) an Stirnbläschen und Epidermis.

3. *Postlarvale* Asymmetrien. Ihr Anfang fällt zum Teil schon ins Larvenleben, doch wurzeln sie wohl nicht in den Bedingungen des Larvenlebens, sondern sind wahrscheinlich Erfordernisse des Volltiers allein.

a) Symmetrisch auftretend, asymmetrisch werdend:

Der Leberblindsack (Beginn in der Metamorphose); zieht geringe Asymmetrie des Kiemendarms und des Blutgefäßsystems nach sich: Sinus venosus leitet das Blut von rechts nach links.

b) In loco asymmetrisch auftretend:

α) Das Atrialcoecum (rechts): es bedingt Linkslage der Aorta abdominalis und leicht, in Verbindung mit der Linkslage des Afters, die geringe Asymmetrie zwischen der rechten und linken hinteren Vena lateralis.

β) Die *eigene* Asymmetrie der Atriocöломtrichter und des Trapezmuskels. Die Entstehungsweise dieser Asymmetrie ist zwar unbekannt, vermutlich aber ist sie an dieser Stelle zu nennen.

γ) Rechts-Ausbiegung der Schwanzflosse am After.

δ) Eine häufige geringe Asymmetrie der Gonaden von *Branchiostoma* zugunsten der rechtsseitigen (Abb. 58). (Beginn der Gonadenentwicklung am Ende der Metamorphose.)

ε) Die Charaktere der Gattung *Asymmetron*: Gonaden links fehlend, nur rechts vorhanden (Entstehung in der larvalen Wachstumsperiode), rechtes Metapleurum mit der Präanalflosse verbunden.

Besonders für *didaktische* Zwecke mag noch folgende Übersicht eine Hilfe sein. Einiges wird in ihr bewußt übergangen.

Die *bedeutendsten Asymmetrien des Volltiers*, zusammengefaßt, sind folgende, von vorn nach hinten:

1. Neuroporusrest links (mit Geißelgrube in der Rostralflosse).
2. Der Mund, obwohl symmetrisch, hat engere Beziehungen zur linken als zur rechten Körperseite durch:
  - a) das Ausbiegen der Rostralflosse zur rechten Lippe hin,
  - b) die ausschließliche von linken dorsalen Spinalnerven besorgte (auch motorische) Innervation der Mund-Innenseite und des Velums,
  - c) den Übergang des ganzen äußeren Lippenmuskels und seiner Cöломhöhle in die linke subatriale Muskulatur und Cöломhöhle,
  - d) das nur links vorhandene, dicht hinterm Velum in den Darm mündende *Hatschek*-sche Nephridium.
3. Die Rechts-Lage der Geißelgrube des Gaumens dürfte sich erklären durch einen Zug, den der Mund in seiner ontogenetischen Wanderung von links nach medial ausübt.
4. Leberblindsack rechts.
5. After links, Schwanzflosse an ihm nach rechts ausbiegend:
6. Im ganzen Körper: die alternierende Asymmetrie der homomyomeren und branchiomeren Organe, Verschiebung der rechten gegenüber den linken nach hinten um  $\frac{1}{2}$ .

Die *bedeutendsten Asymmetrien der Larve* sind folgende:

1. Verlegung des anfangs medialen Neuroporus nach links,
2. Der Mund tritt an der linken Seite auf und dreht sich in Mediallage.
3. Die Geißelgrube des Gaumens tritt links subchordal auf als Öffnung eines Entodermisäckchens und wandert nach hinten und rechts.
4. Der After tritt links auf.
5. Von den Kiemenspalten tritt zuerst die linke Reihe, und zwar ventral auf und wandert nach rechts; dann tritt über ihr die rechte auf. Bei 8 Kiemenspalten jeder Reihe wird deren Symmetrie gleichzeitig mit der des Mundes hergestellt (Metamorphose). Die folgenden Kiemenspaltenpaare treten alternierend-symmetrisch auf.
6. Die Rechts-Lage des Leberblindsackes entwickelt sich mit seiner Längenzunahme mit Ende der Metamorphose.
7. Das Alternieren der Myotome sowie das der Kiemenspalten beginnt mit ihrem ersten Auftreten.

#### 4. Variabilität und Zellkonstanz.

Die Variabilität jeder Lanzettfischspezies ist nicht gering. Bei jeder wechselt die Zahl der Myotome, die Lage des Atrioporus und Afters in der Myotomenreihe individuell. Gelegentlich können 2 Myotome nur einen gemeinsamen Schweif haben (z. B. in Abb. 6). Weiterhin sind viele Variationen und Abnormitäten im Verlauf peripherer Nerven bekannt, sodann solche an den Blutgefäßen, ferner — zum Teil als Hemmungsbildungen — an den Kiemenspalten und den Gonaden. Seltene Varianten sind das Fehlen der rostralen Geißelgrube bei *Br. lanceolatum*, abnorme Lage der Nierenöffnungen bei dieser Spezies, eine 2. Öffnung

der *Hatschek*'schen Nephridiums u. dgl. m. (z. B. wechselndes Verhalten der Chordaspitze, S. 508). Alle diese Variabilität mit Ausnahme derjenigen der peripheren Nerven und etwa der verlagerten Nierenöffnungen verlangt zweifellos eine entsprechende Variabilität der Zellenzahl.

Im übrigen wäre wegen der an sich sehr hohen Zellenzahl eine etwaige Zellkonstanz irgendeines Teils sehr schwer nachzuweisen, ein Urteil über das Maß der cellulären Variabilität kaum zu gewinnen. Der Lanzettfisch steht hierin nicht nachweislich anders da als die *meisten* Tiere.

Nur von seinem *Nervensystem* ist in dieser Hinsicht Besonderes zu sagen. Einerseits hat es die Eigentümlichkeit, beim jungen Lanzettfisch nach der Metamorphose noch nicht histologisch fertig zu sein, wie die Zahlzunahme der Becheraugen zeigt, während sonst bei den Wirbeltieren die Annahme begründet ist, daß die Nervenzellen mit Beginn des selbständigen Lebens vollzählig fertig sind<sup>1)</sup>. Wohlgermerkt, eine *Vermehrung* der Nervenzellen oder das Auftreten von Mitosen im Zentralnervensystem ist beim Akranier nach der Metamorphose, vielleicht schon nach der larvalen Wachstumsperiode auch nicht erweisbar; immerhin eine noch fortschreitende Ausdifferenzierung. — Andererseits zeigt sich an den Becheraugen eine gewisse relative *Zahlkonstanz*: die vordere Gruppe enthält schon beim jungen *Br. lanceolatum* gewöhnlich vier Becheraugen. Ist nun ausnahmsweise eins mehr oder eins weniger vorhanden, so wissen wir nach oben Gesagtem nicht, ob die Bildungszellen vermehrt bzw. fehlend sind, oder ob nur Unterschiede der Ausdifferenzierung vorliegen. Vor allem aber läßt sich eine gewisse Zellkonstanz im Nervensystem den *Kolossalzellen* nicht absprechen: wenigstens die vorderen 6 derselben wurden bisher immer in gleicher Zahl und fast gleicher Lage sichergestellt.

Die Zellkonstanz der Kolossalzellen kann wohl wiederum keine absolute sein, sondern dürfte unzweifelhaft mit der Zahl der Myotome variieren — jedoch wohl besonders in dem mittleren Körperbereiche, wo sie am kleinsten sind und ihre Auffindung am schwierigsten, vielleicht ihre Unterscheidung von Commissurganglienzellen zum Teil prinzipiell unmöglich ist, wohingegen etwa die vorderen 6 sehr regelmäßig immer wiederkehren. Hinwiederum sieht es mir fast so aus, als ob die Zellkonstanz sich auch auf andere Zellen des Zentralnervensystems erstreckte. Bei der Prüfung, ob von den *großen Dorsalzellen* die vordersten, welche am leichtesten jedesmal wiederzufinden sein müßten, immer in gleicher Lage zu finden sind, kam ich zwar noch nicht zum Abschluß, aber ich würde es nicht sicher verneinen, sondern für möglich erachten. Die frühere Angabe, daß die unregelmäßigen Ventrikelräume hinter dem Stimbläschen zwischen den großen Dorsalzellen individuell variieren, halte ich nicht mehr für sicher, da wechselnde Konservierungsart viele Unterschiede hervorruft. Nicht zum wenigsten aber scheint es mir bis jetzt *wahrscheinlich*, daß auch vereinzelt *Commissurganglienzellen* eine Konstanz relativ unschwer nachzuweisen sein wird, denn die in Abb. 16a über der Kolossalzelle *Kz* liegende schmale *gebogene* Commissurzelle sowie die dort unter *Kz* liegende *große* Commissurzelle glaube ich schon oft genug gesehen zu haben, um ihr regelmäßiges Wiederkehren vermuten zu dürfen.

Sichere Feststellungen dieser Punkte verlangen eine eigene Arbeit an einer gewissen Mehrzahl von ganz gleichartig zu behandelnden Tieren. Die Nervenzellen sind als solche kein günstiges Objekt, da sie leicht schrumpfen und so gut wie nie vollständig bis in ihre letzten Verzweigungen zu erkennen sind, geschweige denn in einem Schnitt. Eine planmäßige Untersuchung aber würde einiges ermitteln können.

Natürlich könnte man hinzufügen, die Konstanz der Kolossalzellen sei nicht verwunderlich. Bei ihrer Größe sind es einzellige *Organe*, die eben nicht fehlen oder gedoppelt auftreten können. Mit Kolossalzellen im Nervensystem anderer Tiere ist es gewiß nicht anders, z. B. hat *Malapterurus* stets eine paarige riesige elektrische Zelle im Halsmark, ohne wohl im übrigen ein zellkonstantes Tier zu sein, ebenso dürften die Teleostier im allgemeinen eine paarige *Mauthnersche* Zelle im Anfange der Oblongata haben. Auch könnte man weiter vermuten, die wahrscheinliche Konstanz benachbarter Commissurganglienzellen hänge von den Kolossalzellen ab, die Kolossalzellen verlangen, induzieren oder „organisieren“ (*Speermann*) neben sich eine bestimmte Zahl Zellen bestimmter Form; wie auch jede Sehzelle

<sup>1)</sup> In der *Retina* sind auch postembryonal noch Mitosen zu finden, wenigstens bei sehr jungen *Fischen*.

neben sich eine becherförmige Pigmentzelle verlangen dürfte. Immerhin ändert das nichts an der Tatsache der bis zu gewissem Grade vorhandenen Zellkonstanz.

Dem *Branchiostoma* ist also in vieler Hinsicht Zellkonstanz nicht nachzuweisen, in mancher Hinsicht ist sie an ihm undenkbar, am Nervensystem aber dürfte sie etwas weiter reichen, als bisher sichergestellt.

Fragen wir uns weiter, ob den Akranieren Eigenschaften nachzusagen sind, wie sie bei zellkonstanten Tieren häufiger oder die Regel zu sein scheinen (*Martini* 1924), so ist das bis zu gewissem Grade, obwohl nicht durchaus, zu bejahen.

Zellkonstante Tiere sollen *Mosaiktiere* sein, von Anfang an determiniert. *Branchiostoma* ist das zwar zweifellos nicht, sondern  $\frac{1}{2}$ - und  $\frac{1}{4}$ -Blastomere ergaben verkleinerte ganze Gastrulae, besonders erstere auch freischwimmende Larven (*Wilson, Morgan*). Möglich jedoch, daß die Determination dann relativ früh einsetzt. Hierfür spricht das geringe Regenerationsvermögen. Es ist bei *Branchiostoma* entweder sehr gering oder fehlt fast ganz, obwohl Wundverschluß möglich ist (*Franz* 1925). Neuerdings zwar fand ich an einer pathologischen, durch exogenen Reiz (mindestens exogenen Anlaß) bedingten Zellen- und Epithelienhypotrophie auch Kernteilungsfiguren am adulten Tier (*Franz* 1926b). Daß das Regenerationsvermögen aber gering ist, dabei bleibt es wohl sicher. Bei *Asymmetron lucayanum* zwar hat *Andrews* 1893 Schwanzregeneration beschrieben. Vielleicht bliebe das bei dieser übrigens am weitesten vom Typus abweichenden Akranierspezies mit ihrer auch normalerweise stark und erst spät auswachsenden Schwanzflosse (darin Chorda und Rückenmark) verhältnismäßig am wenigsten überraschend. Daß auch das Nervensystem daran teilnehmen kann, verwundert bei seiner noch beim Jungtier nicht fertigen Beschaffenheit gleichfalls nicht durchaus<sup>1)</sup>.

Daß weiterhin mit dieser obwohl nur sehr andeutungsweise erkennbaren partiellen Zellkonstanz und Determiniertheit auch isolierte und tiefe phyletische Stellung zusammenfällt, wie es nach *Martini* l. c. in ähnlichen Fällen die Regel ist, ist natürlich zu bejahen.

Was insbesondere die Isoliertheit der Stellung der Akranier betrifft, so läßt sich die Geringfügigkeit ihrer Artunterschiede in diesem Zusammenhange auch als *Organkonstanz über die Spezies und selbst Gattung* hinaus aufstellen. Es liegen außer dem Gattungsunterschied zwischen *Branchiostoma* und *Asymmetron* wahrlich nur geringfügige Artunterschiede neben den spezifischen Grenzen der Myotomenzahl vor: Fehlen der Geißelgrube am Neuroporusrest, schwache Entwicklung des vorderen Pigmentflecks, abweichende Form des Chordavorderendes sowie der Flossen, partielles Fehlen von Flossenstrahlen und wechselnde Zahl derselben, ungleiche Entwicklung des Atrialcoecums, gelegentlich (*As. lucayanum*) wohl schwache Entwicklung der Endostylarplatten, starke der Bügelstücke der Kiemenskelettarkaden; das etwa und wenig mehr sind die „anatomischen“ Unterschiede anderer Arten gegenüber der unserigen. Auffallend konstant fand ich bisher in der ganzen Ordnung den Geißelapparat des Gaumens: obwohl er schon individuell bei *Br. lanceolatum* variiert, ist er bei keiner Spezies sicher ein anderer als bei dieser, sondern hat bei allen die gleiche Asymmetrie. Konstant durch beide Gattungen ist die rotierende Asymmetrie der Becheraugen. Keine Spezies hat irgendeine Art Organe, die der anderen fehlte, keine eine grundsätzlich abweichende Anordnung von Organen. Alle besitzen die großen Dorsalganglienzellen und die Kolossalzellen. Wie ich schon früher (S. 477) sagte, ist das *Wesen* dieser geringen Artverschiedenheit die Tatsache, daß sie nicht das für eine Familie schätzungsweise bestehende Maß überschreitet.

Selbst die konstantesten Zellen einer Spezies, wie die vorderste Kolossalzelle, sind als solche zwar noch variabel denkbar, und obwohl eine gewisse Konstanz auch ihrer Fortsätze besteht (die l. Kolossalzelle hat bei *Br. lanceolatum* immer einen bald abzweigenden dorsalen Ast), dürften ihre feinsten Fortsätze stark variieren. De facto sehen wir aber, daß diese etwaigen Variationen und die sonstigen der Akranier nicht über das Maß einer Familie (2 Gattungen) hinausführen.

Im vorstehenden habe ich die Tatsachen zusammengestellt, mit welchen die Akranier einen gewissen, obwohl bisher nur schwachen Beitrag liefern können zu den *Martinischen* Auffassungen über das Wesen und die Bedeutung der Zellkonstanz; denn ich denke, eine solche Zusammenstellung wird für manchen von Interesse sein.

<sup>1)</sup> Wünschenswert wäre eine Nachprüfung des Regenerationsvermögens von *Asymmetron*.

Wie nun *Martini* schon selbst sagt, muß nicht denknotwendig mit hoher Determiniertheit ein geringes Regenerationsvermögen zusammenfallen, sondern dieses Zusammenfallen wäre für uns nur ein empirisches; denn denkbar ist auch, daß determinierte Entwicklung regenerationsbereite Blastome liefert oder Regenerationspotenzen wenigstens innerhalb der Gewebsart bestehen läßt. Auch muß Zellkonstanz nicht denknotwendig eine geringe Variabilität zur Folge haben, da die Zellgestalt variieren kann — neben der Möglichkeit der gelegentlichen Durchbrechung der Zellkonstanz. Auch das erörtert schon *Martini*, er schwächt also seine Deduktionen in mancher Hinsicht ab. Mir scheint es auch keine verbindliche Schlußfolgerung, daß Determiniertheit auf Zellkonstanz hinführen müsse, da eine Variabilität der Teilungsraten sehr wohl mit organologischer Determiniertheit vereinbar gedacht werden kann. Es ist nicht zwingend ersichtlich, daß determinierte ontogenetische Entwicklung so viel wie eine geringere Variation des Volltiers bedeuten muß, hat doch gerade das *Regulations-tier* die Fähigkeit, eintretende Abnormitäten auszugleichen, und das Mosaiktier nicht. — Allerdings ist Zellkonstanz verbunden mit relativ erheblicher Zellgröße — und das scheint fast die Regel zu sein: das Tier ist zellkonstant, das aus relativ wenigen Zellen besteht —; so findet die Variabilität ein spröderes Material vor, als wenn die Zellen im Verhältnis zum Organismus und seinen Organen viel winziger sind, und ist es denkbar, daß die Variabilität wie ein „Biegen oder Brechen“ entweder sehr gering bleibt, oder sich mehr sprunghaft abspielt. Daß bei gleicher Zellgröße der größere, somit zellenreichere Organismus feinere Differenzierungen erlangen kann als der kleinere, diese Betrachtung ist mir seit langem geläufig und wurde von mir gelegentlich schon verwertet 1909; der Gedanke findet sich auch schon in *Plates* Chitonarbeiten. Der kleinere Organismus kann um so eher umschlagen in eine andere Entwicklung. Übrigens gilt das nicht nur bezüglich der cellulären Elementarbestandteile, sondern auch höher geordnete, wie Histiomere, vielleicht zum Teil Metamere, sicher ferner Fisch- oder Reptilschuppen (deren auch einmal zwei vertreten sein können durch eine vergrößerte, wie 2 Zellen im zellkonstanten Tier), müssen die Variabilität zwar beeinflussen, ohne sie jedoch denknotwendig zu hemmen.

Nach alledem erachte ich auch den Schluß von Zellkonstanz auf phyletische Erstarrung oder auf phyletischen Entwicklungsstillstand nicht für zwingend, abgesehen davon, daß vorhandene Zellkonstanz selber im Laufe der Phylogenie wieder behoben werden könnte<sup>1)</sup>. Die Akranier geben uns zwar zugleich ein Beispiel relativen phyletischen Entwicklungsstillstandes, doch die ursächliche Bedingtheit desselben durchschauen wir nach dem Gesagten noch nicht. Und in einem späteren Kapitel werde ich darlegen, daß der Stillstand, der uns die Akranier erhalten hat, vermutlich nicht jederzeit dem ganzen Stamm eigen gewesen ist, sondern daß vermutlich aus Akranieren selber, nicht aus einer „gemeinsamen Urform“, die Kranioten durch „Umschlagen“ entsprossen sind.

## 5. Die histologisch tiefe Stellung der Akranier.

Was hier zu sagen ist, habe ich größtenteils schon 1925 ausgeführt: keine Flimmer-, sondern nur einzeißelige Geißelzellen, histologische Bilaterie des Darmzuges (S. 549); viele Gewebsarten einschichtig epithelial: Epidermis, Sinnesknospen, Gehirnbälchen, Sclerotome, Darmtrakt und Leber, Nephridien, eigentlich alle Muskulatur; Blut nicht rot (ohne Hämoglobin) und ohne eigentliche Blutzellen; kaum Knorpel (hierzu S. 534), keine Knochen; Elastische Fasern sind nicht vorhanden. Beharren der Keimblätter bei ihrer Spezifität beim Wundverschluß und (*Franz* 1926b) bei pathologischer Hypertrophie.

In gleichem Sinne sei noch erwähnt: eine nur geringe Durcheinandermengung der Gewebsarten. In die Haut dringen kleine Blutgefäße, in die Muskeln kein Blutgefäß und kein Bindegewebe, ebensowenig ins Rückenmark und in den Leberblindsack; das Pfortadersystem liegt auf diesem. Ist doch auch das Bindegewebe selber größtenteils sogenanntes „Epithelbindegewebe“, Basalmembran unter Endothel.

So haben wir denn auch keine zu Tubuli, Acini, Krypten usw. eingesenkten Drüsen außer der larvalen kolbenförmigen Drüse. Drüsenzellen, soweit im übrigen vorhanden,

<sup>1)</sup> Große Kolossalzellen der vorderen Oblongata von *Ammocoetes* sind nach *Mayer* bei höheren Kranioten funktionell vertreten durch Ganglienzellgruppen.

liegen einfach im Epithel. Eine drüsige Grube ist nur die Geißelgrube des Gaumens. Sie braucht aber sich nicht erst einzusenken, sondern ist eine Grube von ihrem ontogenetischen Anfang an (Ausmündung des linken Entodermstäckchens). Ihre weitere Entwicklung zum Räderorgan ist dann vielmehr Ausflachung.

In vieler Hinsicht kommt also der Akranier vom Epithelzustand nur schwer los (vgl. *Hutschek*, „Schichtenbau“). Daß seine Blastulation und Gastrulation und embryonale Organbildung gleichfalls durchaus epithelial ist, nirgends mesenchymatisch, mögen auch Lumina virtuell werden, paßt durchaus dazu.

### 6. Die relative technische Unvollkommenheit der Akranier

verdient in gleichem Zusammenhange Beachtung. Sie beruht zum Teil schon in eben Gesagtem: Muskeln, Nervensystem ohne Blutgefäße; Muskeln ohne die sie viel plastischer machende Bindegewebsdurchsetzung, ohne wesentliche Bündelung (die am ehesten an den Lippenmuskeln anzuerkennen wäre); Drüsen ohne Einsenkung usw. Es kommt noch mehreres hinzu. Kein Gelenk ist vorhanden außer den primären großen Gelenken der Bilaterien, den cölomatischen Wänden. Der Körper ist vermöge der Chorda (?) und vermöge der Anordnung der Muskulatur zu keiner erheblichen und lebhaften Vertikalkrümmung befähigt, nur zum seitlichen Schlingeln. Die Cirren sind nur jeder in *einer* Richtung beweglich, auf- und zuklappend. Der Sphincter des Velums hat keinen Dilatator als Antagonisten, ebenso die sphincterisch wirkende Muskulatur um den Atrioporus; nur schwache dilatatorische Elemente sind am hauptsächlich zirkulären Muskel des Afters vorhanden. — Ist das Stimbläschen ein Schattenreceptor, so wäre ein solcher doch technisch viel vollkommener denkbar. Die Becheraugen blicken durch Rückenmark, Muskulatur und unveränderte Haut hindurch. Sie ersetzen wohl durch ihre Vielzahl, was ihnen an Qualität fehlt. Keine Statocysten<sup>1)</sup>. Die Sinnesfähigkeit führt den Lanzettfisch kaum in seiner Umwelt herum oder zur Nahrung, sondern läßt ihn, soweit bekannt, nur Fährlichkeiten meiden (*Parker*) oder führt ihn in die Ruhelage im Sand. — Blutgefäßsystem ohne Capillarverästelung; starke Verästelungen von Blutgefäßen befolgen vielmehr das Prinzip der *Erweiterung* der Blutbahn (S. 550).

Wohl nicht in jeder, aber in vieler Hinsicht erreicht ein großer Teil der Evertrebraten höhere Ausbildungsgrade. Man darf also im technischen Bau der Organe ebenso wie im histologischen Zustand dem Akranier wohl eine tiefe Evertrebratenstufe nachsagen.

## VI. Homologisierung.

Homologie ist in erster Linie Lageübereinstimmung (Lagegleichheit, -ähnlichkeit), sodann Übereinstimmung (Gleichheit, Ähnlichkeit) überhaupt. Mit dieser nicht neuen Definition möchte ich den Homologiebegriff hier im alten Sinne, im Sinne der idealistischen Morphologie fassen, um immer noch beim *Tatsächlichen* zu bleiben, und die phylogenetische *Hypothese* dem Schlußteil vorbehalten.

Ich brauche nicht weiter zu erörtern, daß auch für die reine Vergleichung nicht jede Lageübereinstimmung Homologie ist, sondern nur die wesentliche, weitgehende, mag sie am erwachsenen Zustand zweier Tierformen weitgehend erweisbar sein oder durch deren Ontogenie hindurch oder nur an bestimmten ontogenetischen Stadien, die öfter die jüngeren sind als die älteren.

Grundsätzlich möchte ich aber darauf hinweisen, daß eigentlich jede „Homologie“ ein bis zu gewissem Grade zurechtgeschnittenes Begriffsbild ist, ähnlich wie der Anatom ein Organ nicht ohne künstliche Trennungen aus dem Körper herauslösen kann. Nicht nur aus den schon von *Spemann* hervorgehobenen

<sup>1)</sup> Daß der Lanzettfisch im Sand steckend gewöhnlich die Bauchseite schräg nach oben wendet durch Einnehmen einer nach hinten geneigten Lage, beruht vielleicht darauf, daß die Metapleuralkanten oder die ganze Ventralseite den stärksten Druckreiz suchen: der aufliegende Sand hätte dann Statolithenwirkung. (?)

Gründen ist das so, obwohl auch uns die unscharfe Grenze des Begriffs gegenüber Homoplasie (Homöologie, *Plate*) fühlbar werden wird, besonders wo es sich darum handelt, die Metamere des Lanzettfisches denen einer anderen Tierform zu homologisieren, da sie nur denen einer gleichzähligen sämtlich *einzelnen* homolog sein könnten. Auch wo diese Unstimmigkeit zwischen Naturverhalt und Begriffsbildung nicht fühlbar wird, ist jede Homologie eigentlich schon per definitionem nur eine partielle, eben doch nur Ähnlichkeit, nicht Gleichheit. Eine vollständige Homologie gibt es nicht, sie wäre Lageübereinstimmung bis in die feinsten und die entferntesten Teile des Organismus oder eine *Gleichheit*, wie sie nicht einmal zwischen zwei Individuen einer und derselben Spezies besteht, und sie wäre nicht Gegenstand der Erforschung. Der Homologiebegriff und seine praktische Anwendbarkeit beruht also auf für die Forschung auffallenden Lageübereinstimmungen, neben denen man feinere Unterschiede für gering erachtet oder übersieht. Als vollständig oder „komplett“ homolog gilt uns somit das, was so weit in Wesentlichem übereinstimmt, daß eine abweichende Auffassung nicht zu gewärtigen ist. Da in Wahrheit aber zwei „homologe“ Teile nie ganz gleich sind, findet die fortschreitende Forschung dann doch fast immer Unterschiede, die früher nicht beachtet wurden, und wird die gültige Homologie früher oder später als eine partielle erkannt.

Grundsätzlich möchte ich es daher vorziehen, mit dem Begriff *Homologisierung*, *Gleichsetzung*, zu arbeiten statt mit dem von Fall zu Fall mehr oder weniger provisorisch bleibenden Begriffe der Homologie. Um der Sprache nicht zu viel Gewalt anzutun, werde ich zwar auch die Worte Homologie und Homologon gebrauchen, im allgemeinen um so eher, je mehr die Gleichsetzung für einstweilen einwandicht erachtet wird. Gemeint wird aber in allen Fällen sein, daß die Gleichsetzung diejenige ist, welche durch den vorliegenden Sachverhalt die in erster Linie gegebene erscheint, und daß sie künftige Präzisierungen nicht ausschließt, sondern an und für sich solche herausfordert.

Man wird mir nicht vorwerfen, ich fange das Haus am Dache zu bauen an, wenn ich die Akranier zunächst mit den Kranioten vergleiche. Für reine Vergleichung gibt es keinen Anfangs- und keinen Endpunkt, und die Beziehungen zwischen Akranier und Kraniot sind die *engsten*; dadurch werden sie zwar in Einzelheiten die schwierigsten, in den allgemeinen Grundzügen aber bleiben sie die sichersten.

### 1. Akranier und Kranioten.

Im großen Grundzug besteht zwischen Akranier und Kranioten einwandfreie Homologie der Epidermis, des unpaaren Flossensaums, der Chorda, der Myotome inkl. Sclerocölien, des Zentralnervensystems, der dorsalen und ventralen Spinalnervenzwurzeln, des Darmtraktes, des Blutgefäßsystems, des Cöloms. Von bindegewebigen Bestandteilen lassen sich vor allem die Myosepten nennen, demnächst etwa der Dachraum (überm Rückenmark der Cyclostomen wie beim Akranier, *Goette* 1877, *Schneider* 1879), die Chorda- und Rückenmarksscheide usw.

Gehen wir aber in Einzelheiten, so ist selbst vom relativ Größeren nicht alles selbstverständlich.

Wie ich schon in früheren Arbeiten erwähnte, ist der *unpaare Flossensaum* in gleichem Umfange wie bei den Akraniern auch bei den Myxinoideen erhalten, denn auch bei diesen findet sich eine *Präanalflosse* oder reicht der unpaare Flossensaum an der Ventralkante nach vorn über den After hinaus bis an den paarigen Kiemenporus, wie bei den Akraniern bis an den unpaaren Atrioporus. Bei den Petromyzontiern endigt der Flossensaum am After, eine Präanalflosse fehlt, wie bei allen Fischen und Amphibien. Wie mir *Sewertzoff* mitteilt, wird zur Zeit durch einen seiner Schüler ein Rudiment der Präanalflosse in der Ontogenese der Fische allgemein nachgewiesen. Um die *Flossenstrahlen* der Akranier denen von *Petromyzon*, die allerdings knorplig sind, zu homologisieren, bestände kein unbedingtes Hindernis in deren Zahl. Denn es entfallen bei *Petromyzon* einige wenige, nach *Goodrichs* Abb. 28 etwa 3, auf ein Myotom, das wären zwar etwas weniger als bei *Branchiostoma lanceolatum* und wohl den meisten Akranierarten, aber etwas mehr als durchschnittlich bei *Asymmetron lucayanum* (Franz 1922 S. 428). Der Endothelüberzug eines Flossenstrahls könnte einem Perichondrium entsprechen. —

Statt Chorda und Darm haben wir bei den Kranioten *drei* Systeme: Chorda, *Hypochorda* und Darm. Die *Hypochorda*, jener später schwindende subchordale Zellenstrang der Embryonen der Anamnier, sondert sich wohl allgemein aus der dorsalsten Darmlinie *nach* der Chorda heraus (*Stöhr, K. Franz* u. a.), so daß zwischen Chorda und Chorda *volle* Homologie bestände. *Klaatsch* hat die Ansicht ausgesprochen, die *Hypochorda* entspreche dem Epibranchialrinnen-Teil des Akranierdarms. Dieser eigentlich nur hingeworfene Gedanke würde sich an den Cyclostomen prüfen lassen, da ihnen die *Hypochorda* fehlt, also statt dessen die Epibranchialrinne bei ihnen vorhanden sein müßte. Vor allem aber müßte, da die Epibranchialrinne dem Kiemendarm angehört, die *Hypochorda* der Anamnier nur in einem kleinen vorderen Bereiche des Körpers auftreten. Da dem nicht so ist, hat der Gedanke *Klaatschs* zu wenig Begründung und können wir ein Homologon der *Hypochorda* beim Akranier nicht feststellen.

Das *Vorderende der Chorda* des Lanzettfisches hat bekanntlich wie die Rostralflosse kein Homologon bei den Kranioten, da bei diesen die Chorda nie das Gehirn überragt, sondern ventral von ihm stets an ganz bestimmter Stelle, dicht hinterm Infundibulum, endigt. Es ist beachtlich, daß sie hier sehr oft, schon bei den Cyclostomen allgemein, ventralwärts etwas oder manchmal abrupt umbiegt, als wäre sie am Vorwachsen nach vorn durch den ventralwärts auswachsenden Infundibularteil des Zwischenhirns gehindert. Abbildungen davon finden wir zahlreich in den Handbüchern, z. B. bei *Stendell*, wo auf S. 5 ein Bild von *Bdellostoma*, nach *Sterzi*, vielleicht die stärkste nicht nur Ventralwärts-, sondern auch Zurückbiegung der vorderen Chordaspitze zeigt<sup>1)</sup>. Die Chorda der Kranioten entwickelt sich stets nur etwa so weit nach vorn, wie sie bei *Branchiostoma* bei Bildung des 5. Ursegments gekommen ist (s. *Hatschek* 1882 Taf. 8 Abb. 86 u. 87), und das heißt für beide: bis an die vordere Spitze des ersten gut ausgebildeten Myotoms oder (s. u.) Mandibularsegments inkl. dessen vorderen Fortsatz. Weiter ist beachtlich, daß hier, unter dem Stirnbläschen, die Chorda der Lanzettfischlarve in vielen Abbildungen von *Hatschek* 1882 eine schwache

Durchbiegung nach unten oder wenigstens eine obere Eindellung zeigt, die auch *Kupffer* auffand, und die wohl durch das Stirnbläschen verlangt wird, so daß sich diese Stelle genau homologisieren läßt. Beim Gehirn (s. u.) werden wir das brauchen. —

Den *Darmtraktus der Kranioten* teilen wir allgemein in Vorder-, Mittel-, und Hinterdarm, ersterer umfaßt den Oesophagus und den Magen, sofern letzterer nicht fehlt, und reicht bis zur Einmündung des Ductus choledochus, der Mitteldarm reicht von dort bis zur Valvula iliocolica. Sind nun diese Teile beim Akranier wiederzufinden? Ich sehe zunächst vom Kiemenspaltengebiet als zum Kopfgebiet gehörig ab, um es später zu besprechen. Erst *van Wijhe* hat 1914 die kraniotenhomologe Zerlegung des übrigen Darms der Akranier versucht. Er spricht z. T. auch im Sinne von *Hammar*, der den Leberblindsack von *Branchiostoma* eigentlich

einem Ductus choledochus gleichsetzt. Erst die Untersuchungen von *Hammar*, 1897 und 1898, gaben uns Klarheit darüber, wo wir im vergleichend-anatomischen Sinne die *Ansatzstelle* des Leberblindsacks zu finden haben. Denn ohne die diesem Autor zu dankende *genaue embryologische Kenntnis* sehen wir (Abb. 2) keine Grenze zwischen ventraler Leberblindsack-

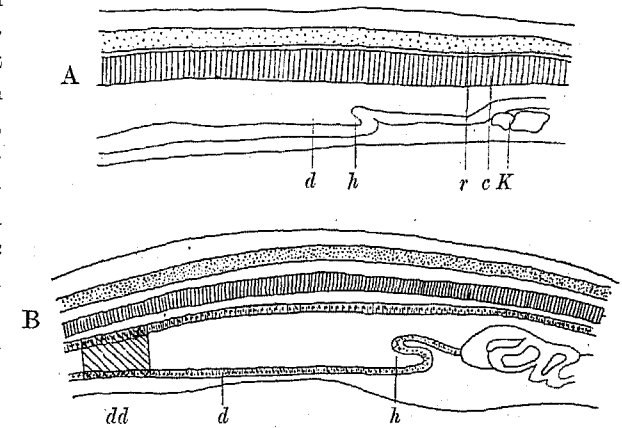


Abb. 82. Medialer Sagittalschnitt einer Larve von *Br. lanceolatum* von 3,5 mm Länge (A) mit Anlage des Leberblindsacks *h*. *c* = Chorda, *d* = Darm, *K* = letzte Kiemenpalte, *r* = Rückenmark. B etwas älter, *dd* = dunkler Darmring. Nach *Hammar* 1898.

wand, zumal die histologische Beschaffenheit des ersteren in den hinter ihm folgenden Darmteil übergeht. Nach *Hammar* ist der Entstehungsort von Leber, Galle und z. T. Pankreas (soweit dieses nicht gesondert dicht daneben entspringt) oder von den Gängen, an denen diese Drüsen durch Sprossungsvorgänge entstehen, in allen Vertebratenklassen jene erste embryonale Stufenwand und baldige „Leberprominenz“, mit welcher (Abb. 82) auch beim Lanzettfisch die Entwicklung des von dort nach vorn vortreibenden Blindsacks beginnt, und diese Stelle behält, wie ich oben gegen *Hammar* darlegte (S. 605), in der weiteren Entwicklung dieses Tieres ihren Ort. Somit ist der Blindsack gegen den Darm zu begrenzen durch die Vertikalebene, in welcher die ventrale „Oesophagus“-Wand in die dorsale Blindsackwand umwendet — Strich *h* in Abb. 82; ein wenig oral von Abb. 79 — und ist der Blindsack bis dorthin das Homologon von Leber und Lebergang (wie es wohl sehr klar erscheint und doch nicht vorher selbstverständlich war); der über und links von ihm gelegene Darmabschnitt ist also Vorderdarm, der folgende, geräumigere der Mitteldarm. Der „Oesophagus“ (Speiseröhre, *Joh. Müller*) entspricht mithin dem Oesophagus und Magen oder,

<sup>1)</sup> Ähnlich bei Säugern nach *Laeyendecker*, Anat. Anz. 61, 369ff. 1926.



anders gesagt, eine magenartige und histologisch gesonderte Erweiterung des Vorderdarms fehlt beim Lanzettfisch. Was bei diesem Tier noch heute sehr oft Magen heißt, ist eine Erweiterung nicht des Vorder-, sondern des Mitteldarms.

Vergleichen wir hiermit die *Cyclostomen*, so steht *Myxine* noch einfacher da, da bei ihr der Darm vor und hinter der Mündung des Ductus choledochus sich gleich bleibt. Ob embryonal eine Stufung auch eintritt und dann sich verwischt, ist nicht bekannt. *Petromyzon* bietet sehr ähnliche Verhältnisse wie die Akranier. Die Leber, embryonal ein nach vorn gerichteter Blindsack im dotterreichen massiven Entoderm (*Goette, Kupffer*), ist zwar beim *Ammocoetes* schon vom Darm separiert, mit Gallenblase, und nur noch durch den Ductus choledochus verbunden. Wiederum aber mündet dieser Gang hinter einem sehr kurzen dem Kiemendarm folgenden Oesophagus, und zwar anfangs wieder ventral (später rechts), und wieder beginnt an dieser Stelle eine Darmerweiterung, die *A. Schneider* noch den Magen nennt, obwohl schon *Langerhans* richtig so homologisiert hatte wie wir eben beim Lanzettfisch. Die Tatsache, daß der Mitteldarm beim Lanzettfisch sich in seiner Sekretbildung wie der Leberblindsack verhält (S. 548), scheint bei *Petromyzon* noch ihre Parallele zu haben, da der Mitteldarm hier ein grünliches Sekret — wie *Schneider* vermutet, Galle — bildet (*A. Schneider* S. 92 und 94). Auch bei vielen Teleostiern soll die Mündung des Ductus hepatoentericus weit vorne, unmittelbar hinter dem Herzen, liegen, worauf dann erst eine somit zum Mitteldarm gehörige Erweiterung des Darmes folgt (*Wiedersheim*), die physiologisch, nicht morphologisch dem gewöhnlichen Magen entspricht. — Übrigens verwischt sich bei *Petromyzon* mit der Metamorphose der Unterschied der Weite zwischen Vorder- und Mitteldarm, so daß *Petromyzon* dann hierin den *Myxinezustand* erreicht.

Es ist somit die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm beim Akranier wohl einwandfrei festgelegt.

