

Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern.

Ein Beitrag zur Gliedmassenfrage.

Von

Dr. Hermann Braus.

Mit Tafel IX—XVII und 3 Figuren im Text.

Die Innervation der Extremitäten der Paläichthyer hat bisher keine zusammenhängende Bearbeitung gefunden. Außer zerstreuten Angaben in der älteren Litteratur, welche wesentlich die Rochen betreffen, sind wir nur im Besitz detaillierter und planmäßig gewonnener Befunde an Hintergliedmaßen, welche bei Squaliden, Holocephalen, Ganoiden und Dipnoern (*Ceratodus*) von V. DAVIDOFF untersucht worden sind (1879—1883).

Seitdem hat das Gebiet brach gelegen, und mannigfache große Lücken, namentlich in Bezug auf die Innervationsverhältnisse der Brustflosse, blieben unausgefüllt. Wohl wurden von mir einige Daten über die Brustflossennerven weniger Squaliden gegeben (1892), von KLAATSCH (1896) neuerdings die Polypteriden behandelt und von FÜRBRINGER (1897) der rostrale Teil des Innervationsgebietes der Brustflosse zugleich mit den übrigen proximalsten spinalen und mit den spino-occipitalen Nerven aufs Eingehendste untersucht und dargestellt, aber das Gros der am tiefsten stehenden Pterygiophoren fand keine Bearbeitung sämtlicher, die paarigen Flossen versorgender Nerven.

Andererseits ist aber die Muskulatur der Extremitäten bei Selachiern in ihrer Ontogenese und auch ihre Beziehung zu den metameren Myotomen beim Embryo um so eingehender studiert

worden. Der großen Arbeit BALFOUR's haben sich kontinuierlich diejenigen von DOHRN, RABL, WIEDERSHEIM und MOLLIER an gereiht, die mit vielem Beifall die embryologische Entwicklung der Weichteile in demselben Maß zur allgemeinen Kenntnis brachten, als die ausgebildeten Zustände der Nichtachtung preisgegeben blieben.

Infolgedessen hat sich eine Kluft gebildet zwischen dem, was wir auf Grund vergleichend-anatomischer und entwickelungsgeschichtlicher Kenntnisse vom Skelett der Extremitäten wissen, und dem, was über die Muskulatur und Innervation zum großen Teil nur durch die Ontogenese bekannt geworden ist. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte kommen nicht immer zu denselben Resultaten über die phylogenetische Entwicklung desselben morphologischen Gebildes. Man muß sich in solchen Fällen für die eine oder andere entscheiden, und die Ansichten sind darüber geteilt, ob diese oder jene der beiden Schwestern dabei den Ausschlag zu geben hat. Man ist sogar so weit gegangen, den Aussagen der einen zu folgen, ohne die andere überhaupt zu hören. Hiergegen muß man zum mindesten verlangen, daß beide zu Wort kommen. Dann erst ist die Entscheidung zu treffen. Deshalb ist eine vergleichend-anatomische Bearbeitung der Muskulatur und Innervation der Vorder- und Hintergliedmaßen der niederen Fische, namentlich der ersteren, eines der dringendsten Postulate, das die Morphologie der Extremitäten heute stellen muß.

Die vorliegende Arbeit soll nur einen bescheidenen Beitrag zur Ausfüllung dieser Lücke bilden. Es wird jahrelanger Arbeit Vieler bedürfen, dies völlig zu erreichen.

Das diesen Untersuchungen zu Grunde liegende Material setzt sich folgendermaßen zusammen:

1. Selachier.

A. Squaliden.

Notidaniden	{	Hexanchus griseus Cuv., 2 Exemplare (Kopf mit Brustflosse).
		Exemplar A (Gesamtlänge unbekannt) Länge der Brustflosse 30 cm,
		„ B (Gesamtlänge unbekannt) Länge der Brustflosse 36 cm,
		Heptanchus cinereus Cuv., 2 Exemplare.
		Exemplar A 66 cm Länge, „ B ♂ 87 „ „

- Chlamydo-
selachiden { Chlamydoselachus anguineus GARMAN ♂ 105 cm Länge.
- Spinaciden { Spinax niger BONAP., 2 Exemplare.
Exemplar A 33 cm Länge,
" B ♀ 38 " "
Acanthias vulgaris RISSO, 3 Exemplare.
Exemplar A ♀ 45 cm Länge,
" B 88 " "
" C 100 " "
Centrina salviani RISSO ♀, 56 cm Länge.
Scymnus lichia CUV. ♀, 100 cm Länge.
Laemargus borealis MÜLL. HENLE (Kopf mit Brust-
flosse), Länge der Brustflosse 36 cm.
- Lamniden: Odontaspis americanus MITCH. ♀, 106 cm Länge.
- Carchariiden { Prionodon menisorrah MÜLL. HENLE ♀, 54 cm Länge.
Zygaena malleus SHAW ♂, 52 cm Länge.
- Rhiniden { Rhina squatina DUMÉRIL, fast völlig ausgetragener
Embryo, 32 cm Länge.

B. Batoiden.

- Pristiden: Pristis cuspidatus LATHAM ♀, 61 cm Länge.
- Rhinobatiden { Rhinobatus columnae MÜLL. HENLE (= annulatus
MÜLL. HENLE) ♀, 78 cm Länge.
- Torpediniden: Torpedo narce RISSO ♀, 32 cm Länge.
- Rajiden { Raja clavata L. ♂, 56 cm Länge,
Raja fullonica L., 94 cm Länge,
Raja vomer FRIES ♂, 96 cm Länge.
- Trygoniden: Trygon walga MÜLL. HENLE ♀, 51 cm Länge.
- Myliobatiden: Myliobatis nieuhoffii CUV. ♀, 51 cm Länge.

Embryonales Material:

- Spinax niger, Stadium a: kleiner als 23 mm¹⁾ (Augenabstand, von
Cornea zu Cornea gemessen 3 mm).
- " " " b: 23 mm (Augenabstand, von Cornea zu
Cornea gemessen 3,5 mm).
- " " " c: 23,5 mm
- " " " d: 28 "
- " " " e: 30,5 "
- " " " f: 40 "

2. Holocephalen.

- Chimaera monstrosa L. ♂, 70 cm Länge.

3. Dipnoer.

- Ceratodus Forsteri KREFFT, 2 Exemplare.

Exemplar A (nur Kopf und Vorderrumpfteil; Totallänge un-
bekannt, Länge der Brustflosse 155 mm).

" B 85 cm Länge (Brustflossenlänge 175 mm).

1) Die Schwanzspitze des Exemplars war beim Transport ab-
gebrochen und verloren gegangen.

Zum größten Teil verdanke ich dieses Material der Jenaer anatomischen Anstalt und dem steten Bemühen meines hochverehrten Chefs, des Direktors derselben, Herrn Prof. M. FÜRBRINGER, neue Anschaffungen wichtiger und seltener Species auch für meine Untersuchungen zu ermöglichen. Die Vermittelung einiger dieser Anschaffungen übernahm während eines Aufenthaltes in Messina mit liebenswürdiger Bereitwilligkeit Herr Dr. SCHÄPPI (Zürich) [Hexanchus, Heptanchus]. Mir selbst war in Gemeinschaft mit Herrn Dr. DRÜNER (Cassel) durch Unterstützung der hiesigen RITTER-Stiftung Gelegenheit geboten, in Bergen (Norwegen) Material (Spinaciden, Rajiden, Chimaera) zu sammeln und zweckmäßig an Ort und Stelle zu konservieren. Vor allem aber bin ich durch Anschaffung einer so großen Seltenheit, wie sie ein unversehrtes Exemplar von *Chlamydoselachus anguineus* GARM. ist, kurz vor Abschluß dieser Arbeit in den Stand gesetzt worden, einige an demselben gewonnene Untersuchungsergebnisse zu verwerten. So danke ich Herrn Prof. FÜRBRINGER auch an dieser Stelle aufs wärmste für die meinen Arbeiten unausgesetzt zugewendete materielle Unterstützung.

Weiterhin bin ich besonders Herrn Prof. SEMON für mehrere ausgewachsene Exemplare von *Ceratodus Forsteri* KR., die er mir zur Verfügung stellte, zu großem Dank verpflichtet. Ich werde jedoch in dieser Arbeit nur das Notwendigste von den beim Lungenfisch gewonnenen Resultaten veröffentlichen und hoffe bald an anderer Stelle ausführlicher dieselben mitteilen zu können. Herrn Prof. HAECKEL (Jena) und Herrn Prof. FICALBI (Messina) danke ich für die Ueberlassung einiger Mittelmeerformen (*Centrina*, *Zygaena*, *Torpedo*).

In freundlichster Weise traten mir teils ganz oder leihweise aus dem Bestand ihrer Sammlungen seltener Exemplare ab die Herren Prof. HUBRECHT (Utrecht) [*Scymnus*, *Odontaspis*], Dr. v. DAVIDOFF (Villefranche) [ältere *Rhina*-Embryonen] und Prof. WEBER (Amsterdam) [*Myliobatis*, *Pristis*] und unterstützten dadurch in dankenswertester Weise meine Arbeiten.

Schließlich erwarb ich ein reiches Material von *Spinax*-embryonen von der biologischen Station in Bergen und konnte bei einem zweiten Aufenthalt an der norwegischen Küste selbst dasselbe vervollständigen.

Litteraturübersicht.

Die Innervation der paarigen Gliedmaßen hat unter den Paläichthyern zuerst bei den Rochen Beachtung gefunden, bei denen die Größe der Brustflosse und die Dicke des sie versorgenden vorderen Nervenplexus bei großen Exemplaren schon früh die Aufmerksamkeit der Naturforscher erweckte. ALEX. MONRO (1785) bildet (Taf. XXXIV) die vordersten Spinalnerven leidlich genau bei einer nicht näher bezeichneten Rochenart ab: „the spinal nerves, forming plexuses, . . . resembling our brachial or crural plexus“, wie es in der Figurenerklärung heißt.

Genauer, aber auch auf die Rochen beschränkt, sind die Angaben von CUVIER und DUMÉRIL (1809). CUVIER beschränkte sich nicht auf den Plexus der Vorderflosse; er zog beide Extremitäten in den Bereich seiner Untersuchungen, machte (freilich ohne Angabe der betr. Species) Mitteilungen über die Anzahl der jeder zukommenden Spinalnerven und über den detaillierteren Verlauf derselben. Er erwähnt zuerst Knorpelkanäle in Brust- und Beckengürtel und findet, daß verschiedene Nerven sie auf ihrem Weg zur Flosse als Pforte benutzen (S. 266 u. 275). Diese freilich kurzen, aber im wesentlichen richtigen Bemerkungen CUVIER's sind ebenso wie eine irrthümliche Angabe des großen Gelehrten Gegenstand ständiger Wiederholung in den litterarischen Quellen bis in die 70er Jahre hinein. CUVIER irrte sich, als er angab, daß der Vagus mit einem Ast an der Innervation der Brustflosse beteiligt sei (S. 235).

Abgesehen von seinen Schülern (VALENCIENNES 1828 und DUMÉRIL 1865), die seine Ansichten zum Teil etwas ausführlicher wiederholen, und von SWAN (1835), welcher recht genaue Abbildungen der Flosseninnervation von *Raja batis* gegeben hat, tritt in STANNIUS' Arbeiten (1846, 1849) ein Fortschritt für unser Thema insofern ein, als von diesem Forscher auch über die Squaliden einige Beobachtungen mitgeteilt werden. Dieselben beziehen sich nur auf die Brustflosse (1849, S. 125). Wichtiger jedoch ist die Entdeckung (1846, S. 72) der sog. vorderen Vaguswurzeln (spino-occipitale Nerven nach FÜRBRINGER); sie bildet für die Folgezeit den Ausgangspunkt für das von C. GEGENBAUR inaugurierte Studium der Grenzbestimmung zwischen Schädel und Wirbelsäule. Erst mit der Entscheidung darüber, was im einzelnen Fall als erster Spinalnerv zu bezeichnen ist, wird eine sichere vergleichend-anatomische Verwertung der verschieden metamerischen Nervenbefunde ermöglicht. Ueber die Litteratur der spino-occipitalen Nerven seit STANNIUS hat FÜRBRINGER (1897) aufs ausführlichste berichtet (S. 353—357). Ihm selbst verdanken wir die ausgedehntesten und eingehendsten Untersuchungen über diese Nerven.

Mittlerweile machte die Kenntnis der Flosseninnervation nur langsame Fortschritte. Namentlich die Brustflosse wird stiefmütterlich von den Forschern behandelt. Nur für einzelne Species werden mehr gelegentlich Angaben gemacht, die meist nur Teile des In-

nervationsgebietes betreffen. So beschreiben JACKSON und CLARKE (1876, S. 99) den Plexus brachialis und sein Verhalten zum Schultergürtel (Foramen) bei *Echinorhinus*, THACHER (1876, S. 305) zählt die Brustflossennerven von *Mustelus canis* ihrer serialen Stellung nach und berücksichtigt ebenfalls genau das Verhalten der vordersten zum Coracoid. Ueber die Bauchflosse desselben Tieres macht THACHER weniger genaue Mitteilungen. HASWELL (1883, S. 10) giebt die von ihm gefundene Gesamtzahl der Nerven an, welche den Plexus der Brustflosse bei *Ceratodus* bilden. ONODI (1886, S. 327) beschränkt sich auf die vordersten Brustflossennerven einiger Squaliden (*Scyllium*, *Acanthias*). Bei ihm und THACHER taucht wieder die alte Angabe CUVIER's auf, es beteiligten sich Vagusäste an der Versorgung der Brustflosse, welche von den anderen Autoren (seit STANNIUS) zwar nicht ausdrücklich widerlegt, aber stillschweigend beiseite gelassen worden war. In der neuesten Zeit hat durch die Arbeiten FÜRBRINGER's (1897, S. 388) auch die Kenntnis der Brustflossennerven von Squaliden, Holocephalen und des *Ceratodus* eine Förderung erfahren durch die Angaben, welche dieser Autor u. v. a. über den Plexus brachialis einer großen Anzahl derselben macht. Beteiligung von Vagusästen an diesem Plexus wird hier zum ersten Mal ausdrücklich für alle untersuchten Fälle geleugnet.

Die Bauchflosse hat dagegen hinsichtlich ihrer Gesamt-Innervation ausführliche Berücksichtigung in den Arbeiten v. DAVIDOFF's gefunden (1879, 1883), welche bezüglich der Paläichthyer an einer größeren Zahl von Squaliden, an *Chimaera* und *Ceratodus* vorgenommen, sehr wertvolle Aufschlüsse über die Anzahl, serielle Stellung und die Plexusbildungen dieser Nerven (Collector) geben.

Eine ähnliche Arbeit über die Brustflosse fehlt bisher völlig. Zwar finden sich in der neueren embryologischen Litteratur hier und da verstreute Angaben über die Innervation (bei RABL, 1892, S. 130, MOLLIER, 1893, S. 48, 73, CORNING, 1896, S. 175), aber sie beziehen sich fast ausschließlich auf *Torpedo* (bei RABL wenige Notizen über *Pristiurus* und *Acanthias*, bei MOLLIER einige Bemerkungen über *Mustelus*, bei CORNING über *Scyllium*). Bei Gelegenheit eines vergleichend-anatomischen Kursus des Herrn Prof. KLAATSCH, an dem ich als Student in Heidelberg teilnahm und dem ich mannigfache Anregung verdanke, wurde mein Interesse für die Innervationsverhältnisse der Brustflosse rege; ich setzte unter Leitung meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. FÜRBRINGER in Jena, meine Arbeiten über diesen Gegenstand fort, veröffentlichte auch einige unvollständige Notizen (1892) und hatte seitdem Gelegenheit, an einem reicheren Material auf beide Extremitäten meine Arbeiten auszudehnen.

Selbstverständlich ist es Aufgabe einer Arbeit über die Extremitäten, die Muskulatur so gut wie die Innervation zu berücksichtigen. Wenn in dieser Schrift im wesentlichen nur die letztere behandelt wird, so dokumentiert sie sich dadurch schon als ein Fragment. Aber auch in Bezug auf die Nervenverteilung habe ich dieser Arbeit enge Grenzen gezogen, die ich im folgenden

Abschnitt näher definieren werde. Ich hoffe später die Extremitätenfrage im Zusammenhang behandeln zu können. Dort wird auch der Ort sein, die Litteratur über die theoretischen Erörterungen, welche mit ihr verknüpft sind, ausführlich anzuführen.

Thema, Disposition und Untersuchungsmethode.

Eine vergleichend-anatomische Untersuchung der paarigen Extremitäten der Fische hat das Skelett, die Muskeln, Nerven und Gefäße der Flossen selbst und ihre Beziehungen zu den gleichen Organen des Rumpfes, zum Schulter- und Beckengürtel, zu den Rumpfmuskeln, Spinal- und ev. Cerebralnerven, zu den großen Schlag- und Saugadern zu berücksichtigen. Aus diesem großen Gebiet habe ich ein kleines Stück herausgeschnitten und zum Gegenstand dieser Arbeit gewählt. Ich untersuche in derselben die Zugehörigkeit der Flossennerven zu den Spinalnerven oder, mit anderen Worten, die metamerische Stellung der Gliedmaßen im Rumpfbereich. Die Flossennerven sind ja nichts anderes als Aeste der Spinalnerven. Da die Beteiligung der motorischen Nervelemente an der Innervation der Flossenmuskulatur eine schwankende ist, und jeder Spinalnerv einem ursprünglichen Metamer des Körpers entspricht, so ergibt sich die Thatsache, daß Brust- und Beckenflossennerven ihren Aufbau sowohl an Menge als an serialer Ziffer schwankenden Bestandteilen ursprünglicher Rumpfmuskelmetameren bei verschiedenen Fischen verdanken. Aufgabe der speciellen Untersuchung ist es, den Grad dieser Schwankungsbreite in den verschiedenen Abteilungen der Klasse nachzuweisen. Ich beschränke mich auch hier, indem ich die niedrigst stehenden Repräsentanten bevorzuge: Selachier, Holocephalen (Chimaera) und Dipnoer (Ceratodus).

Die Verwertung der Resultate durch den Vergleich muß darauf ausgehen, die Bedeutung der verschiedenartigen metameren Beziehungen der Gliedmaßenmuskeln herauszufinden, die Genese derselben zu verfolgen und festzustellen, welche Metameren ursprünglich das Muskelmaterial für die Flossen lieferten, ehe die Divergenz der Bildungsformen eintrat.

Es wird also das Resultat dieser Untersuchung ein Beitrag sein zu der Frage nach der Herkunft der Extremitäten. Erschöpfend kann diese Frage durch sie natürlich schon deshalb nicht beantwortet werden, weil Muskulatur und Innervation als Kriterien allein nicht genügen, das Skelett als solches von mir

aber nicht näher berücksichtigt worden ist. Obgleich ich überall den Schwerpunkt auf die metamere Stellung der Flossennerven in dieser Arbeit legen werde, muß ich doch ihre Lagebeziehungen zu Schulter- und Beckengürtel, speciell die Nervenlöcher in denselben erwähnen und einige kurze Mitteilungen über die Nervenverteilung in der Flosse selbst und den metameren Bau der Rumpfwand im Anheftungsbereich der Flossen machen. Ich thue dies nur so weit, als es mir unbedingt für die Auseinandersetzung von der metamerischen Bedeutung der Nervenbefunde notwendig erscheint, und behalte mir vor, in späteren Abhandlungen eine ausführliche Darstellung und Durcharbeitung dieser Kapitel zu geben.

Es erscheint vielleicht manchem gegenüber der Nervenuntersuchung die Methode einfacher und sicherer, die Metamerie der Flossennuskeln auf embryologischem Weg durch Untersuchung der Muskelknospen zu bestimmen, welche während der Ontogenese von den Urwirbeln in die Extremitätenanlage hineinsprossen. Aber schon dem Entdecker dieser Knospen (DOHRN) erschien dieselbe unsicher, und alle, die sie später benutzten (vor allem ist hier C. RABL zu nennen), erzielten keine ganz zuverlässigen Resultate. Ich konnte mich selbst von den Schwierigkeiten durch Zählversuche überzeugen und halte deshalb schon aus praktischen Gründen die Nervenpräparation bei hinreichenden optischen Hilfsmitteln und einiger Geschicklichkeit für den zweckdienlicheren Weg. Für vergleichende Untersuchungen ist es der zur Zeit einzig brauchbare, da ein ausreichendes embryologisches Material kaum zu beschaffen wäre. Die engen Beziehungen zwischen Muskel und Nerv, welche durch die zahlreichen Untersuchungen der letzten Jahrzehnte außer Zweifel stehen, leisten völlige Gewähr für die Richtigkeit der Schlüsse, welche aus dem Studium der Innervation auf die metamere Abstammung der Muskeln gezogen werden.

Die technischen Schwierigkeiten, welche die Nervenpräparation manchem so sehr erschweren, lassen sich sehr vermindern durch Anwendung stärkerer Vergrößerungen beim Arbeiten, wie sie das neue Zeiß'sche binokulare Mikroskop (nach GREENOUGH) an einem zweckdienlichen Stativ (DRÜNER und ich, 1895 und 1897) zur Verfügung stellt. Ich bediente mich meistens einer 21- oder 26-fachen Vergrößerung. Manchmal wandte ich auch eine 48-fache an oder präparierte die betreffende Stelle heraus und untersuchte bei durchfallendem Licht unter dem Mikroskop bei stärkeren Vergrößerungen, bei denen das auffallende Licht zur Beleuchtung nicht mehr ausreicht.

Außerdem wird die Präparation durch zweckmäßige Konservierung der Tiere erleichtert. Schon das Ausspritzen des Blutes mit physiologischer Kochsalzlösung und eine nachfolgende Injektion von Alkohol sind von Vorteil, am besten eine Behandlung mit Sublimat und Härtung mit Alkohol auf dem Wege der Blutbahn, wie DRÜNER und ich sie beschrieben haben (1895). Für die meisten Zwecke genügt übrigens gutes Alkoholmaterial, das in gewöhnlicher Weise konserviert worden ist.

Spezieller Teil.

Die zur Präparation bestimmten Nerven werden am besten zugänglich, wenn man den Fisch in der Bauchmittellinie öffnet und den Schnitt nach Durchtrennung von Schulter- und Beckengürtel bis zum Maul und After verlängert. Vorn kann man die subspinale¹⁾ Muskulatur durchtrennen, den Kiemenkorb vom Schädel ablösen und sich auf diese Weise die vordersten Spinalnerven zugänglich machen. Das Präparat gewinnt dadurch an Uebersichtlichkeit gegenüber einem auf anderem Wege gewonnenen. Letzteren schlug ich aber häufiger ein, da er größere Genauigkeit bei der Darstellung und Bestimmung der sog. „unteren Vaguswurzeln“ oder spino-occipitalen Nerven gewährt. Er besteht darin, daß man vom Rücken her die dorsale Rumpfmuskulatur entfernt bis auf die Nervenursprünge. Eine Eröffnung des Schädeldaches und des angrenzenden Teiles der Wirbelsäule schließt sich womöglich an. Auf Taf. XI, Fig. 5, XII, Fig. 4, XV, Fig. 2, XVI, Fig. 2, 6 sind Präparate nach der ersteren, auf Taf. X, Fig. 3, XII, Fig. 3, XIV, Fig. 1, 3, XV, Fig. 1, XIV, Fig. 1, 4 solche nach der letzteren Methode abgebildet.

Unter einer Fascie von verschiedener, bei älteren Individuen und manchen Arten (z. B. *Centrina*, *Scymnus*, *Ceratodus*) erheblicher Dicke liegen direkt auf der Bauchmuskulatur (*M. obliquus* und *rectus* [MAURER]) die Aeste der Spinalnerven. Es sind die *Rami intercostales* s. *ventrales*, welche in ungefähr gleichen Abständen untereinander von der Wirbelsäule zur Bauchmittellinie verlaufen, aber schon da, wo sie außen um die *Vena parietalis* s. *lateralis* herumlaufen, bis zur Bauchmittellinie hin sich so stark verästeln und verbinden, daß sie nicht mehr serial angeordnet er-

1) In der Nomenklatur bin ich FÜRBRINGER (1879, 1888, 1895, 1897) gefolgt.

scheinen. Dort, wo die Aeste für die Extremitäten von ihnen entspringen, bestehen jedoch die Nerven nur aus Fasern eines Metamers. Ich bezeichne die Flossennervenäste als *Rr. pterygiales communes*. Sie durchbohren einzeln oder zu mehreren verbunden (*Plexus pterygialis proximalis*) die Bauchwand, geben einen Hautast ab, der bis zur Bauchmittellinie und an die Flosse sich verzweigt (*R. pteryg. cutaneus*), und teilen sich in zwei Aeste, einen oberen für den Hebemuskel der Flosse bestimmten, *R. pteryg. sup.*, und einen unteren für den Senkmuskel, *R. pteryg. inf.* Sowohl die *Rami superiores* als auch die *Rr. inferiores* verbinden sich zu Geflechten (*Plexus pterygiales distales*).

Die Nervengeflechte der Brustflosse nenne ich insgesamt *Plexus brachialis* (s. *omopterygialis*). In den meisten Fällen giebt es nur einen proximalen Plexus, den ich s. str. als *Plexus brachialis* (s. *omopterygialis anterior*) bezeichne. Er ist mit den Halsnerven zum *Plexus cervico-brachialis* vereinigt. Giebt es außer diesem rostral gelegenen noch einen mehr caudal gelegenen *Plexus proximalis* der Brustflosse, so heißt dieser *Plexus omopterygialis posterior* im Gegensatz zu ersterem.

Die Nervengeflechte der Beckenflosse nenne ich insgesamt *Plexus lumbo-sacralis* (s. *polycopterygialis*). Ist ein mehr rostral von einem mehr caudal liegenden proximalen Plexus zu trennen, so bezeichne ich ersteren als *Plexus lumbalis* (s. *polycopterygialis anterior*), letzteren als *Plexus sacralis* (s. *polycopterygialis posterior*). Der *Plexus lumbalis* ist dem *Nervus collector* v. DAVIDOFF's (1879) synonym ¹⁾.

Den Bezirk derjenigen Nerven, welche zwischen den Flossen (im Zwischenflossenraum) liegen und keine Aeste zu einer der beiden Gliedmaßen entsenden, nenne ich *Interpterygialzone*.

1) Die der menschlichen Anatomie entnommenen Ausdrücke *Pl. cervicalis*, *brachialis*, *lumbalis*, *sacralis* und Zusammensetzungen aus diesen sind bei Fischen, deren Rumpf und Wirbelsäule entsprechende Differenzierungen noch nicht aufweisen, eigentlich nicht gerechtfertigt. Da aber für neu zu bildende Ausdrücke diejenigen Wörter, welche vordere und hintere Lage am besten definieren, für das Flossenskelett bereits in anderem Sinne angewendet werden (*Pro- und Metapterygium*) und die oben gebrauchten Bezeichnungenweisen *Omo- und Polycopterygium* keinen vollwertigen Ersatz dafür bieten, so habe ich mich doch hauptsächlich derselben bedient. In dem zusammenfassenden Kapitel des allgemeinen Teils über die Nervengeflechte werde ich auseinanderzusetzen suchen, wie sich diese Geflechte zu den gleichnamigen *Plexus* der höheren Wirbeltiere verhalten.

I. Die Nerven der Brustflosse.

Die Nerven der Brustflosse gliedern sich nach ihrem Verhalten zum Extremitätsgürtel in diazonale d. h. solche, welche durch denselben mittelst besonderer Kanäle (CUVIER, 1809, GEGENBAUR, 1865) hindurchtreten, und metazonale d. h. solche, welche hinter dem Schultergürtel, caudal von ihm, sich zur Flosse begeben und auf diesem Wege die ventrale Rumpfmuskulatur durchbohren müssen. Prozonale, rostral vom Coracoid zur Brustflosse verlaufende Nerven giebt es nicht.

Von den diazonalen Nerven beanspruchen die vordersten, rostralen, besondere Beachtung, da sie in mehr oder minder starkem Maß gleichzeitig an dem Aufbau des Plexus cervicalis beteiligt sind. Wir besitzen in dem ersten Abschnitt des jüngst erschienenen großen Werkes von M. FÜRBRINGER (1897) über diesen gemeinsamen Plexus cervico-brachialis (s. pterygialis) so eingehende und über ein so großes Material von den hier in Betracht kommenden Tieren ausgedehnte Untersuchungen, daß ich mich nur der Vollständigkeit wegen bei der Beschreibung der Brustflossennerven mit diesen Aesten besonders beschäftige. In wenigen Punkten werde ich zu den Befunden FÜRBRINGER's Neues hinzufügen können. Eine besonders eingehende Darstellung und namentlich Auflösung des Plexus cervico-brachialis in seine einzelnen metameren Bestandteile war selbstverständlich bei jedem der von mir untersuchten Tiere eine unerläßliche Bedingung, wollte ich genau den Anfang der Versorgung der Brustflosse innerhalb der Serie der Spinalnerven und den Ausgangspunkt für die Zählung der letzteren bestimmen. So berücksichtigte ich jedesmal die vor den pterygialen Bestandteilen gelegenen rein cervikalen Teile des Plexus cervico-brachialis s. pterygialis, sowohl die aus der Wirbelsäule austretenden (spinalen) als auch die dem Schädel zugehörigen (spino-occipitalen). Letztere sind, wie wir durch FÜRBRINGER wissen, nicht ausschließlich an der Bildung des Plexus cervico-brachialis beteiligt. Vielmehr haben der oder die vordersten (rostralen) unter denselben manchmal einen selbständigen Verlauf zu ihrem Endgebiet. Da also eine Zugehörigkeit zur Flosse damit von vornherein ausgeschlossen ist, habe ich sie bei meinen Untersuchungen nicht weiter berücksichtigt.

1. Der Plexus cervico-brachialis (Plexus cervicalis + omoptyrgialis anterior).

Ich unterlasse eine Aufzählung der einschlägigen Speciallitteratur, da dieselbe bei FÜRBRINGER (1897, S. 381—395) in extenso mitgeteilt ist. Seitdem ist eine kurze Mitteilung von SEWERTZOFF (1897) erschienen mit einer Notiz über die Zahl der spino-occipitalen Nerven bei *Acanthias* (3) und eine Arbeit von NEAL (1897) mit Bemerkungen über dasselbe Tier (2 spino-occipitale Nerven und Rudiment eines dritten).

Die Lage des Plexus cervico-brachialis ist, wie FÜRBRINGER ausführlich beschrieben und abgebildet hat, in seinem größeren Anfangsteil eine longitudinale, rein rostro-caudale. Je mehr man nach hinten fortschreitet, um so mehr geht dieselbe in eine mehr oder minder schräge über. Von den einzelnen Komponenten des Plexus, den spinalen Ästen, haben dementsprechend die vorderen einen rein rostro-caudalen Verlauf, während die hinteren immer mehr schräge Bahnen einschlagen, ja schließlich bei Rochen quer, medio-lateral, liegen.

Nur bei *Chimaera* besteht ein von vornherein annähernd medio-lateraler Verlauf. Diesen weisen aber nicht nur ein, sondern im individuellen Fall zwei Plexus auf (vergl. dagegen FÜRBRINGER, Taf. IV, Fig. 4, wo ein langer einheitlicher Plexus besteht). Denn die endgiltige Spaltung des Plexus cervico-brachialis in seine beiden Enden, den Plexus pterygialis und cervicalis, welche bei Selachiern in ziemlicher Entfernung vom Schädel, meist kurz vor dem rostralen Rand des Schultergürtels erfolgt, vollzog sich bei dem von mir untersuchten Exemplar schon unmittelbar beim Austritt aus dem Skelett (Taf. X, Fig. 3).

Ebenso verlaufen bei *Ceratodus* die beteiligten Nerven annähernd medio-lateral. Von einer gemeinsamen Plexusbildung ist noch weniger vorhanden als bei *Chimaera*.

Bei sämtlichen Selachiern, Holocephalen und beim *Ceratodus* ist der Plexus als solcher oder sind die ihm entsprechenden Teile von der Rumpfmuskulatur bedeckt. Er liegt unter oder manchmal noch in ihr eingebettet auf dem Horizontalseptum, welches die Rippen mit einander an ihrem Ursprunge verbindet. Bei den Squaliden ist die Entfernung von der Wirbelsäule eine schwankende, aber meist beträchtliche. Das Maximum erreicht *Odontaspis* unter den von mir untersuchten Tieren. Nur *Rhina squatina* besitzt einen Plexus, welcher der Wirbelsäule, namentlich in seinen Anfangsteilen, außerordentlich dicht anliegt (Taf. XII, Fig. 3).

Wie letztere verhalten sich, wenn auch nicht immer in demselben Maß, sämtliche Rochen.

Der verschiedenen Entfernung zwischen Plexus und Wirbelsäule entsprechend müssen natürlich die Komponenten des Plexus bei den verschiedenen Tieren vor ihrem Eintritt in ihn verschiedene Länge besitzen. Wie schon FÜRBRINGER hervorgehoben hat, finden sich sämtliche Uebergänge von sehr kurzen bis ziemlich langen Nervenstämmen (S. 393).

Auch in dem Verhalten des Plexus zu den benachbarten Vagusästen schließe ich mich vollständig den Ausführungen dieses Autors an (s. S. 394, 395). Ich verwendete viele Mühe darauf, Verbindungen des Vagus mit Spinalnerven zu entdecken, schon wegen des Interesses, welche solche für allgemeine theoretische Fragen besitzen würden. Doch erwiesen sich die scheinbaren Verbindungen von Aesten beider Nerven stets als mehr oder minder lange Aneinanderlagerungen mit nachfolgender Trennung, ohne daß eine Mischung der nervösen Elemente stattfände. Ein Uebergang von Vaguselementen in spinale Nerven, speciell in Bahnen der Nn. pterygiales¹⁾, ist also nicht vorhanden.

Die bindegewebige Verbindung dagegen ist manchmal eine sehr innige und kann namentlich dem über mangelhaftes Material und optische Hilfsmittel oder wenig Uebung verfügenden Untersucher verhängnisvoll werden. Der Ramus lateralis nervi vagi liegt in den meisten Fällen zu weit dorsal und lateral von dem Plexus cervico-brachialis, um hier in Betracht zu kommen. Er wird durch den unteren Teil der dorsalen Rumpfmuskulatur von ihm getrennt. Nur bei Rochen liegt er ventral von der Scapula, unmittelbar über den Spinalnerven. Seine Aestchen begeben sich auf ihrem Wege zur Haut zwischen den Aesten der Spinalnerven hindurch zum caudalen Rand des Schultergürtels und ziehen um diesen herum peripherwärts. Aber nicht einmal bindegewebige Verbindungen mit Spinalnerven kamen mir an dieser Stelle zu Gesicht. Innig sind dieselben dagegen zwischen den Aesten des Plexus und solchen des Ramus intestinalis nervi vagi, welcher anfangs außen und dorsal vom Plexus liegt, ihn aber im weiteren Verlauf kreuzt. Er begiebt sich unter (ventral) dem Plexus cervico-

1) Beteiligung von Vaguselementen an der Innervation der Brustflossenmuskulatur wird angegeben von CUVIER-DUMÉRIL für Rochen (1809), ONODI für zahlreiche Selachier (1886, S. 327), THACHER für *Mustelus canis* (1876, S. 304), WIEDERSHEIM für *Protopterus* (1880).

brachialis hindurch nach dem Innern des Körpers zu seinem Endgebiet, dem Darm. Diese Kreuzungsstelle ist als Ort der größten peripheren Annäherung zwischen nervösem Kopf- und Rumpfgewebe zugleich der Platz oft starker und fester bindegewebiger Verwebung beider Teile. Nach JACKSON and CLARKE (1876, S. 99) und ÓNODI (1886, S. 326, 327) hat FÜRBRINGER dies besonders für alte Tiere nachgewiesen und bei *Laemargus*, *Cestracion*, *Scyllium* und *Odontaspis* sehr innig verbundene Appositionen erwähnt (S. 395 und Abbildung Taf. III, Fig. 4). Ich fand solche auch bei *Acanthias* und verweise, anstatt besonderer Beschreibung, auf die Abbildung Taf. XI, Fig. 8. Besonders will ich in Uebereinstimmung mit FÜRBRINGER und gegen ÓNODI auch für diese Kreuzungsstelle hervorheben, daß ein Uebertritt von Elementen des Kopfnerven in den spinalen Plexus **nicht** stattfindet. Bei starker Lupenvergrößerung gelingt es stets, eine scharfe und sichere Trennung herbeizuführen. Auch die mikroskopische Untersuchung von Serien jüngerer und älterer Embryonen von Squaliden (*Spinax*, *Acanthias*) und Batoiden (*Torpedo*) ergab wohl enge Appositionen der betreffenden Nervengruppen, jedoch nie das Uebertreten von Fasern des einen in die des andern. Ich möchte bei dieser Gelegenheit übrigens darauf hinweisen, daß die Untersuchung derartiger Verhältnisse auf Serienschnitten selbst nach Fertigstellung derselben viel umständlicher und zeitraubender ist als die Präparation, soweit letztere nur über entsprechend gute technische Hilfsmittel und Objekte gleich ersterer verfügt.

Die Kreuzungsstelle des Vagus mit dem Plexus liegt bei den verschiedenen Tieren mehr oder minder weit vom Schädel entfernt, je nach der größeren oder geringeren Ausdehnung des Kiemenkorbes nach hinten. Denn stets geht der Vagus etwa in der Höhe des hintersten Kiemenbogens im schrägen Verlauf tiefer ins Körperinnere hinein, da er den Darm erreichen muß, bevor derselbe am hintersten Kiemenbogen und hinter dem Herzbeutel von der Körperwand sich ablöst und bis auf die Mesenterialverbindung frei durch die Leibeshöhle nach hinten zieht. Daher unterscheiden sich die Squaliden und Batoiden auf den ersten Blick sehr in Bezug auf die Lage der Kreuzungsstelle von den Holocephalen und *Ceratodus*; bei ersteren liegt sie in beträchtlicher, freilich auch Schwankungen ausgesetzter Entfernung vom Hinterende des Schädels, bei letzteren in unmittelbarer Nähe desselben; derselbe Unterschied der Entfernung existiert in beiden Fällen zwischen Occiput und Hinterende des Kiemenkorbes. Bei *Chimaera* liegt der *R. intestinalis* nach der Kreuzung mit dem Plexus cervicalis

eine kurze Strecke neben der Wirbelsäule und geht dann aus dem longitudinalen Verlauf in fast rechtwinkligem Bogen in einen nach unten absteigenden über (Taf. X, Fig. 3).

