AUS DER ANATOMISCHEN ANSTALT DES KAROLINISCHEN INSTITUTES
IN STOCKHOLM.

BEITRÄGE ZUR MORPHOLOGIE DES GEFÄSSSYSTEMS.

DIE ENTWICKELUNG DER GEFÄSSE
IN DER BRUSTFLOSSE BEI SQUALUS ACANTHIAS
NEBST BEMERKUNGEN ÜBER DIE ENTWICKELUNG
DER ARTERIEN DER VORDEREN EXTREMITÄTEN
IM ALLGEMEINEN.

VON

PER WETTERDAL
MED. LIC.

Mit 28 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	389
Geschichtliche Übersicht der Arbeiten, die im wesentlichen die Gefäßent- wicklung in den vorderen Extremitäten bei verschiedenen Tierklassen behandeln	392
Zusammenstellung des historischen Materials	415
Zusammenstellung der Literatur über die Gefäße der vorderen Extre- mitäten und deren Entwicklung bei Plagiostomen	417
Beschreibung der in dieser Arbeit angewandten Untersuchungsmethoden	428
Kurze geschichtliche Übersicht der die Gefäßinjektionen an lebenden Embryonen behandelnden Arbeiten	428
Beschreibung der in dieser Arbeit angewandten Injektionsmethode	429
Beschreibung der Methodik bei der Untersuchung der Serienschnitte	433
Die Entwicklung der Gefäße zu den vorderen Extremitäten bei <i>Squalus</i> <i>acanthias</i>	436
Kurze Zusammenfassung der gewonnenen Resultate	475
Von der Entstehung der Variationen	479
Vergleich zwischen den in dieser Arbeit gewonnenen Resultaten und den Erfahrungen früherer Forscher	483
Kritische Prüfung der Ansichten gewisser Forscher und der jetzt vorhan- denen Auffassungen von der Entwicklung der A. subclavia	494
Ergebnisse	506
Literaturverzeichnis	508
Erklärung der Abbildungen	519

Einleitung.

Die Art und Weise, wie sich die arteriellen Gefäßstämme bei den Vertebraten entwickeln, ist einer Reihe von Forschern Gegenstand verschiedenartiger Auslegung gewesen. Bei der Vertretung der einen oder anderen Auffassung hat besonders die Entwicklung der Arterien der vorderen Extremitäten zu eingehenden Untersuchungen aufgefordert.

Einige Forscher sind zu der Ansicht gelangt, dass die Arterien durch das Auswachsen eines Stammes von der Aorta gebildet werden, der später durch Teilung den Grund zu dem typischen Gefäßverhältnis legt. Die Entwicklung dürfte hierbei folgende sein: das Gefäß nimmt central an Umfang und Länge zu, die peripherischen Verzweigungen vor sich her schiebend, so dass diese stets in vorher nicht vascularisiertes Gebiet geschoben werden. Wieder andere meinen, dass die Gefäße aus den an der Stelle befindlichen Netzwerken kapillarer Gefäße gebildet würden, und zwar durch Erweiterung gewisser Stämme und Obliteration anderer.

Diese Arbeit will versuchen, faktische Beweise dafür zu bringen, wie die Gefäße der vorderen Extremitäten bei *Squalus acanthias* tatsächlich angelegt werden. Durch den Vergleich der Gefäßentwicklung innerhalb des Gebietes der vorderen Extremitäten bei Repräsentanten der verschiedenen Vertebratenklassen wird nebenbei eine Generalisierung der durch die Arbeit gewonnenen Resultate angestrebt. Gegründet ist dieser Vergleich auf eine Anzahl eingehender Arbeiten über die genannte Gefäßentwicklung bei verschiedenen Tieren. Der

Vergleich zwischen den verschiedenen Vertebratenklassen ist notwendig, um zu zeigen, auf welche Art die hier vorgelegten Resultate sich teils der Ansicht einiger Forscher anschliessen und sie bestätigen, teils aber auch in offenbarem Gegensatz zu der ausgesprochenen Auffassung anderer Beobachter stehen.

Durch Verfolgen der Gefässentwicklung der vorderen Extremitätenanlage bei einem Hai aus der Zeit, in der die Flosse erst anfängt hervorzutreten, bis zu derjenigen, in der die grossen Hauptstämme ihre volle Entwicklung erreicht haben, will ich weiter versuchen, die Lücke auszufüllen, welche entstanden ist zwischen den Arbeiten Rückerts (170, 172)¹⁾ und Rückert und Molliers (173) einerseits und derjenigen E. Müllers (145, 146) andererseits, die Lücke, welche der letztere in den jetzt angeführten Arbeiten teilweise durch vorläufige Mitteilungen andeutungsweise aufzuheben versucht hat.

Dass keine anderen Gefässgebiete, sondern gerade nur diese eng begrenzten in der rein systematischen Untersuchung bearbeitet worden sind, beruht teilweise darauf, dass das Interesse von alters her gerade für dieses Gefässgebiet besonders gross war, was eine reiche Literatur zur Folge hatte, andererseits aber auch darauf, dass in den anderen Gefässgebieten, wie z. B. den hinteren Extremitäten, eine genügend reichliche Erfahrung bei anderen Tieren noch nicht gesammelt worden ist, weshalb, meiner Meinung nach, eine Berücksichtigung dieser Gebiete die Untersuchung ohne entsprechenden Gewinn schwer belastet hätte.

Den Anstoss zu dieser Arbeit erhielt ich von meinem Lehrer, Professor Erik Müller, welcher dadurch die Ausführung einer Arbeit in meine Hände legte, die er selbst zu leisten be-

¹⁾ Hier, wie überall im folgenden weisen die in Klammern gesetzten Ziffern auf die entsprechende Nummer im Literaturverzeichnis hin.

absichtigt hatte und zu welcher er vorläufige Mitteilungen in zwei Arbeiten (145, 146) herausgegeben hat.

Es ist mir ein tiefes Bedürfnis, hier meinem hochverehrten Lehrer und Freunde, Herrn Professor Erik Müller, meinen aufrichtigen warmen Dank zu sagen für das freundliche Entgegenkommen, das er mir stets erwiesen hat, indem er mir in seinem Institute einen Arbeitsplatz und Apparate überliess, wodurch die Untersuchungen ermöglicht wurden, und indem er mir das reiche, in den Sammlungen des Institutes enthaltene embryologische Material zur Verfügung stellte, schliesslich aber auch indem er mir gestattet hat, auf Kosten des Institutes Rekonstruktionen, Injektionsversuche und Zeichnungen ausführen zu lassen. Auch für allen guten Rat, wertvolle Kritik und Hilfe beim Studium der Literatur, welche er mir immer bereitwillig geleistet hat, bitte ich meine grosse Dankbarkeit aussprechen zu dürfen.

Dem Präfekten der zoologischen Station der kgl. Akademie der Wissenschaft in Kristineberg, Herrn Professor H. j. Theel, wie auch dem Chef derselben Station, Herrn Doktor H. j. Östergren, sage ich meinen ergebenen Dank für das grosse Entgegenkommen und freundliche Interesse, das sie mir erwiesen haben, indem sie mir einen Arbeitsplatz für meine Injektionsversuche einräumten.

Dem Künstler, Herrn G. Wennmann, der mit grossem Geschick, viel Entgegenkommen und Geduld einige Rekonstruktionen, sowie auch sämtliche in der Arbeit vorkommende Zeichnungen ausgeführt hat, spreche ich meinen besten Dank aus.

Geschichtliche Übersicht der Arbeiten, die im wesentlichen die Gefässentwicklung in den vorderen Extremitäten bei verschiedenen Tierklassen behandeln.

Bei den Versuchen, die gemacht worden sind, um die Entstehung der Variationen im Gefässsystem beim Menschen zu erklären, hat ausser der am nächsten liegenden Forschung, der rein ontogenetischen, auch die vergleichend-anatomische Wissenschaft Material liefern müssen, das oft von grossem Wert gewesen ist. In den letzten Jahren sind eine Reihe von Arbeiten ausgeführt worden, welche danach streben, gestützt auf Untersuchungen an verschiedenen Vertebratenklassen, Vergleichungspunkte und Erklärungsmöglichkeiten zu finden für sowohl normal als anormal vorkommende Gefässverhältnisse beim Menschen. Ein grosser Teil rein anatomisch beschreibender Arbeiten, die die Anatomie des Gefässsystems bei verschiedenen Tieren behandeln, liefert oft besonders wertvolle Vergleichsgegenstände beim Studium der Variationslehre. Eine geringere Anzahl Arbeiten über die Gefässontogenie bei verschiedenen Tieren liefert bei der Lösung des fraglichen Problems das allerbeste Material.

Die frühesten Arbeiten über die Gefässverhältnisse waren hauptsächlich rein deskriptive, während die Versuche, die Entstehung der Variationen im Gefässsystem zu erklären, lange schon im wesentlichen spekulativer Natur waren.

Im Jahre 1866 stellte Baader (3) die Hypothese auf, dass die bestehenden Gefässe, Arterien, Venen, Kapillaren und Lymphgefässe aus einer allgemeinen, embryonalen, netzförmigen Anlage hervorgegangen seien, welche die Gewebe vollständig durchsetzte. Einzelne Röhren unterschieden sich später durch stärkere Zunahme und bildeten so den Ursprung der verschiedenen Gefässe. Andere Teile des Netzwerkes gingen ganz zurück. Wenn Teile des Netzwerkes, welche sich gewöhnlich schwach

entwickelt hatten, kräftig erweitert wurden, entstanden Variationen, welche die Möglichkeit haben müssen, in unendlich grosser Anzahl und in ganz regelloser Anordnung aufzutreten.

Diese sogenannte Netztheorie wurde Gegenstand heftiger Kritik von seiten einiger Autoren (Ruge, Hochstätter, Zuckerkandl u. a.), welche meinten, dass die Gefässe gebildet würden, indem von der Aorta aus ein einheitlicher Stamm entstände, der seine peripherischen Verzweigungen vor sich her schöbe. Die Entstehung von Anomalien wurde auf folgende Art gedacht: Normal vorhandene Anastomosen entwickeln sich kräftiger als gewöhnlich und übernehmen allmählich die ganze Blutversorgung eines gewissen Gebietes, wobei die normal vorkommende, jetzt überflüssige Blutbahn wiedergebildet wird. Ungefähr zu demselben Zeitpunkt, in dem diese letzte Ansicht ausgesprochen wurde, wurde auch die Theorie aufgestellt, dass die Gefässe der vorderen Extremitäten aus mehreren segmentalen Gefässen hervorgegangen seien (Macalister, Mackay, Mollier). Diese Auffassung schlug jedoch nicht gleich durch, denn sie erfuhr kräftigen Widerstand (Hochstätter, Zuckerkandl u. a.).

Das eben Gesagte bildet eine äusserst kurzgefasste Zusammenstellung der wichtigsten Anschauungen auf dem bewussten Gebiete vor dem Jahre 1902, eine Zusammenstellung, welche geeignet ist, den Grund zu bilden für die folgende, ausführlichere geschichtliche Übersicht der Arbeiten nach dem Jahre 1902. Da E. Müller in seiner ersten Arbeit auf diesem Gebiete (142) eine ausführliche, historische Übersicht der Zeit vor 1902 geliefert hat, weise ich, zum Zwecke näheren Studiums der Anschauungen dieser früheren Forscher, auf diese hin.

Die letzte Periode unseres Wissens von der Entwicklung der Arterien leitete eine Arbeit der belgischen Anatomin Bertha de Vriese ein, welche in einigen 1902 publizierten Arbeiten (25, 26) über ihre Untersuchungen der Gefässverhält-

nisse bei 25 Menschenembryonen berichtete, die eine Grösse von 10—110 mm in der Länge hatten. Sie hob hervor, dass ihr Material schlecht fixiert war und sie deshalb, um ihre Beobachtungen erklären zu können, Vergleiche mit Säugetierembryonen anstellen musste, wobei sie sich dreier Kalbembryonen von 15, 18 und 26 mm und eines Kaninchenembryos von 10 mm bediente. Sie konstatierte dann, dass anfänglich ein Parallelismus zwischen der Entwicklung der Nerven und der Gefässe vorlag, indem das Blut den geringsten Widerstand in der allernächsten Nähe der zur Extremitätsanlage gehenden Nerven fand. Sie fand, dass bei einem menschlichen Embryo von 10 mm alle Hauptnervenzweige von kapillaren Geflechtern umgeben waren und dass jeder Nerv früh von einem Gefässnetz begleitet wurde, das die Anlage des arteriellen Systems bildete. Diese Netzwerke müssen also als primitiver Typus des Arteriensystems angesehen werden, und sie weist auf die Ähnlichkeit mit den „Wundernetzen“ bei Edentaten und Delphinen hin. Der definitive Zustand wurde dadurch gebildet, dass manche Teile dieses Netzes verschwanden, andere jedoch kräftiger entwickelt wurden. de Vrieses Auffassung enthält also eine starke Einschränkung von Baader-Aebys Theorie über das Vorkommen eines gleichförmig verteilten Kapillarnetzwerkes und ist aufgebaut auf dem Grundprinzip des Vorhandenseins eines auf bestimmte Teile lokalisierten Netzwerkes, aus welchem die werdenden Gefässe durch Auswählen gewisser Maschen und Verschwinden anderer hervorgehen.

Noch 1903 verfocht indessen der Wiener Anatom Hochstätter (81), bekannt durch bedeutende Arbeiten auf dem Gebiete der Gefässmorphologie, eifrig die Ansicht, dass eine einzige A. subclavia die ursprüngliche sei, obgleich er in seinen Untersuchungen gewiss nicht die frühesten Stadien beobachtet hat. So sagt er auf Seite 104: „Dass die Arterien der vorderen

Extremitäten der Selachier aus einem Paare segmentaler Leibeshauptarterien hervorgehen, wird von Dohrn (1889/91) ausdrücklich hervorgehoben“, und scheint er hier diese Ansicht als eigene und auch für Amphibien und Amnioten geltend anzunehmen. Hochstätters Aussagen sind sehr kategorisch und können mit seinen eigenen Worten folgendermassen zusammengefasst werden (S. 108): „Bei den Embryonen der Amphibien (Triton, Salamandra) und sämtlicher Amnioten verläuft die einfache Arterie der Extremität ursprünglich genau in der Achse des Extremitätenstummels (Hochstätter 1890, Zuckerkandl 1894—95).“

E. Müller (142) veröffentlichte 1903 seine Untersuchungen über die Verhältnisse der Gefässe in den vorderen Extremitäten des Menschen. Er studierte die Gefässe bei 100 Föten und 100 Armen Erwachsener und fand dabei in einer grossen Anzahl von Fällen einen von der Norm abweichenden Gefässverlauf. Bei diesen Untersuchungen konstatierte er das Vorhandensein mehrerer verschiedener morphologischer Typen bei den Armgefässen, welche einander jedoch in physiologischer Beziehung glichen, das heisst, sie führten zum selben Ausbreitungsgebiete. Besonders deutlich ging dieses aus dem Gefässverhältnisse des Oberarmes hervor, wo im Verlaufe des Gefässes eine grosse Anzahl verschiedener Typen nachgewiesen werden konnte. Dächte man sich alle die verschiedenen, in Müllers Arbeit beschriebenen Formen gleichzeitig bei einem Individuum vorkommend, so würde der N. medianus in den proximalen Teilen von einem Netzwerk arterieller Gefässe umgeben sein. Um dieses Netzwerk zu suchen, hat Müller seine Untersuchungen auch auf das früheste Embryonalstadium ausgedehnt und 9 Embryonen zwischen 5 und 20,5 mm Grösse durchforscht. Diese bilden eine Entwicklungskette, aus welcher sich Schlüsse ziehen lassen betreffend die Anlage der Blutgefässe für die vorderen Extremitäten. Diese Ent-

wicklung schildert Müller folgendermassen: In dem frühesten Stadium, in dem die Extremität bloss aus einem gleichförmigen Blastem und einer Ectodermbekleidung besteht, geht die Extremitätsarterie in eine netzförmige, in der Mitte der Extremität belegene Anlage über. Aus dieser zentralen Gefässbildung entspringen Kapillaren, anastomosieren reichlich mit einander und bilden so ein Netzwerk, das über das ganze Extremitätsblastem verteilt ist und in die peripherisch belegene Randvene übergeht. Nachdem die Bildung der Nervenstämmе stattgefunden hat, erhält diese centrale Gefässanlage ihren Platz lateral und dorsal um sie herum. Später bilden sich arterielle Gefässnetze sowohl auf der volaren Seite des N. medianus als auch längs dem dorsalen Hauptnerven. Gleichzeitig entstehen auf der Stelle, wo das Hauptgefäss die Nervenplatte durchsetzt, mehrere solche perforierende Gefässe, die wieder in die centrale Arterie einmünden. Aus dieser, einen deutlichen Netzcharakter tragenden Arterienanlage entsteht die werdende Arterienverzweigung durch stärkere Ausbildung gewisser Teile und Verschwinden anderer. Unter dem Einfluss des immer kräftiger werdenden Blutdruckes fliesst der Blutstrom in gewisse Bahnen, die an Grösse zunehmen, während andere ausser Funktion gesetzt werden. Müller teilt die Gefässentwicklung in zwei Perioden ein. In der ersten, wo die feinen, arteriellen Gefässe als Netzbahnen entstehen, ist es der Stoffwechsel des Gewebes, welcher die Gefässbahnen hervorruft. Auf den Stellen, wo dieser Stoffwechsel reger ist, werden die feinen Gefässbogen in grösserer Anzahl gebildet. Das noch unter schwachem Druck stehende Blut fliesst wahrscheinlich durch die Maschen hin und zurück. In der zweiten Periode entstehen die arteriellen Hauptbahnen aus dem Netz, durch die Kraft beeinflusst, mit welcher das wachsende Herz das Blut aus dem Körper pumpt. Wir bekommen also, um mit Roux zu sprechen, eine Anpassung an die hydrodynamischen Gesetze.

Von besonders grosser Bedeutung für die Erklärung der Entstehung sowohl der gewöhnlichen Arterienstämme als auch der Variationen ist das Netzwerk, welches die Extremitätsarterie um den proximalen Teil des N. medianus bei 9—12 mm grossen Embryonen bildet. Besondere Beachtung muss dem Embryo 11,7 mm geschenkt werden, in dessen Gefässverhältnissen des rechten Armes alle bekannten Variationen im embryonalen und ausgewachsenen Stadium vorliegen. Durch Vergleich dieses Netzwerkes mit dem Zustand der Arterien bei älteren, 14—20 mm grossen Embryonen zeigte Müller die Entwicklung sowohl der besonderen Extremitätenarterien als auch deren Variationen.

In einer folgenden Arbeit hat sich Müller (143) 1904 näher mit der Deutung des fraglichen Gefässnetzes beschäftigt, welches er jetzt Plexus axillaris arteriosus nennt. Bei seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Extremitätengefässe bei Säugetieren, Vögeln und Reptilien gelangte er zu der Auffassung, dass die A. subclavia und ihre Fortsetzung, die A. axillaris, aus den segmental angeordneten Arterien entstehen, und dass Teile des Plexus axillaris arteriosus beim Menschenembryo mit diesen segmentalen Arterien in Verbindung stehen. Der Plexus axillaris arteriosus besteht aus zwei Längsstämmen, der eine lateral, der andere medial vom N. medianus, und aus Querkweigen, welche die beiden miteinander verbinden und in bestimmtem Abstände voneinander verlaufen. Letztere erklärt Müller für Reste der ursprünglich segmental angeordneten Extremitätsgefässe. Eine kräftige Stütze gewinnt durch diese Auffassung die nur auf Spekulationen gebaute Theorie von Macalister und Mackay über die ursprüngliche Versorgung der Extremitätsanlage mit mehreren segmentalen Gefässen.

Müller zeigt, wie bei den von ihm untersuchten ausgewachsenen Säugetieren die Armarterien von der 6., 7. oder 9. Segmentalarterie ausgehen und weist auf Bolk hin, der

bei einem Affen fand, dass die 8. Segmentalarterie zu den vorderen Extremitäten verlief. Müller meint, dass diese Angaben die gegebene Deutung des Plexus axillaris arteriosus bei Menschenföten stützen. Ausserdem findet er bei seinen Untersuchungen von Tieren verschiedener Säugetierordnungen, dass ein Teil Gefässe, die bei Homo in Form von Varietäten auftreten, bei einer Reihe von Tieren der verschiedenen Säugetierarten als Norm vorhanden sind.

Durch die Untersuchungen de Vrieses und vor allem Müllers war also der Grund zu einer neuen Lehre über die Entstehung der Extremitätengefässe gelegt. Sie unterschied sich bedeutend von der Auffassung der führenden Autoren der Gefässmorphologie, und zwar dadurch, dass die Arterien, der älteren Auffassung gemäss, aus den Netzbildungen entstanden gedacht wurden. Die neue Lehre wich jedoch von dieser älteren Anschauung höchst bedeutend ab, da es nicht die Gewebe diffus durchsetzende Netzwerke gab, sondern solche bestimmt gelagerte. Nach den eben besprochenen Arbeiten wurden noch andere, von verschiedenen Forschern stammende, veröffentlicht, von denen einige die neue Auffassung bestätigten, während andere von ihr Abstand nahmen.

In „Ergebnisse für Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ vom Jahre 1905 liefert Göppert (62) eine kritische Darstellung für die Erklärungsart der Entstehung der Arterienvariationen im menschlichen Arm und unterzieht dabei auch die Auffassung de Vrieses und Müllers einer eingehenden Prüfung. Er meinte, de Vrieses Feststellung, die Gefässe würden aus netzförmigen Anlagen gebildet, wäre von grosser Bedeutung, fand aber doch, ihr Material sei so mangelhaft gewesen, dass sichere Schlussfolgerungen daraus kaum gezogen

werden könnten. Aus Müllers Darstellungen hob er hervor, dieser hätte nachgewiesen, dass die Gefässe für die Extremitäten nicht wie einfache Stämme, sondern in Form von Netzwerk angelegt würden, und dass dieses sich bei einwandfreiem, gut konserviertem Materiale gezeigt habe. Hier also schloss sich Göppert der neuen Auffassung von der Entstehung der Gefässe bestimmt an. Weiter fand er den Gedanken Müllers wichtig, dass die ersten Gefässanlagen nicht nur für die Leitung des Blutes bedeutend waren, sondern auch eine nutritive Aufgabe hätten, da das eine physiologische Erklärung für die Entstehung der Gefässe aus Netzen lieferte. Nicht akzeptieren will Göppert die schon referierte hypothetische Erklärung Müllers über die Entstehung und Deutung von Plexus axillaris arteriosus. Er wies darauf hin, dass bei Säugetieren keine segmentale Anlage für Extremitätengefässe nachgewiesen sei, und meinte, die von Müller als segmental angenommenen Gefässe im Plexus axillaris arteriosus wären ihrer Natur nach sehr zweifelhaft. Am bedenklichsten in Müllers Darstellung erschien Göppert die Feststellung, dass bei der Bildung des Plexus axillaris arteriosus eine einheitliche Arterienröhre das Blut in die Extremitätsanlage leitete und dann erst, auf eine näher nicht bekannte Art, die Zersplitterung in den angegebenen segmentalen Gefässen erfolgte. Weiter wies Göppert darauf hin, dass beim Menschen sich die Varietäten in der Lage der A. axillaris bis zum Plexus brachialis von den übrigen dadurch unterscheiden, dass die vergleichende anatomische Untersuchung keinerlei Einblick in ihre Genese gibt, was sonst in so hohem Grade der Fall ist. Wir sind hier auf die Ontogenie angewiesen und können bloss mit Müller annehmen, dass aus einer Reihe, während der Ontogenese zur Verfügung stehender Stämme, der eine oder andere definitive Anwendung findet. Göppert hob hervor, dass die grosse Einfachheit, welche in der Erklärung der Gefässvariationen bei Homo liegt, durch

die Annahme des 11,7 mm Verhältnisses als Grundform etwas Bestechendes habe und konstatierte, dass, falls man daran glauben würde, die Varietätenbildung sich auf einen rein ontogenetischen Prozess beschränken müsste. Erstens, sagte er, sei das Ausgangsstadium keineswegs als Stadium sichergestellt, das durchlaufen werden muss; zweitens fehlen die Beweise dafür, dass es sich auch auf die Säugetiere beziehe, und drittens sei das Ausgangsstadium zweifellos eine sehr vereinfachte Kopie der Wirklichkeit, indem auf mehreren Stellen beobachtete und von Müller als Gefässnetz beschriebene Bildungen in den Rekonstruktionen als einfache Stämme wiedergegeben seien.

In einer 1905 erschienenen Arbeit von Sabin (176) berichtet er über seine Untersuchungen der Entwicklung der Flügelgefäße bei Hühnern. Die frühesten untersuchten Stadien sind 72 Stunden alt, und Sabin meint, Hochstätters Auffassung, die Art der Anlage dieser Gefäße betreffend, vollständig bestätigen zu können.

Die Gefässverhältnisse ausgewachsener Mammalia schildert Göppert (64) in einer anderen Arbeit durch eine besonders eingehende, vergleichende anatomische Zusammenstellung. Es geht daraus hervor, dass ein Teil der beim Menschen vorkommenden Variationen im Verlaufe der A. brachialis bei den einen oder anderen Repräsentanten der Säugetierordnungen als Norm vorliegen. Göpperts Meinung nach seien solche Menschenvariationen als atavistische zu betrachten.

1906 teilte H. Rabl (160, 161) das Resultat seiner Untersuchungen der Flügelgefäße bei Entenembryonen mit. Im frühen Stadium fand er auf der Stelle der später auftretenden Extremitätsanlage einige mit der V. cardinalis posterior im Zusammenhang stehende netzförmig verbundene Gefäße. Während die Extremitätsanlage anfängt hervorzutreten, wachsen von der Aorta in dieses Netz segmentale Arterien hinein, deren Zahl bis zu drei steigen kann; diese Arterien setzen ihren Weg nach

unten bis zur Extremitätsanlage fort, jede von ihnen eine primitive A. subclavia bildend, die in ihre A. brachialis weiterläuft. Diese Anlagen zur A. brachialis sind im Anfang Teile eines Netzes, im Centrum der Extremitätsanlage gelegen. Dies wäre das erste von Rabl's 4 Stadien. Im zweiten liegen nur eine A. subclavia und eine A. brachialis vor, und entspricht dieses Hochstätters erstem Stadium. Im dritten Stadium tritt die sekundäre A. subclavia vom dritten Aortabogen hervor, und die beiden Aa. subclaviae, die primitive und die sekundäre, bilden nun eine grosse Gefässschlinge. Im vierten Stadium ist die primitive A. subclavia vollständig verschwunden.

H. Rabl (160) sagt Seite 384 von den beobachteten Netzbildungen: „Ich möchte niemals die Existenz eines gleichmässig ausgebildeten Netzwerkes anerkennen, sondern finde die Maschen desselben von vornherein gesetzmässig gelagert.“ Hiermit schliesst er sich Müllers Auffassung an. Weiter sagt Rabl auch, es erschiene ihm nicht unwahrscheinlich, dass die werdenden Gefässe aus den von de Vriese und Müller beschriebenen Gefässnetzwerken hervorgingen. Weiter weist er darauf hin, dass es zweifellos Müllers Verdienst sei, als erster die segmentale Anlage der Extremitätengefässe konstatiert zu haben.

Im Anschluss an einen von H. Rabl (161) gehaltenen Vortrag erklärt M. Fürbringer (46), er stimme der Auffassung bei, dass die Muskeln, Nerven und Gefässe für die vorderen Extremitäten bei Wirbeltieren segmental angelegt würden.

Noch 1906 hält Hochstätter (82) an seiner Ansicht über die Art der Gefässanlage fest, dass sie aus der Aorta in Form einheitlicher Stämme herauswachsen und ihre peripheren Verzweigungen vor sich her schieben. Er spricht nur von einer einzigen ursprünglichen Arterie, welche bei den Krokodilen axial in der Extremitätsanlage verläuft. Ebenso wie

es bei den vorhergehenden Untersuchungen der Fall war, hat Hochstätter keine jüngeren Stadien durchforscht, denn er fand, dass bei ihnen die Gefässe zu wenig gefüllt waren, um sie längere Strecken zu verfolgen.

Im Jahre 1907 kommt Elze (32), im Zusammenhang mit der Beschreibung eines 7 mm menschlichen Embryos, mit einer Kritik über den Zustand des von de Vriesse und Müller angewandten Materiales. Er deutet de Vrieses Lacunes vasculo-nerveuses als postmortale Schrumpfpheänomene und meint, dass Müllers Material wohl besser, jedoch nicht einwandfrei sei, denn gemäss einer gemachten Mitteilung Hochstätters an Elze findet man bei langsam im Uterus abgestorbenen Kaninchenembryonen ähnliche Bilder wie die Schnittserienabbildungen von Müller. Elze hebt hervor, dass stark mit Blutkörperchen gefüllte Gefässe lakunartig aufgetrieben werden, wodurch das umliegende Mesoderm verdichtet wird, was den Kapillaren das Aussehen gibt, als hätten sie dicke Wände und wären Arterien. Weiter meint er, hätten Müller und Rabl die Lage des Gefässnetzwerkes in der Extremitätsanlage in bezug auf den Abstand von den äusseren Konturen nicht genug beachtet. Er behauptet, dass die in der Handplatte liegenden Teile des kapillaren Plexus für alle Zeiten der Hand angehören müssten und unmöglich bei der Bildung der Arterien beteiligt sein könnten. Auf Seite 467 erklärt Elze kategorisch: „Der Versuch Erik Müllers, die Varietäten in den Verzweigungen der Arterien aus dem Vorhandensein eines primitiven Arteriennetzes abzuleiten, muss entschieden zurückgewiesen werden, denn das Arteriennetz im Gebiete des Plexus brachialis, welches E. Müller zur Erklärung der Varietäten heranzieht, ist, wenn es überhaupt in der von ihm beschriebenen Form regelmässig vorkommt, kein primäres, sondern ein sekundäres Arteriennetz.“

Im Jahre 1908 beschreibt Keibel (109) ein Menschen-

embryo, 5,3 mm gross, mit zwei Aa. subclaviae, je eine von dem 6. und 7. Segmente.

Müller (144) vervollständigt 1908 seine Untersuchungen durch Hinzuziehung der Vogelklasse. Besonders sind es die Gefässe des Pinguinflügels, die er zum Gegenstand seines Studiums gemacht hat. Die A. axillaris und A. brachialis betreffend fand er bei ausgewachsenen Tieren eine komplizierte, aus langgestreckten Arterienzweigen bestehende Netzform, die miteinander anastomosierten, an bestimmten topographischen Stellen gelegen waren und bedeutende Variabilität aufwiesen. Würde man alle Formen zu einer zusammenstellen, so bekäme man ein reiches Netzwerk um die Nerven; weil die verschiedenen Fälle nicht ohne weiteres auseinander hergeleitet werden konnten, studierte Müller die Ontogenese der Gefässe. Um zu vergleichen, untersuchte er 9 verschiedene Vogelarten und fand dabei nur eine A. brachialis, die jedoch verschiedene Verhältnisse zeigte, was vermuten liess, dass die Gefässe bei den Vögeln in zwei verschiedenen Formen auftreten könnten: entweder als eine A. brachialis profunda oder als eine A. brachialis superficialis. Gestützt auf die Gefässverhältnisse, teilte Müller die Ontogenie der Pinguine in 5 Stadien ein. Im ersten fand er 3 Arterien von der Aorta zur Flügelanlage; dort teilten sie sich in einen cranialen und einen caudalen Zweig, welche sich mit reichlichen Anastomosen verteilten, und so den Grund zu einem centralen, langgestreckten Gefässnetz legten. Einige von den Anastomosen waren besonders stark markiert und lagen in der Basis der Flügelanlage, den Grund zu einem Längsstamm legend. Zweites Stadium: Eine oder zwei Aa. subclaviae. Wo nur ein Gefäss vorlag, mündete es in den caudalen Teil des Längsstammes, von welchem kräftige Gefässe ausgingen, quer über und vor den ventralen Nerven, zu einem Längsstamm, lateral von den Nerven. Auf diese Art wurde ein Plexus axillaris arteriosus

gebildet, an denjenigen des Menschenembryos erinnernd. Das dritte Stadium zeigte ein Gefäß von der Aorta und einen deutlich ausgesprochenen Plexus axillaris arteriosus. Das vierte und fünfte Stadium stimmen mit dem dritten und vierten Rabls (160) überein. Eines der Hauptresultate dieser Untersuchung ist der Nachweis des segmentalen Ursprunges der Arterien im Pinguinflügel. Ausserdem hat Müller gezeigt, dass der Plexus axillaris arteriosus beim Pinguin im entwickelten Zustande zurückbleibt. Er meint, es sei mit Sicherheit anzunehmen, dass die Pinguine von Vorfahren abstammten, welche mehrere grobe Pulsadern für die vorderen Extremitäten hatten und dass diese Gefässe nun zu einem Plexus vereinigt seien. Weiter nimmt er an, dass der Plexus axillaris arteriosus im Pinguinflügel eine ursprüngliche Bildung sei und nimmt Abstand vom Gedanken, dieses Netzwerk sei nur eine sekundäre Gefässbildung, entstanden im Zusammenhang mit der eigenartigen Verwandlung des Flügels. Müller betont, das Gefäß entstehe aus einem bestimmt gelagerten embryonalen Gefässnetzwerke. — In seiner Arbeit nimmt Müller ausdrücklich von der Auffassung Baader-Aebys vom Vorkommen eines ursprünglichen Gefässnetzwerkes, welches das Gewebe gleichförmig durchsetzen soll, Abstand und hebt hervor, dass er nur in einer Beziehung der älteren Anschauung beipflichten könne, und zwar dieser, dass die einfache Arterienröhre aus Teilen der Netzanlage hervorgehe, während andere Teile verschwinden. Müller ist überzeugt davon, dass der Plexus axillaris arteriosus ein Stadium repräsentiere, welches im allgemeinen durchlaufen werden müsse, jedoch nur eine sehr kurze Zeit bestehe.