Die Grenze zwischen Mittel- und Hinterdarm ist nach *van Wijhe* „so scharf wie man nur wünschen kann“ gegeben durch den „Iliocolonring“, unsern „dunklen Darmring“. Daß er relativ weit vorn liegt (Abb. 2), wäre wahrhaft kein Einwand, da er bei der Larve anfangs viel näher dem After zu finden ist. Nun ist aber der Ring immerhin ein Stück Darmrohr, keine Grenzlinie, und so deutet denn auch *van Wijhe* wenigstens in einer Fußnote die nähere Auskunft an, die Grenze sei am Ende des Ringes zu suchen, da ganz besonders im Ringe die spiralförmige Drehung des Darminhaltes zustande komme (das dürfte zutreffen) und er daher in Analogie mit der Spiralfalte zum Mitteldarm zu rechnen sei. Demnach hätten wir am Mitteldarm des Lanzettfisches zwei Teile, einen geräumigeren längeren, den sogenannten „Magen“, und einen kürzeren, engeren, dickwandigeren, den Iliocolonring. Dieselbe Teilung, nur bei umgekehrtem Längenverhältnis, haben wir bei einigen Selachiern und *Protopterus*, — *Wiedersheim* nennt die Teile „Zwischendarm“ und „Spiraldarm“. Somit kann man sich wohl mit der versuchten Homologisierung von Ring (der Akranier) und Spiraldarm befreunden, obwohl ihr noch sehr viel an eigener Beweisschärfe fehlt und bisher die einzige Übereinstimmung die ist, daß der Darminhalt in diesem Teile besonders starke Spiraltouren macht. Dann müssen wir aber hinzufügen, daß bei den meisten Selachiern und *Petromyzon* diese Zweiteilung fehlt, da die Spiralfalte sogleich

hinter dem Ductus choledochus beginnt und somit, wenn die Homologie durchgeführt werden soll, der Zwischen- und der Spiraldarm schon bei *Petromyzon* ineinandergeschoben erscheinen. (*Myxine*: keine Spiralfalte.)

Die obige Klarstellung der Leber der Akranier ermöglicht uns nun auch eine solche der **Herzstelle**. Es ist üblich, die beim Akranier vorliegende ein wenig windschiefe  $\supset$ -Form (von oben oder von links gesehen,  $\leftarrow$  vorn,  $\downarrow$ ) = Strömungsrichtung) des dortigen „Sinus venosus“, des Übergangs der Lebervene in die „hintere Fortsetzung der Endostylarterie“, zu vergleichen mit der anfangs  $\cap$ -förmig (von oben gesehen,  $\leftarrow$  vorn,  $\downarrow$ ) = Strömungsrichtung), dann  $\infty$ -förmig werdenden Krümmung des embryonalen Kranioten-, z. B. Hühnchenherzens, wie z. B. *Willey* 1894 diesen Vergleich andeutet. Es sind 2 grundverschiedene Dinge. Die Lebervene des Akraniers muß notwendig unter  $\supset$ -Form in das vorderste Ende der Subintestinalvene, d. h. in das unterm Vorderdarm liegende, in die Endostylarterie übergehende Gefäß umbiegen, sobald (S. 605) der Leberblindsack bei einiger Entwicklung nach vorn stößt. Schon beim *Cyclostomen* und fortan ist das nie in gleichem Maße der Fall, zudem ist das Pfortadersystem in die Leber hineinversenkt, nicht mehr an ihre Oberfläche gebunden. Somit ist die Krümmung des Herzschauchs der Kranioten in anderer Weise veranlaßt als die des „Sinus venosus“ der Akranier, der *Herzschlauch* entspricht der *Vorderdarmvene des Lanzettfisches* (in bisheriger Terminologie: nicht dem „Sinus venosus“, sondern der caudalen Verlängerung der Endostylarterie an der Ventralseite des Oesophagus, Abb. 30 unteres Bild), und der Sinus venosus der Kranioten ist im caudalen Teil dieses Gefäßes, *rostral* der  $\supset$ -Krümmung, zu erblicken, nicht in dieser Krümmung selbst. Das Homologon des Herzens ist bei den Akranieren gerade gestreckt: — Schon bei *Petromyzon* erfährt dieses Rohr sehr früh die Ausbiegung nach rechts und links:  $\infty$  (*Goette* 1890 Abb. 10, 11), womit die Ausbildung der drei Teile Kammer, Vorkammer und Sinus venosus schon dort beginnt. Die Flexura sigmoidea des Kraniotenherzens beruht offenbar auf *Stauchung* oder *Zusammenschub* im Gegensatz zu der auf *Dehnung* beruhenden  $\supset$ -Röhre der Akranier, und die Auffassung „Regional gehört das Herz dem Kopfe an“ (*Gegenbaur*, Vergleich. Anat. II. S. 339) ist zu ersetzen durch die, daß es von Anfang an unterm *Vorderdarm* liegt.

Die übrigen Bestandteile des Blutgefäßsystems der Akranier bieten der Homologisierung mit den Befunden bei den Kranioten keine wesentlichen Unklarheiten oder Schwierigkeiten, nachdem ich eine erst jüngst empfundene, bezüglich der (des) Ductus Cuvieri, schon oben (S. 557) behoben habe. Es mag zwar dem Spezialuntersucher noch manche Frage begegnen, manche anziehende und späterhin wesentliche Klärung gelingen, die sinnfälligsten Grundzüge aber liegen schon jetzt klar. Und es ist bekannt, daß man nicht jeden Bestandteil am Kraniotenvolltier wiederzufinden erwarten darf, aber am Embryo kehren wenigstens die gröberen wieder. So ist die Vena portae beim *Ammocoetes* noch dieselbe wie beim Lanzettfisch, sie schwindet aber und wird durch eine neue Vene aus der Spiralfalte ersetzt. (So nach *Schneider*, komplizierter nach *Goette* und *Hochstetter*.) Die Lateralvenen des Lanzettfisches sind die Kardinalvenen des Kranioten bzw. — bei auftretender Vena cava inf. — seines Embryos. Diese Verhältnisse und die der Ductus Cuvieri hat *Zarnik* vortrefflich klar-

gelegt. Doch ist es nicht zugänglich, das Nierenfortadersystem der Kranioten den pfortadersystemähnlichen Gefäßen der Gonaden des Akraniers zu homologisieren, wie *Zarnik* es tut, sondern sie können völlig verschieden sein, da dem Kranioten ohnehin die Fähigkeit zu vielen Komplikationen des Blutgefäßsystems zuzuschreiben ist, die der Akranier nicht zustande bringt. — Aufschlüsse mögen auch in der mir nicht zugänglichen Arbeit von *Hatta* (*Petromyzon*) zu finden sein.

Sehr schön sind durch die ganze Reihe der Kranioten bis zum Menschen die dorsalen und ventralen Segmentarterien wiederzufinden, die „Dorsalarterien“ und „Septalarterien“ des Lanzettfisches, natürlich mit zunehmenden Komplikationen. Am Schwanz von *Petromyzon*, wo übrigens die Aorta paarig wird, trifft man sie noch voneinander getrennt und jene mit diesen alternierend (*Favaro* S. 351 Abb. 51) wie bei den Lanzettfischen im ganzen Körper. Sonst allenthalben dürften je eine dorsale und ventrale von diesen Arterien in einen sich gabelnden Stamm vereinigt sein (*Favaro* S. 377 Abb. 48, von *Petromyzon*), und sodann bei *Myxine* (*Joh. Müller*), den Selachiern (*Daniel*) und wohl alle übrigen Vertebraten bis zum Menschen der ventrale Zweig als der stärkere ihn fortsetzen und der dorsale aus diesem sich abzweigen. Vom Cyclostomen an ist die Verzweigung beider viel reicher als beim Lanzettfisch, sie dringen in Muskulatur, die dorsalen Zweige (beim Lanzettfisch ganz unverzweigt) auch ins Rückenmark ein.

Die Öffnungen der Dorsalarterien ins Scleromyocöl des Lanzettfisches können beim Kranioten selbstverständlich nicht wiederkehren, da er ein Sclerocöl höchstens auf früher Embryonalstufe hat (*Franz* 1926a). — Wo wir bei Kranioten Öffnungen von Blutgefäßen in andere Räumen haben, wie am Sinus venosus Schlemmii, an der Vorniere von *Bdellostoma* (*Price* 1911, Abbildung auch bei *Raucher* S. 5 u. 4; *Conel* 1917) oder (nach *Nußbaum* 1880) an der Niere (Urnieren) der Anuren (*Felix*, 1904, geht auf diese Angabe nicht mehr ein), handelt es sich stets schon insofern um etwas anderes, als das stets Öffnungen ins Venensystem sind, den Eintrittsstellen von Lymphgefäßen in die Venen vergleichbar, und somit offenbar von reiner Saugwirkung. — Die Dorsalarterien des Lanzettfisches mögen abwechselnd Blut durch ihre Öffnungen ins Scleromyocöl eintreten lassen und Lymphe aus ihm ansaugen.

Das Cölom der Akranier ist nur im Kopfbereich und Kiemendarmgebiet ein kompliziertes, im postbranchialen Gebiet ist es einfacher (Abb. 23—25) und im postatrioporiischen Gebiet nur durch den Atrialblindsack beeinträchtigt (Abb. 26) gegenüber einem normalen Kraniotencölom. Wie wir bei der Besprechung des Kopfgebietes sehen werden, entspricht nur das postbranchiale Cölom dem persistierenden Cölom der Kranioten. Irgendwelche Pori abdominales oder sonstige Öffnungen in die Außenwelt oder in das Atrium besitzt es nicht, da die angeblichen Öffnungen der Atriocölomtrichter bestimmt nicht existieren.

Daß das *Sclerotom* des Akraniermyotoms sein Homologon in dem embryonalen Sclerotom der Cyclostomen und Kranioten hat, ist allbekannt oder wurde doch, wenn es neuerdings zweifelhaft geworden sein sollte, von mir (1926 a) erneut sicher gestellt. Dabei fand sich beim Amphibium auch das wahrscheinliche (winzige) Homologon des Myotomschweifes und bei den Vertebraten allgemein, nur bei Cyclostomen bislang nicht klar erkennbar, das sichere Homologon der endothelialen Umhüllung des Myotomschweifs der Akranier: der „*Myotom-*

fortsatz.“<sup>1)</sup> Bevor aber diese Bestandteile des Myotoms (im weiteren Sinne) des Kraniotenembryos sich bilden oder wenigstens bevor sie sich wieder auflösen in Bindegewebe und Muskulatur, trennt das Splanchnocöl sich ab und mit ihm das Gononephrotom (*Rückert*) oder Gonotom (*van Wijhe*), denn die Keimdrüse aller Kranioten bildet sich bekanntlich im Splanchnocöl, wohingegen beim Akranier sie dem Myotomkörper, dem ventralen Myocöl (Abb. 79 GON) verbleibt (und später in der von *Boveri* beschriebenen Weise an die Innenseite der Atrialwand gelangt). Das ist allerdings eine Lageungleichheit neben 2 weiteren — da die Keimdrüse der Kranioten stets ohne Metamerie und stets vom Kiemengebiet weit entfernt ist —, doch kann eine so gut wie vollständige Homologie zwischen der Keimdrüse des Akraniers und Kranioten bestehen und nur die Unterbrechungsstelle der „Urwirbelkommunikation“ (zwischen Myo- und Splanchnocöl) eine verschiedene sein; dies um so mehr, als man sich ausdenken könnte, daß die bedeutende Länge der Myotomschweife des Akraniers ein Stück Mesodermwand mehr zur Umhüllung braucht als das Myocöl eines Kranioten. Nur „ausdenken“ zwar können wir uns dies, denn wir kennen den Myotomschweif des Akraniers noch nicht vor der Abschnürung des Splanchnocöls (es sei denn in *Legros'* Abb. 3, 1910), doch selbst wenn diese Vorstellung „nicht wahr, aber gut erfunden“ ist, macht sie so viel klar, daß der Ort der Keimdrüsenbildung in beiden Klassen ontogenetisch anfangs (evtl. vor erkennbaren Keimzellen) derselbe sein kann. Dann ist auch erklärlich, daß der Keimdrüse des Akraniers die homomyomere Metamerie aufgeprägt werden muß, zu der es beim Kranioten nicht kommt. (Die Keimdrüse erstreckt sich auch bei Kranioten über den Bereich mehrerer Myotome.) — Überdies wäre ein Übergang von Organen vom metameren zum einheitlichen Zustand durch Zusammenschub und Endreduktion uns in den verschiedensten Formenreihen nichts Ungewohntes, siehe z. B. die Ductus Cuvieri (Einzelheiten S. 557), aber einer solchen Annahme bedarf es bei der Keimdrüse der Akranier und Kranioten mit obigem gar nicht. — Keine wesentliche Differenz ist schließlich die verschiedene Lage zum Kiemerbereich, da beim Akranier selber die vordere und hintere Grenze der Keimdrüsenreihe variiert und die hintere stets ins postrespiratorische Gebiet fällt.

Endlich die *Nephridien!* Solange ich der Vorstellung lebte, sie würden beim Lanzettfisch ektodermaler Herkunft sein, konnte ich im Sinne von *Goodrich* (1902) sagen, „von den Nieren des Lanzettfisches zu denen des Wirbeltiers fand sich noch keine Brücke“. Da aber nun die auf S. 570 erwähnten Tatsachen stark im Sinne der vorliegenden, ohne entscheidenden Grund umstrittenen Angaben über die Ontogenie (S. 606) und somit für mesodermale Herkunft der Lanzettfischnephridien sprechen, ist die allgemeine Homologie zwischen Lanzettfischnephridien und Kraniotenvorniere, demnächst Kraniotenurniere (ich spreche hier im Sinne der mir wahrscheinlichen Holonephros-Theorie der Kranioten) nicht mehr zu bezweifeln und ist hierin den Darlegungen von *Legros* 1910 S. 578 bis 579 durchaus beizupflichten. Übrigens weist *Legros* hierbei darauf hin, daß auch die Bildungsstätte der Vorniere in der Ursegmentkommunikation

<sup>1)</sup> Den rein anatomischen Betrachtungen von *Nishi* (1923) fehlt jede besondere Beachtung auch nur des Myotomschweifes der Akranier, so daß sie uns für Homologisierungen zwischen Akranieren und Kranioten nicht weiterhelfen.

der Kranioten von Klasse zu Klasse etwas zu wechseln scheint, ein Punkt mehr für die eben gepflogene Betrachtung der Keimdrüsen. Natürlich liegt gar kein Gegengrund im Auftreten eines Sammelgangs, des Vornierengangs, der den Akraniern fehlt (er kann als ein nach heutiger Kenntnis sicher mesodermales Gebilde wahrlich nicht im Atrialraume oder auch nur in einem obersten Teile desselben erblickt werden, wie *Boveri* es wollte). Eine solche Vereinigung segmental mündender Kanäle ist sehr geläufig, mag man zum Vergleich an die Nephridien von Platoden denken oder z. B. an die Kiemengänge der Myxinoideen. Kaum schwerer wiegt der Unterschied der Lage zum Kiemengebiet: natürlich kann ein hinterstes Kranioten-Nierenkanälchen nicht irgendeinem bestimmten des Lanzettfisches homolog sein. Und allerdings kennen wir beim Lanzettfisch kaum jemals ein Nephridium hinter dem Kiemenspaltengebiet, es müßte denn sein, daß ich *Goodrichs* auf S. 606 erwähnten derartigen Befund an der Larve dort richtig umdeutete. Ist aber die Beziehung der Nephridien zu den Kiemenöffnungen beim Lanzettfisch auch sehr fest, so kann sie es wohl nicht mehr sein, wo sich die Nephridien in einen gemeinsamen Sammelgang öffnen, sondern dort ist dann eher die primäre homomyomere Metamerie der Nephridien zu gewärtigen, die ja auch beim Lanzettfisch bis zum Ende der Metamorphose infolge Zusammenfallens von Branchio- und Myomerie besteht. Vgl. hierzu S. 645. —

Nun das *Kopfgebiet*, d. h. die Teile, die dem Kraniotenkopfe entsprechen. Da fragen wir uns zunächst, ob das *Kiemenspaltengebiet* des Darms ihnen hinzuzurechnen ist oder nicht. Ich sage entschieden ja und erachte die Sachlage im Grundzuge für so klar, daß ich die früheren kontroversen Ansichten dieser Frage (vgl. *van Wijhe* 1889 b) und die Namen der berühmten Autoren, die übrigens in anderem Zusammenhang im vorstehenden meist schon genannt wurden, nicht aufzuführen brauche. Nicht nur entspricht der Kiemendarm eines Akraniers als Ganzes dem von *Petromyzon*, wie die vollendete Gleichartigkeit der hier später zur Thyreoidea werdenden Hypobranchialplatte (inkl. deren Ontogenie: Entstehung weit vorn) und der peripharyngealen Wimperrinne (Abbildung bei *A. Schneider* S. 84) beweist, sondern ebenso deutlich entspricht (schon 1926 a erwähnte ich dies) der Atrioporus der Akranier dem paarigen Kiemenporus der Myxinoideen, weil an beiden dicht hinter der Öffnung der ventrale unpaare Flossensaum mit der Präanalflosse weit vor dem After beginnt. Freilich bestehen meristische Ungleichheiten, nicht nur die Zahl der Kiemenspalten ist beim Cyclostomen eine andere als beim Akranier, sondern auch die Zahl der Myotome bis zum Kiemenporus ist z. B. bei *Bdellostoma* und *Petromyzon* kleiner als bei den Akraniern; damit aber würden diese beiden Bereiche noch ebenso sehr homolog sein wie die Peribranchialraumbereiche zweier Akranierarten. Ebenso fällt nicht schwer ins Gewicht, daß beim adulten Akranier der Peribranchialraum den Mitteldarm (bis inkl. dunklen Darmring) und einen kleinen Teil des Hinterdarms mit umfaßt (nachdem diese Teile bei der Larve z. T. noch viel weiter hinten lagen). Es sind das nur kleine Ineinanderschiebungen bei der einen Form im Vergleich zur anderen. Der Peribranchialraum des Lanzettfisches kehrt also wieder in den abführenden Kiemengängen von *Myxine*, bloß verengt. Somit sind auch die einzeln ausmündenden Kiemengänge von *Bdellostoma*

und *Petromyzon* Peribranchialraum, natürlich ein abermals eingengter. Den Kiemenapparat der Cyclostomen wiederum erachtet man ohne Bedenken für homolog dem der *Pisces*. Auch bei diesen liegt dann der „Peribranchialraum“ distal der Kiemenbögen, also bei den Selachiern zwischen den an die Körperoberfläche reichenden Hautfalten derselben, bei Teleostiern auf der Außenkante der Kiemenbögen zwischen den Kiemenblättern, in die „Kiemenhöhle“ übergehend, die durch den bei *Chimaera* und den Ganoiden beginnenden (dem Stör larval noch fehlenden) Kiemendeckel geschaffen wird. Der Peribranchialraum ist hiernach nicht der ganzen Kiemenhöhle der Teleostier, und die Peribranchialwand nicht, wie *Kowalevsky* meinte, und wie auch *van Wijhe* es zu meinen scheint (sicher noch 1901 S. 59), durchaus einem Kiemendeckel zu vergleichen, wenigstens nicht im Sinne der Homologie, sondern der Kiemendeckel, welcher am Hyoidbogen vorwächst, schiebt sich als Neubildung über das offene Rudiment des Peribranchialraumes. Wenn man nun dabei mit *van Wijhe* auch die Peribranchialwand des Lanzettfisches am Homologen des Hyoidbogens beginnend denkt, was viel für sich hat (s. u.), so ist der Kiemendeckel allerdings so viel wie caudalwärts auswachsender vorderster Teil der Peribranchialwand des Lanzettfisches, welche Auffassung wohl gleichfalls nach Vorstehendem viel für sich hat. Nicht sicher zu beurteilen ist, ob wir die häutige Kiemenhülle der Anurenlarven (Bild bei *Willey* 1894 Abb. 8) nun dem Kiemendeckel der Teleostier oder der Peribranchialwand des Lanzettfisches zu homologisieren haben, letzteres mag fast das Einleuchtendere sein bei ihrer Größe und Unpaarigkeit und bei der in vielen Beziehungen etwas cyclostomen- und lanzettfischgenäherten Natur der Amphibien (Gehirn klein und einfach, zumal das Kleinhirn, das bei *Proteus* fehlt wie bei *Myxine*; Lage des Trochleariskerns der Urodelen [s. u.]; totale Furchung; Mesoderm-Evagination).

Unsere Betrachtung setzt sich darüber hinweg, daß die Kiemen der Cyclostomen entodermal sein sollen, denn ich erachte es für eine glückliche Intuition von *Jacobshagen*, die Kiemen (Kiemenblättchen) aller Kranioten für einander und dem epidermalen Außenepithel („Atemepithel“) der Akranier homolog zu erachten. Was an onto-histogenetischen Befunden noch entgegensteht, dürfte sich dereinst beheben. Wir haben einen analogen Fall bei *Branchiostoma*: es ist hier jetzt ganz sicher, daß das Velum von Ektoderm überzogen ist, doch wurde dies aus der Ontogenie bisher nicht ersehen, sondern ich fand es zunächst am fertigen Tier (S. 538/9) und kann es dann auch in der ontogenetischen Darlegung von *Wijhes* einwandfrei genug lesen (S. 642). Wie hier am Velummund, so bedarf es vielleicht auch bei den Cyclostomen nur einer anfangs kleinen Einwucherung von Epidermis auf frühem Embryonalstadium, damit Peribranchialraum-Rudiment und ektermale Kiemen möglich werden<sup>1)</sup>. Vgl. hierzu *Franz* 1926 a.

Ist das Gebiet bis zum Atrioporus dem respiratorischen Körpergebiet der Cyclostomen homolog (homologisierbar), so muß auch die zugehörige splanchnische

<sup>1)</sup> Es wird jedem klar sein, daß Ektoderm (Epidermis) und Entoderm schon bei den Akranierlarven histologisch ganz verschiedene Dinge sind, obwohl während der Gastrulation eine scharfe Trennung dieser Begriffe nicht möglich ist, sondern dauernd Ektoderm zu Entoderm wird. Auch beim Volltier ist die Ekto-Entodermgrenze stets scharf: am Geißelapparat das Gaumens, hinterm Velum, am After und (*Franz* 1925) am neu hergestellten After eines halbierten Tieres.

Muskulatur es sein, nicht nur als solche, sondern vielleicht auch in weitergehenden Einzelheiten. Auf diese Frage hin wird in Zukunft die Kiemenmuskulatur der Cyclostomen genauer zu untersuchen sein (vgl. unten S. 631), und nicht zum wenigsten scheint mir jetzt schon eine Vergleichbarkeit des medialen Teils des äußeren Lippenmuskels der Akranier mit der *Zungenmuskulatur* der Cyclostomen wahrscheinlich und für die Zukunft aussichtsreich. Jener Muskelteil der Akranier, der Übergangsteil zwischen Transversalmuskel des Atriums und, äußerer Muskulatur des Lippen„rings“, muß, kontrahiert, einen Zug auf den ventralen Lippen- teil nach hinten ausüben, wie auch der Längensmuskel der Cyclostomenzunge es tut.

Ferner sei für durchgehende Homologisierung des Kiemengebietes auf den Versuch von *Willey* 1894 hingewiesen, zwischen den Zungenbalken der Akranier und der *Thymus* zu homologisieren. Letztere entsteht bekanntlich bei allen Vertebraten branchiomer an den Kiemenspalten, und *Willey* weist auf die Abbildungen bei *Dohrn* 1884 Taf. 8 Abb. 1 und 2 hin, in denen die Anlage der Thymus an einem Selachierkiemenbogen der Anlage eines Akranierzungenbalkens einigermaßen gleicht.

Ferner tut sich vielleicht hier eine Erklärung für den Unterschied zwischen Vorniere und Urnieren auf. Die *Vorniere*, die bei Myxinoideen oral der Urnieren unmittelbar hinterm Kiemendarm neben dem Herzen persistiert, bei *Petromyzontiern* postembryonal sich schon viel stärker reduziert, könnte vielleicht solchen Nephridien entsprechen, die beim Akranier dem hinteren Teil seines Kiemendarmes angehören. Ich betrachte diesen Gedanken zwar als *gewagt* und noch ungenügend gefestigt. Es ist aber bemerkenswert, daß nach *Price* bei *Bdellostoma*- und nach *Hatta* 1897 bei *Petromyzon*-Embryonen die vorderen, sich später rückbildenden der durchaus segmental liegenden Vornierenkanälchen in branchialem Körperbereich liegen.

Ganz einwandfrei ist endlich die Gleichsetzung des Branchiocöls der Akranier, insbesondere der *Kiemenbögen-cölole* und des *Endostyl-cölole*, mit den *embryonalen*, später obliterierenden Kiemen- (und Kiefer-)bögen-cölole und dem hypobranchialen Cölole bei Kranioten, insbesondere Selachiern, woraus folgt, daß dem „Cölole“, der definitiven Leibeshöhle, eines Kranioten nur das *postrespiratorische* Cölole des Akraniers entspricht. Eine so selbstverständliche Tatsache brauchte für wissenschaftliche Bearbeiter nicht erwähnt zu werden, doch möchte damit zunächst den *Lehrzwecken* gedient werden. Wird das komplizierte Cölole des Lanzettfisches mit den Kiemenbögen-cölole nur topographisch dargestellt, wie es meines Wissens an so manchen Stätten geschieht, so gibt man dem Lernenden Ballast statt Verständnis. Ein einfacher Hinweis auf die Ontogenie des Kraniotencölole würde da sehr förderlich sein. — Ausführlich hat, wie hier noch in Erinnerung gebracht sei, *van Wijhe* 1901 S. 66ff. die Homologie des Branchiocöle behandelt, wobei er die Angaben von *Joh. Müller* 1835 S. 200ff. in Erinnerung bringt. Der epibranchiale Abschnitt, das subchordale Cölole, scheint nach seinen dortigen Angaben *sehr früh* zu schwinden durch Zerfall seiner Wände in Mesenchymzellen, so bei Selachierembryonen; die Kiemenbögen-cölole sind dort embryonal vorhanden — das vorderste als Mandibularhöhle; Näheres über sie a. a. O. —, ebenso das hypobranchiale oder Endostyl-cölole, welches bei

den *Myxinoideen* sogar *voll persistiert*, die Kiemenarterie umschließend und hinten mit dem Perikard kommunizierend. (Das Perikard wiederum ist nicht nur bei *Ammocoetes*, sondern auch bei den Myxinoideen — wenigstens *Bdellostoma* — gegen die allgemeine Leibeshöhle auf der rechten Körperseite noch offen.) Bei den gesamten Cyclostomen scheint auch das *mesobranchiale* Cölole (die Kiemenbögen-cölole), obwohl in veränderter Ausbildung und vergrößert, zu persistieren in den bindegewebigen Kästchen<sup>1)</sup> oder *Joh. Müllerschen* „Beuteln“, welche die Kiemengänge und großenteils die Kiemenmuskeln umschließen und bei Myxinoideen ventral mit dem hypobranchialen Cölole kommunizieren!

Ich füge hinzu: Dem Atrialcoecum der Akranier, jenem postatrioporiischen rechtsseitigen Blindsack des Atriums, ist der allerdings links liegende *Ductus oesophago-cutaneus* der Myxinoideen, jener „Kiemengang ohne Kieme“, so weit lageverwandt, daß man sagen kann: wenn bei einer Einengung des Atriums auf den Myxinezustand etwas vom Atrialcoecum übrigbliebe, so wäre das vielleicht gerade ein solcher Ductus (nur auf der andern Körperseite, was keine sehr große Schwierigkeit böte, wegen des manchmal ja *paarigen* Atrialcoecums, S. 487). Er liegt nach *Joh. Müller* im Gegensatz zu den Kiemengängen nicht in einem „Beutel“, und als Atrialcoecum kann er denn auch kein Kiemenbögen-cölole haben<sup>2)</sup>.

*Ammocoeten* von 4 mm Länge zeigen in der Abbildung von *Kupffer* 1895 (*Maurer* 1904 S. 45) in der *Struktur des Kiemenbogens* noch deutliche Übereinstimmungen mit dem Lanzettfisch: jeder Kiemenbogen hat dort noch einen lateralen „Mesodermschlauch“, also eine noch unvergrößerte Cölole-röhre. Diese bildet alsdann die Constrictoren und Adductoren des Kiemenbogenskeletts, diese entsprechen somit ihrer Herkunft nach zweifellos, wenn auch nicht sicher in weiteren Einzelheiten, die vielleicht in Zukunft präzisierbar sein werden, der larvalen Kiemenmuskulatur des Akraniers. Das Kiemengefäß liegt *medial* des Mesodermschlauches, es entspricht somit dem Haupt-, Achsen- oder Außengefäß (des Hauptbogens) der Akranier (vgl. Abb. 47). — Dagegen finden wir *nicht* die Knorpelstäbe der Kiemenbögen von *Ammocoetes* den Kiemenskelettstäben der Akranier lagegleich, sondern jene liegen zwischen Mesodermschlauch und Epidermis und erscheinen somit als etwas Eigenes. — Ektodermtteil des Lanzettfischkiemenbogens = Kiemen der Kranioten siehe *Jacobshagen*. —

Was nun die *Myotome des Kopfgebietes* betrifft, so können wir, wie schon gesagt, nicht erwarten, die hinteren Peribranchialraummyotome eines Akraniers beim Kranioten einzeln oder überhaupt wiederzufinden; eher ist dies zunächst bezüglich der *vordersten* Myotome zu gewärtigen, und hierüber besteht denn auch einige Literatur, die sich in speziellen Homologisierungen mit näherungsweise übereinstimmendem Ergebnis versucht.

Die hier wichtigsten Auffassungen *van Wijhes* sind in des Autors Arbeit von 1906 dargelegt. Indem ich mich ihnen nahe anschließe, möchte ich die meinei-

<sup>1)</sup> Als solche kenne ich sie nach Präparation an *Bdellostoma*.

<sup>2)</sup> Weiterhin wäre an den „postbranchialen Körper“ der Vertebraten als mögliches Homologon des Atrialblindsackes und des Ductus ves.-cut. zu denken, zumal er den Cyclostomen zu fehlen scheint. Nähere Angaben über ihn (doch nicht zu dieser Frage) bei *Maurer* 1906.

gen, d. h. das Bild, das ich mit Hilfe der Kraniotenliteratur mir mache, so formulieren: 1. Das Paar vordere Entodermsäckchen des Lanzettfischembryos läßt sich als vorderstes Myotompaar betrachten und entspricht<sup>1)</sup> dem anfangs unpaaren, dann paarig werdenden „Protocölsäckchen“ (*van Wijhe*), „präoralen Darm“ oder *Prämandibularsegment*, welches manchmal keine, oft (zumal bei niederen Kranioten, aber auch beim Hunde) eine, oft mehrere Höhlungen bekommt, und vor allem als Bildner von 4 Augenmuskeln sich als ein vorderstes Myotompaar auffassen läßt; die persistierende ventrale Rostralhöhle der Akranier, die aus dem rechten Entodermsäckchen hervorgeht, entspricht der *Plattischen Kopfhöhle*<sup>2)</sup> der Selachierembryonen als dem Splanchnocöl jenes Prämandibularsegments, mit dem sie bei *Scyllium* nach *van Wijhe* zeitweilig kommuniziert. 2. Das vorderste eigentliche und persistierende Myotomenpaar des Lanzettfisches, das erste der üblichen Zählung, entspricht dem vordersten gut ausgebildeten, dem Kiefer- oder *Mandibularsegment* der Kranioten.

Zur Begründung sei angeführt, daß dieses Segment bei jüngeren Ammonoiten (*Koltzoff* 1899 S. 516) und Selachierembryonen einen rostral gerichteten Fortsatz erhält, entsprechend der seitlichen Rostralhöhle des Lanzettfisches, und daß es beim Lanzettfisch auffallend lange seine Kommunikation mit dem Splanchnocöl behält wie beim Selachier, ferner auffallend lange seine Kommunikation mit dem Urdarm (*Mac Bride*) wie bei Selachiern (*Platt, Dohrn* u. a., Literatur bei *van Wijhe*, auch bei *Ziegler*) und bei Cyclostomen (*Koltzoff*). Mit *Goldschmidt* (1905) gesprochen, ist diese Homologisierung, aus der auch die des Prämandibularsegments folgt, aus den besagten Gründen „denkbar sicher“. — Eine weitere entschiedene Stütze dieser Homologisierung darin zu erblicken, daß das erste Myotom des Akraniers nach der Nervenzählung das zweite sein müsse, da rostral von ihm stets zwei sensible bzw. dorsale Spinalnerven entspringen<sup>3)</sup>, vermöchte ich allerdings nicht. Denn ebenso gut könnten wir, wenn durchaus auch hier vorn immer zwischen zwei dorsalen Spinalnerven ein Myotom stehen soll, was m. E. durchaus nicht ein Postulat ist (vgl. unten S. 650), jene zwei Spinalnerven als *einen* zählen, da der erste sicher kaum weiter vorn als der zweite im Rückenmark wurzeln kann (sicher nicht im Stirnbläschen, und gleich hinter dem Stirnbläschen wurzelt bzw. endigt [als sensibler Nerv] auch der zweite). Der zweite selber tritt oft gedoppelt auf wie auch manchmal der dritte, also ist die Zahl der Austritte aus dem Zentralnervensystem ohnedies nicht ganz verbindlich. Aber die obigen Argumente scheinen zu genügen, und es ist wissenswert, daß wir somit das Mandibularsegment beim Akranier bestimmen können, ohne entscheidende Einwände zu empfinden.

Allerdings hätte ich Einwände zu gewärtigen von *Froriep* und denen, die ihm etwa als dem „Überwinder der modernisierten Wirbeltheorie des Kopfes“ (*Veit* 1925) folgen, da

<sup>1)</sup> *van Wijhe* läßt dies nur für das rechte Säckchen gelten.

<sup>2)</sup> 1914 rückt *van Wijhe* von dieser Ansicht etwas ab. Ich halte sie aber für klarer als die dort dafür gebotenen Darlegungen.

<sup>3)</sup> Aus diesem Grunde deuten *Hatschek* u. a., z. B. *Legros* in unserer Abb. 83 und *Maurer* (1904), die zwischen jenen beiden Nerven persistierende seitliche Rostralhöhle als erstes Myotom des Lanzettfisches; sie zählen daher das erste voll persistierende Lanzettfischmyotom als zweites. Ich numeriere dieses stets als erstes, um in Übereinstimmung mit dem Brauch der Akraniersystematik und dem klaren Bilde des Volltieres zu bleiben.

nach diesen Autoren (*Froriep* 1902 und später) die Metamerentheorie des Kopfes der Kranioten kaum mehr zu Recht bestehen soll, ebensowenig eine Übereinstimmung zwischen Myo- und Branchiomerie, sondern prototische Myotome nicht existieren: nur eine indifferente, aus dem vorderen Darm sich heraussondernde Zellmasse erhalte erst relativ spät die nicht als segmental zu deutenden Höhlungen Prämandibular-, Mandibular- und Postmandibularhöhle, aus denen in bekannter Weise die Augenmuskeln hervorgehen. Dagegen bestünden schon viel früher postotische Kopfmyotome, deren vordere unter Verschiebung nach vorne ins prototische Gebiet eingehen und sich dort in Mesenchym auflösen. Die Kiemenspalten träten ganz unabhängig von diesen Vorgängen auf. Für diese Auffassungen würde ich also zu dogmatisch erscheinen, wenn ich den zuvor erwähnten Auffassungen bis hierher und weiterhin folge (3 prototische, etwa 6 postotische Myotome im Kopfgebiet). Es kann nicht meine Aufgabe sein, die Unstimmigkeiten hier aufzuklären, ich sage aber soviel: *Froriep* ging aus von *Torpedo*, einem durchaus sekundären oder atypischen Selachier. Dagegen verlangt von uns der Lanzettfisch mit seinem zweifellos bis vorn metamerierten Körper, daß wir ihn in den Kranioten hineinpassen, und nur auf dem beschrittenen Wege gelingt das einigermaßen bis hochgradig, wie wir sehen werden, zumal durch Vermittlung der Cyclostomen. Diesen Weg haben wir somit auch fernerhin zu gehen. Der Lanzettfisch gebietet uns hier einen gewissen Dogmatismus; er stützt die Metamerentheorie des Wirbeltierkopfes. Zu dogmatisch kann ich nur insoweit erscheinen, als ich mein Wissen vom embryonalen Kraniotenkopf der Literatur entnehme ohne am Objekt durch intensive Arbeit gewonnene Anschauung; das ist hier leider eine Notwendigkeit.

Aus der Bestimmung des Mandibularsegments beim Lanzettfisch = dessen erstem Myotom folgt für uns also weiter, daß auf das zweite Lanzettfischmyotom das dritte und letzte prototische Kopfmyotom der Kranioten entfällt, welches vorn Facialis, Acusticus und Gehörbläschen liegt und ebenso wie die beiden vorangehenden Augenmuskulatur liefert (s. u., beim Säuger auch mimische Muskulatur); auf das dritte Lanzettfischmyotom entfällt der Somit vor Glosso-pharyngeus und erster Kiemenspalte, der, wie auch oft der folgende, bei den Kranioten außer den Cyclostomen nach embryonalem Auftreten wieder schwindet, während sie bei *Petromyzon* voll erhalten bleiben; auf das vierte Lanzettfischmyotom entfällt der Somit vor der ersten, bei jungen *Ammocoetes* einzigen Vaguswurzel<sup>1)</sup> und bald dahinter der Übergang der Oblongata ins Rückenmark, sowohl bei Cyclostomen, hier zwischen gut ausgebildeten Myotomen und weit vorn Ende des Kiemendarmes, als auch bei den übrigen Kranioten, hier zwischen einer wechselnden und schwankend angegebenen geringen Anzahl (etwa bis 6) mehr oder weniger rudimentierender occipitaler Myotome und Nerven (Vagussegmente, Accessorius, Hypoglossus), wobei die Nerven dank der Rudimentierung der Myotome und entsprechend der Verkürzung des Kiemendarmes herangerückt sind auf die besagte Oblongata des Cyclostomen.

Der allmähliche Übergang der Oblongata in das schlankere Rückenmark hinter dem Ende der Rautengrube ist zwar eo ipso kein fester Punkt, *dennoch liegt diese Gegend ziemlich fest* in gleichem Abstände vom Anfang der Oblongata (am Corpus inderpedunculare hinter dem Hypothalamus) wie dieser von den Riechloben oder dem Vorderende des Vorderhirns, wenn man von allen gelegentlichen Vergrößerungen, wie den protrahierten Riechloben der Selachier, Cypri-

<sup>1)</sup> Sie erscheint beim *Petromyzon*-Volltier als eine vierfache (*Ahlborn*), doch lassen sich die 4 Wurzeln wohl in keiner Weise als metamere auffassen, da sie insgesamt die Lage jener ersten behalten oder höchstens etwas nach vorn, über die erste Kiemenspalte, gerückt sind und jedes folgende Myoseptum seinen spinalen Nerven hat.

niden, Gadiden, des *Homo*, und von jeglichem Neencephalum absieht<sup>1)</sup>. Diese Gegend ist daher als konventionelle Grenze des Kopfgebietes ganz gut zu brauchen, besser als die Schädelgrenze, die zwar in dasselbe Gebiet fällt, aber von Fall zu Fall viel zu scharf ist, als daß sie bei ihrer wechselnden Lage zu homologisierbaren Nerven (s. besonders *Ziegler* 1923—24) einheitlich erscheinen könnte. Auf die Oblongata entfällt nach Gesagtem noch die Vaguswurzel der Cyclostomen, somit auch noch etwa das ihr folgende Myotom derselben, oder insgesamt die 3 ersten postotischen, dort gleich den folgenden vollpersistierenden Myotome, welche dem dritten bis fünften (gut ausgebildeten) Myotom des Lanzettfisches entsprechen. Auf denselben Raum, an normalen Myotombreiten gemessen, konzentrieren sich die oft zahlreicheren postotischen (zum Teil nur embryonalen) Myotome und Nervenwurzeln der übrigen Kranioten. Das ist es, was auch ausgedrückt wird mit: sie werden „in das Kopfgebiet hineinbezogen“. Da dies nach Gesagtem *nicht viele* Myotome zu sein scheinen, so ergibt sich, daß etwa bis zum achten Lanzettfischmyotom die Reihe derjenigen reicht, die beim Kranioten in das Kopfgebiet eingehen.