Soweit die Abgrenzung des Plexus cervico-brachialis gegen den Vagus. Die Grenzbestimmung am vorderen, rostralen Ende gegen nicht am Plexus beteiligte Elemente spinaler Natur oder spinaler Abkunft führt in das Gebiet der spino-occipitalen Nerven, unter welchen wir durch FÜRBRINGER zwei Gruppen verschiedenen Alters kennen gelernt haben: occipitale und occipito-spinale Nerven. Er sagt auf Grund seiner Befunde und nach kritischer Sichtung der Litteratur von den occipitalen Nerven, daß „die Notidaniden und wenige pentanche Haie (*Centrophorus calceus*, *Echinorhinus*) deren 5—4 haben, die pentanchen Haie in der Regel 3—2, wobei die Zweizahl bei den erwachsenen Tieren überwiegt, die Rochen 1 oder keinen, die Holocephalen 2“ (S. 437). Für *Ceratodus* giebt er 2—3 (individuell variierend) an (S. 471).

Durch meine Befunde kann ich dies im wesentlichen bestätigen. Ich fand, wenn ich, seiner Bezeichnungsweise folgend, die occipitalen Nerven vom letzten an nach vorn zu mit z, y, x, w . . . bezeichne, folgende Verhältnisse:

w, x, y, z *Hexanchus* B; *Heptanchus* B. *Spinax* a, b.

x, y, z *Chlamydoselachus*; *Spinax* c, d, e, f; A, B; *Centrina*; *Prionodon*; *Chimaera*.

y, z *Acanthias* B; *Scymnus*; *Laemargus*; *Odontaspis*; *Zygaena*; *Rhina*; *Ceratodus*.

z *Rhinobatus*; *Myliobatis*.

o *Pristis*; *Torpedo*; *Raja clavata* und *vomer*; *Trygon*.

Hervorheben möchte ich aus dieser Liste zunächst, daß bei *Pristis* der letzte occipitale Nerv z, den FÜRBRINGER bei seinem Exemplar gefunden hat (S. 359), auch fehlen kann, was aber bei diesem hochstehenden Rochen nicht Wunder nehmen darf, zumal *Torpedo*, ein tiefer stehendes Tier, dasselbe Verhalten zeigt. Auch mein Exemplar von *Chlamydoselachus* besitzt einen occipitalen Nerven weniger, als GARMAN bei dem seinen abbildet (1885, Taf. XVI, 4 Nervenursprünge).

Ein Plus im Vergleich zu FÜRBRINGER's Befund habe ich in dem Vorhandensein von drei occipitalen Nerven bei *Chimaera* zu verzeichnen. Diese drei Nerven (Taf. X, Fig. 3) verlaufen in meinem Exemplar sämtlich am Boden des Vaguskanals¹⁾. Der

1) Bei *Spinax niger* A vereinigte sich das Kanälchen für x nach ganz kurzem selbständigen Verlauf mit dem Foramen pro vago an dessen Unterfläche. Dieser Befund schließt sich an die von

vorderste ist ein äußerst minimales Fädchen, das an seinem Ursprung aus dem Gehirn nur aus einem Wurzelbündelchen besteht. Die beiden folgenden sind stärker und zwar z wieder dicker als y. Sie setzen sich an ihrem Ursprung aus zwei Wurzelbündeln zusammen. Alle entspringen in typischer Weise an der ventralen Seite des Gehirns, und zwar läßt sich in der Richtung von vorn nach hinten im Verhältnis zum Vagusursprung¹⁾ sagen, daß x nicht weit vom vorderen Rand, y etwa unter der Mitte desselben das Gehirn verläßt und z mit seinem hinteren Ende ungefähr mit dem Hinterrande dieses Nerven abschneidet. Vergleicht man dies mit der von FÜRBRINGER für x bei Haien mit drei occipitalen Nerven aufgestellten Regel, welche er so formuliert, daß sie „in der Mitte oder wenig hinter der Mitte des Vagusursprunges liegt“ (S. 371), so ergibt sich eine nicht unerhebliche Vorwärtswanderung dieser Wurzel, welche sie in das bei Haien für w oder sogar v übliche Ursprungsgebiet führt. Es steht dies aber nicht im Widerspruch mit dem Verhalten von y und z bei Holocephalen, für welche seit FÜRBRINGER ebenfalls ein den Haien gegenüber starkes Vorwandern feststeht. Immerhin zeigt aber mein Exemplar auch für z eine besonders starke Verschiebung nach vorn, da in der Regel bei Holocephalen z caudalwärts hinter dem Bereich des Vagusursprunges, wenn auch in größerer Nähe als bei Haien, entspringt (FÜRBRINGER, S. 371). x, y, z verbinden sich noch während des Durch- und

GEGENBAUR, ROHON und SEWERTZOFF bei Hexanchus, Centrophorus, Scymnus, Scyllium und Acanthias erhobenen an und ist im Vergleich mit Holocephalen bemerkenswert (s. FÜRBRINGER 1897, S. 379).

1) Es sei hier einer gelegentlich gemachten Beobachtung über einen besonders weit caudal reichenden Ursprung des Vagus bei Acanthias gedacht. Ein isoliert verlaufender feiner Wurzelfaden entsprang dorso-lateral vom Rückenmark nicht weit von der Mitte des Abstandes zwischen der Eintrittsöffnung des Kanals für z und für 1v, verlief transversal zur Schädelhöhlenwand und folgte dieser eng angeschlossen nach vorn, um sich mit dem Vagus bei dessen Eintritt in den Schädel zu vereinigen. Innerhalb der Medulla ließ sich der Nerv, in oberflächlicher Lage, bis in die Nähe des übrigen Vaguswurzelkomplexes verfolgen (Taf. X, Fig. 5). Acanthias reiht sich mit dem Besitz dieses Accessorius den anderen Haien (Hexanchus, Heptanchus, Carcharodon, Scymnus, Oxyrrhina, Carcharias, Rhina) an, für welche schon ältere Autoren die Identität ähnlicher Wurzeln mit dem XI. Gehirnnerv höherer Wirbeltiere vermuteten, eine Ansicht, welche FÜRBRINGER durch den Nachweis der Verbindung dieses Nerven mit dem M. trapezius bei Hexanchus als richtig bewies (S. 373, 374).

Austretens durch den Schädel miteinander und mit dem Plexus cervicalis. Ob in der That nervöse Elemente von x in letzteren übergehen, oder ob x selbständig zur epibranchialen Muskulatur verläuft, kann ich nicht angeben, da ich eine Auflösung der Anastomose nicht versuchte; von y halte ich eine Beteiligung am Plexus für sicher (vergl. dagegen FÜRBRINGER's Exemplar, Taf. IV, Fig. 4).

Die hochstehenden Rochenfamilien, die Trygoniden und Myliobatiden (von JÄCKEL [1894] als Centrobatiden zusammengefaßt), besitzen in ihren spino-occipitalen Nerven Aehnlichkeiten, die sie von den anderen Rochen unterscheiden. Sie lehren uns die zweite Art der dem Schädel assimilierten Spinalelemente kennen, die nach FÜRBRINGER's Ausführungen als occipito-spinale Nerven zu benennen und mit a, b, c etc. zu bezeichnen sind. Bisher sind für Haie solche für Carcharias und Mustelus von ROSENBERG (1886, S. 34) und für Acanthias von C. K. HOFFMANN (1894, S. 649) und SEWERTZOFF (1897, S. 415) angegeben, bei Holocephalen und Ceratodus dieselben von FÜRBRINGER gefunden worden. Die Deutung bei Squaliden kann aber noch nicht als völlig gesichert gelten; wegen der Bedenken, welche gegen dieselben erhoben werden können, verweise ich auf GEGENBAUR's (1887, S. 8—11) und FÜRBRINGER's (1897, S. 365, 366) Ausführungen.

Ich finde bei dem von mir untersuchten Exemplar von Trygon sowohl wie Myliobatis zwei spino-occipitale Nerven. Doch erfordern dieselben für beide Tiere eine gesonderte Betrachtung, da sie trotz der Uebereinstimmung in der Zahl bemerkenswerte Unterschiede in ihrem Lageverhältnis zu den umgebenden Weich- und Hartteilen aufweisen. Auch muß ich vorgreifend die ersten aus der Wirbelsäule austretenden Nerven mit in den Kreis der Beschreibung ziehen, da sie eine weitere Handhabe zur Deutung dieser spino-occipitalen Elemente liefern werden. Letztere könnte ja auf den ersten Blick einfach erscheinen, indem man den vordersten = y, den hintersten = z setzt. Doch besteht eine Schwierigkeit dabei in der hohen Stellung der Trygoniden und Myliobatiden im Kreise der Rochen und in dem Mangel eines zweiten occipitalen Nerven (y) bei sämtlichen primitiver gebauten Mitgliedern desselben (FÜRBRINGER'sche Regel siehe oben, vergl. auch Sichtung der diesbezüglichen Litteratur bei FÜRBRINGER, S. 361). Es bedarf daher genauer kritischer Erwägungen, ehe man sich zu dieser Annahme entschließen könnte.

Bei Trygon (Taf. XVI, Fig. 1) entspringt der vorderste Nerv α (wenn ich zunächst die indifferenten Bezeichnungen α und β für

die betr. Nerven beider Tiere benutze) von der Medulla in typischer Weise an der ventralen Unterfläche hinter dem Vagusursprung und zwar etwa um die halbe Breite desselben caudal vom hinteren Rand. β liegt um dieselbe Entfernung von α , also vom hinteren Ende der Vaguswurzel etwa um einen ganzen Breiten-durchmesser letzterer entfernt¹⁾. Beide Nerven verlaufen in mäßigem Grade descendent durch die Schädelhöhle, treten in separate Kanäle des Schädelknorpels hinter dem Vagus, welche sie in untereinander und mit dem Vaguskanal fast parallelem Verlauf zur Austrittsstelle aus dem Occiput führen.

Der erste Spinalnerv besitzt eine ventrale und dorsale Wurzel. Erstere tritt durch eine ligamentöse Verbindung zwischen den medialen, aneinander grenzenden Teilen von Schädel und Wirbelsäule hindurch (lateral ist beiderseits ein breiter, transversaler Gelenkspalt vorhanden), während die dorsale, bei weitem schwächer als die ventrale und ohne äußerlich wahrnehmbares Spinalganglion, aus der Wirbelsäule in der Höhe der hinteren Wurzeln der folgenden Spinalnerven und nahe dem Vorderende derselben hervorgeht. Es sei gleich erwähnt, daß dieser Nerv der vorderste Brustflossennerv ist.

Wäre $\alpha = y$, d. h. nähmen wir an, daß beide spino-occipitalen Nerven bei Trygon occipitaler Natur wären, dann fällt zunächst die etwas zu caudal liegende Ursprungsstelle aus der Medulla auf. FÜRBRINGER sagt auf Grund seiner reichen Erfahrungen über das Ursprungsverhältnis zur Lage des Vagusendes, daß y bei „den Arten mit zwei Occipitalnerven in der Regel direkt hinter diesem Ende, mitunter (z. B. bei Rhina) auch etwas vor demselben oder selbst eine ansehnlichere Strecke davor (Holocephalen) abgeht“ (1897, S. 371). Hier ist die Strecke schon ziemlich ansehnlich, um welche α nach hinten vom Vagusrand entfernt ist. Noch weniger aber will mit dieser Voraussetzung passen, daß der erste Spinalnerv bei dieser Art zu zählen eine dorsale Wurzel besitzt. Auch über das Vorkommen und Fehlen solcher hat FÜRBRINGER seine Erfahrungen in bestimmte Regeln gekleidet und zwar für Rochen folgende festgestellt:

z^v 1^v 2^v 3^{vd} 4^{vd} 5^{vd} meiste Rochen,
 1^v 2^v 3^v 4^v 5^{vd} Pristis [B],
 1^v 2^v 3^{vd} 4^{vd} 5^{vd} Torpedo, Raja,
 2^v 3^{vd} 4^{vd} 5^{vd} Raja (individ.),

1) In der Figur ist die genaue Ursprungsstelle an der Medulla nicht zu sehen, da sie zu weit ventral liegt.

in welchen v die ventrale und d die dorsale Wurzel bezeichnet (1897, S. 545), und welchen ich einen eigenen Befund bei *Pristis* aus besonderen Gründen eingereiht habe. An einer anderen Stelle betont er ausdrücklich, daß ein kompletter Mangel der dorsalen Wurzel des zweiten Spinalnerven bei allen untersuchten Rochen und Holocephalen beobachtet wurde (S. 392), wie dies ja auch aus obigen Regeln hervorgeht und meine spärlichen Befunde durchaus bestätigen. Sollte gerade *Trygon* in dem Besitz von 1^d gegenüber allen anderen, zum Teil weit primitiveren Rochen ein ursprüngliches Verhalten bewahrt haben, wie es nicht einmal die meisten pentanchen Haie zeigen? Es kommt aber noch ein dritter Punkt in Betracht: die Beziehungen von 1 (nach unserer Voraussetzung) zur Extremität. Als erster Extremitätsnerv ist durch FÜRBRINGER's [F.] und meine [B.] weiter unten mitzuteilenden Untersuchungen folgender bei den verschiedenen Rochen nachgewiesen:

2. *Torpedo* (Spur) [F.],

3. *Torpedo* [F.], *Rhynchobatus* [F.], *Rhinobatus* [B.], *Raja clavata* [B.],

4. *Torpedo* [B.], *Raja vomer* [B.], *Pristis* [B.].

Also auch hierin würde *Trygon* ganz exceptionell allen anderen Rochen voranstellen¹⁾.

Diese drei Konsequenzen hindern mich, α und $\beta = \gamma$ und z zu setzen. Es ist vielmehr eine andere Reihenbestimmung erforderlich. Da alle drei Argumente darauf hindeuten, daß α einem weiter caudal als γ gelegenen Element der Serie ursprünglich spinaler Nerven entspricht und ebenso β sich zu z verhält, ergibt sich von selbst der Schluß, daß einer oder beide dieser Nerven occipito-spinaler Natur sein müssen, d. h. daß wir es bei diesem Rochen mit der Einverleibung neuer Wirbelemente (auximetameren Charakters) zu thun haben.

Am Schädel von *Trygon* oder den Anheftungsstellen der Muskulatur fand ich nichts, was für eine Bestimmung der ursprünglichen Cranio-Vertebralgrenze hätte verwertet werden können. Es ist deshalb erforderlich, auf dem Wege des Vergleichs mit anderen Rochen eine seriale Einordnung der spino-occipitalen

1) Man könnte es als eine Anpassung an die bei Centrobatiden so sehr wie bei keiner anderen Rochenfamilie nach vorn verlängerten Brustflossen betrachten, daß mehr occipitale Nerven erhalten sind als bei den anderen. Dies wird aber dadurch widerlegt, daß gerade die aus dem Schädel heraustretenden Nerven keine Aeste an die Flosse senden. Außerdem ist wahrscheinlich, wie ich später werde zeigen können, die Ausdehnung der Flosse nach vorn sekundär erfolgt.

Nerven der Trygoniden zu versuchen. Hält man sich an das Vorkommen oder Fehlen der dorsalen Wurzel, so ergibt sich folgende Ziffer für den ersten Nerven mit dorsaler Wurzel:

3. (voll entwickelt): meiste Rochen [F.],
3. (schwach entwickelt): Torpedo [F. und B.],
4. (schwach entwickelt): *Raja clavata* [F.],
5. (voll entwickelt): *Pristis* [B.].

Aus dieser Liste läßt sich ablesen, wo die vordere und hintere Wahrscheinlichkeitsgrenze für α und β liegt. Man wird ihr zufolge nach hinten zum äußersten $\alpha = 3.$, $\beta = 4.$ setzen dürfen, weil dann der erste dorsoventrale Spinalnerv bei Trygon wie bei *Pristis* der 5. wäre. Gegen diese Annahme spricht ohne weiteres, daß der Ursprung von $\alpha = 3.$ aus der Medulla in so großer Nähe des Vagus allen Erfahrungen zuwiderläuft. Die äußerste Grenze, bis zu welcher nach meinen Beobachtungen die Wurzel des 1. Spinalnerven nach vorn vorrückt, fand ich bei *Pristis* erreicht, bei welchem sie unmittelbar in der Höhe des hinteren Randes des Vagusursprunges lag. Andererseits erledigt sich $\alpha = 2.$, $\beta = 1.$ dadurch, daß dann der 2. Spinalnerv eine hintere Wurzel besäße und die vordere Grenze obiger Liste überschritten wäre. Es bleibt also die Wahl zwischen $\alpha = 1.$, $\beta = 2.$ und $\alpha = 2.$, $\beta = 3.$ Der Vergleich mit *Myliobatis* wird hierbei entscheiden.

Bei *Myliobatis* (Taf. XVI Fig. 4 u. 5) entspringt Nerv α in der Höhe des hinteren Randes des Vagusursprunges aus der Medulla, in typischer Weise ventral von diesem. Er wird vom Vagus eher noch ein wenig gedeckt. Jedenfalls liegt er nicht hinter ihm (caudal). β entspringt ein wenig weiter caudal, etwa um die Breite des Vagusursprunges hinter α und dem Vaguswurzelrande. Beide treten getrennt in separate Knorpelkanäle des Schädels, nachdem sie die Schädelhöhle descendent, jedoch in geringerem Maß als der Vagus, durchlaufen haben. Letzterem Umstand verdankt es α , daß sein Knorpelkanal im Schädel etwas vor den Vaguskanal zu liegen kommt, und ebenso Nerv β , daß er in der Mitte unter dem Vagus durch das Occiput verläuft. Der descendente Verlauf besteht innerhalb des Knorpels fort, jedoch in geringerem Maß als innerhalb der Schädelhöhle, namentlich bei β ; es konvergieren die beiden Kanälchen und vereinigen sich kurz vor der Austrittsstelle aus dem Schädel ventral von der Oeffnung für den Vagus. Außerhalb des Schädels ist der gemeinsame Stamm $\alpha + \beta$ bedeckt vom Vagusstamm.

Da zwischen Schädel und Wirbelsäule bei *Myliobatis* jeder-

seits ein wohl ausgebildetes Gelenk mit breitem, freiem Gelenkspalt existiert, wie es den alten Anatomen schon bekannt war (MECKEL, 1824, S. 198) und von GEGENBAUR als Neuerwerb der Rochen gegenüber der weitaus größten Zahl der Haie beschrieben worden ist (1872, S. 32), so verläuft der erste Spinalnerv durch einen Knorpelkanal der Wirbelsäule unmittelbar hinter dem Gelenk, wie es stets beim Vorhandensein eines solchen auch bei höheren Wirbeltieren naturgemäß der Fall ist. Er und der folgende, der 1. Brustflossennerv, besitzen keine dorsale, nur eine ventrale Wurzel, erst der dritte Nerv, vom Occipitalgelenk an gerechnet, ist im Besitz beider Wurzeln, von denen die dorsale schwächer als die ventrale und im Besitz eines nur mäßig entwickelten Spinalganglions ist.

Mehr als die Bedenken gegen die Stelle des medullaren Ursprungs, gegen das Vorkommen einer dorsalen Wurzel des 3. und die Beteiligung des 2. Spinalnerven an der Versorgung der Brustflosse — alles Momente, die nicht aus dem Rahmen des bei Rochen Ueblichen heraustreten, aber doch Myliobatis in allen diesen Punkten an das Vorderende der Reihe der Rochen stellen würden — bestimmt mich der Vergleich mit der anderen Centrobotidenfamilie (Trygon), anzunehmen, daß auch hier *auximetamere* Teile im Schädel vorhanden sind. War für Trygon der Nachweis leichter für das Quale des hintersten Schädelendes zu führen, so ergibt sich bei Myliobatis einfacher die Bestimmung des Quantum an assimilierten Wirbelelementen. Nerv α liegt in der Höhe der hinteren Vagusgrenze, fast noch im Bereich des Vaguswurzelgebietes, reicht im weiteren Verlauf sogar über den Vagus rostral ein wenig hinaus. Er reicht weiter rostral, als die ventrale Wurzel vom 1. Spinalnerv je entspringt (Maximum bei *Pristis*: unmittelbar hinter dem Vagusrand), und ist deshalb gleich z zu setzen. Ich bestimme also mit Berücksichtigung der Bezeichnungsweise FÜRBRINGER'S für die occipito-spinalen Elemente (1. = a , 2. = b etc.) die vordersten Nerven in Bezug auf ihre seriale Reihenfolge mit

$$\begin{array}{l} z^v \ a^v \ 2^v \ 3^v \ 4^{vd} \text{ für Myliobatis und} \\ a^v \ b^v \ 3^{vd} \text{ für Trygon.} \end{array}$$

Für Trygon ergibt sich diese Bestimmung im Vergleich mit Myliobatis leicht, wenn man sich erinnert, daß die Wahl zwischen $\alpha = a$, $\beta = b$, oder $\alpha = b$, $\beta = c$ offen blieb. Allein die Ursprungsverhältnisse in der Medulla entscheiden da.

Es wäre sehr wünschenswert, wenn direkte Beweisgründe durch spätere Untersuchungen mittelst Vergleichung verschieden

alter Entwicklungsstufen der Trygoniden und Myliobatiden unter- und miteinander für die Homologisierung der spino-occipitalen Nerven dieser Tierfamilien mit denen anderer Selachier beschafft würden. Das bei letzteren im allgemeinen so konstante Verhalten der Occipitovertebralverbindung ermahnt gewiß zur Vorsicht meiner Deutung sowohl wie ähnlichen älteren (ROSENBERG, HOFFMANN, SEWERTZOFF) gegenüber. Aber die Notwendigkeit, einen Ausgangspunkt für die Zählung der Spinalnerven zu finden, zwang mich zu dem mitgeteilten Versuch einer Homologisierung per exclusionem. Ich verweise übrigens zur Befestigung der Wahrscheinlichkeit der Resultate desselben auf die weiteren Befunde dieser Arbeit, in welche sich Trygon und Myliobatis in dieser Anordnung zwanglos einreihen, und bitte dies an den schon mitgeteilten Tabellen zu prüfen. (Auf S. 256 kommt Myliobatis zwischen erste und zweite Reihe zu stehen und Trygon in die dritte; auf S. 257 beide in die dritte.)

Für die drei letzten spino-occipitalen Nerven von Chimaera hat FÜRBRINGER den Nachweis erbracht, daß sie in jüngerer Zeit dem Schädel einverleibt sein müssen, als die vor ihnen liegenden. Er stützt sich dabei auf die Beziehungen zum Plexus brachialis, auf die Breite der Ursprünge aus der Medulla, besonders aber auf Ursprungszacken des *M. levator scapulae*, welche bei Chimaera an die hintere Schädelwand sich anheften und zwischen b und c hindurchgehen, diese trennend. Im übrigen sind b und c miteinander verschmolzen und treten durch einen gemeinsamen Knorpelkanal. Mein Exemplar liefert noch ein weiteres Argument für den Neuerwerb der letzten spino-occipitale Nerven bei Chimaera. c besitzt nämlich bei ihm eine dorsale Wurzel, welche aber nicht durch den Schädel hindurchtritt, sondern durch die Wirbelsäule (Taf. X, Fig. 3). Dieselbe ist bedeutend schwächer als die ventrale Wurzel und als die weiter caudal, in gleicher Höhe mit ihr austretenden dorsalen Wurzeln der folgenden Spinalnerven und besitzt ein gegen letztere stark rudimentäres Spinalganglion. c^v und c^d entspringen also dies- und jenseits des wohl ausgebildeten Occipitovertebralgelenkes und vereinigen sich erst in ziemlicher Entfernung von dem Skelett, während die Vereinigung der Wurzeln bei den folgenden Spinalnerven in unmittelbarer Nähe desselben erfolgt. Daß es sich hier um eine Angliederung und nicht Abgliederung (wie bei den Notidaniden) handelt, dürfte schon durch das Vorkommen von a und b und die Argumente FÜRBRINGER's hinlänglich gestützt sein, wird aber auch durch das Fehlen einer Grenze im

Knorpel caudal von 3(c)^d völlig widerlegt. Eine solche ist stets bei Hexanchus und Heptanchus gefunden worden, wenn z^d nicht aus dem Schädel, sondern einem Skelettstück (Intercrurale) hinter demselben heraustritt (GEGENBAUR, 1872, S. 30 und 31, FÜRBRINGER, S. 364, 365). Bei Chimaera verläßt 3(c)^d den einheitlichen „Anfangskomplex“ der Wirbelsäule (JOH. MÜLLER, 1835, Taf. V, Fig 1).

Die Ursprungszacken des M. levator scapulae liegen in meinem Exemplar nicht zwischen b und c. Es ist b gleich beim Austritt aus dem Schädel in einen feineren caudalen und gröberen rostralen Ast gespalten. Der erstere bleibt mit c verbunden und gehört zum Plexus brachialis, der letztere verläuft dicht am Schädel zu a und verbindet sich mit diesem und den occipitalen Nerven zum Plexus cervicalis. Zwischen beiden entspringen die vordersten Ursprungszacken des M. levator (vergl. mit FÜRBRINGER, Taf. IV, Fig. 4). Daß es sich bei b + c in der That um zwei Nerven handelt — der gemeinsame Knorpelkanal und gemeinsame Ursprung täuschen nur einen Nerven vor — wird auch in meinem Fall ersichtlich aus der Art des Ursprungs aus der Medulla. Derselbe erfolgt mit 6 nebeneinander liegenden, aber deutlich gesonderten Wurzelbündeln, während a deren nur 2 und die ventralen Wurzeln der Spinalnerven 3, selten 4 aufweisen. Ich ordne aus diesen Gründen in meinem Exemplar von Chimaera die spino-occipitalen und spinalen Nerven folgendermaßen:

$$x^v \ y^v \ z^v \ a^v \ b^v \ \begin{matrix} 3^d \\ c^v \end{matrix} \ 4^{vd} \ 5^{vd} \ \text{usw.}$$

Es läßt sich mit diesem Befund ein ähnlicher bei Ceratodus vergleichen. Bei diesem fand ich einmal:

$$y^v \ z^v \ a^{vd} \ b^{vd} \ 3^{vd} \ 4^{vd} \ \text{usw.}$$

und in einem zweitem Fall

$$y^v \ z^v \ a^{vd} \ b^{vd} \ \begin{matrix} 3^d \\ c^v \end{matrix} \ 4^{vd} \ \text{usw.}$$

Der erstere stimmt mit dem häufigsten Befund FÜRBRINGER's, der letztere mit dem seltener von ihm erhobenen überein (S. 471 und Taf. VII, Fig. 8 und 9). Diesem ist mein Befund bei Chimaera analog durch den Besitz des Uebergangsnerven $\begin{matrix} 3^d \\ c^v \end{matrix}$.

Für die vordere Abgrenzung des Plexus cervico-brachialis ist neben der Bestimmung der vordersten spinalen Elemente (Spino-occipitalnerven) überhaupt die Untersuchung darüber von Wichtigkeit, welcher von diesen als erster rostraler Nerv in den Plexus eintritt. Denn ich machte schon oben (S. 249) auf die Fälle aufmerksam, bei welchen sich die Plexusbildung nicht bis zum vor-

dersten existierenden Nerven spinaler Abkunft erstreckt, dieser vielmehr sekundär aus dem Verband gelöst und selbständig geworden ist (FÜRBRINGER, 1897, S. 394). Für das Thema dieser Arbeit ist dieses Verhalten deshalb wichtig, weil mit der Auslösung aus dem Plexus ein Zusammenhang mit der vorderen Extremität ohne weiteres ausgeschlossen ist. Ich halte eine **Auslösung** folgender Nerven für sicher:

- v, w Hexanchus, Heptanchus (FÜRBRINGER, 1897, S. 394, Taf. III, Fig. 1, 2; Taf. II, Fig. 1),
- w Echinorhinus (JACKSON and CLARKE, 1876, S. 97, 98, Taf. VII, Fig. 3),
- x Spinax niger A (eigener Befund),
- y Laemargus, Mustelus (FÜRBRINGER, 1897, S. 394, Taf. III, Fig. 3),
- y, z Rhina (eigener Befund, Taf. XII, Fig. 3),
- 1 Pristis (eigener Befund, Taf. XV, Fig. 1),
- x, y, z, 1, 2 Chlamydoselachus (eigener Befund).

Aus demselben Grund beansprucht Raja besonderes Interesse, weil FÜRBRINGER im individuellen Fall bei einem sehr großen Exemplar (*R. clavata*) die völlige Atrophie von 1^{vd} feststellte (1897, S. 384), dem ich einen gleichen Befund bei einem stattlichen Individuum der Species *Raja vomer* anreihen kann (Taf. XIV, Fig. 1).

Ist einmal der Ast eines Spinalnerven in den Plexus cervico-brachialis eingetreten, so ist eine sorgfältige Spaltung des letzteren in seine Elemente erforderlich, um zu erkennen, welches der erste Brustflossennerv ist. Doch davon weiter unten.

Zunächst möchte ich noch einige Bemerkungen über die Wurzeln der Spinalnerven vorausschicken, da man auf diese behufs richtiger serialer Zählung der Komponenten des Plexus alle Aufmerksamkeit verwenden muß. Die ohnehin spärlichen Angaben der Litteratur über die Innervation der Flossen sind deshalb fast ausnahmslos ohne Nachprüfung und Korrektur der Zahlenangaben zum Vergleich miteinander und mit neuen Befunden unbrauchbar, weil gerade im vorderen Bereich der Wirbelsäule und im hinteren des Schädels die Ursprungsverhältnisse nicht oder ungenügend beachtet wurden.

FÜRBRINGER hat darauf aufmerksam gemacht (1897, S. 380), daß die Kanälchen der spino-occipitalen Nerven im Schädel der Haie häufig in einer windschiefen Ebene liegen. Die intracraniellen Eintrittsöffnungen liegen nämlich in einer horizontalen Flucht hintereinander, während die Verbindungslinie der Austrittsöffnungen

in rostro-caudaler Richtung ansteigt. „z^v kommt dem Höhenniveau des Austritts der ventralen Wurzeln der spinalen Nerven nahe oder erreicht dasselbe.“ Ich finde das Ansteigen der Austrittsstellen manchmal bei Rochen auch auf die Wirbelsäule, auf die ventralen Wurzeln derjenigen ersten Spinalnerven fortgesetzt, bei welchen die dorsale Wurzel atrophiert ist. Während bei *Rhinobatus*, *Raja vomer*, *Torpedo* und *Myliobatis* die Austrittsline ganz oder fast genau in der Flucht der vorderen Wurzeln der kompletten Spinalnerven verläuft, erhebt sich dieselbe bei *Pristis* und *Raja clavata* so weit dorsal, daß 4^v fast im Niveau von 5^d und 2^v von 3^d liegt (Taf. XV, Fig. 1).

Mag diese Wanderung auch sehr nebensächlich sein, so ist doch hervorzuheben, daß das fragliche Verhalten leicht zu Verwechselungen ventraler Wurzeln mit dorsalen Anlaß geben kann. Erst die Entfernung des Knorpels und Eröffnung des Wirbelkanals zeigt deutlich, daß es sich um ventrale Wurzeln handelt.

Bei *Trygon* beobachtete ich den Zusammenfluß der Kanälchen ventraler Wurzeln zu einer gemeinsamen Austrittsöffnung und eine Verschmelzung der entsprechenden Wurzeln zu einem einheitlichen Stämmchen (bei 6^v + 7^v, 8^v + 9^v, 14^v + 15^v, 17^v + 18^v, 22^v + 23^v (Taf. XVI, Fig. 3). Die getrennten dorsalen Wurzeln, der getrennte Ursprung vom Rückenmark und der anfangs getrennte Verlauf der Kanälchen im Wirbelknorpel erweisen das Sekundäre dieser Vereinigungen zur Genüge. Ich erkläre mir dieselben durch die außerordentliche Einschmelzung von Knorpelgewebe, welche namentlich im Bereich des vorderen Teiles der Wirbelsäule bei *Trygon* stattgefunden hat. Es sind, wie bei den Rochen überhaupt (MECKEL, 1824, S. 192), die ersten (34—35) Wirbel zu einer einzigen Knorpelröhre verschmolzen, dabei aber die einzelnen, am Austritt der Nerven kenntlichen Elemente so verkürzt, daß der Zwischenraum zwischen den Spinalganglien kaum die Breite eines solchen beträgt. Daß es bei dem durch die Lage des Plexus stark nach hinten gedrängten Verlauf seiner Komponenten nicht noch häufiger zu Verschmelzungen der Kanälchen kommt, ist auffallend. Manchmal liegt eine Reihe von Oeffnungen ventraler Kanälchen außen an der Wirbelsäule unmittelbar nebeneinander. An ihrem ventralen Rand ist die Wirbelsäule beiderseits ihrer ganzen Länge nach von einer unsegmentierten Knorpelleiste eingefast, welche auch da ihre einheitliche Natur bewahrt, wo die mediale Partie immer deutlichere und schließlich allenthalben aus-

geprägte Wirbelgrenzen besitzt. HASWELL (1884, S. 100) hat dieselbe bereits erwähnt und auch teilweise abgebildet (Fig. 10 u. 11, Taf. II). Durch diese laterale Leiste treten in der Höhe der Scapula, welche, wie gewöhnlich, an einen besonderen, von den Dornfortsätzen ausgehenden Knorpel sich anheftet, bald vordere, bald hintere Wurzeln der Spinalnerven mittelst separater oder gemeinsamer Kanälchen hindurch (z. B. 22^d + 22^v + 23^v). Doch vereinigen sich gewöhnlich bald nach dem Austritt die Wurzeln desselben Nerven miteinander, und es macht keine Schwierigkeit trotz der hohen Spezialisierung des Skeletts und der damit verbundenen Veränderungen ihn als solchen zu erkennen; in den vorderen Teilen des Plexus können jedoch jene ein Uebersehen von Komponenten desselben leicht im Gefolge haben.

Die geringsten Schwierigkeiten bietet die Bestimmung der caudalen Grenze des Plexus cervico-brachialis im einzelnen Fall, wenn sie auch bei verschiedenen Individuen und in den verschiedenen Altersstufen derselben Species Schwankungen unterliegt. Ich gebe zunächst eine Liste der numerischen Beteiligung der Spinalnerven am Aufbau des Plexus cervico-brachialis der von mir untersuchten Fische und ordne sie nach der Zahl der spinalen Komponenten: s. Tabelle nächste Seite.

Bei dieser Anordnung¹⁾ fällt die allmählich und fast ganz gleichförmig zunehmende Zahl der Komponenten des Plexus an seinem caudalen Ende, die unterbrochene und sprungweise Ab- und Zunahme am rostralen Anfang auf. Die gestaltenden Ursachen, welche die Ausdehnung nach vorn und nach hinten bedingen, sind also jedenfalls nicht identisch. Der Anfang, das spino-occipitale Kontingent, gehört von den beiden Bestandteilen des Plexus einzig und allein dem cervikalen an (nur *Ceratodus* macht eine Ausnahme, wurde aber hier nicht erwähnt, weil eine Plexusbildung ähnlich der bei Plagiostomen bei ihm nicht vorkommt). Die Ursachen seiner Ausbildung fallen außerhalb des Planes dieser Arbeit. FÜRBRINGER hat auf Grund eigener und mit Verwertung älterer Untersuchungen nachgewiesen, daß es sich um regressive Umbildungen im vordersten Bereich der Wirbelsäule handelt, die mit einer Vorwanderung spinaler Elemente in das Gebiet der Medulla einhergehen und eine schrittweise Atrophie der vordersten Nerven im Gefolge haben (1897,

1) In diese Liste passt der Befund SWAN'S (1855) bei *Raja batis* gut hinein. Ich zähle auf seiner Taf. XI im Plexus cervico-brachialis 17 spinale Elemente und zwar Nerv 2—18. Der erste Spinalnerv scheint auch in diesem Fall atrophisch gewesen zu sein. Er fehlt in der Figur.

S. 361—368). Die Ursachen für die Ausbildung des Plexus nach hinten könnten im cervikalen Anteil des Plexus, im brachialen oder in beiden d. h. einer beiden gemeinschaftlichen Grundursache gesucht werden. Die erste, d. h. die Beziehungen zur prozonalen Körperregion (dieser gehört bekanntlich der Plexus cervicalis allein an) ist nicht so unwahrscheinlich, wie sie auf den ersten Blick erscheinen dürfte. Der Plexus cervicalis und Plexus brachialis folgen sich nämlich in dem gemeinsamen Verband ihrer Komponenten in den meisten Fällen nicht so, daß der eine anfängt, wo der andere aufhört. Die Verbindung ist eine viel innigere; auch hier hat FÜRBRINGER durch genaue Zahlennachweise zum ersten Mal den Grad der Verbindung beider Systeme bei Haien festgestellt und gefunden, daß 1—10 Nerven beiden gemeinsam sein können (1897 S. 389). Im letzteren Fall greift der Ursprung des Plexus cervicalis so tief ins Gebiet des pterygialen Plexus hinein, daß noch der 10. Brustflossennerv einen Ast nach vorn, vor den Schultergürtel entsendet.