E. Svensson (189) untersuchte 1908, im Anschluss an E. Müllers gefässmorphologische Untersuchungen, die Gefässverhältnisse der vorderen Extremitäten bei *Lacerta muralis* und *viridis*. Im jüngsten embryonalen Stadium fand er drei

segmental angeordnete Aa. subclaviae, welche durch ein längsverlaufendes Gefäß, von ihm medialer Längsstamm genannt, an der Basis der Extremitätsanlage miteinander verbunden waren. Schon bevor die Nerven angelegt sind oder Zeit gehabt haben in die Extremitätsanlage auszuwachsen, befindet sich in deren Basis ein Gefäßnetz, welches darauf hindeutet, dass die Gefäße ontogenetisch älter sind als die Nerven. Bezeichnend ist für das zweite Stadium das Hinzukommen einer lateral von den Nerven gelegenen und zwischen den Segmentalarterien gehenden Längsanastomose, die er laterale Längsanastomose nennt. Hierdurch ist ein Plexus axillaris arteriosus ausgebildet. Durch eine Serie fortschreitender Rekonstruktionen zeigt Svensson mit besonderer Deutlichkeit, wie die Reduktion der proximalen Teile der Extremitätenarterien stattfindet, so dass zum Schluss nur ein Gefäß für die Versorgung der Extremitäten übrig bleibt. Erst in diesem fortgeschrittenen Stadium werden die Verhältnisse erreicht, die Hochstätter (81, 82) beschrieben hat, und welche er als die primären ansieht und als Beweis dafür verwendet, dass die Extremitätengefäße nicht segmental angelegt werden. Die von Svensson gefundenen Variationen in den Hauptgefäßen der oberen Extremitäten bei voll erwachsenen Lacerten lassen sich mit grosser Leichtigkeit und besonders deutlich aus dem von ihm beschriebenen Plexus axillaris arteriosus herleiten. Die grosse Übereinstimmung zwischen Müllers 11,7 mm Menschenembryo und Svenssons Stadium 4 ist schlagend und gibt Svenssons Schlussfolgerung volle Berechtigung, dass die Plexus axillares arteriosi bei Homo und Lacerta homolog sind. Er meint, dieses stütze stark Müllers Deutung des Plexus axillaris arteriosus bei Homo als teilweise aus segmental verlaufenden Arterien aufgebaut.

In einer 1908 herausgegebenen Arbeit bezweifelt Göppert (65) die Richtigkeit des Plexus axillaris arteriosus nicht, wendet

sich jedoch gegen Müllers Deutung desselben und besonders gegen die Auffassung, dass die quergehenden, das Nerven-geflecht perforierenden Teile Reste der Segmentalgefässe der Extremitätenanlage sein sollen. Auf Seite 93 stellt er die Frage: „Ist nun ein Plexus axillaris arteriosus in Wirklichkeit ein typischer, sich stets wiederholender Zustand in der Ontogenese, oder stellt er selbst eine Varietät dar?“ Zur Beantwortung dieser Frage hat nun Göppert eine eingehende Untersuchung der Ontogenie der Armarterien bei der weissen Maus vorgelegt, über welche Untersuchung in dieser Arbeit eine vorläufige Mitteilung gemacht wird. Aus dieser Untersuchung geht mit grösster Deutlichkeit hervor, dass es sich in den allerfrühesten Stadien um ein wirkliches Gefässnetzwerk handelt, unmittelbar lateral von der Aorta gelegen, und dass die Maschen dieses Netzwerkes aus Gefässen bestehen, die sowohl in wie zwischen den Segmenten liegen. Die Anzahl der von der Aorta zu diesem Netzwerke gehenden Gefässe wechselt zwischen 1 und 5. Auf Seite 96 sagt er: „Auch wenn anfänglich im Gliedmassenbereich eine ganz gleichartige Anlage von Seitenarterien in allen Segmenten besteht, kommt es doch ausserordentlich früh zur Herausbildung weitgehender Verschiedenheiten.“ Über das nächste Stadium heisst es auf derselben Seite: „So besteht hier dorsal von der V. cardinalis, medial vom Ort des späteren Plexus brachialis, ein richtiges Netz, das aber bei jedem Embryo und auf jeder Seite ein und desselben Tieres Besonderheiten zeigt.“ Damit meint Göppert, dass man kein Recht habe, ohne weiteres den Fund bei älteren Embryonen aus den Verhältnissen bei jüngeren herzuleiten. Weiter meint er, die A. subclavia entwickele sich aus einem wahrscheinlich gleichartigen Verhalten bei allen Embryonen einer gewissen Zeit bis zum ausgewachsenen Zustand verschiedenartig bei den verschiedenen Embryonen. Hauptsache ist seiner Meinung nach, dass die Extremitäten durch Bildung einer lateral um den

Plexus gelegenen longitudinalen Gefäßbahn versorgt werden, von welcher später Zweige ausgehen. Diese Auffassung nähert sich also derjenigen Hochstätters, die schon referiert wurde. Was sein Material betreffe, so sagt er weiter, bilde sich gewiss nicht regelmässig ein Plexus axillaris arteriosus, sondern nur in einzelnen Fällen, wobei die einzelnen Geflechte einander nicht gleichen. Auf Grund dessen vermutet er, gälte dasselbe auch für den Menschen, und er glaubt, dieses sei auch die Erklärung dafür, dass Elze beim menschlichen Embryo keinen Plexus axillaris arteriosus gefunden habe.

Unter denjenigen Arbeiten, welche der Ansicht huldigen, die Gefäße entspringen aus kapillaren Netzwerken, gehören Evans' (35, 36, 37) 1908 und 1909 publizierte Untersuchungen zu den bedeutendsten. In der ersten dieser Arbeiten weist er darauf hin, dass Müller und Rabl und besonders ersterer durch ihre Untersuchungen die überzeugendsten Beweise für das ursprüngliche Vorkommen mehrerer, segmental angeordneter Aa. subclaviae bei verschiedenen Tieren geliefert hätten. Elzes Kritik von Müllers Auffassung unterzieht er in derselben Arbeit einer genauen Prüfung. Im Gegensatz zur Ansicht Elzes sieht Evans es als einen Vorteil an, dass die kapillaren Gefäße mit Blutkörperchen gefüllt sind, weil sie dadurch leichter beobachtet werden können, und weiter meint er, würde die Struktur des embryonalen Gewebes dadurch nicht merkbar verändert. Auch tritt er der Behauptung Elzes entgegen, dass die Teile des kapillaren Plexus in der Handplatte für immer der Hand angehören müssten und bei der Bildung der Armarterien unmöglich beteiligt sein könnten, indem er zeigt, dass Elze scheinbar von der Entwicklung der oberen Extremitäten nichts wisse, wenn er glauben könne, die Hand sei derjenige Teil, der zuerst fertig gebildet werde. Evans weist auf das wohlbekannte Faktum hin, dass die Hand derjenige Teil der oberen Extremitäten sei, der zuletzt angelegt werde. Weiter

hebt er auch hervor, dass die Untersuchungen Elzes an zu alten Embryonen ausgeführt seien; sie hätten das früheste Stadium schon durchlaufen. In derselben Arbeit (35) will Evans nicht unbedingt Müllers Deutung des Plexus axillaris arteriosus beipflichten, da er teilweise aus Ästen der Segmentalarterien gebildet sei. Er spricht den Gedanken aus, diese Gefässe seien vielleicht bloss variierende Glieder, die das allgemeine Kapillarnetzwerk aufbauen. Evans beschreibt in dieser Arbeit die Gefässverhältnisse bei einem besonders gut konservierten 4,3 mm grossen menschlichen Fötus (Nr. 148 in Malls Sammlung), über den schon früher Gage (47) berichtet hat. Dieser Embryo weist auf der rechten Seite zwei vollkommen kapillar gebaute Aa. subclaviae auf, im 7. Cervikal- und 1. Thorakalsegmente gelegen. Zum Schluss fasst er seine Auffassung folgendermassen zusammen: Die Extremitätenanlage wird, wenn sie im Anfang beginnt, vaskularisiert zu werden, nur von den Kapillaren aus mit Blut versehen, welche von verschiedenen Punkten auswachsen und reichlich zur Bildung eines einfachen Netzwerkes anastomosieren.

In einer späteren Arbeit beschreibt Evans (36) eine Reihe von geglückten Injektionen, die er an lebenden Vogel- und Säugetierembryonen vorgenommen hat. Er spritzte mittelst feiner Glaskanülen Tuschlösung in die gröberen extraembryonalen Gefässe. Die Lösung wurde später durch die Herztätigkeit in alle Gefässe des Körpers gepumpt, wodurch sogar die endothelialen Knospen gefüllt wurden. In der Entwicklung der A. subclavia bei Vögeln unterscheidet Evans 5 Stadien, wovon die 4 letzteren mit den 4 von Rabl zusammenfallen, während das erste nie früher von jemand beobachtet worden ist. Es zeichnet sich durch das Vorkommen eines primären, kapillaren Plexus aus, welcher von der Aorta ausgeht, jedoch keinerlei segmentale Anordnung zeigt. Bei einem Embryo findet er bis 11 kapillare Aa. subclaviae, von welchen die meisten jedoch

unsegmental sind. Im nächsten Stadium waren die meisten von ihnen verschwunden und nur 1—4 Aa. subclaviae zurückgeblieben, einige von ihnen segmental angeordnet. Evans' Arbeit begleiten eine Reihe von den überzeugendsten Bildern, die in der Basis der Extremitätenanlagen liegende, wohl entwickelte Gefäßnetzwerke zeigen, welche durch einige Gefäße mit der Aorta verbunden sind.

In einer späteren Arbeit hat Evans (37) ausführlich beschrieben, wie sich die vorderen und hinteren Kardinalvenen, die Aorta und die V. umbilicalis aus frühen embryonalen Netzwerken entwickeln. Diese Mitteilungen sind auf Beobachtungen gestützt, gemacht bei Injektionen an lebenden Hühnerembryonen. Er betont, dass, wenn diese Injektionen unter den günstigsten Umständen ausgeführt werden, diese Methode einen überraschenden Reichtum an Kapillaren, miteinander netzförmig anastomosierenden Gefäßen, ergibt, zwischen denen jedoch auch nicht vaskularisierte Gebiete vorkommen. Letztere sind die Stellen, wo später die Knorpel, Muskeln und Nerven auftreten, und sie kommen so konstant vor, dass sie sogar auf korrespondierenden Stellen bei den verschiedenen Vertebratenembryonen vorhanden sind.

In seiner grossen 1910 erschienenen Arbeit über die Gefässentwicklung für die vorderen Extremitäten bei der weissen Maus zeigt Göppert (66) sowohl im Text als auch in den Bildern das Vorkommen plexiformer Gefäßverhältnisse, welche mit dem Bilde eines Plexus axillaris arteriosus oder mit Teilen davon gut übereinstimmen. Dessenungeachtet will Göppert seine Bilder mit denjenigen Müllers nicht vergleichen, sondern sagt, seine eigenen Präparate zeigen im Gegenteil einen centralen Hauptstamm zur Extremitätsanlage und von ihm ausgehende zahlreiche Seitenäste. Hier ist er also von seiner früheren Seite 399 referierten Ansicht abgegangen, wo er sich Müllers Auffassungen, wenigstens der Hauptsache nach, anschloss.

Jetzt stellt Göppert sich statt dessen auf den Standpunkt Hochstätters.

In einer weiteren Arbeit, und zwar in Keibel-Malls Handbuch, behandelt Evans (38) 1911 die leitenden gefässmorphologischen Ansichten kritisch. In dieser Arbeit werden gesammelte Fakta und Anschauungen behandelt, welche Evans in seinen früheren Publikationen und mit Unterstützung eigener Beobachtungen vertreten hat. Weiter findet er hier, dass in der zuletzt besprochenen Arbeit Göpperts über die weisse Maus und ihre Gefässverhältnisse das Vorkommen wirklicher arterieller Netzwerke im Gebiete der A. axillaris nachgewiesen wurden, und scheint Evans geneigt, Göpperts Bilder mit denjenigen Müllers zu vergleichen; auch sieht er in Göpperts Arbeit eine Bestätigung dessen, dass die Verhältnisse bei der weissen Maus in der Hauptsache mit Müllers Rekonstruktionen übereinstimmen. Noch einmal wendet sich Evans gegen Müllers Deutung des Plexus axillaris arteriosus, dessen konstantes Vorkommen bei Embryonen er bezweifelt.

Manners-Smith (124, 125, 126) gehört zu denjenigen, die sich der Auffassung anschliessen, dass die Extremitätsgefässe aus mehreren Ästen von der Aorta entstehen und dass die letzteren ihrerseits aus kapillaren Netzwerken gebildet werden. Er präzisiert seine Auffassung folgendermassen (126, S. 165): „That the vessels of the limbs belong to a segmental series; that the arteries are first laid down in the form of a network.“ Und Beweise findet er für diese Verhältnisse 1. in den Gefässen der Primaten, 2. in den Variationen bei Homo, 3. in den embryologischen Fakta. Manners-Smiths Untersuchungen bestätigen Müllers Arbeiten, und Müllers Ansichten werden von ihm akzeptiert. Was die Gefässverhältnisse der Primaten betrifft, so meint er, dass der stärkste Beweis für ein Vorkommen mehrerer segmentaler Gefässe im Vorhandensein feiner Gefässe zweifellos segmentaler Anordnung liege, die sich bei einem

Teile der Primaten fänden. Beim Gorilla gibt es z. B. vier segmental belegene Gefässe, die zwischen und längs den 5. bis 8. Cervikalnerven laufen. Diese Gefässe entspringen einem ziemlich grossen Stamme, der von der A. subclavia ausgeht, einen cranialen Verlauf hat und vor den Wurzeln des Plexus brachialis verläuft. Die am stärksten bindenden Beweise für die ursprüngliche plexiforme Gefässversorgung der Extremitätsanlage werden seiner Meinung nach von de Vriese und Müller in ihren embryologischen Untersuchungen geliefert. Nachdem er in Kürze über Müllers Grundform (11,7 mm Menschenfötus) berichtet hat, sagt Marners-Smith (126) Seite 170: „This view of Müller, though quite hypothetical is highly probable. Though there is no objective evidence in the human embryo in its favour, yet a large amount of evidence from phylogeny can be aduced in its support.“ Hier weist er auf Mollier (137) hin, der beim *Mustelus* segmentale Arterien zur Brustflosse fand, und auf Rabl (160), welcher dasselbe für die Flügel von Vögeln nachwies. Er fährt auf derselben Seite fort: „And lastly, I have been able to show the remains of an undoubted arterial segmentation for the limbs of mammals (primates) . . . we must conclude that both the normal arrangement in primates and the human anomalies are regular or irregular departures from a general reticular net and probably segmental plan.“

1912 hat Bremer (20) die allerfrühesten Stadien der Gefässentwicklung bei Hühnern, Ratten, Schweinen, Schafen usw. untersucht und dabei gefunden, dass alle Teile des ursprünglichen Netzwerkes von „angioblast cords“ (siehe unten) von extraembryonalen Gefässgeflechten ausgegangen sind. Er führt an, wie die früheste Entwicklung der Blutgefässe in der letzten Zeit durch Injektionen an lebenden Embryonen studiert worden sei. Diese Methode setzt voraus, dass alle Gefässe injektionsfähig sind, und es hat sich gezeigt, dass viele Gefässe

gerade durch die Injektionen dem Studium zugänglich wurden, während sie früher kollabiert und im Schnitt nicht sichtbar waren. Er wirft nun die Frage auf, ob die Gefäße möglicherweise nicht als solide Stränge angelegt werden und sich dann natürlich durch Injektionen nicht studieren lassen. Bremer meint, ebenso wie His (71), dass den werdenden Gefäßen ein Stadium vorangehe, in dem sie aus soliden Strängen bestehen, die erst sekundär Lumina bekommen und zu Kapillaren werden. Er nennt diese Strangbildungen „angioblast cords“, welche gewöhnlich Netzform annehmen und entweder bestehen können, bis sie mit Lumen versehen werden, wenn sie injiziert werden können, oder aber die Maschen im Netzwerke können schon im frühesten Stadium verschwinden. Hier und da in diesem Netzwerke von soliden „angioblast cords“ entstehen Lumina, welche anfänglich nicht miteinander zusammenhängen. Bremer benennt sie „angiocysts“. Auf Seite 114 sagt er: „It was the observance of these isolated spaces, which later fuse to form large vessels, that lead to the often repeated statements of Rückert and Mollier and others that the dorsal aortae arise in situ from cells of the mesoderm; and in truth the connection with the lateral capillary net is short lasting and sometimes extremely tenuous.“

Elze (33, 34) hat 1913 in einigen Arbeiten eifrig die Art der Erklärung bekämpft, welche Thoma, de Vriese, Müller und Evans über die Entwicklung der Gefäße und Entstehung der Variationen abgegeben haben. Thomas Arbeit (197) wird von Elze (34) besonders leicht abgetan, indem er sagt, dass Thomas Regeln für die Morphogenese der Gefäße bei einer strengeren Kritik nicht aufrecht erhalten werden könnten und dass sie nicht einmal für Thomas eigenes Untersuchungsmaterial Geltung hätten (Area vasculosa beim Hühnerembryo), ohne jedoch sprechende Beweise für seine Kritik anzuführen.

Elze weist darauf hin, dass Semon schon 1894 die Aufmerksamkeit darauf gerichtet habe, dass ein charakteristischer Unterschied in der allgemeinen Form des Blutgefäßsystems bei Anamniern und Amnioten vorliege. Auf Vogt 1842, Calori 1851, Boas 1882, Hochstätter 1888, Loeb 1893 und Moroff 1902 gestützt, ohne über selbst gemachte Untersuchungen dieser Verhältnisse zu berichten, postuliert Elze, dass im frühen Embryonalstadium Kapillarnetzwerke nur bei Amnioten und nicht bei Anamniern vorkommen. Weiter sagt Elze, zöge man die Konsequenzen der Netztheorie, so würde sie die ganze, früher übliche Auffassung über die Entwicklung des Gefäßsystems umstossen. Die stärkste Stütze dieser Lehre wären, seiner Ansicht nach, Evans' Injektionen, ohne dass letztere jedoch das Studium lebender Embryonen entbehrlich machten. Er glaubt indessen, dass Evans seine Funde fehlerhaft gedeutet habe. Ohne anzudeuten, wie er zu dieser Auffassung gelangt sei, sagt Elze, weil er die Richtigkeit der Untersuchungen Evans' und der dabei vorgelegten Bilder einer Reihe kapillarer Aa. subclaviae nicht in Abrede stellen kann, dass diese kapillaren Gefäße mit der werdenden A. subclavia nichts zu schaffen haben, denn, sagt er, derjenige Aortazweig, welcher die A. subclavia bilden werde, sei niemals ein Bestandteil des kapillaren Netzwerkes gewesen, da er unabhängig von diesem Netzwerk entstanden und schon von Anfang an als distinktes Gefäß von der Aorta und durch kapillarfreies Gebiet verlaufen sei. Die A. subclavia entwickelt sich also nicht aus dem Gefäßnetzwerk der Extremitätsanlage, sondern ist schon von Anfang an ein wohl begrenzter Aortazweig. Diese Auffassung ist also gerade diejenige, welche Hochstätter vertritt. Elze ist der Ansicht, dass die Netztheorie durch Göpperts Arbeit scheinbar eine kräftige Stütze erhalten habe, ohne jedoch die näheren Gründe anzugeben, welche dieses Urteil veranlassen.

Wegen der allerfrühesten Entwicklung der intraembryonalen Gefäße sind ganz besonders in den letzten Jahren Streitigkeiten entstanden, die ihre Wurzeln jedoch tief in der Vergangenheit haben. Es stehe fest, sagen Miller und McWhorter (134) im Jahre 1914, dass die ersten extraembryonalen Blutgefäße in loco entstehen. Die Entstehungsart der intraembryonalen Gefäße betreffend liegen zwei Ansichten vor, welche sich, besonders durch jüngere Arbeiten, 1912—1914 bekämpfen. Erstens werden sie durch Knospenbildungen gebildet, welche von den Extraembryonalgefäßen einwachsen; diese Ansicht ist zuerst von His (71) 1882 ausgesprochen worden, später aber wurde sie von Türstig (200), Vialleton (202), Evans (38), Minot (135) und Bremer (20) wieder aufgenommen. Zweitens werden sie in loco ähnlich wie die extraembryonalen Gefäße gebildet. Diese Ansicht haben ausser Rückert und Mollier (173) auch Hahn (67), McWhorter und Whipple (129) und Miller und McWhorter (134) verfochten, welche letztere versucht haben, dadurch zu beweisen, dass die intraembryonalen Gefäße in loco angelegt werden, dass sie bei sehr frühen Embryonen die eine Hälfte der werdenden Area vasculosa in einer Zeit fortoperierten, in welcher noch keine Gefäße dort zur Entwicklung gekommen sind. Alle konnten also zeigen, dass die später in diesen Teilen auftretenden Gefäße wirklich in loco gebildet waren. Auf diese Art schliessen sie sich dem an, dass die Blutgefäße der Embryonen in loco von einem indifferenten Mesenchym angelegt werden.

1916 haben G. Svensson und Wetterdal (190) die Gefäßverhältnisse der vorderen Extremitätenanlagen an 14 Menschenfeten zwischen 5 und 20 mm untersucht, von welchen Müller einen Teil schon früher beschrieben hat. Dabei zeigte es sich, dass sich bei sämtlichen Armanlagen die Gefäße; unter strenger Beachtung der topographischen Verhältnisse, in Müllers Plexus axillaris arteriosus einzeichnen und von da

herleiten lassen (11,7 mm Stadium), wodurch die Berechtigung, dieses Stadium als Grundform aufzustellen, weiter bestätigt wurde.

Aus einem Berichte Stiedas (188) 1916 verdient als das Wesentlichste zitiert zu werden Seite 537: „... der Charakter des Netzes bleibt erhalten. Dieser Charakter des Netzes ist die Ursache der Entstehung der Varietäten.“

Trotzdem Elze (34b) die gegen ihn gerichtete Kritik kennt, sucht er 1919 die Richtigkeit der von ihm vorher ausgesprochenen Meinungen wieder zu beweisen, ohne jedoch über eigene, diese Meinungen stützende Untersuchungen zu berichten.

Zusammenstellung des historischen Materials.

Die eine lange Zeit dominierende, nur auf hypothetischer Basis aufgebaute ursprüngliche Netztheorie konnte den gegen sie gerichteten scharfen Angriffen nicht widerstehen, besonders da diejenigen, die sich nach 1884 geltend machten, sich auf ontogenetische Untersuchungen stützten, und man folglich meinte, faktische Beweise gegen die Absurdität der Netztheorie vorgebracht zu haben. 1884 bildete sich die Auffassung, welche die Ansicht vertritt, dass die Arterien als ursprüngliche einheitliche Röhren aus der Aorta herauswachsen und bei ihrer Zunahme ihre Verzweigungen vor sich her schieben. Die meisten dieser Periode angehörenden Forscher vertreten den Standpunkt, dass die Extremitätenarterien aus bloss einer Segmentalarterie entstanden seien, während andere auf theoretischer Basis geltend machen, dass bei Anlage der Extremitätengefäße mehrere Segmentalgefäße beteiligt sind, und dadurch bilden sie den Übergang zu einer der Auffassungen der letzten Zeit, in der sich zwei entgegengesetzte Richtungen behaupten wollen. Repräsentanten der einen, vertreten durch de Vriese, Müller, H. Rabl, E. Svensson, Evans, Manners-Smith, G. Svensson und Wetterdal halten es nach

ihren Untersuchungen für feststehend, dass die ersten Anlagen der Gefässe für die vorderen Extremitäten bei Wirbeltieren aus netzförmigen Verbindungen bestehen, deren Maschen ganz bestimmte Plätze einnehmen, und dass mehrere Aa. subclaviae im frühen Stadium zur Extremitätsanlage laufen. Die andere Auffassung, durch den auf dem Gebiete der Gefässmorphologie so sehr verdienstvollen Anatomen Hochstätter, seinen Schildträger Elze und C. G. Sabin verfochten, ist zunächst als Festhalten an den allgemein verbreiteten Ansichten vor 1902 zu betrachten, mit der bestimmten Betonung, dass die Gefässe während ihrer Entwicklung einheitlich angelegt werden (bloss eine A. subclavia) und dass sie dabei kein weiteres netzförmiges Stadium durchlaufen. Eine Zwischenstellung zwischen den beiden eben angeführten Ansichten nimmt Göppert ein, indem er sich teilweise anschliesst, teilweise jedoch mit grosser Schärfe die wesentlichen Punkte der erstgenannten Auffassung kritisiert.

Es zeigt sich also, dass bisher keine einheitliche Ansicht über die Gefässentwicklung der vorderen Extremitäten bei Wirbeltieren vorliegt, weshalb eine kritische Prüfung der vorliegenden Aufgaben notwendig ist. Da ein sicherer Grund für solch eine Kritik ohne eigene Beobachtungen natürlich nicht gewonnen werden kann, ist es von Wichtigkeit gewesen, solche vorzunehmen. Und über diese soll hier berichtet werden. Elze hat hier schon (S. 413) mitgeteilte Angabe, dass im frühen Embryonalstadium Kapillarnetzwerke nur bei Amnioten und nicht bei Anamniern vorkommen, ist recht bemerkenswert. Es sind keine eigenen Untersuchungen, auf die er seine Behauptung stützt, sondern bloss Aussagen älterer und jüngerer Forscher. Betrachtet man jedoch lebende sehr junge Fischembryonen durchs Mikroskop, so frappt einen das stark entwickelte Gefässnetzwerk, in dem das Blut vorwärts fliesst, eine Beobachtung, von deren Richtigkeit sich jeder überzeugen kann.

Diese Beobachtung steht im vollkommenen Widerspruche zu Elzes Angabe, und deshalb kann erst eine eingehende Untersuchung Klarheit in den Sachverhalt bringen. Vorliegende Untersuchung ist an einer Anzahl Embryonen von *Squalus acanthias*, eines Vertreters der niederen Anamnier, in verschiedenen Entwicklungsstadien ausgeführt worden. Da Untersuchungen über die Gefässverhältnisse der betreffenden Plagiostomen vorliegen und ebenfalls Untersuchungen der Gefässentwicklung der vorderen Extremitäten dieser Tiere, sollen sie erst Gegenstand der Behandlung werden.

Zusammenstellung der Literatur über die Gefässe der vorderen Extremitäten und deren Entwicklung bei Plagiostomen.

Die Brustflosse der Plagiostomen ist Gegenstand einer Menge Untersuchungen, sowohl rein beschreibend anatomischer Natur, als auch ontogenetischer geworden. Besonderes Interesse bot dieser Körperteil bei den gemachten Versuchen, die Probleme zu lösen, welche im Zusammenhange stehen mit dem Ursprung und der Homologisierung der Extremitäten bei den verschiedenen Vertebratenklassen. Besonders das Skelet der Brustflosse, das im Zusammenhange mit der eben berührten Frage von grösster Bedeutung ist, wurde zuerst eingehenden Studien unterworfen. Aber auch Muskeln und Nerven sind später in das Interesse der Gelehrten mit hineingezogen worden. Erst in der allerletzten Zeit hat man die Aufmerksamkeit auch den Gefässen der Brustflosse zugewandt.

Über die anatomischen Verhältnisse der Gefässe der Brustflosse bei Plagiostomen besitzen wir eine Reihe guter Arbeiten. Hyrtl (92, 93) hat 1858 die *A. subclavia* und den Verlauf ihrer Zweige beim *Torpedo narke* und der *Raja clavata* geschildert. Er zeigte, dass eine Anastomose zwischen den

Kiemenbogengefäßen und der Fortsetzung der *A. subclavia* in der ventralen Rumpfwand bei einigen Plagiostomen (*Raja*) vorhanden sei, bei anderen hingegen fehle (*Torpedo*), während hier wieder eine Verbindung zwischen der *A. subclavia* und *A. carotis externa* bestehe. Pitzorno (155) fand diese erste Anastomose bei *Squalina angelus*, *Mustelus vulgaris* und *Selache maxima*. Parker (151) schliesst sich 1887 Hyrtl an und baut auf dem von Stannius, J. Müller und Milne-Edwards gelegten Grunde weiter. Er berichtet über die Verhältnisse älterer Embryonen von *Mustelus antarcticus*, welche denjenigen ausgewachsener Exemplare, die er auch schildert, gleichen. Hier ist die *A. subclavia* ein kleines Gefäß, von der dorsalen Aorta lateral und etwas dorsal vom Gebiete der Einmündung in „the precaval sinus“ verlaufend; darauf geht sie vorwärts und ventral und teilt sich in zwei Äste, die *A. brachialis* und die *A. hypobranchialis*. Die *A. brachialis* verläuft zuerst etwas cranial und ventral, darauf lateral durch ein Loch im Schultergürtel, auf der Höhe des Mesopterygiums zur Brustflosse, welche sie versorgt, und in der sie sich in zwei ungefähr gleich starke Hauptäste, einen vorderen und einen hinteren, teilt. Die *A. hypobranchialis* verläuft in der Rumpfwand cranial und ventral zur Mittellinie, wo die Gefäße beider Seiten sich vereinigen, die nach vorn von der Aorta verläuft. Dort teilt sie sich in einen einfachen Plexus, von welchem Gefäße ausgehen, die sich mit den afferenten Branchialgefäßen verbinden. In seinen Untersuchungen an injizierten Haien spricht Carrazzi (22) kein Wort von den Gefäßen der Brustflosse. Die Arbeiten der eben zitierten Autoren enthalten scheinbar nur das Allergröbste der rein deskriptiven Anatomie der *A. subclavia*. Ihr Verhältnis zum Skelet, den Muskeln und Nerven war vollkommen unbeachtet, bis zum Erscheinen der Arbeiten Müllers (145, 146) im Jahre 1908 über die Brustflosse der Plagiostomen.

Hier sind das Skelet, die Muskeln, Nerven und Gefässe besonders ausführlich, auch mit Rücksicht auf die Topographie der verschiedenen Teile, beschrieben. Die Gefäßuntersuchungen sind an einer Anzahl von Exemplaren von *Acanthias vulgaris* und *Raja clavata* vorgenommen worden. Müller hat eine andere Terminologie angewandt als die von Parker, und da in dem Folgenden ausschliesslich Müllers Bezeichnungen angewandt werden, wird hier eingehend über Müllers Beschreibung des Verlaufes der *A. subclavia* bei *Acanthias vulgaris* berichtet, um so mehr als die folgende Untersuchung gerade an dieser Haiart ausgeführt ist. (Müller ist selbst in seinem 1916 erschienenen Lehrbuch der vergleichenden Anatomie zur alten Bezeichnung dieser Haiart, *Squalus acanthias*, zurückgegangen. In meinen Untersuchungen werde ich der dort von Müller angegebenen Terminologie folgen.) Das Skelet, die Muskel und Nerven betreffend, wird auf Müllers Darstellung (146) hingewiesen.

Die *A. subclavia* entspringt von der Aorta im rechten Winkel, ungefähr an der Stelle, wo das letzte Paar Kiemenvenen einmündet. Anfangs ist das Gefäss, das nach aussen hin verläuft, durch einen Teil Körperwandmuskulatur und eine Fascie von den Spinalnerven getrennt, um sich später an den 8. Spinalnerven zu legen, spiralförmig um seinen oberen Rand und die hintere Seite zu gehen und später eine charakteristische, konvexe, caudal gerichtete Biegung unter dem Plane dieses Nerven zu machen, den 9. Spinalnerven zu erreichen und ihm ein Stück nach aussen hin zu folgen. Das Gefäss verläuft nun schräg nach aussen und etwas cranial gegen die mediale Spitze des Schultergürtels, das heisst derjenigen Stelle, von welcher die freie Flosse ausgeht und zu welcher der 3. bis 6. Spinalnerv konvergiert, dabei hinter dem 8. und 7. vorbeizieht und sich zwischen den 7. und 6. legt. Von hier aus läuft das Gefäss ein wenig caudal um das Loch im Schultergürtel, welches die

diazonalen Nerven passieren, und setzt seinen Weg längs der Innenseite der ventralen Teile des Schultergürtels in das Herzgebiet fort, dort teilt es sich in eine Reihe feiner Zweige, die im Gebiete des Bulbus arteriosus cordis verlaufen. Dieses bogenförmige, in der Körperwand seinen Lauf nehmende Gefäß in seinem ganzen, eben beschriebenen Gange benennt Müller also *A. subclavia*, im Gegensatze zu Parker, der den ventral um den Schultergürtel belegenen Teil mit *A. hypobranchialis* bezeichnet. Aus der nächsten Umgebung dieses Loches entspringen die für die freie Flosse bestimmten Gefässe, zwei an der Zahl. Das eine, von Müller *A. pterygialis medialis* genannt, geht im rechten Winkel von der *A. subclavia* aus und verläuft ein wenig dorsal um den medialen Rand des *Metapterygium* caudal hinter den ventralen Ästen des 7.—13. Spinalnerven, letztere im rechten Winkel schneidend, in der Nervengabel selbst, einige Millimeter lateral von der Teilungsstelle der Nerven liegend. Ihre Endzweige gehen hinter den kleinen medial gebogenen Teil des Flossenskelets, welches von den rudimentären Strahlen gebildet wird, und endigen mit Ästen in der Flossennaht im caudalen Teile der Flosse. Während seines Verlaufes gibt das Gefäß zahlreiche Muskelzweige an die ventralen und dorsalen Muskulaturen ab, wie auch mediale und laterale Äste, von welchen die ersteren zur Rumpfwand gehen, während die letzteren mit dem anderen grossen Gefäß der Flosse anastomosieren. Einige Millimeter vom Ursprunge aus der *A. subclavia* entspringt ein starker Ast, die *A. dorsalis pterygii*; sie geht auf die Rückseite über und verläuft hier in der Längsrichtung auf dem *Mesopterygium*.