Während nun die durchgehende Homologisierung wenigstens der drei prototischen Myotome durch die gesamten Kranioten bis zum Menschen (*Zimmermann* 1898) kaum Einwänden begegnen dürfte außer denen, die ich grundsätzlich in Kauf nehme (S. 632/3), ebenso wohl noch die der zwei ersten postotischen Myotome, verliert sich selbstredend die der folgenden des Kopfes und Rumpfes ins Ungewisse, nicht nur wegen der bisher bestehenden Lücken und Unstimmigkeiten der Kenntnis, sondern auch weil die einzelnen Typen hinsichtlich der Gesamtzahl der Myotome nicht gleichzählig sind. Als Arbeitshypothese aber wird sich vielleicht eine Gleichzähligkeit bis ins spinooecipitale Gebiet annehmen lassen oder wäre doch in Zukunft zu prüfen, bis zum wievielten postotischen Myotome man von Klasse zu Klasse, von Art zu Art sicher homologisieren kann. Auch bisher sind diese Betrachtungen und die Einbeziehung des Lanzettfisches in sie nicht gegenstandslos: ich muß unten beim Nervensystem auf sie zurückkommen, und da werden sich einige Ausblicke ergeben. —

Die obige Feststellung des Mandibularsegments beim Akranier ist auch wesentlich geworden für die Homologisierung des **Mundes** des Lanzettfisches mit einer linken Kiemenspalte durch *van Wijhe*. Gemeint ist natürlich zunächst die Velummündung, der Mund der Larve. Es geht eigentlich schon aus den Abbildungen bei *Hatschek* 1882 hervor, daß der larvale Mund als feine Öffnung auf der linken Körperseite ventral des ersten Myoseptums, d. h. hinter dem Bereich des ersten Myotoms (obwohl dieses dort nicht gezeichnet ist) auftritt, somit hinter dem zum ersten Myotom gehörigen Splanchnocöl, also im Sinne des Obigen hinter der Mandibular- oder Kieferhöhle. Dasselbe zeigt die hier nebenstehende Abbildung (Abb. 83) von *Legros*, dasselbe einige Bilder von *Goldschmidt* 1905: an der rostralen Seite des links gelegenen Larvenmaules findet sich noch ein Stück Splanchnocöl mit dem vorderen Mundmuskel, dies kann nach Obigem nur (die) Mandibularhöhle sein (es trennt sich ab als anfangs hufeisenförmiges Mundcölom [S. 597] und spätere Velumhöhle). Die Wand zwischen diesem Cölom-

<sup>1)</sup> Diese konstante Gleichheit der Proportionen des Paläencephalums ist eigentlich der grösste Umriß der *Edingerschen* Palä- und Neencephalumtheorie.

teil und dem Mundloch wäre demnach (die) Hinterwand des *Kieferbogens*. Also hat der Larvenmund, zumal anfangs, und dann wieder auf dem Stadium seiner extremen Wiederverkleinerung, die *Lage des linken Spritzlochs*. Setze ich hinzu, „soweit feststellbar“, so empfinde ich Einwände bis hierher nicht. *van Wijhe* machte diese Lage des Larvenmundes 1906 zu einer starken Stütze oder (1914) zum „endgültigen Beweis“ seiner schon früher, 1893 und 1901, verteidigten Ansicht, die er 1906 prägnant in die bekannten Worte faßte, der Lanzettfisch „frißt mit dem linken Ohre“. Seine wichtigsten älteren und ihm noch heute gleichfalls gültigen Argumente sind die ausschließlich von links kommende Innervation der Mundhöhle vom Velum und des Velums selbst, die Verbindung der Rostralflosse mit der rechten Lippe, die Kontinuität des äußeren Lippenmuskels und seiner Cölomhöhle mit dem linken subatrialen Muskel und linken Pterygocöl, endlich die Entstehung des Velicavums und Velummuskels auf der linken Seite. Später (1914 S. 40) kam noch ein weiteres, starkes Argument hinzu: in den Darm mündet hinterm Velum, als ob dessen Öffnung eine Kiemenspalte wäre, ein Nephridium, das *Hatscheksche* Nephridium, dessen Nephridiumnatur zwar schon von seinem Entdecker *Hatschek* angenommen wurde, aber erst Anerkennung fand und unbedingt Anerkennung finden muß, seitdem *Goldschmidt* 1905 an ihm Solenocyten entdeckte und dies 1910 von *Legros* und *Goodrich* übereinstimmend bestätigt wurde. Schließlich betont *van Wijhe* 1914 die näherungsweise übereinstimmende Gruppierung der larvalen Mund- und der gleichzeitigen Kiemermuskulatur.

So sind dem Autor für seine ihm vor einigen dreißig Jahren aufgestiegene Hypothese, die übrigens, wie er 1901 S. 78 angibt, auch schon in früheren Jahrzehnten ventiliert und angegriffen worden ist, immer neue Beweispunkte durch eigene und fremde Arbeit erwachsen, und doch wußte er bis 1914 (S. 63ff., S. 74, Fußnote 2) neben mehreren ihr erstandenen Gegnern kaum jemanden zu nennen, der ihr zugestimmt hätte, mit Ausnahme des nicht vorbehaltenen *K. C. Schneider* (Lehrbuch 1902) und *K. A. Anderssons* (in: Die Pterobranchier der Schwed. Südpolarexp.). Er hätte zwar auch *Ziegler* (1908) nennen können, denn dessen einziger Vorbehalt, mit mangelnder eigener Anschauung des Tatsächlichen begründet, ist kein Einwand, da an den Tatsachen nicht zu rütteln ist, so daß *Zieglers* Zustimmung resultiert; ferner *Ihle* 1908 S. 84, denn dieser Autor macht von *van Wijhes* Homologisierung des Mundes bei seinen eigenen Betrachtungen Gebrauch, wie ich unten (S. 668) erwähnen werde. Auch hat *Legros* sich 1910 nur noch zustimmend geäußert. Während einzelne Autoren, wie gesagt, Gegengründe

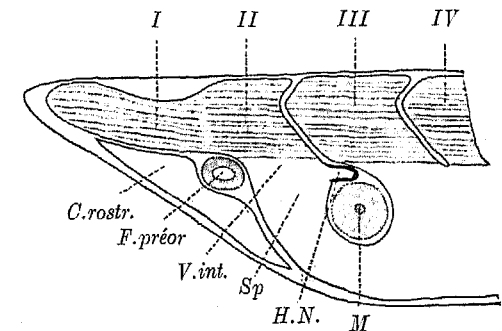


Abb. 83. Schematisches Profil des Vorderendes von *Br. lanceolatum* bei erster Anlage des *Hatschekschen* Nephridiums *H. N.*; *M* = Mund; *Sp* = Splanchnocöl; *V. int.* = intermediäre Zone zwischen Myocöl und Splanchnocöl; *F. præor.* = präoriale Geißelgrube (später am „Gaumen“ gelegen); *C. rostr.* = ventrale Rostralhöhle; *I* = seitliche Rostralhöhle (vom Autor als erstes Myotom aufgefaßt!); *II* erstes Myotom; *III* zweites, *IV* drittes. Aus *Legros* 1910.

erhoben, enthält sich das *Bütschliche* Lehrbuch eines Urteils. Mir erwächst nun die Aufgabe, aus eigener Anschauung die Tragweite der Gründe *van Wijhes* so gewissenhaft wie möglich abzuschätzen.

Wir wollen hier zunächst den weiteren, aufs engste zugehörigen Ansichten des Autors, soweit sie sich auf Akranier und Kranioten beziehen, referierend folgen (Tunicaten im folgenden Kapitel).

Soll der Larvenmund das Homologon des linken Spritzlochs sein, so muß er auf der rechten Seite einen Partner haben. Das Antimer des Mundes der Lanzettfischlarve ist nach dem Autor die *kolbenförmige Drüse*. Mund und kolbenförmige Drüse entsprechen einem Kiemenspaltenpaar. (Auch *Willey* [1904] erachtet die Kolbendrüse für das Homologon einer Kiemenspalte, aber nicht für den Partner des Mundes.)

Ist der Larvenmund und somit auch der Velummund, dem ja die Wangen nur nachträglich angefügt werden, nicht dem Mund anderer Tiere homolog, so darf man noch nach einem zweiten, unpaaren Mund des Lanzettfisches oder wenigstens nach seinem Rudiment suchen: dieses sei zu finden in der frühlarvalen Öffnung des linken vorderen Entodermsäckchens, die ja vorübergehend wirklich in den Darm führt, zwar links auftretend, und die nach Verschuß des Kanals persistiert als Geißelorgan des „Gaumens“ mit der *Hatschekschen* Grube.

Den Velummund des Lanzettfisches nennt *van Wijhe* Tremostoma, d. h. Kiemenspaltenmund, und die Öffnung des linken Entodermsäckchens Autostoma, d. h. eigentlichen Mund.

Endlich sucht *van Wijhe* 1924 S. 27 in einer schwer begreiflichen Weise für das Geißelorgan des Lanzettfischgaumens, das doch aus der Öffnung des linken Entodermsäckchens hervorgeht und somit dem *Mund* der Kranioten würde homolog sein sollen, dennoch nochmals ein Homologon beim Kranioten, und er findet es im von *Reighard* und *Phelps* 1908 und *Sawadsky* 1911 beschriebenen entodermalen Haftapparat von *Amia*- und *Sterlettlarven* (bei letzteren kommt das Organ nicht zur Funktion). Für die Auffassung *van Wijhes* scheint hier zum Teil maßgeblich, daß der Autor Bedenken empfindet (ebenda S. 25 oben), die *Hatscheksche* Grube dem Geißelorgan („Wimperorgan“) hinzuzurechnen. Ist das Geißelorgan dagegen einheitlich, so stößt die zweite Homologisierung desselben die erste nach dem Satz des Widerspruchs um.

Mit Ausnahme des letzten, befremdlichen Punktes sind die Ansichten *van Wijhes* so fest ineinandergefügt, und jeder Punkt ist wie auch dieser mit so tiefer Kenntnis begründet, daß sich hieraus der meist nur allgemeine oder partielle Charakter des Widerspruchs vieler Autoren oder deren Zurückhaltung im Urteil erklärt.

Zur Prüfung der einzelnen Punkte und ihrer Begründung will ich hier die Methode einschlagen, soviel wie möglich zu entkräften. Denn von vornherein kann man ein gefühlsmäßiges starkes Bedenken sehr wohl verstehen und sich ihm nicht entziehen: bleibt doch allenthalben sonst im Tierreich, soweit wir nur homologisieren können, der Mund immer Mund, so sicher, wie die Keimdrüse Keimdrüse bleibt<sup>1)</sup>. Ich weiß wohl, dieser allgemeinste Einwand könnte

<sup>1)</sup> Nur der Unterschied zwischen Protostomiern (Urmund = Mund) und Deuterostomiern (Urmund = After) dürfte bestehen bleiben und widersprüche Obigem nicht, da dort der Mund, hier der After Derivat des Urmundes ist, der Mund und After zugleich war.

abgewehrt werden als bloße „Versicherung des Unglaubens“. Ich halte ihn aber für stark genug und in sich genügend begründet, um zunächst die Suche nach spezielleren Einwänden zu rechtfertigen.

1. Daß der Larvenmund auf der linken Seite auftritt, hat nach *van Wijhe* seinen physiologischen Grund in der Rechts-Rotation der schwimmenden Larve. Dies leuchtet voll ein, beweist aber nicht, daß eine Kiemenspalte Mundfunktion hat, sondern der Mund kann im Vergleich zu seiner normalen Lage nach links gerückt sein, und die Ontogenie braucht seine Wanderung nach links nicht mehr aufzuweisen, zumal sie auf dem Stadium einer noch unerkennbaren Anlage tatsächlich erfolgen kann. Für diesen Einwand brauche ich keinen Autor zu nennen, er ist die Meinung eines jeden, der sich irgendwie ablehnend geäußert hat oder Bedenken empfindet.

2. Daß das Velum und die persistierende Mundhöhle ausschließlich von linken Spinalnerven innerviert sind, wird man erklären können als „Persistenz der stärkeren Larvenasymmetrie beim Voltier“. *Koltzoff* (1902) schloß sich diesem Einwande von *Willey* (1894 S. 178) an. *van Wijhe* sucht 1914 S. 66 ihn zu widerlegen durch den Hinweis, die Anhänger dieses Einwands müßten sich helfen mit der Annahme, daß der Mund seine rechtsseitigen Nerven verloren habe, und dies würde ohne Analogie bei anderen asymmetrisch gelegenen Organen sein, wie dem Herzen oder Magen des Menschen. Ich erwidere hierauf mehrerlei:

- a) Der Verlust rechtsseitiger Nerven wäre diesmal dennoch glaublich, da die Linkslage des Mundes ontogenetisch sehr früh eintritt und eine sehr extreme ist; noch früher schon muß in uns unsichtbarer Weise seine „Anlage“ links liegen.
- b) Kiemenbögenerven kennen wir beim Lanzettfisch überhaupt nicht (s. S. 526). Also können die Mundnerven kaum eigentlich Kiemenbögenerven sein.
- c) Sollte das doch denkbar sein, so könnten wohl nicht fünf linke Spinalnerven (Abb. 44) als diejenigen einer Kiemenspalte gedacht werden.

Somit halte ich auch die Linksinnervation des Mundes, so bemerkenswert sie an sich ist, und trotz der sonst im Tierreich oft sehr konservativen Art des Nervenverlaufes hier nicht für beweisend, daß der Mund morphologisch zur linken Körperseite gehörig wäre. Die Nerven sind es, der Mund deswegen noch nicht. Die schon erwähnten Tatsachen zeigen *eher* und *fast beweisend* an, daß der Mund *nicht* eine Kiemenspalte ist.

3. Ich gebe zwar zu, daß der Larvenmund eine Lage haben dürfte, die man bezeichnen kann als „hinter der Mandibularhöhle“ oder, die dünne Wand zwischen dieser Höhle und dem Mundloch mit in Betracht ziehend, „hinter dem Kieferbogen“. In diese Lage aber kann der Mund auch dann kommen, wenn er oder vielmehr, wie ich es annehmen möchte, seine unsichtbare Anlage in der Ontogenese von medial nach links schwenkt.

4. Daß die larvale Mundmuskulatur eine ähnliche Anordnung hat wie larvale Kiemenmuskulatur (*van Wijhe* 1914), ist erklärlich genug als übereinstimmende Umgruppierung primär transversaler Muskelplatten (S. 598/9) und beweist nichts Weiteres.

5. Das Ausweichen der Rostralflosse vor dem Munde nach rechts, die Kontinuität von äußerer Lippenhöhle inkl. Muskel mit dem linken Pterygocöl und Pterygialmuskel und die linksseitige Entstehung von Velumhöhle und -muskel können ebenso wie die ausschließliche Linksinnervation durch die tatsächliche Linkslage des Mundes auf Larvenstadien erworben werden.

6. Die erste *sichtbare* Anlage des Mundes ist eine ektodermale Verdickung, die der Kiemenspalten eine entodermale. Auf diesen Einwand von Göppert erwidert *van Wijhe* 1906, daß er unwesentlich sei bei der tatsächlich verschiedenen Funktion der beiden Organe, und da würde ich zugeben, das ließe sich hören. Natürlich wird es damit noch *nicht* zu einem Beweispunkte für *van Wijhe*.

7. Daß der Velummund ein in der *linken* Körperseite liegendes Nephridium hat, das *Hatscheksche* Nephridium, ist eine Tatsache, an der niemand vorbeigehen und die niemand umdeuten kann. Man darf sie auch dahin formulieren, daß der Mund in *diesem* Punkte Kiemenspaltennatur hat. Wegen des Solenocytenbesitzes und der übereinstimmenden Lage zur Ekto-Entodermgrenze bin ich von der morphologischen Homodynamie zwischen dem *Hatschekschen* Nephridium und den Kiemennephridien fest überzeugt. — Dies wird aber der einzige Punkt bleiben, in welchem wir den Gründen *van Wijhes* entschieden zustimmen müssen.

8. Die kolbenförmige Drüse ist zwar zweifellos zeitweilig eine Kommunikation zwischen Darmrohr (Munddarm) und Außenwelt und hat ebenso zweifellos stellenweise „Kiemebogenepithel“, das dem entodermalen Epithel gleichzeitiger Kiemenspalten durchaus gleicht. Des weiteren aber hat sie durch Drüsenzellenbesitz, durch Fehlen von ektodermalem Kiemebogenepithel, besonders ferner durch ihre Gestalt eines langen, in ganzer Länge vom Munddarm sich abschnürenden Schlauches und endlich durch Fehlen entsprechender Nebenorgane (etwa Nephridium, Kiemengefäße) so wenig Kiemenspaltenähnlichkeit, daß ihre Homologisierung mit einer Kiemenspalte mir nicht einleuchten kann. *Willeys* Gründe für die Deutung der kolbenförmigen Drüse als Kiemenspalte sind außer der in ihr vorliegenden Öffnung des Darmes nach außen ihr gleichzeitiges Auftreten und Schwinden mit der vorgänglichen ersten linken Kiemenspalte, deren Partner die kolbenförmige Drüse sein soll, worauf erst in größerem zeitlichen Abstände weitere Kiemenspalten auftreten. Das sind Argumente, die als Stütze neben stärkeren willkommen wären, aber an sich nicht beweisend sind gegenüber möglichen anderen, m. E. einwandfreieren Auffassungen (s. u.).

9. Das Geißelorgan des Gaumens mit der *Hatschekschen* Grube oder — bei der Larve — die *Präoralgrube*, von *van Wijhe* als Homologon des Mundes anderer Tiere gedeutet, ist zwar ontogenetisch ein Durchbruch des Darms nach vorne mit nach *van Wijhe* (1906) entodermähnlichem Epithel. Auf's neue bekam diese Öffnung des linken Entodermsäckchens scheinbare Mundnatur durch meine Feststellung (1923) der *dauernd* sehr entodermähnlich und vom Mundhöhlenektoderm *scharf* geschieden bleibenden Zellen dieses Organs. Nichts Ähnliches ist uns bei Cyclostomen oder Selachiern bekannt. Daher suchte ich 1923 S. 434 mich der *van Wijheschen* Autostoma- und Tremostomatheorie anzuschließen in Fortführung von provisorischen Betrachtungen, welche die Unklarheiten und Lücken unserer ontogenetischen Kenntnisse des Geißelorgans auszufüllen suchten.

Jetzt aber sehen wir einen wesentlichen ontogenetischen Punkt klarer mit Hilfe unserer Abb. 68 (S. 593). Wie dort ausgeführt, geht aus der verschlossenen grubenförmigen Öffnung des linken Säckchens das *ganze* Geißelorgan, also Räderorgan und *Hatscheksche* Grube hervor — die Teilung hat in Abb. 68 eben begonnen —, und es erübrigt sich somit der die Sachlage nur unklar gestaltende Versuch von *van Wijhe* 1914 (auch schon 1906), hier zwei fundamental verschiedene Dinge zu sehen und zweimal zu homologisieren: 1. Mund, 2. Haftorgan von Ganoidfischen. Insbesondere ist die *zweite* dieser Homologisierungen, wenn man die einschlägigen auf S. 636 erwähnten Arbeiten nachschlägt, frappierend klar oder doch sehr verlockend: auch diese *Fische* bilden eine „Präoralgrube“; dann kann natürlich die Präoralgrube des Lanzettfisches nicht dem *Mund* der Fische entsprechen und scheint sie sogleich uns sofort weniger problematisch, weil nicht mehr von einzig dastehender Art im Vertebratenstamme. —

Wir werden uns unten damit befassen, wie *van Wijhe* zwischen dem Akranier und dem Tunicaten zu homologisieren sucht, und auch da die Gleichsetzung von Lanzettfischpräoralgrube und Tunicatenmund entbehrlich finden.

*Zusammenfassen* können wir nun unsere Überprüfung der Tremostomatheorie in das Ergebnis: *Der Lanzettfischmund ist als eigentlicher und nur nach links verlagertes Mund eines Chordaten nicht unerklärlich oder schwer zu verstehen, sondern diese Auffassung von ihm ist in fast allen Punkten die wahrscheinliche oder gegebene.* Nur in einem Punkte (8.) hat er Kiemenspaltennatur durch den Besitz eines *Nephridiums*.

Diese beiden Sätze brauchen sich nicht zu widersprechen, sondern sie können sich dahin auflösen, daß der Mund bei der Verlagerung seiner ontogenetischen Anlage nach links ein Nephridium oder dessen Anlage in sich hineinbezieht.

Dieses Ergebnis wird wohl kaum in den Verdacht kommen, es stände zu sehr im Banne der Auffassungen *van Wijhes*. Doch muß man zugeben, ohne ihn wäre es nicht erreicht worden, sondern man würde dann die Beziehung zwischen Mund und Nephridium unerörtert hinnehmen, wie es ja bisher alle Autoren getan haben, die *van Wijhe* nicht zustimmten. — Vielleicht wäre jene Beziehung noch nicht einmal als Tatsache klargestellt worden. — Wie gesagt, habe ich mich aus methodischem Grunde so weit wie möglich von *van Wijhe* entfernt. Sonst würde ich vielleicht gefolgert haben, im Mund sei nicht nur ein Nephridium, sondern auch eine Kiemenspalte enthalten außer dem Mund selber. Das wäre schon mehr, als die Tatsachen gebieten. Doch glaube ich, daß bei der beim Lanzettfisch sehr festen Beziehung zwischen Nephridien und Kiemenspalten auch dieses Nephridium einer Kiemenspalte zugehörig ist.

Meine Auffassung steht in keinerlei Widerspruch mit irgendwelchen uns allgemein geläufigen Geschehensweisen und Homologisierungen, noch mit sicheren Kenntnissen aus der Ontogenie des Lanzettfisches. Demnach *zweifle ich nicht* an der auch hier bestehenden Homologie zwischen Mund und Mund. Was das Nephridium betrifft, so könnte man eine nicht sichtbare Kiemenspalte zu ihm hinzukomponieren, doch wird man vielleicht weniger fehlgehen, es der vorgänglichen ersten linken Kiemenspalte, zu der ein Partner nie zur Ausbildung kommt, zuzuordnen. Allerdings träte sie zu weit ventral auf, aber nur wegen der bekannten Verlagerung nach rechts; daher ist es denkbar, daß sie bei der



Ventralwärtsverschiebung ihrer — uns unsichtbaren — Anlage ihr potentiell Nephridium nicht mehr mitnehmen kann, weil um diese Zeit die Anlage des Mundes es schon ergriffen hätte. Die Entscheidung über diese Betrachtung fiel wohl dem Experiment zu.

Fassen wir den Mund als Mund auf, so hat das weitere Konsequenzen, entsprechend denen der *van Wijheschen* Hypothese. Und so wird die langjährige Arbeit des holländischen Forschers auch weiterhin fruchtbar sein durch die in ihr ermittelten Tatsachen und ihre Anregungen, wenn man ihnen gründlich nachgeht. Ich allerdings muß es hier bei Andeutungen bewenden lassen, da ich unter einer gründlichen oder wenigstens unter der denkbar gründlichsten Erörterung eine solche verstehen würde, die auch auf langjährige eigene Untersuchung der einschlägigen Verhältnisse bei den Kranioten, vor allem bei den Cyclostomen gestützt wäre.

So legt uns die *kolbenförmige Drüse* jetzt 2 Fragen vor: 1. Welcher symmetrische Zustand liegt diesem höchst asymmetrischen Larvenorgan zugrunde? Vielleicht finden wir die richtige Antwort mit Hilfe von *van Wijhe*, insofern er 1914 nachweist, daß das funktionslose persistierende Lippenkanälchen (G in Abb. 43 sowie in Abb. 17a und b) eine Entstehungsweise aus dem Mundhöhlenboden nimmt, welche, als Abschnürung der Länge nach (S. 604), der Entstehung der kolbenförmigen Drüse wesensgleich ist. Das Lippenkanälchen könnte also der Partner der kolbenförmigen Drüse sein. Es liegt rechts, die kolbenförmige Drüse müßte also ein linkes Organ sein, das seine Außenmündung in loco behält, während sein Anfangsteil samt der Innenmündung schon als unsichtbare Anlage auf die rechte Seite gerät gleich den Kiemenspalten und dem „Endostyl“. Das Lippenkanälchen mündet, wenn ich *van Wijhes* kurze Angaben so, wie ich sie auf S. 604 wiedergab, richtig verstanden habe, mit seinem vorderen Ende zeitweilig in die Mundhöhle. Die kolbenförmige Drüse mündet zwar auf dem vorderen Mundrande nach außen, würde aber bei nicht so extrem nach links verschobenem Munde gleichfalls in den Mund münden, das ist ganz gut denkbar. So verlöre sie die einzig dastehende Merkwürdigkeit, ein Kanal zwischen Mundhöhle und Außenwelt zu sein, sie wäre sogleich uns viel weniger befremdlich und ihrer wesentlichsten Kiemenspaltenähnlichkeit verlustig. Ihre Innenmündung wäre vielleicht nicht da, wenn ihre Außenmündung statt nach außen in den Mund selber führte. — 2. Welches Homologon hat die kolbenförmige Drüse bei Kranioten? Bei *Petromyzon* mündet eine paarige, im Basilarmuskel der Zunge unter der Augenhöhle gelegene Drüse mit langem Ausführungsgang rechts und links überm untern Teil des Ringknorpels in den Mund! (*Känsche* 1890 und Frühere; *R. Krause* 1921).

Sodann müssen wir die beiden vorderen *Entodermisäckchen* nochmals betrachten, denn wir homologisieren auch nunmehr das linke anders als das rechte (welches zur ventralen Rostralhöhle wird), wie auch *van Wijhe* immer betont hat, sie seien keine Antimere, und doch erscheinen beide anfangs einander völlig gleich. Diese ihre, soweit bisher merklich, völlige Übereinstimmung zu einer Zeit, wo noch nicht einmal die alternierende Asymmetrie der Myotome, geschweige denn irgendeine andere Asymmetrie erkennbar ist, verlangt meines Erachtens, daß wir in ihnen doch ein Paar gleicher Antimere erblicken. Nach ihrer Form sind sie um diese Zeit sehr wohl myotomähnlich,

doch nicht völlig einem Myotomenpaare gleich. Ihre spätere Verschiedenheit der Lage läßt sich durch die Mundverlagerung einstweilen genügend erklären: die nach links schwenkende noch unsichtbare Mundanlage dürfte das rechte Säckchen nach vorn drücken, worauf es zusehends in die Mediallage gelangt; der wieder in Mediallage schwenkende Mund zieht den Rest des linken Säckchens, das Geißelorgan, medialwärts und zugleich nach rechts bis unter den rechten Chordarand, wohin man es wandern sieht. Die inzwischen sich einstellende und persistierende *histologische* Verschiedenheit nun, der entodermale Charakter des linken und der colomatische des rechten Gebildes oder die Tatsache, daß die Partner, obwohl anfangs gleich, fundamental Verschiedenes entfalten, zeigt in Verbindung mit den übrigen erwähnten Tatsachen wohl an, daß jedes Säckchen von vornherein eine gewisse *Zweiheit* war, teils als Mesoderm veranlagt, teils als Entoderm; dann begreift es sich auch, daß das linke nach seinem Durchbruch zur Außenwelt den mesodermalen Bestandteil (oder Bildungstrieb) verlieren und den entodermalen betonen kann, umgekehrt das rechte nach seiner Einschließung ins Körperinnere. Hier hätten wir also wirklich den Fall, ein Gebilde zweimal homologisieren zu müssen, wir können die Säckchen ebensowohl als Myotompaar betrachten (mit *Cerfontaine*) wie als vorderen Darmteil, der, wie das später zu gewaltiger Vergrößerung gelangende Geißelorgan zeigt, zu bedeutendem Wachstum befähigt ist. — Die somit jedem Säckchen nach zusage *Zweiheit* verlangt indessen durchaus nicht, daß wir zu jedem Säckchen zwei getrennte Urgebilde konstruieren, im Gegenteil: ihr Wesen kann eine unvollständige Scheidung von Ento- und Mesoderm sein, mutatis mutandis vergleichbar dem persistierenden embryonalen Zustand einiger Gewebe im rostralen Gebiete des Volltieres (S. 511). Auf der Kraniotenstufe kann die Scheidung vollzogen sein und können somit aus getrennten vorderen Darmstellen das prämandibulare Myotom (Segment) und der Haftapparat der Ganoiden (wenn diese noch junge Homologie sich bewähren wird) entstehen. Letzteren Apparat halten übrigens *Reighard* und *Phelps* für *ursprünglich* paarig, obwohl er ontogenetisch zuerst unpaar ist. Unsere Betrachtung verlangt keine Entscheidung darüber, ob ihm eine paarige oder eine unpaare ontogenetische Anlage zugrunde liegen muß, jedenfalls ist auch der präorale Darm zuerst unpaar, dann paarig.

Selbstredend will *diese* Betrachtung, so durchsetzt von hypothetischen Vorstellungen, wie sie ist, eine *provisorische* und günstigenfalls eine anregende sein, zu der noch manche tatsächliche und begriffliche Klärung erforderlich ist.

Klar hinwiederum sehen wir nun die einzige und für die Zukunft wohl grundlegende Homologisierungsmöglichkeit für das *Velum* der Lanzettfische: mit einer kleinen, bald zu erwähnenden Einschränkung entspricht es unzweifelhaft dem *Velum des Ammonoetes*, welches sich bei der Metamorphose zum *Petromyzon* auf einen Kranz kleiner Tentakel reduziert, und wahrscheinlich auch dem *Velum von Myxine*. Kennten wir vom Akranier nur die Volltierstadien, so hätte man wohl nie an dieser Homologie gezweifelt. So aber hat zwar *Huxley* 1874 sie ausgesprochen, doch *Lankester* (1889), dem ich dies entnehme, und andere folgten ihm nicht mehr mit Ausnahme von *Legros*, da dieser Autor bei seinen Deutungen sich über die Asymmetrie des Kopfgebietes der Akranier hinwegsetzt, was im Grunde voll berechtigt ist. In der Ontogenese

des Lanzettfisches, wo bekanntlich der Larvenmund zur späteren Velumöffnung wird (Hatschek 1884 S. 518, Willey 1895), erscheint hierdurch das Velum zwar anfänglich als Mund selber, was es allerdings beim Cyclostomen nie ist, und

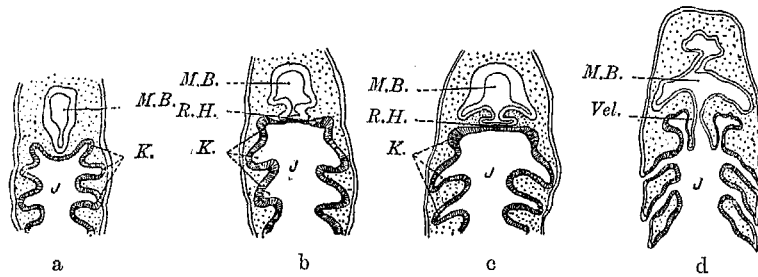


Abb. 84a-d. Horizontale Längsschnitte durch Mundbucht und Kiemendarm von jungen Ammocoeten, 4, 5, 6 und 9 Tage nach dem Ausschlüpfen. Vel. = Velum; M.B. = Mundbucht; J. = Darm; K. = Kiementaschen; R.H. = Rachenhaut (aneinanderliegendes Ekt- und Entoderm). Nach Dohrn 1886/87 aus Göppert.

überdies kam es durch seine anfängliche Linkslage in die Diskussion der Kiemenspaltheorie. Denken wir uns aber den Larvenmund des Lanzettfisches vorn, so findet sich entschiedene Übereinstimmung mit Cyclostomen und Kranioten

überhaupt. Seine erste sichtbare Anlage, jene Ektodermverdickung, kehrt ja bei allen Kranioten als erste Anlage des Mundes wieder. Sie bricht zwar beim Lanzettfisch alsbald in den vorderen Darm durch, während sie beim Kranioten sich erst tief einsenken muß, um den Darm zu erreichen, und somit eine nach vorn offene Mundbucht entsteht, die erst nach einiger Zeit sich in den Darm öffnet<sup>1)</sup>. Doch ist das als Unterschied nebensächlich, wohl durch reicheres Bindegewebe bedingt, und nur deutlicher wird dadurch erkennbar, daß die Anlage des Velums in Abb. 84b und c auf beiden Seiten von Ektoderm überzogen ist wie das Velum des Lanzettfisches (S. 538/9). Ferner zeigt unsere Abb. 85, in der diese Epidermisüberkleidung beim Lanzettfisch eben sich einstellt, daß hier das Velum ebenso wie bei Ammocoetes nicht eigentlich durch den Rand des Mundes gebildet wird, sondern einwärts desselben als Falte vorwächst. Diese

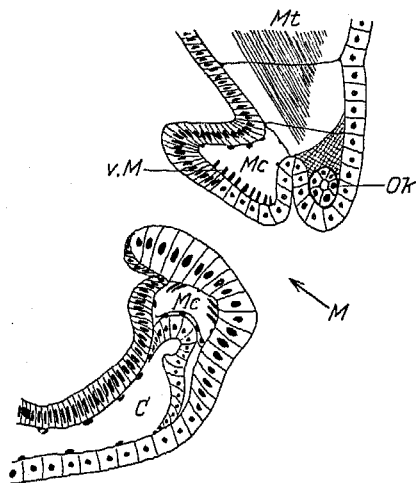


Abb. 85. Aus einem Querschnitt einer *Br. lanceolatum*-Larve frühen Metamorphosestadiums durch den vorderen Teil des Maules. M. = Allgemeines Cölom; Mc = Mundcölom (Mandibularhöhle van Wijhes, späteres Velicavum); Mt = Myotom; Ok = Oberlippenkanälchen (s. S. 607); v.M. (sollte Vm heißen) = Velarmuskel. Nach van Wijhe 1914, Taf. 3, Abb. 23.

Falte umschließt hier das Velicavum Mc, auf caudaleren Schnitten ist sie nach den Zeichnungen van Wijhes um diese Zeit noch eine bloße Epidermisfalte. Der Autor nennt sie Velarfalte. Ich hätte es schon im ontogenetischen

<sup>1)</sup> Bei *Bdellostoma* kommt die Komplikation hinzu, daß alsdann die Mundbucht sich vorn nochmals vorübergehend verschließt.

Teil erwähnen können und hole es hier nach. Die Velarfalte des Lanzettfisches und ihr im fertigen Zustand auf beiden Seiten epidermales Epithel stellen hochgradige Übereinstimmung mit Abb. 84c von Ammocoetes her. Zwar wird dieses Stadium beim Lanzettfisch auf anderem Wege erreicht als beim Ammocoetes, doch offenbar nur im Gefolge der Linksverlagerung des Mundes, die sich ausgleichen muß, wie auch die Kiemenspalten erst nachträglich in die richtige Lage kommen. Im fertigen Zustand hat das Velum von Ammocoetes nach allen Beschreibungen allerdings auf der Hinterseite Entoderm, doch zeigt Abb. 84d genügend, wie sich dies als eine nur nebensächliche Verschiebung einstellt. Das Velum älterer Ammocoeten ist also dem des Lanzettfisches nicht mehr ganz homolog, wohl aber dasjenige der jüngeren bis wenigstens zum 6. Tage nach dem Schlüpfen.

Natürlich folgt nunmehr, daß die Mundbucht (Stomodaeum) der jungen Ammocoeten oder die kegelförmige Saugmundhöhle der Cyclostomen, eine ektodermale Höhle vorm Velum, der „Mundhöhle“ des Lanzettfisches entspricht; diese braucht somit nicht mehr Präoralhöhle genannt zu werden, und daß sie sich ontogenetisch rostral („prae“) des lange vorher fertigen Velummundes bildet, wird wieder nur eine von den nachträglichen Herstellung des ursprünglichen, kraniotenhomologen Zustandes sein. Die rechte Wange des Lanzettfisches, ontogenetisch zuerst medialer Körperkiel, ist also morphologisch dennoch von vornherein und dauernd rechte Wange, in der Ontogenese nur anfänglich in die Mediallinie verlagert; die linke Wange, ontogenetisch eine sekundäre (d. h. späte und selbständige) Bildung, ist morphologisch nichts anderes als die linke Wange eines Cyclostomen, nur tritt sie erst spät auf, ist also anfänglich gehemmt. Man wird verstehen, daß „morphologisch“ mir kein ganz geheimnisvoller oder unklarer Begriff sein soll, sondern ich annehme, daß in der Lanzettfischlarve in den besagten Punkten dieselben Entwicklungspotenzen vorliegen wie im Kranioten und sie nur temporär durch stärkere, asymmetriebedingende „sekundäre“ Potenzen unterdrückt sind.

Die Präoralantakel, Lippentakel oder Cirren des Lanzettfisches dürften dann ihr Homologon in den Mundtentakeln der Cyclostomen, demnächst der Fische haben, wie denn auch van Wijhe 1914 S. 30 ihre anfänglich ventrale Entstehung zu einem Vergleichspunkt mit Bartfäden von Fischen macht und ihr Skelett schon 1901 als knorpelig auffaßt (übrigens ähnlich schon Joh. Müller). Bei den Myxionideen stehen von den acht Tentakeln sechs auf dem seitlichen und ventralen Mundrand, der der „Lippe“ des Lanzettfisches entspricht. Ammocoetes weicht zwar stärker ab — viele Tentakel im Inneren der Mundhöhle —, doch *Petromyzon* hat wieder einen dichten Kranz kurzer Tentakel längs seiner Lippe.

Ein Homologon der Hypophysis besitzt der Lanzettfisch nicht und kann er nicht besitzen, weil die Chorda (vgl. S. 622) vor jeder Mundbildung das Medullarrohr vollständig vom Gebiet der Mundanlage wie vom Darne trennt.

Die dellenförmige Anlage des Riechorgans der Kranioten läßt sich dagegen der Geißelgrube am *Neuroporus* des Lanzettfisches, die mit Kölliker „Riechgrube“ genannt wurde, einwandfrei homologisieren trotz verschiedener Funktion und topographisch ziemlich verschiedener Lage. Diese Grube des Lanzettfisches

hat zwar in erster Linie vermutlich die Aufgabe, mit ihrem Geißelschlag frisches Wasser nahe an das Stirnbläschen des Zentralnervensystems heranzuspülen, und keinerlei besondere Innervation, ist also in diesem Sinne kein Sinnesorgan, und wenn sie auch kaum der allgemeinen Epidermisinnervation entbehren wird, bliebe sie damit noch von einem Organ mit Riechzellen als primären Sinneszellen *histologisch* weit verschieden. Doch wäre das kein Hinderungsgrund für die Homologisierung, für die Feststellung wesentlicher Lagegleichheiten, denen gegenüber etwaige histologische Unterschiede weniger ins Gewicht fallen<sup>1)</sup>, und wesentliche *Lagegleichheit* besteht durch die auch bei den Kranioten stets gewahrte enge Beziehung der gruben- oder dellenförmigen, bei den Cyclostomen noch unpaaren Anlage des Riechorgans zur Neuroporusstelle. Denken wir uns, daß beim Lanzettfisch die Rostralflosse und die Chorda distal vom Vorderende des Zentralnervensystems nicht zur Entwicklung käme, so bliebe der Neuroporusrest des Stirnbläschens sowie derjenige der Epidermis in Mediallage, statt nach links gedrückt zu werden, und in unmittelbarer dorsal-rostraler Nähe der Mundanlage, somit genau an der Stelle, die die Anlage des Riechorgans bei den Cyclostomen innehat. Demnach und weil die Geißelgrube in der Rostralflosse des Lanzettfisches nicht *nur* Neuroporusrest ist, sondern eine sich selbständig ausbildende Delle der Haut an ihm (S. 596), erachte ich die Homologie mit der Anlage des Riechorgans, welche natürlich auch schon bei der fehlgehenden Deutung als „Riechgrube“ angenommen wurde, für unverkennbar.