Ich habe in der Liste (S. 265) die hintere Grenze der prozonalen Elemente des Plexus cervico-brachialis besonders markiert durch Unterstreichen des letzten prozonalen Nerven mit einer ausgezogenen Linie¹⁾. Da der Anfang des brachialen Teiles in der Liste nicht angegeben ist — ich komme darauf später zurück — so könnte es für den, welchem die Verschränkung cervikaler und pterygialer Bestandteile unbekannt ist, den Anschein haben, als ob der Plexus in den meisten Fällen rein oder fast rein cervikaler Natur sei. Denn bei verschiedenen der aufgezählten Fische schließt der letzte Nerv des Gesamplexus auch den Plexus cervicalis ab, bei anderen liegt die Grenze des letzteren nur wenig vor der des

1) Vergleicht man FÜRBRINGER's Angaben über die Ausdehnung des Plexus cervicalis nach hinten (1897, S. 384) mit den von mir oben in der Liste notierten, so wird man finden, daß meine Zahlen nur in einigen Fällen mit jenen übereinstimmen, daß aber in den meisten die Grenze meiner Liste weiter caudalwärts verschoben ist als die der seinigen (bis zu 4 Nerven: Rhina). Es rührt dies daher, daß FÜRBRINGER in jener Tabelle nur die Elemente berücksichtigt hat, welche einen gemeinsamen Nervenstamm vor dem Schultergürtel bilden. Außer diesen giebt es häufig noch Aeste, welche auch prozonal, aber isoliert verlaufen, welche FÜRBRINGER auch erwähnt (Anm. S. 385, zu S. 384 gehörig) und welche ich hier mitgezählt habe, da es mir in erster Linie auf die Beziehung zum prozonalen Gebiet, weniger auf die Bildung des Plexus cervicalis ankommt. Sie versorgen die Haut vor oder über dem Schultergürtel. Ich werde auf sie noch zurückzukommen haben.

Ganzen, zweimal (bei *Centrina* und einem *Spinax*embryo) überschreitet sie dieselbe sogar um ein Geringes¹⁾. So eng auch die Beziehungen der Größe des Plexus zu dem cervikalen Komponenten in manchen Fällen sein mögen, so genügt doch die Anteilnahme an der Versorgung des prozonalen Gebietes nicht, um die Einverleibung immer wachsender Bestände von Nerven in den hinteren Rand des Hauptplexus ausreichend zu erklären. Denn Fälle wie *Rhina* (Differenz von 5 Metameren) und *Pristis* (Differenz von 9 Metameren) lehren, daß manchmal auch ein großes Mißverhältnis zwischen Wachstum der prozonalen Region und Vergrößerung des Plexus cervico-brachialis besteht. Wir müssen deshalb auch den pterygialen Teil des Plexus berücksichtigen, der uns in den Bereich des Schultergürtels führt. Dabei werde ich des Zusammenhanges wegen alle Beziehungen zu diesem Skelettteil behandeln, auch die der nicht am Plexus beteiligten Nerven, um am Schluß des nächsten Kapitels auf die Frage nach den Bedingungen für die Ausbildung jenes zurückzukommen.

2. Beziehungen der Spinalnerven zum Schultergürtel.

Im Schultergürtel der Selachier und Holocephalen giebt es Kanälchen, welche dazu bestimmt sind, Nerven der Brustflosse ihrem Endgebiet zuzuführen. Seit der grundlegenden Arbeit GEGENBAUR'S über den Schultergürtel, in welcher sie, obschon bereits früher von CUVIER entdeckt, zum ersten Mal in ihrer typischer Erscheinung gewürdigt werden (1865, S. 79—85), sind sie besonders wichtig geworden dadurch, daß GEGENBAUR sie zum Nachweis homologer Teile bei den verschiedenen Bildungen des Schultergürtels im Kreise der Fische benutzte. „Das Verhalten der Kanäle und der dazu gehörigen Oeffnungen ist im ganzen sehr einfach. Der Kanal, durch welchen das Nervenstämmchen in den Schulterknorpel eintritt, beginnt an der Innenseite des Knorpels und teilt sich regelmäßig in zwei, davon der eine über, der andere unter der Anfügestelle der Flosse austritt. Diesem Verlaufe gemäß teilt sich auch der Nerv in zwei Aeste, einen oberen für die Hebemuskeln, einen unteren für die Senker der Flosse“ (GEGENBAUR, S. 79). Welche und wieviele Nerven speciell durch die Kanäle hindurchtreten, giebt GEGENBAUR nicht an, und auch nach ihm sind darüber nur wenige Angaben, wie auch über die Kanäle als solche überhaupt in der Litteratur enthalten. J. K. THACHER hat *Mustelus canis* untersucht (1876, S. 305) und bei diesem Squaliden einen Kanal mit einheitlicher

1) Bei *Centrina* bedeutet die Schrägstellung des Striches, daß ein Ast von 3 pro-, ein anderer metazonal verläuft.

Oeffnung an der Innenseite gefunden, durch welchen, wie er angiebt, ein Ast vom Vagus (! wahrscheinlich ein spino-occipitaler Nerv) zusammen mit den 7 ersten Spinalnerven, als einheitlicher Plexus und außerdem der für den Flossenheber bestimmte Ast vom 8. Nerv hindurchlaufen. Während der Plexus bei der Teilung des Kanälchens ebenfalls in einen oberen und unteren Ast sich spaltet, tritt der R. pterygialis superior (wie ich den von THACHER beschriebenen Ast des 8. Nerven bezeichne) ungeteilt in das obere Kanälchen ein. Bei einem anderen Exemplar derselben Species fand THACHER neben der großen Eintrittsöffnung noch eine feine, in welche der R. pterygialis superior 8 eintrat. Das hier beginnende accessorische Kanälchen vereinigte sich innerhalb des Knorpels mit dem oberen Tochterkanal des Foramen zonale primum und ebenso der Nerv mit dem jenem einverleibten Teil des Plexus. Ein accessorisches Nervenkanälchen (abgesehen von anderen, nicht dem Durchtritt von Nerven dienenden Löchern) wird hiermit zuerst bei Squaliden beschrieben. GEGENBAUR hatte solche bei Rochen angegeben und zwar eines resp. ein Paar (ein dorsales und ventrales) hinter dem Hauptkanal gelegener, welches letzterem er jedoch die Hauptbedeutung wegen der Konstanz seines Vorkommens beilegt (S. 82). Ob durch das accessorische Kanalsystem Nerven hindurchtreten, ließ GEGENBAUR (für *Rhinobatus* wenigstens) unentschieden; THACHER hat bei *Raja erinacea* Nerven durch dasselbe verlaufen sehen (S. 306). HASWELL (1884, S. 110) beschreibt bei *Trygonorhina fasciata* „a horizontal row of fine small pores“, welche hinter dem Hauptkanal liegen: auf der zugehörigen Abbildung (Fig. 3, Taf. II) bezeichnet er die Poren als Nervenlöcher und bildet fünf obere enge und ein unteres weites accessorisches Kanälchen ab. Ich habe (1892, S. 21) bei *Acanthias vulgaris* R. pterygialis 2, 3 und 4, *Odontaspis americanus* 8, 9, 10 und 11¹⁾ als Inhalt eines gemeinsamen Knorpelkanals (Hauptkanal) beschrieben und bei *Scymnus lichia* nur die Rami pterygiales inferiores vom 1.—5. Nerv¹⁾ durch den Schultergürtel treten sehen. Letzteres Verhalten fällt zusammen mit dem Bestehen eines einheitlichen, nicht in einen oberen und unteren Zweig sich spaltenden Kanälchens, welches GEGENBAUR bereits erwähnt und mit dem unteren Zweigkanal der anderen Selachier homologisiert (1865, S. 81).

In der embryologischen Litteratur finde ich über die Entstehung der Kanäle bei BALFOUR und MOLLIER ausführliche Angaben. Ersterer sagt: „Die Löcher im Brustgürtel entstehen zuerst nicht etwa durch Resorption, sondern durch Nichtentwicklung des Knorpels an den Stellen, wo bereits Nerven und Gefäße vorhanden sind“ (*Scyllium*, 1881, S. 536). MOLLIER schildert die Verknorpelung bei *Torpedo* im Bereich dieser Kanäle folgen-

1) Die Reihenzahl ist nicht genau in jener Mitteilung. Sie ist nach den Angaben dieser Arbeit zu modifizieren (*Odontaspis* 7—10, *Scymnus* 3—7).

dermaßen: „Es beruht dieser Vorgang auf einem allmählichen Verschwinden des Vorknorpels an gewissen Stellen der kontinuierlichen ersten Skeletanlage, an welchen die Zellen wieder den Charakter des sonstigen mesoblastischen Zellmaterials annehmen . . . (er erwähnt die Grenzbildung zwischen Pro-, Meso- und Metapterygium und fährt fort:) andererseits sehen wir der Rumpfwand näher in dem proximalen Ende des primären Basale einen ebensolchen Reduktionsprozeß auftreten. Es ist das die Stelle, wo die Nerven von der ersten gemeinsamen Anlage des Flossenskeletts umwachsen werden“ (1893, S. 36). Nach dieser Darstellung treten die Kanäle erst sekundär im Knorpel auf; in welcher Richtung, ist leider nicht aus ihr zu entnehmen. Für *Mustelus* giebt MOLLIER an, daß die drei proximalsten Nerven und ein großes Gefäß vom Schultergürtel gemeinsam umschlossen werden (S. 43), für *Torpedo*, daß der Collector (= Plexus cervico-brachialis) 13 Aeste der ersten 13 Spinalnerven durch das Coracoid sendet, und fährt fort: „die distal folgenden 3 Nerven . . . konvergieren gleichfalls und fallen auch noch in den Bereich der Gürtelanlage. — Ihre dorsalen und ventralen Aeste finden dadurch Aufnahme in je einen kurzen Kanal . . .“ (S. 53). Diese Beschreibung entspricht seiner Abbildung (Taf. VI, Fig. 26), während ein schematischer Holzschnitt (S. 48) „nach genauen Prismenzeichnungen angefertigt“ (S. 47) 17 Nerven durch den Hauptkanal und ebenfalls 3 durch den accessorischen treten läßt. Beide Angaben beziehen sich, soweit ich den Verfasser verstehe, auf dasselbe Stadium, dessen Flossenskelett in Taf. VIII, Fig. 19 und 20, abgebildet ist (S. 52 und Figurenerklärung zu Fig. 26). Wenn MOLLIER sagt: „Wir können dieselbe jedoch auch für die Nervenordnung des ausgewachsenen Tieres gelten lassen, da sich dieselbe nur mehr in ganz geringem Maße ändert“ (S. 52), so kann ich das nur auf die im Holzschnitt zur Darstellung gebrachten Verhältnisse beziehen. Denn in der That stimmen diese in der Zahl der Nerven¹⁾ im Hauptsächlichsten mit den bei erwachsenen *Torpedos* individuell vorkommenden überein. Ich referiere diese Befunde von embryologischer Seite so ausführlich, weil sie im weiteren Verlauf meiner Darstellung noch Verwendung finden sollen.

Zunächst will ich mich mit den Knorpelkanälen als solchen beschäftigen, dann erst mit ihrem Inhalt, den Nerven und Gefäßen. Die nur für Gefäße oder Muskeln bestimmten Kanäle werde ich nicht berücksichtigen.

Der Hauptkanal des Schultergürtels ist bei *Squaliden* fast stets vorhanden. Eine Seltenheit ist jedoch das Vorkommen accessorischer Kanälchen neben ihm. Doch kann ich dem ver-

1) Die Numerierung stimmt nur deshalb nicht mit der meinigen, weil MOLLIER die zwei vordersten Nerven Hypoglossus nennt und nicht mitzählt (S. 152).

einzelten von THACHER bei *Mustelus canis* individuell beobachteten Fall zwei weitere anschließen. Bei einem anderen Carchariiden, *Zygaena malleus*, fand ich neben dem weiten Hauptkanal ein feines accessorisches Kanälchen, welches ventrale Aeste aufnimmt von zwei Nerven, welche zunächst auf die im Hauptkanal eingeschlossenen folgen (den ganzen Ramus ventr. von 11 und ein Aestchen des Ramus ventr. 12). Außerdem besitzt *Hexanchus griseus* ein accessorisches Kanalsystem, das sich in noch stärkerem Grad von dem bei *Mustelus* beschriebenen unterscheidet. *Hexanchus B* weist dicht neben der weiten Eingangsöffnung des Hauptkanals einen feinen Spalt auf, in dessen Grund ein Kanälchen beginnt, welches im Verlauf durch den Knorpel sich unter die Anfügestelle der Flosse begiebt und dabei sich immer mehr von dem Hauptkanal und dessen unterem Ast entfernt (Taf. XI, Fig. 3). Bei *Hexanchus A* tritt dieser accessorische Kanal in beträchtlich größerem Abstand vom Hauptkanal in den Knorpel, hat aber denselben Verlauf zum Flossensenker. Ich bezeichne ihn mit III^v. Dasselbe Tier A besitzt aber auch am Eingang des Hauptkanals, der sich wie bei den meisten Haien in einen dorsalen und ventralen Arm teilt und den ich deshalb I^{vd} nennen möchte, ein zweites selbständiges Kanälchen, welches nur in derselben Grube des Schultergürtels wie I^{vd} beginnt, im übrigen aber isoliert durch den Schultergürtel bis unter das Niveau des Schultergelenkes verläuft: II^v. Bei *Hexanchus B* löst sich mitten im Knorpel vom Hauptkanal ein feiner Arm ab, welcher sich, nur durch eine schmale Knorpelbrücke vom Canalis IV geschieden, selbständig zum Flossensenker begiebt. Es ist dies Canalis II^v (Taf. XI Fig. 4), der in diesem Fall also in weit höherem Maß mit I^{vd} vereinigt ist als im ersten. *Hexanchus* besitzt demnach im extremen Fall (Ex. A) einen ventrodorsalen Haupt- und zwei ventrale Nebenkanäle, welche von innen nach außen divergent verlaufen, *Zygaena* einen ventrodorsalen Haupt- und einen ventralen Nebenkanal, *Mustelus* dagegen hat nach THACHER einen ventrodorsalen Haupt- und einen dorsalen Nebenkanal, welche in medio-lateraler Richtung konvergieren.

GEGENBAUR giebt für *Scymnus lichia* und *Scyllium* an, daß statt des Hauptkanals I^{vd} nur ein Arm und zwar IV existiere. „Bei *Scymnus* ist der einfache Kanal so nahe an der dünnen, die Flosse tragenden Kante, daß er nur wie ein Loch im Knorpel sich darstellt“ (S. 81). Bei meinem Exemplar von *Scymnus* war ein ziemlich langes Kanälchen vorhanden. HASWELL findet bei

Carcharodon rondeletti statt des Loches nur eine seichte Vertiefung im Randkontur des Schultergürtels (1884, S. 86). Daß überhaupt große Schwankungen in der Ausbildung vorkommen, lehrte mich besonders Spinax. Hier existiert ebenfalls nur Kanal Iv. Bei Exemplar A ist derselbe ganz kurz, fast nur ein Foramen am äußersten caudalen Rand des Schultergürtels; bei B, dem größeren Exemplar, findet sich ein wohl entwickeltes Kanälchen; bei einem ziemlich großen Tier (37 cm Länge), welches ich skelettierte, ist auf der einen Seite gar kein Kanal vorhanden. Embryonen von Spinax dagegen, bei welchen der Schultergürtel erst vorknorpelig angelegt ist, weisen eine einem vollständigen Hauptkanal (Iv^d) entsprechende Unterbrechung des Vorknorpels auf.

Jeglicher Kanal fehlt auch dem Schultergürtel von *Ceratodus*.

Bei Rochen sind die Kanäle ganz außerordentlich weit geworden ¹⁾, die accessorischen weit regelmäßiger vorhanden und auch zahlreicher als bei Squaliden, schließlich der Hauptkanal Iv^d manchmal so verkürzt, daß die gemeinsame Strecke fehlt und zwei getrennte Foramina Iv und I^d übrig bleiben. In die weiten Kanäle, die kaum noch diesen Namen verdienen, vielmehr große Löcher im Knorpel darstellen, sind Muskeln mit ihren Ursprüngen eingelagert (GEGENBAUR, S. 80), die meist im Niveau des Loches von einer über dasselbe gespannten Membrana obturatoria entspringen oder, z. B. bei *Myliobatis*, ihren Ursprung durch das Loch hindurch ins Innere des Tieres bis auf die Wirbelsäule vorgeschoben haben (Taf. XVI, Fig. 4). Meistens ist eine so hochgradige Umbildung auf den vordersten Kanal beschränkt (*Torpedo*, *Myliobatis*, *Trygon*), seltener erstreckt sie sich auch auf die accessorischen Kanäle II^d und II^v (*Raja*), wie dies GEGENBAUR schon beschrieben und abgebildet hat (vergl. Taf. V). Die accessorischen Kanälchen fand HASWELL besonders zahlreich bei *Trygonorhina*: fünf dorsale und ein ventrales (1884, Taf. II, Fig. 3); ich finde bei *Trygon walga* vier dorsale und fünf ventrale, von verschiedener Weite. Bei *Trygon walga* sind die vier ersten ventralen sehr fein, das fünfte ein breiter Kanal; von den dorsalen ist das erste und zweite dünn, das dritte und vierte ein wenig weiter. Ueber die Lage giebt die Abbildung die beste Auskunft (Taf. XVI.

1) Einen verhältnismäßig weiten, entfernt rochenähnlichen Hauptkanal, auf dessen Grund die Flossenmuskulatur sichtbar ist, besitzen unter den Squaliden nur die *Carchariiden* (*Prionodon*, *Zygaena*).

Fig. 2). Nur Can. II^d liegt am Rand des Hauptloches unter dem Muskelursprung, von welchem dieses ausgefüllt wird, und ist daher erst nach Entfernung des Muskels zu sehen¹⁾.

Bei *Torpedo ocellata* sind drei accessorische Kanäle vorhanden, zwei obere und ein unterer (Taf. XV, Fig. 6). Bei den übrigen Rochen fand ich zwei (II^d und II^v) oder einen (II^{vd}), der sich innerhalb des Knorpels in einen oberen und unteren Arm teilt (Taf. XIII—XVI).

Betreffend den Ersatz des Hauptkanals durch zwei Eintrittslöcher verweise ich auf GEGENBAUR'S Beschreibung und Abbildung von *Trygon* (Taf. V, Fig. 3 A und B) und die meinige von *Pristis* (Taf. XV, Fig. 3).

Stets bleiben im Schultergürtel der Rochen die Kanälchen mit getrennten Eintrittsöffnungen auch isoliert von einander bis zum Austritt. Sie verlaufen nie konvergent, sondern im allgemeinen parallel. Besonders deutlich ist das zu sehen bei den 11 Kanälen von *Trygon walga*. Von diesen divergieren nur die auf den Hauptkanal zunächst folgenden ein wenig in medio-lateraler Richtung.

Durch die Nervenkanälchen des Schultergürtels verlaufen Rami pterygiales s. brachiales der Spinalnerven. Diese treten in allen Fällen, wo ein Kanal mit einheitlicher Eintrittsöffnung besteht (I^{vd} etc.), als Rami pterygiales communes ein und teilen sich erst im Kanal entsprechend dessen Teilung in einen R. pteryg. sup. und inf., von welchen der eine den Flossenhebemuskel, der andere den Senkmuskel innerviert. Existieren zwei Eintrittsöffnungen (II^v u. II^d), so tritt die Teilung des Nerven schon innen vom Schultergürtel ein, und der Ramus pteryg. sup. biegt sich in das obere, der Ramus inf. in das untere Kanälchen.

Ich gebe zunächst eine Uebersicht der diazonalen Nerven, in welcher mit ^{vd} der Ramus pterygialis communis, mit ^v der Ramus pteryg. inf. und mit ^d der Ramus pteryg. sup. bezeichnet ist. Die Reihenfolge wurde so gewählt, daß die Liste vom niedrigst zum höchst bezifferten, jeweilig letzten Nerven ansteigt, der durch das Foramen primum verläuft. Für jeden Kanal ist der rostralste und caudalste durch ihn verlaufende Spinalnervenast in der ersten Rubrik und die Summe sämtlicher verschieden metameren Aeste in der zweiten notiert.

1) HASWELL fand bei *Trygon pastinaca* kein accessorisches Kanälchen (1884, S. 103).

Bei Betrachtung des letzten durch den Hauptkanal verlaufenden Nerven fällt auf, daß eine fast kontinuierliche Verschiebung nach hinten, caudalwärts stattfindet vom Ausgangspunkt an, wo kein Nerv diazonal verläuft, bis zum Extrem dieser Tabelle, bei welchem der 28. Spinalnerv Aeste durch den Hauptkanal entsendet. Wo die genügende Menge von Tieren aufgezeichnet ist, läßt sich erkennen, wie allmählich die Uebergänge von Metamer zu Metamer erscheinen. So schließt z. B. der Hauptkanal von *Acanthias* A und C, 1 mit 5^{vd} ab, bei *Hexanchus* A besitzt er ein feines Aestchen von 6^v, bei *Hexanchus* B den dorsalen Ast von 6, bei *Chlamydoselachus* endlich beide Aeste. Wo Lücken in meiner Aufzählung bestehen, würden sich dieselben sicher leicht bei Verwertung eines größeren Untersuchungsmaterials, als es mir zur Zeit zur Verfügung steht, ausfüllen lassen. Konstanter erweist sich in der serialen Wertigkeit der erste durch den Hauptkanal sich begebende Nerv, zugleich der erste Nerv, welcher die Brustflosse versorgt. Nur Schwankungen zwischen dem 1. und 4. Spinalnerven sind im allgemeinen zu verzeichnen. *Zygaena* und *Odontaspis* machen eine Ausnahme dadurch, daß der 5. bzw. 7. Spinalnerv die Reihe beginnt. FÜRBRINGER notiert für *Prionodon glaucus* in einem Fall den 6. Spinalnerv (1897, S. 389), so daß auch diese Lücke geschlossen wird. Immerhin überwiegt die Zahl solcher Squalidenfamilien, bei welchen mehr vordere Spinalnerven an der Versorgung der Brustflosse beteiligt, gegenüber denjenigen, bei welchen diese ausgeschaltet sind, wie folgende Uebersicht noch besonders zeigen soll, welche ich FÜRBRINGER's Werk (1897, S. 388, 389) entnehme und in welche ich meine Befunde eingetragen habe. Die Anfangsbuchstaben des Autornamens füge ich in Klammern bei. Als erster Brustflossennerv wurde gefunden ein Ast folgender Spinalnerven: Nerv z Dipnoer: *Ceratodus* [B.].

- „ 1(a) Holocephalen: *Chimaera* [F.], *Callorhynchus* [F.].
Spinaciden: *Spinax* [B.], *Centrina* [B.].
- „ 2(b) Holocephalen: *Chimaera* [B.].
Spinaciden: *Spinax* [F.], *Acanthias* [F., B.].
Notidaniden: *Heptanchus* [B.].
Carchariiden: *Prionodon menisorrah* [B.].
Rhiniden: *Rhina* [F.].
Torpediniden: *Torpedo* [F.].
- „ 3 Notidaniden: *Hexanchus* [F., B.], *Heptanchus* [F., B.].
Chlamydoselachiden: *Chlamydoselachus* [B.].
Spinaciden: *Acanthias* [F., B.], *Scymnus* [F., B.].
Laemargus [F., B.].

Nerv 3 Cestraciontiden: Cestracion [F.].

Rhiniden: Rhina [B.].

Torpediniden: Torpedo [F.].

Rhinobatiden: Rhinobatus [B.], Rhynchobatus [F.].

Rajiden: Raja clavata [B.].

Trygoniden: Trygon [B.].

Myliobatiden: Myliobatis [B.].

„ 4 Carchariiden: Mustelus [F.].

Scylliiden: Scyllium [F.].

Torpediniden: Torpedo [B.].

Rajiden: Raja vomer [B.].

Pristiden: Pristis [B.].

„ 5 Carchariiden: Prionodon glaucus [F.], Zygaena [B.].

„ 6 Carchariiden: Prionodon glaucus [F.].

„ 7 Lamniden: Odontaspis [F., B.].

Soweit die Thatsachen. Die Deutung hat vor allem zwei Eigenschaften der verschiedenen Nerveneinschlüsse in den Knorpelkanälen gesondert zu berücksichtigen:

- 1) die seriale Wertigkeit der eingeschlossenen Nerven und
- 2) die absolute Zahl derselben.

Wie wenig diese beiden koincidieren, geht beispielsweise aus dem Vergleich von Centrina mit Odontaspis hervor. Bei beiden ist die absolute Zahl der betreffenden Nerven 4, doch sind es bei Centrina der 1.—4., bei Odontaspis der 7.—10. Es giebt in der ganzen, auf S. 273 mitgeteilten Liste überhaupt nur wenige Fälle, welche vollständig in den Beziehungen der Nerven zum Schultergürtel übereinstimmen: Ceratodus und Spinax (Skelett), Laemargus und Acanthias C, r. Aber die Beziehungen der ersteren zu demselben sind negativer Art. Beide besitzen überhaupt keine Nervenlöcher. Außer bei den letzteren ist selbst bei gleicher Anzahl der Einschlüsse doch die Wertigkeit und bei übereinstimmender Wertigkeit der meisten doch die Anzahl derselben so verschieden, daß jedem untersuchten Fisch sein eigener Platz gebührt. Sogar die Antimeren ein und desselben Individuums beanspruchen manchmal eine verschiedene Stellung (vergl. Spinax B, Acanthias C).

Um die seriale Wertigkeit der Nerveneinschlüsse miteinander vergleichen zu können, erscheint es zweckmäßig, einen bestimmten Nerven auszuwählen und diesen zum Ausgangspunkt des Vergleichs zu nehmen. Man kann den Hauptkanal des Schultergürtels als den konstantesten der Kanäle als Marke benutzen, die an einer bestimmten Stelle zwischen rostral und

caudal von ihr gelegenen Nervenstämmen oder -ästchen unterscheiden läßt. Markiert wird durch ihn besonders der letzte, caudalste Nervenstamm oder -ast, welcher durch ihn verläuft. Der Vergleich der serialen Wertigkeit dieses in der Liste S. 273 ergibt aber eine kontinuierliche Verschiebung zwischen 1. und 28. Metamer, wie dies bereits hervorgehoben wurde. Diese Verschiebung ist ein Beweis für die Verschiebung der vorderen Extremität längs des Rumpfes.

Denn nimmt man an, daß nicht durch eine Verschiebung immer andere Spinalnerven in den Bereich des Knorpels geraten sind, so muß man sich entweder vorstellen, daß die Variation durch interkalierte Nerven hervorgerufen werde (v. JHERING, 1878), so daß also Schultergürtel, Hauptkanal und der letzte in ihn eingeschlossene Nerv Homologa bei den verschiedenen Fischen wären, und die verschiedene Wertigkeit durch Einschiebung von neuen Segmenten und metameren Nerven vor dem letzten diazonalen Nerven des Hauptkanals erzeugt würde. Die Konsequenz davon: eine Interkalation bis zu 28 Segmenten innerhalb der Wirbelsäule zu postulieren, erscheint aber so ungeheuerlich, daß sie keiner weiteren Widerlegung bedarf (vergl. dazu auch FÜRBRINGER, 1879, S. 348, 349).

Oder man muß den Schultergürtel ansehen als einen Skeletteil, welcher als analoge Bildung bei dem einen Fisch hier, bei dem anderen dort im Rumpfbereich entstanden sei und daher bald diese, bald jene metameren Nerven umschlossen habe. Diese Anschauung würde wohl am ehesten der heute meist verbreiteten entsprechen. Denn man versucht aus einer einheitlichen Seitenfalte die Extremitätenbildungen entweder nur durch Annahme von Konzentrationen an zwei verschiedenen Punkten (WOODWARD 1892) oder durch die weitere Annahme von Reduktionen im Zwischenflossenbereich (MOLLIER 1893) abzuleiten. Die mannigfachen Uebereinstimmungen der Schultergürtel im Kreise der Squaliden und Rajiden würden Konvergenzanalogen im Sinne dieser beiden Annahmen sein müssen. Mag man auch der Anpassungsfähigkeit eine noch so große Bedeutung beimessen und es nicht unmöglich finden, daß immer gleiche Aufgaben bei der Lokomotion aus indifferentem Gewebe oder aus hypothetischen metamerischen Knorpelradien sehr ähnliche oder gleiche Stützorgane für die Brustflossen entstehen ließen, so hat doch diese Anschauung im vorliegenden Fall mit der besonderen Schwierigkeit zu kämpfen, daß die Variabilität der Nerveneinschlüsse ganz gleichmäßig über eine so große Zahl

von Metameren sich erstreckt. Ich würde dieselbe noch für diskutierbar halten, wenn einige Gruppen verwandter Formen sich fänden, von denen jede gleiche Nerveneinschlüsse besäße und von der anderen durch einen Zwischenraum getrennt wäre; wenn man also die Vorstellung haben könnte, der Schultergürtel sei einige Male selbständig entstanden. Wie aber die Dinge liegen, wäre man gezwungen anzunehmen, entweder daß der Schultergürtel fast so oft neu entstanden ist, als es Knorpelfische giebt, beispielsweise bei den 25 Nummern auf S. 273 eben 25 mal, oder man wird zugeben müssen, daß geringe Verschiebungen vorkommen, und daß dadurch die Grenzen zwischen den verschiedenen hypothetischen Entstehungsgebieten verwischt werden. Eine unbeschränkte Neuentstehung des Schultergürtels ist ausgeschlossen bei den nahen Verwandtschaftsverhältnissen der verschiedenen Species. Daß sich bei jedem von einander so nahe stehenden Tieren wie z. B. *Spinax*, *Centrina* und *Acanthias* der Schultergürtel neu gebildet haben sollte etwa dadurch, daß bei dem einen mehr vorn, bei dem anderen weiter hinten gelegene hypothetische seriale Knorpelradien einer Seitenfalte mit ihren medialen Enden verschmolzen, und daß aus diesem ahomologen Verschmelzungsprodukt doch jedesmal dieselbe Bildung resultierte, widerspricht allen phylogenetischen Begriffen; widerlegt würde eine solche Anschauung durch die Thatsache, daß mannigfache antimere und individuelle Variationen der Nerveneinschlüsse innerhalb derselben Species vorkommen (*Hexanchus*, *Acanthias*, *Spinax*).

Der Weg, auf welchem die Aufnahme von Nerven in den Hauptkanal erfolgen kann, wird demonstriert durch das Verhalten der accessorischen Kanälchen und der Nerveneinschlüsse derselben. Bei den Rochen, bei welchen sie am zahlreichsten vorkommen, finden sich bald wenige Kanäle mit vielen gemeinschaftlich vom Knorpel umschlossenen Nerven (z. B. *Raja* Taf. XIII, Fig. 3, *Myliobatis* Taf. XVI, Fig. 4, u. a. m.), bald zahlreiche enge mit je einem oder doch nur wenigen Nerven in ihrem Lumen (*Trygon* Taf. XVI, Fig. 2). Bei *Trygon* bestehen Uebergänge von solchen Löchern, die nur den Ast eines metameren Nerven beherbergen, zu solchen, welche mehrere besitzen. So sind z. B. R. sup. 31 + 32 in einem Kanälchen von größerem Lumen vereinigt, als die unteren, getrennt durchtretenden Aeste derselben Nerven. In einem noch weiteren Kanal sind die *Rami ventrales* von 5 Nerven vereinigt, vom 33.—37. Es ist der weite Kanal mit vielen Nerven in seinem Innern ein Verschmelzungsprodukt vieler

feiner Kanälchen, die nur je einen metameren Ast enthalten. Eine beginnende Verschmelzung ist z. B. bei Trygon bei Canalis 29^v zu beobachten, welcher mit seinem medialen Anfang bereits in die Eingangspforte des ventralen Hauptkanals einbezogen ist und auf der Figur (Taf. XVI, Fig. 2) deshalb nicht dargestellt werden konnte. Ein noch besseres Beispiel liefert Hexanchus, wo individuell die Verschmelzung des Kanälchens II^v mit dem Hauptkanal bald nur den medialen Anfang (Ex. A), bald schon den ganzen medialen Teil des Kanälchens (Ex. B) ergriffen hat und bei welchem das Kanälchen III^v im ersteren Fall noch ziemlich weit entfernt vom Hauptkanal sich öffnet (Ex. A), während im letzteren der Spalt, in welchem es beginnt, nur noch durch eine schmale Knorpelspange vom Hauptkanal getrennt ist (Ex. B, Taf. XI, Fig. 3). Daß ähnliche Verschiebungen der Knorpelkanäle bei anderen Fischen vorkommen, ist aus ihrer Ontogenese schon bekannt. Sie sind bei Knochenfischen von SWIRSKI (1880, S. 21) beschrieben und auch neuerdings beim embryonalen Schultergürtel der Ganoiden von MOLLIER (1897, S. 23) beobachtet worden.

Der Nervenbefund ist geeignet, die Verschiebungen im zonalen Knorpel in noch feineren Abstufungen erkennen zu lassen. Vergewärtigen wir uns, daß sowohl Canalis II^v als auch III^v bei Hexanchus B größere Annäherung an oder Verschmelzung mit dem Hauptkanal aufweist als beim Exemplar A derselben Species, daß aber ein dorsaler accessorischer Kanal nicht existiert, so erscheint der Nervenbefund deshalb wichtig, weil er für die dorsalen Aeste ebenfalls eine individuelle Verschiebung ergibt. Denn bei Hexanchus B (vergl. Taf. XI, Fig. 3 u. 4) liegen nicht nur die in den accessorischen Kanälchen eingeschlossenen Nerven 6^v und 7^v dem Hauptkanal näher als bei Hexanchus A, es ist auch Ramus pt. 6^d in den Hauptkanal eingeschlossen. Dieser tritt bei Hexanchus A nicht in den Knorpel, verläuft vielmehr metazonal. Dagegen ist im ventralen Bereich die Differenz zwischen Hexanchus A und B dadurch gemildert, daß bei A nicht der ganze Ramus pt. 6^v durch den accessorischen Kanal II hindurchtritt wie bei Hexanchus B, sondern daß er gleichzeitig auch ein feines Aestchen in den Hauptkanal entsendet. So sehen wir in den beiden Exemplaren zwei Stadien des im Vollzug befindlichen Anschlusses von 6^{vd} an den Hauptkanal in feinsten Abstufung fixiert, während 7^{vd}, in größerer Entfernung vom Hauptkanal gelegen, erst mit einem Ast in den Knorpel, auch wieder verschieden tief bei beiden, hineingeraten ist.

Auch die nicht im Besitz accessorischer Kanäle befindlichen

Squaliden lassen in individuellen Variationen der Nerveneinschlüsse des Hauptkanals erkennen, wie sehr auch bei ihnen der Wanderungsprozeß der Nerven durch den Knorpel im Flusse ist. Ich verweise auf *Acanthias*, bei welchem zwei Exemplare (A, C) in ihren Schultergürtel 5^{vd} einschließen, während bei *Acanthias* B nur 5^d diazonal verläuft, 5^v dagegen metazonal gelegen ist (Liste S. 273).

Die Verschiebungen und Verschmelzungen der Knorpelkanäle und ihres Inhalts, der Extremitätennerven, können nur eine Folge sein von Verschiebungen der ganzen Extremität oder von Teilen derselben gegenüber dem Rumpfe, welchem die serialen Nerven angehören und ihre fixierte Lage verdanken.

Bei den Rochen sind zahlreiche Nerven hinter dem Hauptkanal in den Schultergürtel einbezogen. Je mehr immer weiter caudal gelegene Nervelemente in den Hauptkanal eingeschlossen werden, um so mehr nimmt die absolute Zahl derjenigen Nerven zu, welche accessorische Kanäle benutzen. So besitzt z. B. *Pristis* in einem Ast des 15. Nerven den letzten im Hauptkanal befindlichen Ramus diazonalis und dabei 3 dorsale und 4 ventrale accessorische Aeste. Bei *Raja clavata* ist der Hauptkanal bis zur völligen Umschließung des R. pteryg. comm. vom 20. Spinalnerv vorgeschritten, und wir finden 6 dorsale und ventrale accessorische Aeste. Schließlich bei *Trygon* ist 28^{vd} der letzte Bestandteil des Hauptkanalplexus, und hinter ihm durchziehen noch 5 dorsale und 9 ventrale Nervenäste den Schultergürtel (Liste S. 273). Ein genau proportionales Verhältnis zwischen der Zunahme der accessorischen Elemente an Zahl und der metameren Verschiebung des Hauptkanalplexus besteht allerdings nicht, besonders wenn man noch dazu *Rhinobatus*, *Torpedo* etc. in Betracht zieht. Aber es kann doch nicht zweifelhaft sein, daß die Zunahme der accessorischen Nerven mit der caudalwärts fortschreitenden metamerischen Umbildung der diazonalen Nerven zusammenhängt. Verbreiterungen des Schultergürtels sind im Specialfall nicht unbeteiligt daran, daß die Knorpelkanäle bald isoliert bleiben, wie bei *Trygon walga* und *Trygonorhina*, bald verschmelzen ¹⁾, wie bei den meisten Rochen, und Verschiebungen im Bereich der eigentlichen Brustflosse sind,

1) Es ist damit nicht etwa gesagt, daß z. B. *Raja vomer* einmal gleichzeitig 8 dorsale und 9 ventrale getrennte Knorpelnebenkanäle besessen habe. Dieselben können successive entstanden und mit dem Canalis II verschmolzen sein. Oder die Nervenverschmelzungen können bestanden haben, ehe die Umschließung durch den Knorpel erfolgte.

die Embryonen eine größere Anzahl spinaler Elemente in die Anlage des Schultergürtels einschließen als die ausgewachsenen Tiere, und daß unter letzteren auch das kleinere (jüngere) den größeren (älteren) ¹⁾ an Besitz diazonaler Nervenäste sich überlegen erweist. Es legt das die Vermutung nahe, daß bei *Spinax* gerade der umgekehrte Weg wie bei Rochen von den Nerven eingeschlagen wird, daß sie sich, anstatt dem Hauptkanal anzugliedern, vielmehr von jenem abgliedern, so daß derselbe schließlich ganz verschwindet. Ich hoffe, weiter unten weitere Gründe für diese Ansicht beibringen zu können. An eine Vorwanderung der Brustflosse bei Haien hat bereits HOWES gedacht (1890, S. 687), und FÜRBRINGER hat für Holocephalen dieselbe an verschiedenen Stellen seines Buches (1897) begründet, ebenso für Teleostier, Dipnoer, Ganoiden und die vordere Extremität der Amphibien eine gleiche betont, entsprechend den Reduktionen an Umfang und Zahl der Bögen, welche der Kiemenkorb erleidet.