Die andere Arterie, *A. pterygialis lateralis* (Müller), von Parker *A. brachialis* genannt, ist das Hauptgefäß der Flosse (Hyrtl, Parker, Müller). Sie entspringt auf derselben Stelle oder vielleicht einige Millimeter vom schon genannten Gefäß aus der *A. subclavia*, läuft durch das von den diazo-

nen Nerven passierte Loch im Schultergürtel und kommt auf die ventrale Oberfläche der Flosse; dort geht sie über den Gelenkfortsatz des Schultergürtels, dann über den medialen Teil des basalen Mesopterygiums und schräg über seine cranialen Strahlen, um mit einem Zweige zu endigen, der seinen Weg längs des 16. Strahls in die Flossennaht fortsetzt. Lateral vom Gefäße entspringen eine Anzahl Zweige, Aa. radiales, welche in der Richtung der Strahlen verlaufen, mehrere Reihen Anastomosen miteinander bilden und auf diese Art oft den Grund zu arkadenähnlichen Bogen legen. So wie sie die Flossennaht erreicht haben, bilden sie zusammen mit den schon beschriebenen Zweigen der A. pterygialis medialis ein schönes Netzwerk. Der stärkste der ausgehenden Äste ist die A. propterygii, welche gleich, nachdem die A. pterygialis lateralis das Schultergürtelloch passiert hat, entspringt, das Gebiet des oberen Propterygiums versorgt und oft eine schöne bogenförmige Anastomose mit der ersten A. radialis bildet.

Das nun Geschilderte ist der Verlauf der A. subclavia und ihrer Zweige unter gewöhnlichen Verhältnissen. Aber das Gefäß kann auch anders zu den Nerven liegen und folglich auch bisweilen Gegenstand für Variationsbildungen sein. Hierüber sagt Müller (146) Seite 536: „Bei den meisten Exemplaren verläuft die A. subclavia, wie vorher beschrieben ist, erst längs dem 8. Spinalnerv, dann längs dem 9. und so schräg nach aussen rostralwärts hinter dem 8. und 7., um zwischen dem 6. und 7. ventralwärts weiter fortzusetzen. In zwei Fällen verläuft sie nur längs dem 8. Spinalnerven, in einem Falle nur längs dem 9. Spinalnerven. In drei Fällen verläuft sie hinter dem 8., 7. und 6. und zieht dann nach vorn zwischen dem 5. und 6. In einem Falle läuft sie nur hinter dem 9. und 8. Spinalnerven und dann nach vorn zwischen dem 7. und 8. Die Lage der A. subclavia bei dem erwachsenen Acan-

thias lehrt also, dass sie zu verschiedenen Körpersegmenten gehört, nämlich zu dem 6., 7., 8. und 9. Diese Befunde berechtigen zu dem Schluss, dass sie aus Queranastomosen zwischen den Arterien dieser Segmente entsteht. Die ontogenetische Entwicklung bestätigt diese Deduktion und lehrt, dass die Arterie aus einer allgemeinen Anlage hervorgeht, welche die Möglichkeiten zu diesen verschiedenen Anordnungen in sich einschliesst.“ Auch der Ursprung der A. pterygialis medialis variiert, was aus folgender, Müllers Arbeit, S. 537, entnommenen Tabelle hervorgeht. In den feineren Arterien der freien Flosse können auch mannigfaltige Variationen entstehen.

Nr.		A. subclavia			A. pterygialis medialis
		Längs dem	Hinter dem	Vorn zwischen	
1.	Links	8. Sp.-N.	8., 7., 6.	5. u. 6.	Hint. d. ventr. Aste d. 7. Sp.-N.
2.	Rechts	9. Sp.-N.	8., 7.	6. u. 7.	" " " " 7. "
	Links	8., 9. Sp.-N.	9., 8.	7. u. 8.	" " " " 8. "
3.	Rechts	8., 9. Sp.-N.	8., 7., 6.	5. u. 6.	" " " " 6. "
	Links	8., 9. Sp.-N.	8., 7., 6.	5. u. 6.	" " " " 6. "
4.	Rechts	8., 9. Sp.-N.	8., 7.	6. u. 7.	" " " " 7. "
	Links	8., 9. Sp.-N.	8., 7.	6. u. 7.	Vor " " " 7. "
5.	Rechts	8. Sp.-N.	8., 7.	6. u. 7.	" " " " 7. "
	Links	8., 9. Sp.-N.	8., 7.	6. u. 7.	" " " " 7. "

Aus Müllers Darstellung lässt sich, wie er auch selbst meint, mit voller Sicherheit entnehmen, dass man die A. subclavia und die A. pterygialis lateralis bei Selachiern mit der A. subclavia bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugetieren nicht homologisieren kann. Die Gefässentwicklung bei den verschiedenen Vertebratenklassen weist jedoch so viel Ähnlichkeit auf, dass sich Vergleiche wohl anstellen lassen, aus denen sich eine Menge wichtiger Analogieschlüsse ziehen lassen.

Beim Suchen nach Angaben über die Entwicklung der Flossengefässe bei den Selachiern findet man in der Literatur nur wenige Mitteilungen. Einige Arbeiten, welche die Ent-

wicklung der Selachierembryonen behandeln, sagen kein Wort über das peripherische Gefäßsystem. So z. B. Katschenko (102), was darauf zurückzuführen ist, dass er so frühe Stadien, in denen noch keine Spuren peripherischer Gefäße zu finden sind, behandelte. Dasselbe gilt von den Arbeiten Hoffmanns (85, 86, 87). Während derselbe Autor in anderen, früheren Untersuchungen (83, 84) der Entwicklung des Gefäßsystems bei Selachiern nichts weiter tut als nur konstatiert, dass sowohl das centrale, als auch periphere Gefäßsystem vom Urdarme ausgeht. Balfours (8) grosses Werk enthält im grossen und ganzen keine Aufklärungen über das erste Hervortreten der Gefäße. Eine Untersuchung Rückerts (170) über die Selachierembryonen liegt vor, welche zeigt, dass die Gefäßzellen in der Regel von Anfang an auf den Stellen liegen, wo später die grossen abdominalen Gefäße verlaufen. Dieselbe Auffassung wird in einer späteren Arbeit (173) verfochten. Braus (18) spricht von der Entwicklung der Muskeln und Nerven in der Haiflosse, übergeht jedoch die Gefäße, ohne auch nur ein Wort über sie zu verlieren. Dasselbe findet man natürlich bei einer Reihe von Forschern, die sich die Aufgabe gestellt haben, das Skelet, die Muskeln oder die Nerven der Flosse zu untersuchen [Gegenbaur (51, 52), Braus (16, 17, 19), E. Ruge (168)]. Dohrn (27, 28) nennt beim Besprechen der Arterienanordnung bei Selachierembryonen die A. subclavia eine A. vertebralis, in mancher Beziehung die interessanteste. Damit zeigt er, dass er die A. subclavia zum System der segmentalen Aortaäste rechnet, indessen nimmt er an, dass das Gefäß von nur einer Segmentalarterie kommt. Mollier (137, 139) hat an Selachierembryonen gezeigt, wie nicht nur eine, sondern mehrere Segmentalgefäße zur vorderen Extremitätenanlage gehören. Mollier, ein eifriger Vorkämpfer der Seitenfaltentheorie, fand Gefäße in der Seitenfalte, welche ursprünglich segmental angeordnet waren. Diese bilden bei

„stärkerer Konzentration der Flossenbasis“ basale quergehende Anastomosen, welche laterale Zweige abgeben, die die Nerven begleiten. Nach Obliteration der medialen Teile entstehen hieraus drei Längsstämme, welche mit einem gemeinsamen Ursprungsstücke von der Aorta ausgehen. Der proximale der Längsstämme geht vorwärts, teilt sich in ein vorderes und hinteres Längsgefäß und verläuft längs der vorderen Seite des Schultergürtels und der medialen Seite des Basale propterygii, immer kleiner werdend. In den Zwischenräumen zwischen zwei Muskelbündeln treten regelmässig Seitenäste auf. Der zweite Längsstamm geht mit dem N. collector (= die diazonalen Nerven) durch das Loch im Schultergürtel, teilt sich in einen dorsalen und ventralen Zweig und versorgt die Mitte der Flosse. Der distale Längsstamm verläuft auf der hinteren Wand des Schultergürtels nach hinten hin, geht mit zwei Ästen durch seine beiden distalen Kanäle und versorgt das distale Sympterygium. Alle drei Hauptstämme hängen durch zahlreiche Anastomosen zwischen ihren Seitenzweigen basal zusammen.

Die letzten und ausführlichsten Mitteilungen über die Entwicklung der Flossengefäße bei Selachiern bringen Müllers Arbeiten (143, 145, 146), in denen er findet, dass die Gefäße der Flosse ursprünglich dieselbe deutliche metamere Anlage wie die Nerven zeigen. Weil die Untersuchungen nicht abgeschlossen, also unvollständig sind, gibt Müller sie als vorläufige Mitteilungen heraus. Erst bei 18—20 mm Embryonen von *Acanthias vulgaris* findet Müller Gefäße, die sich auf die Flossenanlage beziehen. In diesem Stadium treten Äste von sicherlich drei oder vier, vielleicht auch mehreren Segmentalarterien auf, die nach der Extremitätsanlage hingehen. Gleich dorsal um die Flossenanlage vereinigen sich diese ventralen Zweige durch ein quergehendes lateral und dorsal um die Nerven belegenes Netzwerk, von Müller Plexus basilaris dorsalis genannt. Wenn die Embryonen 23 mm Länge er-

reicht haben, so haben sich von dem Netzwerk, das in der Längsrichtung des Körpers zieht, Zweige entwickelt, welche zwischen den Nervengabeln vorwärts verlaufen, um in einen sehr ausgesprochenen Längsstamm, ventral und medial von den Nerven gelegen, einzumünden. Dieser Längsstamm, der in der eigentlichen Basis der Flossenanlage liegt, wird von Müller *Truncus basilaris ventralis* benannt. Von hier gehen segmental abführende, schon im vorangehenden Stadium deutlich nachweisbar gewesene Venen aus. In dieser Zeit bildet sich der *Plexus basilaris dorsalis* zu einem einzigen Stamme um, *Truncus basilaris dorsalis*. In diesem Stadium ist schon der ventrale Teil der *A. subclavia*, zum Gebiete des Herzbeutels hin, fertiggebildet. Diese eben beschriebenen Bildungen, *Truncus basilaris dorsalis* und *ventralis* samt den beiden verbindenden, zwischen den Nerven verlaufenden Gefäßen, nennt Müller *Plexus axillaris arteriosus*. Bei Embryonen von 25–26 mm Länge sind kapillare Zweige vom *Plexus axillaris arteriosus* vorhanden, welche längs den Nerven in die Flossenanlage selbst verlaufen. Diese Kapillaren sind zuerst vollständig selbständig im Verhältnisse zueinander, um sich später zu einem ventralen Netzwerk zu verbinden, und liegen in der Flosse zwischen der Muskelschicht und dem nun in der Anlage befindlichen Skelet. Gleichzeitig bilden sich im *Plexus axillaris arteriosus* Längsstämme zwischen dessen quergehenden Zweigen, aus welchen die *A. und V. pterygialis medialis* hervorgehen; erstere liegt am Skelett, letztere äusserlich auf den Muskeln. In dieser Zeit sind die von der Aorta kommenden Gefäße bis auf eines reduziert worden, welches die weiterbestehende *A. subclavia* bildet. Bei Embryonen von 30–32 mm haben die Gefäße schon den bleibenden Zustand erreicht. Die *A. subclavia* ist aus einer der segmentalen Arterien und dem *Truncus basilaris dorsalis* gebildet. Aus der Längsstammbildung im *Plexus axillaris arteriosus* ist die *A. pterygialis medialis* entstanden.

Die übrigen Teile dieses Plexus verschwinden mit Ausnahme der Reste, welche der Ursprung der von der A. pterygialis medialis ausgehenden, querlaufenden, kurzen medialen und lateralen Zweige sind. Der Truncus basilaris ventralis wird wiedergebildet, und aus den Längsstämmen des ventralen, in der Flosse belegenen Netzes gehen die A. und V. pterygialis lateralis hervor.

Eine Zusammenfassung dieser vorausgehenden Mitteilungen gibt Müller (143) Seite 85: „dass die Gefäße der Brustflosse der Selachier aus segmental angeordneten Gefässen hervorgehen, indem die Hauptarterien durch Queranastomosen zwischen den Segmentalarterien entstehen“ und (146) Seite 551: „Sowohl die A. subclavia wie die Gefäße der freien Flosse entstehen aus Netzwerken. Diese sind sehr regelmässig, sie bestehen nämlich teils aus Gliedern, welche zwischen den Nerven belegt sind, teils aus Längsstämmen, welche die quergehenden Gefäße miteinander verbinden und parallel mit der Längsachse des Körpers verlaufen.“

Über die Venen der vorderen Extremitäten bei den Plagiostomen liegen nur die Angaben Müllers vor (146). Er fand, dass diese Venen eine ausserordentlich dünne Wand besaßen, und dass sie mit den umliegenden Skeletteilen und Muskelfascien fest verwachsen waren. Beim Dornhaie hat die V. subclavia folgenden Verlauf: Vom Sinus V. cardinalis ist sie auf der Höhe des 9. Spinalnerven, lateral und ein wenig cranial vor dem Schulterbogen, vor der A. subclavia und vor den diazonalen und den zwei cranialen metazonalen Nerven zu verfolgen. Während dieses Verlaufes kommen einige Anastomosen mit der V. parietalis vor. Die Venen der Flosse selbst sind äusserlich und tief und stehen durch Anastomosen miteinander in Verbindung. Die ersteren bilden sowohl auf der Dorsal- als auch der Ventralseite in der Haut und in der Unterhaut starke Netzwerke und haben ihren Hauptabfluss durch

zwei grössere kutane Venen, eine dorsale und eine ventrale. Die *V. cutanea pterygii ventralis* mündet in die *V. subclavia*, ventral von der Einmündung der *V. pterygialis medialis*. *V. cutanea pterygii dorsalis* mündet auch direkt in die *V. subclavia*, aber in ihren dorsalen Teil caudal vom Schulterbogen. Die tiefen Venen verhalten sich ebenso wie die entsprechenden Arterien. Es sind also ihrer zwei, und sie münden durch einen kurzen gemeinsamen Stamm in die *V. subclavia*. Die *V. pterygialis medialis* kommt von Venen aus dem caudalen Teile der Flosse und liegt auf dem Basale des Metapterygiums. In ihren distalen Teilen liegt sie dicht an der *A. pterygialis medialis*, während sie mehr proximal ventral um die drei am meisten cranialen, metazonalen Nerven geht. Die *V. pterygialis lateralis* entsteht auf der Ventralseite der Höhe des proximalen Teiles der Skeletstrahlen durch eine Deltabildung, in welche die *Vv. radiales* einmünden. Der Hauptstamm verläuft proximal auf der Grenze zwischen den Basalia des Meta- und Mesopterygiums, medial von der entsprechenden Arterie, worauf er medial vom Gelenkfortsatz des Schulterbogens in die *V. pterygialis medialis* einmündet. Dieses ist der Hauptinhalt von Müllers Schilderung.

Über die Entwicklung der Venen findet man in derselben Arbeit Müllers (146) einige Angaben. Bei *Acanthias*-embryonen von 18–20 mm fand er regelmässige segmentale Venen, welche vom Plexus basilaris dorsalis zur *V. cardinalis* verliefen. Dasselbe Verhältnis charakterisierte das nächste Stadium bei Embryonen von 23 mm. Bei 26 mm Embryonen bilden sich im Plexus axillaris arteriosus längsgehende Anastomosen, aus welchen die *A. und V. pterygialis medialis* hervorgehen. Die weitere Entwicklung geht folgendermassen vor sich: mehr distal zur Peripherie der freien Flosse bildet sich ein Netzwerk, aus welchem teils die *A.*, teils die *V. pterygialis lateralis* hervorgehen.

Beschreibung der in dieser Arbeit angewandten Untersuchungsmethoden.

Um die Frage der Gefässentwicklung der vorderen Extremitäten bei *Squalus acanthias* zu lösen, habe ich hauptsächlich zwei Wege betreten. Einerseits waren es Injektionsversuche an lebenden Embryonen, in der Grösse zwischen 14 und 42 mm, andererseits sind 16—38 mm Embryonen verschiedener Entwicklungsgrade in 10—15 μ dicke Schnittserien zerlegt, welche mikroskopischer Untersuchung unterworfen wurden und eventuell auch plastischer oder graphischer Rekonstruktion.

Kurze geschichtliche Übersicht der die Gefässinjektionen an lebenden Embryonen behandelnden Arbeiten.

Der erste, der sich mit Injektionen an lebenden Embryonen beschäftigt zu haben scheint, war Popoff (156), welcher 1894 eine ausführliche Beschreibung des von ihm angewandten Verfahrens lieferte, seiner Aussage nach mit dem von Wertheim angegebenen übereinstimmend. Er benützte eine Wasserlösung von Berlinerblau und führte die Injektionen durch äusserst fein zugespitzte Glasröhren aus, wobei die Injektionslösung vermittelt Blasen durch einen Gummischlauch in das Gefäss gepresst wurde. Hiernach haben amerikanische Forscher mit gutem Erfolge Injektionen an lebenden Embryonen vorgenommen. Die ersten machte Flint (44) 1900, etwas später kam Sabin (175) mit einer grossen Anzahl Injektionen an jungen Schweineembryonen. Mall (122) ist es gelungen, jungen, lebenden Menschenföten Tuschlösung in die Leber zu injizieren, welche später durch die Arbeit des Herzens weiterbefördert wurde. Knower (111) beschreibt eine Art der Injektion durch Glasröhren, welche an einem Ende geschlossen und zu einer Kugel aufgeblasen sind, am anderen jedoch ausgezogen, bis zu

einer kapillaren Spitze. Durch Wärmen der Kugel wird etwas Luft ausgetrieben und später beim Abkühlen der Kugel durch Injektionsflüssigkeit ersetzt, in welche die Spitze während des Kaltwerdens getaucht wird. Knower hat mit Wasser verdünnte Tuschlösung benutzt und auf diese Art Injektionen an einer Reihe Embryonen verschiedener Tierklassen vorgenommen. Er sagt, dass sich junge Haiembryonen leicht auf diese Art injizieren liessen durch Einführen einer Kanüle in die extraembryonalen Gefässe. Dieses ist, soweit ich in der mir zugänglichen Literatur finden konnte, die einzige Angabe über Injektionen an Haiembryonen. Mit keinem Wort wird jedoch das Alter der Embryonen genannt oder etwas vom gewonnenen Resultat berichtet. Von Gregory (56) ist ein komplizierteres Injektionszubehör vorgeschlagen worden, das jedoch wenig praktisch zu sein scheint. Evans (36) liefert Berichte über Injektionen an lebenden, jungen Vogelembryonen. Leider gibt er nirgends in seiner Arbeit eine vollständige Beschreibung des von ihm benutzten Verfahrens, sondern referiert nur nebenbei Flint, Sabin, Mall und Knower. Das Interesse für diese Injektionen scheint in Europa nicht sonderlich gross gewesen zu sein. In der Literatur kommen hierüber keine Mitteilungen vor, abgesehen von Elze (33), der meint, diese Methode wohl zu beherrschen, die er von Evans gelernt habe, aber er meldet nichts darüber, welche Art Embryonen Gegenstand seines Studiums waren und was für Resultate er mit seinen Injektionen gehabt hat.

Beschreibung der in dieser Arbeit angewandten Injektionsmethode.

Da es sich bei den Versuchen, die ich an lebenden Haiembryonen ausgeführt habe, gezeigt hat, dass eine Kombination der hier in Kürze angeführten Methoden am zweckentsprechend-

sten war, will ich die Art des Verfahrens näher beschreiben, die mir schliesslich am praktischsten erschien.

Als Injektionslösung wurde eine im Handel vorkommende fertige Tuschlösung bester Qualität (Higgins Drawing India Ink) gebraucht. Da es kein Vorteil war, nach Knowers Vorschlag die Tusche zu verdünnen, ist die Verdünnung als unangebracht kassiert worden. Statt dessen schien es bei grösseren Embryonen angemessen, die Tusche durch vorsichtiges Eintrocknen etwas dicker werden zu lassen.

Wie sämtliche zitierte Autoren habe auch ich eine mit kapillarfeiner Spitze versehene Glasröhre benutzt, wobei es sich zeigte, dass hart geschmolzenes Glas besser ist als eine weiche Glasart. Die Glasröhre soll plötzlich in die feine Spitze übergehen.

Zu Anfang benutzte ich die Methode, die K n o w e r früher versucht und beschrieben hat, nämlich die geschlossene Röhre mit an einem Ende aufgeblasener Kugel; bald kam ich aber von ihr ab, da sie keinen Vorteil bot vor der alten, von Wertheim und Popoff angegebenen Art des Verfahrens, welche auch die meine wurde. Hierbei werden alle mühevollen, fixierenden Stellungen vermieden, und beide Hände sind zum Fixieren des Eies und der Kanüle frei, während man die Möglichkeit hat, mit der Arbeit der Lungen den Druck und die Schnelligkeit des Einströmens der Injektionsflüssigkeit zu regulieren. Die Injektion wird ausgeführt, indem man in die V. omphalomesenterica oder einen ihrer Hauptzweige an der Area vasculosa die Kanüle einführt und die Tuschlösung dann vorsichtig hineinpresst. Ihre Weiterbeförderung wird der Herzarbeit überlassen. Die Schnelligkeit des Einströmens darf nicht zu gross sein, weil dadurch die Arbeit des Herzens gestört wird. Der Druck darf nie so gross sein, dass Schäden in den feinen extraembryonalen Gefässwänden entstehen. Nur auf diese Art das Arteriensystem zu injizieren ist nicht möglich, da die In-

jektionsflüssigkeit vom Herzen in die Venen zurückströmt. Dass die Tuschpartikeln, die sich an den Gefäßswänden festgesetzt haben, durch das zirkulierende Blutplasma fortgeschwemmt werden, dafür scheint keine Gefahr vorzuliegen, ebensowenig dafür, dass die nachfolgende Fixierflüssigkeit das Präparat auswaschen könnte.

Das hier angewandte Material ist auf der zoologischen Station der kgl. Akademie der Wissenschaft zu Kristineberg von Fischern abgegeben worden, wo ich im Sommer 1917 Gelegenheit hatte zu arbeiten. Nach Aufschneiden des Weibchens (*Squalus acanthias*) und Herausnehmen der Eileiter werden diese vorsichtig in Wasser geöffnet. In der Schale muss reichlich Wasser sein, so dass die durch Vasa omphalomesentericae an der Area vasculosa befestigten Embryonen die grösstmögliche Bewegungsfreiheit haben. Die Injektion wird danach im Wasser so ausgeführt, wie sie eben beschrieben wurde. Ist die Injektion fertig, so wird die „Nabelschnur“ abgeschnitten; bei den älteren Embryonen musste sie zuerst unterbunden werden. Später wurde das Präparat in 65% Alkohol fixiert, passierte einige Tage steigenden Alkohol in jeder Konzentration, um, nachdem es einige Tage in absolutem Alkohol gelegen hatte, in Xylol übergeführt zu werden und wurde dann wiederum 24 Stunden lang in Kanadabalsam in einem Glaskasten eingebettet. Beim Untersuchen des Präparates muss der Deckel des Kastens aufgehoben und das Präparat hin und her gewendet werden, bis die gewünschten Details sichtbar werden. Erst nach einer solchen allseitigen Prüfung kann eine befriedigende Orientierung gewonnen werden, und erst auf diese Weise kann man sich vom Vorhandensein wichtiger Details überzeugen. Bei Präparaten, die im übrigen sehr gut injiziert sind, so dass jedes, auch das kleinste Kapillargefäß sichtbar ist, ist es nicht selten vorgekommen, dass die Räume des Herzens und der Sinus V. cardinalis stark gespannt wurden,

wodurch oft gerade die Partie, welche hier Gegenstand des Studiums war, verdeckt wurde. In einigen Fällen ist der Versuch gemacht worden, das so im Wege stehende Herz fortzupräparieren, wenn sonst die Details nicht sichtbar werden. Beim Fortschaffen der durch Präparieren frei gewordenen und das Gesichtsfeld überschwemmenden Tuschpartikelchen wird ein in Xylol getauchter Pinsel angewandt. Durch dieses Verfahren ist es bei einer Reihe von Fällen möglich gewesen, früher vollständig verdeckte Gefässverhältnisse zu finden.

Auf die eben beschriebene Art erhält man Bilder, welche einen guten Überblick über die meisten mit Lumen versehenen Gefässe geben. Dass jedes vorhandene Lumen mit Injektionsmasse gefüllt ist, kann nicht bewiesen und auch nicht behauptet werden. Dagegen kann man mit Sicherheit betonen, dass die durch die Injektionen gegebenen Bilder keine Kunstprodukte sind, sondern wirkliche Abgüsse des Gefässsystems oder von Teilen desselben.

In der Zeit, in der die passendsten Entwicklungsstadien zu erwarten waren, waren verschiedene ungünstige Umstände vorhanden, wozu in erster Linie schwere westliche Stürme gerechnet werden müssen, die das Beschaffen von Material unmöglich machten, das direkt am Meeresrande gesucht werden muss. Die Serie der injizierten Embryonen ist folglich nicht so vollständig, wie es wünschenswert wäre. Eine andere traurige Überraschung boten eine Anzahl Weibchen, bei denen es sich beim Aufschneiden erwies, dass sie in den Eileitern decimeterlange, bald entwicklungsreife Föten hatten. Diese grösseren Föten kamen 1917 in ganz überraschend hohem Prozentsatz vor, und es zeigte sich einige Male, dass ein ganzer Fang von einigen zehn Weibchen solche, für diesen Zweck nicht zu verwendende grosse Föten enthielt.

Embryonen von 14 mm bis zu 29 mm sind in einer einzigen, ansteigenden Serie injiziert, wobei gerade die allerwichtigsten

Stadien in der Gefäßentwicklung repräsentiert sind. Wie schon vorher hervorgehoben wurde, konnte eine ganze Anzahl von Exemplaren nicht verwandt werden wegen allzu starker Ausdehnung des Herzens, durch das gerade die gesuchten Gefäßverhältnisse verdeckt werden.

Ausgeführt sind 53 Injektionen in verschiedenen Stadien. Die Masse sind an den noch lebenden Embryonen genommen und später während des Fixierens kontrolliert worden. Folgende Stadien sind injiziert worden, wobei die römischen Zahlen die Nummer des Weibchens im Arbeitsjournal angeben:

14 mm VI (1 Ex.), 15 mm XV (3 Ex.), 16 mm IV (2 Ex.), 18 mm III (4 Ex.), 19 mm XI, XII (4 Ex.), 20 mm I, VIII (5 Ex.), 21 mm VII, IX (6 Ex.), 22 mm X (1 Ex.), 23 mm II, XVI (9 Ex.), 24 mm V (2 Ex.), 25 mm XIII (3 Ex.), 27 mm XIV (4 Ex.), 29 mm XVII (3 Ex.), 41 mm XVIII (4 Ex.) und 42 mm XIX (2 Ex.).

Beschreibung der Methodik bei der Untersuchung der Serienschnitte.

Das Injektionsverfahren kann indessen keineswegs allein befriedigende Antwort auf die Frage nach der topographischen Lage des Gefäßsystems in den verschiedenen Stadien geben. Die Nerven und die beginnende Skeletanlage und andere Orientierungsbilder können im durchsichtigen Präparate nicht erkannt werden, und es müssen zur Feststellung der Topographie der verschiedenen Gefäßnetze Vergleiche mit seriengeschnittenen Embryonen angestellt werden. In einigen Fällen ist der Versuch gemacht worden, injizierte Präparate zu schneiden. Da es sich zeigte, dass diese kaum bessere Bilder der Gefäßverhältnisse gaben als gute, nicht injizierte Präparate, sind bei diesem Teile der Untersuchung letztere vorgezogen worden. Die Schnittserien verschiedener Entwicklungsstadien sind

durchforscht worden, und zur Erlangung grösstmöglicher Objektivität sind hierbei teils plastische, teils graphische Rekonstruktionen angewandt worden. Das Material für diesen Teil der Untersuchung entstammt den Sammlungen der anatomischen Institution des Karolinischen Institutes. Die plastischen Rekonstruktionen sind nach dem bekannten Bornschen Vaxplattensmodellverfahren ausgeführt, wobei die Aorta mit ihren Zweigen in dem in Frage kommenden Gebiete rekonstruiert wird, ebenso wie die Chorda dorsalis, Medulla spinalis und die von da ausgehenden Nerven. Zur Erleichterung der Orientierung sind die Aussenkonturen auch in die Rekonstruktionen aufgenommen.

Der Beschreibung von Schnittserien quergeschnittener Embryonen sind graphische Rekonstruktionen in einigen Fällen beigelegt, um die dargestellten Verhältnisse in einer gut übersichtlichen Form zu geben. Bei ihrer Ausführung ist folgendermassen verfahren worden: In jedem Schnitt der Serie sind sämtliche Arterien in gewisser passender Vergrösserung zu einem Horizontalplan projiziert worden, welchen man sich so gelegt denken muss, dass die Aorta in zwei gleich grosse Teile, einen vorderen und einen hinteren, geschnitten wird. Dadurch, dass man in der Ordnung der Schnittserie die so entstandenen Projektionen übereinander legt, erhält man eine graphische Figur, welche die von der Aorta ausgehenden Gefässe und deren Verbindung mit dem an der Basis der Extremitätsanlage befindlichen Gefässen aufweist.

Bei den so entstandenen 75fachen Vergrösserungen habe ich so viel als möglich versucht, die Proportionen beizubehalten zwischen der Breite der Aorta und Länge des Gefässes einerseits und der Länge des Embryos andererseits, ebenso wie beim Originale. Für Gefässe, deren Lumen eine Streckung von Seite zu Seite haben, ist die Bezeichnung |—| verwendet, für solche, die ihre Streckung vor-

wärts auswärts oder respektive rückwärts auswärts haben, ist die Bezeichnung $\backslash$ respektive $/$ für die rechte Seite der Figur und $/$ respektive $\backslash$ für die linke Hälfte der Figur verwendet. Diese graphischen Figuren sind mir besonders praktisch vorgekommen, wenn es galt, sich im Material zu orientieren. Ausserdem sind sie eine gute objektive Kontrolle der gemachten Beobachtungen.

Bei Erforschung, zu welchem Segmente¹⁾ die mich interessierenden Arterien gehören, habe ich die Nerven von oben ab gerechnet und mich dabei Müllers (147) Arbeit angeschlossen, wo er sehr genau über die Entwicklung der spino-occipitalen und spinalen Nerven bei *Acanthias vulgaris* berichtet. Literatur auf diesem Gebiete ist bei Müller (147) zu finden. Er sagt, der erste Nerv, welcher Spinalganglien besitze, sei der erste Spinalnerv. Bei Embryonen von 16 bis 27 mm, also gerade denjenigen Stadien, welche meistens Gegenstand meiner Untersuchungen waren, liegen drei spino-occipitale Nerven vor, bei älteren Embryonen gibt es ihrer zwei. Um im gegebenen Falle das gesuchte Segment zu erhalten, muss man also die mit Spinalganglien versehenen Nerven zählen und zu ihnen drei respektive zwei hinzurechnen.

Die Einteilung der verschiedenen Stadien ist weder gestützt auf die Länge des Embryos, noch die Anzahl der Somiten oder andere ähnliche Faktoren vorgenommen worden, sondern nur mit Rücksicht auf die Entwicklung der Gefässe für die vorderen Extremitäten.

Es muss hervorgehoben werden, dass ich in keinem Falle Anspruch darauf mache, sämtliche in den Embryonen vorkommende Gefässe und besonders die Kapillaren beobachtet, injiziert oder rekonstruiert zu haben, sondern die hier gegebenen Bilder klären nur darüber auf, was mit den jetzigen

¹⁾ Hierbei kommen nur die Segmente des Rumpfes in Betracht; der Kopf ist nicht mit in Berechnung gezogen.

technischen und optischen Hilfsmitteln der Beobachtung zugänglich gemacht werden kann. Mir ist es ganz klar, dass in einer ganzen Anzahl von Fällen in Wirklichkeit Verbindungen zwischen den Gefässen existieren, welche nicht mit Sicherheit wahrgenommen werden können; diese unsicheren Verbindungen sind nie rekonstruiert worden, sondern nur vollkommen sichere Gefässe. Mit grösster Wahrscheinlichkeit nimmt man das Vorhandensein eines Teiles nicht beobachtungsreifer Gefässe an, die noch in der Entwicklung, oder aber in der Rückbildung sind, oder so fein und zusammengefallen, dass sie nicht wahrgenommen werden können. Worüber also hier berichtet wird, ist ein Minimum der vorhandenen Gefässe, und die Grenzen für dieses Minimum zieht das Beobachtungsvermögen.