*Zusammenfassen* können wir unsere Ergebnisse über die *Mundumgrenzung* — im Sinne der Cyclostomen gesprochen, somit einschließlich der „Riechgrube“ — dahin, daß wir alle Teile der Kranioten, insbesondere der Cyclostomen beim Lanzettfisch wiederfanden, nur fehlt diesem Tier die Hypophysis, und es hat ein Plus in der *Hatschekschen* Geißelgrube des Gaumens, die indessen bei Ganoidfischen wieder ihr Homologon finden mag. Unsere Art zu vergleichen, möglichst das Volltier des Lanzettfisches neben den Embryo des Cyclostomen zu stellen, war dabei im wesentlichen dieselbe wie bei *Legros* 1898, von dem wir dennoch fast an jedem Punkte, mit Ausnahme der Gleichsetzung der Vela, abweichen, u. a. weil *Legros* damals noch die *Hatscheksche* Grube für ektodermal hielt und in ihr somit eine Hypophysis suchen konnte und hieran sich weitere Ansichten knüpfen.

Meine Homologisierung dieser Teile möchte neben derjenigen von früheren Autoren, wie *Legros* a. a. O. oder z. B. *Stendell*, der die „Riechgrube“ des Lanzettfisches zu einer „olfactivo-hypophysalen“ Bucht stempeln möchte, nicht gewissermaßen zur Auswahl stehen, sondern sie fußt auf reicherm und gekläarterem Taschenmaterial und wird, wenn sich irgendetwas voraussehen läßt, diejenige sein, auf welche die künftige Forschung zurückgreifen muß.

Abermals weitere Konsequenzen hat die Umdeutung der Argumente *van Wijhes*, denn wenn nun der Mund nicht das Homologon des Spritzloches sein soll, so fragt sich: wo liegt beim Lanzettfisch dieses? Wir kommen damit zur *Einzelhomologisierung der Kiemenspalten*.

<sup>1)</sup> Phylogenetisch ergibt sich also, daß die Geißelgrube später durch Ausbildung eines Teiles ihrer Epithelzellen zu Sinneszellen (Riechzellen) einen *Funktionswechsel* erfuhr.

Hierbei nehme ich mit den weitaus meisten Autoren beim Lanzettfisch wie bei den Kranioten eine primäre *Übereinstimmung zwischen Branchiomerie und Myomerie* an, da ja die Lanzettfischlarve sie in den Abbildungen *Willeys* unverkennbar zeigt — *van Wijhe* machte zuerst darauf aufmerksam — und nicht minder deutlich sie bei jungen Ammonoeten bei *Kupffer* und *Koltzoff*, bei Selachierembryonen bei *van Wijhe*, bei *Ziegler* und seinen Schülern herauskommt. Die Kiemenspalten liegen „*intersegmental*“ (intermyomer). Nicht an der Lanzettfischlarve könnte man *dieses* sicher ablesen, aber bei jungen Ammonoetes und Selachierembryonen wohl durchaus. Demnach dürfen wir sie auch bei der Lanzettfischlarve intersegmental einordnen. Natürlich gehört nicht zu *jedem* Myotom eine hinter ihm liegende Kiemenspalte, sondern so wenig wie dies im postbranchialen Rumpfbereich der Fall ist, so wenig können wir zwischen Prämandibular- und Mandibularsegment eine verlangen, sie fehlt dort (vorn Munde) tatsächlich und nötigt uns so wenig wie der dort fehlende motorische Nerv zwischen den ersten beiden Dorsalnerven des Akraniers die Konstruktion eines Urbildes ab, dem diese Gebilde eigen (gewesen) sein müßten. Vom vorderen Kopfgebiete gilt eben wie auch z. B. vom Schwanzgebiet nicht dasselbe wie vom branchialen Gebiete.

Die Antwort auf die Frage nach dem Spritzloch des Lanzettfisches ist nun bei dem Postulat intermyomerer Kiemenspalten nicht schwer. Dem Spritzloch als der Kiemenspalte hinter dem Mandibularsegment entspricht die vergängliche 1. Kiemenspalte der Larve. Diese liegt in allen Abbildungen, am klarsten in denen von *Hatschek*, etwa ventral des 2. Myotoms bis ventral der hinteren Grenze desselben, zugleich caudalventral des gleichzeitigen noch sehr kleinen Larvenmundes, und entfällt somit bei der schon sehr deutlichen Knickung der Myosepten am ehesten auf die ideale ventrale Verlängerung des Myoseptums zwischen Myotom 1 u. 2, nicht wesentlich anders als der Mund; auch sie *hat* somit *die Lage des Spritzlochs*. Ferner hat sie die Vergänglichkeit oder Unbeständigkeit des Spritzloches — die übrigens weniger in ihm selbst als seiner Mundnachbarschaft begründet sein mag —, denn sie schwindet, und sie fehlt gänzlich auf der rechten Seite, wo sie bei der Nachrechtsverlagerung der gesamten Kiemenspalten wohl durch Raumbeklemmung unterdrückt ist. Das ist doch so erklärlich wie möglich, und wir brauchen zu ihr den Partner nicht zu suchen. Diese Kiemenspalte entspricht einwandfrei der gleichfalls vergänglichen, paarigen ersten von Ammonoetes und diese unbezweifelt dem Spritzloch der niederen Fische!

Die *zweite* Kiemenspalte des Lanzettfisches oder seine erste persistierende (Abb. 31), welche keinen Zungenbalken hat (dies ist einfach ein Embryonalbleiben), entspricht somit der *hyobranchialen*, und der *vor* ihr gelegene *erste* Kiemensbogen (wie die Terminologie beim Lanzettfisch lautet) mit seinem Skelettstäbchen entspricht somit dem *Hyoidbogen*<sup>1)</sup>. Die Peribranchialhülle be-

<sup>1)</sup> *van Wijhe* kommt in diesem Punkte zum gleichen Ergebnis, da er zwar aufs 1. Myoseptum des Lanzettfisches den Mund (Spritzloch), auf das zweite die vergängliche und aufs dritte die 1. bleibende Spalte verlegt, aber Gründe findet, die vergängliche auch beim Kranioten (Selachier) als fehlend, somit den Hyoidbogen der Selachier als einen doppelten anzusehen (hinter dem Mandibularbogen noch 2 prootische Segmente), so daß die hyobranchiale Spalte der Selachier als zweite, oder als erste hinter dem Spritzloch, resultiere. *Ziegler* hat 1923/1924 dieser Auffassung auf Grund einiger Arbeiten von ihm und seinen Schülern widersprochen.

ginnt somit vor der hyobranchialen Spalte wie der — nach S. 629 ihr *partiell* homologe — Kiemendeckel von *Chimaera* und den *Osteichthyes*.

Die folgenden Kiemenspalten des Lanzettfisches lassen sich denen der Kranioten nur dann ohne weiteres homologisieren, wenn man einfach abzählen darf. Dies scheint bei *Petromyzon* nunmehr statthaft. Viel komplizierter liegt die Sache bei den Myxinoideen, da bei *Bdellostoma Price* embryonal etwa 35 Kiemenspalten fand, von denen die vorderen sämtlich schwinden. Hier muß man sich Einzelhomologisierung bislang versagen.

Die Bdellostomen passen offenbar schon mit den sechs bis vierzehn Kiemengängenpaaren, die sie als Volltiere haben, nicht gut auf das „kritische“ Stadium von *Branchiostoma* mit seinen acht Kiemenspaltenpaaren, welches die Metamorphose abschließt (die Symmetrie herstellt) und nach *Willey* auch für die Vergleichung mit Kranioten (und die Phylogenie) Bedeutung haben soll, da diese Zahl ungefähr die Höchstzahl der Kranioten wäre. Ich halte aber die Idee *Willeys* nicht für verfehlt, sondern die Bdellostomen lassen sich als eine Seitenlinie aufassen<sup>1)</sup>, und auf *Petromyzon* (*Ammocoetes*) paßt sie, wie gesagt, ausgezeichnet: hier könnte man die übrigen Kranioten in diesem Punkte anschließen, denn für deren geringere Kiemenspaltenzahlen nimmt man gewöhnlich eine Reduktion der Spalten von hinten her. Demnach wäre zur Homologisierung auch bei ihnen das Abzählen von vorn her statthaft. Nicht so, wenn die Verminderung der Kiemenspalten bei den Selachiern mitten heraus erfolgen sollte, wie *Versluys* 1922 annimmt, der mit interessanten Gründen die letzte Kiemenspalte der Selachier von Gattung zu Gattung zu homologisieren sucht. Doch ist diese Frage hier kaum wesentlich, da die Einzelhomologisierung der posthyobranchialen Spalten mit denen des Lanzettfisches, da diese nichts Individuelles zeigen, bisher keine weiteren Ausblicke gestattet.

Die Lage der Kiemenspalten zu den Myotomen ist wohl bei vielen Embryonen nicht verbindlich, sondern es finden starke Verschiebungen statt, wie auch beim Lanzettfisch-Volltier selbst die vorderste Spalte nicht mehr ihre Zugehörigkeit zum 1. Myoseptum erkennen läßt, ebensowenig beim entwickelten *Petromyzon* oder *Ammocoetes*.

„Denkbar sicher“ ist, wenn wir zum *Nervensystem* übergehen, die Homologisierung des *Stirnbläschens* („Gehirnbläschens“) der Akranier. Daß es dem *Zwischenhirn* (und *Mittelhirn*) der Kranioten entspricht, wie ich 1922 ausführte, läßt mit geringer inzwischen erforderlich gewordener Präzisierung sich voll aufrechterhalten. Schon *Kupffer* (1893, 1903) und andere mit ihm sahen am *Stirnbläschen* Teile, die beim *Zwischenhirn* der Kranioten wiederkehrten: *Boekes* „Infundibularorgan“ war und ist für *Boeke* das Homologon des Sinnesepithels des *Saccus vasculosus* der Fische. Diese Gleichsetzung erachte ich allerdings für zu speziell, denn dermaßen ins Einzelne können wir die Lagegleichheit doch nicht erweisen, die Funktion dürfte eine verschiedene sein, und die cytologischen

<sup>1)</sup> Auch widerspricht ihr kaum, daß bei *Asymmetron lucayanum* das „kritische Stadium“ offenbar bei wesentlich höherer Kiemenspaltenzahl liegt (S. 689). Denn die Gattung *Asymmetron* ist offenbar mehr atypisch und hat phyletisch sekundäre Charaktere gegenüber *Branchiostoma*; vgl. S. 689.

Übereinstimmungen finde ich nicht so groß wie *Boeke* 1913. Immerhin liegt auch beim Akranier ein Sinnesorgan in jenem Infundibularorgan wohl vor (Zellen mit Nervenfortsätzen [*Boeke, Franz* 1923]; vermutlich Schattensinnesorgan [*Franz* 1924a]). *Kupffer* zeichnete vor diesem Organ eine von ihm als Infundibulum gedeutete tiefe Epithelgrube; diese hat sich allerdings nicht bestätigt. Hinwiederum ist eine *Abknickung des Bodens* beim Übergang vom Zentralkanal in das *Stirnbläschenlumen*, einer Kopfbeuge entsprechend, selbst beim erwachsenen Tiere stets vorhanden, obwohl nur gering (Abb. 38 auf S. 518), sie ist wohl sicher stärker bei sehr jungen Tieren und beeinträchtigt bei diesen, wie ich schon auf S. 592 erwähnte, ein wenig die Chorda<sup>1)</sup>. *Kupffers* Abb. 4 zeichnet sie wohl zu stark (Schrägschnitt?), doch war der Gedanke des Autors, hier die Infundibulargegend zu sehen, im Grunde berechtigt:

Denn sicher ist dies die äußerst festliegende Stelle, an welcher bei allen Kraniotenembryonen die Chorda, viel stärker beeinträchtigt, ihr vorderes Ende dicht hinter dem Infundibulum (*Hypothalamus*) des Zwischenhirns findet und dabei gewöhnlich ventralwärts umgebogen ist (S. 622). Denn auch die Lage dieses Chordaendes zum Vorderrande des ersten Myotoms ist beim Akranier und Kranioten genügend eine und dieselbe etwa zusammenfallende. Lagegleichheit dürfte auch bestehen zu der Stelle, an welcher die Medullarplatte zuerst sich schließt; sie liegt beim Akranier *caudal* der vordersten Myotome (S. 584) und dürfte auch bei den Kranioten weniger in der Mittelhirngegend zu suchen sein, wie *Cerfontaine* meint, als vielmehr in einer caudaleren oder Nackengegend (*K. E. von Baer* 1828, S. 227, *van Wijhe* 1884, S. 2)<sup>2)</sup>. Dazu kommt nun die relativ weitgehende histologische Übereinstimmung zwischen *Stirnbläschen* und *Zwischenhirn*. Das *Stirnbläschen* ist rein epithelial und enthält die besagten Ependymsinneszellen; das *Zwischenhirn* der Kranioten ist gleichfalls der einzige ependymsinneszellenbildende Teil des Zentralnervensystems (da *Tretjakoffs* Ependymsinneszellen des *Rückenmarks* von *Petromyzon* mich so wenig über-

<sup>1)</sup> *Ayers* (1890) sagt sogar in gleichem Sinne, das *Stirnbläschen* wachse bei jungen Larven so stark, daß es eine Ventralbiegung der Chorda bewirke, entsprechend einer „cranial flexure“. Ich könnte die — sehr geringe — Ventralbiegung des Vorderendes der Chorda der Larve von der Stelle an, über welcher das *Stirnbläschen* liegt, vielleicht als eine außer ihrer geringen dortigen dorsalen Eindellung vorhandene bestätigen, ich habe sie gezeichnet in meiner Abbildung einer Lanzettfischlarve in meinem Beitrag „*Branchiostoma*“ zur *Grimpe-Waglerschen* „Tierwelt der Nord- und Ostsee“. Ich bekenne aber, hier das einzige evtl. brauchbare Körnchen in der *Ayersschen* Arbeit gefunden zu haben, da der Autor im übrigen auf viel zu gespanntem Fuße mit den Tatsachen steht und die letzteren, d. h. die, welche er behauptet, nicht durch Beobachtungen begründet. So sieht er am Ventrikel des *Stirnbläschens* 3 Divertikel, einen unpaaren (olfactorischen) und einen paarigen (= 2 optische), wovon wahrhaft nichts besteht. Weiteres in Fußnote 1 auf S. 648, doch erwähne ich nur einzelne Punkte, da es nicht möglich ist, auf eine so phantasievolle „Arbeit“ näher einzugehen. — Ähnlich *Ayers* im Journ. comp. neurol. 30, 1919.

<sup>2)</sup> Bei der Korrektur muß ich allerdings hinzufügen, daß mich die Filme von *Gräper* in Jena davon überzeugt haben, daß beim Hühnchen der Verschluß der Medullarplatte zuerst in der Mittelhirngegend erfolgt oder gar noch etwas weiter vorn (in hinterer Vorderhirngegend), nicht weiter caudal. Demnach würde die Stelle des ersten Verschlusses beim Akranier, falls sie bei ihm schon genau richtig erkannt ist, doch weiter hinten liegen als beim Kranioten (Hühnchen) und in diesem Sinne *veränderliche* Lage haben, also kein Argument für die Homologisierung des *Stirnbläschens* gewähren.

zeugen wie die von *Edinger* und *Stendell* dem Lanzettfisch nachgesagten), das Zwischenhirn ist also in dieser Hinsicht Sinnesblase; seine mancherlei Ependymsinneszellen sind die des Saccus vasculosus der Fische (*Dammerman, Franz* 1912 u. a.), die des Zwischenhirnventrikelspalts der Teleostier (*Franz* 1912), die der Scheitelaugen oder Parietalorgane (z. B. *Holmgren*) und last not least die Sehzellen der Seitenaugen. Die Augenblasen entwachsen embryonal ja dem *rostroventralen* Teil des embryonalen Mittelhirns am fünfteiligen embryonalen Gehirn und sind samt Stiel (Sehnerv) dauernd ein Gehirnteil, mit zwei Ganglien in der Retina, wie das ganz ähnlich auch für die Parietalorgane gilt<sup>1)</sup>, und nur ihre Entfaltung kann im Wesen der Sache die *Vorbedingung* sein für die Herausgliederung des mächtigen optischen oder Mittelhirns aus der primären Sinnesblase, obschon *ontogenetisch* das Mittelhirn vor den Augenblasen erscheint und es im adulten Zustande, wie auch die bleibenden „Zwischenhirn“-Bestandteile, vermehrt ist um eindringende anderweitige Faserzüge und sich ausbildende Ganglien. Ein Tier, das primär ohne Seitenaugen wäre, könnte ein Mittelhirn nicht haben, sondern nur sein Homologon, im Zwischenhirn eingeschlossen. Somit erachte ich die Homologisierung von Stirnbläschen einer- und Zwischen- und Mittelhirn andererseits bis hierher für *schlüssig*; es bestehen hier wieder nur solche histologische und wahrscheinlich funktionelle Unterschiede, wie wir sie ähnlich auch beim Riechorgan vor kurzem erwähnten und gegenüber den Lagegleichheiten für sekundär (nebensächlich) erachten mußten.

Indessen — und damit komme ich zur *Präzisierung* meiner früheren Auffassung — war *Kupffer* auch darin im Recht, den *vordersten* Teil des Stirnbläschens dem *Vorderhirn* zu homologisieren; zwar nicht wegen des „Lobus olfactorius“, der im Neuroporusrest des Stirnbläschens nicht erblickt werden darf; doch der *Neuroporus der Kranioten* verbleibt der Lamina terminalis, dem medialen vorderen epithelialen Abschluß der beiden Vorderhirnhälften, und meinen provisorischen Versuch von 1923, das Kraniotenvorderhirn den *Quatrejagesschen* Körperhirn des Lanzettfisches gleichzusetzen, kann ich nicht mehr aufrecht erhalten, da ich in unserer diesmaligen Abb. 70 (S. 596) die Entscheidung der damals offenen Alternative bringen kann, daß diese Körperchen nicht placodenartig der Epidermis entkeimen, also nicht einem vorderen Teil Medullarplatte entsprechen können, sondern aus dem Zentralnervensystem kommen. Somit ist ein bedeutender rostral lateraler Teil des epithelialen Stirnbläschens der Akranier beim Kranioten vertreten durch bedeutende ganglionäre Hirnmassen, eben die Vorderhirnhemiphären, die bekanntlich auch dem Teleostier nicht fehlen, sondern bei ihm nur evertiert sind. Einen ersten Anlaß zu ihrer Entfaltung dürfte der auch beim Cyclostomen von Anfang an paarige Riechnerv geben (vgl. die experimentellen Befunde von *Burr* 1916—1923 an Amblystomen, zitiert bei *Veit* 1924), mit anderen Worten das Einstrahlen der Riechfäden, der Nervenfortsätze von Epithelzellen der Riechorgananlage, die beim Akranier

<sup>1)</sup> *Ayers* erachtet den (nach seiner Auffassung paarigen!) vorderen Pigmentfleck für das Homologon der Parietalorgane von *Petromyzon*. Histologisch ist er diesen nicht gleich, da er nicht, wie *Ayers* meint, ein Sinnesorgan ist (*Stieda; Franz* 1923). Abgesehen hiervon aber wäre *auch diese* Homologisierung viel zu speziell, um etwas bedeuten zu können. — Das Pigment der Becheraugen hält *Ayers* für amöboid und nach vorn wandernd!

durch die nicht als Sinnesorgan ausgebildete Epithelgrube am Neuroporusrest vertreten ist. Da wir bisher nicht jede Anlage von Anfang an sehend unterscheiden können, so bleibt möglich, daß auch *einige* jener Zellen, die beim Akranier auswandernd zu den *Quatrejagesschen* Körperchen werden, beim Kranioten ihr Homologon im Vorderhirn hätten, indem sie auf halbem Wege liegenblieben. Jedenfalls *liegt* das Vorderhirn der Cyclostomen nicht rostral des Zwischenhirns, sondern *vorn-lateral* an ihm.

Die hiermit entwickelte Vorstellung, daß eine einheitliche Epithelblase, ein Stirnbläschen, hervorgegangen aus dem Vorderende der Medullarplatte, die Grundlage sei für das rostral laterale aus ihr sich entfaltende Vorderhirn und das caudal (zunächst dorsocaudal: Mittelhirndach der niederen Wirbeltiere) aus ihr sich bildende Mittelhirn, während ein mittlerer Teil als Zwischenhirn übrigbleibt und die Potenz zur Bildung von Ependymsinneszellen behält, wird zwar nicht bestätigt durch die Ontogenie, in der man seit *K. E. v. Baer* zuerst das Vorder- und Mittelhirn (gleichzeitig mit dem Hinterhirn), dann zwischen jenen beiden das Zwischenhirn sich herausformen sieht. Doch wäre eine solche Bestätigung auch nicht zu verlangen, sondern die Anlagen mächtigerer Teile werden früher sichtbar als die der quantitativ unbedeutender bleibenden.

Caudalere Hirnteile der Kranioten beim Lanzettfisch *einzelne* aufzufinden, ermöglicht der dem Stirnbläschen folgende Teil mit den großen Dorsalzellen als solcher nicht. Allgemeiner gesprochen kann es sich jedoch nur um die Oblongata, also im günstigsten Falle, von dem wir jedoch noch sehr weit entfernt sind, um deren einzelne Ganglien handeln, da das Kleinhirn sich ontogenetisch als Appendix des Nucleus acusticus entwickelt. Nur „präsumptiv“, wenn ich so sagen darf, ist demnach auch das Kleinhirn im oblongataentsprechenden Teil des Lanzettfisches enthalten, wie das Mittelhirn im Stirnbläschen, das zunächst aber nur dem Zwischenhirn entspricht. Wenn ich also früher jenen Dorsalzellenteil des Lanzettfischrückemarks schlechtweg der Oblongata gleichsetzte, so leuchtete das wohl ein. Doch ist auch dies einer der Fälle, in denen genauere Kenntnis eine „gültige“ Homologisierung präzisiert. Die Gehirnnerven werden uns das unten ermöglichen. Ihnen wenden wir uns daher jetzt zu.

Daß die „Gehirnnerven“ morphologisch sehr verschieden dastehen, muß jedem klar sein. Ich sehe ab von *Kupffers* Nervus olfactorius impar junger, 3—6 mm langer *Petromyzon*larven als einem zu problematischen Gebilde. Nicht erwarten können wir beim Lanzettfisch einen Nervus olfactorius als Sinneszellnervenfortsätze, denn am Neuroporusrest, wo man sie früher zu sehen glaubte, sind sie bestimmt nicht vorhanden. Nicht erwarten können wir jene „Nerven“ der zentrogenen Sinnesorgane, wie Seh-, Epiphysen- und Saccus-vasculosus-Nerv, die eigentlich Faserstränge des Gehirns sind; immerhin sind die Tractus infundibulares des Lanzettfisches (Abb. 39) einem solchen Nerven *analog*, wenn auch kaum, wie *Boeke* meinen würde, dem Saccus-vasculosus-Nerven sicher homolog. Die übrigen Hirnnerven der Kranioten vom Oculomotorius ab, der am *Beginn der Oblongata* (= Bereich des Corpus interpedunculare) seinen Ursprungskern hat, sind die Oblongatanerven, es sind Segmentalnerven, gleichsam modifizierte Spinalnerven, obwohl nicht wie die eigentlichen Spinalnerven zu gemischten Nerven zusammentretend (dies dürfte wieder ein Embryonalbleiben sein,

ein Verhalten, das bei *Petromyzon* an allen Spinalnerven persistiert). Die sensiblen haben in der Oblongata dorsomediale Endstätten (Aufpinselungen, „Endkerne“) und außerhalb der Oblongata ein spinalganglienähnliches „Kopf“ganglion; die motorischen haben in der Oblongata ventromediale Ursprungsstätten („Kerne“), bestehend aus großen Ganglienzellen, deren Neuriten den Nerven bilden (Anfang der Oblongata am Oculomotorius- und Trochleariskern).

Nur Segmentalnerven der Kranioten können wir günstigenfalls in den vorderen Spinalnerven des Lanzettfisches wiedererkennen, soweit nicht der Unterschied zwischen der hier so regelmäßigen und dort so modifizierten Anordnung zu groß sein sollte. Wir werden uns über manches vereinzelt Vorkommen hinwegsetzen müssen, und so dürfte dem *Tretjakoffschen* Nervus mesencephalicus von *Ammocoetes* und *Petromyzon*, einem mikroskopisch bleibenden Fädchen, das vielleicht als vom Trigemini I (Profundus) abgesprengt zu betrachten ist (es ist zeitweilig mit dem Ganglion ciliare verbunden), eine Zählung als besonderer Segmentalnerv doch nicht gebühren.

Die Tatsache, daß die dorsalen Spinalnerven der Lanzettfische wenigstens der Mehrzahl nach nicht rein sensibel, sondern zum Teil visceromotorisch sind, dürfte ihr Gegenbild bei den Kranioten durchaus haben, da auch bei deren Spinalnerven des Rückenmarks nicht selten Neuriten aus den Vorderhörnern in die dorsalen Wurzeln eingehen, um nach Durchlaufung des Spinalganglions und des gemischten Stammes vermutlich zum sympathischen Nervensystem überzutreten (*van Wijhe* 1893 S. 170, *Newmayer* S. 535). Die entschieden gemischte, sensible und visceromotorische Funktion der dorsalen segmentalen Kopf- (Oblongata-) Nerven ist somit nicht Ausnahme, sondern ein für dorsale Segmentalnerven nicht überraschender Fall. Übrigens dürften auch die ventralen Nerven bei den Kranioten in gleichem Sinne wie bei *Branchiostoma* gemischte sein, indem sie neben motorischen Fasern solche für den Muskelsinn führen (s. die Angaben auf S. 532 nach *Boeke* 1908).

Auch daß die dorsalen Spinalnerven des Lanzettfisches keine Spinalganglien haben, wäre nicht nur nach wie vor kein Gegengrund gegen die Homologie, sondern außerdem sehen wir jetzt ja in Abb. 70 den ersten Spinalnerven dieses Tieres Ganglienzellen durch Auswandern vom Rückenmark her erhalten; kein Wunder, daß beim Kranioten dies auch an den übrigen dorsalen Segmentalnerven geschieht. Die Frage, inwieweit bei den Kopfganglien der Kranioten die Ganglienzellen aus der Epidermis stammen, was zum Teil ganz sicher der Fall ist, berührt uns demnach nicht.

Als erstes Spinalnervenpaar des Lanzettfisches zählten wir stets das dem Stirnbläschen vorn-basal nach vorn enteilende reichverzweigte Rostralflossennervchen (Abb. 38) mit seinen Ganglienzellen. Insofern es bis hinter das Stirnbläschen ins Rückenmark eindringt, ist es ein Spinalnerv, und weil rein sensibel, zudem mit Ganglienzellen, gleichsam einem verstreuten oder nicht versammelten Spinalganglion, gehört es zu den dorsalen Spinalnerven. Ein zugehöriger ventraler, motorischer Nerv besteht zwar nicht, und somit mag zwar fraglich bleiben, was schon auf S. 632 ventiliert wurde, ob dieser Nerv nicht ebensogut als ein Ast des 2. Spinalnerven gezählt werden könnte. Für die *Vergleichung mit Kranioten* aber kommt nur in Betracht, ob er bei diesen sich wiederfindet,

und das ist der Fall: er hat, mit *van Wijhe* 1918, sein einwandfreies Homologon im heutzutage wohl schon hinlänglich bekannten *Nervus terminalis* von *Pinkus* 1894, *Allis*, *Sewertzoff*, *Locy* u. a., der gleichfalls vorn basal dem Vorderhirn entspringt und nach vorn in mediale Riechschleimhaut oder bei Landtieren zum *Jacobsonschen* Organ zieht. Mit Recht erkennt *Kappers* 1921, S. 770 diesem *Nervus terminalis* der Kranioten den Charakter der dorsalen Spinalnerven zu. Maßgeblich hierfür dürften dem Autor drei Tatsachen sein, der nie fehlende Ganglienbesitz, eine mitunter teilweise visceromotorische, gefäße-innervierende Funktion und ein manchmal sehr tiefes Eindringen ins Gehirn. Motorisches hat zwar gerade dieser Nerv beim Lanzettfisch nicht, das kann aber sich leicht genug hinzugesellen, wenn Gefäße zu innervieren sind, und wäre eins von den deutlichen Beispielen dafür, daß keine Homologisierung eine vollständige ist. *Holmgren* (1917) sucht zwar dem *Nervus terminalis* (der Teleostier) riechnervenartigen Charakter zu geben wegen reicher, den Riechglomeruli ähnlicher Aufpinselungen in den verschiedensten Stellen des Vorderhirns. Das mag völlig zutreffen und funktionell wesentlich sein und ließe dennoch aus den obigen Gründen den *Nervus terminalis* von einem Riechnerven morphologisch ganz verschieden bleiben. Was das tiefe Eindringen ins Gehirn betrifft, so sah *Holmgren* eine Faser des Nerven bis ins Chiasma opticum eindringen, noch weiter konnte *Mac Kibben* 1911 ihn bei *Necturus*, einem Tier mit sicher ziemlich primitivem Gehirn, verfolgen: einzelne Bündel wenigstens durchsetzen in horizontalem Verlauf die ganze Vorderhirnbasis, überschreiten das Chiasma opticum und gelangen bis zum *Hypothalamus*, andere ziehen über den *Nucleus praeopticus* und von da durch den *Hypothalamus* hindurch sogar bis zur *Interpeduncular-region* ventral des Oculomotoriuskerns. Das ist ein Verlauf und eine Ausdehnung, die dem des *Nervus I* des Lanzettfisches, soweit er bisher bekannt ist (S. 528), so genau entspricht, wie es der Sachlage nach möglich ist, wenn wir aus oben angegebenen Gründen die *Hypothalamusregion* beim Lanzettfisch an oder dicht hinter das Infundibularorgan lokalisieren. Demnach erachte ich es für statthaft, zu sagen, *der erste Spinalnerv des Lanzettfisches ist der Nervus terminalis*.

Die Homologisierung der folgenden Nervenpaare beruht auf oder ergibt sich aus der Lage der Hirnnerven beim Fischembryo und nicht zum wenigsten bei jungen *Ammocoeten* zu den Myomeren (Somiten, „Metameren“, „Segmenten“, Ursegmenten) des Kopfes. Ich stelle hier neben die Reihenfolge, welche sich als Niederschlag der Untersuchungen von *Balfour* (1878), *Gegenbaur*, *van Wijhe* (1882), *Boeke*, *Koltzoff*, *Kupffer*, *Beard*, *Rabl* 1889 (Literaturübersicht), *Hatschek* (1892), *Johnston*, *Sewertzoff*, *Ziegler* (zuletzt 1923/24) u. a. ergibt und demgemäß in neuere Lehrbücher (*Wiedersheim*, *Goodrich* S. 6, *Bütschli*, *Plate*) übergegangen ist, sogleich die entsprechende Reihenfolge vom Lanzettfisch. Letztere ist ja durch die Homologie des *vordersten* Myotoms (S. 632) genügend festgelegt. Auch beim Kranioten entfällt auf jeden Somiten sein ventraler, motorischer Nerv und zwischen je zwei Somite ein dorsaler sensibler oder auch zugleich visceromotorischer Nerv. Letzterer wird von allen Autoren dem *vorangehenden* Somiten zugezählt, und in der Tat hält er mehr dessen Gebiet inne oder doch überhaupt ein rostrales, als ein caudal von ihm gelegenes. Eigentlich aber ist der periphere Verlauf der dorsalen Nerven, mindestens der sensible Teil desselben, von der

Segmentierung ziemlich frei; aber auch beim Lanzettfisch sind die vorderen und vordersten dorsalen Nerven mehr nach vorn gerichtet — im Gegensatz zu den hintersten, die caudalwärts ziehen (die große Mehrzahl der mittleren läuft bei diesem Tier bekanntlich ziemlich senkrecht).

<i>Craniota</i>	<i>Branchiostoma</i>
Prämandibularsomit mit Oculomotorius.	Ventrale Rostralhöhle mit dem larvalen Präoralmuskel. <i>Kein Nerv bekannt.</i>
Nervus ophthalmicus profundus.	2. dorsaler Spinalnerv.
Mandibularsomit mit Trochlearis. Trigeminus exkl. Nervus ophthalmicus profundus.	1. Myotom mit seinen motorischen Nerven. 3. dorsaler Spinalnerv.
Somit III mit Abducens. Facialis und Acusticus.	2. Myotom mit motorischem Nerven. 4. dorsaler Spinalnerv.
Somit IV mit motorischem Nerven (beide bei <i>Petromyzon</i> persistierend, bei Vertebraten meist oder immer degenerierend. Glossopharyngeus.	3. Myotom mit motorischem Nerven. 5. dorsaler Spinalnerv.
Somit V mit motorischem Nerven. Vagus, Ast, I.	4. Myotom mit motorischem Nerven. 6. dorsaler Spinalnerv.
Somit VI—VIII. Vagus, Ast II—IV.	5.—7. Myotom. 7.—9. dorsaler Spinalnerv.

Über die Unstimmigkeit, daß der Lanzettfisch einen dem Oculomotorius entsprechenden Nerven nicht hat, half bisher sich die Vorstellung hinweg, daß man einen solchen als zwischen dem 1. und 2. dors. Nerven fehlend hineinkomponieren dürfe, oder vielleicht die Annahme, daß die Oculomotoriusmuskulatur (die drei vorderen Recti und der Obliquus inferior des Auges) dem Präoralmuskel der Lanzettfischlarve homolog seien und letzterer eine — zwar noch nicht gesehene — Innervation haben müsse. Ich würde dazu aber meinen, daß ein mot. Nerv eines schematischen Urbildes eine an sich unnötige Vorstellung ist (S. 632). Wenn aber ein solcher Nerv dem Lanzettfisch fehlt, würde er auch beim Kraniotenembryo nicht zu erwarten sein! Denn zu oft schon hat sich in anderen Punkten die Vergleichung von Lanzettfischvolutier und Kraniotenembryo nunmehr bewährt; und was eine hypothetische Innervation der Präoralmuskulatur betrifft, so dürfte mit ihr für Homologisierungszwecke nicht viel anzufangen sein. Es wäre sogar möglich, daß sie jederzeit fehlt und der Muskel automatisch arbeitet, was ebenso auch bei der larvalen Mund- und Kiemenmuskulatur denkbar und bei der Gefäßmuskulatur des Volutieres kaum anders annehmbar ist. Auch betrachten die Autoren der Mehrzahl nach die Oculomotoriusmuskulatur als *somatische*, während der Präoralmuskel zweifellos zur splanchnischen (visceralen) gehört. Vielmehr kommen wir zu einer *besseren* Übereinstimmung zwischen Lanzettfisch und Kraniotenembryo, wenn wir uns gestatten, Oculomotorius und Trochlearis als zusammengehörig und zum Mandibularsegment gehörig zu betrachten — trotz der schon beim Embryo (*Koltzoff*, *Kupffer*) deutlichen Innervierung des Prämandibularsomiten durch jenen und des Mandibularsomiten durch diesen. Phyletisch würde man das ausdrücken:

der Oculomotorius „hat früher“ den Mandibularsomiten innerviert und war ein Teil von dessen motorischem Nerven; ontogenetisch dagegen ließe es sich sagen mit den Worten „vielleicht schwenkt seine Anlage vor Sichtbarwerden zum Prämandibularsomiten ab“; rein tatsächlich jedoch mit dem Befunde der Unstimmigkeit gegenüber dem Lanzettfisch. Daß ein Nerv statt der Muskulatur seines Myotoms die eines anderen innerviert, daß also der Oculomotorius vielleicht als „Anlage“ auf die Muskulatur der vorangehenden Somiten übergreift, sobald diese sich ausbildet und bevor ihr ein eigener Nerv erwächst<sup>1)</sup>, ist wohl kaum undenkbar, da auch der Abducens bekanntlich nicht überall das gleiche Gebiet hat (s. u.) und ein Zweig des Oculomotorius Irismuskulatur übernimmt. Der Trochlearis läßt sich als abgespaltener Teil eines einst ventralen Nerven sehr gut auffassen, da sein einzig dastehender Verlauf mit dem dorsalen Chiasma wohl nur in der *Fürbringerschen* Weise (1902) zu erklären ist, daß dieser Nerv ursprünglich ein ventraler war, der peripher in der dorsalen Medianlinie transgredierte (vielleicht in Gefolgschaft eines von dort lateralwärts wandernden Sehorgans). Der Muskel dieses Nerven, der *Musc. obliquus superior*, inseriert bei *Petromyzon* am Augapfel *ventral* (*Corning*), als ob ihm der von oben kommende Nerv noch neu wäre und daher der Muskel sich noch nicht dem Nerven entgegenkommend gehoben hätte wie bei den Fischen und übrigen Vertebraten. Der Ursprungskern des Trochlearis liegt wenigstens bei den *meisten* Fischen unmittelbar hinter dem Oculomotoriuskern oder manchmal im gleichen Querschnitt wie er (dann dorsal von ihm), und beide liegen dann, oft innig miteinander verbunden, unmittelbar am Anfang der Oblongata und der motorischen Kernsäule derselben, wie es für ein Homologon des 1. mot. Nerven des Lanzettfisches sehr gut passen würde. Wohingegen für einen ihm vorangehenden beim Lanzettfisch *nicht einmal Platz* wäre, da vorm Mandibularsegment das Stirnbläschen — also sicher nicht mehr „Oblongata“ — liegt. Zwar bei *Petromyzon* liegt der Trochleariskern auffallend caudal — wenn auch nach *Kupffer* 1895 S. 35 gegen *Ahlborn*, nach *Johnston* gegen *Tretjakoff* nicht im Kleinhirnvelum —, ähnlich bei manchen niederen Fischen (Ganoiden, Dipnoern) und bei Urodelen im Gegensatz zu den Anuren: Das braucht aber, zumal es bei den Selachiern ähnlich wie bei den meisten Teleostiern ist, nicht die primäre, morphologisch wesentliche Lage zu sein, sondern kann auf einer — grob gesprochen — nachziehenden Wirkung der Trochlearisfasern beruhen, die erst bei der komplizierten Gehirnentfaltung der Selachier, meisten Teleostier und Anuren unterbleibt. Nähere Nachweise der Lage der Kerne übersichtlich bei *van der Horst* (1918), der die Zusammenlagerung — in unserem Sinne Wiederzusammenlagerung — durch die *Kappersche* Theorie der Neurobiotaxis kausal zu erklären sucht.