Die Verschiebung der Extremität längs des Rumpfes ist, so viel lehrt dieser kurze Vergleich zwischen Rochen und Squaliden, keine einheitliche. Die successive seriale Umbildung des letzten diazonalen Flossennerven in der Liste S. 273 ist deshalb nicht der Ausdruck einer kontinuierlichen, gleich gerichteten Verschiebung. So sehr die zahlreichen Uebergänge für eine Verschiebung als solche sprechen, so sehr besteht die Aufgabe, die Ausgangspunkte derselben und ihre Richtung zu bestimmen, kurz die scheinbare Kontinuität in die verschiedenen, unabhängigen Wanderungsprozesse aufzulösen, welche in ihr versteckt sind.

Manche Autoren haben den Wert der Nervenkanäle für die Homologisierung der Extremitätsgürtel unterschätzt. Für den Brustgürtel hat sich MOLLIER in diesem Sinne besonders ausführlich ausgesprochen. Er sagt von den Kanälen: „Sehen wir aber, wie dieselben bedingt sind durch die jeweilige Lagerung der Nerven an dieser proximalen Stelle der Flossenbasis zur Zeit der Skeletogenese, und wissen wir, daß diese Stellung wiederum abhängig ist

zu sehen. Doch scheint mir ein vereinzelter Befund negativer Art bei einer Serie nicht sicher genug. Außerdem innervierte bei dem nur wenig älteren Embryo b der 1. Nerv, wenn auch mit sehr feinem Aestchen, die Brustflosse.

1) Bei *Spinax* läßt die Größe des Tieres einen ziemlich sicheren Rückschluß auf sein Alter zu. Bei einem Material von mehreren Hunderten dieser Tiere, die ich der Embryonen wegen öffnete, fand ich, daß stets nur die größten d. h. längsten Tiere reif und schwanger waren.

von der Konzentration der Flossen und ihrer Zahl, so werden wir denselben keinen allzu großen Wert beimessen dürfen, selbst nicht in der Frage nach der metameren Ausdehnung des Schulter- oder Beckengürtels. In Bezug auf den ersteren muß ich ihnen sogar jede Bedeutung in dieser Hinsicht absprechen, da hier das Ab-rücken der Rumpfssegmente die Nerven einseitig verschiebt und so ihr Verlauf in der Flossenbasis durchaus kein Bild mehr giebt von der ursprünglich rein metameren Anordnung derselben“ (1893, S. 77 u. 78). Es ist hier die ontogenetische Konzentration der Flossenbasis, welche in jüngeren embryologischen Stadien eine bedeutendere relative Ausdehnung an der Seite des Rumpfes gegenüber älteren besitzt, verantwortlich gemacht für die Umschließung zahlreicher Nerven seitens des Knorpels. Es ist zuzugeben, daß dies eine Erklärungs-Möglichkeit ist. Es fehlt ihr jedoch der Nachweis, daß die ontogenetische Thatsache der Konzentration als Palin-genese aufzufassen ist, der Nachweis speciell, daß die größere cranio-caudale Ausdehnung der Extremitätenanlage im jüngsten Stadium in der Phylogenie einmal gleichzeitig bestand. Denn die breiten Zusammenhänge zwischen Flossen und Rumpf bei den Rochen können nicht als Beweis dienen, da sie erst spät erworben worden sind, wie aus der systematischen Stellung der Rochen zu den Squaliden mit Wahrscheinlichkeit und aus der speciellen Untersuchung der Flosseninnervation (siehe weiter unten) mit Sicherheit zu schließen ist. Die andere Möglichkeit, daß wir es hier mit der abgekürzten Rekapitulation successive aufeinander folgender Flossenbildungen von an sich geringer cranio-caudaler Größe zu thun haben, deren Verschiebungsbereich in jener relativ großen Seitenfalte erhalten ist, hat GEGENBAUR scharf präcisiert (1894, S. 140—142), während sie von MOLLIER und seinen Vorgängern (BALFOUR, DOHRN, RABL, WIEDERSHEIM) unbeachtet geblieben ist. Zu einer Entscheidung zwischen beiden werde ich erst später beitragen können.

Löst man aber diesen Teil der Argumentation aus den Ausführungen jener Autoren, speciell MOLLIER's, heraus, so bleibt als Rest eine Auffassung, die wohl mit der meinigen zu vereinigen ist und keineswegs die geringschätzende Beurteilung der Nervenkanäle des Brustgürtels für phylogenetische Betrachtungen rechtfertigt. Denn MOLLIER denkt sich, daß eine Ablösung der Muskelknospen von den vorderen Myotomen stattfindet. Jene verschieben sich gegen diese, indem, wie er besonders betont, die Myotome über die Knospen hinaus nach vorn wachsen (l. c., Abb. S. 50). Die

Myotomknospen liegen schließlich im Bereich anderer, weiter caudal gelegener Myotome als derjenigen, denen sie entstammen. Das scheint mir das Wesentliche seiner Auffassung zu sein, die Anerkennung der Thatsache, daß der vordere Rand der Brustflosse sich gegen den Rumpf relativ verschiebt. Ob diese Wanderung als eine Verschiebung der Extremität nach hinten oder als eine Verschiebung des Rumpfes nach vorn betrachtet wird, ist, namentlich für den Endeffekt, belanglos. Die Größe der Verschiebung ist aber genau abzulesen an der Marke, welche wir in dem plastischen Material des Schultergürtels und in seinen Kanälen besitzen; denn die Verschiebung ist es ja gerade, welche auch nach MOLLIER's Auffassung „die ursprünglich rein metamere Anordnung“ zerstört, d. h. wenn ich ihn richtig verstehe, die Knospen der vorderen Myotome zu immer weiter caudal gelegenen Rumpfmotomeren entführt.

Die Verschiebung selbst könnte man versucht sein als Begründung heranzuziehen nicht nur der verschiedenen serialen Wertigkeit der Nerveneinschlüsse der Knorpelkanäle, sondern auch der verschieden großen Anzahl der Komponenten derselben. Ziehen doch bei den Rochen um so viel mehr Nervenäste durch den Hauptkanal, je weiter derselbe nach hinten verschoben ist (vergl. Liste S. 273). Aber unter den Squaliden findet bei Lamniden und Carchariiden gleichfalls eine, besonders bei *Odontaspis* beträchtliche, caudale Wanderung der vorderen Extremität statt, und doch ist die Zahl der Nervenäste im Foramen primum keine große. Es scheiden hier die vorderen Nerven in dem Maß von der Versorgung der Extremität aus, als neue hintere sich an derselben beteiligen. Es muß seinen besonderen Grund haben, daß dies bei Rochen nicht der Fall ist.

Außerdem würde man irren, wenn man die Entstehung der Knorpelkanäle nur durch die Verschiebung des Schultergürtels erklärte. Hiergegen spricht einmal, wenn auch nicht ohne Einschränkung, *Ceratodus*. Es ist bekannt, daß *Ceratodus* weder in seinem Schulter- noch Beckengürtel Nervenkanäle besitzt. Und doch haben seine Extremitäten erhebliche Wanderungen durchgemacht. Die v. DAVIDOFF'schen Befunde an der Beckenflosse bezeugen dies, und für die Brustflosse hoffe ich weiter unten den Nachweis erbringen zu können. Freilich könnte das Fehlen der Kanäle kein primärer Mangel, sondern ein sekundärer Verlust einst vorhandener sein. Kennen wir doch dergleichen für den Schultergürtel bei *Spinax*, wo, wie erwähnt, individuell jeder Kanal

fehlen kann, während in den meisten Fällen ein solcher vorhanden ist (vergl. auch *Carcharodon* HASWELL). Beim Beckengürtel ist etwas Derartiges jedoch nicht bekannt. Der Befund bei *Ceratodus* läßt demnach mindestens vermuten, daß die Nervenkanäle, wie dies GEGENBAUR und v. DAVIDOFF auch schon ausgesprochen haben, ein sekundärer Erwerb der Selachier und Holocephalen sind, der in speciellen Einrichtungen derselben den Grund seines Zustandekommens besitzen muß.

In gehe aus von *Hexanchus*, bei welchem die Nervenkanälchen von innen nach außen divergent durch den Knorpel verlaufen. Verfolgt man die diazonalen Nerven bei diesem Tier von ihrem Ursprung aus der Wirbelsäule bis zu ihren peripheren Verästelungen, so konvergieren sie nach der Innenfläche des Schultergürtels in zugleich stark rostro-caudalem Verlauf erheblich (*Plexus brachialis*); dort angekommen, beginnen die hintersten von ihnen schon im Knorpel, die vordersten gleich nach dem Austritt aus dem Knorpel auseinanderzustrahlen. Der erste metazonale Nerv verläuft dicht um den caudalen Rand des Schulterknorpels herum (über den *Processus condyloideus*), wird im Muskel rückläufig d. h. wendet sich rostral und verbindet sich mit seinen Aesten mit dem letzten diazonalen Nerven an dessen Austrittsstelle.

Es müssen also peripherwärts vom Schultergürtel, in der Brustflosse, Muskelwanderungen vor sich gehen, welche die Nerven aus der caudalen Richtung in die entgegengesetzte verlagern, so daß ihr Stamm, gegen den hinteren Rand des Knorpels gedrängt, in diesen einzutreten gezwungen ist, wenn die nervöse Leitung erhalten bleiben soll. Um im einzelnen diesen Prozeß verfolgen zu können, bedarf es eines kurzen Exkurses in das Gebiet der Flosse.

GEGENBAUR hat schon in seinen Untersuchungen über die Brustflosse dargethan (1865, S. 143, 144), daß bei den Rochen zum Unterschied von den Haien das *Propterygium* eine besonders mächtige Ausbildung seines Basale und einen reichen Besatz mit Radien besitzt. Später hat er dann (1870) die Entstehung desselben als eine weitere Ausbildung der bei Haien bestehenden Gliederung der Brustflosse eingehend nachgewiesen. Anschließend an Vorgänge am *Propterygium* der Beckenflosse, welche in successivem Ueberwandern von rostralen Radien des *Metapterygium*s auf das *Propterygium* bestehen, nimmt GEGENBAUR einen gleichen Vorgang auch für die Brustflosse der Rochen an. In dem Maß, als Radien in immer größerer Zahl mit ihren basalen Enden auf einem vorderen Strahl (dem bei Haien schwach oder gar nicht

entwickelten Propterygium) sich aufreihen, muß dieser mit seinem distalen Ende in cranialer Richtung ausweichen und sich gleichzeitig verlängern, damit Raum für die Masse der andrängenden Radien gewonnen wird. So schiebt sich das Propterygium der Rochen allmählich von dem Punkte seiner Entstehung, der hinteren Grenze des Metapterygiums, an kopfwärts, um auf dem Höhepunkt seiner Ausbildung (bei Myliobatiden und Trygoniden) sogar vor dem Kopf mit demjenigen der anderen Seite zu verschmelzen. Der Prozeß ist aber mittlerweile am rostralen Rand des Metapterygiums fortgeschritten, indem immer weitere Radien auf den Schultergürtel überwanderten und ihrerseits das Mesopterygium bildeten, das bekanntlich auch die Squaliden meist in vorzüglicher Ausbildung besitzen.

Daß derartige Verschiebungen der Skelett- und Muskelemente der Brustflosse von Einfluß auf das Zustandekommen der Knorpelkanäle sind, läßt sich durch folgende Befunde stützen. Die großen Muskeln der Brustflosse, der Hebe- und Senkmuskel, zerfallen in eine große Zahl einzelner Muskeln, Mm. radiales (Muskelfascikel, wie ich sie früher nannte [1892]), welche, wenn auch nicht innige, Beziehungen zu den Knorpelradien der Flosse besitzen (Taf. XII, Fig. 1 u. 2, mit ausgezogenen Linien und griechischen Buchstaben bezeichnet). Von diesen werden die am rostralen Rande des Mesopterygiums gelegenen, bei den daraufhin von mir untersuchten Tieren, stets von Aesten desjenigen Ramus pterygialis communis versorgt, welcher als letzter Nerv den Hauptkanal des Schultergürtels passiert. Bezeichne ich mit φ , v , τ , ς , ρ u. s. w. diejenigen Radialmuskeln, welche auf dem letzten (cranialsten¹), vorletzten, drittletzten u. s. f. Radius des Mesopterygiums liegen, so finde ich folgendes:

Hexanchus B	}	M. pteryg. s. brach. sup.	$\varsigma, \tau, v, \varphi$	versorgt v. R. pter. sup.	6 ²)
		" " " "	inf. τ, v, φ	" " " "	inf. 5 ²)
Acanthias C	}	" " " "	sup. τ, v, φ	" " " "	sup. 5 ²)
(Taf. XII, Fig. 1)		" " " "	inf. $\varsigma, \tau, v, \varphi$	" " " "	inf. 5 ²)
Laemargus	}	" " " "	sup. $\varsigma, \tau, v, \varphi$	" " " "	sup. 5 ²)
		" " " "	inf. τ, v, φ	" " " "	inf. 5 ²)
Trygon		" " " "	inf. τ, v, φ	" " " "	inf. 28 ²)

Ich verweise auch auf die Abbildungen von SWAN von den Nerven der Brustflosse bei Raja (1835, Taf. XI), wo sich der

1) Die Buchstabenbezeichnung ist mit Rücksicht auf den Befund bei Acanthias gewählt. Mit α bezeichne ich bei diesem den auf dem Stammradius (Metapterygium) liegenden M. radialis.

2) Nach Liste S. 273 der letzte Nerv des Hauptkanals.

betreffende Nerv an der Stelle befindet, wo im Vergleich mit Rajaskeletten der rostrale Rand des Mesopterygiums liegt¹⁾.

Wenn auch gerade hier eine Ergänzung und weitere Durcharbeitung des Materials besonders erwünscht ist, so scheinen doch die Beziehungen des letzten, durch den Hauptkanal ziehenden Nerven zu diesem Kanal und zum rostralen Rand des Mesopterygiums konstante zu sein: die einen sind die Ursachen der anderen. Denn daß gerade diejenigen Nerven, welche die Muskulatur des Propterygiums versorgen, in den Knorpel eingeschlossen sind, erklärt sich am ungezwungensten daraus, daß die Bewegung des Propterygiums und seiner Muskulatur in rostraler Richtung die Umschließung derselben hervorgerufen hat. Meso- und Metapterygium sind bei den Squaliden mit so schmaler Basis (das Metapterygium manchmal gar nicht) an den Proc. condyloideus des Schultergürtels befestigt, daß die Nerven um den hinteren Rand des Knorpels nur mit geringem Umweg verlaufen können, um die Muskulatur der Basalia zu erreichen. Das Propterygium artikuliert soweit rostral am Extremitätenbogen, daß der Weg durch den Knorpel der kürzere ist. Da das Propterygium der Brustflosse eine abgeschlossene Bildung, eine einheitliche Knorpelplatte mit schmaler Basis und verschieden reichem Radienbesatz ist, erklärt es sich auch, daß alle Nerven der zugehörigen Muskulatur in einem Knorpelkanal vereinigt sind, welcher in seiner Lage durch die Artikulationsstelle des medialen Endes des Propterygiums bestimmt ist.

Es giebt verschiedene Haie, welche nur ein Basale besitzen. Sieht man in diesem ein Homologon des Metapterygiums, so könnte es als Einwand gegen die obigen Ausführungen betrachtet werden, daß der Schultergürtel derselben trotz des Fehlens eines Propterygiums einen Knorpelkanal besitzt. Scymnus z. B., ein Squalide mit nur einem Basale des Brustflossenskeletts, hat aber schon durch GEGENBAUR verschiedene Beurteilung dieses Knorpels gefunden. Wenn auch in späteren Arbeiten GEGENBAUR in demselben etwas Primitives, ein primäres Metapterygium erblickt, (1870, S. 433 und 1895, S. 132), so hat er doch früher Reduktionen im lateralen Bereich des Flossenskeletts angenommen (1865, S. 142).

1) Daß stets mehrere, den einzelnen Strahlen angehörende Muskelfascikel von Aesten eines Spinalnerven versorgt werden und jedes Fascikel von verschiedenen Spinalnerven Aeste erhält (polyneur), habe ich schon in meiner Dissertation angegeben (1892, S. 22—25). MOLLIER hat Letzteres später auch bei Embryonen gefunden (1893, S. 28).

Letzterer Ansicht möchte ich den Vorzug geben. Denn der verwandte *Laemargus* besitzt ein wohlausgebildetes Mesopterygium und ein Propterygium. Ob beide bei *Scymnus* verloren gegangen sind oder nur ihre Selbständigkeit einbüßten und mit dem primären Metapterygium verschmolzen sind, ist eine offene Frage. Eine derartige Verschmelzung ist von HOWES (1887, S. 13) bei *Cestracion* für Pro- und Mesopterygium nachgewiesen worden. Bei jugendlichen Individuen dieses Tieres ist die Grenze zwischen beiden Basalia noch deutlich erkennbar, bei erwachsenen besteht ein einziges, ungetrenntes Knorpelstück (l. c., Taf. III).

Die Ansicht, daß die Verschiebung der Basalia an der Entstehung der Knorpelkanäle beteiligt sei, wird also durch ähnliche Fälle nicht widerlegt, weil in ihnen das Propterygium nur anscheinend fehlt. Es eröffnet sich aber hier ein lohnendes Feld für das Studium der Muskulatur und Innervation der Flossen. Ihm fällt es zu, den phylogenetischen Gang der regressiven und progressiven Prozesse zu enthüllen, welche sich an den Basalia der Brustflosse abgespielt haben. Auf die Aufgaben, welche hier zu lösen sind, hat schon GEGENBAUR vor langen Jahren (1870, S. 431) hingewiesen, indem er sagt: „Wo das Propterygium nur aus dem Basale besteht (*Heptanchus*), sind die übrigen Glieder entweder rückgebildet oder verschwunden, oder es ist ein Stück davon ins Basale des Mesopterygiums mit aufgenommen, und die Endglieder sitzen dann dem Basale des Mesopterygiums an. Welcher von beiden Fällen besteht, kann vorläufig nicht entschieden werden.“

Ist mit der Vorwanderung des Propterygiums und seiner Muskulatur eine gleich gerichtete Verschiebung der ganzen vorderen Extremität kombiniert, so können schließlich die Knorpelkanäle sekundär verloren gehen. Bei *Spinax* ist die Art des Verlustes derselben durch individuelle Variationen am klarsten belegt (s. S. 280). Hier schreitet die seriale Umbildung der diazonalen Nerven in rostraler Richtung bis zu den vordersten Spinalnerven vor. Ist auch für diese schließlich der metazonale Verlauf kein Umweg mehr gegenüber dem diazonalen, so geben sie letzteren auf und es verschwindet schließlich der Knorpelkanal ganz, da bei Haien ein Ersatz durch die zu weit vorn im Kiemenbereich liegenden spino-occipitalen Nerven- und Muskelemente nicht einzutreten pflegt. Rein negativ kann demnach auch die Verschiebung der ganzen Extremität von Wichtigkeit sein für das Vorhandensein der Knorpelkanäle und die Zahl ihrer Einschlüsse. Doch beschränkt sich ihr Einfluß auf den sekundären Verlust ersterer und die nachträg-

liche Verminderung letzterer. Die ursächliche Bedeutung der Verschiebung des Propterygiums und seiner Muskulatur für die Entstehung des Hauptkanals wird dadurch nicht geschmälert.

Bei Squaliden pflegt der untere Ast des Ramus pteryg. hervorzugt zu werden, wenn der letzte diazonale Nerv nur mit einem Ast durch den Knorpel, mit dem anderen metazonal verläuft (vergl. S. 273 *Hexanchus*, *Heptanchus*, *Rhina*) oder in noch höherem Maß, wenn nur untere Aeste diazonales Verhalten besitzen, die oberen sämtlich metazonales (S. 273, *Spinax*, *Centrina*, *Scymnus*). Es erklärt sich dies entweder durch eine extrem ascendente, von unten-vorn nach oben-hinten ansteigende Lage des Schultergürtels (*Scymnus*), welche den unteren Muskel mit seinem Ursprung in rostraler, den oberen entgegengesetzt in caudaler Richtung stark verlagert, oder durch die nach vorn gerichtete Ausbildung des vorderen Teiles des unteren Muskels zu einem funktionell selbständigen Vorwärtszieher der Flosse, welcher rostral vom Propterygium am Schultergürtel entspringt (vergl. meine Dissertation 1892, S. 34).

Für den Hauptkanal lassen die konstanten Beziehungen des letzten, ihm angehörigen Nerven zum Grenzbezirk zwischen Meso- und Propterygium die ursächliche Beteiligung bestimmt abgrenzen, welche die Verschiebungen im Brustflossenskelett an seiner Genese gehabt haben. Für die accessorischen Kanäle ist dies nicht möglich. Dieselben entsprechen nicht etwa dem Mesopterygium schlechthin. Denn die meisten Squaliden sind im Besitz eines solchen, ermangeln aber der Nebenkanäle. Andererseits sind die accessorischen Kanälchen dort am zahlreichsten, wo das Mesopterygium die breiteste Artikulationsfläche mit dem Schultergürtel gewonnen hat, bei den Rochen. Auch werden die feinen, getrennten Kanälchen der Trygoniden genetisch nicht unbeeinflusst sein durch die Artikulation freier Radien am Schultergürtel (GEGENBAUR, 1865, HOWES, 1890 [Neopterygium]). Aber zu bestimmen, inwieweit die rostrale Verschiebung der Skeletteile der Flosse und inwieweit die caudale der ganzen Extremität, also des Schultergürtels, das Auftreten, die Zahl und Verschmelzung der sekundären Kanälchen bedingen, ist zur Zeit unmöglich. Es bedarf auch dazu der genauen Erforschung und Vergleichung der Muskulatur des Mesopterygiums und ihrer Innervation. Außerdem aber kommen die Verhältnisse des Beckengürtels in Betracht. Bei der Besprechung der Knorpelkanäle desselben werde ich hier anzuknüpfen haben.

Aus den Inkongruenzen, welche zwischen der Zahl der Nerven des Hauptkanals und ihrer serialen Wertigkeit bestehen, muß man, wie bereits erwähnt, folgern, daß die Verschiebung der vorderen Extremität nach hinten unbeteiligt ist daran, daß bald wenige, bald viele Nerven durch den Hauptkanal verlaufen. Die wahre Ursache für die Zunahme der Anzahl derselben ist in der Ausbildung des Propterygiums enthalten. Denn die konstanten Beziehungen zwischen dem letzten Hauptlochsnerven und der Meso-Propterygialgrenze der Brustflosse berechtigen dazu, für die Ausbildung der Propterygiummuskulatur diesen Nerven als den Ausgangspunkt einer aufsteigenden Skala zu betrachten. Bezeichne ich ihn deshalb bei allen Haien mit I und die nach vorn folgenden Nerven mit II, III etc., so erhalte ich folgenden Ausdruck des numerischen Verhaltens der Einschlüsse des Hauptkanals:

- I.—IV. Nerv (z. B. Acanthias)
- I.—VI. „ („ „ Rhina)
- I.—XII. „ („ „ Pristis)
- I.—XVI. „ („ „ Torpedo)
- I.—XVIII. „ („ „ Raja cl.)
- I.—XXVI. „ („ „ Trygon)

Es findet von der Meso-Propterygialgrenze eine allmähliche Fort- und Weiterbildung des Propterygiums und seiner Muskulatur nach dem Kopfe zu statt. Es deckt sich der Befund am Nervensystem völlig mit dem von GEGENBAUR aus dem Vergleich der Skelette von Brust- und Bauchflosse erschlossenen Modus (1870) der Entstehung des Propterygiums. In dem Maß, in welchem diese Fortbildung vorschreitet, wächst die Zahl der Nerven, welche in den Knorpelkanal hineingeraten.

Man kann sich die Schwierigkeiten, welche in der Kombination der numerischen Zunahme der diazonalen Nerven mit der metamerischen, cranio-caudal fortschreitenden Umbildung derselben für das Verständnis bestehen, erleichtern, wenn man ausgeht von solchen Formen, welche nur einen dieser Prozesse aufweisen, z. B. den Lamniden. *Odontaspis* unterscheidet sich z. B. von *Acanthias* kaum in der Zahl der Hauptlochsnerven. Dagegen ist die metamerische Umbildung bei dem Lamniden gegenüber dem Spinaciden um 5 Segmente nach hinten fortgeschritten (Liste S. 273). Es entsteht daher die Frage, ob bei denjenigen Haien, bei welchen numerische und metamerische Umbildung zusammen vorkommen, zugleich mit der Verschiebung der ganzen Extremität nach hinten die cranialwärts liegenden Nerven und Muskeln der Brustflosse er-

halten blieben, weil in demselben Maß das Propterygium sich nach vorn verschob, oder ob dieselben gerade so wie bei den Lamniden und manchen Carchariiden (*Zygaena*, *Prionodon glaucus*) zunächst verloren gingen und später bei der retrograden Vorwanderung des Propterygiums wieder neu erworben wurden.

Hierzu hat FÜRBRINGER, ausgehend von der bereits erwähnten Verschränkung des Plexus cervicalis und brachialis und der dorsalen Lage der Aeste des letzteren, der ventralen derjenigen des ersteren¹⁾, Stellung genommen, wenn er sagt: „Bei den Rochen mit ihrer an sich ziemlich weit hinten (caudal) liegenden, aber mächtig nach vorn (rostralwärts) entfaltetten Brustflosse hat sich auch der Plexus brachialis in ansehnlichem Grade nach vorn vergrößert, und darum deckt er den wegen der mehr hinteren Lage der Flosse nach hinten ausgedehnten Plexus cervicalis in großer Ausdehnung“ (1897, S. 390). Damit wird von ihm eine von hinten nach vorn fortschreitende Vermehrung diazonaler Nerven am rostralen Rande des Plexus neben der in umgekehrter Richtung stattfindenden am caudalen Ende, d. h. eine sekundäre Vergrößerung des Plexus brachialis angenommen. Die Rochenflosse kommt wieder in den Besitz rostraler Muskel- und Nerven-elemente, die sie einst verloren hatte. Für diese Ansicht scheint mir die Beteiligung gerade der vordersten Spinalnerven an der Innervation der Brustflosse bei Rochen zu sprechen. In der Aufzählung S. 274, 275 stehen in den ersten Rubriken die Familien der so verschieden organisierten Squaliden und Batoiden zusammen, während in den folgenden letztere ganz verschwinden. Es ist unwahrscheinlich, daß in der gleichmäßigen Uebereinstimmung sämtlicher, auch hoch differenzierter Rochen mit den primitiveren Squaliden etwas Primäres vorliegt. Einleuchtender erscheint es auch mir, daß der von der Wanderung der Extremität zeitlich unabhängige Ausdehnungsprozeß der Flosse sekundär wieder Besitz von alten Muskelterritorien ergriffen hat.

Außerdem müßte eine Uebereinstimmung bestehen zwischen dem Maß der metamerischen Umbildung der Nerven und der Größe des Propterygiums, wenn metamerische Umbildung und numerische Zunahme der Propterygiumsnerven von Anfang an synchron verlaufen

1) Vergl. hierzu auch meine Abbildungen auf Taf. VI, VII und VIII.

wären. Eine Vergleichung der Skelette ¹⁾ ergibt jedoch, daß z. B. bei *Myliobatis* eine weit stärkere Verschiebung nach vorn stattgefunden hat als bei *Raja vomer*: trotzdem ist bei letzterer der Schultergürtel ein wenig weiter nach hinten gerückt (bis zum 23. Metamer) als bei ersterer (bis zum 21. Metamer). Das Skelett der *Rhinobatusflosse* unterscheidet sich erheblich von dem der *Torpedoflosse*, und doch steht bei beiden der Schultergürtel ungefähr an gleicher Stelle.

Eliminiert man deshalb aus der Liste S. 274 die Rochen, da ihre Beziehungen zu vorderen Spinalnerven sekundär durch Verschiebungen innerhalb der eigentlichen Brustflosse erworben sind, so ist in der Aufeinanderfolge der jedesmal ersten Spinalnerven vom letzten spino-occipitalen Nerven z bis zum 7. Spinalnerven der Ausdruck einer Wanderung der ganzen vorderen Extremität zu erblicken. Nur ist festzustellen, wo diese Wanderung ihren Ausgangspunkt genommen hat. Daß nicht eine Verschiebung in gleicher Richtung wie bei dem Schultergürtel der Rochen in allen Fällen vorliegt, konnte an dem Beispiel von *Spinax* wahrscheinlich gemacht werden. Der jeweilig vorderste Nervenast, welcher die Brustflosse versorgt, ist meist sehr dünn, auch der zweite nicht ganz von der Dicke wie die folgenden *Rr. pterygiales communes*. Individuelle Schwankungen sind nicht selten (vergl. Liste S. 274 z. B. *Acanthias*, *Spinax*). Aber trotzdem wäre es unrichtig, hierin Zeichen der Rückbildung zu erblicken. Diese Schwankungen in Vorkommen und Ausbildung können ebensogut eine Neubildung einleiten wie bei Rochen, unter denen z. B. bei *Torpedo* ganz das Gleiche beobachtet wurde (Liste S. 274).

Hinweise auf eine Verschiebung der Vordergliedmaße nach vorn liefert aber die Zusammensetzung des Plexus cervico-brachialis bei einigen Haien. Ich hatte erwähnt, daß zwar ein Zusammenhang zwischen der Ausdehnung des Plexus und seinen Beziehungen zum procoracoidalen Gebiet d. h. der Zahl seiner cervikalen Komponenten besteht, daß aber noch Einflüsse auf seinen Bau einwirken müssen, welche die oft den cervicalen Anteil caudal überragende Ausdehnung erklären. Dieser rein pterygiale Nervenbestand wird in den gemeinsamen Plexus hineinbezogen, weil er mit den vorhergehenden cervico-ptyrgialen Aesten ge-

1) Auf diese kommt es bei diesem Vergleich an, nicht auf die Muskeln und Nerven. Denn zwischen ihnen und dem Skelett bestehen Diskrepanzen (Dissertation, 1892, S. 23—25).

meinsam durch den Hauptkanal des Schultergürtels verläuft. Ich habe in der Liste S. 265 durch eine punktierte Linie die Stelle bezeichnet, an welcher der letzte Nerv des Hauptkanals sich befindet. Manchmal ist der Plexus cervico-brachialis mit seinem caudalen Rande bis hierhin vorgedrungen, meist reicht er nicht so weit. Seine Ausdehnung findet in vielen Fällen sein Ende zwischen den beiden Linien, von welchen die eine das procoracoidale Gebiet, die andere den Bereich des Hauptkanals caudal begrenzt. Es ergibt sich daraus, daß in der caudalen Wanderung des Schultergürtels und cranialen Verschiebung von Teilen der Rumpfmuskulatur ins prozonale Gebiet die Ursachen liegen, welche die Nerven wie durch Zug und Gegenzug zu einem einheitlichen Plexus verbinden.

Auffallend ist die starke Ausdehnung des Plexus cervico-brachialis bei Rhina und Pristis über beide Grenzlinien hinaus. Es gehören bei beiden 5 metazonale Nerven zu ihm. Dies läßt daran denken, daß bei ihnen einmal das diazonale Gebiet d. h. der Schultergürtel um etwa 5 Metameren weiter caudal gereicht habe, oder mit anderen Worten, daß letzterer um diese Strecke nach vorn verschoben sei.

Auf geringere Schwankungen der caudalen Begrenzung dieses Plexus wird man jedoch kein Gewicht legen dürfen. Denn die hintersten Nerven sind hin und wieder nur auf so kurze Strecken und so locker mit ihm verbunden, daß man das Zustandekommen oder Unterbleiben einer Vereinigung derselben mit dem Hauptplexus als sehr unwesentliche Schwankungen betrachten kann. Nahe Nachbarschaft und lockere Vereinigung gehen an dieser Stelle ohne genaue Grenze ineinander über.

3. Metazonale Nerven.

Ueber diese sind nur höchst spärliche Notizen in der Litteratur niedergelegt. THACHER (1876) fand bei *Mustelus canis* 3 Nerven 9^{vd}—11^{vd}) (1877, S. 305); ich beschrieb bei *Acanthias*, *Scymnus*, *Odontaspis*¹⁾ dieselben (1892); ZIMMERMANN (bei MOLLIER 1893, S. 73) findet als hintere Grenze bei *Raja asterias* den 35., bei *Trygon pastinacea* den 54. Spinalnerven. Bei Embryonen von *Torpedo* liegt nach MOLLIER (1893, S. 48 und 152) der 23.—28. Brustflossennerv metazonal.

Berücksichtigt man die Beziehung zum Schultergürtel nicht, so giebt die embryologische Litteratur noch einige Aufschlüsse

1) Diese Angaben sind durch die weiter unten mitgetheilten zu ersetzen.

über die absolute Zahl der Brustflossennerven. Nach RABL'S (1892, S. 119) und MOLLIER'S übereinstimmenden Befunden beträgt sie bei *Pristiurus*, *Acanthias* und *Mustelus* 11, nach CORNING (1895, S. 173) bei *Scyllium* 9.

Für *Ceratodus* ist von HASWELL (1883, S. 10) angegeben worden, daß die Brustflosse versorgt werde „by a single nerve trunk to which fibres from four spinal nerves contribute“.

Da der Schultergürtel in die Rumpfmuskulatur, speciell den ventralen Teil derselben (WIKSTRÖM, 1897, latero-ventral + medio-ventral part der Bauchmuskulatur nach HUMPHRY, 1872, M. obliquus und rectus nach MAURER, 1891), eingeschlossen ist, war vorauszusehen, daß Wanderungen desselben von Einfluß auf die Zusammensetzung und metamere Struktur dieser Muskulatur sein mußten. Umgekehrt läßt sich der Nachweis einer metameren Umbildung, je hochgradiger sie ist, um so mehr als Stütze für die Wanderungstheorie verwerten¹⁾. Für die prozonale Region dieser Muskeln hat diesen Nachweis FÜRBRINGER in seiner jüngsten Veröffentlichung geliefert (1897); daß auch im metazonalen Muskelgebiet Umbildungen bestehen, konnte ich für die nächste Nachbarschaft des Schultergürtels an Plexusbildungen zwischen denjenigen Aesten metazonaler Nerven, welche diese Muskeln versorgen und welche sich nicht an die Myosepten als Grenzen kehren, früher demonstrieren (1892, S. 13). Inzwischen haben die bisher nur in einer kurzen Mitteilung (1897, S. 404) veröffentlichten Untersuchungen von WIKSTRÖM eine über die ganze ventrale Rumpfpartie ausgedehnte Umbildung der Myotome des M. obliquus bei Selachiern wahrscheinlich gemacht und gezeigt, daß dagegen die laterale, paraxonische Rumpfmuskulatur die primäre Metamerie unverändert bewahrt. Ich kann ersteres für alle von mir untersuchten Selachier und Holocephalen sicherstellen und finde das Extrem der bisher beobachteten Umordnung und sekundären Neugestaltung der Myotome bei den Notidaniden, unter denen z. B. bei *Hexanchus* jedes der vorderen metazonalen Myotome (mit Ausnahme der beiden ersten rudimentären) durch Aeste des 5., 6., 7., 8., 9., 10. und 11. Spinalnerven versorgt wird. Infolge von Umbildungen der Nervenstämme ist bei

1) Es soll damit nicht gesagt sein, daß die Verschiebung der Extremitäten allein die Umordnungen in der Bauchmuskulatur hervorbringen. Dies machen schon die Befunde WIKSTRÖM'S bei *Petromyzonten* und *Myxinoiden* unwahrscheinlich (*Amphioxus?*, 1897, S. 404).

pentanchen Selachiern die Verschmelzung der Bruchstücke zerstörter Myotome zu neuen, anscheinend unveränderten interseptalen Verbänden im ventralen Teil des Rumpfmuskels nicht so leicht zu bestimmen. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Verhältnisse näher einzugehen, da eine Beschreibung der Muskulatur nicht zum Plane dieser Arbeit gehört. Ohne diese und ausreichende Abbildungen würden die verwickelten Verhältnisse kaum verständlich sein. Ich hoffe in einer weiteren Abhandlung eine zusammenhängende Darstellung der Umbildungen der Rumpfmuskulatur geben zu können, wenn die Untersuchungen WIKSTRÖM's in extenso veröffentlicht sind.

Hier will ich mich beschränken auf die allgemeinen Beziehungen der Nervenstämme zur Extremität. Schon durch ihren pro- oder metazonalen Verlauf werden die Gründe für die Wanderung der letzteren unterstützt werden.

Die ventralen Aeste der Spinalnerven bei den von dieser Untersuchung behandelten Tieren entsprechen den Intercostalnerven höherer Wirbeltiere. Diese Rr. intercostales s. ventrales verlaufen auf der Innenseite der Rumpfmuskulatur quer oder schräg zur Achse des Körpers bis zur Bauchmittellinie und geben dabei Aeste an die Muskulaturen, welche sie auf ihrem Wege berühren. Die Rami pterygiales sind Seitenäste dieser Hauptnerven. Jeder R. intercostalis besitzt, soweit er überhaupt an der Versorgung der Extremität beteiligt ist, einen Ramus pterygialis s. brachialis communis. Dieser durchbohrt den M. obliquus oder den Schultergürtel und teilt sich, wie bereits mehrfach erwähnt, ganz allgemein in einen Ramus pterygialis superior und inferior, von welchen der eine zum Flossenhebe-, der andere zum Flossensenkmuskel sich biegt. Außerdem entsendet der R. pterygialis communis dicht vor oder hinter seiner Auflösung in die beiden Endäste einen Hautnerven, welcher sowohl die Haut des Bauches bis zur Mittellinie ungefähr über denjenigen Myomeren versorgt, welche von den Muskelästen des zugehörigen Ramus intercostalis innerviert werden, und außerdem die Haut der Flosse.