Die Entwicklung der Gefässe zu den vorderen Extremitäten bei *Squalus acanthias*.

Stadium I.

Erst wenn die Embryonen 18—19 mm gross sind, fangen die Gefässe an, zu der Flossenanlage in Beziehung zu treten. Trotz sorgfältiger Untersuchung einer grossen Anzahl von 12—18 mm grossen Embryonen konnten keinerlei ähnliche Gefässe früher gefunden werden.

Zu Stadium I gehören diejenigen der serien geschnittenen Präparate von 18 mm Länge, welche mit 15, 16, a, b, c, d, e und f bezeichnet sind, und die 19 mm langen mit b und c. Die hierher gehörenden Querschnittserien sind besonders schön, und die Details treten auf den meisten Stellen sehr deutlich hervor. Die Extremitätsanlage ist gut entwickelt und wird von einem gleichförmigen, mesenchymatischen Gewebe gebildet, welches von einer einfachen Schicht Epithelzellen umgeben ist. In der Flossenbasis selbst stösst man auf die von den Myotomen abgeschnürten Muskelknospen, welche eine beginnende Teilung in eine ventrale und dorsale Muskelanlage zeigen. Die Nerven sind von der Medulla spinalis bis zur Flossenbasis unten, wo sie ohne Verzweigungen endigen, leicht zu verfolgen. Die Wand der Aorta wird durch zwei Zellenlagen gebildet und das Mesenchym scheint in der Umgebung etwas verdichtet. In den Wänden der Vv. cardinales gibt es nur eine Zellschicht. Sowohl die dorsalen Segmentalarterien als auch die Venen sind schon ausgebildet.

In diesen Präparaten gibt es keine Gefässe für die vordere Extremitätenanlage, aber dort, wo die Gefässbildungen innerhalb des Rumpfes später auftreten, sieht man im Mesenchyme spaltenförmige Räume von zweifel-

los kapillarem Aussehen. Diese Spalten scheinen im grossen ganzen nicht miteinander in Verbindung zu stehen und es können auch keinerlei Verbindungen zwischen ihnen und der Aorta beobachtet werden. Bei einer Anzahl von Präparaten findet man keine Verbindung zwischen diesen Spalten und der V. cardinalis, während sich in anderen Fällen eine oder mehrere deutliche kapillare Gefässe in die V. cardinalis ergiessen. Im letztgenannten Falle ist man berechtigt, von einer Netzbildung kapillarer Gefässe zu sprechen, aber in den übrigen liegen keine Netze vor, sondern bloss isolierte kapillare Räume. Inwieweit diese miteinander durch zusammengefallene und deshalb nicht sichtbare Kapillaren in Verbindung stehen, lässt sich nicht sagen. Die vielbesprochenen Hohlräume liegen lateral von der Aorta und lateral und dorsal von der V. cardinalis, alle jedoch medial von den Spinalnerven, und unmittelbar lateral von der Aorta und V. cardinalis sind sie am reichlichsten vorhanden.

Unter den Injektionspräparaten habe ich ähnliche Bilder nicht erhalten, obgleich eine Anzahl schön injizierter Embryonen jeder Grössenordnung in fortlaufender Serie von 14—19 mm geprüft wurden. Dies gibt keinen Anlass zur Verwunderung, denn die in Serienschnitten beobachteten Spalten scheinen mit den grossen Gefässen nicht in Verbindung zu stehen, weshalb die injizierte Flüssigkeit diese isolierten Räume auch nicht füllen kann. Folglich treten sie in den Injektionspräparaten auch nicht hervor. Die Beobachtung, dass die kapillaren Räume mit der Aorta nicht in Verbindung stehen, stützt sich auf das Faktum, dass keine solchen Gefässe im injizierten Materiale sichtbar werden, besonders, da in anderen Teilen des Präparates die überzeugendsten Abgüsse kapillarer Netzwerke auftreten.

Die erste Anlage der Extremitätengefässe scheinen also die gleich lateral um die grossen Gefässstämme im Mesenchym auftretenden kapillaren Spalten zu sein, welche zuerst mit der V. cardinalis posterior in Verbindung gesetzt werden.

Stadium II.

Hierher sind eine grosse Anzahl Embryonen zu rechnen, alle schön und wohl geeignet für das Detailstudium; ihre Länge wechselt zwischen 18 und 24 mm und im grossen und ganzen zeigen sie denselben Bau der Flossenanlage, wie er im Stadium I geschildert ist. In der Wand der Aorta werden nur zwei Zellenlager unterschieden; die von der Aorta gehenden Stämme haben proximal denselben Bau, während sie mehr distal aus bloss einem Endothellager bestehen. Die Arterien gehen dorsal oder ventral um oder durch den sympathischen Grenzstrang immer in der Nähe seiner ganglionartigen Anschwellungen. Die ventralen Arterienzweige entspringen bisweilen direkt aus der Aorta, zuweilen durch einen kurzen Stamm gemeinsam mit den dorsalen Ästen. Die Wände der Vv. cardinales haben nur eine einzige Schicht, ein Endothellager, ebenso die da einmündenden Venen. Die

Spinalnerven können bis zur Basis der Flossenanlage verfolgt werden, wo sie aufhören, ohne sich zu teilen.

Hierher gehörige Embryonen werden am besten in drei Gruppen eingeteilt. Die erste Gruppe umfasst vier Embryonen, die graphisch rekonstruiert worden sind.

Embryo 20 mm, 8 (Fig. 1). Hier werden von vier Segmentalarterien ventrale Zweige gegen die Extremitätenanlage abgegeben; am

Fig. 1.

cranialsten geht im 10. Segment der Hauptstamm der Flossenanlage ab, welcher auf der rechten Seite bis zur Kreuzung mit dem entsprechenden Spinalnerven verfolgt wird, während er auf der linken Seite die in der Flossenanlage belegenen Kapillaren erreicht. Der ventrale Ast der 11. Arterie ist auf der rechten Seite schwach entwickelt und fehlt auf der linken, während die 12. Segmentalarterie nach beiden Seiten schwache ventrale Zweige abgibt. Das 13. Segment weist nur auf der linken Seite einen

Fig. 2.

schwachen ventralen Ast auf, der die Kreuzung mit dem entsprechenden Nerven nicht erreicht. Ein Blick auf die graphische Rekonstruktion zeigt, dass keine Verbindungen zwischen den verschiedenen Segmentalarterien existieren, während eine solche Verbindung lateral von den Spinalnerven auf der rechten Seite zwischen der 10. und 11. Segmentalarterie in Bildung ist. Dieses Streben nach Verbindung zwischen zwei Arterien ist ausgesprochener beim Embryo 20 mm, 13 (Fig. 2) zwischen den 11. und 12. ventralen Ästen der rechten Seite.

Bei diesem Embryo kommen auf jeder Seite drei nach der Flossenanlage verlaufende Arterien vor, im 11., 12. und 13. Segmente liegend, wobei die mittelste von ihnen als Hauptgefäß der Flossenanlage hervortritt. In der Basis der Extremitätenanlage zeigt sich besonders auf der rechten Seite eine auf mehreren Stellen abgebrochene, lateral um die Nerven liegende Längsstammabildung von kapillarem Typus.

Embryo 23 mm, 6 (Fig. 3) weist einen besonderen einfachen Gefäßbau auf. Drei Paar Segmentalarterien, das 11., 12., 13., wovon das 12. am kräftigsten entwickelt ist, referieren sich zur Flossenanlage und stehen in

Fig. 3.

keiner weiteren Verbindung miteinander. Dasselbe einfache Bild der Gefäßverhältnisse zeigt Fig. 4, Embryo 24 mm, B darstellend. Hier liegen nur zwei Paar Segmentalgefäße vor, von welchen das cranialste Paar, zum 11. Segmente gehörend, schwach entwickelt ist, während die 12. Segmentalarterie auf jeder von beiden Seiten die Hauptgefäße der Flossenanlage bildet.

Fig. 4.

Andeutungen für die Längsstammabildung gibt es hier auf der linken Seite lateral um die Nerven.

Die erste Gruppe umfasst also Embryonen mit 2—4 arteriellen Gefäßen zur Flossenanlage, und nirgends stehen diese Gefäße unterscheidbar miteinander in Verbindung, während

Anastomosen an mehreren Stellen zwischen ihren distalsten Teilen lateral um die Nerven in der Bildung sind, jedoch noch nicht vollendet. Die segmentalen Arterien liegen gerade an denjenigen Stellen, auf welchen im Stadium I die schon besprochenen kapillaren Spalten anzutreffen waren, wodurch die Annahme berechtigt erscheint, dass die Segmentalarterien bei ihrer Bildung die im früheren Stadium vorhanden gewesenen kapillaren Räume ausgenutzt haben.

Die zweite Gruppe umfasst sechs seriegeschnittene und drei injizierte Embryonen. Die charakteristischen Verhältnisse, welche diese Gruppe auszeichnen, zeigen sich vielleicht am deutlichsten bei Embryo 19 mm, a, dessen linke vordere Extremitätsanlage plastisch rekonstruiert worden ist (Fig. 5). Von den Aussenkonturen ist in das Bild nichts weiter aufge-

Fig. 5.

Rekonstruktion von Gefässen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 19 mm, a. Von der lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 60:1.

nommen worden als der lateralste und ventralste Teil der Flossenanlage. Weiter sind die Spinalnerven in einem kurzen Stück nicht abgebildet, damit die Gefässverhältnisse deutlicher hervortreten. Die erste Arterie, die zur Flossenanlage Beziehung hat, ist der ventrale Zweig der 11. Segmentalarterie, welcher bogenförmig zur Flosse verläuft, um sich an der Stelle, wo er sich an den entsprechenden Nerven legt, caudal zu wenden und sich nach einem

etwas krummen Verlauf mit dem cranialen Teile des ventralen Stammes der 12. Segmentalarterie zu vereinigen. Diese unregelmässig geformte Anastomose liegt medial von den Nerven. Der ventrale Ast der 12. Segmentalarterie teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei parallel miteinander verlaufende Zweige, von welchen der obere die schon besprochene Queranastomose der 11. Arterie aufnimmt, während beide ventral weitergehen, cranial den entsprechenden Nerven kreuzend, bis zum Einfluss in eine weite, langgestreckte, in der Längsrichtung des Körpers verlaufende, lateral von den Nerven belegene Längsanastomose, von welcher eine Anzahl Kapillaren ein kurzes Stück gegen das Centrum der Flossenanlage hinstreben. Der ventrale Zweig der 13. Segmentalarterie verbindet sich auf dieselbe Art mit dieser lateralen Längsanastomose. Medial von den Nerven hat er ausserdem noch ein cranial gehendes Gefäss abgegeben, welches Verbindung mit dem caudalen Arm der

Fig. 6.

Rekonstruktion von Gefässen und Nerven zu beiden Flossenanlagen bei Embryo 20 mm, 3. Von der ventralen Seite gesehen. Vergrösserung 60:1.

vorausgehenden Segmentalarterie sucht, jedoch nicht voll erreicht. Die 14. Segmentalarterie kann man von der Aorta nicht verfolgen. Aber auf dem Platze, auf welchem das Gefäss liegen müsste, ist ein Gefässring, dessen caudaler Schenkel vollkommen der Lage des ventralen Segmentalarterienzweiges entspricht. Im Bilde treten keine Venen zwischen den peripherischen Gefässverbindungen und der V. cardinalis posterior auf. Eine sehr deutliche solche verläuft jedoch gleich cranial um das Gebiet, welches die Rekonstruktion umfasst. Die laterale Längsanastomose, die sich innerhalb des Gebietes zwischen dem 10. und 14. Spinalnerven wiederfindet, entleert sich nämlich hier durch einen kräftigen Stamm in die V. cardinalis posterior.

Ein etwas späteres Stadium weist der Embryo 20 mm, 3 Fig. 6) auf. Die von der Aorta ausgehenden und sich zur Flossenanlage

begebenden Gefässe sind auf der linken Seite die ventralen Äste der 10., 11., 12. und 13. Segmentalarterie, auf der rechten die ventralen Zweige der drei letztgenannten Gefässe. Der ventrale Ast beschreibt in der Körperwand einen Bogen und verzweigt sich meistens gleich dorsal um die Basis der Flossenanlage. Die 13. Segmentalarterie der linken Seite geht nicht so weit wie die übrigen, sondern endet ungefähr auf der Höhe der Cöloimkante. Ausser den eben beschriebenen, segmental geordneten Gefässen kommt auf der rechten Seite noch eines vor. Dieses, zwischen der 11. und 12. Segmentalarterie belegene Gefäss teilt sich in einen dorsalen und einen ventralen Zweig, welche nach einem sehr kurzen Verlauf nicht mehr verfolgt werden können. Zwischen den ventralen Teilen der Segmentalarterien befindet sich eine Anzahl Anastomosen. So vereinigen sich auf der linken Seite die 10. und 11. Segmentalarterie ungefähr auf der Höhe der Cöloimkante durch eine starke, medial um die Nerven gelegene Anastomose, welche von cranial, medial und dorsal schräg caudal, lateral und ventral verläuft. Die Segmentalarterien setzen sich in der ursprünglichen Richtung fort, um später gleich dorsal um die Basis der Flossenanlage wieder bogenförmig durch ein Gefäss zu anastomosieren, welches lateral um die Nerven gelegen ist und in der Längsrichtung des Körpers geht, also eine kurze laterale Längsanastomose. Von der 12. Segmentalarterie geht von derselben Seite, ungefähr auf der Höhe der distalen Anastomose zwischen den vorhergehenden Gefässen, ein Arterienstamm aus, welcher cranial verläuft und sich bald in zwei Zweige teilt, die rechtwinkelig zum Verlauf des kleinen Stammes und parallel mit den Segmentalgefässen gehen, der eine dorsal, der andere ventral. Sie können nur ein verhältnismässig kurzes Stück beobachtet werden. Auf der rechten Seite liegt zwischen der 11. und 12. Segmentalarterie nur eine einzige Anastomose vor, gleich dorsal um die Basis der Flossenanlage gelegen, lateral um die Nerven, folglich also eine laterale Längsanastomose. Sie geht eine Strecke caudal, erreicht aber nicht ganz die 13. Segmentalarterie.

Wie aus dem Vorhergehenden ersichtlich ist, zeigt dieser letzte Embryo eine weniger ausgesprochene Gefässbildung medial um die Nerven als der in dieser Gruppe zuerst beschriebene. Dies beweist, dass diese Plexusbildung beim letzten Embryo schon im Begriff ist zu verschwinden. Dieselben Verhältnisse liegen beim Embryo 18 mm, 2 vor, der plastisch rekonstruiert wurde (Fig. 7). (In der Abbildung der Rekonstruktion sind die dorsal um die Stämme der hinteren Kardinalvenen belegenen Arterien durch Punkte bezeichnet.) Aus der Rekonstruktion geht hervor, dass auf ihrer linken Seite nicht weniger als sieben segmentale ventrale Zweige oder Teile davon sich zur Flossenanlage in Beziehung setzen; auf der rechten Seite sind nur vier. (Die Schnittserie umfasst nur das der Flossenanlage am nächsten liegende Gebiet, weshalb irgend eine Berechnung der Segmente hier nicht stattfinden konnte.) Diese grosse Anzahl ventraler Zweige weist auf eine beachtenswerte Verspätung in der Zurückbildung der überflüssigen Gefässe hin, während hingegen die Entwicklung der medialen Gefässnetzbildung so weit gegangen ist, dass sie schon grösstenteils verschwunden ist. Auf der linken Seite streben

die kapillaren Gefäße danach, medial um die Nerven die zweite und dritte Segmentalarterie zu verbinden; ebenso gibt es ähnliche, unvollständige Verbindungen zwischen der sechsten und siebenten Segmentalarterie. Auf der rechten Seite liegen ähnliche Reste vor, die von dem auf der Abbildung dargestellten dritten und vierten Segmentalgefäße ausgehen, ebenso wie einer gleich cranial um die zweite Segmentalarterie. Zur Flossenanlage selbst begeben sich auf der linken Seite zwei Gefäße, zwischen sich noch eines führend, welches jedoch keine Verbindung mit der Aorta hat. Diese segmental angeordneten Gefäße kreuzen die Nerven cranial und verbinden sich vermittelst eines grobmaschigen kapillaren Netzwerkes lateral und dorsal um

Fig. 7.

Rekonstruktion von Gefäßen und Nerven zu beiden Flossenanlagen bei Embryo 18 mm, 2. Von der ventralen Seite gesehen. Vergrößerung 60:1.

die Nerven in der Basis der Flossenanlage miteinander. Dieses Netzwerk bildet eine laterale Längsanastomose und erstreckt sich über sechs Spinalnerven. Noch scheinen keine Venen von diesem Gefäßnetzwerke auszugehen, während ihrer vier in der Ausbildung sind. Auf der rechten Seite verläuft in eine gleichartige, vielleicht noch kräftiger entwickelte, grobmaschig netzförmige Längsanastomose, die sich über sieben Spinalnerven hinzieht, nur eine Segmentalarterie, während zwei Venen von dort zur V. cardinalis posterior ausgehen. Die Arterien und Venen gehören hier sichtlich zur Bildung von den auf der Figur gut hervortretenden netzförmigen Gefäßbildungen. Weiter caudal wird ein kleiner Venenring beobachtet, aus zwei zur V. cardinalis posterior laufenden kurzen Stämmen bestehend, welche distal miteinander anastomosieren.

Die drei eben geschilderten Embryonen haben, wie aus der Beschreibung und den beigefügten Figuren hervorgeht, eine oder mehrere Segmentalarterien, welche hinunter zur Flossenanlage führen. Von dort kehren Venen zurück, die oft in dem cranialen Teile der Flossenanlage laufen. Diese Segmentalarterien haben typische Verbindungen miteinander, teils medial und teils lateral um die Nerven. Die zwischen Aorta und den Spinalnerven liegenden Verbindungen bilden mit den Segmentalgefäßen ein grobmaschiges Netzwerk, welches ich „Plexus medialis dorsalis“ benenne. Lateral von den Spinalnerven im dorsalen Teile der Basis der Flossenanlage werden die Segmentalgefäße durch ein grobmaschiges in der Längsrichtung des Körpers gehendes Gefäßnetzwerk oder einen ebenso belegenen Längsstamm verbunden, welcher, nach Müllers Nomenklatur, Plexus s. Truncus basilaris dorsalis genannt wird.

Auf Fig. 5 tritt also ein Glied des Plexus medialis dorsalis zwischen der 11. und 12. Segmentalarterie hervor, während sich Teile desselben zur 13. und 14. Arterie hin wiederfinden lassen. Auf Fig. 6 wird auf der linken Seite ein Teil eines ähnlichen Plexus durch die medial um die Spinalnerven liegende Anastomose zwischen der 10. und 11. Segmentalarterie gebildet, während der von der 12. Arterie medial laufende Zweig sichtlich ein Teil des Plexus medialis dorsalis ist, welcher auf der rechten Seite eigentlich nur von Segmentalarterien und dem Intersegmentalgefäß zwischen dem 11. und 12. Segmente repräsentiert wird. Fig. 7 enthält nur einzelne Glieder dieses Plexus medialis dorsalis, die sich zu den ebenfalls zur Plexusbildung gehörenden Arterien und Venen in Beziehung setzen. Besonders deutlich tritt dies auf der rechten Seite auf. — Der Plexus basilaris dorsalis ist in Fig. 7 am deutlichsten, besonders auf der rechten Seite der Rekonstruktion, wo sich auch zeigt, wie sowohl Arterien als auch Venen in diese laterale netzförmige Längsanastomose einlaufen.

Die eben geschilderten Gefäßverhältnisse bei den gerade beschriebenen plastischen Rekonstruktionen findet man teilweise bei den injizierten Präparaten wieder.

Präparat IX c, 21 mm (Fig. 8), mit geglückter Injektion, so dass das Gefäßnetzwerk überall in den Peripherien besonders deutlich hervortritt, zeigt auf der Höhe der vorderen Extremitätenanlage drei deutliche, segmental angeordnete Stämme, die von der Aorta ausgehen und sich zur Basis der Flossenanlage hin begeben. Der cranialste von ihnen entspringt aus der Aorta durch einen kurzen Stamm, den er gemeinsam mit der dorsalen Segmentalarterie hat; die zwei anderen nehmen ihren Ausfluss getrennt von

Fig. 8.

Injektionspräparat von der linken Flossenanlage bei Embryo IX : c. 21 mm.
Vergrößerung 60 : 1.

den dorsalen Zweigen. Zusammen mit der caudalsten Segmentalarterie geht ein schwacher Stamm ab, läuft cranial um letztere und teilt sich nach kurzem Verlauf Y-förmig. Seine beiden Zweige vereinigen sich mit den distalen Teilen der beiden naheliegenden Segmentalarterien. Diese Gefäßbildung ist, der vorher gegebenen Definition nach, ein Teil eines Plexus medialis dorsalis. In der Flossenbasis sind die drei Segmentalarterien durch ein in der Längsrichtung des Körpers verlaufendes, grobmaschiges Netzwerk feiner Gefäße vereinigt, einen Plexus basilaris dorsalis, welcher sich ein kurzes Stück caudal um die letzte zur Flossenanlage gehende Segmentalarterie hin erstreckt.

Auch beim Präparate XVI b, 23 mm (Fig. 9), ist die Injektion besonders gut gelungen. Von der Aorta gehen vier Segmentalarterien

aus und werden an der Flossenbasis durch ein längsgehendes, feinmaschiges, ziemlich breites Netzwerk vereinigt, einen Plexus basilaris dorsalis. Die

Fig. 9.

Injektionspräparat von der rechten Flossenanlage bei Embryo XVI: b. 23 mm.
Vergrößerung 60:1.

Fig. 10.

Injektionspräparat von der linken Flossenanlage bei Embryo XVI: a. 23 mm.
Vergrößerung 60:1.

zweite cranial gezählte Segmentalarterie entspringt als grober Stamm aus der Aorta, um sich nach einem sehr kurzen Verlauf in zwei schmale feine Stämme zu teilen, welche sich nach einem recht langen Verlauf wieder vereinigen und den Grund zu einem feinmaschigen Netzwerk legen. Diese Gefässinsel muss ein Teil des Plexus medialis dorsalis sein.

Am Präparate XVIa, 23 mm (Fig. 10), ist die Injektion ausserordentlich geglückt. Von der Aorta gehen drei Segmentalarterien aus zur Basis der Flossenanlage, wo sie ein grobmaschiges, in der Längsrichtung des Körpers verlaufendes Längsnetz bilden, einen Plexus basilaris dorsalis, welcher sich cranial durch eine Anzahl Venen in eine grobe zum Sinus venosus führende Vene entleert. Die mittelste der Segmentalarterien geht von der Aorta vermittelt zweier, ein kurzes Stück voneinander liegender Ursprungswurzeln aus, welche nach kurzem Verlauf in einen Stamm zusammenlaufen. Hier ist also ein Teil eines Plexus medialis dorsalis, welcher viel ausgesprochener im proximalen Teile der caudalsten Segmentalarterie ist, wo deutlich demonstriert wird, dass die Segmentalarterien ein Bestandteil des Netzwerkes selbst sind.

Werden die nun mitgeteilten Gefäßverhältnisse der Injektionspräparate mit früher beschriebenen plastischen Rekonstruktionen verglichen, so scheint es, als ob in Anzahl, Verlauf, Vorkommen und allgemeinem Aussehen des Plexus basilaris dorsalis bei den beiden miteinander verglichenen Gruppen grösste Übereinstimmung herrscht. Was die Glieder im Plexus medialis dorsalis betrifft, so wechseln sie in Anzahl und Lage ganz bedeutend, jedoch sind die in diesem Stadium konstant vorhandenen, zwischen den Segmentalgefässen liegenden Gefäßverbindungen gleich lateral um die Aorta deutlich zu sehen.

Um das Vorkommen und Aussehen der oft genannten Plexusbildungen noch weiter zu beleuchten, sind drei Schnittserien graphisch rekonstruiert worden.

Embryo 20 mm (Fig. 11). Das erste Gefäss, welches die Flossenanlage versorgt, ist die 10. Segmentalarterie. Während ihres Verlaufes wird sie immer schmäler und feiner, um auf der rechten Seite in der Körperwand, ungefähr mitten zwischen Aorta und Basis der Flossenanlage aufzuhören, ohne unterscheidbare Verbindungen mit anderen Gefässen. Auf der linken Seite hingegen gibt es eine feine Fortsetzung des Gefässes, das hier in eine Längsanastomose mündet, die lateral um die Nerven belegen ist, also

ein Truncus basilaris dorsalis, der sich zwischen die 10. und 12. Segmentalarterie erstreckt. Einige Schnitte weiter scheint auf der linken Seite ein recht kräftiges Gefäß auf demselben Platze wie das vorhergehende zu liegen; jedoch kann der Ursprung von der Aorta hier nicht deutlich unterschieden werden, während die Verbindung des Gefäßes mit dem oben genannten Längsstamm deutlich ist. Es ist kein Segmentalgefäß, denn auf der rechten Seite gibt es kein Gegenstück dafür, auch nicht einmal den gewöhnlichen dorsalen Zweig. Der Verlauf des Gefäßes ist derselbe wie bei den ventralen Ästen der Segmentalarterien und mündet in den Truncus basilaris dorsalis. Diese Intersegmentalarterie ist ein deutlicher Teil des Plexus medialis dorsalis. Nur wenige Schnitte weiter wird die 11. Segmentalarterie sichtbar, welche die am kräftigsten entwickelte von allen zu sein scheint. Sie geht bis zur Basis der Flossenanlage hinunter, auf beiden Seiten

Fig. 11.

in den Längsstamm mündend. In der gewöhnlichen Entfernung von dem vorhergehenden Gefäß tritt die 12. Segmentalarterie auf, welche, abgesehen davon, dass sie weniger kräftig entwickelt zu sein scheint, in Lage und Verlauf der vorhergehenden gleicht. Eine deutliche Verbindung zwischen den ventralen Zweigen dieses Segmentalarterienpaares und dem früher besprochenen Längsstamme hat auf keiner Seite nachgewiesen werden können. Auf der linken Seite ist der Ursprung von der Aorta doppelt, und diese Gefäßinsel muss als ein Teil des Plexus medialis dorsalis aufgefasst werden. Zwischen der 11. und 12. Segmentalarterie zeigt sich auf der rechten Seite in einigen Schnitten ein Gefäß, auf dem Platze für den mittelsten Teil der ventralen Arterienzweige belegen. Es ist mit den übrigen Gefässen scheinbar nicht im Zusammenhang und gleicht meist den im Stadium I geschilderten kapillaren Lakunen. Jede der 13. und 14. Segmentalarterien gibt auf jeder der beiden Seiten einen ventralen Zweig ab, der schwächer ist als die

früheren und der, ohne dass man Verbindungen mit dem Längsstamme nachweisen kann, ein Stück dorsal von der Flossenanlage endet.

Etwas weniger komplizierte Verhältnisse bietet uns Embryo 23 mm, 11 (Fig. 12). Die erste Segmentarterie, die hier einen ventralen Zweig hat, ist die 11. Von jeder von beiden Seiten geht ein ziemlich schwacher Ast ab nach unten hin zur Flossenanlage, um bei ihrer Basis in einen Truncus basilaris dorsalis zu münden; von dort aus nehmen eine Reihe Kapillaren in verschiedener Höhe ihren Anfang und bilden im Centrum der Flosse ein

Fig. 12.

grobmaschiges Netzwerk breiter, jedoch dünnwandiger Kapillaren. Die 12. Segmentarterie ist auf der linken Seite in zwei, parallel miteinander verlaufende Stämme geteilt, von welchen man den cranialen nicht mit vollkommener Sicherheit bis zum längsgehenden Gefäßstamme verfolgen kann, in den der caudale einmündet. Der craniale Ast muss als ein Teil des Plexus medialis dorsalis aufgefasst werden. Auf der rechten Seite gleicht das Gefäß dem im vorhergehenden Segmente, ist jedoch kräftiger entwickelt und tritt als Hauptgefäß der Flossenanlage hervor. Die ventralen Zweige des

Fig. 13.

13. Segmentalpaares erreichen den Längsstamm nicht wahrnehmbar. Zwischen der 12. und 13. Segmentarterie kommen auf der rechten Seite eine Reihe Kapillaren vor, welche auf dem Platze liegen, auf dem sonst die arteriellen Gefäße zu suchen sind, welche jedoch weder mit der Aorta noch dem Längsstamme im Zusammenhang stehen und folglich den im Stadium I besprochenen kapillaren Spalten im Mesenchym am meisten entsprechen.

Ein etwas späteres Stadium als letzteres ist Embryo 19 mm (Fig. 13). (In dieser, übrigens ausserordentlich hübschen und deutlichen Serie

sind leider eine Reihe cranialer Schnitte ganz zerrissen, so dass von einem Zählen der Segmente abgesehen werden müsste.) Auf der rechten Seite liegen zwei Arterien vor, die zur Flossenanlage gehen und durch einen lateral um die Nerven liegenden Stamm miteinander verbunden sind. Diese Gefässbildung ist ein Plexus basilaris dorsalis. Von der caudalen Segmentalarterie geht medial um die Nerven ein kurzes Gefäss aus, das als ein Teil des Plexus medialis dorsalis angesehen werden kann. Auf der linken Seite gibt es nur ein Gefäss für die Flossenanlage, welches in einem Truncus basilaris dorsalis endigt. Medial von den Nerven geht ein kurzes Gefäss cranial und ein ebensolches caudal aus, und diese bilden Reste eines Plexus medialis dorsalis.

Denkt man sich die im Stadium II beschriebenen embryonalen Gefässverhältnisse alle auf einen Embryo bezogen, so würde man bei diesem sicherlich ein sehr kräftiges Gefässnetzwerk zwischen der Aorta und den Nerven erhalten, einen Plexus medialis dorsalis. Während der Anlage der Segmentalarterien scheint es, als hätten letztere das Netzwerk benutzt und daraus die Maschen gewählt, welche, im Verhältnisse zu den in der Entwicklung stehenden, herumliegenden Organen, Muskeln, Nerven usw. dem Blutstrom die besten Bedingungen gewährten, ihr mehr an der Peripherie liegendes Ziel schnell zu erreichen: die übrigen sind alle wiedergebildet worden.

Der Plexus medialis dorsalis ist gerade da gelegen, wo die kapillaren Spalten im Mesenchym im vorhergehenden Stadium beschrieben wurden, und folglich ist besonders sicher anzunehmen, dass die hier im Stadium II angeführten Gefässe durch Konfluenz der vor kurzem genannten Gefässspalten hervorgegangen sind, dass sie sich also als erste Anlage des Plexus medialis dorsalis erkennen lassen.

Beachtenswert ist, dass in keinem Falle ein richtig stark entwickelter Plexus medialis dorsalis angetroffen wurde, obgleich eine grosse Anzahl Embryonen durchforscht worden ist; auch da hat man keinen nachweisen können, wo die Seg-

mentalarterien und Venen nicht schon in beinahe ausgebildeten Stämmen auftreten. Verschiedene Entstehungsarten dieses Plexus können gedacht werden.

Erstens kann man sich denken, dass sie aus den im Stadium I gefundenen Spalten im Mesenchym entstanden und erst sekundär mit der Aorta und V. cardinalis in Verbindung getreten sind. In dem Falle hätte man dieses Zwischenstadium mit einem wohl entwickelten mit den grossen Gefässstämmen des Körpers nicht in Verbindung stehenden Netzwerke antreffen müssen, und weiter wäre das Vorkommen der Intersegmentalarterien dann wahrscheinlich reichlicher gewesen.

Zweitens kann man sich denken, dass eine Anzahl Stämme von der Aorta und V. cardinalis ausgehen, für welche der Weg durch die kapillaren Lakunen vom Stadium I vorgezeichnet ist. Die Gefässe wachsen hauptsächlich segmental hinaus, aber die vielbesprochenen Lakunen liegen nicht nur segmental, und auf diese Art erhält man in einem sehr frühen Stadium die medial um die Nerven liegenden Anastomosen zwischen den Segmentalgefässen, welche den Grund zum Plexus medialis dorsalis legen.

Drittens kann angenommen werden, dass die Segmentalarterien in Form von Stämmen aus der Aorta wachsen und dass diese erst sekundär durch Anastomosen verbunden werden, die medial um die Nerven liegen. Die im Stadium I besprochenen kapillaren Lakunen lagen jedoch nicht streng segmental, sondern wurden auch auf solchen Stellen angetroffen, aus denen Segmentalarterien nicht hervorgehen werden.

Von den angeführten Möglichkeiten scheint viel für die zweite zu sprechen, ohne dass es doch möglich ist, die vorgebrachten Fakta als voll beweisend anzusehen. Als Hauptsache müsste jedoch festgehalten werden, dass sich nach dem Stadium der kapillaren Lakunen an ihrer Stelle ein anderer, ein Plexus medialis dorsalis, bilden wird, in welchem mehrere, ja fünf

bis sieben Segmentalarterien und segmentale Venen enthalten sind. Dieses Stadium müssen augenscheinlich alle Embryonen durchlaufen.