Übrigens scheint mir der *Abducens der Cyclostomen*<sup>2)</sup> die Annahme zu gestatten, daß auch dieser Nerv wenigstens teilweise dem des Mandibularsomiten entspricht. In *Kupffers* bekannter Abbildung vom 4 mm langen *Petromyzon*—

<sup>1)</sup> Noch einfacher wäre die Vorstellung jetzt, wenn man den vorderen Fortsatz des 1. Lanzettfischmyotoms, die seitliche Rostralhöhle, die einige Autoren als 1. Myotom zählten, als Prämandibularsomiten der Akranier oder wenigstens als einen Myocölteil desselben ansähe. Diese Vorstellung nahm ich aber oben nicht an, da jener Fortsatz am Mandibularsomiten der Cyclostomen und Selachier als solcher wiederkehrt neben der Präoralhöhle.

<sup>2)</sup> *Petromyzon*; den Myxinoideen fehlen bekanntlich Augenmuskeln.

embryo (1895 S. 58, 1900 S. 75, *Neumayer* S. 579) ist er gezeichnet zwischen Profundus und Trigeminus. Aus dem Gehirn von *Petromyzon* tritt er weiter vorn heraus als bei irgendeinem anderen Tiere, dicht neben dem Trigeminus (*Ahlborn*) oder gar, wie *Tretjakoff* es sieht, mit diesem im Cranium noch vereint, wie auch sein Kern im motorischen Trigeminuskern liegt: nach *van der Horst* am Ende desselben (mit „?“), nach *Tretjakoff* in ihm, nach *Johnston* in seinem Vorderende, und *das* heißt: dicht hinterm Trochleariskern, also jedenfalls so weit vorn, wie bei kaum einem andern Tiere. Der Nerv innerviert bei diesem Tiere nicht nur den Rectus externus, den Muskel aus dem postmandibularen Segment, sondern auch den Rectus inferior, also einen Muskel des Prämandibularsegments. Alle diese Tatsachen, oder mit einem Wort die *Vornlage* des Abducens bei *Petromyzon*, lassen zu, daß er dort eine Beziehung zum vorangehenden Segment zum Ausdruck bringt: es können ihm zwei motorische Nerven zugrunde liegen, einer des Mandibular- und einer des 3. Somiten, von denen der letztere beim Selachier die Alleinherrschaft hat unter Überlassung des Rectus inf. an den Oculomotorius. Schon *Dohrn* nannte einmal den Abducens einen *multiplen* Nerven<sup>1)</sup>.

Nach diesen Auffassungen würde der motorische Nerv des *ersten* Myotoms des Lanzettfisches auf der Kraniotenstufe zunächst die *gesamte* Augenmuskulatur versorgt haben — wofür er doch wohl auch allein in erster Linie dran wäre bei seiner alleinigen Nachbarschaft zum Stirnbläschen, dem Homologon von Vorder- bis Mittelhirn! — und wäre in obiger Übersicht, wenn sie so gut wie möglich auf Cyclostomen statt auf Kranioten allgemein passen soll, zu schreiben:

Prämandibularsomit *ohne* Nerv,

Mandibularsomit mit Oculomotorius, Trochlearis und Abducens *a*,

Somit III mit Abducens *b*.

Der *Nervus* (Ramus) *ophthalmicus profundus* paßt vermöge seiner Austrittsstelle aus dem Gehirn, als vorderster, *zunächst* hinterm Mittelhirn enteilender dorsaler Oblongatanerv, sowie durch seinen stark nach vorn gerichteten Verlauf *sehr gut* auf den 2. dors. Spinalnerven des Lanzettfisches, da auch dieser dicht hinter dem Stirnbläschen und rostral der vorderen Kante des 1. Myotoms entspringt und entschieden nach vorn eilt.

Der Trigeminus(-Rest) ist dann einwandfrei das Homologon des 3. dors. Lanzettfischnerven, wie die Übersicht es besagt, und der *vierte* erscheint beim Kranioten als das mächtige Acustico-Facialis-System. Ich erinnere hier daran, daß nahe hinter seiner Ursprungsstelle sich im Lanzettfischrückenmark eine besondere Anhäufung von Ganglienzellen findet; allerdings liegt diese in der *ventralen* Zellensäule, während wir sie jetzt lieber in der dorsalen sähen für einen Acusticus und bei der stark sensiblen Natur des Facialis der niederen Kranioten. Doch führt der Facialis auch bei Cyclostomen und Fischen sicher auch viele visceromotorische Fasern.

<sup>1)</sup> Eine andere Auffassung gewann *Mozejko* 1912 S. 619: Nicht der Abducens, sondern der Rectus inferior sei bei *Petromyzon* gemischter Natur, er entstehe hier aus dem 1. und 3. Myotom und könne daher vom Nerven des 3. innerviert werden. Beobachtet ist dies aber wohl nicht. Meine obige Auffassung sucht der ungewöhnlichen Lage des Abducens bei *Petromyzon* gerecht zu werden. — Zus. b. d. Korr.: Vgl. auch *Tretjakoff*, Zeitschr. f. wiss. Zool. 128, 1926.

Da auf den *fünften* dorsalen Spinalnerven des Lanzettfisches der Glossopharyngeus entfällt, ist es beachtlich, daß an ihm die Formation der großen Dorsalzellen im vorderen Rückenmark jenes Tieres sich verliert. Sie nimmt also ziemlich genau *den* Bereich ein, der beim Kranioten den eigentlichen Kopf- oder Gesichtsnerven gehört. Von da an oder im Bereich der Hals- oder Kiemen-spaltennerven der Kranioten hat also das Homologon der Oblongata beim Lanzettfisch eine andere Struktur als bis dahin, und zwar den reinen Rückenmarksaufbau. Mithin ist das *Gehirn des Lanzettfisches*, wenn darunter das vordere Zentralnervensystem bis einschließlich der Dorsalzellenzone verstanden werden soll (wie ähnlich *Rohde* es durch die vorderste Kolossalzelle begrenzte), nicht dem des Kranioten komplett homolog, so berechtigt *physiologisch* jener Begriff oder der Ausdruck Gehirnzellen für die Dorsalzellen hier sein mag, sondern es umfaßt außer Vorder- und Zwischenhirn nur einen gewissen *Teil* der Oblongata. — *Peripher* sind natürlich jener Nerv des Lanzettfisches und der Glossopharyngeus insofern sehr verschieden, als jener wie auch 6 und 7 noch vor dem Velum innervieren, während der Glossopharyngeus der Nerv der ersten Kiemenpalte ist. Es halten sich ja aber die *dorsalen* Nerven in ihrem peripheren Verlauf von vorn herein nicht an bestimmte Segmente, das zeigt schon aufs klarste der Lanzettfisch selber, da sie bei ihm hauptsächlich etwa senkrecht einander parallel ziehen und somit jeder mehrere Myotome und im Kiemenbereich jeder mehrere Kiemenpalten überschneidet. Insbesondere verlagert beim Lanzettfisch sich das vordere Ende des Kiemendarms in der Ontogenese nach hinten, denn der Ort des Auftretens der 2. (1. persistierenden) Kiemenpalte liegt unterm 2. Myotomkörper und somit viel weiter vorn als der Anfang des Kiemendarms in Abb. 31. Dies erklärt es genügend, daß der 5. dorsale Nerv des Lanzettfisches das Kiemengebiet nicht erreicht. Entsprechendes gilt für die folgenden zwei.

Schließlich sei erwähnt, daß beim Lanzettfisch gerade am Homologon des *Vagus* — am 6. dorsalen Spinalnerven — die Reihe der segmentalen Kolossalzellen beginnt. Das Homologon der vorderen etwa 3 Kolossalzellen ist also bei *Petromyzon* — vermutlich in irgendwelchen kleinen Zellen — noch im Hinterende der Oblongata zu suchen. Jene Zellenformation des Lanzettfisches dürfte eine solche sein und solchen Körperbauverhältnissen und -funktionen genügen, wie sie beim Kranioten nicht zur Ausbildung gelangen, vielleicht einem relativ stereotypen Schlangeln. *Tagliano* allerdings hat den interessanten Versuch gemacht, diese Zellen bei den Teleostiern wiederzufinden in dortigen Riesenzellen, die vermutlich zur Regulierung der Bewegungen während des Larvenlebens dienen und adult nur bei wenigen Arten persistieren.

Verhältnismäßig *unwesentlich* ist für die Homologisierung die Lage der Nervenkerne zueinander. Da ich die Kerne bei den Fischen genau kenne und in allen bisherigen Nervenhomologisierungen von ihnen überhaupt nicht die Rede ist, denn der Embryologe als solcher nimmt von ihnen nicht Notiz, konnte ich in einigen früheren Äußerungen andeuten, daß hier wohl noch etwas Wesentliches unbeachtet geblieben sei. Ich komme aber davon ab. So erachte ich oben das häufige Getrenntsein der Kerne von Oculomotorius, Trochlearis und Abducens und die weitere Tatsache, daß sie wie diese ihre Reihenfolge vertauschen, nicht für eine Stütze der bisherigen Ansicht, daß diese drei Nerven



von Anfang an verschiedenen Myomeren zugehören, und in anderen Punkten sehen wir die stärksten Unstimmigkeiten zwischen der Reihenfolge der *Nervenwurzeln* (der Austrittsstellen) und der Kerne. Liegt doch der Trigeminus- (inkl. Profundus-)Kern unbedingt *hinter* dem Kern des Oculomotorius und Trochlearis und erstreckt er sich doch bis *unter* die Kerne von Facialis, Acusticus, Glosso-pharyngeus und Vagus; Acusticus- und Facialiskern liegen so entschieden *hinter* einander, wie man es von zwei verschiedenen Segmentnerven erwarten könnte, wenn die Lage der Kerne eine Metamerie überhaupt andeutete; dabei folgen sie sich jedoch in umgekehrter Reihenfolge (Ac., Fac.) wie die Wurzeln (Fac., Ac.). Alles dieses heißt nur, daß der histologische Aufbau des Rückenmarks die beim Lanzettfisch auch im Kopfgebiet erkennbare Segmentierung (der dorsalen Zellsäule, S. 522; ferner segmentale Lage der Becheraugen!) auf der Kraniotenstufe durchaus nicht wahr, sondern daß sich hier viel neue Verbindungen einstellen zwischen vorderen und hinteren Teilen, je nach den Erfordernissen der Kopfbildung, des Nahrungsgewinnes und der sonstigen Reizzufuhr und Bewegungsweise, so daß Kerne hier und da entstehen, nicht festgehalten durch die Lage der peripheren Nerven.

Es liegen ja auch die motorischen Zellen des Lanzettfischrückensmarks ganz sicher nicht in gleichen Querschnitten wie die motorischen Wurzeln, sondern deren Fasern biegen im Rückenmark sogleich entschieden um, ebenso ist es nach *Leder* bei *Ammocoetes* (während allerdings nach *Tretjakoff* die Vorderhirnzellen in der Oblongata von *Petromyzon* gruppenweise liegen).

Sehr problematisch ist noch, und zumal unter diesen Umständen, die „Neuromerie“ der Oblongata und zumal diejenige des Gehirns. *Froriep* hat sie 1892 für unwesentlich erklärt, sie sei nur ein Abdruck der *Myomere*. *Ziegler* hat neuerdings darauf hingewiesen, daß sie bei Amnioten häufiger sei als bei Anamniern. Nicht so ist es nach *Gräper*, der 1913 *Froriep* aufs entschiedenste entgegentrat. In jedem Falle darf ich hier von ihrer Betrachtung absehen.

Betrachtungen über die Homologie der Nervenfasern im Rückenmark s. *Johnston* 1905b.

Die Frage der *Trimerie* des Lanzettfisch- und Wirbeltierkörpers wird im übernächsten Kapitel zu behandeln sein.

## 2. Vertebraten und Tunicaten.

Die wunderbare Klasse der Tunicaten, mit ihrer fast unglaublichen, tatsächlich einem *Chamisso* einst nicht geglaubten Vielseitigkeit wie geschaffen, um den erst gründlich auf Irrwege geführten Zoologen schließlich klare, nur maskierte Gesetzmäßigkeiten auffinden zu lassen, wird sicherlich auch fernerhin der vergleichenden Forschung noch manche Aufgabe stellen. So dürfte ihr Verhältnis zu den Vertebraten<sup>1)</sup> erst in den wenigsten Hauptpunkten klargestellt sein und sind seit der Pionierarbeit eines *Kowalevsky*, eines *van Beneden* und *Julin* erst wenige *speziellere* Fragen dieses Gebietes besonders von *Willey*, *van Wijhe*, *Ihle* und *Delsman* angeschnitten, erörtert oder geklärt worden.

Die Arbeit von *Ihle*, 1908, welche in dieser Hinsicht eine Fundgrube ist, zeigt damit an, daß auch in Zukunft entschiedene Fortschritte auf diesem vergleichenden Gebiete dem *Tunicatenforscher* vorbehalten sein werden, wenn er

<sup>1)</sup> Unter „Vertebraten“ verstehe ich in diesem Kapitel Kranioten und Akranier.

mit zeitgemäßer Feinheit der Technik seine Objekte, wohl besser wenige als viele, neu untersucht und den nunmehrigen Stand der Kenntnis von den Akranieren in Betracht zieht. Wenn ich dies von der Zukunft erwarte, muß ich freilich jetzt selber die gegenwärtige Kenntnis von den Tunicaten verwerten und habe ich daher mit dem folgenden Referat Anregungen zu verbinden.

Als Beispiel dafür, wie der Tunicatenorganismus uns so manchesmal unabweisbare Homologisierungen förmlich aufzwingt, obwohl die so zu vergleichenden Organe in Einzelheiten wenig lagegleich sind und nach ihrer Ontogenese eher völlig verschieden erscheinen könnten, sei zunächst an das *Atrium* (die Kloake, den Peribranchialraum) erinnert. Trotz aller Abweichungen solcher Art ist immerhin schon das *Vorhandensein* dieses bemerkenswerten Ektodermaumes eine so bemerkenswerte Übereinstimmung des *Volltieres* mit dem Akranier, daß man hier dem Volltier, nicht der Larve und der Ontogenie, die entscheidendere Bedeutung für die Homologisierung zuerkennen muß, wie auch der Lanzettfisch als Volltier in einigen Punkten mehr Kraniotenübereinstimmung zeigt denn als Larve. Der erste Forscher, der eine nahe Verwandtschaft von Lanzettfisch und Ascidie behauptete, war *Goodsir* 1841. Er tat es auf Grund des Kiemendarms, den er in Struktur und Lage in beiden Typen ähnlich fand; er sah somit zum ersten Male den Peribranchialraum und seine Homologie. Natürlich bleibt vorbehalten, daß später einmal die Homologisierung des Peribranchialraumes der Tunicaten (Ascidien und Salpen) mit dem der Akranier eingeschränkt und präzisiert wird. Doch darf zunächst erwähnt werden, daß jene Kloake, insofern sie durch ihre große Ausdehnung auch den After umfaßt, dem Atrium des Lanzettfisches durchaus nicht ganz fernsteht, da auch dieses mit einem langen Fortsatz bis an den After wenigstens *heranreicht*. Übereinstimmung besteht auch in der Aufnahme der Geschlechtsöffnungen (daher „Kloake“). Die ganz verschiedene Ontogenese (bei den Ascidien von zwei dorsalen Ektodermgruben aus, *Kowalevsky*) war auch für *Willey* 1894 kein Hinderungsgrund der Gleichsetzung. Eine *Homologie der Ontogenese* der Atrien wäre dagegen erst zu finden, denn man würde *Willey* mißverstehen, wenn man in seinen Abbildungen einen solchen Versuch läse. Er sucht indessen, und das scheint einleuchtend, die verschiedene Entstehung dadurch zu erklären, daß die Anlage des Atriums bei den Tunicaten (Ascidien) bei nicht gestrecktem, sondern sehr kurzem Leib sich vollziehen muß.

Auf Grund der Ontogenese ist dagegen besonders die Homologie der *Chorda* sowie des *Neuralrohres* unumstritten. Im einzelnen ist am Nervensystem der Ascidienlarve, wie ich 1923 S. 509 ausführte, die Sinnesblase *als solche* der Sinnesblase des Lanzettfisches, d. h. dem Stirnbläschen, homologisierbar und das ihr folgende großzellige Rumpfganglion dem Dorsalzellenteil des Lanzettfischrückensmarks. Auf Einzelhomologisierung des Sehorgans wie des Statolithen der Ascidien gegenüber Vertebraten wird nach wie vor zu verzichten sein.<sup>1)</sup> Jetzt

<sup>1)</sup> So auch bez. des Sehorgans nach *Froriep* in *Hertwigs* Handbuch 1906, während ein Versuch der Homologisierung seitens desselben Autors in Verhandl. anat. Ges. 2, 1906 allerdings bei der Ascidienlarve converse Lage der Sehzellen nachweist und dies den Sehgrübchen der Medullarplatte von Wirbeltierembryonen vergleicht, aber von der Paarigkeit des Organs in der Sinnesblase m. E. nicht überzeugen kann.

aber fragt sich, ob in anderer Hinsicht jene Gleichsetzungen Einschränkung verlangen. Da glaube ich nun, jene Auffassung der *Sinnesblase* bewährt sich einstweilen, da diesem Organ auch der früh sich schließende *Neuroporus* angehört (*Seeliger* S. 799), zweitens, und nicht zum wenigsten, deshalb, weil bekanntlich die *Chorda* der *Ascidienlarve* (und *Appendikularie*) nach vorn nur bis an die *Sinnesblase* reicht, deren Boden sich unter das Niveau des übrigen *Neuralrohres* herabsenkt, so daß die *Chorda* an die *Sinnesblase* anstößt wie an den *Hypothalamus* eines *Kranioten*. Schon *van Wijhe* hob dies 1906 in einer Fußnote auf S. 31 hervor. Ein weiteres, drittes Argument für diese Homologisierung erwähne ich alsbald (S. 660). Dagegen ist die Gleichsetzung von *Rumpfganglion* und *Dorsalzellenteil* noch so allgemein gehalten, daß weitere Prüfung erwünscht und Präzisierungen zu gewärtigen bleiben. — Der *Sinnesblase* der *Ascidienlarve* dürften homolog sein *Statocyste* + *Hirnganglion* der *Appendikularien* (vgl. *Ihle* 1913), da diese aus einer larvalen *Sinnesblase* hervorgehen (*Delsman* 1912), und wenigstens partiell, in einer erst bei genauerer histogenetischer Kenntnis präzisierbaren Weise, dem *Hirnganglion* der *Ascidien*. Sollten „Vorder“- ,Mittel“- und „Hinterhirn“ (*Salensky, Martini*) des *Hirnganglions* der *Appendikularien* bestimmten Teilen des *Kraniotengehirns* homolog sein, so könnte das „Vorderhirn“ dem *Vorderhirn*, „Mittel“- und „Hinterhirn“ aber zusammen wohl nur dem *Zwischenhirn* entsprechen, da 1. diese Teile aus der larvalen *Sinnesblase* hervorgehen, 2. das *Mittelhirn* der *Kranioten* auf den *Augen* beruht (vgl. S. 648) und 3. die *Riesenzellen* des „Hinterhirns“ nach *Martini* 1909 nicht mit den großen *Dorsalzellen* des *Lanzettfisches* vergleichbar, sondern ventral gelegen und, rein polygonal, nicht von nervösem Charakter sind. Nach den Angaben *Martini*s kann man versucht sein, das vorderste *Nervenpaar* der *Oicopleuriden* besonders wegen seines peripheren *Ganglions* dem *Nervus terminalis* der *Akranier* und *Kranioten* zu homologisieren; entgegen steht zwar nicht nur die Angabe von *Delsman* 1912, dieser *Nerv* entstehe selbständig aus dem *Ektoderm*, sondern auch der Befund von *Martini* 1910, daß die *Zellen* der von dem *Nerven* innervierten *Geschmacksknospen* *Nervenfortsätze* in den *Nerven* entsenden; dies paßt aber, wie *Martini* selbst hervorhebt, zur *Neuronenlehre* nicht gut — oder sollte der *Nerv* gleichzeitig *Olfactorius-* und *Terminalisnatur* haben?

Zu erörtern sind auch bei dieser Gelegenheit schon die *Neuraldrüse* (*Subneuraldrüse*) und die *Flimmergrube* der *Tunicaten*, zwei mit bewundernswerter Konsequenz durch die verschiedenen Abteilungen der Klasse hindurch meist wiederkehrende Organe. (Den *Appendikularien* fehlt die *Neuraldrüse*.) Auch diese Gebilde hat *Ihle* 1908 und 1913 ausführlich besprochen. Doch glaube ich klare Übereinstimmungen zu sehen, die er teils verneint, teils nicht wahrnimmt. Ich setze mit ihm voraus, daß, wie *Seeliger* S. 798/99 es darstellt, die *Sinnesblase* der *Ascidienlarve* nach Verschuß des *Neuroporus* den „*Neurohypophysialkanal*“ austreibt, der dadurch zur *Verwachsung* und *Kommunikation* mit dem vordersten *Kiemendarmabschnitt* rostral der *Kiemenoöffnungen* gelangt, wobei besonders im Falle gleichzeitig noch blind geschlossenen *Stomodaeums* die *Öffnung* in den *Entodermbereich* deutlich wird<sup>1)</sup> und ihr vielleicht eine kleine *Ausstülpung*

<sup>1)</sup> Allerdings fand *Grave* 1922 bei der Larve der *Ascidia Amaroucium* den „*hypophysial duct*“ in *Kommunikation* mit dem noch geschlossenen *ektormalen Stomodaeum*

der *Darmwand* entgegenwächst, die den stark bewimperten Rand der *Öffnungsstelle* bilden würde. Der *Kanal* trennt sich von der *Sinnesblase* ab; sein dortiger proximaler oder *Anfangsteil* bildet sich zur *peristierenden Neuraldrüse* aus, welche dann ventral (seltener sekundär dorsal) des *Gehirnganglions* liegt und durch den restlichen, sich trichterförmig erweiternden *Kanalteil* und sein *Endstück*, die *Flimmergrube* i. e. S., mit dem vorderen *Darm* kommuniziert. Noch bestimmter behauptete *Willey* 1893, S. 315, die *Beteiligung* des *Entoderms* am *Aufbau* der *Flimmergrube*, er ließ dieselbe bis einschließlich ihrer trichterförmigen *Verbindung* mit der *Neuraldrüse* aus der *Darmwand* hervorgehen. *Seeliger* bestritt dies. Der *Unterschied* der *Auffassungen* ist aber für unsere *Fragen* kein *essentieller*.

Beim *adulten Tier* soll die *Flimmergrube* „ins *Stomodaeum*“ münden, das heiße in *ektodermalen* Bereich. Sie liegt zwar stets dicht vor dem *Flimmerbogen* des vordersten *Kiemendarm-* oder *Pharynxteils*, doch ihr *Epithel* hängt wenigstens in einfacheren Fällen (z. B. *Seeliger*s Textabb. 53 auf S. 290) mit dem des sicher *entodermalen* *Flimmerbogens* augenscheinlich zusammen. In solchen Fällen kann sie also an den rostral von ihr liegenden *Ektodermbereich* höchstens angrenzen. Sehr oft wird sie jedoch, indem sie gewundene *Schenkel* austreibt, vom *Flimmerbogen* teilweise, in manchen Fällen auch ganz frei (s. die Textabbildungen bei *Seeliger* nach *Herdman*); dann ist also annehmbar, daß sie ganz in den *Ektodermbereich* vorgeschoben ist (oder der *Entodermbereich* sich entsprechend zurückgezogen hat), obwohl die *Ekto-Entodermgrenze* bis jetzt (*Seeliger; Martini* 1910) nicht genau sicherzustellen war. Bei einigen *Appendikularienarten* fand sich der *rostrale Rand* der *Grube* umstellt von einem breiten *Zellstreifen*, den „*Randzellen*“ (*Ihle* 1908, S. 3, Taf. II, Abb. 13; 1913, Abb. 11, *Megalocercus*; einfacher bei *Oicopleura*), bei denen ich, obwohl sie bewimpert sind, an die im übrigen ähnlichen *ektodermalen Randzellen* des *entodermalen Geißelorgans* in der *Mundhöhle* des *Lanzettfisches* denken muß.

Der oft sehr geschlängelte oder gewundene *Umriss*, den die *Flimmergrube* erlangt, ist wohl ein wesentlicher Grund, daß für *van Wijhe* 1906, S. 18, ihre schon von *Hatschek* 1884 ausgesprochene *Homologie* mit dem *Geißelorgan* am *Gaumen* des *Lanzettfisches* „*keinem redlichen Zweifel*“ zu unterliegen scheint. Im Verlaufe *physiologischer Betrachtungen* nimmt auch *Orton* diese *Homologie* an. Auch ich finde jene *Ähnlichkeit*, das *Auswachsen* in lange *Arme*, frapperend (Abbildungen bei *Seeliger*, neuerdings bei *Sluiter*). Übrigens besteht die „*Flimmer*“-grube der *Ascidien* aus hohen *eingeißeligen Zellen* (*Seeliger*, S. 300) wie das soeben mit ihr verglichene *Organ* des *Lanzettfisches*; nicht so allerdings bei den *Appendikularien*, hier sind es *Flimmerzellen*.

Über die angebliche *Innervierung* der *Flimmergrube* von *Oicopleura* — *Salensky* 1903, Taf. I, Abb. 7 — können wir für die *Zwecke* unserer *Betrachtung* wohl hinweggehen. Um jene *Zeit* waren auch beim *Lanzettfisch* noch die *Geißelgrube* am *Gaumen* (*Hatschek* 1892, *Goldschmidt* 1905) sowie die *Geißelgrube* am *Neuroporusrest* (*Dogiel* 1903; nicht mehr nach *Edinger* 1906) und der *vordere Pigmentfleck* (*Edinger* 1906) *innerviert*, heute aber ver-

und am *andern Ende* blind endigend. Er versucht aber keine *Umdeutung* der *älteren Befunde*, sondern möchte wohl zulassen, daß es bei *anderen Arten* so sei wie oben angegeben. — Sollte ein *Vikariieren* der *Ursprungstelle* vorliegen wie bei der bald *ecto-*, bald *entodermalen Thymus* der *Säuger*??

langen wir für ein Sinnesorgan mehr, als daß ein Nerv sich in der Nähe des Organs für das Auge des Untersuchers verliert. Schwieriger zu beurteilen ist *Martinis* Beschreibung eines „Nerven (?)“ der Flimmergrube von *Fritillaria*, der aus 3 Fortsätzen je einer Mittelhirnzelle bestehen soll. Abgebildet ist er nicht.

Was folgt nun aus den Tatsachen? Neuraldrüse und Flimmergrube einfach dem Hirn- und Mundteil der Hypophysis der Kranioten zu homologisieren, wie einige Autoren früher es taten, verbietet sich wegen der m. E. sicher entodermalen Natur der Flimmergrube.

Dessen ungeachtet kann aber die *Neuraldrüse* mit dem Hirnteil der Hypophyse in *Vergleich* gesetzt werden. „Homologie“ wäre hier wohl zu viel gesagt, wie auch das Infundibularorgan der Akranier kaum sicher einem Saccus-vascularis-Sinnesorgan entspricht, immerhin ist es bemerkenswert, daß der Boden der Sinnesblase der Ascidienlarve zweifellos einen drüsigen Teil ausbildet, also eine gewisse Hypophysispotenz beweist. Und es ist dies ein drittes Argument für die Homologisierung von Sinnesblase = Stirnbläschen = Zwischenhirn.

Die *Flimmergrube* dagegen deutet in den erwähnten Punkten so viel Übereinstimmung mit dem Geißelorgan am „Gaumen“ des Lanzettfisches an, daß man sie ihm homologisieren darf. Obwohl der Tunicatenorganismus keine „vorderen Entodermstaschen“ ausbildet, deren linkes, nach vorn durchbrechend, beim Lanzettfisch jenes Geißelorgan bildet, entsteht auch die Flimmergrube der Tunicaten aus vorderstem Entoderm, das absolut oder relativ ein wenig nach vorn wandert und dabei, wie gesagt, wahrscheinlich in ektodermalen Bereich gelangt. Ob auch die Linkslage beider Organe in Betracht kommt, lasse ich dahingestellt, zumal die Flimmergrube der Appendikularien rechts liegt, wie nach *Delsman* 1912 auch die dem Neurohypophysialkanal entsprechende Vorbuchtung der Gehirnblase der Appendikularienlarve.

Kein Gegenargument wäre die persistierende Verbindung der beiden für die vergleichende Betrachtung dadurch sehr verschieden dastehenden Organe Neuraldrüse und Flimmergrube durch einen Kanal, ungefähr eine Lageverschiedenheit von der schon beim Atrium erwähnten, also nicht einzig dastehenden Art.

Diese Deutung der Flimmergrube entscheidet auch gegenüber *van Wijhe* über die Homologisierung des *Mundes* der Tunicaten. Deren Stomodaeum entspricht zweifellos der ektodermalen Mundhöhle des Akraniers (und wie diese dem Stomodaeum [Mundbucht] der Kranioten) eben deshalb, weil sie ein ausgezeichnetes entodermales Organ umfaßt, das beim Akranier wiederkehrt. Wie gesagt, setzte auch *van Wijhe* Flimmergrube und Geißelorgan (Wimperorgan, Räderorgan) gleich. Daß er gleichzeitig den Mund der Tunicaten nicht dem Mund des Lanzettfisches, sondern der *Geißelgrube* („Autostoma“) am Gaumen des Tieres gleichsetzen kann, „weil sonst das Wimperorgan, das beim Tunicaten dorsal *hinter* der Mundöffnung entsteht, sich beim *Amphioxus* vor demselben“ (d. h. vor der Geißelgrube) „bilden würde“, versteht sich aus der *van Wijhe*-schen Auffassung heraus, daß Räderorgan und Geißelgrube beim Lanzettfisch von Grund aus zweierlei seien, was oben an unserer Abb. 71 widerlegt wurde: es sind nur Teile *eines* Organs, des Geißelorgans, das aus der Öffnung des linken Entodermstäschens hervorgeht. Nicht sicher zulässig wäre es indessen, die Mundtentakel der Tunicaten dem Velum der Akranier und Cyclostomen zu

homologisieren, da jene tatsächlich *vor* der Flimmergrube liegen und dieses *hinter* dem Geißelorgan des Lanzettfisches. Kaum hülfte da die Tatsache, daß die Flimmergrube der Tunicaten weniger weit nach vorn rückt als das Vorderende des linken Entodermstäschens beim Lanzettfisch, da wir annehmen, daß bei der Ascidie auch hinter dem Tentakelkranz sich noch Ektoderm findet. Für die bisherige Kenntnis haben demnach die Tentakel der Tunicaten vielmehr *kein* genaues Homologon beim Lanzettfisch, sie entsprechen in ihrer Lage weder den Lippen- noch den Velartentakeln genau.

Der *Kiemendarm* oder *Pharynx* der Tunicaten ist einwandfrei dem des Lanzettfisches homolog und für mich demnach sicher in gleichem Sinne wie dieser entodermal (gegen *Martini*), zumal wegen der immer wieder erstaunlichen Übereinstimmung von „Endostyl“, vorderem Flimmerbogen und mediodorsalem Flimmerband mit den entsprechenden Teilen Hypobranchialplatte, peripharyngeales Geißelband und Hypochordalrinne beim Lanzettfisch sowie (vgl. *A. Schneider* S. 84) mit dem Wimperband von *Petromyzon*. *Orton* fand auch die Wirkung des „Cilien“schlags beim Nahrungstransport im Kiemendarm bei diesen Tieren sehr übereinstimmend. Sodann fand neuerdings *Delsman* (1910) die Entstehung des Kiemenspaltenpaares von *Oicopleura* durch tiefe, eine feine Öffnung nach außen erlangende Taschen — ganz wie bei *Branchiostoma*.

Es ist ansprechend, mit *van Wijhe* (1914 und früher) das lange andauernde Stadium der Lanzettfischlarve mit einer (nur linken) Kiemenspalte als das Copelatenstadium derselben aufzufassen, da die Appendikularie (Copelate) dauernd nur ein Kiemenspaltenpaar hat. Weitere Gründe sind der aus vier Zellen bestehende Rückenmarksquerschnitt bei den Appendikularienlarven (*Delsman*) wie bei der Ascidien- und der Lanzettfischlarve (*Hatschek* 1882, Abb. 147 bis 151), endlich die Tatsache, „daß die Zahl der 15 Segmente . . . des *Amphioxus* ziemlich gut übereinstimmt mit der Zahl von 12 Segmenten (2 oder wohl 3 für den „Kopf“, 10 für den „Schwanz“), die als Minimum bei Appendikularien angenommen werden müssen“. Die Ascidienlarve legt anfangs zwei Kiemenspalten fast gleichzeitig an, deren trennende Brücke *Willey* 1899 einem Zungenbalken homologisieren möchte. Letzteres ist freilich gewagt, mag aber weiterhin zu prüfen sein. Nicht mehr veranlaßt ist für uns indessen *van Wijhes* Umdeutung der Copelate: Mund der Copelate = Autostoma (Geißelgrube) des Lanzettfisches; linke Ksp. = Mund des Lanzettfisches; rechte Ksp. der Copelate = kolbenförmige Drüse des Lanzettfisches; After der Copelate = einzige linke Kiemenspalte der Lanzettfischlarve dieses Stadiums. Diese Anschauungen würden sich, wenn man nach ontogenetischen oder histologischen Begründungen für sie bei der Copelate suchte, wahrscheinlich als ebenso unbegründet erweisen, wie die Umdeutung des Lanzettfischmundes scharf und tief begründet war. Es ist zuzugeben, auch bei der Lanzettfischlarve mag jene Kiemenspalte vorübergehend Afterfunktion haben, da sie dem Mund schräg gegenüberliegt und vor Auftreten des Afters erscheint. Das ist aber auch alles, was sich jetzt noch für jene Umdeutung der Copelate anführen ließe, und es genügt dann nicht mehr als Begründung.

Der *Magen* der Tunicaten dürfte *nicht* dem sogenannten Magen des Lanzettfisches entsprechen, sondern dem der Kranioten. Denn wie dieser ist er gegen-

über dem Oesophagus histologisch ausgezeichnet, auch mündet an seinem *Hinterende* bei den Ascidien die „darmumspinnende Drüse“, deren Homologisierung mit einer Leber oder einem Pankreas durch *Willey* zusage. Dann darf allerdings wohl der linke Magenlappen von *Oicopleuriden* kaum als Leber aufgefaßt werden.

„Mittel- und „Enddarm“ heben sich oft deutlich voneinander durch eine ringförmige Einschnürung ab, die vielleicht als eine Art Iliocolonring eine kraniotenhomologe Einteilung zuwege bringt.

Das Herz der Tunicaten, ventral des Oesophagus gelegen, hat *durchaus* die Lage, die wir vom Lanzettfisch her (s. S. 625!) erwarten müssen, dabei eine an Kranioten gemahnende schwach S-förmige Krümmung. Die Übereinstimmungen des Blutgefäßsystems gehen bekanntlich noch weiter, wie man es übrigens aus *Seeligers* schöner Farbentafel 21 ersieht. Nun entsteht zwar das Herz und Perikard der Ascidien wohl einwandfrei durch Abfaltung aus dem Entoderm, wenigstens bei der Mehrzahl der Arten. Entodermalen Ursprungs sollte aber um 1900 auch das Herzendothel der Cyclostomen (*Goette*), vielleicht auch mancher Selachier und teilweise das der Amphibien sein. (Literatur z. B. im „*Gegenbauer*“ [1901], auch in *Zieglers* Lehrbuch. Für die Cyclostomen wurde es später bestritten [*Hatta* 1907], doch scheint wenigstens für die Amphibien aufrechterhalten zu sein, daß das herzbildende Mesenchym teilweise entodermalen Ursprung hat [*Hartmann* 1922].) Einer allgemeinen Homologisierung des Herzens der Kranioten konnte man sich trotzdem nie verschließen, und es kann wohl sein Raum auf die eine oder andere Weise ausgefüllt werden, wie denn auch *Ziegler* in seinem Lehrbuch der Embryologie der niederen Wirbeltiere prinzipielle Übereinstimmung innerhalb der Kranioten herzustellen suchte, indem er die Beteiligung des Entoderms als verspätete Mesodermbildung auffaßte.

Verfehlt war *Willeys* Homologisierung zwischen dem Festhefteorgan der Ascidienlarve und der Rostralflosse des Lanzettfisches trotz des ganz hübsch anmutenden biologischen Gedankens: „Just as Amphioxus burrows into the sand with its snout, so the Ascidian larva fixes itself to the surface of a rock or weed by its snout.“ Abgesehen davon, daß die Lanzettfische *meist* Schwanz voran sich einbohren (*Franz* 1924), haben schon *van Wijhe* 1906 und *Ihle* 1908 treffend hervorgehoben, daß jenes Organ der Ascidienlarve nicht Schnauzenlage hat, sondern, obwohl es topographisch „vorn“ am Körper sitzt, morphologisch *ventral* gelegen ist. Höchstens eine *histologische* Ähnlichkeit mit der *frühlarvalen* Schwanzflosse des Lanzettfisches mag bestehen, insofern beide Organe aus sehr hohen Epidermiszellen aufgebaut sein dürften.

Endlich wende ich mich der vielerörterten Frage zu, ob dem Schwanz der Appendikularien und Ascidienlarven eine akranierhomologe *Segmentierung* (Metamerie) nachzusagen ist. Die Frage spitzt sich auf die zu, ob die Muskulatur, das rechte und linke parachordale Muskelband, das dem „Seitenrumpfmuskel“ des Lanzettfisches lagegleich ist, als segmentiert aufgefaßt werden muß. De facto ist es bei den *Appendikularien* entweder dauernd nur eine horizontale Zellreihe (*Fritillaria*), oder es entsteht als eine solche und wird später unter Kernvermehrungen zu einer Zellstapel- und schließlich Syncytienreihe (*Oico-*

*pleura, Delsman*). Demnach sind als „Segmentgrenzen“ nur Zellgrenzen wahrnehmbar. Ferner hat jede Zelle bzw. jedes Syncytium von *Oicopleura dioica* nach *Damas* einen motorischen und nach *Martini* (1909) zwei vermutlich den Muskelsinn vermittelnde Nerven; diese Nervenmetamerie, die übrigens mit der von *Branchiostoma* nur teilweise übereinstimmt, und an deren Stelle bei anderen Arten, wie *Oicopleura longicauda* nach *Martini*, eine weniger regelmäßige Verteilung Platz zu greifen scheint, wäre erklärlich genug, da sie sich großenteils schon aus dem besagten Aufbau der Muskulatur physiologisch ergäbe. Noch unklarer wären die etwaigen Segmentgrenzen am Schwanz der *Ascidienlarve*, da in ihrem drei Muskelzellen hohen Muskelband die mittlere Zellenreihe mit der oberen und unteren alterniert. Die Ontogenese läßt nicht wie beim Lanzettfisch Ursegmente erkennen, sondern das Mesoderm sondert sich massiv aus der Darmwand dorsolateral heraus und wird (wenigstens nach den bisherigen Angaben) ohne Bildung von Cutisblatt, Sclerocöl, Segmentgrenzen und Myosepten vollständig zum Muskelbande. *Kupffers* metamere Nerven wurden von neueren Forschern, zuletzt von *Martini* 1909, bestritten.

Der Begriff Metamerie (Teilfolge, Segmentierung) schließt aber als solcher nicht aus, daß zumal bei *kleinen* Tieren die aufeinanderfolgenden Teile oder einige derselben einzelne Zellen sein können, wofür nur eine regelmäßige geordnete Aufeinanderfolge vorhanden ist, und die ist zumal bei der Appendikularie doch bis zu auffallendem Grade verwirklicht. Ebenso schließt der Begriff nicht aus, daß bestimmte Teile „intersegmental“ oder „mit den Segmenten alternierend“ liegen, wie beim Lanzettfisch die Myosepten, dorsalen Nerven und larvalen Kiemenspalten. Demnach würde sogar der Schwanz der Ascidienlarve auf den Begriff Metamerie (Segmentierung) noch passen.