Die Spinalnerven mit Brustflossenästen besitzen also bei Selachiern, Holocephalen und *Ceratodus*¹⁾ außer mit der Musku-

1) Daß eine ähnlich zwiespältige Beziehung der Spinalnerven auch bei höheren Wirbeltieren ganz allgemein vorkommt, ist mir nicht unbekannt. Die primitiven Verhältnisse sind aber meistens verwischt dadurch, daß der eine Bestandteil vor dem anderen fast

latur der Brustflosse Verbindungen mit der Muskulatur und der Haut des Bauches. Da der Bauch in eine metazonale Region (*M. obliquus* + *rectus* und Bauchhaut s. str.) und prozonale Region (cervicale Muskulatur: *Musculi coraco-arcuales* [VETTER, FÜRBRINGER] und Hautbedeckung des Kiemenkorbes) zerfällt, so handelt es sich darum zu vergleichen, wie sich der Anteil der prozonalen, metazonalen und pterygialen Muskulatur und Haut auf die serialen Spinalnerven verteilt. Ursprünglich müssen und auch jetzt noch müßten entsprechende Anteile zusammengehören, wenn die Lage des Schultergürtels eine unverrückbare wäre: es müßte ein Spinalnerv mit metazonalem R. pteryg. auch einen metazonalen R. *intercostalis* und R. *cutaneus* besitzen, und die Grenze zwischen den *Rami intercostales et cutanei metazonales* und *Rr. musculi et cutanei cervicales* s. *prozonales* müßte serial zusammenfallen mit der Grenze zwischen den zur Flosse und den vor die Flosse verlaufenden Spinalnerven. Daß Letzteres nicht mehr bei Selachiern und Holocephalen der Fall ist, haben die Untersuchungen FÜRBRINGER's gelehrt. Denn der *Plexus cervicalis* sendet sein Wurzelgebiet tief in den pterygialen Anteil des gemeinsamen *Plexus cervico-brachialis* hinein. Ueber die Versorgung des *M. obliquus* und *rectus* und der Bauchhaut auf der einen, der *Mm. coraco-arcuales* und der Haut des Kiemenkorbes auf der anderen Seite durch Nerven mit dia- und metazonalen *Rr. pterygiales* möchte ich hier berichten. In der folgenden Tabelle enthält bei jedem Tier die obere Reihe die prozonalen Aeste, die untere die metazonalen *Rami intercostales*. Die ausschließlichen Hautäste sind mit c bezeichnet, die nicht besonders bezeichneten besitzen sowohl motorische wie sensible Elemente. Der letzte diazonale Nerv des betreffenden Tieres ist markiert durch Hervorhebung (fetten Druck) derjenigen Nummer, welche ihm in der serialen Reihe zukommt. Auskunft über den motorischen Anteil der Cervicalnerven holte ich mir aus FÜRBRINGER's Angaben (1897, S. 384). Eigene Untersuchungen stellte ich darüber nicht an. Nur der Grenzbezirk zwischen hintersten Cervical- und vordersten Intercostalnerven fällt in den Rahmen dieser Anzählung.

ganz verschwindet. FÜRBRINGER hat (1879, S. 349) darauf hingewiesen, daß z. B. der 2. und oft sogar der 3. Intercostalnerv des Menschen durch Verbindungen seiner Hautäste mit denen des *Plexus brachialis* (*M. cutaneus internus minor*), ein Verbindungsast, der als *N. intercosto-humeralis* Aufnahme in die anatomischen Lehrbücher gefunden hat, solche Doppelbeziehungen unterhält.

		^z					
		0,	z,	1, 2, 3	Ceratodus	
	.	1,	2			Spinax (ausgew. Tiere	
	.	a,	b	3, 4, 5	und Embryonen)	
	.			5	11, 12, 13 . . Chimaera	
	.	1,	2, 3			Spinax (indiv. Befund bei	
	.			4, 5	Embryo C, l)	
	.	2,	3				
	.		3,	4, 5, 6	Centrina	
	.	2,	3,	4c			
	.		4,	5, 6	Laemargus	
	.	2,	3c,	4c			
	.			5, 6, 7	Acanthias	
	.	3,	4,	5*			
	.		5,	6, 7, 8	Scymnus	
	.	3,	4c,	5c			
	.		5,	6, 7, 8	Heptanchus B	
	.	3,	4c,	5c,	6c*		
	.		5,	6,	7, 8	Hexanchus B
	.	3,	4c,	5c,	6c		
	.		5,	6,	7, 8	Heptanchus A
	.	4,	5?,	6?,			
	.			7, 8, 9	Chlamydoselachus	
	.	4,	5,	6?,	7?,		
	.		6*,	7,	8, 9,	Prionodon
3, 4c, 5c,	6c,	7c,	8c				
				9, 10,	Rhina	
.	6,	7c,	8c,	9c			
				10, 11, 12	Odontaspis	
.	7,	8?,	9?,	10?			
				11, 12	Zygaena	
.	8,	9?,	10?,	11?			
				12, 13, 14, 15, 16	Pristis	
.	10c,	11c,	12c,	13c			
				16, 17, 18, 19, 20	Torpedo	
.	23?,	24?,	25?				
				27, 28, 29, 30	Trygon	

? Die Fragezeichen bedeuten, daß es fraglich ist, ob der betr. Nerv rein sensibel oder auch motorisch ist.

* bedeutet, daß der betr. Nervenast minimal dünn ist.

Pro- und metazonale Nerven sind nach diesen Befunden in verschiedener Weise gegeneinander abgegrenzt. Die primitivste Einrichtung besitzen auch hier in ausgeprägtester Weise die Notidaniden. Beide Regionen verschränken sich, indem derselbe Nerv sowohl sensomotorische metazonale, wie sensible prozonale Fasern ins Grenzgebiet sendet. Der letzte prozonale Hautnerv entspringt regelmäßig bei Hexanchus und Heptanchus vom R. intercostalis, also am caudalen Rand des Schultergürtels in der Nähe

des Hauptkanals (Taf. XI, Fig. 3) oder innen vom Coracoid, wird rückläufig und gelangt so an den rostralen Rand des Knorpels. Dort erreicht er die letzten Aeste des Plexus cervicalis und biegt sich mit ihnen zur Haut. Bei Notidaniden kommt diese Spaltung der Nervenäste in pro- und metazonale Nerven meist bei zwei Spinalnerven vor (individuell bei *Heptanchus* nur bei einem). Ebenfalls bei zwei sah ich sie bei *Prionodon menisorrah*, bei einem unter den Spinaciden bei *Centrina*, *Laemargus*, *Scymnus* und ferner bei *Ceratodus*.

Bei den übrigen Squaliden und einigen Rochen sind die Umwälzungen, welche der Schultergürtel durch seine Wanderung im ventralen Bereich hervorgerufen hat, besser ausgeglichen. Der Knorpel trennt glatt die Aeste des einen Spinalnerven von denen des folgenden. Die nervösen Bahnen sind weniger kompliziert. Der Schultergürtel ist nicht mehr zwischen eng ihm anliegende Nervengabeln eingezwängt.

Bei manchen Rochen endlich sind Nerven im Grenzbereich ausgefallen (*Torpedo*, *Trygon*). Entsprechend der Verbreiterung des Schultergürtels sind Teile der Bauchwand rudimentär geworden, sie werden durch die Knorpelplatte des Coracoids ersetzt. So wird die Grenze zwischen pro- und metazonalem Nervenbereich eine immer markantere.

Am größten ist der Ausfall bei *Chimaera*. Er beträgt 8 Nerven. Doch ist der Schultergürtel nicht breiter als der bei Squaliden. Es muß aus anderen Gründen eine Atrophie großer Muskelbezirke bei den Holocephalen eingetreten sein. Bei dem weit nach vorn gerückten Schultergürtel, dem an Ausbildung, wenn auch nicht an Zahl der Kiemenbogen, stark rudimentären Kiemenkorb kann es nicht zweifelhaft sein, daß es sich um die prozonalen *Mm. coraco-arcuales* handelt. In dem Maß, als diese Muskulatur schwächer wurde und der Kiemenapparat sich verkleinerte, rückte die vordere Extremität nach vorn. FÜRBRINGER (1897) hat dies schon aus der medio-transversalen Lage des Plexus cervico-brachialis geschlossen und auf dieselbe Weise begründet. Warum in diesem Fall wie wahrscheinlich in anderen (s. weiter unten bei *Ceratodus*) die prozonalen Elemente nicht successive hinter den Schultergürtel gewandert und mit dem *M. obliquus* und *rectus* verschmolzen sind, ist schwer zu sagen. Doch scheint ein Zusammenhang zu bestehen mit Umordnungen im hinteren Bereiche der Bauchmuskulatur, auf welche andere Eigentümlichkeiten der Inter-costalnerven bei *Chimaera* hindeuten (s. weiter unten).

Es ergibt sich aus dem Nervenbefund, daß bei Chimaera der Schultergürtel einst eine ähnliche Lage einnahm wie jetzt der von Zygaena, bei welcher ebenfalls der 11. Spinalnerv den ersten Intercostalnerve entsendet.

In der Liste S. 296 ist derjenige Spinalnerv, welcher den letzten Ast durch den Hauptkanal sendet, durch fetten Druck bezeichnet. Durch ihn ist dasjenige Metamer angegeben, bis zu welchem die seriale Umwandlung der Flossenmuskulatur am vorderen Rand der Flosse gediehen sein würde, wenn man die Vorwärtsverschiebung der Basalia des Brustflossenskeletts (Propterygium) eliminiert. Denn da nach den Ausführungen im vorigen Kapitel zwei ursächliche Momente an der Umschließung von Nerven durch den Knorpel beteiligt sind: die metamere caudale Verschiebung der ganzen Extremität und die rostrale Verschiebung innerhalb eines Teiles derselben, der Brustflosse, so drückt nach Elimination des letzteren Komponenten, dessen hintere Abgrenzung der letzte Hauptlochs-nerv bildet, der in unserer Liste fett hervorgehobene Spinalnerv aus, daß relativ bis zu ihm die metamere Umwandlung der Muskulatur am vorderen Rand der Flosse fortgeschritten ist. Vergleicht man dieses Metamer mit denjenigen, zwischen welchen der Schultergürtel im ventralen Rumpfmuskel liegt, so zeigt sich, daß in den meisten Fällen die metamere Stellung der Brustflossenmuskulatur mit ihrer relativen vorderen Grenze weiter caudal gelegen ist als diejenige des Schultergürtels. Denn der letzte Hauptlochs-nerv gehört nur selten dem ersten Intercostalnerve an, rückt vielmehr bei Squaliden (Notidaniden) bis zum 3., bei Rochen (Pristis, Torpedo) bis zum 4. Intercostalnerve im höchsten Falle nach hinten vor. Nur selten ist die relative vordere Grenze der Brustflossenmuskulatur in prozonale Metamere verschoben. Denn der letzte Hauptlochs-nerv entspringt nur bei Rhina, Zygaena und (im individuellen Fall) bei Spinax vom letzten Cervicalnerve.

Diese Diskrepanzen erklären sich zum Teil aus der ascendenten, von vorn-ventral nach hinten-dorsal aufsteigenden Lage des Schultergürtels innerhalb der Rumpfmuskulatur. Dadurch können sich im ventralen Winkel hinter dem Schultergürtel Reste von Myotomen erhalten, welche weiter dorsal nicht mehr existieren. In der That versorgen die ersten Intercostalnerve nur diese. Doch läuft das Maß der Schrägstellung nicht parallel der Zahl dieser Nerven. Bei Heptanchus z. B. ist die Schrägstellung bedeutend geringer als bei Scymnus, und doch ist die Zahl der überschüssigen Myotome bei beiden gleich. FÜRBRINGER hat bereits durch Vergleich des Abstandes des Schultergürtels vom Kopf, den er an der

dorsalen metameren Muskulatur maß, mit der Zahl der die Mm. coraco-arcuales bildenden ursprünglichen Myotome gefunden, daß letztere zu gering und schwankend ist, als daß man sie in direkte Beziehung zur Stellung des Schultergürtels bringen könnte (1897, S. 385—388). Auch der oben durchgeführte Vergleich führt zu dem Resultat, daß die prozonale Rumpfmuskulatur nicht in demselben Maß metamerisch umgebildet ist wie die Flossmuskulatur und daß sie gegenüber letzterer an Metamerenzahl meist zurücksteht.

So sehr diese Diskrepanzen komplizierte Umwandlungsprozesse gerade innerhalb der dem Schultergürtel benachbarten Gebiete bezeugen und deshalb für Verschiebungen desselben sprechen, so wenig scheinen sie mir das Problem der Lösung zu nähern, in welcher Richtung der Schultergürtel, speciell der Squaliden, gewandert ist. Um so mehr muß, wenn einmal für die Holocephalen eine Vorwärtswanderung erwiesen ist und bei *Spinax* (vielleicht auch *Rhina* und *Pristis*) sich Anzeichen gefunden haben, welche sich für eine solche deuten lassen, die Aufmerksamkeit auf etwaige Kriterien gerichtet sein, welche eine Entscheidung ermöglichen.

Es erscheint daher von Wichtigkeit, auch die Lagebeziehungen der Arteria subclavia s. zonalis zu den Spinalnerven zu berücksichtigen. Denn dieses Gefäß verläuft von der Aorta, wo es dicht hinter der letzten oder vorletzten Kiemenarterie entspringt, auf der medialen Seite der lateralen Rumpfmuskulatur bis an das Coracoid und folgt dessen caudalem Rand bis gegen die Bauchmittellinie hin. Es ist vorauszusehen, daß es sich bei Wanderungen des Schultergürtels mit diesem in geringen Grenzen verschiebt, und gewinnt dadurch für uns besonderes Interesse. Ebenso die Vena subclavia s. zonalis, welche, medial von der Arterie, zum Schultergürtel dieselbe Lage besitzt und unter dem Levator scapulae in den CUVIER'schen Sinus mündet. Beide Gefäße liegen im Bereich metazonaler Nerven.

Meine Beobachtungen erstrecken sich bisher fast nur auf Spinaciden, bei welchen *Spinax* selbst mit seiner am meisten von allen Squaliden dem Kopf genäherten vorderen Extremität für die Untersuchung am günstigen erscheint.

Ich fand folgende Stellung von Arterie (A) und Vene (V) bei:
 letzter Hauptlochsnerf:

<i>Spinax</i> B, l: 3 ^{vd} VA 4 ^{vd} 5 ^{vd}	2 ^v
<i>Spinax</i> B, r: 3 ^{vd} 4 ^d VA 4 ^v 5 ^{vd}	3 ^v (Spur)
(s. Taf. XI, Fig. 6)	
<i>Spinax</i> A, r: 3 ^{vd} 4 ^{vd} V 5 ^d (Ast) A 5 ^d (Ast)	3 ^v (Starker Ast)

Wie zu erwarten war, verschieben sich die Gefäße in gleicher Richtung wie die Extremität, aber nicht a tempo mit ihr. Besonders der Vergleich zwischen Exemplar A, r und B, l lehrt, daß die metamere Stellung der Brustflosse nur um den Teil eines Metameres geändert ist, diejenige der Vene um ein ganzes Metamer, diejenige der Arterie sogar um ein Metamer und Bruchteile eines zweiten. Die rechte Seite des Exemplars B nimmt eine Mittelstellung ein, läßt aber auch deutlich erkennen, daß die Verschiebungen zwar gleichsinnig, aber nicht proportional sind. Auch bei *Acanthias* schiebt sich zwischen die Gefäße und den Schultergürtel ein metazonaler Nerv ein (der 6.).

Mit einer Verschiebung der Vordergliedmaße nach hinten läßt es sich nicht in Einklang bringen, daß die Gefäße derselben schneller caudal wandern als die Extremität selbst. Denn man muß sich doch vorstellen, daß die Gefäße bei einer successiven Stellungsänderung des von ihnen versorgten Gebietes allmählich mitgezogen werden oder eine Umbildung erleiden, indem in der betreffenden Richtung günstiger gelegene Anastomosen die Blutz- und -abfuhr besorgen und die verödenden alten Blutbahnen ersetzen. Die Entwicklungsrichtung geht also von *Spinax* A, r über B, r zu B, l, indem allmählich eine Umbildung der Gefäße stattfindet, welche sie dem Schultergürtel nähert, nicht in umgekehrter Richtung, welche sie von demselben entfernen würde. Zu einer völligen Anlagerung an den Schultergürtel, wie ich sie bei der Arterie von *Chlamydoselachus*, *Centrina* und *Prionodon* finde, kommt es weder bei *Spinax* noch bei *Acanthias*.

Die Verschiebung der Gefäße des Schultergürtels bei *Spinax* (und *Acanthias*) unterstützt also die Ansicht, daß hier die Vordergliedmaße eine rostrale Verschiebung erlitten hat.

Im vorhergehenden Abschnitt ist ausführlich die Beziehung von Aesten des oder der ersten metazonalen Nerven zu den Kanälen des Schultergürtels beschrieben worden. Durch diese erleiden jene Nerven natürlich eine Einbuße. Der oder die vordersten metazonalen Nerven sind häufig unvollständig. Dasselbe findet sich auch bei dem letzten metazonalen Nerven der Brustflosse, während alle in der Mitte liegenden Aeste stets wohl ausgebildete Rr. superiores und inferiores besitzen. Die Stärke derselben schwankt nur in minimalen Grenzen (mit Ausnahme von *Ceratodus* und *Centrina*, siehe weiter unten). Auch hierin ist der letzte metazonale Nerv meist von ihnen verschieden, da er erheblich dünner zu sein pflegt.

Ich fand nie eine Unvollständigkeit desselben bei Holocephalen und Ceratodus, wohl einmal bei einem Squaliden (Scymnus) und hin und wieder bei den Rochen. Bei Rhinobatus und Raja vomer ist der letzte Brustflossennerv ein R. pteryg. superior, bei Myliobatis wie bei Scymnus ein R. pteryg. inferior.

Im folgenden gebe ich eine Zusammenstellung der Summe der metazonalen Nerven (unabhängig von ihrer serialen Stellung) bei den untersuchten Fischen. An erster Stelle steht die Summe der vordersten, an letzter der hinterste unvollständige Ast, in der Mitte die Summe der vollständigen metazonalen Nerven; v und d werden wie bisher für Ramus superior und inferior gebraucht.

Scymnus	6d	5vd	1v	
Spinax	3d	6vd	0	
Laemargus	0	7vd	0	
	1d	7vd	0	Torpedo
Chlamydoselachus	0	8vd	0	
Chimaera, Prionodon	}	0	9vd	0
Acanthias C				
Hexanchus	2d	9vd	0	
Centrina	4d	10vd	0	
Odontaspis	Spurd	11vd	0	
	0	11vd	1d	Rhinobatus
Ceratodus	0	12vd	0	
Heptanchus	1d	12vd	0	
	0	13vd	0	Pristis
	0	14vd	0	Raja clavata
	0	15vd	1d	„ vomer
Rhina	1d	21vd	0	
	1d	22vd	1v	Myliobatis
	4d	22vd	0	Trygon

Die vorliegenden Zahlen, in ihrer Unabhängigkeit von der serialen Reihenfolge der Spinalnerven betrachtet, geben einen ungefähren¹⁾ Maßstab für die Vergrößerung der Flosse in ihrem hinteren Teil, unabhängig von den Wanderungen der ganzen Extremität. Es ist auffallend, daß die Divergenz bei den beiden großen Unterabteilungen der Haie, zwischen der Squaliden- und Batoidenflosse, verhältnismäßig gering ist. Es drängen sich zwar die Squaliden mehr im Anfang und in der Mitte der Liste zusammen, die Rochen mehr am Ende derselben; es kommt aber sowohl bei ersteren eine der stärksten Vergrößerung bei Rochen kaum nach-

1) Der Ausgangspunkt ist nicht derselbe, da bei den Squaliden fast die ganze Versorgung des Mesopterygiums, bei den Rochen nur ein Teil desselben den ersten metazonalen Nerven zufällt (accessorische Kanälchen!).

stehende Ausdehnung im Einzelfalle (Rhina) vor, und bei letzteren giebt es, wenn auch selten (Torpedo) Formen, die nur von wenigen Squaliden an Kleinheit übertroffen werden¹⁾. Dieser Parallelismus in der Ausbildung der hinteren Abteilung (Meta-, Teil des Mesopterygiums) der Brustflosse bei Squaliden und Batoiden steht im schärfsten Gegensatz zu der Divergenz, welche im vorderen Abschnitt (Propterygium) herrscht. Dort (Liste S. 273) giebt es kaum Uebergänge, geschweige denn Uebereinstimmungen zwischen der Summe der Nerven bei Mitgliedern beider Familien. Die Rochen sind hoch differenziert und allermeist weit entfernt in der Ausbildung des vorderen Flossenabschnittes gegenüber den Squaliden. „Die größte Verschiedenheit bietet der vordere Randabschnitt (scil. der Flosse), sowohl in Beziehung zum Archipterygium, als auch im Vergleich der einzelnen Formen unter sich, während im hinteren Abschnitte, dem Metapterygium, der Zustand des Archipterygiums am vollständigsten erhalten ist“ (1870, S. 134). Die hier von GEGENBAUR festgestellte Konstanz des hinteren Flossenabschnittes des Skeletts deckt sich vollkommen mit meinen Befunden von der Innervation.

Eine ganz besondere Stellung nimmt *Ceratodus* ein. Da die Flosse dieses Dipnoers dem hinteren Rand des Schultergürtels nur mit dem basalen Stammglied ihres Skeletts angefügt ist und weiter keine Artikulationen mit der lateralen Fläche desselben besitzt (wie die Coraco-mesopterygial- und Coraco-propterygial-Verbindung der Haie), ist der Mangel jeglicher Knorpelkanäle und diazonaler Nerven wahrscheinlich ein primitiver. Das Innervationsgebiet der Flosse erstreckt sich namentlich caudalwärts weit über die Basis der Flosse hinaus, bis zum 11. Spinalnerven. Rostral bezieht dasselbe noch einen feinen Ast des letzten occipitalen Nerven z. Bei Selachiern und Holocephalen erstreckt sich der Plexus brachialis nie so weit nach vorn. Nur unter den Ganoiden ist bei *Acipenser* und *Polyodon* (?) (FÜRBRINGER, 1897, S. 457) Gleiches beobachtet worden. Sämtliche Rami pterygiales der *Ceratodus*-flosse, von z bis zum Ast des 11. Spinalnerven, sind zu einem einheitlichen Plexus brachialis s. omopterygialis verwebt. Bei Selachiern und Holocephalen dagegen treten die Flossennerven caudal vom Schultergürtel selbständig zur Extremität, und erst in unmittelbarer Nähe derselben sowie innerhalb ihrer Muskulatur kommt es zu den ausgedehnten distalen Plexusbildungen (vergl. Taf. XIII, Fig. 3). Letztere sind jedoch nicht mit dem intra-

2) Bemerkenswert ist die Stellung von *Heptanchus* mit seiner nächst *Rhina* am weitesten ausgedehnten Flosse.

abdominalen Plexus der Ceratodusextremität zu homologisieren; denn auch Ceratodus besitzt jene peripher gelegenen Nervengeflechte.

Der intraabdominale Plexus brachialis der Ceratodusbrustflosse ist äußerst dicht mit anderen Aesten derjenigen Intercostalnerven verschmolzen, von welchen er selbst seine Wurzeln bezieht. Diese Aeste schließen sich oft nur auf kurze, manchmal auch auf längere Strecken dem eigentlichen Plexus an, verlaufen dabei wie dieser nach vorn oder aber auch nach hinten und verlassen stets weiter vorn oder hinten die Plexusbahn, ohne mit den Rr. pterygiales Verbindungen eingegangen zu sein. So entsteht eine Struktur, (wenn auch nicht so kompliziert), ähnlich derjenigen des Grenzstranges beim Symphaticus höherer Wirbeltiere. Da namentlich im hinteren Bereich des Plexus die Rami pterygiales äußerst zart, die mit ihnen streckenweise verschmolzenen Rumpfmuskeläste der Intercostalnerven bedeutend stärker sind, und noch dazu starke bindegewebige Hüllen den Plexus umgeben, bedarf es subtiler Präparation und einiger Geduld, um den Verlauf der pterygialen Aeste zur Brustflosse aus dem Gewirr von Nerven zu sondern¹⁾.

Die Details der Plexusbildung werden aus Taf. X, Figg. 1 und 2 am leichtesten erkennbar sein. Hindeuten will ich besonders auf die nahe Nachbarschaft des Plexus mit der Wirbelsäule im caudalen Bereich. Er zieht vom hintersten Ende anfangs parallel der Wirbelsäule medial vom Hals der Rippen hinweg und senkt sich erst kurz vor Beginn der Flossenbasis ventro-lateral zu dieser abwärts. Dabei liegt der Plexus aber nicht wie die Intercostalnerven zwischen der Bauchmuskulatur und ihrer derben Innenfaszie, sondern streckenweise innen von letzterer. Die letzte Wurzel des Plexus durchbohrt die Fascie von außen nach innen, begiebt sich auf der Innenfläche bis zum nächst vorhergehenden Spinalnerven, durchbohrt die Fascie von innen nach außen, um jenen zu erreichen, und nimmt Aeste von ihm auf, durchbohrt dann abermals als Plexus die Fascie von außen nach innen und wiederholt dieses Spiel bei jedem Spinalnerven bis zum 4. Weiterhin liegt der Plexus dann zwischen Fascie und Muskulatur. Der caudale Teil des Plexus ist durch die Fascie wie ein Zwirnfaden durch Stoff gereiht. Auf Taf. IX, Fig. 1 sind die medial von

1) Es gelang mir nicht, zu eruieren, ob Nerv 11 bis zur Brustflosse einen Ast entsendet. Doch halte ich die Beteiligung des obersten der beiden mit dem Plexus verbundenen Aeste (Fig. 1, Taf. X) für sehr wahrscheinlich.

der derben Fascie liegenden Nerven in dunklem Ton wiedergegeben.

Die Basis der Extremität endet im Niveau des 3. Spinalnerven (c). Alle folgenden Wurzeln des Plexus liegen hinter der Achselhöhle (Taf. X, Fig. 1). Bei keinem Selachier oder Holocephalen besteht ein gleich weit über die Basis der Flosse caudal ausgedehnter Plexus. Nur bei *Centrina* ist eine, freilich erheblich kleinere Plexusbildung zwischen den (5) letzten metazonalen Nerven vorhanden (Taf. XII, Fig. 7), die ich Plexus *omopterygialis posterior* im Gegensatz zu dem vorderen Plexus *brachialis* s. *omopterygialis anterior* nenne. Der Plexus *omopterygialis* des *Ceratodus* setzt sich offenbar aus zwei Teilen zusammen, einem besonders stark entwickelten Plexus *post.* und einem schwach entwickelten Plexus *ant.*, welche ohne deutliche Grenze ineinander übergehen. Denn der vordere Teil besitzt alle Merkmale der entsprechenden Plexus bei Selachiern, da er eine ähnliche metamere Zusammensetzung wie diese hat und vor der Flosse liegt. Nur ist er kleiner als die meisten, aber nicht als alle. Denn bei gewissen Spinaciden (*Centrina*, *Spinax*) geht auch der Plexus *anterior* nicht über den 2. Spinalnerven hinaus. Der hintere Teil ist homodynam dem Plexus *omopteryg. post.* von *Centrina*, ebenfalls seiner serialen Zusammensetzung und Lage nach. Denn auch bei *Centrina* liegen die Aeste dieses Plexus hinter der Achselhöhle der Extremität. Es sind die beiden Teile des Plexus bei *Ceratodus* beim Durchtritt durch die Muskulatur noch getrennt erkennbar. Denn das Gros derjenigen Nervenfasern, welche Nerv 11—c (3) zur Flosse entsenden, verläuft an einer besonderen Stelle durch die Muskulatur der Bauchwand (in Taf. IX als Plexus *post.* bezeichnet, vergl. auch Taf. X, Fig. 2), welche um die Breite der sehr stark entwickelten 1. Rippe von den am vorderen Rippenrand durch die Muskulatur sich begebenden Aesten von z—b entfernt liegt. Die Verbindungen beider Teile, welche bald stärker (Taf. IX, Fig. 1), bald schwächer (Taf. X, Fig. 2) bei verschiedenen Individuen ausgebildet sind, benutzen zwar beide Muskelpforten, aber vom vorderen Teil (Plexus *omopteryg. ant.*) schließen sich doch nur Fasern von b dem hinteren Teil an, vom hinteren nur Fasern von c und 4 dem vorderen (Taf. X, Fig. 2). Von den übrigen Flossennerven gehen die vorderen (z—a) also nur durch die rostrale, die hinteren (5—11) nur durch die caudale Muskelpforte. In diesem Befund ist die ursprüngliche Zusammensetzung des Plexus aus zwei Teilen (einem Plexus *omopteryg. ant.* und *post.*) noch erkennbar.

Die Verbindung des Plexus brachialis mit dem Plexus cervicalis ist bei *Ceratodus* eine sehr lockere. Nur darin besteht sie, daß z der Brustflosse ein feines Aestchen mitteilt (Taf. IX, Fig. 1). Sie unterliegt individuellen Schwankungen; denn FÜRBRINGER vermißte sie ganz bei der Mehrzahl der von ihm untersuchten Exemplare und hebt die völlig oder fast ganz durchgeführte Trennung der beiden Geflechte gegenüber der stets vorhandenen Verbindung derselben bei Selachiern, Holocephalen und Ganoiden hervor. Bei allen diesen entsendet stets einer, meistens mehrere Cervicalnerven Aeste zur Brustflosse. „Andererseits kommt in dieser Selbständigkeit beider Plexus bei den Dipnoern eine Entwicklungsrichtung zum Ausdruck, welche sich bei den Amphibien und in höherer Entwicklung bei den Amnioten wiederfindet“ (FÜRBRINGER, 1897, S. 476).

Der Plexus omopterygialis posterior ist ebenso wie der Pl. omopter. anterior ein Beweis für eine Verschiebung der vorderen Gliedmaße, speciell für Verschiebungen, die in rostraler Richtung erfolgt sind. Es ist jedoch zu entscheiden, ob diese Verschiebungen die ganze Extremität in ihrer Totalität, also Schultergürtel und Brustflosse als Ganzes, erlitten hat oder ob Teile der Gliedmaße, also die Brustflossenmuskulatur oder deren Bestandteile, Wanderungen eingegangen sind. In dieser allgemeinen Fassung des Begriffs der Verschiebung wird jetzt die Beweiskraft der Plexusbildungen wohl allgemein zugestanden. Denn die Einwände, welche gegen die von GEGENBAUR und seinen Schülern zuerst und zumeist studierten Nervenplexus und ihre Erklärung durch die Wanderung der Extremitäten erhoben worden sind, laufen darauf hinaus, daß dieselben nur als Beweise für partielle Verschiebungen der Flosse angesehen werden. So hat BALFOUR in dem Plexus anterior der Beckenflosse („Collector“ v. DAVIDOFF's) erblickt, „a remnant of the fin when the pelvic fin had a more elongated form than at present, and accordingly extended further forwards“ (1881, S. 662). Hier wird doch auch angenommen, daß von der angeblich einst größeren Flosse Elemente in die aus ihr entstandene kleinere mit hinübergewandert sind. Diese hätten sich somit längs des Rumpfes verschoben. Ähnlich läuft auch die Vorstellung HASWELL's (1883, S. 10) von der Entstehung der Plexus durch nachträgliches Kürzerwerden der Flossenbasis, ferner die damit übereinstimmende Erklärung DOHRN's, „daß die Ansaen und Plexus zustande kommen mußten, um die Nerven-elemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossen-

muskulatur gelangen zu lassen“ (1884, S. 189), und die auch von RABL vertretene „Ablösung der Flosse“ vom Rumpfe darauf hinaus, daß Verschiebungen in der Flossenbasis stattfinden. Für die von MOLLIER herangezogene „Konzentration“ giebt der Autor selbst zu, daß dieselbe mit solchen verknüpft sei (1892, S. 50), und auch WIEDERSHEIM stimmt einer Verschiebung bei (1892, S. 42).

Die Meinungen gehen jedoch sofort auseinander, wenn es sich darum handelt, zu sagen, was sich verschiebt. Auf diese Frage hat sich daher die Beweisführung auch bei der durch den Plexus omopterygialis posterior bezeugten Verschiebung zu konzentrieren.

Diejenigen Aeste der vordersten Spinalnerven und auch des letzten occipito-spinalen Nerven, welche die Muskulatur der Rumpfwand versorgen, sind bei *Ceratodus* zu außerordentlich dichten und eng verwobenen Nervengeflechten verbunden (Taf. IX, Fig. 1). Es sind an ihnen sowohl die Aeste der Intercostalnerven als auch diejenigen der Cervicalnerven beteiligt. Aber eine Grenze ist nicht erkennbar. Stellenweise sind die Geflechte so dicht, daß dicke Nervenknotten (Chiasmata) durch die große Zahl der sich an einem Punkt kreuzenden und umeinander schlingenden Nervenästchen gebildet werden (siehe auf der Figur zwischen Nerv c und 4). Von diesem Plexus wird auch der *Musc. coraco-cleido-hyoideus* versorgt. Derselbe dehnt, wie FÜRBRINGER angiebt (S. 478), seinen Ursprung caudalwärts hinter den Schultergürtel aus, besonders auf den Herzbeutel, der bei *Ceratodus* zum größten Teil metacoracoidal gelegen ist. Das muskulöse Diaphragma (*Musc. diaphragmaticus pericardii*), welches den Herzbeutel nach unten abschließt und welches bis zum zweiten Intercostalraum caudal sich erstreckt, wird gebildet aus einer Verschmelzung pro- und metazonaler Muskulatur, wie die Innervation durch den oben erwähnten Plexus erkennen läßt (Taf. IX, Fig. 1). Weiter lateral und ventral, am Schultergürtel selbst, ist die Grenze zwischen *M. rectus* und *M. coraco-cleido-hyoideus* dagegen noch erkennbar. Eingehender möchte ich die Rumpfmuskulatur in dieser Zone bei einer späteren Gelegenheit behandeln. So viel ist jedoch schon aus diesen Angaben zu entnehmen, daß bei *Ceratodus* die Verschmelzung meta- und prozonaler Elemente hinter dem Schultergürtel stattfindet, während bei Selachiern dieselbe, wenn überhaupt vorhanden (vergl. die Verbindung von Hautästen der metazonalen Intercostalnerven mit dem prozonalen Plexus S. 296) vor dem Schultergürtel liegt.

Diese Thatsache und das Vorhandensein aller Anzeichen für tiefgreifende Umbildungsprozesse und Umwälzungen der vorderen

Rumpfwand in der Umgebung des Schultergürtels (Plexusbildungen der Aeste des M. obl. int., Taf. IX, Fig. 1) bezeugen, daß die ganze Extremität eine Wanderung erlitten, daß also der Schultergürtel einst weiter caudal gelegen hat. Es bleibt zu untersuchen, von welcher Stelle diese Wanderung ausging, ob der Schultergürtel den ganzen vom Plexus omopterygialis posterior angezeigten Weg einst zurücklegte und ursprünglich im 10. oder 11. Metamer sich befand, oder ob nicht andere Verschiebungen mit denen des Schultergürtels sich kombiniert haben, welche wenigstens einen Teil jenes Plexus genetisch erklären¹⁾.

Die Embryologie zeigt uns die Brustflosse der Selachier bei ihrem ersten Entstehen in breiterem Verband mit dem Rumpf, als der ist, welchen sie im ausgebildeten Zustand besitzt. Die erwähnten Arbeiten von BALFOUR, DOHRN, RABL, WIEDERSHEIM und MOLLIER haben darin zu einem übereinstimmenden Resultat geführt. Die Deutung dieses breiten Verbandes als einer palinogenetischen Thatsache, in welcher diese Autoren gleichfalls, von unbedeutenden Meinungsdivergenzen abgesehen, einig sind, ist dagegen von GEGENBAUR (1895, S. 138) als nicht stichhaltig erklärt und durch eine andere ersetzt worden, welche in der frühen, ausgedehnten Verbindung eine Anpassung an bestimmte embryonale Entwicklungsvorgänge, einen cänogenetischen Prozeß erblickt. Es sollen die Muskelknospen der Myotome infolge ihrer ontogenetisch gleichzeitigen Ablösung und Einwanderung in die Flossenanlage eine breite Verbindung benötigen, welche phylogenetisch nie existierte, da die Umbildung der Flossenmuskulatur allmählich von Metamer zu Metamer fortschritt und nie mehrere Myotome gleichzeitig ergriff.

Aus dem embryologischen Befund wird von der einen Seite auf die einmalige größere Ausdehnung der Flossenbasis aller Bestandteile der Extremität, speciell des Skeletts und der Muskulatur, von der anderen Seite trotz dieses Befundes auf eine

1) Für die Schlussfolgerungen, die ich weiter oben aus der Lage der Arteria zonalis zu den Spinalnerven zu ziehen suchte, ist es nicht ohne Wichtigkeit, daß auch bei *Ceratodus* dieses Gefäß durch zwei Nerven vom Schultergürtel getrennt ist (z, a). Außerdem aber ist bemerkenswert, daß die Arterie auf der Strecke vom Ursprung aus der Aorta bis zum Rand des Schultergürtels bei *Ceratodus* nicht von vorn nach hinten, wie bei den Selachiern, sondern ein wenig von hinten (zwischen c und 4) nach vorn verläuft, auch darin die ursprünglich caudalere Lage der Extremität bezeugend (Fig. 1, Taf. IX).

größere Ausdehnung weder des Skelettes noch der Muskulatur geschlossen. Eine dritte Ansicht könnte in ihm den Ueberrest der ursprünglich größeren basalen Ausdehnung eines Bestandteiles der Extremität erblicken. Eine Entscheidung ist nur möglich nach Kenntnisnahme der metamerischen Struktur der Flossenmuskulatur und ihrer Beziehungen zum Gliedmaßenskelett. Eine detaillierte Schilderung würde den Rahmen dieser Arbeit weit überschreiten. Ich begnüge mich deshalb mit einer kurzen Mitteilung der hauptsächlichlichen Resultate meiner einschlägigen Untersuchungen.