Ein Teil Embryonen, deren Gefäßverhältnisse jetzt geschildert werden sollen, gehören zu Stadium II, sind aber in ihrer Entwicklung etwas weiter gekommen als die schon beschriebenen, indem der Plexus medialis dorsalis hier vollständig verschwunden ist, während der Plexus oder Truncus basilaris dorsalis sich gut entwickelt hat: diese werden zu einer dritten Gruppe gerechnet.

Embryo 18 mm, der plastisch rekonstruiert worden ist, kann als Typus dieser Embryonen genommen werden (Fig. 14). Es begeben

Fig. 14.

Rekonstruktion von Gefäßen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 18 mm. Von der medialen Seite gesehen. Vergrößerung 60:1.

sich fünf Arterien auf der linken Seite zur Extremitätenanlage und haben alle einen gleichen Verlauf. Zuerst gehen sie medial um die Nerven, kreuzen sie cranial und kommen auf ihrer lateralen Seite zu liegen, worauf sie sich gleich lateral um die Basis der Flossenanlage durch ein kräftiges, grobmaschiges Netzwerk miteinander verbinden. Dieser Plexus basilaris dorsalis verläuft also in Längsrichtung des Körpers und vereinigt sämtliche zur Flossenanlage gehende Arterien vom 10. bis zum 14. ventralen Zweige der Segmentalarterien. In der freien Flosse können keine Gefäße beobachtet werden.

Etwas weiter in der Entwicklung ist Embryo 24 mm (Fig. 15) gekommen, bei dem die Reduktion der Segmentalarterien so weit gegangen ist, dass nur zwei nachbleiben. Nur die Gefäße der linken Extremitätsanlage

Fig. 15.

Rekonstruktion von Gefäßen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 24 mm. Von der lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 60:1.

sind hier rekonstruiert worden. Das erste, hier einen ventralen Ast zur Flossenanlage schickende Gefäß ist die 11. Arterie, welche zuerst medial um den entsprechenden Nerven geht, um ihn dorsal von der Basis der

Fig. 16.

Injektionspräparat von der rechten Flossenanlage bei Embryo X:22 mm. Vergrößerung 60:1.

Flossenanlage cranial zu kreuzen und sich an der Flossenbasis lateral um den Nerven zu legen. Der ventrale Zweig der 12. Segmentalarterie verhält sich gleichermassen. Zwischen diesen beiden direkt von der Aorta

kommenden Gefässen spannt sich an der Basis der Flosse ein grobmaschiges Netzwerk distinkter Gefässe aus, lateral um die Spinalnerven gelegen, also ein Plexus lateralis dorsalis, von welchem aus keine Gefässe zum Inneren der Extremitätsanlage wahrgenommen werden können.

Von den Injektionspräparaten wird am besten Präparat X, 22 mm (Fig. 16), hierher gesetzt. Bei diesem Präparate, an dem die Injektion deutlich und wohl geglückt ist, sind die Sinus Vv. cardinales posteriores so stark durch die Tusche gespannt, dass ihre schwarzen Massen die von der Aorta ausgehenden Extremitätsgefässe ganz verdecken. Diese grossen schwarzen Massen sind dann fortseziert worden, wobei das Präparat bedeutend beschädigt wurde. Insofern jedoch glückte die Sektion, als die bisher ganz verdeckten ventralen Gefässe nun sichtbar wurden. Eine Anzahl schwarzer, unregelmässiger Tuschklumpen haben nicht entfernt werden können, was sich besonders im cranialen Teile der Figur zeigt. Fünf Segmentalarterien gehen zur Flossenanlage und verbinden sich an der Basis der Flosse zu einem grobmaschigen, in der Längsrichtung des Körpers liegenden Gefässnetzwerke, einem Plexus basilaris dorsalis. Die cranialen Teile dieses Netzwerkes werden von noch zurückgebliebenen Tuschkörnern verdeckt. In die freie Flossenanlage scheinen sich keine Gefässe zu begeben.

Vergleicht man die 16 verschiedenen, diesem Stadium zugewiesenen Embryonen miteinander, so erhält man einen guten Überblick über die Gefässverhältnisse bei Embryonen zwischen 18 und 24 mm. Obgleich der Längenunterschied bei den verschiedenen Exemplaren nicht bedeutend ist, so weisen sie doch ziemlich verschiedenartige Verhältnisse auf und sind deshalb in drei Gruppen geteilt worden. Die erste Gruppe umfasst diejenigen Embryonen, bei denen der Plexus medialis dorsalis fehlt, während der Plexus basilaris dorsalis noch in der Bildung begriffen ist. Zur zweiten Gruppe gehören diejenigen, bei denen diese beiden Plexusbildungen gleichzeitig vorliegen, während die dritte Gruppe nur Plexus oder Truncus basilaris dorsalis aufweist. Gute vergleichbare Gefässverhältnisse sind bei den in Serien geschnittenen und injizierten Präparaten angetroffen worden.

Die zweite und dritte Gruppe schliessen sich direkt sowohl an das vorhergehende wie nachfolgende Stadium und aneinander

an, und von ihnen kann man ohne Schwierigkeit die Gefäßentwicklung innerhalb dieses Stadiums ablesen. In der ersten Gruppe haben wir ein Gefäßverhältnis, welches, da es etwas von der als regelrecht gedachten Ontogenese abweicht, sich schwer in die Entwicklungskette einfügen lässt, und man am besten erklären kann durch die Annahme des Vorhandenseins von Variationen während der Ontogenese. Also schon in diesem frühen Stadium liegen Variationen vor, welche sicherlich vorübergehender Art und am besten nur als Zeitvariationen zu betrachten sind. Wahrscheinlich haben die in der ersten Gruppe beschriebenen Fälle das Stadium schon durchlaufen, in dem der Plexus medialis dorsalis vorhanden ist, und aus dessen Maschen schon die für die ventralen Arterienzweige am besten passenden Bahnen ausgewählt haben, während der Plexus basilaris dorsalis seine volle Entwicklung noch nicht erreicht hat.

Die regelrechte Entwicklung des Gefäßes im Stadium II ist also diese: Zuerst bilden sich durch die Segmentalgefäße (Arterien und Venen) und den dazwischen liegenden Anastomosen ein medial um die Nerven liegendes Gefäßnetzwerk, Plexus medialis dorsalis, und ungefähr gleichzeitig werden die distalen Teile der Segmentalgefäße lateral um die Nerven durch netzförmige Anastomosen verbunden, Plexus basilaris dorsalis. Durch regressive Entwicklung der Maschen des erstgenannten Gefäßnetzes, die sowohl die Anzahl der Segmentalgefäße als auch deren Anastomosen betreffen, erhält man das Bild von zwei bis mehreren Segmentalarterien, die durch einen Plexus basilaris dorsalis vereinigt sind. Das Verhältnis der in diesem Stadium vorkommenden Gefäßbildungen zum vorhergehenden ist schon diskutiert worden.

Stadium III.

Die hier beschriebenen Präparate sind sehr hübsch, mit gut hervortretenden Details. Die Extremitätenanlage ist zu bedeutend kräftigeren Dimensionen ausgewachsen und steht vom Körper wie eine dünne, horizontal gestellte Gewebeplatte ab, von einer zwei- oder mehrfachen Epithelschicht umgeben. In ihrer Basis scheint eine leichte Verdichtung des Mesenchyms die erste Anlage der Skeletteile anzudeuten. Die Teilung der von den Myotomen abgeschnürten Muskelknospen in dorsale und ventrale Muskeln

Fig. 17.

Rekonstruktion von Gefässen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 23 mm, 10. Von der lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 50:1.

ist hier vollendet; die Nerven teilen sich in der Flossenbasis gabelförmig in einen ventralen und einen dorsalen Zweig; in dieser Nervengabel können keine Gefässe beobachtet werden. In der Wand der Aorta sieht man zwei und mehr Zellenlager, und die centralen Teile der Arterien haben eine dementsprechende Stärke, während sie peripher wie Gefässe einer kapillaren Anlage hervortreten. Die Vv. cardinales haben eine oder zwei Zellschichten in der Wand, während die sich dort ergießenden Venen nur aus einem einfachen Endothellager bestehen.

Embryo 23 mm, 10 (Fig. 17). Hier ist die linke Seite plastisch rekonstruiert worden und zeigt vier, zur Flossenanlage gehende Gefäße, nämlich die ventralen Zweige der 10. bis 13. Segmentarterie. Alle haben beinahe denselben Verlauf; sie kreuzen die Nerven und laufen in einen besonders schönen, dorsal von den Nerven belegenen, aus groben Maschen bestehenden Plexus basilaris dorsalis, welcher sich zwischen dem 5. und 13. Segmente erstreckt. Von hier aus gehen nicht weniger als neun zwischen den Nerven verlaufende Gefäße in einen medial um die Nerven belegenen Längsstamm, Truncus s. Plexus basilaris dorsalis. Nach Müllers Nomenklatur werden der Truncus basilaris dorsalis, Truncus basilaris ventralis und die, diese beiden Netzwerke verbindenden, zwischen den Nerven verlaufenden Gefäße Plexus axillaris arteriosus genannt. Durch eine cranial belagene netzförmige Gefäßbildung ergießt sich der Plexus axillaris arteriosus in die V. cardinalis posterior. Ausserdem scheinen noch vier Venen in die hintere Kardinalvene einzumünden, ohne jedoch eine wahrnehmbare Verbindung miteinander oder dem Plexus axillaris arteriosus zu haben. Bemerkenswert ist, dass ihre distalen Teile von einem Gebiete nahe dem Plexus basilaris ventralis zu kommen scheinen.

Die kurzen Gefäße, welche die beiden längslaufenden Stämme im Plexus axillaris arteriosus verbinden, sind sichtlich eine Fortsetzung der Segmentarterien. Am deutlichsten zeigt sich das in dem Gebiete, in welchem es noch proximale Teile der Segmentarterien gibt. Aber auch in den cranialen Teilen des Plexus axillaris arteriosus ist solch eine Erklärung des Vorkommens dieser Gefäße möglich; hier sind die proximalen Teile der Segmentarterien schon wiedergebildet worden. Man braucht sich nur an den Embryo 18 mm, 2, zu erinnern, wo auf der einen Seite sieben ventrale Segmentarterienzweige angelegt waren; dies weist darauf hin, dass die Anzahl der Arterien der Flossenanlage in einem gewissen Stadium eine ganz bedeutende ist.

Auf der rechten Seite bei demselben Embryo sind drei, zur Flossenanlage strebende Arterien, im 10., 11. und 12. Segmente. Im übrigen gleichen die Verhältnisse dieser Seite in der Hauptsache den eben geschilderten.

Aus den injizierten Präparaten wird ein Exemplar hervorgehoben, das im wesentlichen mit dem eben geschilderten übereinstimmt. Dies ist Präparat IIa, 23 mm (Fig. 18), welches mit verdünnter Tuschlösung injiziert ist, und in dem die Details sehr schön hervortreten. Es scheinen hier fünf ventrale Arterien von der Aorta auszugehen und zur Basis der Extremitätenanlage nach unten zu streben. Das cranialste dieser Gefäße entspringt der Aorta vermittelst zweier schwächerer Stämme, welche bald zu einem zusammenlaufen. Dies ist ein kleiner Rest eines Plexus medialis dorsalis. Die distalen Teile der Segmentalgefäße sind durch eine kräftige laterale Längsanastomose verbunden, die in ihrem cranialen Teil grobmaschig, netzförmig ist, Plexus basilaris dorsalis, um caudal ein einheitlicher, in der Längsrichtung des Körpers liegender Stamm zu werden, Truncus basilaris dorsalis. In den cranialen Teilen scheinen feine, segmental an-

geordnete Gefäße zu mehr ventral belegenen Gefäßnetzwerken zu verlaufen, welche als ein Plexus basilaris ventralis aufgefasst werden könnten. (Da die Nerven beim Präparate nicht hervortreten, muss eventuelle Missdeutung dieser letzten Gefäßnetze in Reserve behalten werden.) Auch hier scheint also ein Plexus axillaris arteriosus vorzuliegen. Von den oralen Teilen dieses Netzwerkes gehen eine Reihe Venienstämme aus, welche so

Fig. 18.

Injektionspräparat von der rechten Flossenanlage bei Embryo 11:a, 23 mm.
Vergrößerung 50:1.

allmählich zu zwei Gefäßen zusammenlaufen und im Sinus V. cardinalis aufgehen.

Beim nächsten hierher gehörigen Embryo ist die Entwicklung weiter fortgeschritten, indem hier die Anzahl der zum Plexus axillaris arteriosus führenden Arterien auf eine, die spätere A. subclavia, reduziert ist. Auf jeder der Seiten geht bei diesem Embryo 25 mm (Fig. 19) eine, im 10. Segmente belegene Arterie zur Flossenanlage ab. Da die beiden Seiten in allen wesentlichen Teilen miteinander übereinstimmen, ist nur die eine beschrieben und von den Verhältnissen der rechten Seite eine

plastische Rekonstruktion dargestellt. Die Arterie kreuzt den 10. Spinalnerven kranial, um lateral um die Nerven und gleich dorsal um die Flossenbasis in einen deutlich ausgesprochenen Plexus basilaris dorsalis einzugehen, dessen Ausdehnung unmöglich weiter als über anderthalb Segmente verfolgt werden konnte, vielleicht aus dem Grunde, weil eventuell vorhandene, herumliegende Teile des Netzwerkes so zusammengefallen waren, dass sie unmöglich beobachtet werden konnten. Das Glied dieses Plexus, welches parallel mit der Hauptarterie verläuft, ist voraussichtlich ein zurückgebliebener Rest der 9. Segmentalarterie. Von diesem Plexus schiebt sich ein Gefäß caudal um den 9. Spinalnerven ventral in ein Glied des Plexus basilaris ventralis, woher später eine Reihe Arterien zur ventralen Peripherie der Flosse ausgehen, die wieder die Spinalnerven kreuzen. Zwischen den beiden eben genannten Plexusbildungen liegt noch eine, jedoch unvollständige Verbindung vor, indem vom Plexus basilaris dorsalis ein Gefäß ventral zwischen dem 8. und 9. Spinalnerven abgeht, ein Rest des distalen Teiles der 9. Segmentalarterie, welcher den Plexus basilaris ventralis jedoch nicht vollständig

Fig. 19.

Rekonstruktion von Gefässen und Nerven zu rechter Flossenanlage bei Embryo 25 mm. Von der lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 50:1.

erreicht. Dieses letztere Netzwerk steht mit der Aorta also durch ein Gefäß in Verbindung, welches in den proximalen Teilen aus der 10. Segmentalarterie besteht, danach von einem Längsstamme im Plexus basilaris dorsalis, wo der Blutstrom eine caudo-craniale Richtung hat, dann ein kurzes Stück von der 9. Segmentalarterie, darauf wieder von einem Längsstamm der vor kurzem genannten Plexusbildung, in dem der Blutstrom cranio-caudal geht und schliesslich von dem zwischen den Nerven liegenden distalen Teile der 10. Segmentalarterie.

Bei einem der injizierten Präparate, nämlich Präparat XIV:3, 27 mm liegt ein Plexus axillaris arteriosus vor, dessen verschiedene Bestandteile einen stark ausgesprochenen netzförmigen Charakter zeigen. Das Präparat ist gut injiziert, aber die gesuchten Bilder in der Flossenbasis wurden durch den stark gespannten Sinus Vv. cardinales verdeckt. Bei seinem Fortpräparieren glückte es nicht, das Präparat ganz zu erhalten. Während der Präparation traten die gesuchten Verhältnisse mit grosser Deutlichkeit hervor. Fig. 20 zeigt das Schlussresultat des Sezierens, und man sieht dort, wie die proximal einheitliche A. subclavia in der Flossenbasis in ein, in Längsrichtung des Körpers gehendes, grobmaschiges Gefässnetzwerk, einen Plexus axillaris arteriosus, mündet, welcher in zwei Teile geteilt

scheint, einen kräftigen dorsalen und einen viel schwächeren ventralen Teil. Diese beiden Netzwerke werden durch fünf Stämme segmentaler Anordnung miteinander verbunden. Da die Nerven im Präparat nicht anschaulich gemacht werden können, muss die gegebene Deutung der dargestellten Verhältnisse

Fig. 20.

Injektionspräparat von der rechten Flossenanlage bei Embryo XIV: 3. 27 mm.
Vergrößerung 50:1.

mit einer gewissen Vorsicht aufgenommen werden, obgleich die Ähnlichkeit mit den plastischen Rekonstruktionen die Annahme berechtigt, dass hier ein Plexus axillaris arteriosus vorliegt.

Embryo 25 mm, VI (Fig. 21), zeigt ein beachtenswertes Venenverhältnis. (Die rein arteriellen Gefässe sind in dieser Rekonstruktion nicht

mitgenommen, da sie zusammenfallen und schwer verfolgbar sind.) Lateral von den Nerven, in der Flosse selbst, befinden sich spärliche Gefässe, die dort liegen, wo später Gefässnetzwerke entstehen, die im nächsten Stadium näher beschrieben werden sollen. Diese Gefässe ergiessen sich caudal mit zwei Stämmen zwischen den Nerven in einen medial von ihnen belegenen Längsstamm, Truncus basilaris medialis. Dieser Längsstamm mündet cranial in ein grobmaschiges Netzwerk ein, Plexus basilaris medialis. Aus dessen Maschen gehen drei segmentale Venen hervor, die sich ventral in den Sinus V. cardinalis ergiessen.

Fig. 21.

Rékonstruktion von Venen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 25 mm. VI. Von der dorsalen und medialen Seite gesehen.

Vergrößerung 50:1.

Hier tritt ein gewisser Unterschied in den topographischen Verhältnissen der Arterien und Venen deutlich hervor. Die Segmentalvenen befinden sich medial und ventral von den Nerven, während die entsprechenden Arterien innerhalb desselben Gebietes lateral und dorsal liegen. Hier tritt zum ersten Male mit grösserer Deutlichkeit das Verhältnis hervor, welches später die ganze Entwicklung hindurch bestehen soll. Wie schon früher hervorgehoben wurde, heisst es ja in Müllers Arbeit (146), dass die V. subclavia ventral um die diazonalen und die zwei cranialsten metazonalen Nerven liegt, welche Nerven also die A. subclavia von der Vene

desselben Namens scheiden. Dieses Verhältnis demonstriert Müllers (146) Bild Fig. 40, Taf. 33/34 deutlich. Beim Vergleich mit den früher beschriebenen Stadien der Entwicklung der Venen scheint es auch recht natürlich zu sein, dass es sich so verhält, wie eben beschrieben wurde, da die Venen die ganze Zeit aus den ventralsten Teilen des Plexus medialis dorsalis hervorgehen, woraus folgt, dass die Venen die Nerven viel später kreuzen werden, als die Arterien.

Vergleichen wir nun die beiden Stadien II und III miteinander, so finden wir folgende Unterschiede: Im Stadium II ist nur an der Basis der Flosse ein Plexus resp. Truncus vorhanden, welcher dorsal von den Nerven belegen ist, von der Aorta verschiedene Segmentalarterien aufnimmt, um cranialwärts das Blut nach der V. cardinalis abzugeben. Im Stadium III ist die Entwicklung weiter fortgeschritten. Von dem Plexus resp. Truncus basilaris dorsalis verlaufen jetzt regelmässig zwischen den Nerven Gefässe ventralwärts, um sich hier ventral von den Nerven durch einen Längsstamm, Truncus basilaris ventralis, zu verbinden. So kommt ein schön entwickelter Plexus axillaris arteriosus zustande, der von zwei Längsstämmen und vielen Querstämmen gebildet wird. Hier und da (Fig. 17) erhält der Plexus durch reichliche Entwicklung der Anastomosen ein fast siebförmiges Aussehen. Der Ab- und Zufluss des Plexus variiert, wie aus den speziellen Beschreibungen hervorgeht. Von dem Plexus axillaris arteriosus haben die Gefässe schon begonnen, in die freie Flosse einzudringen.

Stadium IV.

Die hierher gehörigen Präparate eignen sich wohl für das Detailstudium. Die Flosse zeigt hier in der Hauptsache denselben Grundcharakter wie bei Stadium III. Die Skeletanlage ist jedoch mehr ausdifferenziert, und Knorpelgewebe fängt an, hier aufzutreten. In der Nervengabel an der Basis der Flossenanlage treten Gefässbildungen auf.

Das erste hierher gehörige Exemplar ist Embryo 27 mm, a (Fig. 22). Nur eine Arterie, die A. subclavia, geht von der Aorta zur Flossenanlage, und ist es auf jeder von beiden Seiten die 11. Segmentalarterie. Beide Seiten sind in allem wesentlichen gleich, weshalb nur die linke, plastisch rekonstruierte hier beschrieben werden soll. In einem schönen Bogen verläuft die Arterie ungeteilt nach unten zur Extremitätenanlage, kreuzt erst den 10. Spinalnerven cranial und mündet danach in ein Gefäßnetzwerk, den Plexus axillaris arteriosus, ein, in dem die Maschen aus Kapillaren aufgebaut sind und der sich zwischen den 7. und 12. Spinalnerven erstreckt. Lateral von den Nerven liegen die zurückgebliebenen Reste eines Plexus basilaris dorsalis, und medial von den Nerven sieht man die re-

Fig. 22.

Rekonstruktion von Gefäßen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 27 mm, a. Von der lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 50:1.

duzierten Teile des Plexus basilaris ventralis. Diese Netzwerke werden durch einen Stamm, teils zwischen den 8. und 9. und teils zwischen den 9. und 10. Spinalnerven, miteinander verbunden. Der ventralste Stamm des letztgenannten Plexus setzt seinen Weg cranial um den Plan, den die Rekonstruktion umfasst, fort und kann leicht cranial verfolgt werden, bis er sich in den Sinus V. cardinalis ergießt. Es ist also die V. subclavia, welche die ganze Zeit medial um die Nerven liegt, und sie ist der einzige venöse Abfluss, den das stark entwickelte Gefäßnetzwerk besitzt. Ein Teil der Spinalnerven teilt sich an der Flossenbasis gabelförmig in einen ventralen und einen dorsalen Zweig und in der Nervengabel liegt eine Gefäßbildung, die in den cranialen Teilen ein einheitlicher Stamm ist, caudal aber aus einem grobmaschigen Netzwerke besteht. Diese hier in der Nervengabel zum ersten Male auftretende Gefäßbildung nenne ich Plexus pterygialis

medialis. Er streckt sich in der Längsrichtung der Flosse zwischen den 10. und 16. Spinalnerven aus und steht mit dem Plexus basilaris ventralis durch einen groben Stamm in Verbindung, der zwischen dem 10. und 11. Spinalnerven verläuft. Vom cranialen Teile des Plexus pterygialis medialis springt eine Gefäßbildung direkt lateral in die freie Flosse vor. Diese letzte Gefäßbildung nenne ich Plexus pterygialis ventro-lateralis. Diese beiden peripherischen Plexusbildungen stehen mit der Aorta durch einen Gefäßstamm in Verbindung, dessen Verlauf erst derjenige der 11. Segmentararterie ist

Fig. 23.

Rekonstruktion von Gefässen und Nerven zu rechter Flossenanlage bei Embryo 27 mm, III. Von der dorsalen Seite gesehen. Vergrößerung 50:1.

danach ein Teil des Plexus basilaris dorsalis, dann ein zwischen den 9. und 10. Spinalnerven gehender Stamm, dann ein Stamm in dem Plexus basilaris ventralis und schliesslich ein Stamm zwischen den 10. und 11. Spinalnerven. Diese Gefässbildungen, die letztgenannte ausgenommen, bilden tatsächlich die A. subclavia.

Beim nächsten Präparate treten die Arterien sehr deutlich hervor. Von diesem Embryo 27 mm, III, sind auch Arterien, Venen und Nerven rekonstruiert (Fig. 23). Die A. subclavia liegt hier wie überall in den folgenden Exemplaren gerade caudal von der V. subclavia. Sie gibt auf

derselben Höhe zwei Arterien ab. Die eine geht erst cranialwärts und liegt hier medial von den cranialsten metazonalen Nerven, bis sie die diazonalen Nerven erreicht. Dieses Gefäss, die A. pterygialis lateralis, folgt den diazonalen Nerven bis zur ventralen Fläche der Flosse, wo es caudalwärts umbiegt und bald endigt, ohne scheinbare Verbindungen mit anderen Gefässen einzugehen. Die andere Arterie, A. pterygialis medialis, hat eine caudale Streckung. Sie liegt zuerst medial von den metazonalen Nerven, passiert dann die Spalte zwischen den 3. und 4. metazonalen Nerven und endigt lateral von den Nerven und ganz ventral von ihren dorsalen Zweigen in einem ziemlich grossen Blutsee, der mit einem mächtig entwickelten, mehr ventral belegenen Gefässnetzwerk in Verbindung steht, das auf den ventralen Zweigen der metazonalen Nerven ruht, und das sich von den 3. bis zu den 9. metazonalen Nerven hin erstreckt. Dieses Gefässnetz ist der Plexus pterygialis medialis, und es besteht aus einer grossen Lakune, die mit mehreren Gewebsbrücken durchsetzt ist. Lateral davon gehen kapillare Gefässnetze, Plexus pterygialis ventro-lateralis, die caudal mit dem Plexus pterygialis medialis verbunden sind.

Diese Gefässnetze entleeren sich durch mehrere zwischen den Nerven verlaufende Stämme in einen grossen Stamm, der medial von den Nerven belegen ist und so ein Glied in dem Plexus basilaris ventralis ist, der sich direkt in die V. subclavia ergiesst. Er liegt cranial lateral von der A. subclavia. Von spezieller Grösse und als selbständiger Stamm tritt eine kurze Vene auf, die aus dem ventralen Teil desselben Blutsees hervorgeht, in den sich die A. pterygialis medialis ergiesst. Diese Vene passiert die Spalte zwischen den 3. und 4. metazonalen Nerven und leert sich in den grossen Venenstamm, der vorher beschrieben ist und der medial von den Nerven liegt.

Vom Embryo 30 mm sind die Gefässverhältnisse sowohl der rechten wie der linken Flosse rekonstruiert, und zwar weil die Gefässe hier schön hervortreten, da sie ziemlich gut mit Blut ausgefüllt sind. Die beiden Rekonstruktionen gleichen einander sehr, nur die Details differieren. In der rechten Flosse (Fig. 24) liegen die A. und V. subclavia medial von den diazonalen und am meisten cranialen metazonalen Nerven. Aus der A. subclavia gehen zur Flosse zwei Arterien ab. Die eine, A. pterygialis lateralis, geht medial von den metazonalen Nerven rostralwärts bis zu den diazonalen Nerven, denen sie sich anschliesst und die sie bis zum ventralen Teil der Flosse begleitet. Dort angelangt biegt sie caudalwärts um und kreuzt dorsal die ventralen Zweige der drei am meisten metazonalen Nerven. Auf der Höhe des 4. von diesen Nerven geht das Gefäss in ein hier belegenes Gefässnetzwerk, Plexus pterygialis ventro-lateralis, über. Dieses Gefässnetzwerk verbindet sich mittels einiger Gefässstämme mit einem in der Peripherie der Flosse belegenen Gefässnetzwerk.

Die A. pterygialis medialis geht von der A. subclavia auf derselben Höhe wie das vorhergehende Gefäss aus. Sie verläuft zuerst medial von den zwei am meisten cranialen metazonalen Nerven, passiert dann die Spalte zwischen den 2. und 3. dieser Nerven, um auf der lateralen Seite der Nerven

herauszukommen. Das Gefäß, das bis zur Höhe des 6. metazonalen Nerven verfolgt werden kann, liegt hier unmittelbar ventral von den dorsalen Zweigen der metazonalen Nerven. Caudal von dem 6. dieser Nerven geht es in ein grobmaschiges Gefäßnetzwerk über, Plexus pterygialis medialis. Dieses Gefäßnetzwerk ist in der Nervengabel gelegen und reicht von dem 4. bis zu dem am meisten caudalen metazonalen Nerven. Es verbindet sich mittels mehrerer unregelmässiger Stämme mit dem Plexus pterygialis ventro-lateralis.

Fig. 24.

Rekonstruktion von Gefässen und Nerven zu rechter Flossenanlage bei Embryo 30 mm. Von der dorsalen und lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 50:1.

Vom Plexus pterygialis medialis entspringt zwischen den 3. und 4. metazonalen Nerven eine grobe Vene, V. pterygialis medialis, die ventral von der gleichbenannten Arterie belegen ist. Sie verläuft von dem Zwischenraum zwischen den eben genannten Nerven medial von den drei cranialen metazonalen Nerven und lateral von der A. subclavia bis zur Einmündung in die V. subclavia. Der Plexus pterygialis medialis wird von einem stellenweise lakunenartigen Blutsee gebildet, in dem mehrere Gewebsbrücken vor-

kommen, so dass ein grobmaschiges Gefäßnetzwerk entsteht, aus dem dorsal eine Arterie und ventral eine Vene hervorgehen.

Der Plexus pterygialis ventro-lateralis, der ventral von der Skeletanlage und dorsal von den ventralen Zweigen der metazonalen Nerven gelegen ist, wird von einem ausgebreiteten Gefäßnetzwerk gebildet, in dem die Gefäßstämme hauptsächlich von cranial und medial nach caudal und lateral ver-

Fig. 25.

Rekonstruktion von Gefäßen und Nerven zu linker Flossenanlage bei Embryo 30 mm. Von der dorsalen und lateralen Seite gesehen. Vergrößerung 50:1.

laufen. Diese Gefäßstämme werden von mehreren unregelmässig gehenden Querstämmen verbunden, so dass ein kräftiges Gefäßnetzwerk gebildet wird. Der Plexus pterygialis ventro-lateralis entleert sich mit mehreren Stämmen in den Plexus pterygialis medialis, und zwar in die Teile, aus denen die V. pterygialis medialis entspringt.

Der Plexus basilaris ventralis wird hier nur von der A. und V. subclavia und von den Teilen der A. und V. pterygialis medialis repräsentiert,

die medial von den drei am meisten cranialen metazonalen Nerven gelegen sind. Die übrigen Teile dieses Plexus sind verschwunden.

In der linken Flosse desselben Embryos (Fig. 25) verhalten sich die A. und V. subclavia und die A. pterygialis lateralis ganz wie eben für die rechte Flosse beschrieben ist. Die A. pterygialis lateralis, die sich mittels eines Stammes zwischen den 1. und 2. metazonalen Nerven mit der V. pterygialis medialis verbindet, geht auf der Höhe der 3. metazonalen Nerven in einen Plexus pterygialis ventro-lateralis über, der hier nicht die schöne Entwicklung erreicht hat wie in der rechten Flosse, und von welchem aus keine Gefäße lateralwärts abgehen. Die A. pterygialis medialis verläuft ganz wie in der rechten Flosse und kann bis zum 5. metazonalen Nerven verfolgt werden, wo sie in den Plexus pterygialis medialis übergeht, der von hier aus bis zum caudalen Teil der Flosse reicht. Die A. pterygialis medialis schwillt auf der Höhe der 3. bis 4. metazonalen Nerven zu einem Blutsee an, der demselben bei Embryo 27 mm, III, entspricht. Die V. pterygialis medialis stimmt mit der der rechten Flosse überein.

Von dem Plexus basilaris ventralis bestehen hier mehrere Teile. Medial von den 5. bis 3. metazonalen Nerven ist ein Stamm belegen, der sich in die V. pterygialis medialis medial von den Nerven ergießt, und dieser Stamm wird mittels eines Gefäßes zwischen den 4. und 5. metazonalen Nerven mit dem Plexus pterygialis medialis verbunden. Weiter sehen wir, wie im caudalen Teil der Flosse, caudal von dem 8. metazonalen Nerven, medial davon ein kräftig entwickeltes Gefäßnetzwerk besteht, das caudal von den Nerven in den Plexus pterygialis medialis übergeht. Die Reduktion des Plexus basilaris ventralis ist also hier nicht so weit gekommen wie in der rechten Flosse.

Embryo 32 mm, 20 (Fig. 26). Hier ist die linke Flossenanlage rekonstruiert. Man findet die Skeletanlage als eine horizontal gestellte dünne Platte gut entwickelt, von den Spinalnerven umfasst, die sich an ihrem medialen Rande in zwei Teile teilen: einen ventralen auf der Figur sichtbaren Zweig und einen dorsalen, hier nicht hervortretenden Teil. Mit diesen topographisch gut orientierenden Organen als Erkennungszeichen ist es nicht schwer, die in der Figur sichtbaren Gefäßbildungen herzuleiten. Medial von den zwei oberen metazonalen Nerven sieht man die A. subclavia, die hier die zwei Hauptgefäße der Flossenanlage abgibt. Die eine A. pterygialis medialis passiert die Spalte zwischen den 2. und 3. metazonalen Nerven und liegt sodann in dem dorsalsten Teil der Nervengabel, gleich lateral um die Nerven. Die Arterie kann als selbständiger Stamm bis zum 6. metazonalen Nerven verfolgt werden; kaudal hiervon läuft sie in ein stark entwickeltes Gefäßnetzwerk von kapillarem Typus hinein, welches teils in den Nervengabeln für die folgenden Nerven (also Plexus pterygialis medialis) und teils ventral und medial um die Nerven (also der caudale Teil des Plexus basilaris ventralis) belegen ist. Von dem ersteren dieser Netzwerke gehen eine Anzahl Zweige nach einem lateral davon, ventral vom Skelet und dorsal von den ventralen Zweigen der metazonalen Nerven liegenden, stark entwickelten Netzwerke, dem Plexus pterygialis ventro-

lateralis. Die entsprechende Vene entsteht in den ventralen Teilen des Plexus pterygialis medialis und tritt als ein gröberer und distinkter Stamm den anderen Teilen dieses Netzwerkes gegenüber. Mehr proximalwärts wird sie als einheitlicher Stamm deutlicher und liegt die ganze Zeit

Fig. 26.