Aber auch *akranierhomolog* darf diese Segmentierung zunächst bei der Appendikularie ohne Bedenken genannt werden, wenn man sich *van Wijhes* oben erwähnte Auffassung vom Copelatenstadium der Lanzettfischlarve vor Augen hält: dieses hat etwa *dieselbe* Segmentzahl, so daß man sogar den Gedanken der Einzelhomologisierbarkeit der Myomere nicht ganz verwerfen könnte oder doch jedenfalls gleiche *Proportionen* anerkennen muß; dazu kommt noch die partielle histologische Übereinstimmung: hier wie dort je Segment 1 Stapel Muskelzellen (-platten; zwar fehlt den Tunicaten, wie gesagt, Myocöl und „Cutisblatt“). Dieselbe proportionale Größe und näherungsweise gleiche Zahl haben wieder die „ineinandergeschobenen Segmente“ des Schwanzes der Ascidienlarve.

Wahrscheinlich hätte man solche Homologie im Sinne von *Lagegleichheit* schon längst zugegeben, wenn *van Wijhes* Idee des Copelatenstadiums der Akranierlarve bekannter geworden wäre und vor allem man die Frage der Metamerie der Tunicaten nicht immer *sogleich* im *phyletischen* Lichte betrachtet hätte: bei *phyletischer* Betrachtung neigt man natürlich nur dann dazu, dem Tunicatenschwanz Metamerie zuzuerkennen, wenn ihr eine so ausgesprochene Metamerie wie beim Lanzettfisch zugrunde liegen sollte, und *das* läßt sich allerdings an ihr selber nicht ablesen (sie könnte zunächst auch das *Vorstadium* der Akraniermyomerie sein). Die phyletische Frage wird uns erst später beschäftigen (S. 681).

Was die *Nerven* betrifft, so ist zwar keine besondere Lageübereinstimmung vorhanden außer so viel, wie sich — wie oben schon angedeutet — aus derjenigen der Muskulatur physiologisch ergeben würde. Wir wissen aber auch beim Kranioten die Nervensegmentation der mesodermalen Metamerie (der Myomerie) *unterworfen* und haben daher allen Grund, uns bei den Tunicaten mit einer etwaigen akranierhomologen *Myomerie* zu bescheiden, die, wie gesagt, *nicht zu bezweifeln* ist, da wenigstens bei der Appendikularie gleiche Anordnung in *mehrerlei* Hinsicht besteht.

Dem, der darin nicht folgen wollte, läge der Beweis ob, daß die Muskelzellsegmente des Appendikularschwanzes morphologisch und phyletisch etwas anderes sind als die Myomere des Akraniers, z. B. daß *mehrere* celluläre Segmente *einem* Akraniermyotom entsprächen. Ein solcher Beweis wird wohl nicht gelingen — die bisherigen Tatsachen sprechen gegen ihn.

Am Ende des Kapitels „Vertebraten und Tunicaten“ angelangt, glaube ich noch einen *allgemeineren* Hinweis hier nicht als zu bekannt unterdrücken zu sollen: wir haben außer dem Lanzettfisch auch den *Kranioten* oft zum Vergleich heranziehen müssen. Akraniercharaktere sind zwar besonders das Atrium, die Sinnesblase, die Flimmergrube; Kraniotencharaktere aber, die man beim Lanzettfisch vermißt, sind besonders das *Endigen der Chorda an der Sinnesblase*, die *Neuraldrüse*, der *Magen*, das *Herz*, und in gleichem Sinne wäre noch einiges zu erwähnen: die Neuronisierung der Sinnesblase bei den Volltieren; das reichliche Vorkommen von Flimmerzellen bei Tunicaten; das Fehlen eines Cöloms oder sein Ersatz durch *Mesenchym* bei den Ascidien — denn auch beim Kranioten kommt es zu Mesenchymbildung, die beim Lanzettfisch so gut wie ganz ausbleibt — und der Besitz von *Blutzellen*. Phyletisch wird dieses Verhältnis unten kurz zu erörtern sein. An sich ist es nichts Neues, außer in den Punkten Magen und Herz, doch wurde es m. W. noch in keiner allgemeinen Betrachtung erörtert.

### 3. Chordaten und Enteropneusten.

Seitdem *Bateson* 1884 auf eine Anzahl von Übereinstimmungen zwischen Chordaten und Enteropneusten, insbesondere *Balanoglossus kowalevskii*, hinwies und die Enteropneusten an den Anfang der Chordatenreihe stellte, ist diese Ansicht mit mancherlei Modifikationen von allen Enteropneustenforschern mit Ausnahme *Spengels* angenommen worden. Auch für mich bestehen genügend zahlreiche Vergleichspunkte trotz mancher Unsicherheit unseres Urteils. Die bekanntesten Vergleichspunkte sind die „Notochorda“, der Bau der Kiemenbögen und das dorsale, unter Einstülpung entstehende Zentralnervensystem, doch als einer der wesentlichsten Punkte gilt bisher auch die Mesodermbildung, die *Trimerie*.

Ohne eine Trimerie der Chordaten zu behaupten, sagte schon *Bateson* dem Embryo von *Balanoglossus kowalevskii* in der Mesodermbildung eine dem metameren Mesoderm der Chordaten ähnliche Gestaltung nach: Abb. 86. *Masterman* (1892) nannte die drei dortigen Cölomabschnitte, deren vorderer unpaar, der mittlere und hintere paarig sind, Proto-, Meso- und Metamer und legte dieser „Archimerie“ hohe Bedeutung bei, sie sollte nach ihm wahrscheinlich den Bra-

chiopoden, Bryozoen, Rotatorien, Sipunculoideen, Chätognathen, Echinodermen und den „*Archichorda*“ (= Enteropneusten + *Phoronis*, letztere auf dem Stadium der Actinotrochalarve mit paariger „Chorda“) zukommen. Bekanntlich ist man heut geneigt, diese *Trimerie* besonders den Deuterostomiern nachzusagen, also den Chätognathen (auf Grund der klaren klassischen Ergebnisse von *O. Hertwig* 1880), den Enteropneusten (mit *Bateson* und späteren), den Echinodermen (besonders mit *Bury*) und den Chordaten (Tunicaten, Akranieren und Kranioten).

Das Ergebnis hinsichtlich der Chordaten ist jedoch hierin ein kärglicheres geblieben, als man nach zuversichtlichen, doch einander widersprechenden Darstellungen glauben könnte. Deshalb will ich zunächst den gegenwärtigen Stand dieser Frage hier kurz präzisieren, bevor ich geschichtlich auf ihn hinführe und meine eigene Ansicht äußere:

1. Dem unpaaren *Protocöl* (und dem Protosoma oder Rüssel [Eichel]) der Enteropneusten homologisiert man übereinstimmend beim Lanzettfisch die (das rechte) vorderen Entodermsäckchen und somit die ventrale Rostralhöhle und beim Kranioten den Prämandibularsomiten, weil diese Teile ontogenetisch anfangs unpaar aus dem vordersten Darnteile hervorgehen und rostral des Mundes liegen.

2. Wieviele Ursegmente dem *Mesocöl* (Mesosoma, Kragen) der Enteropneusten entsprechen sollen, ist nicht geklärt: mindestens eins, aber nach mancher Auffassung auch einige.

3. Der große Rest entspricht dann jedenfalls dem *Metacöl* (Metasoma, Rumpf) des Enteropneusten und teilt ja mit ihm auch das Längenwachstum sowie die Tendenz zu deutlicherer Metamerie. — Wenn aber nicht geklärt ist, wo die Grenze zwischen Meso- und Metasoma liegt, so ist eine *Trimerie* der Chordaten bisher überhaupt nicht nachgewiesen, sondern nur eine etwas allgemeinere Übereinstimmung der Mesodermgliederung mit derjenigen der Enteropneusten!

Die bisherigen *Argumente* sind folgende:

Als erster glaubte *Mac Bride* 1898 die Trimerie beim Lanzettfischembryo wiederzuerkennen: das *Promer* sieht er im vorderen Darmabschnitt, der, wie *Mac Bride* damals entdeckte, die *Hatschek'schen* Entodermsäckchen als ein Paar zunächst nach hinten gerichteter Hörner entwickelt; das *Mesomer* sieht er im 1. Myotom, weil es sich erst später als die folgenden bildet und — dem hinteren Kragenrand des *Balanoglossus* vergleichbar — einen ventrocaudalen Fortsatz treiben sollte; doch ist besagte Zeitfolge nicht wieder beobachtet (*Cerfontaine*; kommen individuelle Variationen vor?) und der caudale Fortsatz (s. S. 601) nicht sicher bestätigt. Dem 3. Cölom der Enteropneusten verbleibt nach dem Autor das gesamte restliche Mesoderm des Lanzettfisches, da es durch Segmentierung einer mesodermalen Falte entsteht, die nach Gesagtem nichts mit dem 1. Myotom zu tun haben sollte.

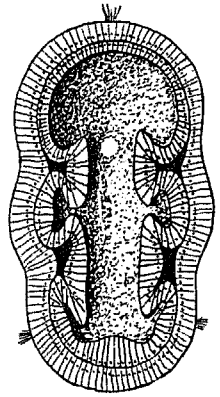


Abb. 86. Embryo von *Balanoglossus kowalevskii* um die Zeit des Schlüpfens, nach *Bateson* 1885b, verändert durch Zeichnung des Mundes (After etwas ventral am caudalen Ende, verdeckt, nicht gezeichnet). Aus *Franz* 1924b.

1901 meinte *van Wijhe* am *Volltier* des Lanzettfisches die Trimerie wiederzufinden: das *Protocöl* sei die ventrale Rostralhöhle (also mit *Mac Bride*). Das *Mesocöl* werde, was seine Splanchnocölteile betrifft, repräsentiert durch das komplizierte „Stomocöl“, also die Velarhöhle, die Lippenhöhlen, die Epipterygialhöhle und den vordersten Teil der Pterygialhöhle. Das *Metacöl* beginne am 1. Kiemenbogencölom; denn hier bestehe zwischen beiden eine deutliche Grenze in der bemerkenswerten Membran (s. unsere Abb. 53 auf S. 562) zwischen der Epipterygialhöhle (*Epc*) einerseits und dem Kiemenecölom und dem Atrium andererseits. Dem Mesosoma soll nicht nur das vorderste Myotom zugehören, sondern wenigstens noch zwei weitere, da das Splanchnocöl des Mesocöls ja bis zum 1. Kiemenbogen vor der 1. Kiemenspalte reiche und diese die 3. sei (1 = Mund [Spritzloch], 2 = vergängliche, 3 = dicke) (*van Wijhe* 1901 S. 70, 1906 S. 28, 29). Es fanden sich für den Autor 1901 S. 69 Argumente, um auch bei *Petromyzon*, Selachiern und höheren Kranioten das Mesoderm aus (den) 3 Auswüchsen der Darmwand, einem unpaaren und zwei paarigen, hervorgehen zu sehen: der unpaare ist und bleibt der Prämandibularsomit (später paarig werdend), doch die Grenze zwischen 2 (bei *Petromyzon* mehr als ein Somit, beim Selachier vielleicht nur einer oder 2) und 3 bleibt unscharf, sie kennzeichnet sich bei *Petromyzon* nur dadurch, daß aus dem (hier soliden) seitlichen Darmauswuchs der 4. und 5. Somit sich früher abteilen als die vorangehenden und folgenden; beim Selachier kennzeichnet sich die Grenze durch lange bestehenden Darmzusammenhang des 2. sowie des später und ganz selbständig entstehenden 1. Somiten im Vergleich mit den schneller sich abschnürenden folgenden.

1914 hat jedoch der Autor die am Lanzettfisch-Volltier gefundene Grenze zwischen Meso- und Metacöl als solche *gestrichen*: sie fehlt anfangs völlig, stellt sich erst gegen Ende der Metamorphose in noch ungeklärter Weise ein und ist „eine sekundäre Bildung“ (l. c. S. 57), ihre Deutung war „unrichtig“ (ebenda S. 39, mit *Gibson*). Wir könnten jetzt zwar mit gutem Willen im hufeisenförmigen Mundeölom der Metamorphosestadien, wie es der Autor gleichzeitig beschreibt, das Mesocöl erblicken, soll es doch nach dem Autor die Mandibularhöhle sein; es wird ihr aber sicherlich nicht komplett homolog sein, und *van Wijhe* nimmt es denn auch nicht als komplettes Homologon des Mesocöls in Anspruch, sondern gründet die Trimerie des Lanzettfisches jetzt nur noch auf die „Entstehung des Mesoderms aus drei Cölomtaschen“ (l. c. S. 39).

Andere Argumente brachte 1902 *Froriep* beim *Torpedo*embryo. Für diesen Autor bestehen, wie ich schon auf S. 633 ausführte, prototische Kopfmotome überhaupt nicht, sondern nur postotische; das prototische Mesoderm sei ungegliedert, bevor es die von *van Wijhe* und anderen, zuletzt *Ziegler*, als Myotomhöhlen aufgefaßten Höhlungen bildet. Dennoch ergibt sich für *Froriep* nicht nur eine Zweiteilung (pro- und postotisches Gebiet), sondern auch eine als Archi- oder Trimerie gedeutete Dreiteilung, da im prototischen Gebiet die Prämandibularregion (= *van Wijhes* Prämandibularsomit) keine Chorda enthält oder „achordat“ ist; während die „Mandibularregion“ (von dort bis ans Ohrbläschen) „cadueichordat“ sei, d. h. die Chorda in ihr sich ausbilde und wieder zerfalle, während endlich die postotische Region die „perennichordate“ sei. — Auch wenn ich hier hinwegsehe über das allgemeine Bedenken, das ich der *Froriepschen*

Auffassung oben (S. 633) entgegenstellte, und mit ihr das früher (S. 622) beschriebene Verhalten des vorderen Chordaendes zu vereinbaren wüßte, können wir nach dieser Darlegung bei *Torpedo* nach dem *Mesoderm* doch wohl höchstens zwei verschiedene Regionen vorfinden und nicht einsehen, inwiefern irgendeine Kopfteilung nach *Chordagesichtspunkten* in ihnen 3 archimere Mesodermregionen nachweisen könne.

Damit sind die Argumente erschöpft. Gegenargumente bestehen fast nicht. Nur *Hatshcek* sagte 1911, daß Chordaten *fehle* die Höhle des „Prostomidiums“, denn die ventrale Rostralhöhle von *Branchiostoma* entspreche nicht ihr, sondern einer nur rechtsseitig ausgebildeten Kragenhöhle der Enteropneusten und andererseits der Mandibularhöhle der Kranioten. Die Begründung sollte in einer späteren Arbeit folgen, die aber m. W. ausgeblieben ist. Da ich die Mandibularhöhle im 1. Myotom des Lanzettfisches suchen zu müssen glaube, könnte ich dem Autor nicht folgen.

Wie gesagt, kann ich nach den gebotenen Argumenten eine *Trimerie* des Lanzettfisch- und Wirbeltierkörpers bisher nicht als sichergestellt anerkennen.

*Endgültig* begraben möchte ich sie damit zwar noch nicht, sondern es bestünde zunächst eine gewisse Möglichkeit, daß sie sich doch in der Form erhalten lassen wird, daß das Protosoma wie oben im Prämandibulargebiet (-segment) und das Mesosoma *allein im Mandibularsegment* gesehen wird, also das Metasoma im Rest. Im Prämandibulargebiet tritt ja der zum Mesoderm auswachsende präorale Darm beim Lanzettfisch und Kranioten immer wieder dem „Promer“ von *Balanoglossus* ähnlich auf — ich verweise nicht zum wenigsten auf die schöne plastische Abbildung von *Lepidosteus* bei *Veit* 1925 S. 332 —; und der Mandibularsomit hat doch wohl gewisse ihm nicht abzustreitende Besonderheiten (S. 632) bei Kranioten, gewöhnlich auch eine bedeutende Größe; dann würde also das Prämandibulargebiet ziemlich komplett der *Eichel*, das Mandibularsegment ebenso dem *Kragen* des Enteropneusten entsprechen. Wenigstens diese Homologisierung der *Eichel* scheint mir, so allgemein gehalten wie sie ist, kaum anfechtbar.

Noch wahrscheinlicher aber scheint mir, daß die Homologisierung Kragen = Mandibularsegment schon zu prägnant wäre und an Stelle der Trimerie des Enteropneusten beim Chordaten nur ein Poly-Merie zu konstatieren sein wird — wie es ähnlich schon *Bateson* meinte. Dann entsprechen also alle hinterm Mund gelegenen Segmente des Kranioten — und alle gut ausgebildeten Myotome des Lanzettfisches — *zusammen* dem 2. und 3. Cölomabschnitt des Enteropneusten ohne auch nur partielle Gleichzähligkeit, und die Chordaten könnten nicht trimer genannt werden, mögen in ihnen auch alle Bestandteile der Enteropneusten aufgegangen sein. Ich könnte mir vorstellen, daß in der Mesodermgestaltung der Deuterostomier von Fall zu Fall 3 Prinzipien miteinander wetteifern, 1. eine verschieden starke Neigung zur „Somiten“bildung durch Abfaltung, 2. die Wirksamkeit eines vorderen und hinteren Wachstumszentrums (mit *Assheton*) — auch das vordere zeigt sich auch bei *Branchiostoma* im Vorwachsen der Chorda nach vorn und vielleicht in dem etwas verspäteten Auftreten der vorderen Entodermsäckchen, evtl. individuell auch des 1. Ursegmentpaares (*Mac Bride*) gegenüber den (übrigen) Ursegmenten, 3. verschiedene Ausbildungsgrade einzelner Bestandteile gemäß funktionellem Bedürfnis. Bei solchen Bedingungen und bei von vornherein nicht zu gewärtigender *vollständiger* Gleich-

zähligkeit (vgl. S. 621) brauchte die beim Enteropneusten zustande kommende Trimerie beim Akranier und fortan nicht als solche wiederzukehren und kann doch eine wenigstens partielle Gleichsetzung von Kragen und Mandibularsegment wertvoll, d. h. (s. u.) verwendbar sein: Präoral-(Prämandibular-)gebiet, Mund und daher wenigstens der *vordere* Teil des Kragens (= Mandibularsegment) bleiben homologisierbar.

Dem Metasoma *entspricht* dann ein bedeutender, obwohl nach vorn nicht scharf abgrenzbarer Teil des Chordaten. — Daß die Vergleichung nur etwa in dieser Weise zukunftsreich ist und insbesondere der Kragen *mehr* enthält als ein (präsumptives) Mandibularsegment, scheint mir besonders aus Gründen des Nervensystems wahrscheinlich (s. u.).

Mit der Suche nach Trimerie bei den *Tunicaten* hat *Ihle* 1908 sich abgegeben, allerdings gemäß dem damaligen Stande, d. h. entsprechend den Auffassungen von *van Wijhe* 1901 und 1906 und *Froriep* 1902, doch wäre es kaum wesentlich anders ausgefallen, wenn er etwa als Mesosoma der Kranioten nur das Mandibularsegment genommen hätte wie *Mac Bride*. Er rechnet die Sinnesblase der Ascidienlarve zum Mesosoma; sie liegt aber beim Lanzettfisch und Kranioten auf der *Grenze* von Protosoma und Mandibularsegment! Zum Mesosoma zählt er bei den *Tunicaten* auch den *Pharynx* (Kiemendarm) und die paarige Anlage des Peribranchialraumes, weil nach *van Wijhe* die 1. Kiemenspalte = Mund des Lanzettfisches ist. Da mir dies Argument nicht mehr gültig sein kann, kann uns der Kiemendarm bei den *Tunicaten* wie beim Lanzettfisch nur allenfalls als metasomatisch gelten. Eine erhebliche Bedeutung hat die Suche nach Trimerie in dem als hochgradig um- und rückgebildet geltenden Vorderkörper der *Tunicaten* — bei fehlenden Kopfmyomeren! — bis auf weiteres wohl nicht.

Auch in anderen Punkten werden wir im Homologisieren der Enteropneusten nicht zu weit gehen dürfen — wie *van der Horst* 1920 mit Recht bemerkte. Dieser Gefahr ist *Willey* in seinen hierher gehörigen ziemlich eingehenden Ausführungen von 1899, die gleichwohl eine Fundgrube bleiben, wohl mehrmals nicht entgangen.

Eine *Chorda* (Notochord) im Eicheldarm der Enteropneusten erblicken zu wollen, wie *Bateson* es tat, ist an und für sich überholt, weil viel zu speziell bei den doch großen Divergenzen, und paßt nun schon gar nicht mehr, da diese *Chorda*, dem Munddach dorsal nach vorn entwachsend, jetzt allein dem Meso- und Protosoma angehören würde. Doch sagte schon *Gegenbaur* (Vergleichende Anatomie I, 1898, S. 187), daß trotzdem „die *Chorda* aus einem ähnlichen Organ“ entstanden sein könne. Der reich differenzierte Darm der Enteropneusten bietet die Möglichkeit, hier und da an ihm chordavergleichbare, wenn auch zum Teil nicht chorda-lagegleiche Gebilde zu finden. Erinnerung sei an den Pygochord, eine ventral vom Enddarm sich erstreckende und mit ihm Zusammenhang behaltende Zellenmasse, die einige Chordaähnlichkeit hat, obwohl *Willey* sie mit Recht so wenig wie den „Stomochord“ (Eicheldarm) dem Chordastab homologisiert, und erinnert sei besonders an den Nebendarm von *Glandiceps*, der den hinteren Darmabschnitt dorsal begleitet und an seinem Anfang wie Ende mit ihm kommuniziert (*Spengel*). Homolog wird selbst er der *Chorda* nicht oder höchstens sehr partiell sein. Ein ähnlicher kommt auch bekanntlich bei Seeigeln, ein ähnlicher bei Echiuriden vor. Hat „*Balanoglossus*“ nun aber auch kein *Homologon* der *Chorda*, so hat sein Darm doch chordaähnliche *Potenzen*, und das ist immerhin ein Vergleichspunkt.

Der Eicheldarm läßt sich indessen nun viel aussichtsreicher *homologisieren*, und zwar mit dem *linken vorderen Entodermsäckchen* des Lanzettfisches (oder, im Sinne unserer Betrachtung auf S. 641, mit dem Entodernteil des rechten und linken Säckchens). Unpaar und medial zwar, was aber unwesentlich ist (und wie nach *van Wijhe* auch das linke Säckchen ursprünglich zu denken sein soll), stößt er aus dem Meso- ins Protosoma vor, ist also jenem Organ des Lanzettfisches lagegleich, behält wie dieses dauernd einschichtiges, darmähnliches Entodermpithel (*Spengel*) und kommt auch in seinen Verzweigungen dem Räderorgan des Lanzettfisches nahe, nur ohne sich nach außen zu öffnen. Die früheren Hinderungsgründe dieser Vergleichung — daß der Eicheldarm = Chorda, die Öffnung des linken Entodermsäckchens aber = Mund sein sollte — bestehen nicht mehr.

Vom *Kiemendarm* ist die histologische und Lageübereinstimmung bekannt. Was das Histologische betrifft, so präzisiert es *van der Horst* 1920 mit den Worten: „Fast in jeder Hinsicht (Kiemensepten, Kiemenzungen, dreizinkige Skelettgabeln, Synaptikel) besteht völlige Übereinstimmung zwischen diesen Tieren, nur fehlen die Synaptikel bei den primitiven *Harrimaniidae*. Der einzige Unterschied ist, daß bei *Amphioxus* das Skelett an der Außenseite, bei den Enteropneusten an der Innenseite der Kiemen liegt.“ Die Lageübereinstimmung wäre auch wegen Zugehörigkeit zum Metasoma wohl zugegeben. Übrigens muß man hier nicht nur an die *Balanocephala* (Gattung *Balanoglossus* usw.) und die Akranier denken, sondern auch an *Cephalodiscus* und die Appendikularien mit ihrem je einem Kiemenspaltenpaar, das in dieser Hinsicht noch kaum vergleichend erörtert ist. Ferner machte *Willey* 1899 S. 322 auf einige Unterschiede zwischen *Balanocephala* und Akranieren aufmerksam; bei ersteren entsteht der Zungenbalken ontogenetisch nicht sekundär und ist er bei seiner Größe und Vascularisierung das Hauptorgan der Atmung. Ferner droht immer wieder der Einwand: bloße Konvergenz. Ihm läßt sich erwidern: gemeinsame Tendenz, Homoplasie. Bei dieser Sachlage bliebe der Kiemendarm der Enteropneusten jedenfalls eine bedeutende Akranierübereinstimmung neben anderen; er erlangt aber diese Übereinstimmung *frappierend* durch die an ihm wie bei den *Tunicaten* abermals wiederkehrende Wimperschnur, die oesophagealen Grenzwälste, welche dem Zug Epibranchialrinne → peripharyngeale Bänder → „Endostyl“ (Hypobranchialplatte) durchaus, obschon ohne die Neunteiligkeit des letzteren, entsprechen (*Willey* 1899 S. 324 Textabb. 7).

Kein Magen ist vorhanden: wie beim Lanzettfisch (S. 623 f.). Lebersäckchen der Enteropneusten dem Leberblindsack des Lanzettfisches höchstens analog. Der „Magen“ der *Tornarialarve* ist noch nicht bestimmt homologisierbar (*Stiasny* 1914 S. 284). Seine hintere Grenze dem „*Liocolon*“ ring gleichzusetzen (*van Wijhe* 1914 S. 61), scheint mir also nicht verbindlich.

Am *Nervensystem*, das wie bei manchen niederen Vermalien, ähnlich bei Chätognathen und zum Teil Echinodermen, „ganz“ in der Haut subepidermal liegt, bewährt sich die Gleichsetzung des dorsalen Strangs mit dem Rückenmark der Chordaten nach wie vor: besonders zunächst deshalb, weil eben nur bei den Enteropneusten ein ausgesprochener *dorsaler* Strang vorliegt und er den Hauptteil des Nervensystems, das „Zentralnervensystem“, enthält, während er sonst

allen Evertibraten (außer den Tunicaten; ich sehe ab von den schwer homologisierbaren Nematoden) fehlt. Ferner ist insbesondere das besagte „Zentralnervensystem“, der „nerve cord“ oder das *Kragenmark*, zweifellos beachtlich wegen seiner unter die Haut eingesenkten Lage, seines Lumens mit vorderem und hinterem „Neuroporus“ und seiner histologischen Sonderung in zentrale graue und periphere weiße Substanz.

Insoweit es durch Invagination entsteht, könnte man zwar an und für sich vielleicht einwenden, darin sei nicht zu viel bestimmte Ähnlichkeit mit der Einsenkung einer Medullarplatte zu erkennen: sinken Teile des Nervensystems eines Tiers überhaupt in die Tiefe, so kann dabei sehr leicht eine gewisse Invagination einmal eintreten, wie denn z. B. bei Anneliden (*Polygordius*) das *Bauchmark* sich am Boden einer ventromedialen Längsrinne der dort vielschichtigen Epidermis *bildet*, bevor es sich einsenkt (Abb. 87 auf S. 678); und bei den Enteropneusten sinkt wohl niemals die *ganze* dorsomediale Epidermis nach Art einer Medullarplatte in die Tiefe, sondern, soviel ich aus der Literatur ersehe, immer nur eine ventrale Schicht derselben, wobei Delamination, Invagination und seitliche Umwallung durch Epidermis miteinander konkurrieren (*Bateson* 1884b, *Morgan* 1894, *Spengel* 1899). Die Invagination brauchte uns auch insofern nicht *besonders* willkommen zu sein, als sie ja bekanntlich bei Cyclostomen, Dipnoern und Teleostiern *nicht* stattfindet, sondern durch solide Einwucherung ersetzt ist, im Gegensatz zu den Selachiern, Amphibien und Amnioten.

Sehr willkommen ist uns indessen wieder als Point für die Homologisierung der Ort der *ersten* Ausbildung des Kragenmarks: etwa im *hinteren Drittel* (*Bateson* 1884b) des Kragens vollendet es sich *zuerst* durch Abtrennung von der Epidermis und schreitet dann, vorn und hinten mit ihr stets Kontinuität behaltend, rostral- und caudalwärts vor: jene Lokalität kann nun sehr wohl übereinkommen mit dem Orte des ersten Zusammenschlusses der Medullarplatte beim Lanzettfisch (S. 647). Bei dieser Sachlage fällt dann auch der partielle Invaginationsvorgang als Vergleichspunkt noch ins Gewicht.

Jedoch sind die beiden Neuropori nicht denen der Chordaten lagegleich, sondern die Chordaten haben ein *längeres* Rückenmark (Medullarplatte) nicht nur nach hinten, sondern etwas wohl auch nach vorn, da das Stirnbläschen der Akranier nicht mehr gut als *in* das Mandibularsegment fallend betrachtet werden kann, sondern auf dessen vordere Grenze fällt.

Für die dorsalen „Wurzeln“ des Kragenmarks könnte ich eine Homologie mit der Epiphysis (*Willey*) nicht gutheißen.

Die Eichel- und Kragenporen gestatten kaum mehr als eine *allgemeinste* Homologisierung mit Nephridien, obschon es bemerkenswert bleibt, daß der Kragenporus jeder Seite sich in die erste Kiemenspalte öffnet. (*Bateson* nahm 1885 die *vermeintlichen* Öffnungen der „Trichter“ von *Branchiostoma* für die Kragenporen in Anspruch. *Willeys* „primordia of the nephric tubules“ sind wohl höchstens *entodermale* kleine Kiemendarmtaschen und daher den Lanzettfischnephridien *nicht* vergleichbar.)

Ein Atrium darin zu erblicken, daß der hintere Kragenrand als Hautduplikatur etwa die vorderen 3 Kiemenspalten überdeckt (*Bateson* 1884), scheint mir bedeutungslos. Eher haben die Genitalpleuren (Genitalflügel), obwohl dorsal-

wärts aufgeschlagen, eine *allgemeinste* und beachtliche Ähnlichkeit mit der Peribranchialhülle der Akranier (*Willey*).

Die *Metamerien* des Metasoma der Enteropneusten sind die der Lebersäckchen, der Kiemenspalten (-bögen) und die meist wenig deutliche der Gonaden. Eine metamere Lage und Bildung der Gonaden wurde meist abgestritten, die Gonaden und ihre Öffnungen liegen wohl meist etwas unregelmäßig hintereinander. Selbst wenn die Gonomere regelmäßiger wären, zeigen sich im allgemeinen jene 3 Metamerien ganz unabhängig voneinander und sind einander nicht gleichzählig, so daß das Tier nur ein pseudometameres ist und hierin keine Chordatenähnlichkeit hätte. Nun fand aber *van der Horst* 1920 bei *Dolichoglossus carabicus nov. spec.* eine bemerkenswerte Übereinstimmung von Branchio- und Gonomerie: die Genitalregion fällt hier mit der Kiemenspalte zusammen, die Gonaden und ihre Poren wechseln etwa mit der 5.—50. Kiemenspalte regelmäßig ab. Schon *Willey* hatte vorausschauend eine solche Anordnung als die ursprüngliche postuliert. Die hier in Rede stehende Spezies gehört nach ihrem Autor einer der ursprünglicheren Gattungen an, während bei der ursprünglichsten, *Protobalanus*, Kiemenspalte und Gonadenregion auseinanderfallen. Für die vordersten Gonaden besteht das Abwechseln von Gonaden und Kiemenspalten auch bei *Glossobalanus crozieri nov. spec.* und (mit *Meek*) *marginatus* (*van der Horst* 1920 S. 47), während die hinteren Gonaden außerhalb der Kiemenspalte liegen und geordnete Metamerie vermissen lassen. Ähnlich vermutet es der Autor (S. 55) bei *junger Harrimania kupfferi*. Wir können hiernach ohne Stellungnahme zu der Frage, ob solches Verhalten für die Enteropneusten das ursprüngliche sei (was ich bezweifeln würde), feststellen, daß *einige Enteropneustenarten sich der echten Metamerie nähern* durch gleichzählige abwechselnde Branchio- und Gonomere, welches auch bei sehr jungen Akranieren, wenigstens bei jungen *Asymmetron*-Larven besteht, bevor der Kiemendarm von der endgültigen Rumpfwand durch Ausbildung des Atriums frei wird. —

Daß auch sozusagen *Asymmetron*-Balanoglossen vorkommen, Individuen von *Glossobalanus crozieri* mit Gonaden nur auf einer Körperseite (*van der Horst* S. 47), kann ich eigentlich nur in der Absicht erwähnen, einer Überschätzung dieser Übereinstimmung vorzubeugen. Denn hängt die Gonadenasymmetrie der Akraniergattung *Asymmetron* und die geringere von *Branchiostoma* in der Weise mit der Larvenasymmetrie der Akranier zusammen, wie ich es annehme (S. 689), so ist eine ähnliche oder gar homologe Ursache bei den Enteropneusten durchaus nicht wahrscheinlich.

Als bemerkenswerte *negative* Übereinstimmungen zwischen Enteropneusten und Akranieren seien noch hervorgehoben: Das Fehlen von gestalteten Sinnesorganen und das Fehlen von sich abhebenden Drüsen. Der Akranier steht mit seinen Sinnesknospen und zentralen Sinnesorganen (Infundibularorgan, Becher-Augen) und mit der larvalen kolbenförmigen Drüse zweifellos etwas höher, aber nicht viel. Wenigstens fast die gesamten Mollusken, aber auch ein großer Teil der Vermalier selbst mit Einschluß der Turbellarien erreichen darin mehr.

Überhaupt dürfte den Enteropneusten in mancher Hinsicht — obwohl scharfe Klarstellungen noch erwünscht sein mögen — ein gewisser histologischer Tiefstand nachzusagen sein ähnlich wie den Akranieren. Kommt doch schon



das Fehlen von gestalteten Sinnesorganen überein mit einem gewissen Festhalten am Epithelzustand, und so dürfte der Enteropneustenkörper auch gleich dem Akranierkörper keine von Cölohmöhlen freien und in diesem Sinne individualisierten Muskeln haben, sondern nur solche, die noch Wand von cöломatischen Räumen sind; ebenso hat er nur wenig Mesenchym, und in seinen vielen Grenzmembranen mag wie beim Akranier die erste Stufe des Bindegewebes vorliegen. Allerdings zeigen sich — und das bleibt wohl ein Unterschied — die Muskelfasern der hauptsächlichsten Muskeln von bindegewebigem kernreichem Sarkolemm umhüllt, worin noch ein gewisses *Problem* liegt. Denn wie beim Akranier scheint beim Kranioten — nach *Maurers* Arbeiten (vgl. *Franz* 1926a) — das Bindegewebe eine *basale* Proliferation der cöломatischen Wände zu sein, so daß es beim Kranioten nicht eher Sarkolemm bilden kann, als der gegen sein Lumen Muskulatur bildende Cölohraum seine Wand und seine Selbständigkeit verliert, die er bei den Enteropneusten immer *behält* (*Spengel*).

Auch der Besitz vieler Flimmerzellen beim Enteropneusten ist ein Unterschied gegenüber dem nur einzellige Geißelzellen ausbildenden Akranier, der darin wohl tiefer steht, wenn man an der üblichen Einschätzung des Verhältnisses zwischen Flagellaten und Ciliaten mißt.

Die Epidermis ist einschichtig wie beim Akranier und Tunicaten und sonst nur bei den übrigen Evertebraten mit Ausnahme der Chätognathen.

Dem somit im ganzen etwas epithelnahen Zustande der Enteropneusten entspricht es, daß bei ihnen wie bei den *meisten* Deuterostomiern und auch beim Akranier die Keimblätterbildung durch Abfaltung einschichtiger Epithelien erfolgt im Gegensatz zu der daher mitunter weniger schematisch liegenden Keimblätterbildung der weitaus meisten Protostomier. —

#### Anhang: Ein Blick auf die Chätognathen.

Weiterhin hätte ich bei den Chätognathen nach Chordatenübereinstimmungen zu suchen, da sie ja nach den Enteropneusten die nächsten Chordatenverwandten sind, wenn hierfür ihre Zugehörigkeit zu den Deuterostomiern entscheidend bleibt, was ich wohl glaube, und wenn wir absehen von den Echinodermen als einem an die Enteropneusten sich anschließenden reich entwickelten Seitenzweig.

Ich erlasse mir aber ein ausführliches Eingehen auf die Chätognathen als eine doch den Akranieren sowohl als auch meiner eigenen Arbeit fernstehende Klasse und lasse es mit folgenden wenigen Bemerkungen genügen. Daß eine Enteropneusten-Übereinstimmung in der Trimerie der Chätognathen vorliegt, ist nicht widerlegt und daher einstweilen wahrscheinlich. Das dorsale Cerebralganglion hat allgemeinste partielle Homologie mit dem Zentralnervensystem der Chordaten, mehr nicht. (Den „Neuroporus“ *K. C. Schneiders* widerlegte *Kuhl* 1923.) Das Nervensystem der Chätognathen liegt im übrigen größtenteils subepidermal, was immerhin ein der Medullarplatte näheres Verhalten bleibt, als eine tiefere Einsenkung es sein würde. Muskulatur quergestreift, wie bei Vermalien nur selten (blitzschnelle Bewegungen). Epidermis vielschichtig. Strahlen der seitlichen Flossen vgl. Hornfäden der Selachier-, Bindegewebsfäden der *Ceratodus*-Flosse. Keimblätterbildung einfach epithelial.

#### 4. Deuterostomier und Protostomier.

Die Frage, auf welche es in diesem unserem letzten vergleichenden Kapitel ankommt, ist, pointiert ausgesprochen, die nach dem morphologischen Verhältnis zwischen *Lanzettfisch* und *Ringelwurm*.

Ich erörtere hier nicht näher die *ältere* Gleichsetzung der Rückenseite des Wirbeltieres bzw. Akraniers und Bauchseite des Wurms bei *Treviranus* (Vermischte Schr. 4, 1821), *Goodsir* 1841, *Geoffroy St. Hilaire* (lt. *Semper*) und *Semper* 1875, die meist geringfügigen oder negativen Wurmähnlichkeiten, die *Rathke* 1841 am Lanzettfisch hervorhob, und die zu keiner Zeit ganz abweisbar gewesene Macht des Arguments der Nephridien: *Gegenbaur* (Grundzüge der vergleich. Anat. 1870: Vornierentrichter von *Pelromyzon*, entdeckt von *M. Schultze* 1856), *Semper* 1875 (Urnierentrichter der Selachier), *Goodrich* 1902 (Solenocyten).