Wie ich schon bei einer früheren Gelegenheit (1892, S. 22, 23) nachgewiesen habe, werden die einzelnen Bestandteile der Flossenmuskeln nicht nur von Aesten eines und desselben Spinalnerven versorgt. Diese Bestandteile, welche bei Squaliden in ihrer Lage ungefähr mit den Radien des Knorpelskelettes sich decken¹⁾ und welche deshalb *Musculi radiales* heißen mögen, sind vielmehr an ihrer Basis von mehr rostral, gegen ihr Ende hin von immer mehr caudal liegenden serialen Nerven versorgt. Es gilt eben für Selachier das allgemeine, insbesondere von FÜRBRINGER formulierte Gesetz, daß die Extremitätenmuskeln der Wirbeltiere polymetamer sind und ihre Zugehörigkeit zu den Metameren des Körpers in schräger Richtung von vorn-proximal nach hinten-distal sich erstreckt (1888, S. 980). Die *Musculi radiales* bei *Acanthias* werden von 3—4 aufeinander folgenden Metameren gebildet. Man kann dies im einzelnen von Fig. 2, Taf. XII, ablesen, in welcher ich die äußere (dermale) Fläche des Senkmuskels der *Acanthias*brustflosse mit den radialen Muskeln gezeichnet habe. Die ausgezogenen Konturen und die Buchstabenbezeichnung sind gerade so wie in Fig. 1 bei der Ansicht der inneren (chondralen) Fläche des Senkmuskels gewählt. Die punktierten Linien umgrenzen die metameren Bezirke, und die in sie eingetragene Ziffer giebt an, zu welchem Metamer jede Region gehört. Diese Linien sind so gewonnen, daß in die Originalzeichnung an jede Stelle, wo Nervenästchen in die Muskulatur eintreten, die betreffende seriale Nummer des Nerven gesetzt wurde. Gleichnumerierte Stellen wurden dann durch die punktierten Linien

1) Die Abweichungen sind aus Fig. 1, Taf. XII, ersichtlich, in welcher die Knorpelradien durch gestrichelte, die Muskeln durch ausgezogene Linien wiedergegeben und erstere mit lateinischen Ziffern, letztere mit griechischen Buchstaben bezeichnet sind.

umgeben. Die Ziffern waren so zahlreich, daß sie bei der Reproduktion nicht wiedergegeben werden konnten, ohne die Uebersichtlichkeit des Bildes zu gefährden. In Fig. 1, Taf. XII, sind dieselben jedoch beibehalten. Man erkennt in der wiederhergestellten metameren Struktur der Fig. 2 die ursprüngliche Anordnung der Muskulatur, welche bestand, ehe die Musculi radiales in Anpassung an die Knorpelradien der Flosse sich ausbildeten. In den jüngeren Teilen der Flosse, über dem lateralen Teil des Mesopterygiums, ist die den Radien entsprechende Anordnung schon erreicht. Je mehr man aber dem medialen (metapterygialen) Rand zuschreitet, der Achse des GEGENBAUR'schen Archipterygiums, um so mehr weicht die Richtung der metameren Muskelzonen vom Radienverlauf ab, um schließlich senkrecht (12. Metamer) oder in nach hinten offenem Winkel zu demselben (13. und 14. Metamer) zu verlaufen. An der inneren (chondralen) Fläche des Muskels (Fig. 1, Taf. XII) hat der direkte Verband mit dem Knorpel, welcher durch teilweise Ueberwanderung der Ursprünge der Musculi radiales auf denselben erzielt wird, die Umlagerung der Muskulatur fixiert, und die ursprünglicheren Verhältnisse der Außenfläche sind nicht so rein erhalten. Immerhin ergibt auch hier die Rekonstruktion der ursprünglichen metameren Bezirke im Vergleich mit der jetzigen Anordnung ein ähnliches Resultat. Dasselbe gilt für den ganzen distalen Teil der Flossenmuskulatur, da er enge Beziehungen zum Gliedmaßenskelett durch seine Ursprünge an demselben besitzt. Ich habe deshalb in Fig. 2 seine metamere Einteilung nicht eingezeichnet. Sie ist aus Fig. 1 erkennbar.

Es sind die Flossenmuskeln der Squaliden, nach diesem Befund bei *Acanthias* und ähnlichen bei *Hexanchus*, *Laemargus*, *Scymnus* und *Odontaspis* zu urteilen, durch eine Wanderung ihrer proximalen Teile von hinten nach vorn sekundär erst in Beziehungen zum Flossenskelett gelangt und haben in dem Maß, als sie immer mehr ihre Ursprünge auf dieses verlegten, die Lage und Richtung der Teile desselben, der Knorpelradien, angenommen. Für die außerordentlich intensiven Umlagerungs-, Verschmelzungs- und Trennungsprozesse, welche in der Muskulatur damit Hand in Hand gegangen sind, zeugen die äußerst dicht verwebten distalen Plexusverbindungen der sie versorgenden Rami pterygiales außerhalb (Taf. XIII, Fig. 3) und innerhalb der Muskulatur selbst, über welche ich bald an anderer Stelle ausführlich hoffe berichten zu können und die ich früher schon (1892, S. 22—25), zwar kurz und unvollständig, beschrieben habe.

Die Insertionen der Flossenmuskulatur haben die alte Unabhängigkeit vom Knorpelskelett am reinsten bewahrt. Auch hier bestätigt sich die so häufig geltende Regel der Konstanz der Insertion des Muskels gegenüber der Inkonzanz und Anpassungsfähigkeit des Ursprungs (vergl. FÜRBRINGER, 1888, S. 959). Denn wie bei der Beckenflosse schon v. DAVIDOFF nachgewiesen hat (1879, S. 457—458), sind auch bei der Brustflosse (Ausnahmen von nachweislich prospektivem Charakter abgerechnet) die Insertionen auf die Hornfäden, auf das Hautskelett, beschränkt. Der Knorpel dient im allgemeinen nur zum Ursprung der Muskulatur, nicht zur Insertion und hat eine ganz andere mechanische Stützfunktion, als das Extremitätenskelett höherer Wirbeltiere.

Die Brustflosse der Haie ist also in ihrer Basis „konzentriert“, d. h. ihre Muskulatur besaß einst Ursprünge, welche über den Ort, an welchem die Achselhöhle der jetzigen Squaliden liegt, hinaus nach hinten sich ausdehnten, in medio-lateralem oder schrägem Verlauf (von innen-hinten nach außen-vorn) zur Flosse sich begaben und zunächst nur an den Hornfäden der Flosse Insertionen besaßen.

Nichts wäre verfehler, als aus dieser primitiven Richtung der metameren Muskelfascikel auf eine gleiche der Knorpelradien zu schließen und in unserem Falle einen Weg der Schlußfolgerung zu beschreiten, wie ihn BOLK in einer Reihe von Arbeiten für die Rekonstruktion des Gliedmaßenskeletts des Menschen neuerdings betreten hat (Bestimmung der metameren Sklerozonen nach der Muskelinnervation, 1894, 1895)¹⁾. „Der wandernde Muskel ist omniserent“, dieser Satz FÜRBRINGER's (1888, S. 958), von ihm selbst und anderen Autoren durch eine Unzahl von Beispielen belegt, besagt, daß der Muskel „keine durch die einzelnen Skelettstücke gegebenen Grenzen“ respektiert. Ganz allgemein läßt also die Anordnung der Muskulatur auf diejenige des Skeletts nicht den geringsten Schluß zu. Bei der Brustflosse der Haie fände aber ein solcher Schluß noch seine specielle Widerlegung. Entwicklungsgeschichtlich legt sich, wie angegeben wird (RABL, 1893, S. 127; MOLLIER, 1897, S. 33), das Skelett von vornherein in solcher Lage zwischen den Muskelknospen der Myotome an, wie sie der ausgebildete Zustand besitzt, d. h. die Knorpelradien liegen

1) BOLK würde, wenn ich seine Ausführungen auf S. 397, 1895, richtig verstehe, selbst einer solchen Konsequenz seiner Auffassungen widerstreben.

zwischen dorsalen und ventralen Knospen¹⁾. Zu dieser Zeit sind aber die Knospen schon nicht mehr einheitliche Abkömmlinge eines einzigen Metamers (haploneur). Nach MOLLIER (1893, S. 28, Taf. III, IV, Fig. 13, 14, 15) tritt vielmehr in demselben Stadium (Torpedo), bei welchem die erste Anlage des Knorpelskelettes (Basipterygium) sichtbar wird und von Knorpelradien keine Spur gebildet ist, bereits die Umwandlung der Muskelknospen in polyneure Muskeln durch Verschmelzung und Austausch embryonaler Zellen ein. Selbst in der Ontogenese der hochstehenden Rochen wird die zeitliche Folge von Auflösung der primitiven und Neubildung kompliziert strukturierter Muskelverbände an die Beziehung zum Skelett geknüpft. Was in der Phylogenese ein notwendiger Kausalnexus war — Umwandlung der Muskulatur als Mittel zur Besitzergreifung der Knorpelradien — wird in der Ontogenese in derselben Reihenfolge wiederholt — Umwandlung der Muskelknospen und folgende Entstehung der Knorpelradien. Die Ontogenese ist *abgekürzt*, indem das Stadium der völligen Inkongruenz zwischen Muskulatur und Knorpelradien durch die verspätete Anlage letzterer und des Skeletts überhaupt, wie es scheint¹⁾, gänzlich übersprungen wird.

Die allmähliche, caudo-rostral fortschreitende Ablösung der Flossenbasis vom Rumpf, welche nur die Muskulatur, infolge der beschriebenen Aberration der Ursprünge derselben, nicht das Knorpelskelett betroffen hat, ist natürlich nichts Anderes als eine Verschiebung des hinteren Flossenrandes gegenüber der Rumpfwand, an welcher die Rami pterygiales sich beteiligen müssen, während die zugehörigen Intercostalnerven unberührt bleiben. Es fragt sich, ob nicht Spuren dieser Verschiebung an den betreffenden Nervenstämmen nachweisbar sind.

Ich will zunächst alle Nervenbefunde mitteilen, soweit ich sie nicht schon erwähnt habe (Plexus omoptyrgialis posterior), welche ganz allgemein für Verschiebungen am caudalen Rand der Brustflosse sprechen. Nachher wird es nötig sein, dieselben auf ihre Beweiskraft für die Richtung der Verschiebung (caudal oder cranial) und das Objekt derselben (ganze Extremität oder Teile derselben) zu sichten.

1) Ich halte in diesem Punkt weitere embryologische Untersuchungen für sehr notwendig, da, wie erwähnt und aus Fig 1, Taf. XII ersichtlich, im ausgebildeten Zustand die Uebereinstimmung der Lage zwischen Knorpelradien und Musc. radiales keineswegs eine vollkommene ist.

Besondere Beachtung erfordert in dieser Richtung der letzte Brustflossennerv bei den untersuchten Haien. Während der Hauptstamm desselben, der *R. intercostalis*, descendens von vorn-oben nach hinten-unten zwischen der derben Fascie und dem *M. obliquus int.* verläuft, biegt der *R. pteryg. comm.* bei allen Selachiern und bei *Chimaera* rostralwärts ab. Er tritt in die Bauchmuskulatur bei Rochen schon nach kurzem Verlauf, bei Squaliden manchmal erst in der Nähe des rostral folgenden *Ramus intercostalis*, bei *Chimaera* sogar mit Ueberkreuzung desselben zwischen ihm und dem zweitnächsten *R. intercost.* ein (Taf. X, Fig. 4).

Die Austrittsstelle aus der Bauchmuskulatur liegt verschieden weit hinter, caudal von der Brustflosse. Wenn ich die hintere Umschlagsstelle der Haut vom Rumpf zur Flosse wie bisher als Achselhöhle bezeichne, so ist z. B. bei sämtlichen Rochen und bei *Acanthias* die Austrittsöffnung des Muskelkanals noch innerhalb der Achselhöhle gelegen, bei *Hexanchus*, *Spinax*, *Laemargus* dicht hinter derselben, bei *Heptanchus* in ziemlicher, bei *Chimaera*, *Scymnus*, *Odontaspis* und *Rhina* (Taf. XII, Fig. 6) in beträchtlicher Entfernung, so daß der *Ramus pterygialis* des letzten und manchmal auch vorletzten Nerven eine Strecke lang unter der Haut verläuft, ehe er die Achselhöhle erreicht.

Bei *Spinax*embryonen habe ich das Lageverhältnis der Austrittsstelle des *R. pterygialis* aus der Bauchmuskulatur zur Brustflosse dadurch festzustellen gesucht, daß ich die Entfernung maß, in welcher sie hinter der Teilung des Nerven in *R. pteryg. sup.* und *inf.* liegt. Letztere, die „Nervengabel“ (WIEDERSHEIM), befindet sich unmittelbar am *Basipterygium*.

Ich wähle Nerv 9 und finde folgende Abstände:

Embryo b, r:	240 μ
„ d, l:	130 „
„ d, r:	70 „
„ e, r:	60 „

Diese ontogenetische Reihe läßt die Wahl offen zwischen einer mit zunehmendem Alter successiv fortschreitenden Verschiebung der Nervengabel nach hinten oder der Rumpfmyotome nach vorn.

Auch die Ausbildung des letzten Nerven unterliegt Schwankungen. Kurz habe ich schon auf S. 300 darauf hingewiesen.

Bei Squaliden sind mit Ausnahme von *Scymnus* immer *R. pteryg. sup.* und *inf.* vorhanden. Doch ist der *R. pteryg. communis* verschieden dick. Als sehr feines Aestchen fand ich ihn

bei Heptanchus, Hexanchus (bei Exemplar A war er nicht sicher bis zur Flosse zu verfolgen), Odontaspis und ebenso den R. inf. bei Scymnus; als stärkeren Ast, der aber immer dem nächst vorhergehenden an Dicke nachsteht, bei Spinax, Acanthias, Laemargus, Scymnus, Rhina und Chimaera.

Die Rochen stimmen zum Teil mit den letzterwähnten Squaliden überein. Nur Rhinobatus hat einen sehr feinen letzten R. pteryg., der ausschließlich dem R. sup. anderer Haie homodynam ist, da er nur den Hebemuskel der Flosse versorgt (Taf. XIV, Fig. 5). Bei Pristis ist der R. pteryg. inf. nur halb so dick als der R. pteryg. sup.; bei Raja fullonica besteht ein wohl entwickelter R. sup., der sich mit mehreren Aesten in den Muskel senkt, während der R. inf. durch ein sehr feines Nervenfädchen repräsentiert wird, welches sich dem R. inf. des vorhergehenden Nerven anschließt (Taf. XIV, Fig. 2); bei Raja vomer (Taf. XIII, Fig. 3) endlich fehlt der R. inf. des letzten Nerven, und nur der R. sup. ist vorhanden. Bei Myliobatis ist der letzte Nerv nur einem R. inf. homodynam (Taf. XVI, Fig. 6).

Direkte Verschiebungen in der serialen Zahl des letzten Brustflossennerven beobachtete ich beim Vergleich verschiedener ausgewachsener Individuen derselben Species nicht. Dagegen besitzen Acanthias und Spinax beim ersten, Heptanchus und Chimaera (Taf. X, Fig. 4) bei den zwei ersten interpterygialen Nerven Hautäste, welche im Niveau des letzten R. pteryg. comm. durch die Rumpfmuskulatur hindurchtreten und sich bis zur Bauchmittellinie unter der Haut verzweigen ganz so wie die Rr. cutanei der Rr. pteryg. der vorhergehenden Nerven. Bei Spinax entsendet dieser Nerv regelmäßig Aeste zum letzten Ramus cutaneus der Brustflosse, welche sich mit diesen verbinden und die Haut der Achselhöhle versorgen. Bei Spinax-Embryonen verschiedener Größe waren jedoch Schwankungen in der serialen Zahl des letzten Ramus pterygialis zu beobachten. Selbst das jüngste Stadium, von dem ich ausging, hatte sämtliche Muskelknospen abgeworfen, und die Urwirbel erstreckten sich mit ihrer ventralen Kante weit in den Bauchbereich unter die Basis der Flossenanlage hinab. Es traten in die Flossenanlage an hinterster Stelle ein:

bei Embryo a	Aeste vom 7., vielleicht auch 8. u. 9. Sp. N.
„ „ b, r ⁷ und l	„ „ 9. Sp. Nerv
„ „ d, r „ l	„ „ 9. „
„ „ e, r	„ „ 10. „
„ „ f, r „ l	„ „ 10. „

Bei Embryo a waren die Aeste von 8 und 9 so dünn, daß ich sie mit Sicherheit nicht verfolgen konnte. R. intercostalis 10 besitzt bei a, b und d einen zwischen den Myotomen medio-lateral durchtretenden Nervenast, gerade so wie alle vorhergehenden Nerven (den folgenden fehlt ein solcher), welcher wie bei diesen an der Außenseite des Myotoms bis an dessen unterste Kante verläuft. Er entspricht dem Ramus cutaneus des ausgebildeten Tieres. Während von diesem Ast bei älteren Embryonen ein sehr deutlicher R. pteryg. zur Flosse sich abzweigt, fehlt dieser bei den jüngeren. Im Niveau der Flossenbasis, welche kurz vor der Austrittsstelle dieses Nerven endet, liegt manchmal (ich sah es bei b, r und l) zwischen Myotom und Ektoderm im Mesoderm eine kleine Anhäufung größerer Zellen, welche sich auf dem Querschnitt radiär zu einer Rosette gruppieren. Ich halte sie für den Rest einer Extremitätenmuskelknospe (Abortivknospe, DOHRN). Der R. cutaneus 10 läuft dicht an derselben vorbei. Verbindungen desselben mit der Knospe waren nicht sichtbar.

Um die höchst wechselnden Befunde bei den letzten Flossenerven an erwachsenen und sich entwickelnden Tieren zu deuten, beginne ich mit den Ergebnissen der embryologischen Untersuchung, welche eine Verschiebung der Extremität nach hinten zu befürworten scheinen. Nerven, die bei jüngeren Embryonen hinter der Flossenanlage gelegen sind und anscheinend keine Aeste in sie entsenden, rücken später in die Flossenanlage hinein und weisen dann Aeste zu Flossenmuskeln auf (Nerv 10 bei Spinax). Daß dieser Vorgang allgemein verbreitet ist, kann man aus den Angaben der embryologischen Litteratur schließen. RABL zählt in der Acanthiasbrustflosse (in entsprechenden Stadien) 21 Muskelknospen (1892, S. 130); die Muskulatur der ausgebildeten Flosse (13 Nerven) läßt 26 Knospen erwarten. Es fehlen also in diesem Stadium noch Muskeln, die 5 Knospen entsprechen, d. h. ungefähr 2 Nerven. MOLLIER'S Angaben über Torpedo, Stadium C (1893, S. 48, 52) entnehme ich, daß 25 Nerven (3.—28.)¹⁾ die Brustflossenanlage versorgen. Beim ausgewachsenen Tier sind es 27 in meinem Exemplar (event. noch 2 mehr nach FÜRBRINGER'S Befunden), und der letzte omopterygiale s. brachiale Nerv ist der 30.

Diese Befunde wiegen aber nicht schwer für die Entscheidung vorliegender Fragen. Es ist kaum anzunehmen, daß die ursprüng-

1) Ich stütze mich bei dieser serialen Bezeichnung auf seine Angaben auf S. 152.

lich nach den Angaben der Autoren in cranio-caudaler Richtung weit ausgedehnte, nachher sich einengende und ablösende Flossenanlage zum zweiten Mal in der Ontogenie nach hinten sich verschiebt. Befunde am Schultergürtel derselben und älterer Embryonalstadien (Spinax) reden im Gegenteil mehr einer Vorwanderung das Wort. Ich glaube daher, die embryonalen Befunde, wenigstens bei Squaliden, auf eine Vorwanderung der Rumpfmyotome¹⁾ beziehen zu können, welche in der Reduktion der vordersten beiden im Kopfbereich liegenden (durch HOFFMANN auch für *Acanthias* nachgewiesen) ihre Erklärung finden dürfte. Dasselbe gilt von dem über die Nervengabeln Gesagten. Genauere, namentlich auch auf ältere Stadien ausgedehnte embryologische Untersuchungen werden hier noch manche Aufklärung bringen und die bisherigen Ergebnisse für unser Verständnis in besseren Einklang mit den Einrichtungen ausgewachsener Tiere setzen können. Auf *Torpedo* komme ich bei der Beckenflosse noch zu sprechen.

Die Befunde an ausgewachsenen Tieren sind anscheinend vieldeutig. Daß Hautäste von metapterygialen Nerven an die Flosse gehen (Spinax), braucht nicht als Kennzeichen retrograder Umbildung verstanden zu werden, wie ähnliche Bildungen höherer Wirbeltiere beweisen, z. B. der Nervus intercosto-humeralis des Menschen am Hinterrand der vorderen oder die Nn. ileo-hypogastricus, ileo-inguinalis etc. am Vorderrand der hinteren Extremität, welche alle nach der Richtung hin liegen, in welcher die Gliedmaße wandert.

Ganz allgemein läßt sich also ein Schluß auf die Richtung der Verschiebung aus ihrem Vorkommen nicht ziehen. Dasselbe gilt von dem rostral gerichteten Verlauf der Flossennerven an der Stelle, wo sie die Intercostalnerven verlassen, von der geringen Dicke der letzten Flossennerven und von der oft weit hinter der Achselhöhle befindlichen Durchtrittsstelle derselben durch die Bauchwand. Ganz ähnliche Verhältnisse haben wir am vorderen Rand der Brustflosse der Rochen kennen gelernt, an der Seite also, nach welcher die Umwandlung im Fortschreiten begriffen ist.

Trotzdem werden diese Befunde nicht unfruchtbar sein, wenn wir nur die Verwandtschaftsverhältnisse der Fische berücksichtigen

1) Vergl. dazu auch MOLLIER'S Ausführungen, die ich bereits (auf S. 282) erwähnte.

und den Vergleich nahe verwandter Formen zu Rate ziehen. Ich wähle die Spinaciden als die mir am genauesten bekannte Familie.

Bei *Spinax* wird die Muskulatur der Brustflosse von Aesten des 1.—10. Spinalnerven versorgt. Die Haut desselben (Achselhöhle) erhält noch Aeste des 11.

Bei *Centrina* verlaufen ebenfalls Aeste des 1.—10. Nerven zur Brustflossenmuskulatur. Aber dem 10. Ramus pterygialis sind noch Elemente des 11.—14. Metamers einverleibt, die sich als feiner Plexus intraabdominal ihm anschließen.

Bei *Scymnus* umfaßt der motorische Innervationsbezirk den 2.—12. Nerven. Ein minimales Aestchen vom 13. erreicht subcutan den Ramus inferior von Nerv 12 und versorgt mit ihm den Senkmuskel der Flosse.

Bei *Acanthias* besorgen Aeste des 3.—14. Spinalnerven die Innervation der Brustflossenmuskulatur.

Die Verschiebung ist eine ganz allmähliche und durch Uebergänge vermittelte. Eine Wanderung der ganzen Vordergliedmaße nach hinten kann nicht ihre Ursache sein. Denn der Schultergürtel von *Spinax* (und *Acanthias*) ist im Gegenteil cranial verschoben. Es könnte jedoch die rostrale Wanderung der ganzen Extremität durch eine caudale Vergrößerung nur der Brustflosse überkompensirt worden sein. Die Größenverhältnisse der Brustflosse bei den genannten Spinaciden widerlegen diese Meinung. Eine ungefähre Vorstellung der relativen Größe giebt die Anzahl der Radien und ihre Verteilung auf die Basalia der Flosse. Sie beträgt bei denselben Individuen, deren Innervation untersucht wurde:

Laterale Knorpelradien des	<i>Acanthias</i> (3.—14. Nerv)	<i>Centrina</i> (1.—10. [—14.] Nerv)	<i>Scymnus</i> (2.—12. [—13.] Nerv)	<i>Laemargus</i> (3.—12. Nerv)	<i>Spinax</i> (1.—10. Nerv)	<i>Spinax</i> (skelettirtes Exemplar)
Metapteryg.	12	9	—	9	9	6
Mesopteryg.	10	6	—	8	7	6
Propteryg.	0	0	—	0	0	1
Gesamtzahl	22	15	16 ¹⁾	17	16	13

1) Die 16 Radien sitzen am sogen. Metapterygium, das ich aber nicht für eine primäre Bildung zu halten geneigt bin (siehe S. 287).

Die medialen Radien blieben als rudimentäre und funktionell jedenfalls unwichtige Gebilde außer Betracht. Es beweisen die lateralen Radien und zwar für den vorliegenden Fall besonders die des Metapterygiums, daß mit der Verschiebung der Gliedmaße nach vorn zugleich eine Verkleinerung nicht nur der ganzen Brustflosse, sondern speciell auch ihres caudalen Teiles verbunden ist.

Die Umbildung im cranialen Innervationsbereich (bei *Acanthias* und *Laemargus* vom 3., bei *Scymnus* vom 2., bei *Centrina* und *Spinax* vom 1. Spinalnerven ein Aestchen) ist, da entsprechende Veränderungen der Flosse selbst fehlen, auf eine Verschiebung der ganzen Gliedmaße nach vorn zurückzuführen. Zur Erklärung der Abänderungen im hintersten metazonalen Gebiet könnte man denken an:

- 1) die craniale Verschiebung der ganzen Gliedmaße,
- 2) die gleich gerichtete Ursprungsaberration der Flossensmuskulatur (Ablösung der Flossenbasis am caudalen Rand),
- 3) partielle Einschmelzung des Knorpelskeletts und damit verbundenen Schwund von Bestandteilen der Flossensmuskulatur.

Der letzte Punkt erledigt sich durch den Vergleich der absoluten Anzahl der am Aufbau der Brustflossensmuskulatur beteiligten Metameren mit der Größe des Skelettes. Erstere beträgt bei *Centrina* 14, bei *Scymnus* 12, bei *Acanthias* 11, bei *Spinax* und *Laemargus* 10, ist also durchaus nicht kongruent der Verringerung der Radienzahl. Die Muskulatur der Brustflosse ist bei den schwächer entwickelten Gliedmaßen wohl weniger massig, doch erleiden die Metameren gleichmäßig eine Einbuße an Material. Nur wenn einzelne fast ganz oder ganz ausgeschaltet würden, könnten die Umbildungen im hinteren Innervationsbereich (*Plex. omoptyg. post. etc.*) mit der Verkleinerung der Flosse in genetischen Zusammenhang gebracht werden.

Die Ursprungsaberration der Muskulatur, welche die Besitzergreifung des Knorpelskelettes ermöglichte, ist in ihrer Einwirkung auf caudale Reduktionsvorgänge von dem Einfluß der cranialen Wanderung der ganzen Gliedmaße nicht sicher zu unterscheiden, solange nicht genaue Daten über die Verschiebungen der Ursprünge der Radialmuskeln gegenüber den Basalien der Flosse, namentlich auf Grund des Studiums ihrer Innervation, vorliegen. Hier fehlt mir zur Zeit noch ein genügendes, vergleichbares Material. Doch es ist für diese Momente eine mutmaßliche

Schätzung möglich. Wenn man sieht, daß bei *Centrina* und *Spinax* im Vergleich zu *Acanthias* die seriale Zahl der Hauptnervenstämme am caudalen Ende der Flosse fast in gleichem Tempo abnimmt (14.—10.), als sie am vorderen Ende zunimmt (3.—1.), und weiß, daß die Zunahme bei letzterem nur auf die Vorwanderung der Gliedmaße bezogen werden kann, so wird man auch den größten Teil der Verschiebung bei ersterer auf das Konto desselben Prozesses setzen und nur für einen geringen die Ursprungsaberration der Flossenmuskeln verantwortlich machen können. Ich halte deshalb den Plexus *omopterygialis posterior* der *Centrinabrustflosse* seiner verhältnismäßig großen Ausdehnung wegen (5 metamere Nerven) zum größeren Teil für einen Zeugen der Vorwanderung der Gliedmaße. Der subcutane Verlauf des letzten R. *pteryg.* bei *Scymnus* und der *postbrachiale Hautast* der Achselhöhle bei *Spinax* dagegen reichen zu wenig weit caudal, um nicht auch auf Muskelwanderungen bezogen werden zu können. Dasselbe gilt von der manchmal verminderten Stärke des letzten metazonalen Brustflossennerven, seiner unvollkommenen Ausbildung (*Scymnus*) und der regelmäßigen Ablösung desselben am rostralen Rand seines Mutternerven.

Bei *Ceratodus* war als eine Ursache der Bildung seines Plexus *omopterygialis posterior* die Vorwanderung der Vordergliedmaße nachgewiesen worden. Als eine zweite würde eine rostral gerichtete Ursprungsaberration der Muskulatur in Betracht kommen können, falls eine solche auch bei ihm stattgefunden hat. Der Nachweis durch die Untersuchung der Innervationsverhältnisse der Flosse selbst steht hier noch aus. Wahrscheinlich ist aber auch bei *Ceratodus* die Basis der Brustflosse einmal in breiterem Verband mit dem Rumpf gewesen als jetzt beim ausgebildeten Tier. Dafür spricht die noch erkennbare ursprüngliche Trennung der Plexus *omopterygialis anterior* und *posterior* vor ihrer jetzigen Verschmelzung, es spricht auch dafür das gelegentliche Vorkommen von Rudimenten am Basalglied der knorpeligen Stammreihe des Skelettes (GÜNTHER, 1872, v. DAVIDOFF, 1883, HOWES, 1887).

Einen großen Einfluß möchte ich jedoch ebensowenig hier wie bei *Centrina* den Muskelaberrationen bei der Entstehung des Plexus *omopterygialis post.* einräumen. Die rudimentären medialen Knorpelradien der Squaliden-Brustflossen sind für mich unwiderlegte Zeugen eines biserialen Vorläufers ihres Flossenskelettes. Hat bei ihnen der caudale Rand trotz der größeren Einbuße an Skelettmaterial, als sie bei *Ceratodus* sich findet, keine so beträchtlichen

Muskelverschiebungen erlitten, daß größere Plexusbildungen auf sie zurückgeführt werden könnten, so kann ich nicht einsehen, warum dies bei *Ceratodus* geschehen soll. Hält man den Plexus omopterygialis posterior des letzteren wie den von *Centrina* wesentlich für einen Zeugen der cranialen Verschiebung der ganzen Extremität, so folgt daraus, daß der Schultergürtel einmal im 8.—10. Metamer gelegen hat. Es mag daran erinnert werden, daß für *Chimaera* ebenfalls das 10. Metamer für die Lage desselben, aber auf ganz anderem Wege erviert wurde.

Es ist hier noch nicht der Ort, eine zusammenfassende Darstellung der Innervation der Vordergliedmaße und der Deutung der Befunde für die Verschiebung der ganzen Extremität und ihrer Teile zu geben. Aus dem folgenden Abschnitt, in welchem ich die Nerven der Beckenflosse behandle und in welchem ich die interpterygialen Nerven aus später zu entwickelnden Gründen aufnehme, werden sich auch für die ursprüngliche Lage der Brustflosse noch Momente gewinnen lassen, die zu einer Zusammenfassung der Resultate nicht entbehrlich sind.

II. Die Nerven der Bauchflosse.

Die Innervation der hinteren Gliedmaßen der Fische, insbesondere der Squaliden, Holocephalen, Ganoiden, Teleostier und des *Ceratodus*, hat eine eingehende Darstellung in den Arbeiten v. DAVIDOFF's gefunden. Ich beabsichtigte anfangs nur die Batoiden, über welche bei ausgewachsenen Tieren nur ältere Angaben von CUVIER, eine Abbildung bei SWAN und einige Zahlen von E. ZIMMERMANN (citiert bei MOLLIER, 1893, S. 73) vorliegen, diesem Material einzufügen, sah mich aber später veranlaßt, noch *Chimaera*, *Ceratodus* und die Squaliden nachzuuntersuchen, da die verbesserten optischen Hilfsmittel heutzutage gestatten, vollkommenere Resultate zu erhalten, als das früher mit den gebräuchlichen Lupen der Fall gewesen ist.

Die Beckenflosse wird wie die Brustflosse von Rr. pterygiales der Intercostalnerven versorgt, welche sich wie dort regelmäßig in einen R. pter. sup. für den Flossenheber und R. pter. inf. für den Antagonisten, den Senkmuskel, teilen.

Zum Unterschied von der Brustflosse besitzt die Beckenflosse manchmal prozonale Nerven neben dia- und metazonalen. Ich

behandle dieselben, wenn auch nicht streng getrennt, in besonderen Abschnitten. Dazu kommt noch ein Kapitel, welches die an der Flosseninnervation unbeteiligten Spinalnerven (interpterygiale Intercostalnerven) behandelt, mit welchem ich beginne.

1. Interpterygiale Intercostalnerven.

Der Zwischenraum, welcher bei Squaliden zwischen den beiden paarigen Flossen am Rumpf besteht, ist zwischen den Innervationsgebieten bei der in gleicher Größe nicht vorhanden. Dies nachgewiesen und gezeigt zu haben, daß das Ursprungsgebiet der Beckenflossennerven weit rostral gegen die Brustflossen hin sich mittelst eines, N. collector genannten Plexus erstreckt, ist das große Verdienst von v. DAVIDOFF und eines der bemerkenswertesten Resultate, welches die Litteratur über die paarigen Flossen der Fische seit den Arbeiten GEGENBAUR's aufzuweisen hat. Ich bezeichne den Raum zwischen den Innervationsgebieten der paarigen Flossen als Interpterygialzone und bemerke ausdrücklich, daß die Entfernung der Flossen voneinander mit demselben nicht übereinstimmt.

Der N. collector s. Plexus lumbalis (Pl. pelicopterygialis anterior) setzt sich wie bei der Vorderflosse aus Rami pterygiales zusammen, deren Ursprungsgebiet weiter rostral als die Flosse liegt. Die Flossennerven ändern deshalb den üblichen queren medio-lateralen oder descendenten Verlauf in einen longitudinalen, legen sich aneinander und verbinden sich zu einem gemeinsamen Längsstamm. Dieser liegt außen und seitlich von einer starken, unter der Innenfaszie des Bauchmuskels befindlichen Vene. Diese, die Vena parietalis (HOCHSTETTER; la veine latérale, ROBIN), entsteht hinter dem Beckengürtel, überquert denselben innen und läuft ungefähr in gleicher, mäßiger Entfernung von der Bauchmittellinie zum Coracoid, wo sie mit anderen Venen ihren Inhalt in die Vena subclavia s. zonalis und den CUVIER'schen Sinus entleert. Der Plexus lumbalis liegt also fast so nahe der Bauchmittellinie wie der Plexus brachialis sich der Wirbelsäule nähert.

v. DAVIDOFF giebt an, daß bei Acanthias der Collector am 31. Spinalnerven begänne. Es wären also zwischen Brust- und Bauchflosse 16 Metameren vorhanden, welche ohne Beziehung zu den Extremitäten ständen. M. FÜRBRINGER (1879, S. 350) berechnet sie zu 20; v. JHERING (1878, S. 57) hat ebenso viele bei Scyllium gefunden. Bei Heptanchus beziffern sie sich nach v. DAVIDOFF's Angaben für die Becken- und nach den meinigen für die Brustflosse auf 14.

Von den übrigen von jenem untersuchten Squaliden ist die caudale Ausdehnung des Innervationsgebietes der Brustflosse leider unbekannt, sodaß ich seine Angaben für den vorliegenden Zweck nicht verwenden kann. Bei Rochen hat SWAN, nach seiner Abbildung zu urteilen (1835, Taf. XI), einen Nerven zwischen letztem Brustflossen- und erstem Bauchflossennerven gefunden. MOLLIER findet bei *Torpedo ocellata* und E. ZIMMERMANN bei *Raja asterias* und *Trygon pastinacca* (beide bei MOLLIER, 1893, S. 73) keinen freien Nerven zwischen den zu der Brust- und Beckenflosse gehörigen. Bei *Chimaera* läßt v. DAVIDOFF Elemente vom 22. Nerven als vordersten Ast durch den Beckengürtel laufen, was einem Zwischenbezirk von 6 Nerven oder Metameren entspräche, und schließlich bei *Ceratodus* ist nach seinen Angaben wahrscheinlich der 19. Nerv derjenige, bis zu welchem die Regio interpterygialis zu rechnen ist, die sich danach auf 12 Metameren bezifferte. Bei Embryonen schließlich hat MOLLIER (1893, S. 72) gefunden, daß bei *Torpedo* kein Myomer an der Muskularisierung der Flossen unbeteiligt sei. In einem gewissen Stadium bilden beide Flossen eine zusammenhängende Falte (BALFOUR, DOHRN, RABL u. a.); diese schnürt sich später glatt zwischen zwei Myotomen durch. Die Muskelknospen des einen gehen zur Brust-, die des folgenden zur Beckenflosse. Für Squaliden hat DOHRN (1884, S. 170) bei *Pristiurus* und *Scyllium*, RABL (1893, S. 120) ebenfalls bei *Pristiurus* gefunden, daß in dem Bereich zwischen den beiden Flossenanlagen die Myotome ebenso gut Muskelknospen bilden wie die in die Flossenanlagen hinein reichenden Myotome: die DOHRN'schen Abortivknospen. Dieselben bestehen nur kurze Zeit und verschwinden dann spurlos. Aus ihrem Vorkommen schließt DOHRN (und RABL, WIEDERSHEIM und MOLLIER folgen ihm darin), daß bei Squaliden einst wie bei Rochen eine interpterygiale Zone nicht bestanden habe.

Ich beginne die Mitteilung meiner Befunde mit den Squaliden. Bei einem reifen Embryo von *Rhina* (32 cm Länge) fand ich von einer interpterygialen Zone nichts. Der 29. Nerv ist der letzte Brustflossennerv, der 35. sendet bereits Aeste durch den Beckengürtel zur Bauchflosse. Die fünf zwischen diesen liegenden Nerven (30.—34.) geben je einen Nervenast dort, wo der betreffende Intercostalnerv die Vena parietalis kreuzt, ab, welcher durch den M. obliquus hindurch nach außen tritt und einen Muskel versorgt, welcher *Rhina* eigentümlich ist (Taf. XII, Fig. 4 und 6). Er besteht aus zwei Teilen, einem oberen oder dorsalen und unteren oder ventralen. Der letztere ist eine direkte Fortsetzung des M. pteryg. inferior der Beckenflosse nach vorn. Seine Fasern entspringen von der den M. obliquus von außen deckenden dünnen Fascie etwa im ganzen hinteren Drittel des Zwischenflossenraumes im Niveau des Metapterygimus der Beckenflosse und eng mit den basio-radialen Fasern (v. DAVIDOFF) der Beckenmuskulatur im

Zusammenhang. Mit diesen inserieren die hintersten noch an den Radien des Propterygiums, die vorderen erreichen dieselben nicht mehr, heften sich vielmehr an die Haut in einer Linie an, welche den vorderen Flossenrand rostralwärts fortsetzt. An dieselbe Stelle der Haut setzen sich die caudal gelegenen Muskelfasern des oberen Muskels an, sodaß sie mit ihren Insertionszipfeln eng mit denen des unteren Muskels verschmolzen sind. Nach vorn setzt sich dieser Muskel jedoch weiter als der untere, fast bis an die Achselhöhle der vorderen Extremität fort. Schließlich besteht er nur noch aus einer mikroskopisch feinen Lage von Muskelfibrillen¹⁾. Am caudalen Ende ist der Zusammenhang mit dem M. sup. der Beckenflosse nur am Insertionsteil vorhanden und ebenso innig wie bei dem unteren Muskel. Der Ursprung ist dagegen ein wenig von dem des M. sup. getrennt. Auch der obere Muskel entspringt von der äußeren Bauchmuskelfascie und zwar in der Verlängerung der Ursprungslinie des Flossenhebers nach vorn. Der rostrale Teil des Muskels sieht aus wie ein rudimentärer Hautmuskel. (Taf. XII, Fig. 6.)