Rekonstruktion von Gefässen, Nerven und Skeletanlage zu linker Flossen-
anlage bei Embryo 32 mm, 20. Von der ventralen Seite gesehen.

Vergrößerung 50:1.

ventral um die Arterie in dem ventral von dem Skelet sehr kräftig entwickelten Gefässnetzwerk, wo dieses sogar imponiert als ein grosser Gefässsee, der von mehreren Gewebebalken durchsetzt ist. Die Vene passiert die Spalte zwischen den 2. und 3. metazonalen Nerven, mehr ventral aber als die Arterie, und ergiesst sich in die V. subclavia. Medial um die Nerven liegt ein anderer mächtiger Gefässstamm, der sich auch in die V. subclavia

ergiesst, und zwar mit mehreren Zweigen, die zwischen den Nerven laufen und sowohl mit der V. pterygialis medialis als mit dem Plexus pterygialis medialis in Verbindung steht. Diese letzte Vene ist ein bei diesem Embryo bestehender Rest des Plexus basilaris ventralis, den wir bei den vorhergehenden Embryonen schon kräftig reduziert sahen.

Das zweite arterielle Hauptgefäss der Flosse, die A. pterygialis lateralis, geht von der A. subclavia auf ungefähr derselben Stelle ab wie die A. pterygialis medialis und verläuft erst medial um die zwei cranialsten metazonalen Nerven, legt sich dann den diazonalen Nerven an und passiert mit ihnen eine Einkerbung der cranialen Partie der Skeletanlage. In dieser Weise kommt die Arterie zur Ventralseite der Skeletanlage, wo sie anfänglich einheitlich verläuft, dorsal von den ventralen Teilen der metazonalen Nerven belegen, also auf dem Platze des Plexus pterygialis ventro-lateralis. Mehr distal, und zwar auf der Höhe des Zwischenraumes zwischen den 2. und 3. metazonalen Nerven mündet sie in ein grosses lateral belegenes Gefässnetzwerk, Plexus pterygialis ventro-lateralis, welches den ganzen caudalen Teil der Ventralseite der Flossenanlage aufnimmt. Dieses Netzwerk steht in Verbindung mit der A. pterygialis medialis und dem Plexus pterygialis medialis. Das venöse Blut aus dem Ausbreitungsgebiete der A. pterygialis lateralis geht nicht denselben Weg zurück, sondern wird von einem Stamme aufgenommen, V. pterygialis lateralis, welcher auf der Höhe zwischen den 3. und 4. metazonalen Nerven in die V. pterygialis medialis einläuft. Von den lateralen Teilen des Plexus pterygialis ventro-lateralis streben eine Reihe Gefässe direkt lateral fort; sie machen die erste Anlage der Aa. radialis aus.

Zum Stadium IV gehören die Präparate, welche Anlage der Hauptgefässe der freien Flosse zeigen. In den vorhergehenden Stadien ist gezeigt worden, dass die A. subclavia erst aus dem Plexus medialis dorsalis gebildet wird, danach ein Plexus axillaris arteriosus nur durch eine Segmentalarterie versorgt wird, und dass der proximale Teil der A. subclavia dieser Segmentalarterie entspricht. Distal geht die A. subclavia aus dem Plexus axillaris arteriosus hervor, und zwar auf die Art, wie sie bei Beschreibung der Embryo 25 mm. (Fig. 19) und 27 mm (Fig. 22) dargestellt ist. Die älteren Embryonen im Stadium III zeigten eine weitgehende Reduktion der Maschen im Plexus axillaris arteriosus. Beim Stadium IV ist diese Reduktion fortschreitend, und zwei neue wichtige Gefässnetz-

bildungen sind hinzugekommen, beide in den Nervengabeln gelegen, die eine, Plexus pterygialis medialis, unmittelbar in der Nervengabel selbst, die andere, Plexus pterygialis ventro-lateralis, weiter lateral. Diese Gefäßnetze hängen zusammen.

Aus den beschriebenen Rekonstruktionen geht hervor, dass die A. pterygialis medialis in den proximalen Teilen aus dem Plexus basilaris ventralis gebildet wird, und weiter distal (caudal vom Platze für den dritten metazonalen Nerven) aus dem Plexus pterygialis medialis. Im Embryo 27 mm III ist von der A. pterygialis medialis nur der Teil fertig gebildet, der medial von den Nerven liegt, und aus dem Plexus pterygialis medialis ist jetzt kein Teil so ausdifferenziert, dass er als eine selbständige Arterie imponiert. Bei der nächsten beschriebenen Flosse finden wir, dass von den im vorigen Präparate lateral von den 3.—6. metazonalen Nerven befindlichen arteriellen Gefäßmaschen jetzt alles verschwunden ist, mit Ausnahme von dem Stamme, der die A. pterygialis medialis bildet. Diese Arterie des letzten Präparates ist also aus dem Plexus pterygialis medialis so hervorgegangen, dass Teile dieser Maschen verschwinden, andere wieder stärker entwickelt werden.

Die A. pterygialis lateralis geht in den proximalen Teilen aus dem Plexus basilaris ventralis und distal aus dem Plexus pterygialis ventro-lateralis hervor. Sie ist im Embryo 27 mm III nur in dem am meisten proximalen Teil fertiggebildet. Hier ist auch der Plexus pterygialis ventro-lateralis noch nicht vollständig angelegt. Bei Embryo 32 mm 20 reicht die Arterie nur bis zum Zwischenraume zwischen den 2. und 3. metazonalen Nerven, von wo aus der Plexus pterygialis ventro-lateralis sich ausbreitet. In der linken Flosse des Embryos 30 mm ist die betreffende Arterie bis zum 3. metazonalen Nerven fertiggebildet, und dort beginnt der Plexus pterygialis ventro-lateralis sich auszubreiten. In der rechten Flosse desselben Embryos kann man der Arterie bis zum 4. metazonalen Nerven folgen. — Die

Entwicklung der Arterie ist also hier sehr leicht zu verfolgen. Man findet, wie bei Embryo 32 mm 20 das Gefäß den geringsten Entwicklungsgrad hat und in der rechten Flosse des Embryos 30 mm den vorgerücktesten. Hier ist also deutlich gezeigt, wie im letztgenannten Präparate die Arterie aus den im Embryo 32 mm 20 auf demselben Platze belegenen Gefäßnetzen hervorgegangen ist durch Wegfall einiger Gefäßmaschen und kräftigere Entwicklung anderer. Der Umstand, dass der Embryo 32 mm 20, was die A. pterygialis lateralis betrifft, weniger entwickelt ist als der Embryo 30 mm, beruht darauf, dass eine zeitliche Variation hier vorliegt, wie es im Gefäßsystem so häufig vorkommt.

Bei der Entwicklung der Venen ist früher gezeigt worden, dass aus dem Plexus medialis dorsalis eine Anzahl Segmentalvenen entstanden ist, die ihr Blut in den Plexus basilaris ventralis ergossen (Embryo 25 mm VI, Fig. 21). Durch Reduktion der Anzahl dieser segmentalen Venen ist im cranialen Teile der Flosse nur eine Vene bestehen geblieben, die V. subclavia. In sie ergiesst sich die V. pterygialis medialis, die aus den ventralen Teilen des Plexus pterygialis medialis und Plexus basilaris ventralis hervorgeht. Die V. pterygialis lateralis wird nicht früher als nur in einem relativ späten Stadium gebildet. Beim Embryo 32 mm 20 sieht man, wie sie aus der Verbindung zwischen dem Plexus pterygialis ventrolateralis und dem Plexus pterygialis medialis, hier durch die V. pterygialis medialis repräsentiert, entsteht.

Besonders beachtenswert ist, dass die Arterien und Venen aus denselben Gefäßnetzen gebildet werden, wie dies aus den speziellen Beschreibungen mehrmals hervorgeht.

Stadium V.

Zu diesem Stadium gehört Embryo 38 mm (Fig. 27). In die Rekonstruktion sind Teile der Aussenkontur der Flossenanlage mit aufgenommen worden, ebenso wie das knorpelige Skelet, woraus in der Ab-

bildung distal und lateral ein grosser Ausschnitt gemacht worden ist, um das grobmaschige Netzwerk zu demonstrieren, welches eine Fortsetzung der A. pterygialis lateralis bildet. Die Nerven fehlen in dieser Rekonstruktion. Die A. subclavia setzt ihren Weg längs dem Schultergürtel fort, in ventraler Richtung, bogenförmig in der Körperwand nach dem Herzgebiete zu. Von der A. subclavia geht die A. pterygialis lateralis aus. Sie verläuft erst medial um die cranialsten metazonalen Nerven, biegt dann lateral um und begleitet den diazonalen Nerven durch einen Knorpelkanal in der Skeletanlage, verläuft sonach auf der ventralen Oberfläche des Skelets, um distal in einen schönen netzförmigen Gefässplexus, Plexus pterygialis ventro-lateralis, einzumünden, welcher im peripherischen Teile der Flosse liegt, und wovon nur ein Teil in der Rekonstruktion gezeichnet ist. Aus diesen Maschen entstehen die Aa. radiales. Gleich nach dem Abgang der A.

Fig. 27.

**Rekonstruktion von Gefässen und Skeletanlage zu rechter Flossenanlage bei Embryo 38 mm. Von der dorsalen und medialen Seite gesehen.
Vergrösserung 30:1.**

pterygialis lateralis geht von der A. subclavia noch ein Gefäss mit rein cranio-caudaler Richtung aus. Das ist die A. pterygialis medialis, welche anfangs medial um die Nerven belegen ist, sich dann zwischen den 3. und 4. metazonalen Nerven schiebt, um sich dann lateral um die Nerven weiter caudalwärts fortzusetzen.

Die V. subclavia scheint am weitesten cranial an dem Skelet und lateral von der A. subclavia zu liegen; mehr caudal wird die Vene von der Arterie gehoben, die sich zwischen die Vene und das Skelet schiebt. am weitesten caudal kommt sie jedoch wieder an dem ventralen Teil des Schultergürtelskelets zu liegen. In die V. subclavia mündet cranial mit drei Stämmen eine kurze Vene, die wahrscheinlich die V. cutanea dorsalis pterygii ist. Die V. pterygialis medialis ist hier doppelt und liegt dicht auf den Skeletteilen, je eine von beiden Seiten der entsprechenden Arterie. Die

Venen ebenso wie die Arterie liegen in der Nervengabel und passieren auch die Spalte zwischen den 3. und 4. metazonalen Nerven. Die V. pterygialis lateralis hat ihren Ursprung in einem grossen Blutsee, der in der Rekonstruktion wiedergefunden wird (ins Bild nicht aufgenommen) und der auf der Ventralseite des Skelets in dem distalen Teile der Basale des Metapterygiums belegen ist; von da aus geht das Gefäss ganz medial, ventral vom Skelet zur Mündung in die V. pterygialis medialis. Ganz ventral in der Rekonstruktion sieht man die V. subclavia sich durch eine Anastomose mit der V. cardinalis posterior verbinden.

Fig. 28.

Injektionspräparat von der rechten Flossenanlage bei Embryo XVIII: 2,41 mm.
Vergrößerung 40:1.

Zu diesem Stadium gehören zwei injizierte Präparate, und zwar Präparat XVIII, 41 mm und XIX, 42 mm. In der Hauptsache haben diese Präparate gleichartige Verhältnisse, und nur eine Flosse des ersteren ist abgebildet worden (Fig. 28). Sowohl Arterien als auch Venen sind gut gefüllt. Das kräftig entwickelte Herz verdeckt die A. subclavia, während ihre für die Flosse bestimmten Zweige deutlich hervortreten. So sieht man, wie die A. pterygialis lateralis eine ventral gerichtete und im cranialen Teile der Flossenanlage belegene Biegung macht, um zur Ventralseite der Flosse zu kommen, wo sie später eine Streckung von medial und

cranial nach lateral und caudal hat, wobei sie nach der lateralen Seite die ganze Zeit kurze Zweige abgibt, die gleich in ein auf der Ventralseite der Flosse ausgebreitetes Gefässnetzwerk (Plexus pterygialis ventro-lateralis) münden, welches an manchen Stellen und besonders weit caudal und lateral Anlagen zu den Aa. radiales zeigt, die peripherwärts arkadenförmig anastomosieren. Die A. pterygialis medialis liegt in der Flossenbasis und hat eine cranio-caudale Richtung. Von diesem Gefässe gehen eine Reihe kurzer Zweige ab, teilweise netzförmig in beinahe ganz lateraler Richtung anastomosierend. Sie laufen in ein kräftiges, grobmaschiges Netzwerk aus (Plexus pterygialis medialis), von wo sie zur groben V. pterygialis medialis zurückkehren, die dicht neben der Arterie liegt.

Dieses fünfte Stadium wird durch den Umstand gekennzeichnet, dass die Hauptgefässe der betreffenden Flosse schon ihren bestehenden Zustand erreicht haben. Die Ähnlichkeit zwischen diesen injizierten Embryonen und Embryo 32 mm 20 ist schlagend, und zudem ist die Gleichheit zwischen den Injektionspräparaten und dem ausgewachsenen Zustande, wie er in Müllers Arbeit (146), Fig. 44, Taf. 35/36, dargestellt ist, ganz überzeugend, wenn auch in den früheren Stadien und vielleicht aus technischen Gründen der Gefässreichtum viel grösser ist als im ausgewachsenen Zustande.

Kurze Zusammenfassung der gewonnenen Resultate.

Eine kurze Zusammenfassung der Gefässentwicklung, wie sie sich in den hier mitgeteilten Stadien darstellt, zeigt, dass zu allererst zwischen der Aorta und V. cardinalis einerseits samt den Spinalnerven andererseits kapillare Spalten im Mesenchym auftreten, die sich mit der Aorta und der V. cardinalis verbinden. Aus diesen kapillaren Spalten gehen eine grosse Anzahl Gefässe hervor — bis sieben segmentale und intersegmentale Arterien wie bis vier segmentale Venen sind

beobachtet worden, die alle nach unten, zur Flossenanlage hinstreben. In einem früheren Stadium verbinden sich diese Gefässe miteinander zur Bildung eines medial um die Nerven gelegenen Plexus medialis dorsalis. Schon bevor die Segmentalarterien als selbständige Stämme auftreten, hat sich lateral um die Nerven ein längsgehendes Gefässnetzwerk, Plexus basilaris dorsalis, gebildet, in welches die jetzt zwischen den Nerven auftretenden Segmentalarterien im rechten Winkel münden. Die Anzahl der diese spätere Plexusbildung erreichenden Segmentalarterien ist geringer, als wie sie ursprünglich angelegt waren; die grösste beobachtete Zahl war vier. Während einer gewissen Entwicklungszeit leert sich der Plexus basilaris dorsalis durch oft nur eine Segmentalvene, die von den cranialsten Teilen des genannten Netzwerkes ausgeht. Gleichzeitig mit der immer stärker werdenden Entwicklung des Plexus basilaris dorsalis fängt der Plexus medialis dorsalis an zu verschwinden, und nur die Teile bleiben zurück, die jetzt die selbständigen segmentalen Arterien und Venen ausmachen. Während der Weiterentwicklung werden in der Flossenbasis medial um die Nerven eine Reihe Kapillaren angelegt, die allmählich zusammentreten und einen Plexus basilaris ventralis bilden, der sich durch quergehende, zwischen den Nerven laufende Anastomosen mit dem Plexus basilaris dorsalis verbindet. Diese Anastomosen werden also eine direkte Fortsetzung der Segmentalarterien darstellen. Nach der Entwicklung des Plexus basilaris ventralis verschwinden die früher besprochenen venösen Verbindungen zwischen dem Plexus basilaris dorsalis und der hinteren Kardinalvene, und statt dessen vereinigen sich die aus dem Plexus medialis dorsalis gebildeten, segmental belegenen Venen, drei solche sind beobachtet worden, mit dem Plexus basilaris ventralis. Die Reduktion der proximalen Teile der Segmentalgefässe geht so weiter, dass bald nur ein Gefäss vorliegt, das die Aorta mit dem Plexus basilaris dorsalis verbindet,

und ein anderes, das von dem Plexus basilaris ventralis zur hinteren Kardinalvene führt. Von den beiden genannten Gefäßnetzwerken, die zusammen mit den sie verbindenden, zwischen den Nerven gehenden Gefäßen Plexus axillaris arteriosus genannt werden, gehen zur freien Flosse netzförmig angeordnete Kapillaren ab. Diese kommen in der Gabel zu liegen, welche die Spinalnerven durch ihre jetzt vollendete Teilung in der Basis der Flossenanlage bilden. Diese Kapillaren werden sich in zwei neuauftretende Gefäßnetzwerke ordnen, eines medial in der Nervengabel selbst gelegen, Plexus pterygialis medialis, und eines lateral davon, Plexus pterygialis ventro-lateralis. Durch die Reduktion der Maschen dieser Netzwerke werden die bestehenden Gefäße entstehen, was in folgender Zusammenstellung zu sehen ist.

Die Segmentalarterien werden aus den dorsalen Teilen des Plexus medialis dorsalis gebildet.

Die Segmentalvenen gehen aus den ventralen Teilen desselben Plexus hervor.

Die A. subclavia ist proximal aus einer Segmentalarterie entstanden, danach aus einem Glied im Plexus basilaris dorsalis, dann aus einem zwischen den Nerven verlaufenden Stamme (ein Teil der distalen Partie einer Segmentalarterie) und schliesslich weit distal aus dem Plexus basilaris ventralis.

Die V. subclavia geht proximal aus einer Segmentalvene hervor, distal aus dem Plexus basilaris ventralis.

Die A. pterygialis medialis entsteht proximal aus dem Plexus basilaris ventralis, distal aus dem Plexus pterygialis medialis.

Die V. pterygialis medialis wird aus denselben Plexusbildungen wie die Arterie gebildet.

Die A. pterygialis lateralis entwickelt sich proximal aus dem Plexus basilaris ventralis und distal aus dem Plexus pterygialis ventro-lateralis.

Die V. pterygialis lateralis entsteht aus den Stämmen, die den Plexus pterygialis ventro-lateralis mit dem Plexus pterygialis medialis vereinigen.

Die Aa. radiales werden aus dem Plexus pterygialis ventro-lateralis gebildet.

Die gute Übereinstimmung zwischen dem, was von den Gefässverhältnissen der geschnittenen Serien der Embryonen beobachtet werden kann und dem, was das Injektionsverfahren zeigt, muss als Beweis für die Zuverlässigkeit der Methoden angesehen werden. Der hier vorliegende Maschenreichtum in den Gefässnetzen bedingt, dass die Details des einen Präparates denjenigen im anderen nicht ganz gleichen; wir haben also eine grosse Variationsmöglichkeit.

Die Entwicklung der Gefässe für die vorderen Extremitäten ist an das Vorkommen einer Anzahl typischer Plexusbildungen gebunden. Diese Gefässnetzwerke sind in ihrer Zeitfolge nacheinander vom Centrum zur Peripherie angelegt. Als Bestandteile dieser Plexusbildungen, von denen jede ihre genau bestimmte, topographische Lage hat, liegen mehrere ventrale Zweige der Segmentalgefässe vor. Durch eine allmählich vom Centrum zur Peripherie gehende Reduktion der Maschen des einen Netzwerkes nach dem anderen entstehen die bestehenden Gefässe.

Von grosser Wichtigkeit ist der Hinweis darauf, dass diese Gefässnetzwerke das Gewebe niemals diffus durchsetzen. Sie liegen auf bestimmten, topographisch lokalisierten Stellen, wo später die einheitlichen Gefässstämme auftreten, und lassen die Gebiete frei, welche später von jetzt noch nicht gebildeten Muskeln, Nerven, Skeletteilen und ähnlichem eingenommen werden.

In der Gefäßentwicklung bei *Squalus acanthias* können folgende Hauptsachen als durch diese Arbeit bewiesen festgesetzt werden:

1. Die Flossenanlage wird ursprünglich von mehreren Segmentalgefäßen versorgt.
2. Die Gefäße gehen aus bestimmten, topographisch lokalisierten Gefäßnetzwerken hervor, die in loco angelegt werden und die nacheinander in bestimmter Ordnung auftreten.
3. Wenn das Gefäß in einem bestimmten Gebiete eine bestimmte Entwicklung erreicht hat, verschwindet das in derselben Gegend befindliche Netzwerk, abgesehen von den Maschen desselben, welche der Entwicklung der Zweige vom Hauptgefäße dienen sollen.
4. Die Entstehung der Variationen ist an diese ursprünglichen Netzwerke gebunden. Die Variationen treten also sehr früh in der Entwicklung auf.

Von der Entstehung der Variationen.

Aus den beschriebenen Stadien lassen sich eine Reihe Schlussfolgerungen ziehen, die nicht aus der oben mitgeteilten zusammenfassenden Schilderung der Gefäßentwicklung hervorgehen. Zur Übersicht wird hier eine Tabelle aufgestellt, die die Segmente zeigt, von denen die zur Extremitätenanlage gehenden Arterien entspringen.

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass die Arterien für die vordere Flossenanlage im allgemeinen aus einem der Segmente 10 bis 14 entspringen. Leider sind in einem Teil der Schnittserien die cranialen Teile des Präparates nicht mit aufgenommen, so dass die Segmente nicht gezählt werden konnten. Letzteres wäre beim Embryo 18 mm 2 von besonderem Interesse gewesen, welcher nach der einen Seite sieben zur Extremitätenanlage strebende Arterien aufweist.

Stadium	Embryo	Seite	10	11	12	13	14
II	20 mm, 8	rechte	H ¹⁾	I	I	—	—
	" "	linke	H	—	I	I	—
II	20 mm, 13	rechte	—	I	H	I	—
	" "	linke	—	I	H	I	—
II	23 mm, 6	rechte	—	I	H	I	—
	" "	linke	—	I	H	I	—
II	24 mm, b	rechte	—	I	H	—	—
	" "	linke	—	I	H	—	—
II	19 mm, a	linke	—	I	I	I	Sp. ²⁾
II	20 mm, 3	rechte	—	I	I	I	—
	" "	linke	I	I	I	I	—
II	20 mm	rechte	I	H	I	I	Sp.
	" "	linke	I	H	I	I	I
II	23 mm, 11	rechte	—	I	I	I	—
	" "	linke	—	I	I	I	—
II	18 mm	linke	I	I	I	I	I
II	24 mm	linke	—	I	I	—	—
II	22 mm ³⁾	rechte	—	H	I	—	—
	" "	linke	—	H	I	I	—
II	24 mm, a ³⁾	rechte	—	I	H	—	—
	" "	linke	—	H	I	—	—
III	23 mm, 10	rechte	I	H	H	—	—
	" "	linke	I	H	H	I	—
III	25 mm	rechte	H	—	—	—	—
	" "	linke	H	—	—	—	—
III	26 mm ³⁾	rechte	—	H	—	—	—
	" "	linke	—	H	—	—	—
III	30 mm ³⁾	rechte	H	—	—	—	—
	" "	linke	H	—	—	—	—
IV	27 mm, a	rechte	—	H	—	—	—
	" "	linke	—	H	—	—	—
IV	27 mm, b ³⁾	rechte	H	—	—	—	—
	" "	linke	H	—	—	—	—
IV	32 mm, 19 ³⁾	rechte	—	H	—	—	—
	" "	linke	—	H	—	—	—

Diese Tabelle zeigt im Vergleich mit der soeben dargestellten kurzen Zusammenfassung über die Gefässentwickelung.

¹⁾ Die mit H bezeichneten Gefässe sind mit Rücksicht auf die Dicke des Gefässes als Hauptgefässe der Flossenanlage zu betrachten.

²⁾ Sp. bedeutet, dass nur Spuren des betreffenden Gefässes wiederzufinden sind.

³⁾ Dieser Embryo ist in der speziellen Beschreibung nicht aufgenommen, da die Gefässverhältnisse anderen schon beschriebenen Embryonen gleichen.

lung, wie die Variationen im ausgewachsenen Stadium während der Entwicklung entstehen. In einem Teil der hier mitgeteilten Fälle kann es bis fünf Entstehungsmöglichkeiten für die Arterien geben, in anderen wiederum haben sich die Verhältnisse beim untersuchten Exemplare dahin gestaltet, dass nur zwei oder drei Möglichkeiten bleiben. In frühen Stadien, wo mehrere Gefässe zur Extremitätenanlage laufen, kann sich wahrscheinlich jedes beliebige von ihnen zum Hauptgefäss der Flosse ausbilden, während die übrigen verschwinden, und hier können also Umstände eingreifen und verschiedene Variationen schaffen. Der Plexus medialis dorsalis spielt bei deren Entstehung wahrscheinlich keine oder nur eine geringe Rolle, und zwar weil dieser Plexus in einem so frühen Stadium zurückgeht. Der Plexus basilaris dorsalis hingegen ist bei Entstehung von peripherischen Variationen von grösster Wichtigkeit, d. h. im distalen Verlaufe der A. subclavia. Die Entstehung der Variationen kann man sich hier im Stadium II denken, wo die zur Extremitätenanlage gehenden Arterien lateral um die Nerven vermittelt einer langgestreckten Anastomosenkette von Gefässen verbunden sind. Folgt man der Gefässentwicklung, so müssen die proximal darum belegenen Teile der Segmentalarterien mit Ausnahme eines Gefässes, das später die A. subclavia wird, verschwinden. Durch die Bildung des Plexus axillaris arteriosus sind für die Blutwellen wieder mehrere Möglichkeiten geschaffen. Sie können sich entweder in caudaler oder cranialer Richtung in den Maschen vorwärts arbeiten oder aber auch diese Wege verlassen, die Nerven im selben Segmente wieder kreuzen, ebenso wie die proximale Portion des Gefässes, um in den Plexus basilaris ventralis zu münden. Die hier gebrachten Rekonstruktionen zeigen, dass in einem früheren Stadium mehrere Gefässe zwischen den Nerven die beiden netzförmigen Längsanastomosen miteinander verbinden. Von diesen Gefässen verschwinden alle mit einer

Ausnahme. Dieses zurückbleibende Gefäss kann in seiner Lage, im Verhältnisse zum ausgebildeten proximalen Teile des Hauptgefässes, ganz bedeutend wechseln, was am besten aus Fig. 17 hervorgeht (Embryo 23 mm 10). Hier liegen vier in den Plexus basilaris dorsalis verlaufende Segmentalarterien vor. Von diesem Plexus gehen nicht weniger als neun zwischen den Nerven verlaufende und dieselben kreuzende Gefässe zur medialen Längsanastomose ab, welche wahrscheinlich alle als zurückgebliebene distale Reste schon fortgefallener proximaler Teile ebenso vieler Segmentalarterien aufzufassen sind. Bei der fortschreitenden Reduktion der Glieder im Plexus axillaris arteriosus bleibt nur eine Arterie zurück, die die beiden, zu beiden Seiten der Nerven liegenden Längsstämme verbindet. Je nachdem, welches Gefäss gegebenenfalls zurückbleibt, wird dem peripheren Teile des Gefässes die topographische Lage bestimmt, wodurch sich also eine grosse Variationsmöglichkeit ergibt.

Aus der Tabelle ist auch zu schliessen, dass das am häufigsten repräsentierte Gefäss die 11. Segmentalarterie ist, 28 Fälle, und in mehreren Fällen 13 mal, ist sie deutlich als Hauptgefäss der Extremitätenanlage aufgetreten. Auch die 12. Segmentalarterie kommt besonders oft vor, 23 Fälle, und scheint nicht selten das grösste der Gefässe zu sein, 14 mal, das heisst das Hauptgefäss der Flosse. Weniger oft, in 15 Fällen, hat die 13. Arterie vorgelegen, und bei keinem Falle ist von ihr gesagt, sie hätte als Hauptgefäss der Flossenanlage imponiert. In ungefähr ebenso viel Fällen, 14 mal, ist die Arterie des 10. Segmentes repräsentiert und erweist sich in nicht weniger als 8 Fällen als Hauptgefäss der Flosse. Von der 14. Segmentalarterie hat man in einigen Fällen nur Spuren gefunden. Es erscheint im höchsten Grade wahrscheinlich, dass dieses schon in diesem frühen Stadium als Hauptgefäss der Extremitätenanlage auftretende Gefäss auch später dasselbe sein wird und die Blutversorgung der Flosse übernimmt in Form

des proximalen Teiles der A. subclavia. Vergleicht man diese Tabelle mit dem, was E. Müller (61) Seite 537 mitteilt, so überrascht der Unterschied, der sich in Anbetracht der Angaben über die ausgewachsenen Exemplare und Embryonen geltend macht. Dieser Unterschied beruht darauf, dass E. Müller, wie er mir mündlich gesagt hat, beim Zählen der Segmente die spino-occipitalen Nerven nicht mit berücksichtigt hat, was jedoch hier in dieser Darstellung geschehen ist. Bei Embryonen zwischen 16—27 mm kommen drei spino-occipitale Nerven vor, später nur zwei, welche Anzahl im ausgewachsenen Zustande beibehalten ist [Müller (147)]. Wenn diese letztere Ziffer zu der Zahl Müllers hinzugelegt wird, und so das Verhältnis der A. subclavia zu den Nerven beim erwachsenen Exemplare angegeben wird, so wird die beste Übereinstimmung erzielt. Dann zeigt es sich, dass sowohl bei den Embryonen als auch den Ausgewachsenen die 10., 11. und 12. Segmentalarterie am meisten repräsentiert sind.

Vergleich zwischen den in dieser Arbeit gewonnenen Resultaten und den Erfahrungen früherer Forscher.

Es ist nun besonders wichtig einen Vergleich anzustellen zwischen den früher über die Gefäßentwicklung der Plagiostomen erschienenen Arbeiten und meinen Angaben. Es zeigt sich dann, dass Dohrn (27, 28), Parker (151) und Hochstätter (81) Unrecht haben, wenn sie annehmen, dass das Flossengefäß nur von einer Segmentalarterie herkommt, während sich die Ansicht Molliers (137, 139) und Müllers (143, 145, 146) bestätigt, dass mehrere Segmentalarterien sich zur Flossenanlage begeben. Mollier hat netzförmige Gefäßgeflechte gefunden; er deutet aber seine Bilder derart, dass er annimmt, diese netzförmigen Bildungen kämen bei „stärkerer Konzentration der Flossenbasis“ sekundär hin-

zu. Bei Vergleich mit Müllers Arbeiten findet man hauptsächlich Übereinstimmung, während sich in verschiedenen Detailfragen ungleiche Auffassungen geltend machen. Müller meint, drei oder vier, vielleicht auch mehr Segmentalarterien beziehen sich auf die vordere Extremitätenanlage. In meiner Arbeit sind mehrere Male fünf solche nachgewiesen, in einem Falle sieht man sogar Reste von sieben Segmentalgefässen. Die von mir nachgewiesenen Teile eines Plexus medialis dorsalis werden von Müller nicht genannt. Die Entstehung des Plexus basilaris dorsalis, Plexus basilaris ventralis und Plexus axillaris arteriosus betreffend haben meine Untersuchungen bloss in allen Teilen Müllers Beobachtungen bestätigt. Die von ihm genannten Längsstämme, welche sich in einem relativ späten Stadium im Plexus axillaris arteriosus entwickeln sollen, habe ich nicht finden können. Sie müssten dem Plexus pterygialis medialis und den peripheren ventralen Gefässnetzen, Plexus pterygialis ventro-lateralis entsprechen. Vergleicht man Müllers Seite 426 zitierte Zusammenfassung der Netzwerke, aus denen die verschiedenen Gefässe hervorgingen, und meine Darstellung davon Seite 477, so findet man eine Reihe Verschiedenheiten. Müller sagt, die A. subclavia sei aus einer Segmentalarterie und einem Teile des Plexus basilaris dorsalis gebildet. Ich habe aber gezeigt, dass sie ausserdem aus einem zwischen den Nerven gelegenen Stamm und aus dem Plexus basilaris ventralis hervorgeht. Dieser distale Teil der A. subclavia scheint auch im ausgewachsenen Zustande in Müllers (146) Fig. 39 und 40, Taf. 33/34, medial um die Nerven zu liegen. Müller spricht sich nicht näher über die Abstammung der A. und V. pterygialis medialis aus, sondern sagt nur, dass sie aus Längsstämmen im Plexus axillaris arteriosus kommen. Diese Gefässe entstehen indessen aus dem Plexus basilaris ventralis proximal und distal aus dem Plexus pterygialis medialis. A. und V. pterygialis lateralis gehen nach Müller aus

den Längsstämmen in den ventralen Gefäßnetzen hervor. Diese dürften meinem Plexus pterygialis ventro-lateralis entsprechen und folglich stimmen die beiden Angaben hier überein. Ebenso verhält es sich mit den peripheren Aa. radiales.

Die fragliche Gefäßentwicklung bei Amphibien betreffend gibt es nur eine, von Hochstätter (81) herstammende Angabe, welche sagt, dass ursprünglich nur ein Segmentalgefäß die vordere Extremitätenanlage bei Triton und Salamandra versorgt. Da es sich zeigt, dass Hochstätters Angaben über diesen Punkt bei anderen Tieren fehlerhaft sind, muss diese Erklärung mit grosser Vorsicht aufgenommen werden. Neue Untersuchungen sind hier notwendig.