Inzwischen blieb dem Versuche der Ableitung des Lanzettfischs vom Ringelwurm, sei es mit oder ohne Vertauschung von Rücken und Bauch, die weitere morpho- und embryologische Forschung nicht hold, da sie zur Teilung der Bilaterien in einige, schließlich 2 Hauptstämme führte unter Aufteilung der *Vermes*, was den Ringelwurm vom Lanzettfisch weit trennte. Besonders maßgeblich war *Kowalevskys* neue Beurteilung der Tunicaten (1866), *Metschnikoffs* Anfügung des *Balanoglossus* an die Echinodermen auf Grund der Larve (1870) und *Bateson* oben erwähnte Zusammenfügung der Enteropneusten und Chordaten (1884). So kamen die Tunicaten und *Balanoglossus* aus den *Vermes* heraus und beide, obwohl nicht in gleichem Maße, an die Wirbeltiere heran; maßgeblich war auch gewiß für den besten Annelidenkenner im Sommer 1879 „der erste Anblick eines zehsegmentigen Amphioxusembryos, der“ — so berichtet *Hatschek* 1911 — „als völlig neuer Typus sich mir darbietend, ein lebendiges Argument, alle meine früheren Vorstellungen der Annelidenverwandtschaft der Wirbeltiere im ersten Moment hinwegfegte“. So ergaben sich für *Hatschek* in seinem Lehrbuche 1888 drei nebeneinanderstehende Gruppen der Bilaterien: die *Zygoneura*, *Ambulacraria* und *Chordonia*. Die „*Zygoneura*“, „durch zahlreiche Ausführungen *Gegenbaur*s vorbereitet“, sollten die niederen Würmer sowie den durch Trochophora und Strickleiternervensystem gekennzeichneten Kreis umfassen, d. i. die Mehrzahl der vorherigen *Vermes*, die Arthropoden und Mollusken. Folgerichtig nimmt *K. C. Schneider* in seinem Lehrbuche die Chätognathen aus den Zygoneuren heraus und stellt zwei Hauptabteilungen auf: *Plerocoelia* (= *Zygoneura* exkl. *Chaetognatha*) und *Enterocoelia* (= Chätognathen, *Ambulacraria* und *Chordonia*). Diese Benennungen besagen ziemlich gut, daß nur in der 2. Abteilung fast durchgängig das Cölohm als „Enterocöl“ (*O.* und *R. Hertwig* 1881/82) entsteht (ausgenommen bei dotterreichen Kranioten), dagegen selten in der ersten (obwohl z. B. bei Brachiopoden). *Goette* bringt im gleichen Jahre in seinem Lehrbuche die gleiche Zweiteilung der Bilaterien unter den Bezeichnungen *Hypogastrica* und *Pleurogastrica*; letztere umfassen also wieder die Chätognathen, Enteropneusten, Echinodermen und Chordaten, jene die übrigen Klassen. Der Unterschied zwischen den *Hypo-* und *Pleurogastrica* sollte nach *Goette* darin bestehen, daß bei den ersteren der ovale Urmund der Gastrula *ventral* gelegen ist und sich unter Bildung einer Protostomialnaht schließt bis auf sein eines, nunmehr vorderes Ende, das als *Mund* offen bleibt (Ontogenie des Regenwurms nach *Kowalevsky*), während bei den *Pleurogastrica* der Urmund am *Hinterende* der Gastrula liege und zum After wird, also der Mund sich selbständig bilden muß wie bei jenen der After. *Grobben* nennt 1908 dieselben beiden Gruppen *Protostomia* und *Deuterostomia*, er betont also als Unterschied die

nach Ort und Herkunft verschiedene Entstehung des Mundes (bei jenen aus dem Urmund, der After dagegen selbständig, während bei diesen der Mund selbständig und der After aus dem Urmund entstehe; bei vorübergehendem Verschluss des Urmundes bildet *auf seiner Stelle* sich bei jenen der Mund, bei diesen der After neu; ohne Bezugnahme auf *Huyleys* „archaeostomatous“ [Urmund persistiert als Mund] und „deuterostomatous“ [Urmund persistiert nicht]), und führte alsdann diese Worte in sein Lehrbuch ein. Durch die große Verbreitung dieses Buches, des „*Claus-Crobben*“, sind die Worte *Proto-* und *Deuterostomia* und ihr Sinn allgemein bekanntgeworden.

Selbstredend bedeuten diese Fortschritte der Nomenklatur nur die äußere Prägung jeweils vorher schon von den Spezialuntersuchern gefühlter systematischer Zusammengehörigkeiten. Sicher wird die Frage der Berechtigung jener beiden Gruppen in Zukunft noch einigen Erörterungen unterliegen. Für sie spricht, daß neulich *P. Schulze Chitin* nur bei der *einen*, den Protostomiern, fand<sup>1)</sup>. — Gegenwärtig wird auch das Wort *Vermalia* gebräuchlich für die früheren *Vermes* nach Abzug der zu den Deuterostomiern gekommenen Chätognathen, Enteropneusten und Tunicaten.

Da der Ringelwurm zu den *Vermalia* und somit zu den Protostomiern gehört, der Lanzettfisch aber zu den Deuterostomiern, so ist es bei diesen Auffassungen, zu denen auch ich mich bekenne, klar, daß man nicht mehr den Lanzettfisch vom Ringelwurm *ableiten* kann, sofern „ableiten“ soviel heißt wie eine mehr oder weniger direkte Abstammung behaupten, also *phyletisch* gedacht wird.

Bleibt man aber zunächst nur bei der tatsächlichen vergleichenden Darstellung, so ist gleichwohl eine *Homologisierung* zwischen Proto- und Deuterostomiern zunächst *grundsätzlich* nicht undenkbar.

Ist doch wenigstens der *Urmund* der beiden Abteilungen homolog; wenigstens wurde das weder von den Autoren, die sie aufstellten, noch sonst wohl von jemandem bezweifelt. *Lankesters* Zweifel an einer durchgängigen Homologie des Urmundes, wie ihn neulich *Söderström* in Erinnerung brachte — der Blastoporus der Planula sei kein Urmund, sondern *cänogenetisch* — berührt uns hier nicht.

Seit einigen 30 Jahren war jedoch das Homologisieren zwischen Proto- und Deuterostomiern zum Stillstand gekommen mit der Folgerung *Goettes*, daß die Bauchseite der Protostomier dem Schwanzende der Deuterostomier entspreche. Somit ging diese Gleichsetzung vielleicht schon fehl und mag statt dessen eine andere, zwar noch aphoristische, die jüngst *Naef* aufstellt, aussichtsreicher sein: Er stellt einfach das Ei des „Urcölomaten“ (und Ringelwurmes) auf seinen dorsalen Pol, sofort liegt der Urmund statt ventral dorsal *wie beim Lanzettfisch* (vgl. unsere Abb. 64). Den Unterschied, daß aus dem Urmunde dort der Mund, hier der After hervorgeht, löst *Naef* dahin auf, daß in beiden

<sup>1)</sup> Fernerhin kommt in Betracht, daß nur bei Deuterostomiern vielschichtige Epidermis vorkommt — zwar nicht überall, sondern nur bei Chätognathen und Vertebraten —, ferner die bei ihnen stets enge Lagebeziehung zwischen Epidermis und Nervensystem — welches nie Strickleitertypus hat —, ferner die verschiedene Lage des Urmundes (S. 675). Dagegen läßt sich z. Z. nicht mehr behaupten, daß die Deuterostomier *durchgängig trimer* seien (S. 665).

Fällen der Urmund sich in einer Protostomialnaht verschließe mit Ausnahme seines *vorderen* Teils, der als *Mund*, sowie des *hinteren*, der als *After* persistiere! Sofort ergeben sich klare, obwohl bisher nur allgemeinste, nicht an ihren Einzelheiten geprüfte Gleichsetzungen der caudalen Wachstumszone, des Mesoblasts, der Nephridien, der Gonaden und, wie ich hinzufüge, des zentralen Nervensystems. Der Lanzettfisch ist wieder ein auf dem Rücken liegender Ringelwurm, nur ist diese Vorstellung nicht mehr so monströs wie früher, da der Ringelwurm sich nicht als erwachsenes Tier auf den Rücken gelegt zu haben braucht.

Den weiteren, spezielleren Ausführungen *Naefs* über Homologien des Lanzettfisches kann ich zwar nicht beistimmen; sie decken sich nicht mit den obigen meinigen, zum Teil sehr gesicherten und enthalten einige sachliche Irrtümer. Aber was tut das hier, wenn mit jenen *allgemeinen Grundzügen* das *Ei des Columbus* gefunden ist. Und das scheint mir wenigstens bis zu einem bestimmten Punkte sehr wahrscheinlich. Prüfen wir die zugrunde liegenden *Tatsachen*, die uns der Autor zwar nicht nennt, sondern als „bekannt voraussetzt“.

1. Eine *Protostomialnaht* auch bei den Chordaten anzunehmen, ist auf Grund der Befunde von *Cerfontaine* an der Gastrulation von *Branchiostoma* nicht schwer und (vgl. *Korschelt-Heider*) nicht mehr neu: es entsteht nur der Urmund bei diesem Tiere anfangs nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern am Vorderende ihres Bereichs; sein Wandern nach hinten wäre also gleichsam ein Nachholen des Versäumten unter gleichzeitigem Verschluss der Lippen von vorn nach hinten und Bildung der Protostomialnaht. Wie im Kapitel Ontogenie erwähnt wurde, hat zwar das *Experiment* eine Conrescenz nicht erweisen können, doch dürfte noch das Volltier ihre Spuren uns aufzeigen in der dorsalen niedrigzelligen Darmlinie (und deutlicher in der Raphe [Zentralspalt] des Rückenmarks, was zwar nicht zur Gastrulation gehört, aber zur Conrescenz). — Den After auf den Urmund — somit nun auf den hinteren Teil des Urmundes — zurückzuführen, ist zwar gerade beim Lanzettfisch erschwert (S. 590), ist aber bekanntlich uns im übrigen bei den Deuterostomiern geläufig, wie Entsprechendes für den Mund des Protostomier gilt, da die anfängliche Öffnung bei manchen Formen persistiert, bei anderen, oft nahe verwandten sich schließt und sich neu bildet.

2. Daß aber aus dem Urmunde *Mund und After* hervorgehen, ist bis jetzt meines Wissens bei keinem Tier „Tatsache“, sondern nur eine *Anschauung*, die allerdings schon in *Sedgwicks* Theorie der Segmentation (1884) vorkommt, aber bislang viel *weniger* begründet ist als *die* Anschauung, daß bei den Protostomiern lediglich der Mund und bei den Deuterostomiern lediglich der After (auch im Falle Neuauftretens) auf den Urmund zurückzuführen sei. Bei den Mollusken, seinem Spezialgebiet, sagt uns *Naef* (1924 S. 32), daß nach Verschluss des Urmundes „augenscheinlich“ die Stelle des späteren Mundes am Vorderende, die des Afters am Hinterende des früheren Urmundes liege. Solange es also beim „augenscheinlich“ bleibt, finde ich nicht genügenden Anlaß, *Grobbens* Unterscheidung der Proto- und Deuterostomier zu lockern.

3. Daß der Urmund der Chordaten inkl. *Branchiostoma dorsal* liegt, wie derjenige der Anneliden usw. *ventral*, ist unweigerlich zuzugeben — vgl. auch Abb. 64.

Demnach erachte ich *Naefs* neue Homologisierung von Rückenseite des Chordaten und Bauchseite des Anneliden für glücklich und vermute, daß sie sich ausdehnen lassen wird auf die Deuterostomier einer- und die Protostomier andererseits, so daß sie einen Unterschied *mehr* zwischen diesen beiden Gruppen darstellt und ihn keineswegs verwischt.

## VII. Zur Phylogenesis.

Phyletische Betrachtung ist die Suche nach dem verbindlichen, natürlichen System biologischen Wissens. Etwas hat sich ihre Aufgabe gegen früher verschoben. Sie braucht nicht mehr in *großen Zügen* ihre Möglichkeit zu erweisen und „natürliche Schöpfungsgeschichte“ glaublich zu machen. In engerem Rahmen muß sie beides nach wie vor. Immer wieder ist das Bild des Stammbaumes zu revidieren und das Wunder desselben uns selbst glaubhaft, d. h. die Formenwandlung uns verständlich zu machen. Jeder Fortschritt tatsächlichen Wissens vom Sein und vom Werden der Lebewesen ist da in glücklichen Fällen sofort verwendbar, andernfalls schärft er unsern Blick für Probleme oder zeigt uns neue Rätsel, die man vorher weniger fühlte. Leitend waren bisher für die Phylogenie bekanntlich besonders die Morphologie, Ontogenie und Paläontologie, *Haeckels* „drei Grundpfeiler“. Physiologie, Entwicklungsmechanik und Chemie, voneinander übrigens so wenig trennbar wie von jenen dreien und wie jene unter sich, haben für die Phylogenie dieselbe Dignität und sind nur wegen ihrer etwas weniger handgreiflichen Objekte die jüngeren Zweige, daher noch phyletisch weniger geordnet und verwendet. Dasjenige sichtbare, vor unseren Augen sich abspielende Werden, welches *am meisten* befähigt ist, den *Stammbaum* sowohl zu revidieren als auch in einer davon wieder untrennbaren Weise uns die Wandlung der Formen in *kausaler* Hinsicht verständlich zu machen, ist für die Probleme dieser Arbeit bisher nicht das experimentell ermittelte, sondern das normale, das ontogenetische, der „wahre Lichtträger“ *Karl Ernst von Baers*.

Um nicht in haltlose Hypothesen zu verfallen, muß die phyletische Forschung als Gedankenarbeit auch ständig sich über ihre logischen Grundlagen im klaren sein und sie mit dem Fortschritt der Wissenschaft revidieren. Sie hat viele Axiome, und nur wenn man sich Rechenschaft darüber gibt, woher wir sie haben, was sie besagen und inwieweit sie verlässlich sind, werden wir uns sicherer vor Fehlschlüssen und Wortspielen bewahren<sup>1)</sup>. Freilich, ganz kommen wir nie von Axiomen los, sondern jede Überzeugung ist zum Teil ein solches und ist als ein solches, d. h. kritisch, zu behandeln. In der Absicht, zunächst die Tatsachen sprechen zu lassen, dann die Hypothese, mied ich diesmal das Gebiet der Hypothese in den vorangehenden Kapiteln, und vielleicht wird sich solche auch räumliche Trennung von Homologisierung und Hypothese, obwohl sie noch sprachliche Schwierigkeiten hat, auch fernerhin oftmals be-

<sup>1)</sup> Ein solches Axiom ist die biogenetische Regel; ein weiteres, selten geprüftes die Annahme, daß man zwischen Mono- und Polyphylye *streng* unterscheiden könne. Ein weiteres, das ich für nichtig erachte (*Franz* in Arch. f. Protistenkunde 39. 1918), ist die Annahme vom einzelligen Beginn der phyletischen Entwicklung; ein weiteres, das in *Franz* 1924b geklärt ist, nachdem ich seit 1907 es zu klären *versucht* habe, ist der Vervollkommnungsgedanke.

währen: dadurch kommen die Tatsachen in den Vordergrund und bleibt die phyletische Hypothese nicht nur das, was sie freilich immer bleiben wird, ein anschauliches Bild vom Gewesenen, sondern schließlich stellt sie zugleich für den schärferen Blick nur noch einen bequemen sprachlichen Ausdruck für die Tatsachen und die verbindende Erklärung dar. Mit „Aus A wurde B“ kann in glücklichen Fällen gemeint sein: Wenn A vorliegt, dazu soundso viele uns geläufige Geschehensweisen, so muß aus A B werden. Sind wir so weit, so behandeln wir die Phylogenie *konditional*: *Gesetze* erklären den einzelnen Fall, und an den Einzelfällen ermitteln oder prüfen wir die *Gesetze*. Ein Beispiel: Aus dem Lanzettfisch wird ein Kraniote, wenn von frühen ontogenetischen Stadien an regere Zellbildung eintritt (s. u.). Umkehrung und Anbahnung einer allgemeineren Erkenntnis: regere Zellbildung verändert auch den *Bau* des Organismus.

Die Homologisierung an sich hätte freiestes Spiel. Wir könnten mit *Delsman* (1922) und *Naeef* (1926) unseren Neuroporus dem Annelidenmund homologisieren. Die Kennzeichen einer *richtigen* Homologisierung sind jedoch, daß sie nicht dauernd befremdlich bleibt, sondern sich bewährt. *Befremdlich* ist diejenige Homologisierung, welche den Gesetzen oder uns geläufigen Geschehensweisen nicht entspricht, wie z. B. jedesmal die Annahme, daß der Mund bei vorhandenem After nicht Mund geblieben wäre. *Bewährt* ist diejenige Homologisierung, welche durch fortschreitende Arbeit bestätigt und weitergeführt wurde. *Aussichtsreich* ist diejenige, bei welcher schon hindurchzuleuchten scheint, daß künftige genauere Arbeit sie bestätigen und weiterführen wird. Die *richtige* Homologisierung hat ihren *natürlichen* Grund im *phyletischen Zusammenhang*. — Um jedoch den stammesgeschichtlichen *Weg* zu erschließen, brauchen wir Hilfsargumente, die außerhalb der Homologisierung liegen. Wohl das wichtigste bleibt für viele Fälle das der Zeitfolge, der paläontologischen Schichtung.

Der Ruf nach Methode in der Phylogenie ist alt. Gelegentlich vernahmen wir ihn schon bei *Dohrn*; implicite bei *Karl Ernst von Baer*. Neuerdings betont ihn bekanntlich besonders *Naeef*. Die beste Förderung der Methode kam immer von genauer *tatsächlicher* Untersuchung. *Bloße* „Methodik“ geht leicht fehl<sup>1)</sup>. In Verbindung mit scharfer Empirie kann sie anregend, wertvoll und in glücklichen Fällen von Ergebnissen begleitet sein. Der erste und größte Methodiker der Phylogenie war *Haeckel*.

### 1. Protostomier und Deuterostomier.

Einem um die begriffliche Trennung von Homologisierung und Hypothese so bemühten Forscher wie *Naeef* gelang jüngst, wie oben erwähnt, die neue plausible Homologisierung von Ringelwurm und Lanzettfisch. Wenigstens den Grundgedanken nahmen wir an (mehr nicht). Das leicht zu direkt phyletisch denkende Zeitalter hatte sie früher abgelehnt. Sie ist uns aber bewährt, weil schon vor Jahrzehnten versucht, und dürfte zumal für Inangriffnahme durch einen Kenner beider Tiergruppen aussichtsreich sein, läßt sie sich doch schon

<sup>1)</sup> Man kann denen, die sich darin, d. h. in *bloßen* Vorschlägen zur Verbesserung der phyletischen Methode ergehen, nur den Rat geben, die Methodik „experimentell“ zu betreiben, d. h. sie in eigener Forschung anzuwenden.

am nebenstehenden Bilde (Abb. 87) auf die Medullarfalte andeutungsweise erweitern. Befremdlich war früher, daß ein Typus freibeweglicher Tiere dort in Bauch-, hier in Rückenlage vorliegen sollte, was doch nur ausnahmsweise vorkommt (*Notonecta*). Dies ist jetzt gemildert: schon das *Ei* hat dort jene, hier diese Orientierung. Nach *Naef* soll allerdings dennoch der Organismus einst sich *umgedreht* haben. „Die Chordaten sind — offenbar über ein in der Lage indifferentes Stadium — auf dem ursprünglichen Rücken laufende, schwimmende oder fliegende Cölomaten geworden“<sup>1)</sup>. Der so argumentierende Autor, so sehr er mit seiner „methodischen Begründung der vergleichenden Morphologie“ (*Naef* 1925, Zeile 1; auch schon früher) weit von der „*Haeckelschen* Schule“ und ihren „phantastischen Spekulationen“ abrücken will, und dessen Stammbaumvorstellungen „ganz hypothesenlos“, rein morphologische Reihen sein sollen, unterliegt hier dem Axiom von der Urtümlichkeit des Ringelwurms. So verfällt er in einen seiner vielen Haeckelismen, oder, da dies mit Rücksicht auf *Haeckel* zu viel gesagt sein könnte, er wird diesmal haeckelscher als *Haeckel*<sup>2)</sup>.

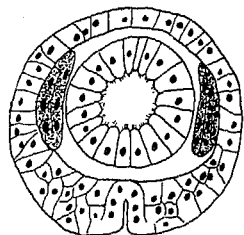


Abb. 87. Querschnitt durch die Rumpfmittle einer *Polygordius*-Larve. Nach *Hatschek* 1878. Am Boden der ventralen Ektodermfurchung bildet sich später das Strickleiternnervensystem aus. Aus *Franz* 1924b.

Die Homologie als solche besagt uns doch über die *Richtung* der Entwicklung, ob so →, so ← oder so ↘, nichts. So bekenne ich offen, ohne Hypothese hier nicht auszukommen, und die meinige kann nur die sein, daß das in der Lage „indifferent“ Stadium sowohl dem Vermalier als auch dem Chordaten *vorausging*. Mit anderen Worten, und um nicht zu speziell zu sein: die gemeinsamen Ahnen der Proto- und Deuterostomier waren vermutlich *pelagische* Wesen; erst beim Übergang zum Kriechen, welches sie zu Bilaterien und Cölomaten machte (Cölom = Erleichterung der Verschiebbarkeit, *Franz* 1925), nahmen die einen den Urmund, die anderen den Gegenpol zur Ventralseite. Denn — und das ist

die mit dieser Hypothese übereinstimmende, wohl auch in Zukunft verwendbare *Gesetzmäßigkeit* — ein *Bilaterium* dreht sich so leicht nicht um (ein *kriechendes* Tier vielleicht nie!).

Soweit ich *Naef* zustimme (s. Schluß des vorigen Kapitels), möchte ich den *allgemeinen* Gewinn seiner Homologisierung dahin formulieren, daß wir jetzt rückhaltloser als früher durch die gesamten Metazoen hindurch das Meso-

<sup>1)</sup> Noch mehrmals so: z. B. der Neuroporus ist der „rudimentäre ursprüngliche Darmeingang“; zu seinem Ersatz scheint die „vorderste unpaar gewordene Kiemenspalte (Hypophysengang)“ „vollauf geeignet“; u. dgl. m.

<sup>2)</sup> Auch wenn ich von den *phyletischen* Deutungen bei *Naef* absehe, da der Autor immer schwankt zwischen der Versicherung der Belanglosigkeit *aller* und der Gewißheit *seiner* phyletischen Hypothesen (sowie zwischen der Bekämpfung „naiver“ Phylogenetik und der Verwendung vieler ihrer Ergebnisse), so gehören auch alle seine spezielleren, sehr bestimmt auftretenden Homologisierungen am Lanzettfisch zu dem Schwächsten, was darüber geschrieben ist, infolge zu ausschließlicher Basierung auf Literatur. — Bei der Korrektur füge ich hinzu, daß *Naefs* Arbeit über *Amphioxus* in *Pubbl. d. staz. zool. di Napoli* 7. 1925 (erschienen 1926) noch nicht vorlag; für sie gilt *durchaus* dasselbe (für die Hypothesen darin also a fortiori: innerhalb der Chordaten soll es drei verschiedene Münders geben, usw.).

derm, die Gonaden, und durch die gesamten Bilaterien hindurch das Vorderende, das Hinterende, die Nephridien (gegen *Willey* 1899) und, wie ich hinzufügte, das Zentralsystem *im größten Grundzuge* homologisieren dürfen. Diese Erneuerung und Festigung der Gewißheit, daß z. B. die Gonaden sämtlicher Bilaterien homolog sind, ist wohl nicht ohne Wert. Homolog heißt aber bei der gleitenden Grenze dieses Begriffs gegenüber homöolog (homoplastisch, *Lankester*) nicht unbedingt so viel wie voneinander abstammend, und wir können wohl kaum die Nephridien der Chordaten von solchen der hypothetischen Urcölomaten *phyletisch ableiten*, sondern möchten eher ihre nach *Goodrich* weitgehende histologische Übereinstimmung bei *Branchiostoma* und *Phyllococe* als Homoplasie (Homöologie) auffassen, annehmend und folgernd, daß Homoplasie so viel vermag.

So viel hier über *Proto-* und *Deuterostomier*, da ich mich in Spezialhypothesen nicht verlieren will.

## 2. Enteropneusten und Chordaten.

Was *Enteropneusten* und *Chordaten* betrifft, so sei aus der Forschungsgeschichte in Erinnerung gebracht, daß *Bateson* 1884 die Vorstellung aussprach, in allen Übereinstimmungspunkten mit Ausnahme der Kiemenspalten und Kragensporen — also z. B. im Zentralnervensystem — sei der Unterschied zwischen Eichelwurm und Lanzettfisch der, daß ersteres Tier auf „*arrested development*“ im Verhältnis zu letzterem stehenbleibe. Wobei der Eichelwurm als der ältere Typ gilt. Diese Vorstellung als solche scheint mir in geschichtlicher Hinsicht lehrreich. Abermals wesentlich früher — sagen wir, etwa um 1800 — wäre man wohl allgemein der Annahme zugänglich gewesen — die z. B. bei *Meckel* festere Form gewann —, daß der jüngere, höhere Typ einfach der ontogenetisch weiterkommende sei, und damit wäre das „*biogenetische Grundgesetz*“ eine Selbstverständlichkeit. Sicher liegt hier eine der unbewußten Wurzeln dieses Axioms. Das Verhältnis der Gasträden (Cölenteraten) zu den Cölomaten gilt noch heute näherungsweise als ein solches. Darüber hinaus jedoch erörtert man jene Annahme kaum mehr, und ich würde sie nicht in dieser Form aussprechen bei Akranier und Kraniot (s. u.). Für Enteropneusten → Chordaten mag sie bis zu gewissem Grade zuzugeben sein bei der Segmentierung und vielleicht beim Zentralnervensystem. Somit wäre es ein Fall der biogenetischen Regel, daß der Lanzettfischembryo bei 2 Ursegmenten + präoralem Darm die Cölomteilung des adulten Enteropneusten (und Chätognathen) wiederholt, und es wäre dieser Fall durch den „*arrest of development*“ der phyletisch älteren Form erklärt.

Weiteren Einblick jedoch in das Wesen der Umbildung der Enteropneusten in die Chordatenstufe haben wir noch nicht. Man sieht neben einigen Übereinstimmungen große Unterschiede und hütet sich daher — eigentlich nur aus diesem Grunde der Ungeklärtheit der Frage — vor der Annahme direkter Abstammung. Jedenfalls dürfte der Enteropneuste der ältere Typus sein, da allgemein dem nichtmetameren Zustande der regelmäßig-metamere *folgt* (und diesem die *maskierte* Metamerie); dies ist ja ein wichtiges Hilfsargument zur Erschließung der phyletischen *Richtung*. Die Akranier haben *mehr* Metamerien

als die Enteropneusten und mehr Zusammenordnung derselben zur *Metamerie*. (Vgl. hierzu S. 671, Gonomerie bei Enteropneusten.)

Bei den Kiemenspalten ist zu beachten, daß *Rhabdopleura* keine hat, *Cephalodiscus* jederseits nur eine wie die Appendikularien. Da ist nun m. E. bislang unentscheidbar, ob zwischen den Kiemenspalten der *Balanocephala* und *Acrania* nur Homöologie besteht (das allerdings wohl mindestens, und dann könnte die geringe Spaltenzahl der *Discocephala* und Appendikularien ursprünglich sein), oder statt dessen Homologie im engeren Sinne, in welchem Falle bei den *Discocephala* und Appendikularien neotonische Rückbildung vorliegen müßte. Für Rückbildung spräche zwar vielleicht, daß die *Discocephala* sessil sind und die Appendikularien vielleicht es einst waren. Doch nach *Ihles* guten Argumenten waren sie es nicht. Festlegen können wir uns auch auf die rückgebildete Natur der Appendikularien gegenüber anderen Tunicaten hier noch nicht, so einfach gebaut diese Chordaten auch sind; immerhin wird das folgende Kapitel Gesichtspunkte für die rückgebildete Natur der Appendikularien ergeben.

*Naeff* stellt (1926, S. 48) die Hypothese auf, die Kiemenspalten des Lanzettfisches seien jünger als die Nephridien, sie hätten nicht durchs Cölom nach außen hin durchbrechen können, wenn nicht vorher Nierenöffnungen als Öffnungen des Cöloms nach außen vorhanden gewesen wären. So schön dazu *Goodrichs* von mir bestätigte Entdeckung passen würde, daß die Nephridien des Lanzettfisches auf der Ekto-Entodermgrenze der Kiemenspalten ausmünden, als ob die Entodermtasche die Stelle der Nephridialmündung gefunden hätte, „*Balanoglossus*“, der wie auch *Sagitta* keine Nephridien besitzt, sagt doch wohl, daß die Kiemenspalten älter sind; denn auch das Lageverhältnis seiner ersten Kiemenspalte (im Metasoma) zum Kragenporus (im Mesosoma) spräche keineswegs im Sinne *Naeffs*. Ich nehme eher an, die Nephridien des Lanzettfisches entstanden als Öffnungen des Cöloms nach außen, die die Ekto-Entodermgrenze der Kiemenspalten als Locus minoris resistentiae benutzten. Die Öffnung mag zu keiner Zeit eine ganz freie gewesen sein, so daß man nicht durchaus sagen müßte, die Solenocyten seien phyletisch jünger als die Öffnungen.

Hätten wir nur die Protostomie vor uns, so könnte man übrigens annehmen — wegen mehrerer Befunde an Platoniden —, daß die Nephridien ursprünglich ektodermal waren, wie schon *Lang* annahm, und allmählich für die meisten Fälle durch Mesodermgewebe ersetzt wurden. Es wäre aber jetzt sehr schwer, dies zu vereinbaren mit dem soeben für die Akranier und Kranioten Gesagten, bei denen die Nephridien relativ neue Bildungen und sogleich höchstwahrscheinlich mesodermaler Entstehung sind.

Alles Weitere, was ich über Enteropneusten und Chordaten phyletisch erörtern könnte, ergibt sich aus den Homologisierungen im vorigen Kapitel; z. B. daß der Mund Mund blieb. Daß das linke vordere Entodermtäschchen sich bei den Akranieren nach außen öffnet, der Eicheldarm aber (wohl sein Homologon) noch nicht, würde sich aus der beim Akranier geringeren Größenentwicklung des „Protosoma“ erklären.

### 3. Akranier und Tunicaten.

Das phyletische Verhältnis zwischen den Akranieren oder den Vertebraten und den Tunicaten wird noch heut sehr verschieden beurteilt. *Bateson* stellte die Tunicaten unter die Enteropneusten. Heut stellen sie viele Forscher wenig-

stens unter die Akranier, da sie annehmen, daß die Tunicaten nichtmetamer seien. (*Ihle, Plate.*) *Dohrn* dagegen nahm die Tunicaten für rückgebildete Fische (ebenso die Lanzettfische). *Goldschmidt* deutete 1905, S. 90 an, der stammesgeschichtliche Weg habe vom Lanzettfisch unter Degeneration zu den Ascidien geführt. *Martini* leitet 1909 den Appendikularien Schwanz vom Chordatenzustand als einen vereinfachten ab, da dem Autor zellkonstante Tiere als rückgebildete gelten<sup>1)</sup>.

Übereinstimmend wird man den festsitzenden Zustand der Ascidien für jünger erachten als einen freibeweglichen, den die Larve durch ihren Ruderschwanz mit Chorda, Neuralrohr und seitlicher Muskulatur als einen morphologisch lanzettfischähnlichen andeutet. — Denn was aus der Ascidie selber durch Übergang zur Freibeweglichkeit (vermutlich von Knospen) wurde, zeigt uns die Salpe: deren aufgebogener Enddarm und die auch bei ihr wiederkehrende, aber bei einem pelagischen Tier an sich nicht veranlaßt erscheinende Ruderschwanzlarve setzt phyletisch einen Ascidienzustand voraus.

Die Frage ist also, inwieweit bei den Ahnen der Ascidien Lanzettfischähnlichkeit außerdem bestand, über den Besitz von Chorda, Neuralrohr und seitlicher Muskulatur hinaus; insbesondere also, ob oder inwieweit die Muskulatur schon segmentiert war.

Die starke Neigung zur Knospung und Regeneration bei den Ascidien ließe nun zwar den Ursprung so tief wie möglich, demnach vielleicht beim unsegmentierten Zustand suchen. Stärkere Argumente aber scheinen mir im entgegengesetzten Sinne zu sprechen.

Zunächst erachte ich die *Myomerie* des Appendikularien-, sodann auch die des Ascidienlarvenschwanzes, dessen muskulöse Elemente nur alterierend ineinandergeschoben sind, der *Myomerie* der Lanzettfischlarve für homolog aus den auf S. 669 angeführten Gründen. Die Frage spitzt sich also jetzt auf die zu, ob die sehr einfache metamere Muskulatur des Tunicatenschwanzes einen Anfangs- oder einen rückgebildeten Zustand gegenüber dem der Akranier darstellt. An ihr selber kann man dies m. E. nicht ablesen.

Die Tatsache nun, daß bei den Tunicaten noch ein anderes und zwar ziemlich kompliziertes Organ des Lanzettfisches in hoher Ausbildung wiederkehrt, nämlich der Peribranchialraum oder die Kloake (neben der „Flimmergrube“, die sich aber bei den Tunicaten auch schon vom Eicheldarm der Enteropneusten her verstehen ließe), scheint mir zu zeigen, daß die gemeinsame Ahnenform schon ziemlich Lanzettfischcharaktere des Baues im adulten Zustande hatte. Denn als bloße Homöologie ließe sich der Peribranchialraum der Ascidien bei seiner morphologischen Kompliziertheit und funktionellen Gleichartigkeit bei sehr verschiedener Topographie der Organe und Lebenslage der Tiere kaum verstehen. Leicht verständlich ist seine funktionelle Bedeutung nur beim Akranier. Demnach, und wegen des von *van Wijhe* einleuchtend so genannten Copelatumstadiums der Lanzettfischlarve, scheint mir die gemeinsame Ahnenform nicht wesentlich tiefer zu liegen als auf der Lanzettfischstufe oder beim Lanzettfisch selber.

<sup>1)</sup> In seiner resümierenden Arbeit 1924 spricht *Martini* die Auffassung, daß die zellkonstanten Tiere rückgebildete seien, nicht aus, sondern erachtet sie jetzt eher für altertümlich.

Somit dürfte auch die Schwanzmuskulatur von der Muskulatur des Lanzettfisches *phyletisch* abzuleiten und aus diesem Grunde als *vereinfacht* anzusehen sein. — Die Appendikularie blieb in der Muskulatur dem Lanzettfisch etwas näher als die Ascidienlarve, sie verlor aber den Peribranchialraum, der der Ascidie blieb.

Übrigens ist die Vereinfachung der Muskulatur der Appendikularien z. T. ein Einfachbleiben, also Neotenie, da ihr Positives dem *Larvenstadium* des Lanzettfisches entspricht; außerdem aber ist sie wahre Degeneration oder Rudimentierung, vorausgesetzt, daß wirklich kein Myocöl und Cutisblatt entwickelt wird: in diesen Punkten wird kein in der Ontogenie des Lanzettfisches vorkommender Zustand mehr wiederholt und festgehalten, sondern anscheinend *direkt* ein einfacherer ontogenetisch entwickelt. —

Auch in anderer Hinsicht dürfte der *Ascidie* kaum viel Neotenie nachzusagen sein, sondern Umgestaltung in eigener Richtung, wohingegen die Appendikularie in vielen Zügen als *neotenisch* aufgefaßt werden muß: nicht als neotenische Ascidien-, aber bis zu gewissem Grade als neotenische, und wenigstens in der Muskulatur zugleich degenerierte Lanzettfischlarve.

„Degeneriert“ ist die *Ascidie* hauptsächlich *in anderem Sinne*, indem ihr Körperbau harmonische Proportionen oder Differenzierung und Zentralisation verlor. Am besten könnte man das vielleicht „*Deformation*“ nennen. Bekanntlich ist dies als Begleiterscheinung des Überganges zur Sessilität eine häufige Regel. Außerdem pflegt der Verlust an Differenzierung und Zentralisation die ökologische Entfaltung einzuschränken, und auch zu diesem Gesetz passen die Ascidien, da sie an den Boden des Meeres gebunden sind und, obwohl sie hier ziemlich hohe Entfaltung (vielleicht unter geschichtlicher Verdrängung von Brachiopoden und Pelmatozoen) erlangten, doch an Artenzahl weit zurückblieben hinter den Vertebraten. Synascidien, Pyrosomen und Salpen schritten wieder zu neuer harmonischer Gestaltung vor.

Schließlich sei darauf hingewiesen, daß die Umgestaltung zur Ascidie augenscheinlich nicht möglich war ohne ein gewisses Maß histologischen und — wohl in dessen Gefolge — organologischen *Fortschrittes* oder doch Mehrbesitzes. Die Neuronisierung des Stirnbläschens, die Mesenchymbildung, die Blutzellen und der Besitz von Flimmerzellen sind nicht Akranier-, aber Kraniotencharaktere neben weiteren, die ich auf S. 664 erwähnte (Herz, Magen u. a.). Wir machen uns also klar, daß die Umgestaltung, auch wenn sie im allgemeinen gestaltlichen Sinne „*Deformation*“ ist, histologischen Fortschritt nicht ausschließt, sondern wenigstens im Falle der Tunicaten ihn bis zu gewissem Grade verlangt zu haben scheint.

#### 4. Akranier und Kranioten.

*Histologischer Fortschritt* scheint mir auch ein wesentliches, wenn nicht das wesentliche Prinzip zu sein, das vom Akranier- zum Kraniotenzustande führte.

Diese Auffassung keimte bei meinen Arbeiten von 1925 und 1926a, in denen mir klar wurde, daß an Stelle des persistierenden Akraniersclerotoms das nur embryonale, früh in Mesenchym zerfallende Anamniersclerotom treten

muß (müßte), sobald regere Bindegewebszellenbildung — wie sie der Akranier an vereinzelt anderen Stellen seines Körpers erreicht — eintritt und somit der Bindegewebszustand vom Zustand einer Basalmembran unter Endothel loskommt. 1926 b zeige ich, daß auf gleiche Weise die Segmentalarterien der Kranioten sich aus denen des Akraniers erklären lassen würden: es ist leicht denkbar, daß in einem lockereren, mehr mesenchymatischen Bindegewebe die Dorsal- und die Septalarterien des Lanzettfisches in ihren Wurzelteilen durch die Wirkung des Blutdruckes sich zusammenfinden zu Segmentalarterien, und daß sie weiterhin die reiche Verzweigung erlangen, die sie nur bei den Kranioten haben.

Ohne grundsätzliche Schwierigkeit läßt sich diese Betrachtung auf andere Bestandteile ausdehnen: das Bindegewebe überhaupt kommt auf den mesenchymatischen Zustand, wir erhalten somit u. a. von Bindegewebe durchsetzte Muskulatur mit Myolemmen und eine zellige Chordascheide (später im Bindegewebe Wirbel, die die Chorda stark einschränken). Reichere Bindegewebsbildung würde den Peribranchialraum nicht mehr geräumig zustande kommen lassen und die Caudalverlängerung des Kiemenspaltengebiets vielleicht ungefähr vom *Willeyschen* „kritischen“, eben metamorphosierte Stadium ab (S. 603, 8 Kiemenspaltenpaare) unterdrücken. So käme der Kiemenspaltenapparat etwa auf den Cyclostomen-, insbesondere etwa *Myxine*- bis *Petromyzon*-zustand. — Ebenso käme die Chorda im Falle regerer Chordazellenbildung über das Geldrollenstadium hinaus, das beim Lanzettfisch persistiert und beim Fisch nach *Boeke* (1908 b) embryonal durchlaufen wird. Reichere Ganglienzellenbildung führte zum Herauswachsen von Spinalganglienzellen — wie sie beim Akranier nur am vordersten Nerven eintritt: Abb. 70 auf S. 596 —<sup>1)</sup>, ferner zur Verdickung des Rückenmarks, sodaß Becheraugen bedeutungslos und nicht mehr ausgebildet würden, und zur Neuronisierung des Stirnbläschens wie schon bei Ascidien und darüber hinaus; hieraus folgt in oben (S. 622) erläuterte Weise die Unterdrückung der Rostralchorda. Nur bei reicherer Zellbildung kann die Vorderdarmvene gestaucht werden und ein Kraniotenherz ergeben (S. 625); jegliche Krümmungen, Falten- und Kryptenbildung der Darmwand hätten zur *ersten* Voraussetzung eine reichere Zellbildung; die Epidermis kann vielschichtig werden, wie sie es ja bei *Petromyzon* nach anfänglich einschichtigem Zustande wird, die Ausbildung von Riechfäden an Zellen der Grube am Neuroporusrest wäre in gleichem Sinne verständlich und schüfe unter Funktionswechsel das Riechorgan<sup>2)</sup>; und so fort: der Akranier ist ja, mit *Hatschek*, ein *epithelnahes*, in vielem *einschichtig-epitheliales* Tier (S. 619). *Sobald er das nicht mehr bliebe, würde er zum Kranioten, zunächst zum Cyclostomen werden.* Somit kann der Lanzettfisch nach bisheriger Kenntnis der *direkte* Ahne der Kranioten sein, und seine vermeintlich *sekundären* Charaktere (Rostralchorda, Peribranchialraum, hohe Zahl der Kiemenspalten) stünden nur auf *ontogenetischem* Seiten-

<sup>1)</sup> Wie ich *Kuhlenbeck* entnehme, nimmt man an, daß *Petromyzon* wahrscheinlich, Knochenfische sicher dauernd auch noch intramedulläre Spinalganglienzellen haben. (Folia anat. japon. 4, 117, 1926.)