Der obere Muskel ist eine rostrale Fortsetzung des M. pteryg. sup., der untere eine ebensolche des M. pteryg. inf. der Beckenflosse. Ich bezeichne den ersteren kurz mit Portio anterior superior, den letzteren mit Portio anterior inferior. Die Portio ant. sup. wird innerviert durch Aeste von Nerv 28, 29, 30, 31, 32, 33, die Portio ant. inf. durch Aeste von Nerv 31 (?), 32, 33 (Taf. XII, Fig. 6). Nerv 34 tritt mit seinem R. sup. und inf. schon in den hinteren Hauptteil der Hebe- und Senkmuskeln ein und bezeugt durch die Verbindungen mit den Aesten von 33 innerhalb der Muskulatur die primäre Zusammengehörigkeit der vorderen und hinteren Abteilung der letzteren, die beim M. pteryg. inf. unverändert erhalten ist, beim oberen Muskel eine geringe sekundäre Aberration des Ursprungs eines der beiden Teile oder beider erlitten hat.

DOHRN schloß einst (1884, S. 170) auf Grund der von ihm gefundenen abortiven Muskelknospen bei jüngeren Pristiurus-embryonen, daß bei den Squaliden in früherer phylogenetischer Zeit sämtliche Spinalnerven an der Innervation der paarigen Flossen beteiligt gewesen seien, daß somit die Haie, gerade so wie die Rochen noch jetzt, einstmals große zusammenhängende

1) Nur durch mikroskopische Untersuchung gelang es mir, die muskulöse Natur der durchsichtigen feinen Fibrillen zu sichern.

oder sich doch berührende paarige Flossen besaßen, welche erst in späterer Reduktion sich voneinander trennten und entfernten und zur jetzigen schmalen Flossenform verkleinerten. Aehnliche Anschauungen vertreten andere Forscher nach ihm.

In dem untersuchten älteren Rhina-Embryo liegt nun ein Tier vor, bei welchem nicht abortierte, sondern ausgebildete Muskелеlemente und entwickelte Nervenfasern aus sämtlichen spinalen Metameren des Rumpfes zu den paarigen Flossen in mittelbarer und unmittelbarer Beziehung stehen, welches somit thatsächlich noch erhalten zeigt, was die ontogenetische Untersuchung der jüngeren Haiembryonen nur erschließen ließ, und daher ein in hervorragendem Maß geeignetes Objekt bildet, um die von DOHRN und seinen Nachfolgern gezogenen weiteren Schlüsse auf ihre Berechtigung zu prüfen.

Zunächst ergibt sich, daß die Muskulatur der Beckenflosse ausschließlich bei Rhina den Ausfall von Muskulatur zu tragen haben würde, wenn wir aus dem Zwischenflossenraum uns alle Muskeln wie bei anderen Squaliden verschwunden denken durch Fortsetzung der Reduktion, welche offenbar jetzt schon im vorderen Bereich der Portio ant. sup. platz greift (Verlust der Insertion am Flossenskelett, Reduktion auf kaum sichtbare Fibrillen) und welche bei der Portio ant. inf. im Vergleich mit jener weiter fortgeschritten ist. Wie aber schon v. DAVIDOFF nachwies und weiter unten ausführlich auseinandergesetzt werden soll, sind bei der Beckenflosse derartige Verluste am cranialen Rand nicht durch Reduktionen einer einst größeren Flosse, sondern durch Wanderungen der in ihrer Größe nicht wesentlich veränderten Gliedmaße bedingt. Ferner beweist die Innervation des rostralen Teiles der Portio sup. ant. durch feine Aeste vom Nerv 28 und 29, welche mit starken Aesten die Brustflosse versorgen, daß einst die Beckenflossenmuskulatur sogar in den Bereich der jetzigen Brustflosse hineinragte, und die rudimentäre Struktur gerade des vordersten Teiles macht es wahrscheinlich, daß sie noch weiter rostral sich erstreckt hat, als der Nervenbefund schließen läßt. Daraus ergibt sich, daß die Beteiligung sämtlicher Spinalnerven an der Flosseninnervation bei Rhina sekundär erworben ist. Um hierüber volle Klarheit zu verbreiten, ist jedoch der Vergleich mit anderen Squaliden und namentlich mit den Rochen heranzuziehen.

Die übrigen Squaliden, welche ich untersuchte, besitzen eine Reihe von Intercostalnerven zwischen beiden Gliedmaßen, welche an der Innervation letzterer unbeteiligt sind. Dieselben verteilen sich folgendermaßen:

Scymnus	14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22.
Heptanchus	20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28.
Acanthias	15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24.
Prionodon	16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26.
Spinax	11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23.
Centrina	15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27.
Odontaspis	22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37.
Chlamydo- selachus	16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23. 24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34.
Zygaena	24. 25. 26. 27. 28. 29. 30. 31. 32. 33. 34. 35. 36. 37. 38. 39. 40. 41. 42. 43. 44. 45. 46.
	1. 2. 3. 4. 5. 6. 7. 8. 9. 10. 11. 12. 13. 14. 15. 16. 17. 18. 19. 20. 21. 22. 23.

Nicht immer ist es leicht festzustellen, wo die hintere Grenze der Regio interpterygialis liegt, d. h. welcher Nerv der erste Bauchflossennerv wirklich ist. Selbstverständlich muß dazu der Nachweis des Eintrittes von Fasern desselben in die Muskulatur der Flosse selbst geliefert werden. Es verursachte aber manchmal bei den vordersten Nerven Schwierigkeiten, den Plexus lumbalis aufzulösen. Bei Heptanchus sendet der 31. Intercostalnerv sicher noch Aeste in die Beckenflosse (Taf. XI, Fig. 1. u. 2). Vom 30. tritt ein dünnes Aestchen (*a*) in den Plexus ein, und aus dem Vergleich mit den Rr. pterygiales der folgenden Nerven ist es höchst wahrscheinlich an der Innervation der Flosse beteiligt. Zwei Nervenfädchen feinsten Art (*b*) sind weniger sicher und ebenso ein einziges (*c*), welches von 29 in den Plexus hineingeht (Fig. 2). Beim Entwirren des lang sich hinziehenden Collectors war es nicht möglich, diese letztgenannten feinsten Nerven-elemente isoliert zu erhalten. Die vorhergehenden Nerven, der 28., 27., 26. u. s. f., bilden mit ihren Aesten an der Außenseite der Vena parietalis einen dichten Plexus, welcher bis zum Coracoid sich erstreckt. Derselbe enthält aber keine durchgehenden Nerven, die caudal zum Plexus lumbalis verlaufen, und besitzt infolgedessen, wenn auch selten, Unterbrechungen (zwischen Nerv 24 und 25 z. B., Fig. 1, Taf. XI). Es verschmelzen in ihm nur Nervenäste miteinander, welche den Musc. obliquus versorgen. Er ist eine Teilerscheinung der hochgradigen Umbildungsprozesse, welche die metamere Struktur dieses Muskels völlig aufgehoben haben (vergl. S. 293). Es ist aber daran zu denken, ob nicht die besonders dichte Anhäufung der Nervenverbindungen neben der Vena parietalis, welche eine kontinuierliche Fortsetzung des Plexus lumbalis bildet, auf ursprüngliche, aber jetzt verloren gegangene Beziehungen zu jenem hindeutet. Man kann überall bei den Collectoren der Fische beobachten, daß andere Muskeläste der beteiligten Spinalnerven, welche mit der Flosse gar nichts zu thun haben, sich ihnen auf

eine Strecke anschließen (accessorische Aeste), in derselben oder entgegengesetzter Richtung wie die eigentlichen Plexuselemente, die Flossennerven, verlaufen und dann zu ihrem Endgebiet, diesem oder jenem Interseptalmuskel des Rumpfes, abschwenken. Auf den Abbildungen der mit dem Messer aufgelösten Plexus habe ich diese Aeste meistens weggelassen, nur in Fig. 4, Taf. XV (Pristis), Taf. X, Fig. 2 (Ceratodus) sind einige gezeichnet. Präpariert man einen solchen Plexus und betrachtet ihn, bevor man die Isolation der einzelnen Elemente begonnen hat, so ist es oft unmöglich zu sagen, wie weit die Innervationssphäre der Gliedmaße sich erstreckt (z. B. Taf. X, Fig. 1). Bei den dem Beckengürtel am nächsten liegenden Nerven geht es noch an; denn ihnen gegenüber treten die accessorischen Nerven Elemente des Plexus an Dicke zurück. Je weiter man aber rostral fortschreitet, um so dünner werden die Flossennerven. Da die accessorischen Aeste dieselbe Dicke behalten, so ändert sich das relative Verhältnis zwischen beiden Komponenten dergestalt, daß schließlich zwischen zahlreichen und starken accessorischen Nervenästchen nur mit großer Geduld die feinen Fädchen herauszuschälen sind, welche noch zur Extremität verlaufen. Ich habe, um dies zu veranschaulichen, von Heptanchus in Fig. 1 und 2, Taf. X, den unaufgelösten Plexus und die betreffende Stelle im aufgelösten Zustand nebeneinander abgebildet. Ast *c* z. B. ist mikroskopisch fein und setzt sich aus nur zwei Primitivfasern zusammen.

Wenn dann schließlich weiter cranial auch jede Spur von Nervenfasern verschwindet, welche zur Flosse durchzuverfolgen sind, trotzdem aber bei Notidaniden (Heptanchus) der Plexus sich weiter fortsetzt bis zum Coracoid, so muß man daraus folgern, daß entweder der Plexus überhaupt aus anderen Ursachen zustande gekommen ist, oder daß in ihm auch weiter vorn einst Beckenflossennerven enthalten waren, die aber verschwunden sind. Die accessorischen Nerven würden im letzteren Fall eine Lage, die sie im Anschluß an die Beckenflossennerven erworben haben, noch beibehalten, nachdem das ursächliche Bindeglied längst verschwunden ist.

Bei den übrigen Squaliden ist die Plexusbildung nur da konstant und regelmäßig ausgebildet, wo pterygiale Aeste in derselben eingeschlossen sind. Es ist z. B. bei den Spinaciden, bei Prionodon und Odontaspis deutlich eine vordere Grenze erkennbar, und diese fällt mit dem ersten Flossennerven zusammen. Es finden sich zwar Ansaen auch weiter vorn neben der Parietalvene, aber

sie sind lange nicht so regelmäßig wie bei *Heptanchus*. Bei letzterem selbst kommen aber auch hin und wieder Unterbrechungen des Plexusverbandes, wie bereits erwähnt, vor (Taf. X, Fig. 1 zwischen 24 und 25).

Danach kann es nicht zweifelhaft sein, daß das pterygiale Element das konstantere ist und vor dem accessorischen für die Erklärung der Genese des Plexus den Vorzug hat. Ich sehe daher bei den auch sonst tief stehenden Notidaniden (auch bei *Hexanchus* fand ich den vordersten Teil des Plexus, vom 19. Nerven ab cranialwärts) in ihm einen Hinweis auf eine einst noch weiter rostral ausgedehnte Beziehung der Hinterflosse, als dies die noch erhaltenen vordersten Nerven derselben bezeugen. Dadurch schrumpft der Interpterygialraum noch weiter zusammen. Doch ist die Bestimmung zu unsicher, wie weit einst die Beckenflosse in denjenigen Bereich ihre Beziehungen erstreckt habe, welchen jetzt die Brustflosse beherrscht. Denn es wäre möglich, daß die Brustflosse den vordersten (metacoracoidalen) Teil des Plexus früher ähnlich zustande kommen ließ wie den hinteren die Beckenflosse; jedenfalls nähert sich der Befund bei Notidaniden demjenigen bei *Rhina* und wirft weiteres Licht auf die Entstehung des breiten Interpterygialraumes vieler Squaliden.

Unter den Rochen fand ich nur bei *Pristis* von beiden Flossen unabhängige Nerven; alle übrigen Familien lassen sämtliche Intercostalnerven an der Flosseninnervation teilnehmen. *Pristis* ist auch der einzige Roche, bei dem ich einen Plexus lumbalis fand. Er beginnt mit einem Ast des 35. Nerven, nicht weit von der Achselhöhle der Vordergliedmaße entfernt, und liegt ebenfalls lateral neben der Vena parietalis. Drei Nerven füllen den Interpterygialbezirk, der 32., 33. und 34., bei denen weder Aeste zur Brust- noch Beckenflosse wahrnehmbar waren (Taf. XV, Fig. 2).

In den Fällen, wo der letzte Brustflossennerv vollständig ist (*Torpedo*, *Raja clavata*, *Trygon*) oder nur aus dem Ramus pterygialis inf. (*Myliobatis*) besteht, ist der erste Beckenflossennerv, also der folgende Spinalnerv, mit beiden Aesten, dem für den Hebe- und Senkmuskel bestimmten, versehen. Es fehlt entweder nichts oder nur eine Hälfte des Ramus pteryg. comm. eines Spinalnerven, um die gleichmäßige Versorgung der Flossen durch alle Spinalnerven des Rumpfes vollständig zu machen.

Bei *Raja vomer* und *Raja fullonica* ist dagegen je ein Nerv beiden Flossen gemeinsam. Derselbe sendet bei *R. vomer* einen Ast zum M. pteryg. sup. (Taf. XIII, Fig. 3, Nerv 47), bei

Raja fullonica zwei Aestchen zum M. pter. inf. der Beckenflosse (Taf. XIV, Fig. 2, Nerv *B*, *c* und *d*). Bei letzterem Tier erhalten beide Muskeln der Brustflosse Aeste von demselben Nerven, bei *Raja vomer* besitzt nur der Hebemuskel einen solchen.

Bei *Rhinobatus* dagegen ist nicht nur der letzte Brustflossennerv unvollständig, sondern auch der erste Beckenflossennerv. Dem ersteren fehlt der Ramus inferior (33. Nerv), dem letzteren der Ramus superior (34. Nerv) (Taf. XIV, Fig. 5).

Fand sich also durch den Vergleich eines größeren Materials bei Squaliden der Interpterygialraum nicht als konstante Erscheinung, so ist andererseits bei Rochen das völlige Fehlen desselben auch nicht konstant, wie vielfach angenommen wird (MOLLIER, 1893, S. 73).

Bei Holocephalen ist eine deutliche, aber kleine Interpterygialzone vorhanden. Bei *Chimaera* sind drei Nerven weder an Brust- noch Beckenflosse beteiligt, der 16., 17. und 18. Bei diesen Nerven nimmt die Ueberkreuzung der Aeste des einen mit solchen des andern, wie sie schon beim letzten Brustflossennerven (siehe oben S. 312) besteht, immer mehr zu. Nerv 16 und 17 besitzen Hautäste, ähnlich den Rami cutanei der *R. pteryg. communes*. Diese laufen immer über die Intercostalnerven von 15 und 16 hinweg nach vorn und senken sich rostral von ihnen in die Muskulatur (Taf. X, Fig. 4). Bei Nerv 17 und 18 ist dagegen der rostrale Ast des einen mit dem caudalen des anderen zu einem einheitlichen Stamm verschmolzen, und dies wiederholt sich bei allen folgenden Spinalnerven des Rumpfes. Ich komme darauf zurück. Die beiden verschiedenwertigen serialen Bestandteile eines solchen Nervenstammes sind immer locker verbunden und daher leicht zu isolieren. Es ergibt sich, daß der erste Nerv zur Beckenflosse vom 19. Segment stammt, also vom rostralen Anteil des scheinbar einheitlichen Nervenstammes *A*.

Bei *Ceratodus* wird der Zwischenflossenbezirk von 8 Metameren gebildet. Nerv 12—19 besitzen keine Rami pterygiales (Taf. X, Fig. 1).

Die Entstehung der Interpterygialzone ist, wie diese Befunde beweisen, eine Folge von Verschiebungen der Beckenflosse, deren specielle Natur vorläufig unerörtert bleiben mag. Unter den Squaliden ist bei *Rhina* der Reduktionsprozeß noch im Flusse (Portio anterior des M. pteryg. sup. und inf.) und die Zugehörigkeit der zum völligen Schwund bestimmten, weil jetzt schon funktionslosen und in ihrem Bau rudimentären, Muskelfasern zur

Beckenflosse direkt nachweisbar. Für die übrigen Squaliden mit ausgebildetem und oft großem interpterygialen Raum liefern die Notidaniden den Beweis, daß auch hier einst Beziehungen der Beckenflosse zu Metameren bestanden haben müssen, welche jetzt keine der Flossen versorgen oder sogar am Aufbau der Brustflosse beteiligt sind. Bei Holocephalen und Dipnoern bietet der Anfangsteil des Plexus lumbalis in derselben Richtung Anhaltspunkte, auf die ich im nächsten Kapitel näher eingehen will. Der genetische Zusammenhang der Interpterygialzone mit dem Nervenbereich der Beckenflosse bestimmte mich, dieselbe in diesem Abschnitt zu behandeln.

Diejenigen Forscher, welche die paarigen Flossen aus einer ursprünglich einheitlichen Seitenfalte ableiten, stellen sich vor, daß diese Falte zunächst an einer Stelle eingeschnürt wird, wie dies in der Ontogenese von *Torpedo* zu beobachten ist. MOLLIER formuliert diese Ansicht in den Worten: „ich gehe wohl mit der Behauptung nicht zu weit, daß wir in den frühen Embryonalstadien der paarigen Flossen von *Torpedo* die primitivste embryologisch bekannte Form der Wirbeltierextremitäten vor uns haben“ (1893, S. 73).

Der Zwischenflossenraum d. h. der ganze freie Zwischenraum zwischen den paarigen Gliedmaßen soll dann von dieser primären Spaltung aus teils durch Verkürzung der Basis der beiden Teile der Seitenfalte (SMITH WOODWARD, 1892, S. 36), teils durch Schwund einer Partie derselben zustande kommen (MOLLIER, 1893, S. 122, 127 und 128).

Diese Auffassung stempelt die unmittelbar aneinandergedrängte Lage der Rochenflossen zum primitiven, die weit auseinandergerückte der Squaliden-Gliedmaßen zum sekundären Zustand und stützt sich dabei auch auf andere angeblich primitive Merkmale der Rochen, (RABL, 1893, S. 136), von denen HOWES (1890, S. 68) die Struktur des Prosencephalon nach EDINGER und eigene Befunde am dorsalen Mesenterium citiert. Unsere Kenntnisse des Gehirns sind für die Phylogenie desselben noch so wenig verwertbar, und die Eingeweide sind wegen ihres primordialen Auftretens, ihrer großen Anpassungsfähigkeit und Veränderlichkeit so wenig brauchbare Zeugen der Vorgeschichte der Organismen, daß diese Gründe völlig verschwinden gegenüber der großen Zahl derer, welche der Vergleich des Skeletts, der Muskulatur, des peripheren Nervensystems ergeben, und denen, welche die Paläontologie liefert. Alle diese stellen bei Rochen die höher differenzierten Formzustände als

bei Squaliden fest (vergl. die Arbeiten von GEGENBAUR, FÜRBRINGER, VETTER, TIESING; JÄKEL u. a. m.).

Es läßt sich im vorliegenden Fall auch direkt nachweisen, daß der Zwischenflossenraum unmöglich von einem Zustande ähnlich dem der Rochen ableitbar ist. Denn er ist, wie ich selbst an demjenigen Teil desselben, welcher keine nervösen Beziehungen zur Beckenflosse unterhält, der Interpterygialzone, zeigte, einst von der Beckenflosse eingenommen gewesen. Wäre letztere durch die Spaltung eines einheitlichen horizontalen Flossensaumes entstanden und durch Verkürzung des vorderen Teiles zur jetzigen Form zusammengeschrumpft, so wäre diese Spaltungsstelle bei Squaliden viel weiter vorn zu suchen, als sie bei Rochen liegt und in der Ontogenese beobachtet wird. Bei *Torpedo* liegt dieselbe nach MOLLIER zwischen 28. und 29. Metamer (MOLLIER, 1893, S. 48)¹⁾. Da bei *Rhina* jetzt noch das 28. Metamer, bei *Heptanchus* das 29. einen Nerv zur Muskulatur der Beckenflosse sendet, so liegt also der ganze Interpterygialraum vor der Trennungsstelle der BALFOUR'schen Ektodermleiste bei Rochen, und da er zur Beckenflosse gehört, würde bei Squaliden, falls es dort eine kontinuierliche Ektodermleiste gäbe, was bekanntlich nicht der Fall ist, deren Spaltung an seinem vorderen (rostralen) Ende oder weiter rostral eintreten. Es würde dies laut Liste S. 324 bei *Spinax* z. B. ins 11. Metamer, also zu Differenzen von ungefähr 17 Metameren gegenüber *Torpedo* führen. Man muß umgekehrt aus solchen Befunden schließen, daß auch bei Rochen einst ähnliche Verhältnisse wie bei Squaliden herrschten, und daß auch dort die Beckenflosse aus mehr rostral in mehr caudal gelegene Rumpfgebiete verschoben ist. Dafür lassen sich weitere Argumente aus dem Vergleiche der interpterygialen Nerven herleiten.

Durch die Untersuchungen von STANNIUS (1849, S. 125) und v. JHERING (1878, S. 55, 58) kennen wir die metamerischen Umbildungen, welche die Flossennerven bei denjenigen Knochenfischen erfahren, deren Bauchflosse die Lage unweit des Afters aufgiebt und in den Bereich der Brustflosse oder sogar bis zur Kehlgegend nach vorn wandert. Selbst v. JHERING, welcher bekanntlich die verschiedene metamere Stellung der Gliedmaßen durch Inter- und Exkationen, d. h. Vermehrung oder Verminderung der Segmente des Körpers innerhalb seiner Kontinuität, zu erklären versuchte, giebt hier eine Verschiebung der

1) Siehe Anm. S. 332.

Hintergliedmaße zu. Bei vielen Knochenfischen liegt eine größere Anzahl interpterygialer Nerven zwischen den Flossen (bei vielen Physostomen, z. B. *Esox lucius* 16, v. JHERING), bei anderen nur wenige (z. B. *Cyprinus tinca* 3, v. JHERING). Bei den meisten untersuchten Brust- und Kehlflössern stößt das Innervationsgebiet von Brust- und Bauchflosse direkt aneinander. Meist sendet der 3. Spinalnerv noch einen Ast zur Brustflosse, der 4. Spinalnerv verläuft bereits zur Beckenflosse. Bei *Lepidoleprus* (STANNIUS, S. 125) und *Uranoscopus* (JHERING, S. 58) versorgt der 3. Spinalnerv mit einem Ast die Brust-, mit einem anderen die Bauchflosse¹⁾.

Ganz analoge Verhältnisse begegnen uns in der Interpterygialzone der Haie. Bei den meisten Squaliden haben wir eine größere Zahl an der Flossenversorgung unbeteiligter Nerven (Liste S. 324); bei vielen Rochen stoßen die Innervationsgebiete aneinander, indem ein Aestchen eines Nerven noch gewisse Muskeln der Brustflosse, ein Aestchen des folgenden bereits gewisse Muskeln der Beckenflosse versorgt (*Rhinobatus*) oder — eine stärkere Annäherung — indem die Versorgung der Beckenflosse seitens des letzteren Nerven sowohl Hebe- als auch Senkmuskeln derselben betrifft (*Myliobatis*), schließlich — das Maximum der bloßen Annäherung — indem sowohl Hebe- als Senkmuskel der Brustflosse Aeste von einem Nerven als auch Hebe- und Senkmuskel der Beckenflosse Aeste vom nächstfolgenden Nerven bezieht (*Torpedo*, *Raja clavata*, *Trygon*). Schließlich tritt auch hier eine Ueberkreuzung der Innervationsgebiete ein. Denn bei den Rochen versorgt manchmal ein und derselbe Spinalnerv sowohl Brust- als auch Beckenflosse (*Raja vomer* und *fullonica*), unter den Squaliden kommt es sogar vor, daß zwei Spinalnerven je einen starken Ast zur Brustflosse entsenden, je einen schwachen zur Muskulatur der Beckenflosse (*Rhina*).

Die Analogie ist eine so vollständige, daß man aus dem Nervenbefund wie bei Knochenfischen so auch bei Haien auf eine sekundäre Entstehung des Verlustes des Zwischenflossenraumes, der unmittelbaren Aneinanderlagerung der Innervationsgebiete beider Flossen und gar der Ueberkreuzung im Grenzgebiet schließen kann. Der Verschiebungsprozeß, der sie bedingte, ist jedoch bei Knorpelfischen in der Richtung direkt entgegengesetzt dem-

1) M. FÜRBRINGER hat diese Befunde der beiden Autoren bereits zusammengestellt (1879, S. 351).

jenigen bei Knochenfischen. Hier wandert die Bauchflosse nach vorn und nähert sich oder überschreitet die Lage der Brustflosse und bedingt dadurch schließlich die Verschmelzung der Innervationszonen beider (*Lepidoleprus*, *Uranoscopus*); dort wandert die Brustflosse in caudaler Richtung und schiebt sich über die Beckenflosse teilweise hin, eine Lage, die man bei vielen Rochen beobachten kann, oder erreicht Gebiete, in welchen noch rudimentäre Muskeln der letzteren liegen, ebenfalls mit der Ueberkreuzung der Nervenbezirke im Gefolge (*Raja* und *Rhina*).

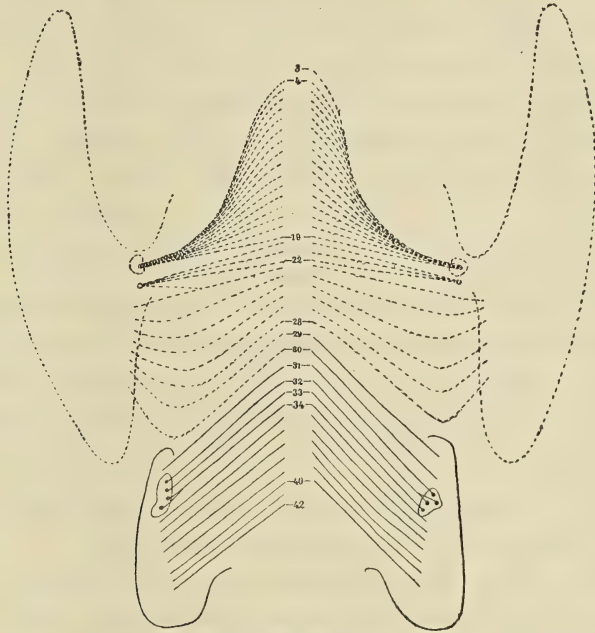


Fig. 1. Linke Seite: ausgewachsenes Tier; rechte Seite: Embryo.

Für Squaliden kann diese Richtung durch den Nachweis der Reduktionsprozesse im Interpterygialraum als erwiesen gelten (*Rhina*, *Heptanchus*, *Hexanchus*)¹⁾. Bei Rochen geht sie aus folgendem hervor.

MOLLIER hat bei einem *Torpedo*-Embryo, dessen Flossenskelett die definitive Form erreicht und fast völlig die Gliederung in die einzelnen Basalia und den Schultergürtel vollzogen hatte (Stadium C, S. 48 u. Taf. V/VI, Fig. 19, 20, 26), genau die seriale

1) Bei Notidaniden führen, wie erwähnt, die Plexusbildungen, die sich auf Verschiebungen der Beckenflosse beziehen lassen, ins Brustflossengebiet hinein.

Zahl der Brust- und Beckenflossennerven bestimmt und besonders derjenigen, welche durch Brust- oder Beckengürtel Aeste entsenden. Ich reproduziere seine Abbildung (S. 48) in der rechten Seite meiner Textfigur 1, nur mit der Abänderung, daß die Brustflosse und ihre Nerven durch punktierte Linien gegen die mit ausgezogenen Konturen wiedergegebene Beckenflosse samt deren Nerven hervorgehoben sind¹⁾. In der linken Seite derselben Figur ist mein Befund an einem ausgewachsenen Exemplar derselben Species in derselben schematischen Weise dargestellt. Vergleicht man letzteren mit dem embryonalen Status, so findet man durch den Hauptkanal des Schultergürtels beiderseits den 19. Nerven den letzten Ast entsenden; die accessorischen Kanäle (in schematischer Weise sind sie beim ausgewachsenen Tier auch durch ein Loch ersetzt, s. übrigens Abbild. 6, Taf. XV) umfassen beim ausgewachsenen Zitterrochen noch einen Ast vom 23., beim Embryo nur noch solche vom 22. Spinalnerven; bei ersterem stammt der letzte Brustflossennerv vom 30. Segment, bei letzterem vom 28. Entsprechend ist links der 1. Beckenflossennerv ein Ast des 31. Spinalnerven, rechts ein solcher des 29. Der erste diazonale Nerv des Beckengürtels gehört beim ausgewachsenen Tier zum 32. Metamer, beim Embryo zum 31., der letzte bei ersterem zum 34., bei letzterem zum 33. Je ein Ast verläuft bei beiden durch einen Kanal resp. eine Rinne des Processus iliacus des Beckenknochens, auf der linken Seite ein Ast des 34., auf der rechten des 32. Spinalnerven. Der letzte Beckenflossennerv hat beim ersteren Exemplar Nummer 42, beim letzteren Nummer 40.

Es sind Brust- und Beckenflosse und die Grenze zwischen ihnen beim ausgewachsenen Torpedo im Vergleich zum Embryo um 1—2 Metameren längs des Rumpfes nach hinten verschoben. Zwischen den vier zum 29. und 30. Metamer des letzteren gehörigen Knospen gelangen keine Anlagen des Skelettes zur Ausbildung (MOLLIER, S. 59). Die Knospen selbst sind „in lateraler Richtung nur wenig entwickelt“ (S. 60). Diesen Thatsachen vindiziert MOLLIER selbst eine große Bedeutung, da sie „die Richtung der beginnenden Reduktion anzeigen“ (S. 63). Bei meinem (aus-

1) In der Bezeichnungsweise der Nerven mit den serialen Ziffern ist der sog. Hypoglossus mitgezählt, also der zwischen Schädel und Wirbelsäule entspringende Nerv mit eins benannt. MOLLIER (S. 152) rechnet denselben nicht mit. Daraus erklärt sich die scheinbare Differenz seiner Zahlangaben von denen, die ich an seine Figur gesetzt habe. — Vergl. außerdem den Zusatz S. 373.

gewachsenen) Exemplar ist die Reduktion eine völlige. Von den Metameren 29 und 30 findet sich keine Spur in der Beckenflosse. Dieselben nehmen dagegen am Aufbau der Brustflosse teil¹⁾.

Bei den Rochen ist, wie Torpedo beweist, eine Interpterygialzone meist deshalb nicht vorhanden, weil die Brustflosse in demselben Maß ihren Innervationsbezirk caudal verschiebt, wie die Beckenflosse mit dem ihrigen in derselben Richtung ausweicht. Nur wenn diese Prozesse nicht völlig gleichmäßig verlaufen, ist die metamere Annäherung keine völlige (*Rhinobatus*, *Myliobatis*)²⁾ oder sie führt zur Ueberkreuzung (*Raja vomer* und *fullonica*). Der Mangel einer deutlichen Interpterygialzone ist demnach bei Rochen ein sekundärer Zustand, erworben durch die gewaltige Ausdehnung der Brustflosse, die auf den ersten Blick diese Tiere als die höher spezialisierten Haie gerade im Bau ihrer paarigen Gliedmaßen gegenüber den Squaliden charakterisiert³⁾.

1) Um dem Einwand zu begegnen, es könnte hier eine individuelle Variation vorliegen, welche mit dem Alter des betr. Tieres nichts zu thun habe, untersuchte ich während der Drucklegung dieser Arbeit zwei weitere ausgewachsene Zitterrochen (32 und 37 cm Länge, ♂), bei denen aber gleichfalls die Extremitätenmuskeln des des 29. und 30. Metamers zur Brustflosse gehörten und der 31. Spinalnerv den ersten Beckenflossenast entsandte. — Wie dieser metamerische Umbildungsprozeß histogenetisch vor sich geht, müßte in der Ontogenese von Torpedo zu entscheiden sein. Diese Aufgabe erscheint um so lohnender, als die metamerische Umbildung in ihren histologischen Details bei Wanderungen der Extremitäten überhaupt noch in Dunkel gehüllt ist. Vergl. dazu FÜRBRINGER'S Ausführungen 1888, S. 983—984. Eine direkte Ueberwanderung von Muskelfasern des Rumpfes auf die Extremitäten findet selbst bei den Haien nicht statt. Die Rochen besitzen zwar sowohl am Hinterende der Brust- wie Vorderende der Beckenflosse aberrierende Muskelfasern der Bauchmuskulatur (z. B. Taf. XIII, Fig. 3m). Diese legen sich auch teilweise dicht auf die Flossenmuskulatur. Vergeblich suchte ich aber nach einer Stelle, wo eine Verschmelzung mit jener und eine Einordnung aberrierender Elemente in ihre Fasern eingetreten wäre.

2) Auf *Pristis* komme ich zurück.

3) MOLLIER glaubt, die sekundären Anpassungen der Rochenflossen, welche er in ihrer definitiven Form anerkennt (S. 73 Anm.), dadurch eliminieren zu können, daß er nur die Flossenanlage von Torpedo „in den frühen Embryonalstadien“ als Prototyp „der primitivsten embryologisch bekannten Form der Wirbeltierextremitäten“ ansieht (S. 73). Wenn aber bei ausgebildeten Rochen so gut wie bei Embryonen sämtliche Spinalnerven an der Innervation der Ex-

Ich kann daher auch in der BALFOUR'schen Epithelleiste nicht den Beweis dafür erblicken, daß die beiden Gliedmaßen der Rochen einmal zusammenhängen und eine einheitliche

tremitäten sich beteiligen (und dafür führt er selbst Beispiele an, S. 73), so legt sich doch eben entwickelungsgeschichtlich das an, was im ausgebildeten Zustand vorhanden ist. Wie sollen die fertigen Flossen zu ihrer Muskulatur kommen, wenn diese in der Ontogenese sich nicht ausgebildet hat? Man kann selbstverständlich nur dann aus der Ontogenese gegenüber der Untersuchung des fertigen Tieres einen Schluß versuchen, wenn ein Unterschied zwischen beiden vorhanden ist. Meine Ausführungen über die ausgebildeten Flossen der Rochen finden deshalb auf MOLLIER'S Ansichten von der Embryonalform ihre volle Anwendung.

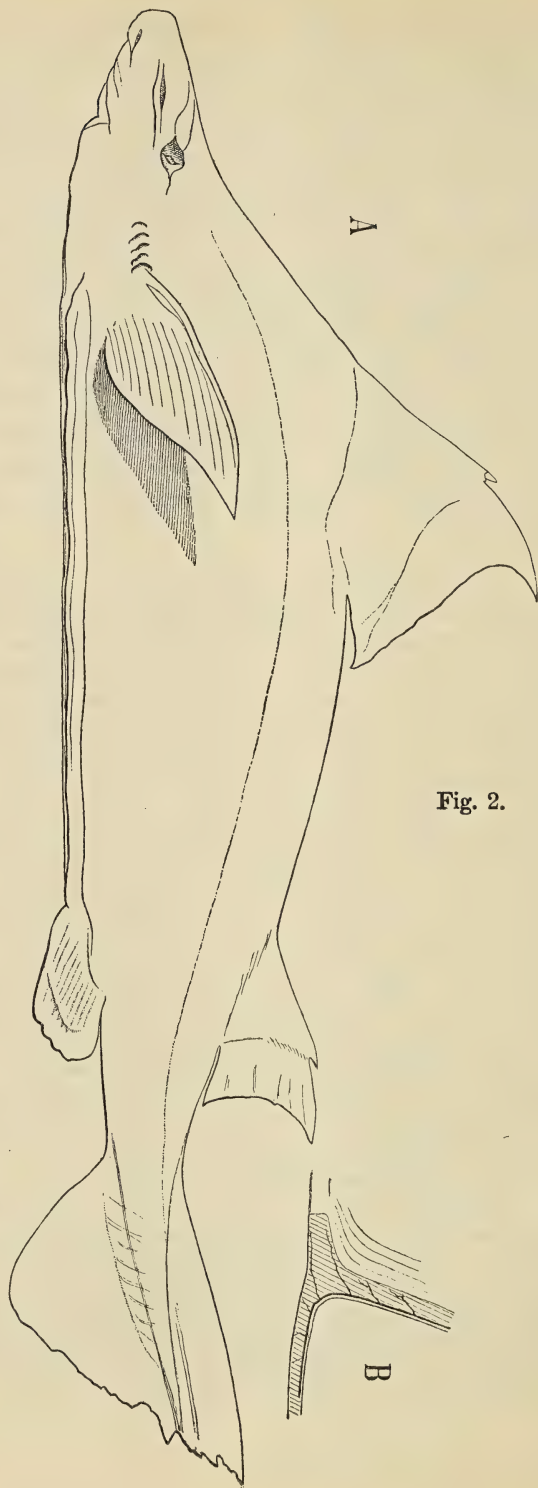


Fig. 2.

horizontale Seitenfalte des Rumpfes bildeten. RABL hat nachgewiesen (1892, S. 135), daß diese Epithelverdickung zuerst nicht kontinuierlich vorhanden ist, wie BALFOUR meinte (1878, Ges. Schr. S. 319), sondern daß zwei getrennte Ektodermfalten bei Torpedo sich bilden, von denen eine der Brust-, die andere der Bauchflosse entspricht, die dann später eine Zeitlang verschmelzen, um sich in einem weiteren Stadium aufs neue zu trennen. Bei Squaliden kommt es nie zu einer Verschmelzung.