Über Untersuchungen an Reptilien liegen Angaben von verschiedenen Seiten vor. Mackay (120) und Hochstätter (74, 77, 82) haben nie mehr als ein Gefäß zur vorderen Extremität bei verschiedenen Reptilienembryonen gefunden, während Mollier (140), Müller (143) und E. Svensson (189) das Vorhandensein mehrerer Segmentalarterien innerhalb dieses Gebietes nachwiesen. Am vollständigsten ist E. Svenssons Beschreibung dieser Gefäßentwicklung. Er zeigt, dass Hochstätter die frühen Stadien der Gefäßentwicklung nicht gesehen hat, und erklärt so, dass dieser Forscher nie mehr als ein Segmentalgefäß gefunden hat. Svensson zeigt, dass mehrere Segmentalarterien zur vorderen Extremitätenanlage Beziehung haben und dass diese Arterien untereinander Anastomosen eingehen, so dass ein grobes Gefäßnetzwerk entsteht. Er beschreibt einen Plexus axillaris arteriosus, welcher doch nicht mit dem bei dem Dornhai vorkommenden homolog ist. Einzelne Teile der beiden Gefäßnetze sind jedoch homolog, nämlich die Segmentalarterien. Die von Svensson beschriebenen medialen und lateralen Längsstämme aber sind nicht mit den medialen und lateralen Längsanastomosen des Dornhais homolog. Bei Prüfung der Figuren 3, 4, 5, 6 und 7, Taf. 34/35

in Svenssons Arbeit findet man zwischen der Aorta und den Spinalnerven ein Netzwerk, welches von bis zu drei Segmentalarterien, in diesen vorkommenden Gefässinseln und einem medial von den Nerven belegenen Längsstamme gebildet ist. Dieses Netzwerk muss nach meiner Definition als Plexus medialis dorsalis bezeichnet werden. Der soeben angeführte Längsstamm wird von Svensson der mediale Längsstamm genannt und bildet einen Teil von seinem Plexus axillaris arteriosus. Bei Squalus entsteht die mediale Längsanastomose später in der Entwicklung und erst dann, wenn die Segmentalgefässe sich lateral um die Nerven mittels einer lateralen Längsanastomose vereinigt haben. Aus dieser Längsanastomose gehen Gefässe hervor, die zwischen die Nerven dringen und die später von einer medialen Längsanastomose medial um die Nerven verbunden werden. Svenssons medialer Längsstamm bei Lacerta ist also mit Teilen vom Plexus medialis dorsalis bei Squalus homolog, und die mediale Längsanastomose bei Squalus findet bei Lacerta keine Übereinstimmung. Der bei Lacerta vorkommende laterale Längsstamm kommt später, wenn die Spinalnerven an der Basis der Extremitätenanlage sich in dorsale und ventrale Zweige teilen, in der Nervengabel zu liegen, und kann also nicht mit der lateralen Längsanastomose beim Dornhai homologisiert werden. Dieses letzte Gefäss liegt nämlich immer dorsal von der Stelle, wo die Spinalnerven sich gabeln. Svensson zeigt weiter, wie sich die A. subclavia bei Lacerta aus den von ihm beschriebenen Gefässnetzen entwickelt. Die A. subclavia ist demgemäss nur in ihren cranialsten Teilen bei den beiden Tieren homolog.

Bei Vögeln verläuft die A. subclavia nach Sabatier (174), Mackay (120) u. a. ventral um den N. vagus und die vordere Hohlvene; bei anderen Wirbeltieren verläuft sie dorsal von diesen Bildungen. Die A. subclavia der Vögel ist also nicht mit der der übrigen Wirbeltiere homolog. Mackay (120), Hoch-

stätter (74, 77, 78), Sabin (176), Rabl (160, 161), Evans (36) u. a. haben aber gezeigt, dass ursprünglich in der Ontogenie die A. subclavia mit der bei anderen Wirbeltierembryonen vorkommenden homolog ist, das heisst, sie liegt dorsal von dem N. vagus und der vorderen Hohlvene. Erst sekundär und später in der Entwicklung entsteht der vor dem N. vagus und der vorderen Hohlvene liegende Stamm. Man kann also in der frühen Ontogenie nach homologen Gefäßbildungen forschen. — Die Ansichten über die Gefäßentwicklung der Flügel der Vögel sind auch geteilt gewesen. Mackay (120), Hochstätter (74, 77, 78) und Sabin (176) haben nie mehr als eine Segmentarterie zur Flügelanlage gefunden, und zwar weil sie nur ältere Embryonen durchforscht haben. Rabl (160, 161), Müller (144) und Evans (36), die jüngere Embryonen studierten, haben mehrere Segmentarterien zur Flügelanlage entdeckt. Evans hat die Resultate der von Rabl ausgeführten Untersuchungen nicht nur bestätigt, sondern auch erweitert; deswegen können die Ergebnisse der beiden Forscher bei dieser Vergleichung zusammengenommen werden. Evans (36) fand, dass bei Hühner- und Entenembryonen die Somatopleura der Sitz der Kapillaren war, schon bevor ein Teil von ihm sich zur Bildung der Extremitätenanlage hob. Von einem kleinen Kapillarplexus im Winkel zwischen dem Ductus Cuvierii und der hinteren Kardinalvene gelegen, wachsen Kapillaren zur frühesten Extremitätenanlage nach unten, und diese Kapillarkette wird später mit der Aorta durch die von da auswachsenden Endothelknospen kapillarer Natur in Verbindung gebracht. Auf diese Weise entstehen bis zu 10 oder 11 Subclaviae, von denen die meisten nicht segmental liegen; auch später in der Entwicklung fand Evans oft Gefässe, die nicht segmental liegen. Evans unterscheidet fünf Entwicklungsstadien der Vogelsubclavia. Das erste Stadium, welches Evans beschreibt, zeigt einen primären kapillaren

Plexus ohne Segmentalanordnung. Die Kapillaren sind hier unmittelbar lateral von der Aorta gelegen (Fig. 5, 9, 10), an derselben Stelle, wo ich in meinem Stadium I kapillare Spalten finde. Evans aber hat dieses Stadium bedeutend deutlicher als irgend ein anderer gesehen. Evans' zweites Stadium zeigt mehrere segmentale Subclaviae, die untereinander Verbindungen eingehen, die mit den Arterien ein deutliches Netzwerk bilden, das vollkommen homolog mit (doch aber viel deutlicher entwickelt) dem Plexus medialis dorsalis beim Dornhai ist. Wir finden also auf demselben Platze bei Plagiostomen, Reptilien und Vögeln ähnliche Netzwerke, die homolog sind. Evans' Untersuchungen liefern einen der stärksten Stützpunkte für die Richtigkeit der Annahme der Konstanz dieses lateral von der Aorta und medial von den Nerven gelegenen Netzwerkes. — Die spätere, kompliziertere Flügelgefässentwicklung, welche bei den Vögeln von derjenigen anderer Tiere abweicht, ist in diesem Zusammenhange von geringerem Interesse.

Müllers (144) Studien über die Ontogenie der Flügelarterien der Pinguine haben gezeigt, dass ursprünglich drei Segmentalarterien zur Flügelanlage führen. Diese Arterien, in welchen Inselbildungen vorkommen, verbinden sich medial von den Spinalnerven mittels eines Längsstammes. Wie aus Fig. 9, 10, 11, Taf. 27/28 und Fig. 14, Taf. 29/30, hervorgeht, bilden die Segmentalarterien, ihre Inselbildungen und der Längsstamm ein medial von den Nerven belegenes Gefässnetz, welches mit dem bei Reptilien und mit dem Plexus medialis dorsalis des Dornhaies homolog ist. Von dem Längsstamme ziehen drei Arterien quer vor und über den ventralen Nerven zur lateralen Seite derselben, wo sie sich durch Anastomosen verbinden, die einen lateralen Längsstamm bilden. Somit ist ein Plexus axillaris arteriosus entstanden, der eine grosse Ähnlichkeit mit dem bei Lacerta- und Haiembryonen zeigt. Bei den beiden letztgenannten Embryonen laufen die quergehenden Arterien zwischen den

Nerven, bei den Pinguinembryonen aber oberhalb desselben, was darauf beruht, dass die ventralen Nerven bei dem Pinguin sich in kaudaler Richtung entwickeln. Dazu kommt, dass der laterale Längsstamm bei den Pinguinembryonen in der Nervengabel gelegen ist. Hieraus folgt, dass der laterale Längsstamm bei den hier genannten Tieren und damit auch der Plexus axillaris arteriosus nicht homolog sind.

Man findet also bei Pinguinembryonen, dass die allgemeine Anordnung der frühen Gefässbildungen die grösste Ähnlichkeit mit derjenigen beim Dornhai zeigt, und zwar sind Teile der Gefässbildungen homolog, nämlich die Segmentalarterien und die Gefässnetze zwischen der Aorta und den Spinalnerven.

Die Gefässentwicklung der Mammalia ist bei verschiedenen Arten von mehreren Autoren studiert worden. Um die Arbeiten besser überblicken zu können, sind sie hier in den verschiedenen Ordnungen der Säugetierklasse besprochen.

Hochstätter (79) hat bei Echidnaembryonen mehrere Segmentalarterien mit vorderen Zweigen innerhalb des Gebietes der vorderen Extremitätenanlage gefunden, aber bloss ein Gefäss, welches in die Armanlage hineingeht. Er meint deshalb, nur eine Segmentalarterie nehme an der Bildung des Armgefässes teil und dies in Übereinstimmung mit der Ansicht, die er für diesen Punkt bei allen seinen untersuchten Tieren verlicht.

Grosser (58) untersuchte Chiropteraembryonen von 4,75 bis 13 mm und konnte nie mehr als eine Segmentalarterie finden.

Die Angaben bei Kaninchenembryonen divergieren. Zuckerkandl (206) fand nur eine Segmentalarterie zur vorderen Extremität. de Vriese (25, 26) hat Gefässnetzwerke gefunden, während Evans (36) nebst Gefässnetzwerken auch zwei bis drei primitive Aa. subclaviae nachweisen konnte. Die Verschiedenheit der Angaben beruht teils darauf, dass Zuckerkandl ältere Embryonen untersuchte (sein jüngstes war

Lacerta vorkommenden homolog ist. Einzelne Teile desselben können mit Teilen der Gefässnetze bei Squalus verglichen werden. So entspricht der mediale Längsstamm bei Homo dem eben medial von den Nerven liegenden Teile des Plexus medialis dorsalis beim Dornhai. Das, was vorher beim Vergleich zwischen den Verhältnissen bei Lacerta und Pinguin gesagt ist, gilt auch hier, wenn man die Verhältnisse bei Homo und Pinguinen vergleicht. Die lateralen und medialen Längsstämme sind also bei diesen Tieren homolog, nicht aber die Gefässe, die diese Bildungen vereinigen.

Die Variabilität der A. subclavia beim Menschen zeigt sich unter anderem darin, dass sie verschiedenen Segmenten angehören kann, und findet man sie in dem 6., 7. und 9. Segmente. Fügt man diese Angaben dem Faktum bei, dass bei einer Affenart, einem Tiere, das vom vergleichend-anatomischen Gesichtspunkte dem Menschen nahe steht, eine A. subclavia im 8. Segmente vorgefunden wurde, so findet man, dass die A. subclavia beim Menschen wenigstens aus drei, vielleicht vier Segmenten hervorgehen kann. Werden diese Verhältnisse auf einen Embryo bezogen, so erhält man ein Bild, welches einem gewissen Stadium der Gefässbilder der weissen Maus, Vögel, Reptilien und Selachiern im grossen ganzen gleicht.

Wie Müller schon hervorgehoben hat, darf die weitere Entwicklung der verschiedenen Teile des Plexus axillaris arteriosus beim Menschen nicht mit derjenigen beim Dornhai homologisiert werden; die allgemeine Form und Anordnung sind jedoch in beiden Fällen dieselben. In beiden Fällen entwickeln sich die bestehenden Gefässe aus groben Gefässnetzwerken, die an topographisch bestimmten Stellen gelegen sind; diese Gefässnetzwerke sind beim Dornhai ungeheuer viel kräftiger entwickelt als bei Homo.

Es zeigt sich also, dass für die allgemeine Anlage der Gefässe der vorderen Extremitäten bei Repräsentanten der ver-

schiedenen Vertebratenklassen (die Amphibien müssen ausgenommen werden, da sie nicht näher untersucht sind) grosse Ähnlichkeiten vorhanden sind. So sehen wir, dass bei allen näher untersuchten Tieren ursprünglich mehrere segmentale Arterien zur Extremitätenanlage vorliegen, welche in gewisser Beziehung typische, in den verschiedenen Tierklassen vergleichbare Verbindungen miteinander eingehen, so dass die A. subclavia bei sämtlichen Vertebraten scheinbar in ihrer Entwicklung ein grobmaschiges Gefässnetzwerkstadium durchlaufen muss.

Aus dem eben Gesagten geht hervor, dass folgende Gefässe zur vorderen Extremitätenanlage bei den verschiedenen Tieren homolog sind. Die Segmentalarterien bei Squalus, Lacerta, Pinguinen, Vögeln, weisser Maus und Menschen; Teile von dem Plexus medialis dorsalis bei Squalus, mit dem medialen Längsstamm bei Lacerta, Pinguinen, weisser Maus und Menschen; der laterale Längsstamm bei Lacerta, Pinguinen, weisser Maus und Menschen; der Plexus axillaris arteriosus bei Lacerta und Menschen.

Was wiederum die Details in der Gefässentwicklung und besonders den später auftretenden Gefässen betrifft, hat man kein Recht dazu, all die verschiedenen Gefässnetzwerke bei verschiedenen Vertebratenklassen miteinander zu vergleichen. So können die peripherischen Gefässe, die A. pterygialis medialis und lateralis nicht mit Gefässen anderer Vertebratenklassen verglichen werden. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Haiflosse ihren ganz besonderen Bau hat, bei dem die verschiedenen Elemente sich mit Bildungen in den Extremitäten der Tetrapoden nicht homologisieren lassen. Auch in der peripheren Gefässentwicklung sehen wir also einen Stützpunkt der Auffassung, welche sagt, dass die Tetrapodextremität nicht aus der Selachierflosse hergeleitet werden kann.

Kritische Prüfung der Ansichten gewisser Forscher und der jetzt vorhandenen Auffassungen von der Entwicklung der A. subclavia.

Die im Anfang gebrachte geschichtliche Übersicht, die mit Absicht ganz objektiv gehalten ist, dürfte nun an manchen Stellen durch eine passende, kritische Prüfung zu komplettieren sein.

Ein Teil der Literatur der frühesten Anlage der intraembryonalen Gefässe und ihrer Histomechanik ist in der geschichtlichen Übersicht angeführt, doch gestreift, da dieser Stoff eigentlich nur die Grenze meiner Arbeit berührt. Da mir alle Voraussetzungen fehlen, die mich berechtigen, auf eine nähere Kritik dieser Arbeiten einzugehen, die mit teilweise hochgradig entwickelter Technik durchgeführt sind und in so starkem Gegensatz zueinander stehen, so halte ich es für ungerechtfertigt, ihr Für und Wider zu erwägen. Die Arbeiten Rückerts (170) und Rückert und Molliers (173), an welche sich die meinige in gewisser Beziehung als direkte Fortsetzung anschliesst, sind also nicht ohne weiteres gutzuheissen, was aus der obigen Darstellung hervorgeht. Doch scheinen sämtliche dort angeführte Autoren einig darin zu sein, dass das Endresultat der allerersten intraembryonalen Gefässanlage ein Netzwerk kapillarer Gefässe sei, und dies Stadium ist es gerade, wo meine Arbeit eingreift, um die Frage der späteren Gefässentwicklung zu lösen. Es sind auch bloss die Arbeiten, welche Entwicklungszeiten später als dieses erste Stadium behandeln, die Gegenstand meiner Prüfung werden können.

Aeby-Baaders Theorie, auch von W. Krause und Henle vertreten, hat, wie mehrere Autoren zeigten, in hohem Grade modifiziert werden müssen. Bei der hiergegen gerichteten Kritik haben verschiedene Forscher über das Ziel geschossen und erklären, dass Netzwerke nie in der Gefässentwicklung

vorkommen. Nun zeigt sich aber mit besonders grosser Deutlichkeit und besonders durch die modernen Injektionsarbeiten, dass Netzwerke die ursprünglichen Gefässformen sind. Diese Netzwerke durchsetzen das Gewebe doch niemals diffus; es ist nicht, wie Aeby und Baader sagen, „ein indifferentes Netzwerk“, sondern diese Netzwerke treten an den Stellen der werdenden Gefässe auf und lassen immer die Plätze frei, auf denen später Muskeln, Nerven, Skeletanlage und ähnliches auftreten soll.

Bei einem Bericht über die bestehenden Auffassungen von der Anlage der Gefässe der vorderen Extremitäten spielt also diese ursprüngliche Netztheorie keine weitere und grössere Rolle, sondern zwei Hauptansichten hierüber liegen eigentlich vor, wobei Ruge, Gegenbaur, Zuckerkandl, Hochstätter, Elze u. a. die eine verfechten, während de Vriese, Müller, Evans, Göppert, E. Svensson, Mannerts-Smith u. a. die andere vertreten.

Da die Vertreter der einen Auffassung, die selbst ontogenetische Untersuchungen ausgeführt haben, im allgemeinen ein Material gebrauchten, welches die frühesten Entwicklungsstadien schon durchlaufen hatte, kann ein Teil ihrer Arbeiten schon von Anfang an als widerlegt ausgesondert werden, sobald es die Beurteilung der Angaben über die frühesten Gefässanlagen gilt, welche diese Autoren nie beobachtet haben. Dies gilt von den Arbeiten Ruges (166), Zuckerkandls (206, 207) und Hochstätters (74, 75, 77, 78, 82). Diese Aussonderung ist um so berechtigter, als später Arbeiten hinzukommen, welche in früherem Stadium das Vorhandensein von Gefässen und Gefässverbindungen nachweisen, welche die eben genannten Forscher nicht sehen konnten, da ihr Material über diese Stadien schon hinaus war. Das ist also die Erklärung dafür, dass die Arbeiten des grossen Gefässmorphologen Hochstätter in dieser Beziehung von weniger grossem Wert sind.

So kann als bewiesen festgestellt werden, dass bei Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugetieren mehrere Segmentalarterien zur Versorgung der Extremitätenanlage gehören. Weiter müssen mehrere, innerhalb der genannten Vertebratenklassen vorkommende, bestimmt lokalisierte Verbindungen zwischen ihren Segmentalgefässen als faktisch beobachtet bezeichnet werden, woraus also ein grobes Gefässnetzwerk entsteht, dessen Maschen im Verhältnis zu den Nerven, Muskeln und Skeletteilen eine genaue topographische Lage haben. Auch wenn also das Hauptsächliche der Auffassung Ruges, Zuckerkandls, Hochstätters und Elzes schon bewiesenermassen unrichtig ist, so hat man sich doch mit einer Reihe Details auseinander zu setzen.

Gegen die Ansicht Zuckerkandls, Hochstätters und Elzes, dass die auch von ihnen beobachteten peripheren Plexusbildungen bei der centralen Zunahme der Hauptgefässe peripher verschoben würden, will ich einen, aus meinem eigenen Material gewonnenen Gegenbeweis liefern. Ohne weiteres ist doch klar, dass der beim Dornhai am frühesten auftretende Plexus medialis dorsalis, medial um die Nerven belegen, unmöglich durch periphere Verschiebung den Grund zu dem sich lateral um die Nerven ausbreitenden Plexus basilaris dorsalis legen kann, ebensowenig wie letzterer verschoben, den Platz des noch später medial um die Nerven in der Flossenbasis auftretenden Plexus basilaris ventralis einnehmen kann. Wie aus dieser Arbeit ersichtlich, ist statt dessen klar, dass bei der Entwicklung der Gefässe in einem Stadium vor den gröberen Stämmen Gefässnetzwerke gebildet werden, aus deren Maschen die grossen Gefässstämme hervorgehen. Dies gilt von den Selachiern, und es ist schon erwähnt worden, dass ähnliche Beispiele aus Arbeiten über die Gefässentwicklung der Reptilien, Vögel und Säugetiere entnommen werden können.

Besonders bemerkenswert ist Hochstätters (70) Dar-

stellung des *Echidna*-Embryos Nr. 40, wo er sagt, das 7. Segmentalarterienpaar sei kräftiger als die übrigen und gehe in die Extremitätenanlage, bildet demnach also die *A. subclavia*, welche er bei ausgewachsenen Exemplaren immer vom 8. Segmente herkommen findet. *Hochstätter* hat hier also mehrere Segmentalgefäße gesehen, stellt jedoch in Abrede, dass sie etwas mit der Bildung der *A. subclavia* zu tun haben könnten.

Wie schon früher erwähnt ist, hat *Elze* behauptet, dass, wenn kapillare Gefäße stark mit Blut gefüllt und also lakunenartig aufgetrieben sind, das rund herum liegende Mesoderm verdickt würde, wodurch die Kapillaren das Aussehen bekämen, als hätten sie dicke Wände, und man sie folglich für Arterien nehmen könnte. Gegen diesen Einwand kann hervorgehoben werden, dass es im frühesten Stadium keineswegs möglich oder notwendig ist, auf Grund des Wandbestandes Arterien, Venen und Kapillaren zu unterscheiden. Alle Gefäße sind anfänglich gleich einfach angelegt und unterscheiden sich nur durch ihre Lage zu den grossen Hauptstämmen, d. h. ob sie von der Aorta ausgehen, respektive in die *V. cardinalis* einmünden. Im Gegensatz zur Ansicht *Elzes* und *Hochstätters* ist es hingegen immer als günstiger Zufall angesehen worden, wenn die Gefäße ordentlich mit Blutkörperchen gefüllt waren, weil dadurch immer mehr Gefäße der Beobachtung zugänglich wurden. *Evans* (35) hebt das besonders hervor, wenn er bei Besprechung von *Elzes* Kritik sagt: „Certain it is that just such specimens are best suited to follow carefully the finer vessels, nor do I believe that the distention of the capillaries thus produced has altered gravely the appearance of the vessel-wall or neighborhood from what it may be in life.“

Elzes Meinung, dass die Teile des kapillaren Plexus, welche in der Handplatte liegen, auch für immer der Hand angehören müssen, ist schon besprochen, und ebenfalls, dass

sie unmöglich an der Bildung der Armarterien beteiligt sein können. Bei Beschreibung des Menschenembryos 7 mm sagt Elze (32) auf Seite 463: „Kurz nach dem Durchtritt durch den Plexus löst sie (= A. subclavia) sich in ein reich verzweigtes Kapillarnetz auf, dessen proximaler Teil noch im Gebiete der ventralen Nervenanlage liegt. Auf die Extremität bezogen liegt das Netz in der Handplatte.“ Aus dieser Schilderung, mit Elzes eben angeführter Ansicht verglichen, muss natürlich gefolgert werden, dass ein Teil der ventralen Nervenanlage innerhalb der Handplatte liegt und nach Elzes Darstellung wären also schon beim 7 mm Menschenembryo einige der Handnerven ausgebildet. Das kann Elze wohl selbst nicht meinen, aber wenn in dieser Beziehung kein Unterschied zwischen Nerven und Gefässen gemacht wird, so wird das angeführte Verhältnis die Konsequenz von Elzes Darstellung. Evans' (35) Kritik hierüber ist schon auf Seite 407 erwähnt.

Auf gewissen Stellen spricht Elze mit voller Anerkennung von kapillaren Netzwerken, während er auf anderen von ihrem Vorhandensein einfach absieht. So sagt er (32) Seite 460: „Nirgends ist bisher im Körper des Embryos die Netzform bei der Anlage der Arterien beobachtet worden.“ Abgesehen davon, dass Elze sich da sichtlich selbst widerspricht, leugnet er auch mit grösster Ruhe die faktischen, ihm wohlbekannten Beweise, die gerade das Vorkommen solcher Netze zeigen. Weiter meint er, dass die gewöhnlich angewandten Untersuchungsmethoden — Durcharbeiten der Schnittserien, Rekonstruktionen und Injektionen an lebenden Embryonen — das Studium direkt an lebenden Embryonen nicht entbehrlich machen. Nun geht nicht daraus hervor, welche Art Embryonen Elze im lebenden Zustande studiert hat und auch nicht, von welcher Grösse diese Embryonen waren. Ich selbst habe nur mit lebenden Forellen- (12 mm und grössere) und Haiembryonen (14 mm und grössere) gearbeitet, und mich haben die ausser-

ordentlich schönen und leicht beobachtbaren Gefässverhältnisse der lebendigen Föten überrascht, wo bei jüngeren Embryonen die Netzform überwiegend war, während bei den älteren die fertig gebildeten Hauptstämme hervortraten, peripher in grobmaschige Netzwerke übergehend. Da ich keinerlei Serieuntersuchungen an lebenden Embryonen ausgeführt habe, wollte ich diese Verhältnisse hier nur erwähnen, weil sie so ausserordentlich leicht zu kontrollieren sind und besonders überzeugende Bilder geben. Elze's Behauptung, dass kapillare Gefässnetzwerke im frühen embryonalen Entwicklungsstadium bei Anamnia nicht vorkommen, ist durch diese Arbeit vollständig umgeworfen und seine diesbezüglichen Angaben müssen als wertlos betrachtet werden, da ja das Vorkommen von Gefässnetzwerken bei *Squalus* überzeugend bewiesen worden ist.

Fast alle Forscher, welche sich über die Untersuchungen von de Vriese ausgesprochen haben, finden, dass die Fixierung ihrer Präparate so schlecht gewesen sei, dass die Gefässwände derselben grösstenteils zerstört waren. Ihre ziemlich schematischen Abbildungen zeigen in Hohlräumen liegende Nerven, welche sie als Produkte zusammenfliessender, perineuraler Gefässnetzwerke auffasste. Der schlechte Zustand, in dem ihre Präparate sich befanden, macht es, dass man ganz natürlicherweise ihren Angaben keinen grösseren Wert beimessen kann, wenn sie da Verhältnisse beschreibt, die sie scheinbar teilweise nicht gesehen hat.

Elze's kritische Deutung kommt der Wahrheit wohl ziemlich nahe, wenn er ihre *Lacunes vasculo-nerveuses* als postmortale Schrumpfhänomene ansieht. Evans (38) zeigt jedoch, dass Injektionen an lebenden Säugetierembryonen ihre Auffassung teilweise bestätigt haben, gibt aber seiner Meinung Ausdruck, dass der schlechte Zustand ihrer Embryonen das Recht gibt, die von ihr beschriebenen Kapillaren als Perineuralräume anzunehmen. Göppert macht dieselben

Bemerkungen über die Präparate und sieht ihre Auffassung als fehlerhaft an, denn die neben den Nerven liegenden Gefässnetze haben mit der Versorgung der im Wachsen begriffenen Nerven zu tun und dürfen nicht als Anlage der später entwickelten Hauptgefässstämme angesehen werden; in dieser Kritik wird diese Auffassung jedoch nicht bindend begründet. H. Rabl (161) und Manners-Smith nehmen de Vrieses Untersuchungen ohne Einwand an, Müller nimmt keine Rücksicht auf das geringwertige Material, sondern scheint grosses Gewicht gerade auf die Erklärungen zu legen, die über das Hervorgehen der Gefässe aus langgestreckten Kapillarnetzwerken, welche sogar vor den Nerven angelegt sind, gegeben wird. Festgestellt dürfte jedoch werden, dass, obgleich sich de Vrieses Auffassung im wesentlichen als richtig erwiesen hat (Müller, H. Rabl, Evans, Manners-Smith u. a.), sie in ihrer früher erwähnten Arbeit nicht auf Fakta gegründet ist, die unwidersprochen blieben; und so kann ihr deshalb nicht entscheidende Bedeutung zugemessen werden.

Dass Müllers Auffassung von der Gefässentwicklung richtig ist, bestätigen eine Reihe Forscher (H. Rabl, Evans, E. Svensson, Manners-Smith u. a.), deren Arbeitsergebnisse mit denen Müllers übereinstimmen. Die Hypothesen, welche letzterer benutzte, um volles Verständnis für diese Entwicklung zu finden, wurden durch andere bestätigt. Die Stadien, welche den von Müller beschriebenen vorangehen, sind besonders durch Evans' Injektionsuntersuchungen veranschaulicht worden.

Die schon früher (Seite 406) referierten Einwände Göpperts gegen die Deutung des Plexus axillaris arteriosus verdienen eine besondere Behandlung. Die einfache und reine Erklärung, welche diese Auffassung über die Entstehung der Variationen gibt, muss scheinbar vor allen anderen, die verwirrt erscheinen, einen grossen Vorrang besitzen, besonders da

es sich gezeigt hat, dass bisher keine so nachhaltige Kritik dagegen gerichtet werden konnte, um ihr die volle Berechtigung entziehen zu können, wozu noch kommt, dass sie vielmehr noch weitere stützende Beweise erhalten hat. Dass die Variationsbildung auf einen rein ontogenetischen Prozess begrenzt wird, ist eigentlich ein Fortschritt, da man sich hier an vollkommen klare und fassbare Entwicklungsserien halten kann und nicht zu mehr oder weniger gekünstelten Hypothesen zu greifen braucht, um eine Erklärung für die gefundenen Verhältnisse zu finden. Auch lassen sich sehr gut Vergleiche zwischen den verschiedenen Tierklassen anstellen, und zwar gerade in bezug auf die ontogenetischen Untersuchungen. Wichtiger ist Göpperts Einwand, das Ausgangsstadium wäre zweifellos eine sehr vereinfachte Kopie der Wirklichkeit, indem auf mehreren Stellen beobachtete, von Müller als Gefäßnetz beschriebene Bilder als einfache Stämme wiedergegeben sind. Göppert hat hier die Darstellung missverstanden. Das Ausgangsstadium (11,7 mm Homoembryo) ist ohne Zweifel direkt nach der Natur wiedergegeben, was aus der absoluten Übereinstimmung zwischen Müllers (142) Rekonstruktion und einer von mir (190) später an derselben Extremitätenanlage ausgeführten hervorgeht. Die einfachen Stämme bilden nur Glieder eines Gefäßnetzes, und weiter besteht ein Teil der mehr peripheren Gefäße aus kapillaren Bahnen; etwas anderes kann auch aus Müllers Darstellung nicht entnommen werden. Nun entgegnet Göppert, dass das Ausgangsstadium, welches durchlaufen werden müsste, keineswegs als solches sichergestellt sei. Dieser Einwand scheint ganz richtig zu sein, und ich schliesse mich ihm gerne an. Aber es ist ja nicht notwendig, dass während der Entwicklung eines jeden Exemplares alle im Stadium 11,7 mm vorliegenden Stämme einmal vorhanden sein müssen. Ebenso Müller wie auch G. Svensson und Wetterdal (190) haben mehrere Arme von

menschlichen Embryonen beschrieben, bei denen nur Teile dieses Plexuswerkes vorlagen. Daran ist festzuhalten, dass das Stadium einmal gefunden ist und dass kein Stadium beschrieben ist, wo Gefäße vorkommen, welche sich nicht hier einrangieren liessen, und dass sich alle Variationen an erwachsenen Individuen mit diesem Stadium als Ausgangspunkt erklären lassen. — Weiter hat sich Göppert gegen die Deutung der die Nervengeflechte perforierenden Arterien gewandt, die Müller als Reste der Segmentalarterien ansieht. Diese Auffassung wird jedoch durch sowohl ontogenetische als auch phylogenetische Untersuchungen gestützt. Einer der besten Stützpunkte wird durch Vergleich ähnlicher Bilder bei *Lacerta* gewonnen (E. Svensson), die in kontinuierlichen Entwicklungsserien zeigen, wie man ohne weiteres die ursprüngliche Art eines jeden Gefässes ablesen kann. Göppert hat für seine Opposition keine reellen Gründe anführen können, und prüft man seine eigene Arbeit, so findet man dort Bilder, die auffallend mit denjenigen Müllers und E. Svenssons übereinstimmen und die folglich mit Grund als Beweis dafür angeführt werden können, wie berechtigt die Annahme ist, die quergehenden Zweige im Plexus axillaris arteriosus als Segmentalarterien anzunehmen. Göpperts (66) Arbeit ist in Wirklichkeit eine sogar ins Detail gehende Bestätigung von Müllers Ansichten, während ihn seine Schlussfolgerung zum Gegner Müllers macht. Bemerkenswert ist, dass Göppert es nicht für dienlich angesehen hat, die von ihm (66) beschriebenen Gefässnetzwerke mit denjenigen Müllers zu vergleichen. Hätte er das getan, so hätte er nicht umhin gekonnt, die Übereinstimmung zwischen den beiden Arbeiten in vielen Punkten zu sehen. Dann hätte er auch die Namen benutzen können, welche von Müller schon vorgeschlagen waren, statt schon früher beschriebene und bekannte Gefässbahnen mit neuen Namen zu belegen und dadurch seine Darstellung schwerer verständlich zu machen.