<sup>2)</sup> Vgl. S. 643/4. Es dürfte demgemäß, entgegen der üblichen Annahme, das *unpaare* Riechgrübchen der Cyclostomen das Ursprünglichere sein gegenüber dem paarigen der Gnathostomen, unbeschadet dessen, daß Riechlobus und Riechnerv von Anfang an paarig sind.

weg. Das möchte unsere neue, daher wohl entschuldbar aphoristische, aber z. T. schon in 2 Spezialarbeiten genauer exemplifizierte Betrachtung andeuten.

Zugleich hätte auch die Annahme nicht die geringste grundsätzliche Schwierigkeit, daß die Ahnen der Kranioten, als sie noch auf der Lanzettfischstufe und somit Lanzettfische waren, auch deren Larvenasymmetrie durchmachten und dieses später, auf höherer Stufe, vollständig überwunden haben. Denn so gut wie uns der Fortfall von Larvenformen überhaupt auf höheren Stufen ganz geläufig ist, wie die Oligochäten das Trochophora-, die meisten höheren Krebse das Nauplius- und die Cephalopoden das Veligerstadium quasi „überspringen“, indem jene Stadien allmählich auf ein Minimum reduziert und auf das unfreie eigentliche Embryonalleben beschränkt sind, so könnte eine zusammengezogene Akranierontogenese die vorübergehende starke Asymmetrierung „überspringen“, die ja sicherlich nicht vom Ei an besteht, sondern mit Verlagerung der uns unsichtbaren Anlagen beginnen dürfte und dann uns plötzlich sichtbar wird.

Demnach können wir, alles in allem, nicht angeben, in welcher Hinsicht der Lanzettfisch (*Branchiostoma*), wie wir heute ihn kennen, *nicht* Kraniotenahne sein könnte. Wir können ihn als den *unverändert* fortlebenden Kraniotenahnen betrachten, denn mit dieser Auffassung kommen wir durch.

Nicht ein reiner *Petromyzon*, nicht eine reine *Myxine* wäre das Ergebnis, sondern bekanntlich ist *Petromyzon* in manchem (kein Zusammentreten dorsaler und ventraler Spinalnerven; Zahl der Kiemenspalten *dieselbe* [S. 645] wie beim kritischen Stadium von *Branchiostoma*, kein Nasenrachengang) dem Lanzettfisch näher als *Myxine*, während ich der *Myxine* in ihren abführenden Kiemengängen *mehr* Peribranchialraum zuerkenne (S. 629) als einem *Petromyzon*. Auch mag *Myxine* in den vorderen Kopfmyotomen lanzettfischähnlicher sein als *Petromyzon* (Woodland).

Es dürfte zu versuchen sein, z. B. die phyletisch fortschreitende histologische Skelettentwicklung und fernerhin den Unterschied zwischen dem *Anamnier* und dem *Amnioten* wieder in ähnlicher Weise onto-histogenetisch zu erklären wie den zwischen Akranier und Anamnier; doch mag da auch noch anderes hinzukommen und gehe ich hier darauf nicht ein. —

Auch darauf gehe ich nicht ein, daß möglichenfalls oder wahrscheinlich die regere Zellbildung ihren Grund hat im reicheren Dotter, und daß dem *vielleicht* das Auftreten eines Enzyms zugrunde liegen kann. —

Aber etwas anderes ist nun wenigstens *methodisch* noch beachtlich: daß aus vorstehenden Betrachtungen *alleine* doch noch nicht hervorgeht, ob der Lanzettfisch älter oder (*Dohrn, Jaekel*) jünger als der Kraniothe ist. Er *kann* älter sein, wir können ihn als den Ahnen *betrachten*, doch unser Satz als solcher gestattet auch Umkehrung: ein Cyclostome, der weniger Dotter ausbildete und nicht die regere Zellbildung betätigte, würde zum Akranier werden! Somit könnte man auch zu *gleicher* Zeit den Akranier fertig entwickelt und die halbe Anzahl seiner Individuen sogleich zu Cyclostomen herangebildet denken! Dann wären die beiden morphologischen Stufen gleichalt, obschon die Kraniotenstufe später zu reicherer Entfaltung gekommen sein würde, indem die bedeutendere Körpergröße und

intensivere Histogenese reichere Möglichkeiten zur Variation gäbe und jede durch Differenzierung und Zentralisation harmonischere Ausgestaltung sich im Kampf und Dasein siegreicher entfaltet.

Ob es so gewesen ist, oder ob vielmehr der Lanzettfisch doch auch *zeitlich* der ältere Typ ist wie *gestaltlich* der niederere, einfachere, kann nun beinahe wie eine unwesentliche Erörterung erscheinen. Mir scheint es aber wesentlich, klar zu bekennen, wie schwer sich *entscheidende* Kriterien für die gewöhnlich gemutmaßte Urtümlichkeit des Lanzettfisches etwa *lediglich* an ihm selber oder auch durch seine Vergleichung mit den Cyclostomen finden lassen. Es ist das vielleicht unmöglich, da die phylogenetische Entwicklung nicht jedesmal zum Komplizierteren fortgeschritten sein muß; *dieses* Axiom wäre ja längst überwunden.

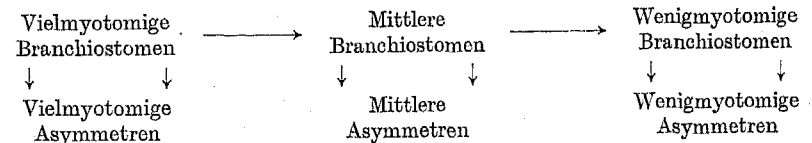
Es sind jedoch *allgemeinere* Gewißheiten, beinahe zwar wiederum „Axiome“, d. h. oft als evident behandelte und gefühlsmäßig (ohne bewußte scharfe Begründung) hingegenommene Grundvorstellungen, immerhin engere und besser begründete, die den Lanzettfisch auch *zeitlich* als *älter* ansehen lassen als den Kranioten: der epitheliale Zustand, den auch die Gasträaden (Cöloenteraten) und jede „typische“ Gastrula repräsentieren, muß im allgemeinen älter sein als jeder mesenchymatische und „solide“, und klare Metamerie älter als maskierte, wenn die biogenetische Leitregel nicht in ihren wesentlichen Beispielen trügt und — das Cambrium nicht die jüngste Formation ist!

*Rückgebildete* Tierformen sind gegenüber ihren Stammformen doch eher partiell metamerieverlöstig: es kann von einer gewissen Höhe der Organisation, auf der die Metamere schon ineinandergeschoben und teilweise konzentriert, versammelt sind, nicht mehr zu klarer, einfacher Metamerie zurückgekehrt werden.

Demnach bleibt *Branchiostoma* — da diese Gattung auch ursprünglicher als *Asymmetron* ist (s. folgendes Kapitel) — in *jeder* Hinsicht das „*ursprünglichste Wirbeltier*“. Daß ich *Branchiostoma* beim heutigen Stande der Kenntnis als die *direkte* Ahnenform der Kranioten *betrachten* kann, möchte ich Zweifelern als Arbeitshypothese und mit der Bitte um *begründete* Kritik empfehlen.

### 5. *Branchiostoma* und *Asymmetron*.

Endlich ist noch das phyletische Verhältnis der Akranierarten zueinander soweit wie möglich zu erörtern. Das tat ich schon 1922, und zwar mit dem Ergebnis folgender allgemeiner Stammeslinien:



(*Asymmetron* also polyphyletisch aus *Branchiostoma*.)<sup>1)</sup>

Zur möglichst scharfen Begründung hier folgendes:

Die Arten von *Branchiostoma* haben 79—58 Myotome, sind durchschnittlich größer als die von *Asymmetron* und lassen erst auf höherem Entwicklungs- und Größenstadium als diese die Gonaden erkennen; sie besitzen (soweit es bekannt ist) die Geißelgrube am

<sup>1)</sup> Ohne Konsequenzen für die Nomenklatur; vgl. S. 479.

Neuroporusrest sowie ein unpaares, langes Atrialcoecum und sind, mag auch bei einzelnen der vordere Pigmentfleck oft undeutlich sein, unter sich gleichartiger als die Asymmetren.

*Asymmetron* fällt in der Myotomenzahl (85—52) sowie gestaltlich (Flossen, Cirrenkranz) etwas mehr auseinander. Einer Anzahl Arten fehlt die Geißelgrube am Neuroporusrest, und wenigstens zwei (*lucayanum* und *bassanum*) sollen ein paariges Atrialcoecum haben (manche Kenntnis fehlt uns leider noch). Zweifellos fällt *Asymmetron* aus der Ahnenreihe der Kranioten mehr heraus als *Branchiostoma*. In diesem Sinne dürften auch die oft größeren Larven jener Gattung zu nennen sein.

Eine gewisse Asymmetrie der Gonaden (nicht der Metapleuren) kommt auch bei *Branchiostoma* vor (S. 571), nur *Br. haeckelii* fiel bisher immer durch rechts und links gleiche Gonadenzahl auf. *Br. elongatum* — die gestreckteste und höchstmyotomige *Branchiostoma*-Art — kann wesentlich mehr linke Gonaden haben als rechte, doch öfter hat vielleicht auch diese Art, wie die übrigen der Gattung meist, etwas mehr rechte Gonaden als linke (*Asymmetron* hat nur rechte).

Da unzweifelhaft die Asymmetrie weniger ursprünglich ist als die Symmetrie<sup>1)</sup>, muß *Asymmetron* einst mehr *branchiostoma*-ähnlich gewesen sein. Die verschiedenen Asymmetren könnte man nun noch auf einen wenig spezialisierten Typ, der schon *Asymmetron* war und etwa durch *bassanum* repräsentiert sein könnte, zurückführen wollen. Die Neigung von *Branchiostoma* zur Gonadenasymmetrie würde einen mehrmaligen Umschlag von *Br.* in *As.* noch nicht beweisen. Nimmt man aber ferner an, daß wahrscheinlich hohe Metamerenzahlen bei den Akranianern ursprünglicher sind als geringe, wie dies im Tierreich die Regel (obwohl nicht ohne Ausnahme) ist, so kann man, da die höchste Myotomzahl einem *Asymmetron* (*hectori*) eigen ist, nicht gut alle Asymmetren durch ein Ur-*Asymmetron* von einem *Branchiostoma* ableiten, es müßte denn diese einmalige und einzige *Asymmetron*-Werdung bei sehr hoher Myotomzahl geschehen und dann erst in beiden Gattungen die Myotomenverminderung eingetreten sein, was nicht zu begründen wäre. Die Natur bearbeitet nicht wie ein Lehrbuch erst ein Prinzip, dann das andere, sondern mehrere zugleich. Mithin kommt man zu obigen Stammeslinien. Zu ihrer weiteren Begründung habe ich die Betrachtung hinzugenommen, daß eine *vorteilhafte* Entwicklungsrichtung wahrscheinlicher ist als die umgekehrte. Je geringer die Myotomenzahl, um so relativ höher scheint bisher die Gonadenzahl im Durchschnitt (Nachweise Franz 1922 S. 441, allerdings noch spärlich).

Diese Wirkung der Myotomzahlverminderung und das offensichtlich frühere Reifen von *Asymmetron* (mit nur rechten, gleichwohl körperbreiten Gonaden) im Vergleich zu *Branchiostoma* bietet Beispiele für die allgemeine Überlegenheit, die der zentralisiertere Organismus durch Arbeitsvereinigung im Vergleich zum lediglich differenzierten und arbeitsteilenden in unspezialisierten Daseinsräumen hat. In der Tat sind die vielmyotomigen Arten in beiden Gattungen nach bisherigem Anschein durchschnittlich weniger verbreitet und weniger häufig als die wenigmyotomigen, und nur unter den Asymmetren gibt es eine zirkumäquatoriale Art (*lucayanum*).

Es kann mir nicht daran gelegen sein, mit dieser präzisierten Wiedergabe meiner vor einigen Jahren geäußerten Ansichten für dieselben zu werben. Sondern um methodischer Forschung und kritischem Fortschritt zu dienen, suchte ich soeben die Darlegung von jedem „Enthusiasmus“ zu befreien und sie durch die „skeptische“ Brille zu sehen. Wie *Pascher* einmal sagte, soll ja der Phylogenetiker 2 Masken haben, die enthusiasmierte und die skeptische. Jede kann ihn fördern, und diesmal ist hier für mich die skeptische dran. So verfahren, erhalte ich die seiner Zeit entworfenen Stammeslinien zwar mit obigem aufrecht, lasse jedoch durchblicken, wie bedingt sie sind, insofern sie noch vielen „bisherigen Anschein“ und viel nur Wahrscheinliches enthalten. — Im einzelnen könnte ich z. B. auch annehmen, daß *elongatum* eine *sekundär* myotomreiche Spezies ist. Doch das würde obigen Stammlinien nicht widersprechen, da sie nur die all-

<sup>1)</sup> Nicht jedesmal im Tierreich muß es so sein — vgl. Protozoen; wohl aber hier, wie überhaupt bei Bilaterien.

gemeinen Züge geben wollen und auf keine Spezies exemplifizieren. Im ganzen muß ich sie doch für die wahrscheinlichsten halten und mit ihnen hier weiter arbeiten.

In diesem Sinne stelle ich nunmehr zur Erwägung, die mitunter neben den normaleren Myotomzahlen einer Spezies vorkommenden *individuell niedrigen Myotomzahlen* (Beispiele bei *Br. lanceolatum* S. 480, *caribaeum* S. 482, *Asymmetron cultellus* S. 485, *lucayanum* S. 487) als *progressive Variation* aufzufassen. Sie würden solche Varianten sein, die bei ihrer im Verhältnis zum Soma größeren Keimzellenmenge mehr Fortbestands-, weniger Vernichtungsaussichten haben als die normaleren. Außerdem besteht der Anschein, als ob der Organismus zu Varianten (genotypischen Mutationen) in *dieser* Richtung *neigt*, da entgegengesetzte nicht vorliegen. Es wäre das einer der Fälle von unmittelbarer Zweckmäßigkeit, die ja häufig sind. — Daß sich auch unmittelbare Zweckmäßigkeit mir nicht vitalistisch, sondern durch ehemalige Auslese generell zweckmäßiger Potenzen erklären würde, steht hier nicht zur Erörterung. Überhaupt will ich auch hier nicht eine bestimmte Ansicht propagieren, sondern nur herausarbeiten, in welchem Sinne die einstweilen vorliegenden Fälle sprechen.

Ebenso wäre jeder Fall von individuell stärkerer Gonadenasymmetrie zugunsten der rechten Seite bei *Branchiostoma* (*lanceolatum*) eine progressive (natürlich nicht in der Richtung zum Kranioten liegende) Variante, die gewißlich, wie es in Abb. 58 die rechten Gonaden 1—5 anzeigen, *mehr* Keimmasse bildet, als bei geringerer, für die Spezies normaler Asymmetrie vorhanden wäre<sup>1)</sup>. Auch diesen Fällen stehen entgegengesetzte Varianten bei *lanceolatum* bisher nicht zur Seite, wohl aber — wie oben gesagt — bei dem hochmyotomigen *Br. elongatum*. (Diese sind wahrscheinlich eine Sache für sich.)

In viel höherem Maße als die Myotomzahl variiert individuell die Zahl der *metameren Quernerven* oder *Ductus Cuvieri* (S. 557). Es können rechts und links 8 bis nur 1 vorhanden sein. Die geringen Zahlen und die dabei häufigen partiellen Vereinigungen von 2 oder 3 Venen zu einer dürften die progressiven Varianten sein, die hohen Zahlen dagegen der einst häufiger gewesene Fall. Ist die Zahl hoch, so erreichen die hinteren Querven die mediale Blutbahn nicht, sondern endigen vorher blind. Daß sie *rudimentär* sind im Sinne von einst vollständig und besser funktionierend gewesen, beweist *Branchiostoma lanceolatum* an sich zwar nicht: die Spezies könnte schon immer bald mehr bald weniger Querven ausgebildet haben, die etwaigen hinteren unvollständig. Auch dann würde das Fortbleiben der hinteren die progressive Variante sein und die vorteilhafte nach dem Prinzip der Zentralisation und Arbeitsvereinigung (Einzelheiten auch Franz 1925). War aber, wie ich annehme, die Myotomzahl einst größer, so sind die hinteren Querven — falls vorhanden — *rudimentär*, morphologisch unvollständig und physiologisch fast funktionslos geworden; und ich denke, man wird sich mit der Auffassung befreunden, daß der Lanzettfisch, so primitiv er im Vergleich zu den Kranioten auch dasteht, dennoch bereits Rudimentäres haben kann und hat.

<sup>1)</sup> Dies muß sich exakter prüfen lassen, da, wie früher erwähnt, nach *Willey* bei Neapel solche Exemplare öfter vorkommen; mir sind allerdings trotz Suchens keine weiteren als das in Abb. 58 gezeichnete begegnet.



Die Untersuchung anderer Akranierarten als *lanceolatum* auf die Variation ihrer Quervernen hin hätte hohes Interesse. —

Ein völlig funktionsloses, rudimentäres Gebilde am Volltier von *Br. lanceolatum* (bei anderen Arten wegen der Kleinheit noch nicht bekannt) ist das von *Wijhesche Lippenkanälchen* (G in Abb. 17a und b und 44). Ist es, wie ich annahm, der Partner der kolbenförmigen Drüse, so wurde es rudimentiert durch die Asymmetrierung der Larve. Die kolbenförmige Drüse hat zwar nicht mehr die nach meiner Annahme ursprüngliche Lage, welche eine auf die linke Körperseite beschränkte sein müßte, und schwindet bei der Metamorphose, ist aber bei der Larve funktionierend, ein Larvenorgan. Das Lippenkanälchen dürfte auch bei der Larve schon kaum mehr funktionieren, erhält sich aber bis ins Alter.

Schwierig ist die phyletische Beurteilung der Geißelgrube am *Neuroporusrest*. Der *Neuroporusrest* selber, ein Fortsatz am Stirnbläschen und eine Einsenkung der Epidermis, würde ein Rudiment aus der Ontogenie sein, hiermit also natürlich noch nicht ein „rudimentäres Organ“. Den *Neuroporusrest* des Stirnbläschens kann man für funktionell bedeutungslos erachten; und wenn wir sicher wüßten, daß der *Neuroporus* einst eine Funktion gehabt hätte, so wäre sein Rest ein rudimentäres Organ. Kaum jedoch wäre ein solches auch die Geißelgrube in der Rostralflosse. Sie bildet sich in der Ontogenese progressiv aus (S. 596), sie ist auch in ihrer fertigen Gestalt mehr als eine Grube denkbar einfachster Art, nämlich meist eine umwallte Delle, deren Tiefe sich an einer Stelle in einen blind endigenden Trichter fortsetzt. Ihr Geißelschlag dürfte die Aufgabe haben, dauernd sauerstoffreiches Wasser nahe am Stirnbläschen vorbeifließen zu lassen. — Wenn nun gelegentlich die Geißelgrube bei *Branchiostoma* individuell fehlt, so dürfte das demnach ein „Rückschlag“ sein auf die Zeit, wo sie ihre progressive Ausbildung noch nicht hatte, oder um das Wort Rückschlag zu vermeiden: eine immer seltener werdende Variante, die früher einmal die Regel war. Diejenigen *Asymmetron*-Arten, welchen die Geißelgrube regulär fehlt, würden hierin auf einer älteren Stufe verharren als die Arten, welche sie ausbilden.

Den Urzustand der Akranier müssen wir uns in jeder Hinsicht bilateral-symmetrisch vorstellen. Der noch heute vorherrschenden Lebensart, schlängelndem Kriechen im Sand des marinen Litorals und gelegentlichem schlängelnden, meist bodennah bleibenden Schwimmen, genügt der Grundzug des Baues, besonders Chorda und Myomerie. Ein solcher Typ verlangte eine planktonische Larve. Inwieweit wir sie uns vormalis tornariaähnlich vorstellen möchten, steht nicht zur Erörterung. Die Unterdrückung der ursprünglichen Larve und Verlegung des Larvenstadiums auf spätere ontogenetische Stadien bei höherer Entwicklung hat so viele Seitenstücke im Tierreich, daß sie uns bei den Akraniern nicht überraschen würde; vgl. nur Nauplius und Zoea. Die nunmehrige Akranierlarve bewegt sich ähnlich (oder ebenso?) wie viele marine Tierlarven und fast die gesamten Protozoen unter Rotation. (Eine genaue Untersuchung dieser Bewegung nach *Jennings*schen Gesichtspunkten steht noch aus.) Vermutlich im Zusammenhang mit ihrer besonderen, schlanken Gestalt war ihr hier-

mit die Linkslage des Mundes gegeben — nicht sofort, aber nach eingetretener Anpassung —, gewissermaßen eine Konvergenz mit der Asymmetrie eines *Parmaeciums* und vielleicht eines *Walschädels*<sup>1)</sup>, und in ihr wurzelt wahrscheinlich die gesamte übrige Asymmetrie der Akranier, teils mehr oder weniger direkt (z. B. die larvale Verlagerung der Kiemenspalten nach rechts, die asymmetrische Bestimmung der vorderen Entodermsäckchen), teils indirekt (z. B. die spiralförmige Asymmetrie der Becheraugen; sie ist vermutlich auch dem Volltier dienlich, wenn es beim Schwimmen meist [Franz 1924a] Rotationen rechts herum ausführt, die vermutlich phyletisch nicht vor denen der Larve auftraten).

Auch die bei *Branchiostoma* geringe, bei *Asymmetron* entschiedene Gonadenasymmetrie mag irgendwie, obwohl nähere Erläuterung noch nicht möglich ist, zusammenhängen mit den verschiedenen räumlichen oder noch wahrscheinlicher Ernährungsverhältnissen, die die rechte und linke Reihe als vielleicht noch unsichtbare Anlage in der asymmetrischen Larve vorfinden. (Endostylarterie rechts!) Der Umschlag von *Branchiostoma* in *Asymmetron* würde dann möglichst kausal so zu verstehen sein, daß bei *Branchiostoma*-Arten bei einem Teil ihrer Individuen Myotomzahlverminderung und hiermit frühere Entwicklung der Gonadenanlagen eintrat, ihr Beginn also in asymmetrische Larvenstadien fiel und hierdurch die linken unterdrückt wurden.

Soll *Asymmetron*, wie ich annehme, polyphyletisch sein, so darf nicht jede Myotomzahlverminderung sich in zeitigerer Gonadenreife und hierdurch im Umschlagen in *Asymmetron* auswirken, sondern nur etwa die bei kräftigster Allgemeinkonstitution erfolgende. — Daß die *Asymmetron* durchschnittlich kleiner bleiben als die *Branchiostomen*, wäre kein Gegengrund, da sie durch das bei geringerer Größe schon eintretende Laichen sich früher erschöpfen dürften.

Wie über das paarige Atrialcoecum einiger und über die hintere Metapleurenasymmetrie aller *Asymmetron*-Arten genetisch zu denken ist, kann noch nicht erörtert werden.

#### „*Amphioxides*.“

Die Tatsache, daß bei der Gattung *Asymmetron* die Larven vor der Metamorphose eine erheblichere Größe („*Amphioxides*“, bis 10 mm lange Larven) und Kiemenspaltenzahl erlangen als bei *Branchiostoma*, hat, wie ich vermute, mit obigem nichts zu tun, sondern scheint mir am ehesten eine Folge längeren pelagischen Lebens zu sein, das seinerseits teils durch den Charakter der Wohnorte bedingt sein mag, teils dadurch, daß *Asymmetron lucayanum* (die Larve wurde *Amphioxides pelagicus* und *stenurus* genannt) selber manchmal pelagisch (*Andrews*) zu finden ist. Es scheint mehr und mehr, daß Akranierlarven innerhalb einer und derselben Spezies um so größer werden können, je länger sie dem pelagischen Leben hingegeben werden, und sie lassen sich in solchem Falle mit *Goldschmidt* 1906 als neotenisch bezeichnen im Vergleich zu den küstennah früh sich metamorphosierenden, ohne daß damit gesagt sein müßte, daß diese größeren Larven etwas Abnormes darstellen und noch als Larve zur Geschlechtsreife kommen: die *Br. lanceolatum*-Larve wird im Pantanosee bei Messina nur 3,5 mm lang, bei Neapel und Helgoland dagegen bis 5 $\frac{1}{8}$  (*van Wijhe* 1914 S. 17), bei Helgoland mitunter auch (*Goldschmidt* 1906) 5 $\frac{1}{2}$  mm, im letzteren Falle erreicht sie nach *Goldschmidt* eine größere Anzahl linker, unpaarer Kiemenspalten (19 statt 13—15 [*Leuckart* und *Pagenstecher* S. 563] oder 17), wie auch die tropischen „*Amphioxides*“ bis über 30 linke Kiemenspalten zeigten, kurzum, das Larvenleben zieht sich länger hinaus, die Metamorphose verspätet sich, und das ist ontogenetische Neotenie. Es scheint hier ganz

<sup>1)</sup> Daß auch Wale manchmal um die Längsachse rotierend schwimmen, ist von *Delphinus* bekannt.

etwas Ähnliches vorzuliegen wie bei *Pleuronectes*-artigen Plattfischen, wo die Larven von *Pleuronectes platessa* L. bei sehr variabler Länge (10 bis über 15 mm) ihre Metamorphose (Augenwanderung) vollziehen (Ehrenbaum 1897), wo eine *Rhombus-maximus*-Larve oder wenigstens -Halblarve im Planktonbehälter die ungewöhnliche Länge von 4,2 cm statt nur 2,7 cm erreichte, ohne die Augenwanderung zu vollenden und hierbei, vielleicht infolge der unnatürlichen Glaswände oder wegen zu starken Lichtes, nicht zum Liegen am Grund übergang, sondern schräg schwimmend blieb (Franz 1924 b S. 675), und wo *Pleuronectes-platessa*-Larven, sobald sie den Sandboden gewinnen, rascher an Pigmentierung zunehmen als vorher oder als gleichalte noch pelagische oder als gleichalte auf Glasboden in hellem grünlichem Lichte (Franz 1910). Wiederum ähnlich liegt der bekannte Fall neotenischer, dauernd branchiater Tritonen in tiefem, steilfrigem oder O-reichem Wasser. In allen diesen Fällen dürfte also die Bodennähe (bei *Triton* die Erreichung des Ufers) irgendwie einen die Metamorphose beschleunigenden Reiz ausüben, und so auch bei den Akranianern.

*Asymmetron-cultellus*-Larven können unmetamorphosiert bis 7,2 mm lang werden, dürften aber auch schon früher metamorphosieren können (Franz 1922 S. 423). Sonstige *Asymmetron*-Larven, als „*Amphioxides*“ beschrieben, werden unmetamorphosiert wohl bis 10 mm lang (wenn wir das noch längere „*Branchiostoma pelagicum*“ F. Coopers [S. 488] als zu unsicher nicht mitzählen), können aber auch schon bei 8 mm Länge metamorphosieren (Gibson). Gibson sieht allerdings kein Verhältnis zwischen Länge und Landnähe, dennoch kann es auch hier bestehen wie ähnlich in den obigen Fällen.

Es mag allerdings sein, daß die Larven einiger *Asymmetron*-Arten, wie die von *As. lucayanum*, regulär und auch ceteris paribus bedeutendere Größe erlangen als die von *Branchiostoma (lancoletatum)*.

Gibson erachtet das relativ lange Larvenleben der Arten, um die es sich hier handelt, für eine Anpassung an das pelagische Leben, und zwar für eine der Spezies fest eigene, unabänderliche. In der Tat werden auch einige pelagische Larven von anderen Tieren, wie die *Arnoglossus*-Larve und die hochpelagischen Leptocephali, besonders groß. Auch im Falle reizbedingter, also phänotypisch variabler Lage der Metamorphose der Akranianer würde ich die Reaktion des Tieres zugleich für adaptativ erachten wie die oben erwähnten Parallelfälle. Die zeitliche Hinausschiebung der Metamorphose ist dem küstenfern verschlagenen Tier an und für sich dienlich, da mit der Metamorphose das Bodenleben beginnen würde, und hinzu kommt, daß seine zunehmende Größe ihm mehr Aussicht gibt, Ufergründe wieder zu erreichen. — Gleichwohl mag manchem Individuum dies nicht gelingen und es zugrunde gehen gleich zahlreichen von der Pflanzenwelt verstreuten Samen oder deren Keimlingen.

Verhältnismäßig spärlich sind die Ergebnisse dieses unseres Schlußkapitels, großenteils nur zaghafte, erste Andeutungen, da als Schlußstein der Akranianerforschung bisher die Frage nach dem Ursprung der Wirbeltiere galt.

Auch diese Auffassung war und ist sicher kein Fehler, denn schließlich zielt die gesamte zoologische Forschung auf die allgemeinen und allgemeinsten Gesetze ab, die auf keine bestimmte Klasse oder Ordnung beschränkt sind, und darin hat die Akranianerforschung bisher das ihrige geleistet, wie aus den vorangehenden Kapiteln hervorgehen möchte.

### Rückblick,

besonders über Teil VI und VII.

Eine Arbeit wie die vorliegende will in erster Linie über die bisherigen Kenntnisse kritische Auskunft geben und bedarf in dieser Hinsicht keines eigenen Resümee. — Die Literatur ist in ihr nicht vollständig aufgezählt, doch jeweils die wichtigste und nicht zum wenigsten die neueste, in der man ältere findet. —

Um den Leser aber schnell über das Wichtigste von dem zu informieren, was in den vorstehenden Kapiteln zum ersten Male oder mit neuer Begründung

enthalten ist, sei zunächst nochmals auf die schon im Vorwort aufgezählten neuen tatsächlichen Befunde hiermit hingewiesen. Sodann sei erwähnt, daß ich zwei zu einiger Geltung gelangte morphologisch-phyletische Hypothesen mehr oder weniger abbauen mußte: die eine ist die *Tremostoma-Theorie*, nach welcher der Mund des Lanzettfisches dem linken Spritzloch der Kranianoten homolog sein sollte; nur sein *Hatscheksches* Nephridium dürfte er einer, und zwar der ursprünglichen ersten Kiemenspalte entnommen haben (ontogenetisch entnehmen); die andere ist die *Trimerie-Theorie*, nach der eine archimere Dreiteilung der Deuterostomie auch bei den Akranianern und somit den Chordaten nachweisbar sein sollte: nur die Proto-Mesosomagrenze der Enteropneusten dürfte noch beim Akranianer wiederzufinden sein (Eichel = Rostralflosse), die Meso-Mesosomagrenze jener läßt sich dagegen beim Akranianer (und Kranianoten), bisher wenigstens, nicht verbindlich festlegen.

Von unseren positiven Homologisierungen — die zwar, wie ich ausführte, infolge des Wesens des Homologiebegriffs grundsätzlich nur als partielle Übereinstimmungen aufzufassen sind — nenne ich hier nochmals folgende als m. E. besonders klärende.

Eicheldarm (*Enteropn.*) nicht = Chorda; eher = vord. Entodermsäckchen (*Acr.*) = Flimmergrube (*Tunic.*) = ? Haftapparat (Ganoidenlarven).

Nebendarm (*Enteropn.*)  $\infty$  Chorda.

Der Mund der Enteropneusten und derjenige aller Chordaten ist m. E. durchgängig homolog. Das Velum der Akranianer entspricht dem der Cyclostomen im wesentlichen. Die Geißelgrube der Rostralflosse (*Acr.*) ist homolog, obwohl physiologisch nicht wesensgleich, dem Riechorgan der Kranianoten (Funktionswechsel).

Die vorderen Myomere, Segmentalnerven und Kiemenspalten der Akranianer lassen sich denen der Kranianoten einzeln homologisieren: 1. sensibler Spinalnerv der Akranianer = Nervus terminalis, 2. = Trigeminus profundus, usw., 1. Myomer = Mandibularsomit (diese Auffassungen mit *van Wijhe*), erste (vergängliche) Kiemenspalte der *Acr.* = erste (vergängliche) Kiemenspalte von *Petromyzon* = Spritzloch.

Myomere der Akranianer = Muskelzellsegmente der Appendikularie (mit *van Wijhe* und *Martini*).

Sinnesblase (Ascidienlarven) = Statocyste + Hirnganglien (Appendikularien) = (partiell) Hirnganglion (Ascidien), doch genau = Stirnbläschen (*Acr.*) = Vorder- + Zwischen- + Mittelhirn (*Craniota*). Neuraldrüse (*Tunic.*)  $\infty$  Hypophysis, Hirnteil (*Craniota*).

Peribranchialraum (*Tunic.*) = Peribranchialraum (*Acr.*) (mit *Willey*) = abführende Kiemengänge (*Myxine*); bei *Petromyzon* und Gnathostomen auf den Distalteil der Kiemenspalten reduziert bzw. fast fehlend. Kiemendeckel also nicht durchaus = Peribranchialhülle, obwohl ebenso wie diese am „Hyoidbogen“ sitzend und daher der Kiemendeckel als caudale Verlängerung eines vordersten Teiles der Peribranchialhülle auffaßbar. — — —

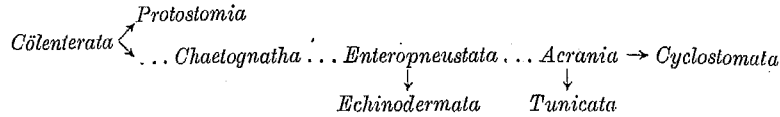
Magen (*Tunic.*) = Oesophagus, pars (*Acr.*) = Magen (*Craniota*); „Ilicoloning“ (*Tunic.*) = Hinterrand des dunklen Darmringes (*Acr.*) = Ilicolongrenze (*Cran.*) (mit *van Wijhe*).

Herz (*Tunic.*) = Vorderdarmvene (*Acr.*) (nicht = „Sinus venosus“ der *Acr.*) = Herz (*Cran.*).

Kiemencölom (*Acr.*) = Kiemencölom (*Petromyzon*) = embryonales Kiemencölom (*Gnathost.*) (mit *van Wijhe* und jedem Kenner der Sachlage).

Nephridien (*Annelida*)  $\infty$  Nephridien (*Acr.*), diese = Holonephros (*Cran.*) (gemäß *Legros* und *Price*). — — —

Diese Aufzählung ist nicht vollständig, das Weitere siehe oben.  
Die phyletische Auffassung wäre etwa:



Die genaue Stellung der *Chaetognatha* und *Enteropneusta* im evtl. verzweigt zu denkenden Stammbaum anzugeben, wurde als außerhalb der Aufgabe liegend nicht angestrebt. Wohl aber wird gesagt, daß nach jetziger Kenntnis nichts im Wege steht, den Akranier — *Branchiostoma* — als den *genauen* Ahnen der Cyclostomen zu betrachten, da aus *Branchiostoma* durch stärkere Dotter- und regere Zellbildung ein Cyclostome „wird“, d. h. werden muß, soweit man es beurteilen kann. — *Petromyzon* führt besser zu den Gnathostomen hinüber als die Myxinoideen. — Auch die *Tunicata* können von sehr *Branchiostoma*-ähnlichen Tieren abgeleitet werden und würden aus letzteren hervorgehen sowohl unter Rückbildungen als auch unter Umgestaltung und kraniotenkonformem geweblichem Fortschritt. — Besonders in der Erörterung des Verhältnisses Akranier:Kraniot mache ich den Versuch, statt der phyletisch-historischen Formulierung die *konditionale* zu finden, für die der phyletische Vorgang nur ein Beispiel allgemeiner Wirkungsweisen sein soll.

Jena, im Juli 1926.

## Entwicklungsmechanik der Wirbeltierextremitäten.

Von

Ludwig Gräper, Jena.

Mit 5 Textabbildungen.

### Inhalt.

- A. Literaturverzeichnis (S. 694).
- B. Einleitung (S. 705).
- C. Normale Entwicklung der Extremität (S. 707).
  - I. Neuere deskriptive Ergebnisse (S. 707).
    - II. Experimente zur Klärung deskriptiver Fragen (S. 711).
      - a) Herkunft der Gewebe (S. 711).
      - b) Topographische Lage der organbildenden Substanzen (S. 713).
      - c) Korrelationen (S. 715).
      - d) Einwirkung von Umweltfaktoren und Funktion (S. 717).
- D. Erscheinungen nach Entfernung von Extremitäten (S. 719).
  - I. Reaktionen an der Amputationsstelle und Rückwirkungen auf den Körper (S. 719).
  - II. Regeneration (S. 721).
    - a) Allgemeines (S. 721).
    - b) Historegeneration und Organregeneration (S. 722).
    - c) Allgemeine Entwicklung und Histogenese der Extremitätenregenerate (S. 722).
    - d) Abhängigkeit einfacher Extremitätenregenerate
      1. von der Spezies (S. 725).
      2. vom Entwicklungsgrad des Tieres (S. 726).
      3. vom Alter des Tieres (S. 728).
      4. von Umweltfaktoren (Temperatur, Jahreszeiten, Medium) (S. 728).
      5. von inneren Einflüssen (Hormonen, Ernährung) (S. 729).
      6. von der Schwere des Eingriffes (Zahl der Reamputationen, Amputation anderer Glieder, Größe des amputierten Stückes, Regeneration von Spalthälften (S. 731).
      7. vom Vorhandensein oder Fehlen einzelner Gewebe (S. 735).
      8. von der Masse des Blastemes (S. 738).
      9. vom Nervensystem (S. 738).
      10. von der Funktion (S. 742).
      11. von mechanischen Einflüssen (S. 743).
      12. von der Lage und Richtung der Schnittfläche (S. 743).
- E. Transplantation (S. 746).
  - I. von ortsfremdem Gewebe auf die Extremität (S. 746).
  - II. von Gewebsstücken von Extremitäten an indifferente Stellen (S. 748).
  - III. von ganzen Extremitäten, ihrer Anlage oder größeren Abschnitten (S. 748).
    - a) Terminologie (S. 748).
    - b) Technik (S. 749).
    - c) Anheilungsvorgänge und allgemeine Entwicklung (S. 751).
    - d) Abhängigkeit des Transplantates (S. 752).
      1. vom Verhältnis des Spenders zum Wirt (S. 753).
      2. von Ort und Zeit der Transplantation (S. 754).
    - e) Bestimmung der Seitenqualität eines Extremitätentransplantates (S. 756).
    - f) Korrelationen (S. 765).
      1. Einwirkungen des Wirtes auf das Transplantat (S. 765).
      2. Einwirkungen des Transplantates auf den Wirt (S. 767).
    - g) Regeneration von Transplantaten (S. 768).
    - h) Funktion transplantiertter Extremitäten (S. 769).