Evans' auf Seite 408 zitierten Einwand gegen Müllers Auffassung des Plexus axillaris arteriosus kann keine grössere Bedeutung beigemessen werden, besonders da er sich nicht auf vorgebrachte Beweise stützt. Es muss klar erscheinen, dass der Übergang zwischen einem kapillaren Netzwerke, dessen Maschen auch Evans eine bestimmte topographische Lage zuspricht, und dem Zustande, in dem nur ein Gefäss in Form des Hauptgefässes der Extremitätenanlage vorliegt, als Stadium repräsentiert werden kann, bei dem aus den kapillaren Gefässen mehrere Stämme hervorgegangen sind, die also dieselbe topographische Lage der früheren Netzwerke haben. Dieses Stadium hat Müller beschrieben und darüber die umstrittene Erklärung abgegeben, welche abgesehen von seinen eigenen Arbeiten auch, wie schon gesagt, durch E. Svensson und Göppert gestützt werden. Über das konstante Vorhandensein des Plexus axillaris arteriosus bei Homo kann man sich schwer äussern, da zu wenige Homoexemplare aus diesem frühen und wichtigen Stadium gefunden sind. Der Vergleich mit Variationen Ausgewachsener zeigt mit Bestimmtheit, dass wenigstens Teile des Plexus axillaris arteriosus immer vorkommen, ebenso die vergleichenden anatomischen Schlussfolgerungen, die man nach den vorgelegten Untersuchungen für die ganze Vertebratenserie zu ziehen berechtigt sein muss. Evans' Untersuchungen haben noch frühere Stadien ans Licht gebracht, als die von anderen gefundenen. Das ganze System segmentaler und intersegmentaler von der Aorta ausgehender Gefässe, die gleich lateral um die Aorta, durch zahlreiche Anastomosen zu einem reichlichen Netzwerke verbunden werden, bildet sichtlich ein Vorstadium der Entwicklungsperiode, die von Mollier, Müller, Rabl u. a. beschrieben ist, wo mehrere Segmentalarterien die Extremitätenanlage versorgen, und wo folglich mehrere der frühesten Bahnen schon verschwunden sind. Durch Evans Untersuchungen hat Baader-Aebys

ursprüngliche Auffassung eine scheinbare Stütze erhalten; jedoch muss hervorgehoben werden, dass die Gefässnetzwerke niemals überall diffus ausgebreitet sind, sondern nur da vorliegen, wo später grössere Gefässe sich entwickeln werden. So kommen nie Gefässnetzwerke innerhalb des Gebietes vor, wo später Nerven, Muskeln oder Skeletteile angelegt werden, ein Umstand, der von Müller, Evans und Bremer (20) u. a. stark hervorgehoben wird.

Sind im vorhergehenden Arbeiten behandelt worden, in denen die Forscher durch wesentlich ontogenetische Untersuchungen die Frage über die Gefässentwicklung und das Entstehen der Variationen haben lösen wollen, so gilt es, noch einen Teil der Arbeiten zu prüfen, die versuchen, durch Zusammenstellung vergleichender anatomischer Fakta oder durch das Variationsstudium an ausgewachsenen Tierexemplaren die Lösung derselben Frage zu gewinnen.

Verschiedene Forscher, welche Untersuchungen an ausgewachsenen Menschenarmen vorgenommen haben oder vergleichende anatomische Zusammenstellungen machten, haben sich eines grossen Fehlers schuldig gemacht, indem sie Gefässe mit einem und demselben Namen belegten, die gewiss auf demselben Platze, aber nicht im selben Verhältnis zum Nerven liegen. Ein entsprechendes Beispiel hierfür mag folgen. Studiert man in Bayers Arbeit (18) die Figuren 3 und 4, die Oberarmgefässe zwei verschiedener Affenarten betreffen, so sieht man, wie in beiden Fällen eine tiefe und eine äussere Oberarmarterie und eine deutliche Medianusschlinge vorliegen. Das äussere Gefäss hat Bayer in beiden Fällen *A. brachialis superficialis* genannt, obgleich es in beiden Fällen im Verhältnis zu den Nerven grosse Verschiedenartigkeit zeigt. Im einen Falle entspringt das äussere Gefäss der *A. axillaris*, bevor sie die Medianusschlinge passiert hat, und muss also nach Müllers Nomenklatur *A. brachialis superficialis superior* benannt werden.

Im anderen Falle entspringt das Gefäss der A. brachialis weit nach unten am Oberarm, also nachdem das Hauptgefäss des Armes die Medianusschlinge passiert hat, und entspricht deshalb Müllers A. brachialis superficialis inferior. Also nur der distale Teil des äusseren Gefässes kann in beiden Fällen derselbe sein, während die proximalen Teile aus zwei verschiedenen Gefässen bestehen. Auch kann man sich nicht denken, dass die beiden Gefässe aus demselben Gefässe allein durch verschiedene Zunahme gewisser Gefässpartien hervorgehen können, wie eine Reihe Autoren annehmen, da ja das erstere vor der Medianusschlinge liegt, letzteres, wenn man sich seinen Ursprung proximal verschoben denkt, hinter der Medianusschlinge liegen muss. Ähnliche Fehler sind, ausser von einer grossen Anzahl älterer Autoren, die bei ihrer Gefässbeschreibung das Verhältnis der Arterien zu den Nerven nicht erwähnen (Cuvier, Stannius, Meckel, C. F. Th. Krause, Barkow u. a.), auch von anderen begangen worden, welche vom „hohen Ursprunge“ der A. radialis respektive A. ulnaris sprechen (Hyrtl, Duvernoy u. a.). Wie notwendig das Beobachten der Gefässlage zu den Nerven ist, haben Ruge, Zuckerkandl, E. Schwalbe, Müller u. a. besonders stark betont. E. Schwalbes Benennung des Gefässes, welches früher unter dem Namen „hochentspringende A. radialis“ bekannt war, scheint am meisten adäquat zu sein. Er nennt sie nämlich „A. brachialis superficialis, die in die A. radialis übergeht“. Den Auffassungen Theiles (196), W. Krauses (114), Grubers (59, 60, 61), Ruges (166, 167) u. a., dass die Variationen durch abnorme Entwicklung der normalen Anastomosen entstehen sollen, haben spätere Forscher nicht ganz beipflichten können, wenigstens nicht in dem der ursprünglichen Deutung zukommenden Sinne. Das dürfte nämlich jetzt voll bewiesen sein, dass die Variationsbildung in einem sehr frühen Stadium vor sich geht (bei Homo

ungefähr vor 16 mm), bevor also das Gefäß seinen definitiven Zustand erreicht hat. Die dann entstehenden Variationen müssen die Anastomosen benutzen, die sich zu dieser Zeit zwischen den verschiedenen Gefässanlagen befinden, mit anderen Worten Maschen in den verschiedenen Gefässnetzwerken, die in dieser Zeit nachgewiesen sind. Die Variationsbildung scheint also ein rein ontogenetischer Prozess zu sein, eine Auffassung, die von Göppert (62) als unannehmbar vor langer Zeit zurückgewiesen wurde. Es hat sich gezeigt, dass eine Variation keine isolierte Erscheinung ist, sondern ein Teil eines bestimmten Gliedes, dessen Anfang und Ende sehr wechseln kann. Ein grosser Teil der bei Homo vorkommenden Varietäten finden sich bei dem einen oder anderen Tier als Norm. Die Erklärung dafür, dass ein und dasselbe Gefäß bei verschiedenen Tieren zuweilen als Norm oder auch als Varietät auftreten kann, liegt wohl darin, dass der Plexus axillaris arteriosus der verschiedenen Tiere in der Hauptsache so gleichförmig gebaut ist. Die Atavismen, die bei Homo in diesem Gebiete oft nachgewiesen sind, lassen sich am besten darauf zurückführen, dass der Plexus axillaris arteriosus der verschiedenen Säugetiere demjenigen des Homo so sehr ähnlich ist.

Ergebnisse.

In der hier vorliegenden Arbeit sind Beweise für die Richtigkeit folgender Punkte geliefert worden:

Bei *Squalus acanthias* gehen die Arterien und Venen zu den vorderen Extremitäten aus Netzwerken hervor.

Diese Netzwerke werden in loco gebildet.

Keine periphere Verschiebung der Netzwerke findet statt.

Während eines gewissen Stadiums der Entwicklung gehen mehrere segmentale Arterien zu den bei der Flossenbasis be-

liegenden Gefäßnetzwerken, ebenso wie mehrere segmentale Venen von denselben führen.

Ähnliche Netzwerke ebenso wie mehrere segmentale Gefäße findet man bei allen sorgfältig untersuchten Vertebratenklassen wieder.

Vergleiche lassen sich zwischen den Hauptzügen der Gefäßentwicklung bei den verschiedenen Vertebratenklassen anstellen.

Nun ist gezeigt, dass die Gefäße zu einem ganzen Ausbreitungsgebiete bei *Squalus acanthias* aus Netzwerken hervorgehen. Ähnliche Netzwerke habe ich in mehreren Ausbreitungsgebieten, besonders in den injizierten Präparaten gefunden. Solche Netzwerke liegen auch bei Forellenembryonen vor. Hierauf gestützt müsste man das Recht haben, den Satz dahin zu generalisieren, dass bei Fischen die Gefäße aus Netzwerken gebildet werden. Da Fische Anamnier sind, erweist sich Elze's Behauptung, dass die Gefäße bei Anamniern nicht wie bei den Amnioten aus Netzwerken gebildet werden, als unrichtig.

Literaturverzeichnis.

1. Aebly, Chr., Der Bau des menschlichen Körpers mit besonderer Rücksicht auf seine morphologische und physiologische Bedeutung. Leipzig 1871.
2. Aschoff, A., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Arterien beim menschlichen Embryo. Morph. Arbeit. Bd. 2. Heft 2.
3. Baader, A., Über die Varietäten der Arterien des Menschen und ihre morphologische Bedeutung. Inaug.-Diss. Bern. 1866.
4. Backman, G., Über Inselbildungen im Gefäßsystem. Anat. Hefte. Heft 114. Bd. 38. 1908.
5. v. Baer, K. E., Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtungen und Reflexionen. Teil 1. Königsberg 1828.
6. Derselbe, Über das Gefäßsystem des Brautfisches. Nova Acta. Acad. Caes.-Leop. Carol. T. 17. 1835.
7. Derselbe, Über die Geflechte, in welche sich einige grössere Schlagadern der Säugetiere früh auflösen. Mém. prés. à l'Académie impér. d. sc. à St. Pétersbourg. T. 2. 1835.
8. Balfour, T. M., A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. Journ. of Anat. and Physiol. 10—12. 1876—1878.
9. Barkow, J. C. L., Anat.-phys. Untersuchungen vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. Meckels Archiv. 1829.
10. Bartels, P., Über eine Ösenbildung der Arteria recurrens radialis für den Nervus radialis profundus, kombiniert mit anderen Abnormalitäten. Anat. Hefte. Heft 47. Bd. 15. 1900.
11. Bartholdy, K., Die Arterien der Nerven. Morph. Arbeit. Bd. 7. 1897.
12. Bateson, W., Materials for the Study of Variation treated with especial regard to Discontinuity in the origin of Species. London 1894.
13. Bayer, L., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Oberarmarterien. Morph. Jahrb. Bd. 19. 1893.
14. Bluntschli, H., Die Arteria femoralis und ihre Äste bei den niederen catarrhinen Affen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Ibid. Bd. 36. 1906.
15. Derselbe, Varietäten der Arteria profunda femoris und der Arteria circumflexa femoris medialis des Menschen. Ibid. Bd. 37. 1907.

16. Braus, H., Über die Rami ventrales der vorderen Spinalnerven einiger Selachier. Inaug.-Diss. Jena. 1892.
17. Derselbe, Über die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. Ein Beitrag zur Gliedmassenfrage. Jenaische Zeitschr. Bd. 31. 1898.
18. Derselbe, Über die Extremitäten der Selachier. Ergänzungsheft zu Bd. 14 Anat. Anz. 1898.
19. Derselbe, Beiträge zur Entwicklung der Muskulatur und peripheren Nervensystems der Selachier. II. Die paarigen Gliedmassen. Morph. Jahrb. Bd. 27. 1899.
20. Bremer, The Development of the Aorta and Aortic Arches in Rabbits. Americ. Journ. Vol. 8. Nr. 2. 1912.
21. Brodersen, Nerven und Arterien des Armes. Anat. Anz. Bd. 43. Nr. 6—7. 1913.
22. Carazzi, Sul sistema arterioso di Selache maxima e di altri Squalidi (Acanthias vulgaris etc.). Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
23. Carlsson, A., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Schwimmvögel. Bidrag t. K. Svenska Vet. Akad. Handl. 9. III. 1884.
24. de Vriese, B., Développement morphologique des artères. Traité d'anatomie humaine.
25. Dieselbe, Recherches sur l'évolution des vaisseaux sanguins des membres chez l'homme. Arch. d. Biol. T. 18. 1902.
26. Dieselbe, Über die Entwicklung der Extremitätenarterien bei den Säugetieren. Ergänzungsheft zu Bd. 21. Anat. Anz. 1902.
27. Dohrn, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Bd. 6. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. 1884.
28. Derselbe, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Bd. 15. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitteil. aus d. Zool. Station zu Neapel. Bd. 9. 1889.
29. Duvernoy, L., Die Entwicklung und Klassifikation der Arterienanomalien der oberen Extremität. Inaug.-Diss. Moskau. 1875.
30. Eichholz, Morphology of Limb Arteries in Vertebrates. Journ. of Anat. Vol. 27. 1893.
31. Eisler, P., Das Gefäß- und periphere Nervensystem des Gorilla. Halle a. S. 1890.
32. Elze, C., Beschreibung eines menschlichen Embryos von ca. 7 mm grösster Länge, unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Entwicklung der Extremitätenarterien und etc. Anat. Hefte. Heft 106. 1907.
33. Derselbe, Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. Arch. f. mikr. Anat. Juni 1913.
- 34a. Derselbe, Entwickeln sich die Blutgefäßsstämme aus „netzförmigen Anlagen“ unter dem Einflusse der mechanischen Faktoren des Blutstromes? Ergänzungsheft zu Bd. 44. Anat. Anz. 1913.
- 34b. Derselbe, Studien zur allgemeinen Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 92. Heft 3. 1919.

74. Hochstätter, F., Über den Ursprung der A. subclavia der Vögel. Ibid. Bd. 16. 1890.
75. Derselbe, Über die Entwicklung der A. vertebralis beim Kaninchen etc. Ibid. Bd. 16. 1890.
76. Derselbe, Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmassen des Menschen und der Säugetiere, nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Endäste der Aorta abdominalis. Ibid. Bd. 16. 1890.
77. Derselbe, Über die Entwicklung der Extremitätsvenen bei den Amnioten. Ibid. Bd. 17. 1891.
78. Derselbe, Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems. Ergebn. d. Anat. u. Entw.-Gesch. Bd. I. 1891.
79. Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems der Monotremen. Jenaische Denkschr. 5. 1896.
80. Derselbe, Über Varietäten der Aortenbogen, Aortenwurzeln und der von ihnen entspringenden Arterien bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. 29. 1901.
81. Derselbe, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems. In O. Hertwigs Handbuch d. vergleich. und experiment. Entw.-Lehre d. Wirbeltiere. Bd. 3. 1901—03.
82. Derselbe, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Krokodile. In Voelzkow: Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—05. Bd. 4. 1906.
83. Hoffmann, C. K., Über die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefäße bei Hai-Embryonen (*Acanthias vulgaris*). Anat. Anz. Bd. 7. 1892.
84. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei den Selachiern. Morph. Jahrb. Bd. 19. 1893.
85. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. I. Ibid. Bd. 24. 1896.
86. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. II. Ibid. Bd. 25. 1897.
87. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. III. Ibid. Bd. 27. 1899.
88. Huxley, Contribution to Morphology. Ichtyopsida Nr. 1. Proc. of the zool. Soc. of London. P. I. 1876.
89. Hyrtl, J., Med. Jahrbücher des K. K. österreich. Staates. Bd. 29. 1839.
90. Derselbe, Das arterielle Gefäßsystem der Monotremen. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Bd. 5. Wien 1853.
91. Derselbe, Das arterielle Gefäßsystem der Edentaten. Ibid. Bd. 5. Wien 1854.
92. Derselbe, Das arterielle Gefäßsystem der Rochen. Ibid. Bd. 15. Wien 1858.
93. Derselbe, Das arterielle Gefäßsystem der Rochen. Wien. Sitzber. Bd. 25. 1859.

94. Hyrtl, J., Neue Wundernetze und Geflechte bei Vögeln und Säugtieren. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Bd. 22. Wien 1864.
95. Derselbe, *Cryptobranchus japonicus*. Schediasuma anatomicum. Vindobonae 1865.
96. Derselbe, Lehrbuch der systematischen Anatomie. 1878.
97. Janosik, J., Sur les vaisseaux sanguins et le nerfs des membres supérieurs chez l'homme et chez quelques autres animaux. Arch. bohein. de medicin. T. 4. Prague 1891.
98. Derselbe, Zwei junge menschliche Embryonen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 30.
99. Jeidell, H., A Note on the Source and Character of the Early Blood-Vessels of the Kidney. Anat. Record. Vol. 5. Nr. 2. 1911.
100. Jullien, J., Note sur l'appareil circulatoire de l'*Aptenodonta patagonica*. Bull. de la Soc. phil. de Paris. Série 7. T. 2. 1878.
101. Jägerroos, B. H., Findet im Chorion junger menschlicher Eier eine Blutgefäß- und Blutbildung statt? Arch. f. mikr. Anat. Bd. 82. 1913.
102. Katschenko, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. Bd. 3. 1888.
103. Kaufmann, Fr., Die Varietäten der Nerven des Plexus brachialis. Inaug.-Diss. Giessen. 1864.
104. Kaufmann-Wolf, M., Embryologische und anatomische Beiträge zur Hyperdactylie (Houdanhuhn). Morph. Jahrb. Bd. 38. 1908.
105. Keibel, F., Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. I. Morph. Arbeit. Bd. 3. 1893.
106. Derselbe, Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. II. Ibid. Bd. 5. 1895.
107. Derselbe, Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Schweines. Jena 1897.
108. Derselbe, Das biogenetische Grundgesetz und die Cenogenese. Ergebn. d. Anat. und Entw.-Gesch. Bd. 7. 1897.
109. Derselbe und C. Elze, Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen. Jena 1908.
110. Derselbe und Mall, Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. 1911.
111. Knowler, H. M. E., A New and Sensitive Method of Injecting the Vessels of Small Embryos etc., under the Microscope. Anat. Record. Vol. 2. 1908.
112. Derselbe, Effects of early Removal of the Heart and Arrest of the Circulation on the Development of Frog Embryos. Anat. Record. Nr. 7.
113. Krause, C. F. Th., Handbuch der menschlichen Anatomie. 1838.
114. Krause, W., In Henle: Handbuch der systematischen Anatomie des Menschen. Bd. 3. 1876.
115. Langer, Varietät der A. brachialis. Zeitschr. d. Wiener Ärzte. Mai 1851.

116. Leboucq, Diskussion gelegentlich des Vortrages E. Zuckerkandls. *Ergänzungsheft zu Bd. 8. Anat. Anz.* 1893.
117. Loeb, J., Über die Entwicklung von Fischembryonen ohne Kreislauf. *Pflügers Arch. f. d. ges. Phys.* Bd. 54.
118. Macalister, The Morphology of the Arterial System in Man. *Journ. of Anat. and Phys.* Vol. 20. 1886.
119. Mackay, J. G., The Arterial System of Vertebrates homologically considered. *Memoirs and Memoranda in Anatomy.* Vol. 1. 1889.
120. Derselbe, The Development of the branchial arterial Arches in Birds, with special Reference to the Origin of the Subclavians and Carotids. *Phil. Trans. R. Soc. London.* Vol. 179. 1889.
121. Derselbe, The Arterial System of the Chamaelon. *Memoirs and Memoranda in Anatomy.* Vol. 1. 1889.
122. Mall, F. P., On the Development of the Blood-Vessels of the Brain in the Human Embryo. *Americ. Journ. of Anat.* Vol. 4. 1904.
123. Derselbe, A Human Embryo 26 Days old. *Journ. of Morph.* Vol. 5.
124. Manners-Smith, T., The Limb Arteries of Primates. *Journ. of Anat. and Phys.* April 1910.
125. Derselbe, The Limb Arteries of Primates. *Ibid.* Oct. 1910.
126. Derselbe, The Limb Arteries of Primates. *Ibid.* Jan. 1912.
127. Mayer, P., Über die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. *Mitteil. aus d. zool. Station zu Neapel.* Bd. 7. 1887.
128. Derselbe, Über Eigentümlichkeiten in den Kreislaufsorganen der Selachier. *Ibid.* Bd. 8. 1888.
129. McWhorter and Whipple, The Development of the Blastoderm of the Chick in Vitro. *Anat. Record.* Vol. 6. 1912.
130. Meckel, J. F., Über den regelwidrigen Verlauf der Armpulsader. *Deutsch. Arch. f. Physiol.* Bd. 2. 1816.
131. Derselbe, System der vergleichenden Anatomie. *Meckels Arch.* Teil 5. 1831.
132. Mehnert, E., Die individuelle Variation des Wirbeltierembryo. Eine Zusammenstellung. *Morph. Arbeit.* Bd. 5. Heft 2. 1895.
133. Derselbe, Kainogenese: Eine gesetzmässige Abänderung der embryonalen Entfaltung infolge von erblicher Übertragung in der Phylogenese erworbener Eigentümlichkeiten. *Ibid.* Bd. 7. 1897.
134. Miller, A. M. and J. C. McWhorter, Experiments on the Development of Blood-Vessels in the Area Pellucida and Embryonic Body of the Chick. *Anat. Record.* Vol. 8. Nr. 4. 1914.
135. Minot, C. S., Die Entstehung des Angioblastes und die Entwicklung des Blutes. In *Keibel-Malls Handb. d. Entw.-Gesch. des Menschen.* Bd. 2. 1911.
136. Mivart, G., Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Consideration on the Nature and Homologues of Vertebrate Limbs. *Trans. zool. Soc. of London.* Vol. 10. 1877.

137. Mollier, S., Zur Entwicklung der Selachierextremitäten. Anat. Anz. Bd. 7. 1892.
138. Derselbe, Über die Entwicklung der fünfzehigen Extremität. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Physiol. München. Heft 1. 1894.
139. Derselbe, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichtopterygium. Anat. Hefte. Bd. 3. 1894.
140. Derselbe, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Chiropterygium. Ibid. Bd. 5. 1895.
141. Müller, E., Studien über den Ursprung der Gefäßmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888.
142. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Gefäßsystems. I. Die Armarterien des Menschen. Anat. Hefte. Heft 71. Bd. 22. 1903.
143. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Gefäßsystems. II. Die Armarterien der Säugetiere. Ibid. Heft 81. Bd. 27. 1904.
144. Derselbe, Beiträge zur Morphologie des Gefäßsystems. III. Zur Kenntnis der Flügelarterien der Pinguine. Ibid. Heft 107. Bd. 35. 1908.
145. Derselbe, Om den morfologiska riktningen i anatomierna jämte ett bidrag till extremiteternas morfologi hos ryggradsdjuren. Hygiea 1908.
146. Derselbe, Die Brustflosse der Selachier. Anat. Hefte. Heft 118. Bd. 39. 1909.
147. Derselbe, Untersuchungen über die Muskeln und Nerven der Brustflosse und der Körperwand bei *Acanthias vulgaris*. Ibid. Heft 129. Bd. 43. 1911.
148. Derselbe, Lärobok i ryggradsdjurens jämförande anatomi. Stockholm 1916.
149. Oppel, A., Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren. Jena 1891.
150. Parker, T. J., On the venous System of the Skate. Trans. New. Zeal. Int. Vol. 13. 1881.
151. Derselbe, On the Blood-Vessels of *Mustelus antarcticus*: a Contribution to the Morphology of the vascular System in the Vertebrata. Phil. Trans. of the R. Soc. of London. Vol. 177. 1887.
152. Peter, K., Über individuelle Variabilität in der tierischen Entwicklung. Verh. Deutsch. Naturf. u. Ärzte. Breslau 1904.
153. Derselbe, Untersuchungen über individuelle Variationen in der tierischen Entwicklung. Sitz.-Ber. K. Preuss. Akad. d. Wiss. Bd. 40. 1905.
154. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über individuelle Variation in der tierischen Entwicklung. Arch. f. Entw.-Mech. der Organismen. Bd. 27. Heft 2. 1909.
155. Pitzorno, Ricerche di Morphologia Comparata sopra le Arterie Succlavie ed Ascellare Selaci. Monitore Zool. Italiano. A. 16. 1905.
156. Popoff, Die Dottersackgefäße des Huhnes. Wiesbaden, 1894.
157. Quain, R., The Anatomy of the Arteries of the Human Body. London 1844.

158. Rabl, C., Über die Entwicklung des Venensystems der Selachier. Festschr. zu Leukart. Leipzig 1892.
159. Derselbe, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 70. 1901.
160. Rabl, H., Die erste Anlage der Arterien der vorderen Extremitäten bei den Vögeln. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 69. 1906.
161. Derselbe, Die Entwicklung der Arterien der vorderen Extremitäten bei der Ente. Ergänzungsheft zu Bd. 29. Anat. Anz. 1906.
162. Rathke, H., Untersuchungen über die Aortenwurzeln und die von ihnen ausgehenden Arterien der Saurier. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Bd. 13. 1857.
163. Rosenberg, E., Eine vergleichende Beurteilung der verschiedenen Richtungen in der Anatomie des Menschen. Antrittsvorlesung Sept. 1888. Leipzig.
164. Derselbe, Über wissenschaftliche Verwertung der Arbeit im Präpariersaal. Morph. Jahrb. Bd. 22. 1895.
165. Roux, W., Über die Verzweigungen der Blutgefäße. Eine morphologische Studie. Inaug.-Diss. Jena 1877.
166. Ruge, G., Beitrag zur Gefäßlehre des Menschen. Morph. Jahrb. Bd. 9. 1884.
167. Derselbe, Varietäten im Gebiet der A. femoralis des Menschen etc. Ibid. Bd. 22. 1894.
168. Ruge, E., Die Entwicklungsgeschichte des Skeletes der vorderen Extremität von *Spinax niger*. Ibid. Bd. 30. 1902.
169. Rückert, J., Über die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei *Torpedo*. Anat. Anz. Nr. 4. 1887.
170. Derselbe, Über die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzen und der ersten Gefäßstämme bei Selachierembryonen. Biol. Zentralbl. 1888.
171. Derselbe, Entwicklung der extraembryonalen Gefäße der Vögel. In O. Hertwig: Handbuch der Entwicklungslehre der Wirbeltiere. Bd. 1. Teil 1. 1906.
172. Derselbe, Die Entwicklung von Blut und Gefäßen der Selachier. Ibid. 1906.
173. Derselbe und S. Mollier, Die erste Entstehung der Gefäße und des Blutes bei Wirbeltieren. Ibid. Bd. 1. Teil 1. 1906.
174. Sabatier, Transformation du système aortique dans la série des Vertébrés. Ann. d. Scienc. Naturell. Série 5. T. 19. 1874.
175. Sabin, F. R., On the Origin of the Lymphatic System from the Veins and the Development of the Lymph Hearts and Thoracic Duct in the Pig. Americ. Journ. of Anat. Vol. 1. 1902.
176. Sabin, C. G., The Origin of the Subclavian Artery in the Chick. Anat. Anz. Bd. 26. 1905.
177. Schwalbe, E., Über die Varietäten der menschlichen A. mediana und ihre atavistische Bedeutung. Inaug.-Diss. Heidelberg. 1895.
178. Derselbe, Zur vergleichenden Anatomie der Unterarmarterien, speziell des *Arcus volaris sublimis*. Morph. Jahrb. Bd. 23. 1895.

179. Schwalbe, E., Beitrag zur Kenntnis der Arterienvarietäten des menschlichen Armes. Morph. Arbeit. Bd. 8.
180. Derselbe, Die Morphologie der Missbildungen des Menschen und der Tiere. Ein Lehrbuch für Morphologen, Physiologen, praktische Ärzte und Studierende. Jena 1906.
181. Schwalbe, G., Über Wachstumsverschiebungen und ihren Einfluss auf die Gestaltung des Arteriensystems. Jenaische Zeitschr. Bd. 12. 1878.
182. Derselbe, Eröffnungsrede. Ergänzungsheft zu Bd. 14. Anat. Anz. 1898.
183. Derselbe und Pfitzner, Varietätenstatistik und Anthropologie. 1. und 2. Mitteilung. Anat. Anz. 4 u. 6. 1889. 1891.
184. Dieselben, Varietätenstatistik und Anthropologie. 3. Mitteilung. Morph. Arbeit. Bd. 3. 1894.
185. Semon, Die Entwicklung der paarigen Flossen von *Ceratodus Forsteri*. Jenaische Denkschr. 4. I. 1900.
186. Stieda, L., Über die Homologie der Gliedmassen der Säugetiere und des Menschen. Biol. Zentralbl. 1893.
187. Derselbe, Ein Vergleich der Arterien des Vorderarmes und des Unterschenkels. Ergänzungsheft zu Bd. 9. Anat. Anz. 1894.
188. Derselbe, Die Varietäten der Arterien der Extremitäten des Menschen. Anat. Anz. Bd. 49. 1916.
189. Svensson, E., Zur Morphologie der A. subclavia und axillaris bei *Lacerta*. Anat. Hefte. Heft 113. Bd. 37. 1908.
190. Svensson, G. och Wetterdal, P., Bidrag till kännedom om variationerna af armartärerna hos människan. Svenska läkarsällsk. handl. Heft 2. 1916.
191. Tacher, J. R., Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Trans. of the Connecticut Acad. Vol. 3. Part. 2. 1877.
192. Tandler, J., Zur vergleichenden Anatomie der Kopfarterien bei den Mammalia. Denkschr. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 47. 1898.
193. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfarterien bei den Mammalia. Morph. Jahrb. Bd. 30. 1902.
194. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der arteriellen Wundernetze. Ergänzungsheft zu Bd. 27. Anat. Anz. 1905.
195. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der arteriellen Wundernetze. Anat. Hefte. Heft 94. Bd. 31.
196. Theile, F. W., S. T. von Sömmerrings Lehre von den Muskeln und Gefässen des menschlichen Körpers. Leipzig 1841.
197. Thoma, R., Untersuchungen über die Histogenese und Histomechanik des Gefässsystems. Stuttgart 1893.
198. Thonkoff, W., Die Arterien der Intervertebralganglien und der Cerebrospinalnerven des Menschen. Intern. Monatsschr. f. Anat. und Physiol. 1898.

199. Thonkoff, W., Die nervenbegleitenden Gefässnetze beim Embryo und die Aa. nutriciae nervorum beim Erwachsenen. Anat. Anz. Bd. 30. 1907.
200. Türstig, Untersuchungen über die Entwicklung der primitiven Aorten. Schrift d. Naturf.-Ges. bei d. Univ. Dorpat. Bd. 1. 1884.
201. Watson, Report on the Anatomy of the Spheniscidae, collected by H. M. S. Challenger. Rep. on the Scient. Results Zool. 7. London 1883.
202. Vialleton, Development des Aortes chez l'embryon de poulet. Journ. de l'Anat. T. 28. 1892.
203. Wiedersheim, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.
204. Vincent, A., Contribution des anomalies artérielles considérées dans leurs rapports avec le système veineux normale. Thèse. Genève 1878.
205. Ziegler, H. E. und F., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 39. 1892.
206. Zuckerkandl, E., Über die Entstehung der Vorderarmgefäße beim Kaninchen und bei der Katze. Ergänzungsheft zu Bd. 8. Anat. Anz. 1893.
207. Derselbe, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. I. Anat. Hefte. Heft 11. Bd. 4. 1894.
208. Derselbe, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Vorderarmes. II. Ibid. Heft 15. Bd. 5. 1895.
209. Derselbe, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Arterien des Unterschenkels und des Fusses. Ibid. Heft 15. Bd. 5. 1895.
210. Derselbe, Über die tiefen Hohlhandäste der A. ulnaris. Ibid. Heft 19. Bd. 6. 1896.
211. Derselbe, Zur Anatomie und Morphologie der Extremitätenarterien. Sitz-Ber. K. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 16. Abt. 3. 1908.
212. Derselbe, Die Beziehung der A. brachialis zur Mechanik der vorderen Extremität. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22. Nr. 22. 1908.

Erklärung der Abbildungen.

Aa. r.	= Arteriae radiales.
Ao.	= Aorta.
A. pt. l.	= Arteria pterygialis lateralis.
A. pt. m.	= Arteria pterygialis medialis.
A. s.	= Arteria subclavia.
Ch. d.	= Chorda dorsalis.
d. n.	= diazonale Nerven.
D. S. A.	= dorsale Segmentalarterie.
D. S. V.	= dorsale Segmentalvene.
I. S. A.	= Intersegmentalarterie.
L. A.	= Längsanastomose.
L. L. A.	= laterale Längsanastomose = Truncus, s. Plexus basilaris dorsalis.
M. L. A.	= mediale Längsanastomose = Truncus, s. Plexus basilaris ventralis.
m. n.	= metazonale Nerven.
M. S.	= Medulla spinalis.
Pl. m. d.	= Plexus medialis dorsalis.
Pl. pt. m.	= Plexus pterygialis medialis.
Pl. pt. v. l.	= Plexus pterygialis ventrolateralis.
S. A.	= Segmentalarterie.
Sk. anl.	= Skeletanlage.
S. N.	= Spinalnerv.
S. V.	= Segmentalvene.
S. V. C.	= Sinus venae cardinalis.
V. c. p.	= Vena cardinalis posterior.
V. cut. d. pt.	= Vena cutanea dorsalis pterygii.
V. pt. l.	= Vena pterygialis lateralis.
V. pt. m.	= Vena pterygialis medialis.
V. s.	= Vena subclavia.
V. S. A.	= ventrale Segmentalarterie.
Vv.	= Venen.
Y. K.	= Aussenkontur der Flosse.