Da bei Rochen rege metamerische Umwandlungsprozesse im Zwischenflossenraum während der Ontogenese sich abspielen (Torpedo) und manchmal ein Metamer beide Flossen mit Muskulatur versorgt (Raja vomer, fullonica), hat eine sekundäre und vorübergehende Verschmelzung der Anlagen beider Gliedmaßen für mich nichts Befremdendes. Ich fasse die Leiste als eine Vorwulstung des Ektoderms über der Stelle auf, wo Verschiebungs- und Austauschprozesse zwischen beiden Gliedmaßen stattfinden, als eine Folge also hoch entwickelter Differenzierungsprozesse der Rochen, welche über die Entstehung der Selachierextremitäten überhaupt nicht das geringste Licht verbreiten können.

Manche Autoren haben jedoch im Zwischenflossenraum einiger Squaliden noch Hinweise auf das einstige Vorkommen einer beide Gliedmaßen verbindenden Horizontalfalte zu finden geglaubt, welche mit jener BALFOUR'schen Ektodermleiste homologisiert wird, obgleich entwickelungsgeschichtlich eine solche, wie erwähnt, als durchlaufende Falte bei Squaliden nicht vorkommt.

So hat DOHRN (1884, S. 171) in einer Hautfalte bei *Centrina* embryonen einen Rest jener Brücke zwischen Brust- und Bauchflosse vermutet. Beim erwachsenen Tier ist diese Falte auch vorhanden. Aber schon die äußere Betrachtung des Tieres lehrt, daß dieselbe zwar in innigem Verband mit der Beckenflosse steht und kontinuierlich dieselbe nach vorn fortsetzt, daß aber die Brustflosse mit derselben gar nicht zusammenhängt (Textfigur 2 A). Bei meinem Exemplar ist die Falte im Bereich der Brustflosse noch deutlich ausgebildet, freilich in allmählicher Abnahme ihrer Höhe begriffen. Sie liegt $1\frac{1}{2}$ cm ventral von der Anheftungsstelle der Brustflosse an den Rumpf und endet in der Höhe des Vorderendes der Basis derselben. Es ist eine solide Hautfalte. Das Unterhautbindegewebe ist von zahlreichen, dicken Bündeln elastischen Gewebes durchzogen. Präpariert man die Cutis ab, so bleibt als direkte Fortsetzung der

Beckenflosse die Leiste aus elastischem Gewebe in einer Höhe von 1 cm und einer Dicke von $\frac{1}{2}$ cm (an ihrer Basis) stehen (s. Querschnitt Textfig. 2B). Muskulatur ist in derselben nicht aufzufinden, auch nicht bei mikroskopischer Durchmusterung auf Serienschnitten. Eigentümlich verhalten sich die Hautäste (Rr. cutanei) der vordersten Beckenflossennerven zu der Falte. Nachdem sie die Rumpfmuskulatur durchbohrt haben, folgen sie nicht der Haut, an welche sie sich verteilen. Die Hauptstämme liegen vielmehr zwischen der Rumpfmuskulatur und der Basis der Leiste, also medial von dieser (s. Querschnitt Textfig. 2B). Gerade so liegen bei den Extremitäten die Rr. cutanei, welche sich von den Rr. pterygiales communes nach Durchtritt durch die Rumpfmuskulatur ablösen. Auch sie erreichen erst die Haut, nachdem sie die Basis der Flosse, zwischen ihr und der Rumpfmuskulatur, überquert haben.

Es erscheint mir deshalb nicht unmöglich, daß die Hautfalte der *Centrina* im Anschluß an ein Flossenrudiment sich gebildet hat. Doch kann dieses nur zur Beckenflosse gehört haben, deren einstige Beziehungen zu mehr vorn gelegenen Teilen des Rumpfes in ihr einen weiteren Zeugen finden würden. Ob die Falte eine sekundäre Weiterbildung in ihrer Höhe und Ausdehnung nach vorn vielleicht in Anpassung an besondere Lebensgewohnheiten des Fisches (flaches Aufliegen auf dem Meeresboden?) erhalten hat, wage ich nur anzudeuten. Jedenfalls beweist sie gar nichts für eine ehemalige Verbindung beider Flossen¹⁾.

GARMAN deutet in der Beschreibung des *Chlamydoselachus anguineus* an (1885/86, S. 3, Taf. XX, Fig. a, b), daß der ventrale unpaare „Kiel“ dieses langgestreckten, hexanchen Squaliden als ein Rest (Verschmelzungsprodukt) der beiderseitigen einheitlichen Seitenfalten aufzufassen sei. Dieser Kiel besitzt in der Mitte eine Furche, welche von zwei Falten begrenzt wird, und umschließt in der That zwei Muskeln (*b, b*), welche zwischen den sich ventral verdünnenden Platten der *Musc. recti* (*a, a*) in der Tiefe liegen (Taf. XIII, Fig. 2,

1) Es gilt dies unbeschadet der von DOHRN bei Embryonen gefundenen Verbindung der Hautfalte mit der Brustflosse. Wenn hier keine irrtümliche Beobachtung vorliegt, entscheidet die weitere Entwicklung bis zum ausgewachsenen Zustand über die ursprüngliche, phylogenetische Bedeutung der Falte.

Querschnitt des Kieles)¹⁾. Diese Kielmuskeln liegen ventral von der Vena parietalis dicht nebeneinander und haben auf dem Querschnitt makroskopisch Herzform (Taf. XIII, Fig. 1). Der Kiel beginnt allmählich etwas rostral von der Beckenflosse und setzt sich bis in die Nähe der Brustflosse fort. Mit keiner von beiden steht er in unmittelbarem Zusammenhang.

Die Innervation verbreitet Licht über seine Genese. Die Kielmuskeln werden versorgt von Aesten der Intercostalnerven, welche von letzteren jedoch erst nahe an ihrem Ende, an der Bauchmittellinie, entspringen, rückläufig werden und an der Außenseite des Kielmuskels miteinander einen feinen Plexus bilden, ehe sie zwischen die Muskelfasern sich einsenken. In Fig. 1, Taf. XIII, ist der Kielmuskel an einer Stelle durchschnitten und von der Verbindungsfläche mit dem *Musc. rectus* abgelöst und weggewälzt. Man sieht rechts die Umschlagsstelle seiner Nervenästchen frei vorliegen, während nach links zu die Nerven aus dem Spalt zwischen Kiel- und Rumpfmuskel auftauchen. Im Querschnitt, Fig. 2, sind die Umschlagsstellen der Nerven, welche ein wenig in der Lage variieren, mit x bezeichnet.

Die Kielmuskeln sind ihrer Innervation nach ursprüngliche Teile der ventralen Rumpfmuskulatur. Sie besitzen auch noch eine metamere Gliederung durch Intermuskularsepten wie jene (Taf. XIII, Fig. 1). Aber die Nervenstämme, welche sie versorgen, liegen nicht wie bei dem *Musc. obl.* und *rectus* auf der medialen, sondern auf der lateralen Fläche, sie verlaufen nicht dorso-ventral, sondern ventro-dorsal. Man muß also annehmen, daß eine Umdrehung, Invertierung, der Rumpfmuskulatur stattgefunden hat, als der Kiel entstand. Die Umschlagsstelle der Nerven für die Kielmuskeln verlegt diese Inversion in die Nähe der Bauchmittellinie. Auf der Höhe des Kieles, besonders unter der rechten Kielfalte (Taf. XIII, Fig. 2) sieht man die Rumpfmuskulatur sich in eine dünne Platte a' fortsetzen, welche auf ihrem Querschnitt wie ein feiner Zipfel aussieht und sich deutlich nach innen umbiegt. Der Kielmuskel der gleichen Seite läuft ventral gleichfalls in einen feinen Zipfel aus, der aber nicht den Endzipfel des Bauchmuskels erreicht. Gleichwohl beweist der durchlaufende Nerv die ehemalige Kontinuität. Ich stelle mir deshalb die Entstehung

1) Den Querschnitt habe ich in Uebereinstimmung mit allen Figuren der Tafeln so orientiert, daß die Bauchseite nach oben, die Rückenseite nach unten schaut.

des Kieles bei *Chlamydoselachus* vor, wie Textfigur 3 sie schematisch schildert¹⁾. In Stadium A haben wir den gewöhnlichen Befund bei Squaliden. Bei B hat die Einstülpung begonnen, die Bauchwand ist überall noch gleich dick. Bei C ist die Verdünnung dort eingetreten, wo später die Kielfalten sich befinden. Trennt sich hier die eingestülpte Partie völlig ab und verbindet sie sich bis zur Vena parietalis hin mit der intakten Bauchwand, so

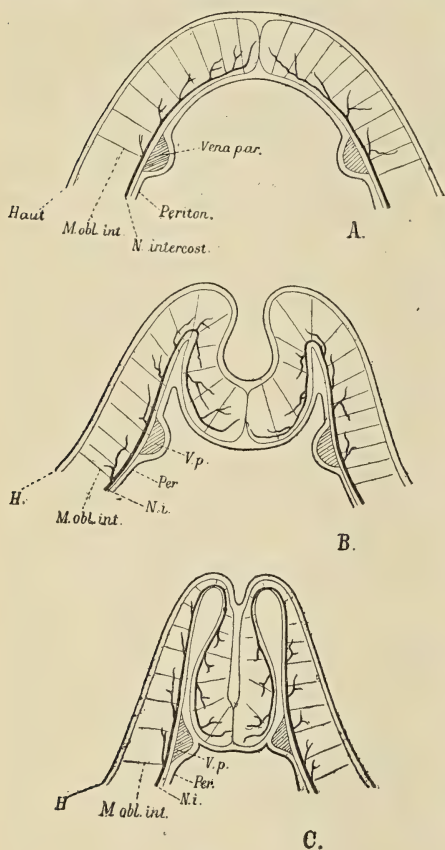


Fig. 3.

fossilen *Acanthodier*, im Zwischenflossenraum eine Reihe von Stacheln gefunden, welche zu beiden Seiten des Bauches in Abständen aufeinander folgen. COPE (1890, S. 407) vergleicht diese Stacheln mit denjenigen, welche den vorderen Rand der

ist das Bild des Querschnittes in Fig. 2, Taf. XIII, erreicht. Wie der Nerv verlagert wird, ist aus dem Schema ebenfalls zu entnehmen.

Der Kiel des *Chlamydoselachus* hat zur Genese der paarigen Gliedmaßen nicht die geringste Beziehung. Er bleibt aber seinerseits nicht ohne Einfluß auf die Ausbildung der hinteren Extremität, wie ich in einem der folgenden Kapitel zeigen kann. Die Bauchwand ist in ihm zusammengefallen und daher in der Fläche erheblich verkürzt. *Chlamydoselachus* ist ein seitlich sehr abgeplatteter, dorso-ventral hoher Fisch.

Auch aus der Paläontologie holt man Zeugen einer ehemaligen kontinuierlichen Seitenfalte herbei. HUXLEY (1861, S. 66) hat bei *Climacium*, einem Mitglied der

1) S. Anm. S. 337.

paarigen Flossen bei diesen Fischen stützen¹⁾, und erblickt in ihnen die Reste einer kontinuierlichen Falte, aus welcher einmal die Flossen der ältesten Elasmobranchii (Ichthyotomi und Crossopterygii : Archipterygium) sich entwickelt haben. SMITH WOODWARD hält die Acanthodier freilich für ein Geschlecht hoch spezialisierter Selachier („it seems best to regard them as the culminating series of Elasmobranchii at the time when this subclass was one of the dominant types“, p. XV), stimmt aber trotzdem COPE darin bei, daß die Seitenstacheln als Ueberreste von Seitenfalten gedeutet werden müßten („as remnants of once - continuous lateral folds“). Er denkt sich, daß die Stacheln eine Membran getragen haben, die ihrer Vergänglichkeit wegen nicht erhalten blieb.

Schon die Ausführungen HUXLEY's lassen keinen Zweifel darüber, daß die Stacheln reine Integumentbildungen gewesen sind (1861, S. 67: „Properly speaking, they are elongated scutes, forming part of the dermal envelope“; vergl. auch neuerdings O. REIS, 1896), die also direkt mit den Flossen nichts zu thun haben. Als Hinweise auf eine kontinuierliche Seitenfalte können sie gewiß nicht gelten. Denn die verbindende Membran (SMITH WOODWARD) ist nichts als eine Voraussetzung, welche unmöglich beweisend ist. Will man trotzdem eine sehr gekünstelte Beziehung zu den Extremitäten aufrecht erhalten, dann könnten auch die isolierten Stacheln als Abgliederungen der Beckenflosse zu gunsten der Wanderung derselben gedeutet werden, da sie in der Domäne jener, dem Zwischenflossenraum, liegen.

Schließlich sind embryologische Befunde im Zwischenflossenraum bei Squaliden als Beweis für die Kontinuität der Extremitätenfalte herangezogen worden. Die DOHRN'schen Abortivknospen (S. 322), welche von ihrem Entdecker bei allen Myotomen zwischen Brust- und Beckenflosse nachgewiesen wurden, „erinnern an eine ursprüngliche, über den ganzen Rumpf sich erstreckende Flossenanlage“ (MOLLIER, S. 72, 1893). Mir scheinen jedoch jene rudimentären Muskelknospen nur zu beweisen, daß die Myotome im Zwischenflossenbereich einmal Muskelemente für die Extremitäten

1) COPE sagt: „these spines are said to be similar to those which support the anterior border of these fins“ (S. 407). SMITH WOODWARD citiert ihn folgendermaßen: „between the pectoral and pelvic fins a close and regular series of paired spines, in every respect identical with those supporting the appendages that presumably correspond to the two pairs of fins in the higher genera“ (1891, p. XV).

geliefert haben, und sind mir als solche höchst wertvolle Dokumente für die Phylogenie der Extremitäten. Sie sagen aber gar nichts aus darüber, welcher von den beiden Flossen die Muskulatur zuffloß und, wenn man — ganz willkürlich — annimmt, beiden, ob das in ein und demselben Stadium der Fall war, in welchem sich also die beiden Flossen berühren oder eine Einheit bilden mußten. Aus dem Befund bei Rhina und Heptanchus dagegen ist zu schließen, daß die Myotome des Zwischenflossenraumes nur der Beckenflosse einst Muskelmaterial abgaben (S. 327 und weiter unten), und daß die Brustflosse in das Gebiet der Beckenflosse hineingedrungen ist, während diese den Rückzug aus ursprünglich ihr ganz angehörenden Regionen angetreten oder bereits bewerkstelligt hatte. Die Beteiligung der Nerven und Myomeren am Aufbau der beiden Flossen ist eine zeitlich getrennte und nur da gemeinschaftliche, wo die betreffende Muskulatur der einen Flosse rudimentär geworden und außer Funktion gesetzt ist (Rhina).

Wenn ich im Vorhergehenden beweisen zu können glaubte, daß der Zwischenflossenraum der Squaliden genetisch zur Beckenflosse zu rechnen ist, so gilt das streng nur für diejenige Zone desselben, in welcher die Nerven an der Versorgung der Extremitäten unbeteiligt sind (Interpterygialbezirk). Nach den Ausführungen des letzten Kapitels im vorigen Abschnitt (S. 304, 305) ist es selbstverständlich, daß der vordere Teil jenes Raumes, in welchem die Intercostalnerven Aeste zur Brustflosse entsenden (Centrina, Ceratodus), in engerer Beziehung zu jener stehen. Aber auch die nächstfolgenden Metameren, deren Nerven keine Brustflossenäste entsenden, werden zu der Zeit, wo die Brustflossenmuskulatur ihre Ursprünge weiter caudal am Rumpfe ausdehnte (S. 310), oder bei den Tieren, bei welchen die Brustflosse nach vorn gewandert ist (Spinaciden, S. 318), einst jener Muskelmaterial geliefert haben. Insofern verdienen meine Ausführungen über die Genese der Interpterygialzone eine geringe Einschränkung. Der Hauptanteil fällt trotzdem der Beckenflosse zu, und dies veranlaßte mich, zunächst nur diesen zu berücksichtigen.

Bei *Pristis*, dem einzigen Rochen, mit deutlich entwickelter Interpterygialzone (32.—34. Metamer), ist die Brustflosse in ihrem vorderen Teil stark rudimentär. Das Skelett ist auf sehr kleine und weit auseinanderstehende Radien reduziert (GEGENBAUR, 1870) und der Seitenwand des Kopfes eingelagert. Die Funktion dieses Teiles des Propterygiums ist dadurch verloren gegangen. Da

außerdem der Plexus cervico-brachialis des Sägefisches Elemente umschließt, welche bei anderen Rochen durch den Schultergürtel (diazonal) verlaufen und daher bei ihm auch einmal in den Schultergürtel eingeschlossen gewesen sein mögen (S. 292), halte ich eine mit der Reduktion des Vorderrandes der Brustflosse einhergehende Verschiebung der ganzen Vordergliedmaße bei *Pristis* für wahrscheinlich und erkläre mir dadurch größtenteils seine Interpterygialzone (vergl. folgendes Kapitel S. 348).

2. Der Plexus lumbalis (s. pelico-pterygialis anterior, Nervus collector v. DAVIDOFF'S).

Ueber den Plexus der vordersten Beckenflossennerven (*N. collector*) sind mir nur Angaben von seinem Entdecker, v. DAVIDOFF, aus der Litteratur bekannt. Nach ihm setzt sich derselbe unter den Squaliden (1879, S. 468, 469) zusammen bei *Acanthias* aus Aesten des 31.—39. Spinalnerven, bei *Triakis* des 31.—34., bei *Galeus* des 32.—35., bei *Heptanchus* des 34.—36., bei *Scyllium* des 25. und 26., bei *Carcharias* des 27. und 28. Die seriale Ziffer des vordersten Plexuskomponenten schwankt nach diesen Zahlen zwischen dem 25. (*Scyllium*) und 34. Spinalnerven (*Heptanchus*), die Anzahl der den Collector bildenden Nerven zwischen 2 (*Scyllium*, *Carcharias*) und 9 (*Acanthias*). Bei *Chimaera* besteht der Plexus nach demselben Autor aus Aesten des 22.—24. Spinalnerven (1879, S. 481), bei *Ceratodus* des 19.—30. (?) Nerven (1883, S. 138, 139).

Der Plexus lumbalis liegt bei Squaliden in den meisten Fällen ganz oder zum Teil außen von der *Vena parietalis*, zwischen ihr und der Bauchmuskulatur. Ich fand nur einmal (bei *Centrina*) den Plexus mit einem starken Ast auf eine kurze Strecke in die Bauchmuskulatur tief eingebettet. Aber auch hier erreichte er vor dem Becken wieder die Innenfläche derselben, welche er gewöhnlich gar nicht verläßt.

Die *Arteria parietalis* hat keine konstante Lage zum Plexus. Sie ist häufig zwischen den Aesten desselben hindurchgeflochten und liegt bald lateral, bald medial von den einzelnen Aesten (Taf. XI, Fig. 1).

Ich erwähnte schon (S. 325), daß der Plexus häufig aus Haupt- und Nebennerven (accessorischen Aesten) besteht. Erstere sind Beckenflossennerven, letztere Aeste der Intercostalnerven, welche den ventralen Teil der Rumpfmuskulatur versorgen und nur auf kürzere Strecken mit ersteren durch das perineurale Bindegewebe vereinigt sind. Auch die Hauptstämme der Intercostalnerven, welche der Bauchmittellinie zustreben und die eben-

falls zwischen Vena parietalis und Rumpfwand liegen, sind da, wo sie den Plexus kreuzen, mit ihm bindegewebig vereinigt. Es bedarf deshalb häufig großer präparatorischer Sorgfalt, um das Geflecht des Plexus zu entwirren.

Die Intercostalnerven liegen bei demselben Tier bald medial, bald lateral vom Plexus. Häufig spaltet sich auch der Plexus dort, wo ein Intercostalnerv ihn kreuzt, und läßt ihn durch den Schlitz hindurchtreten (Taf. XIII, Fig. 1).

Selten ist der Plexus ein einheitlicher Stamm, ein einziger Nervus collector, wie wir ihn beim Plexus brachialis finden. Nur Prionodon und Zygaena zeigten mir einen solchen. Häufiger sind kleine Verästelungen und Wiedervereinigungen während des ganzen Verlaufes (z. B. Heptanchus, Taf. XI, Fig. 1) oder eine von vorn nach hinten zunehmende Verschmelzung der anfangs weit verästelten Zweige zu einem kurzen Endstamm (z. B. Chlamydoselachus, Taf. XIII, Fig. 1) oder schließlich eine völlige Spaltung des Plexus in mehrere größere Stämme von verschiedener metamerer Zusammensetzung (z. B. Spinax, Taf. XI, Fig. 5, Chimaera, Taf. X, Fig. 4).

Im letzteren Fall liegt meist einer der Stämme neben der Vena parietalis, der oder die anderen weiter dorsal (Spinax). Manchmal liegt auch der ganze Plexus in einiger Entfernung von der Vene (Chlamydoselachus).

Alle diese vielen Mannigfaltigkeiten haben offenbar nur sekundäre Bedeutung.

Die Dicke der Komponenten des Plexus ist eine sehr verschiedene. Am dicksten und zwar ganz oder annähernd so dick wie die Rr. pterygiales communes der folgenden dia- und metazonalen Flossennerven sind die letzten Nerven, die in ihn eintreten. Nach vorn nimmt die Dicke seiner Komponenten ganz allgemein allmählich ab und wird schließlich bei den großen Geflechten so gering, daß sie nur aus einzelnen Primitivfasern (im histologischen Sinn) bestehen und mikroskopische Feinheit besitzen. In solchen Fällen ist die vordere Grenze mit den heutigen Hilfsmitteln nicht genau bestimmbar (s. Heptanchus, S. 325). Es beweist die allmähliche Abnahme der Dicke der Rr. pterygiales gegen den Interpterygialraum hin auch die ursprüngliche Zusammengehörigkeit beider. Bei Chimaera und Ceratodus sind gleichfalls die vordersten Aestchen des Plexus lumbalis von großer Feinheit. Auch bei ihnen ist deshalb die rostrale Grenze keine absolute, sondern Nerven des Interpterygialraumes sind wie bei

Squaliden ursprünglich auch mit Aesten zum Collector der Beckenflosse versehen gewesen.

Die metamere Verteilung der Komponenten des Plexus bei den von mir untersuchten Tieren ist aus der folgenden Liste zu ersehen.

Chimaera	Ceratodus	Spinax	Prionodon	Scymnus	Acanthias	Centrina	Rhina ¹⁾	Heptanchus	Odonaspis	Chlamydoselachus	Zygaena	Pristis
19.												
20.	20.											
21.	21.											
22.	22.											
23.	23.			23.								
24.	24.	24.		24.								
25.	25.	25.		25.	25.							
	26.	26.		26.	26.							
	27.	27.	27.	27.	27.							
	28.	28.	28.	28.	28.	28.						
	29.	29.	29.	29.	29.	29.		29.				
				30.	30.	30.		30.				
					31.	31.		31.				
					32.	32.		32.				
					33.	33.		33.				
					34.	34.		34.				
					35.	35.	35.	35.		35.		35.
								36.		36.		36.
								37.		37.		37.
								38.		38.		38.
								38.	38.	38.		38.
								39.		39.		39.
								40.		40.		
								41.		41.		
								42.		42.		
								43.		43.		
								44.		44.		
										45.		
										46.		
										47.	47?	
										48.	48.	
										49.	49.	
										50.	50.	
										51.	51.	
										52.	52.	
										53.	53.	
										54.	54.	
										55.	55.	

Der absoluten Zahl der den Plexus lumbalis zusammensetzenden serialen Aeste nach ordnen sich die oben genannten Fische folgendermaßen:

1) Da Rhina keinen Plexus lumbalis besitzt, setzte ich statt seiner den ersten diazonalen Nerven in die Liste.

- 3: Prionodon,
- 5: Pristis,
- 6: Spinax,
- 7: Chimaera, Odontaspis,
- 8: Ceratodus, Scymnus, Centrina,
- 9: Zygaena,
- 10: Heptanchus,
- 11: Acanthias,
- 14: Chlamydoselachus.

Auf Grund der Korrekturen, welche ich an den von v. DAVIDOFF mitgeteilten Zahlen vornehmen muß, kann ich seinem Schluß, „daß bei denjenigen Gattungen, deren Becken am meisten nach hinten gerückt ist, . . . eine bei weitem größere Zahl der Rr. ventrales an der Zusammensetzung des ersten Extremitätsnerven (gemeint ist der Collector) teilnimmt“ als bei denjenigen, deren Becken weiter rostral liegt, in dieser allgemeinen Fassung nicht beistimmen. Chlamydoselachus hat z. B. den größten Plexus, Zygaena einen halb so kleinen und doch liegt der letztere metamere fast völlig caudal von dem ersteren. Der Plexus von Prionodon ist halb so groß wie der von Chimaera und liegt doch in serialer Beziehung in toto caudal von ihm.

Innerhalb enger verwandtschaftlicher Grenzen trifft jedoch die Ansicht v. DAVIDOFF's einigermaßen zu. Bei Spinaciden hat Spinax den am weitesten vorn gelegenen und kleinsten Plexus, Scymnus einen etwas weiter caudal verschobenen und umfangreicheren, Acanthias den am weitesten hinten gelegenen und größten Collector. Centrina stimmt in der Lage mit Acanthias überein, in der Anzahl der Komponenten mit Scymnus, paßt also nicht genau in die Reihe hinein. Bei Carchariiden hat Prionodon den kürzeren und weiter vorn, Zygaena den längeren und weiter hinten liegenden Plexus.

Das Prinzip v. DAVIDOFF's ist eine einseitige Verallgemeinerung eines an sich richtigen Faktors aus den die Größe des Plexus bedingenden Umständen. Andere halten ihm manchmal die Wage oder übertrumpfen ihn. So haben offenbar die primitiveren Familien der Haie bei der caudal gerichteten metameren Umbildung das Bestreben, die Beziehungen zu den ursprünglich sie bildenden, mehr vorn gelegenen Spinalnerven möglichst beizubehalten, während bei höher differenzierten Familien der Verlust viel früher sich vollzieht; denn die heptanchen und hexanchen Ver-

treter (Heptanchus, Chlamydoselachus) haben viel größere Collectoren als die pentanchen (Odontaspis, Zygaena, Pristis), trotz ihrer rostraleren Lage. Auch Spinax und Prionodon sind so zu verstehen (vergl. stets Liste S. 343). Ceratodus und Chimaera haben trotz der weit vorgeschobenen Lage doch einen stark entwickelten Plexus und haben auch in diesem Punkt ein primitives Merkmal bewahrt.

v. DAVIDOFF hat in seinem Collector ein Argument für die Wanderung der Beckenflosse der Knorpelfische nach hinten erblickt. Denn durch ihn steht die Beckenflosse in Verbindung mit Metameren, die weit rostral vom vorderen Rand der Flosse liegen. Die einstigen Beziehungen des Plexus zu den Nerven der Interpterygialzone, die ich im vorigen Kapitel erwähnte, versetzen die ursprüngliche Lage der Beckenflosse noch weiter rostral, als es der Plexus in seiner jetzigen Gestalt vermag.

BALFOUR verhält sich skeptisch gegenüber der Beweiskraft der Plexus für Verschiebungen überhaupt, giebt aber letztere im Prinzip zu („there is, so far as I see, no reason in the nature of the lateral fin theory, why the pelvic fins should not have shifted“, p. 662, 1881). Er neigt jedoch mehr dazu, in dem Collector den Beweis einer Verschiebung nur des vorderen Flossenrandes zu sehen, sodaß nach seiner Meinung die Beckenflosse ursprünglich sehr viel größer gewesen und nachträglich auf ihre jetzige Gestalt zusammengeschrumpft sei. Die neueren Autoren [HASWELL, DOHRN, RABL, WIEDERSHEIM, MOLLIER¹⁾] haben ungefähr gleiche Anschauungen, nur in viel bestimmterer Form geäußert (vergl. S. 305 u. ff.).

Führt man diesen BALFOUR'schen Gedanken durch, so erhält man ursprüngliche Größen der Beckenflosse, welche die der jetzt vorliegenden auf das Doppelte oder mehr ausdehnen und sie manchmal der Brustflosse vieler Rochen gleich erscheinen lassen.

1) MOLLIER erklärt die „Konzentration“ bei Mustelus durch eine stärkere Längenausdehnung des Rumpfes, „welche an den viel höheren Rumpfwirbelkörpern“ erkennbar ist (S. 70). Dieses Prinzip, centrale Verschiebungen zur Erklärung heranzuziehen, leitet bei konsequenter Durchführung in die Bahnen v. JHERING's. Denn nur für ganz kleine Collectoren reicht die Vergrößerung der Wirbel aus, für die größeren und größten müßten Interkalationen (-polarisationen) eingetreten sein.

Denn ich finde:

	nicht zum Plexus lumb. gehörende Bauchflossennerven	Plexusäste
bei Heptanchus	12	10
„ Spinax	7	6
„ Centrina	9	8
„ Zygaena	9	9
„ Chlamydoselachus	14	14
„ Acanthias	10	11
„ Scymnus	5	8

Laut dieser Zusammenstellung würden Heptanchus, Spinax und Centrina, falls der Collector einem durch Reduktion bis auf die wenigen zu ihm gehörigen Muskelrudimente verloren gegangenen Teil der Bauchflosse entspräche, eine fast genau, Zygaena und Chlamydoselachus eine genau doppelt so große Hintergliedmaße besessen haben, bei Acanthias wäre sie ein wenig, bei Scymnus beträchtlich größer gewesen als bei den recēnten Formen. Die Flosse des Chlamydoselachus würde aus 28 Metameren bestanden und an Größe die Brustflosse von Torpedo (27 Metameren) übertroffen haben und der von Rhinobatus (31 Metameren) nahe gekommen sein. Rechne ich aber den größten Teil des Interpterygialraumes noch zu dem Plexus lumbalis hinzu, wozu ich nach meinen Ausführungen im vorhergehenden Kapitel berechtigt bin, so resultieren ursprüngliche Größen der Bauchflosse, welche sich mit den höchstdifferenzierten Rochenbrustflossen messen könnten.

Von solch ungeheurer Größe der Bauchflosse bei den Vorfahren der recēnten Squaliden hat weder die Paläontologie noch die Ontogenie Dokumente bewahrt. Daß sie gar nicht bestanden haben können, dafür lassen sich ebenfalls gute Gründe anführen.

Der Plexus lumbalis spaltet sich nach v. DAVIDOFF in einen R. sup. und inf. für den Hebe- und Senkmuskel wie alle Flossennerven. Von diesen verläuft nach ihm der R. inf. durch den vordersten Kanal des Beckenknorpels bei Squaliden (Acanthias, Heptanchus, Galeus, Scyllium, S. 464), und beide Aeste durch zwei Kanäle bei Chimaera. Bei Ceratodus giebt es keine Knorpelkanäle im Becken. Der Plexus verläuft metazonal bei ihm zur Flosse.

Bei den von mir untersuchten Squaliden geht der R. inf. des Plexus nicht immer durch einen Knorpelkanal. Ich finde ihn manchmal in prozonaler Lage. Doch ich werde im folgenden Kapitel nachweisen können, daß diese sekundär aus der diazonalen

entstanden ist. Der Ausscheidungsprozeß des Plexus aus dem Knorpel läßt sich Schritt für Schritt verfolgen (S. 352).

Ich stimme deshalb einer ursprünglich stets diazonalen (Selachier, Holocephalen) oder metazonalen (Ceratodus) Lage des Plexus bei. Sind nur Teile (R. inf.) desselben in den Knorpel eingeschlossen, so sind es doch solche, welche von sämtlichen Komponenten des Plexus Aeste enthalten, also auch vom vordersten Plexusnerven und allen folgenden. Daraus folgt aber, daß das Becken in seinem rostralen Teil keine Reduktion erlitten hat, sondern daß es mindestens einmal so weit vorn in der Rumpfwand bei dem Vorfahren eines jeden Haies und Dipnoers gelegen haben muß, wie der Plexus nach vorn reicht. Entweder ist es zu jener Zeit sehr viel breiter gewesen (MOLLIER, S. 126), und die jetzige schmale Form durch eine Reduktion des caudalen Randes entstanden, oder es besaß nur eine geringe cranio-caudale Ausdehnung. Im nächsten Kapitel werde ich zeigen, daß die breiteren Becken mit vielen Nervenlöchern aus den schmalen mit wenigen sich ableiten lassen, und daß bei Ceratodus der Mangel der Knorpelkanäle ein primitiver ist. Es sprechen keinerlei Thatsachen für ein ursprüngliches breites Becken der Paläichthyer, und wenn man die Konsequenzen jener Auffassung durchdenkt, so führt sie dazu, Knorpelpanzer in der ventralen Rumpfwand von wahrhaft monströser Größe zu supponieren¹⁾.

Der Einschluß des vordersten Plexusnerven in den Beckenknorpel oder gar sein metazonaler Verlauf beweisen nur, daß das Becken in allen phylogenetischen Wandlungsprozessen stets dort gelegen hat, wo es auch heute bei allen Paläichthyern liegt: am vorderen Rand der Flosse²⁾. Es ist deshalb aus mechanischen Gründen unmöglich, daß die Beckenflosse einmal eine Größe ähnlich derjenigen der Rochenbrustflosse gehabt haben könnte. Immer liegt bei jenen großen Flossen der Stützapparat, der Schultergürtel, annähernd in der Mitte, und gleichmäßig sind nach vorn und hinten von ihm die Skelett- und Muskelmassen der Flosse verteilt. Nie findet man den Träger der ganzen Flosse an einem Rande stationiert, eine Stellung, welche mechanisch die allerungünstigste wäre.

1) Denkt man z. B. an Chlamydoselachus, so müßte dieser Knorpelpanzer sich über mindestens 14, bei Einrechnung des Interpterygialraumes über mehr als 30 Metameren erstreckt haben.

2) Rhina macht eine Ausnahme, auf die ich weiter unten zurückkomme.

Ich halte deshalb den Gedanken BALFOUR's von der Beweiskraft des Collectors für eine einst größere Beckenflosse für widerlegt durch den Vergleich der thatsächlichen Ausdehnung desselben bei verschiedenen Paläichthyern und durch sein Verhalten zum Becken¹⁾. Die Muskulatur hat freilich ihrer Innervation nach eine große Basis, aber die Verbindung der Flosse mit dem Rumpf bestand nie gleichzeitig, sondern veränderte sich successive mit Ausschaltung vorderer und entsprechender Aufnahme hinterer Myomeren. Nur Rhina hat die vordersten Teile der Beckenflossmuskulatur in seinen Portiones anteriores, wenn auch in reduziertem Zustand, bewahrt. Entsprechend der weit nach vorn entwickelten Beckenflosse (das Propterygium ist weitaus am größten und radienreichsten von allen Knorpelfischen, vergl. GEGENBAUR, 1870, Taf. XV) ist der rostrale Teil des Muskels noch in Funktion geblieben, als die ganze Extremität schon über seine Ursprungsmetameren hinaus nach hinten gewandert war. Diejenigen Fasern jedoch, welche den Knorpel der Flosse nicht mehr erreichen, sind auch hier schon rudimentär und bei allen übrigen Knorpelfischen um so eher gänzlich verschwunden, als das Propterygium schwächer entwickelt ist.

Ich stimme also v. DAVIDOFF's Ansicht bei, daß der Verschiebungsprozeß, welcher den Plexus lumbalis entstehen ließ, in einer Wanderung der ganzen Hintergliedmaße nach hinten bestand. Es bedürfen aber noch diejenigen Fälle einer Erklärung, wo der Plexus nicht besteht und doch an einer solchen Wanderung nicht zu zweifeln ist.

Die Rochen besitzen weitaus ihrer Mehrzahl nach keinen Collector. Nur *Pristis* hat einen solchen. Der Sägefisch ist der einzige Roche unter den von mir untersuchten Fischen, bei welchem ein Interpterygialraum besteht. Bei *Rhinobatus* stehen auch die beiden Flossen weiter als bei anderen Batoiden auseinander, eine Interpterygialzone findet sich aber nicht. Würde bei ihnen ein Collector bestehen, so würden nicht nur von einem Nerven, wie in einigen Fällen, sondern von mehreren oder gar vielen Spinalnerven Aeste zur Brust- und zur Bauchflosse verlaufen, es würde eine starke Verschränkung der Innervationsgebiete der beiden Gliedmaßen bestehen müssen. Diese kommt

1) Ich habe in diesem Kapitel nur das Notwendigste über dieses mitgeteilt und verspare alle Details für den folgenden Abschnitt.

aber bei Knochenfischen selbst dann nicht zustande, wenn die Bauchflosse vor die Brustflosse gewandert und zur Kehlflosse geworden ist. Auch hier giebt nach den vorliegenden Untersuchungen höchstens der Grenznerve Aeste zu beiden Flossen (*Uranoscopus*, *Lepidoleprus*). Dieser Analogiefall macht es verständlich, daß bei Rochen der Plexus ebenfalls fehlt. *Pristis* mit seinem Plexus aber beweist, daß er sich erhält oder von neuem bildet, wenn die Brustflosse nicht in dem Maß nach hinten wandert wie die Beckenflosse. Es ist deshalb auch möglich, daß die Interpterygialzone von *Pristis* nicht ganz durch die rostrale Verschiebung der Brustflosse, sondern zum Teil durch den Schwund der vordersten Plexusäste der Beckenflosse entstanden ist. Eine genaue Abgrenzung ist kaum möglich.

Rhina ist der einzige Squalide, welcher keinen Plexus lumbalis und auch kein Rudiment eines solchen aufweist. Das Skelett der Beckenflosse ist das einzige, welches in der starken Ausbildung des Propterygiums einen Typus besitzt, welcher dem Brustflossenskelett derselben Species und dem der Rochen ähnlich ist. Die Muskulatur dieser Beckenflosse unterscheidet sich jedoch von derjenigen der ähnlich gebauten Brustflossen dadurch, daß ihre Ursprünge nicht auf die Basalia des Skelettes beschränkt sind, sondern an die Bauchwand sich anheften (Taf. XII, Fig. 6). Die Muskeln der Bauchflosse besitzen eine weit größere Unabhängigkeit vom Skelett, und infolgedessen können auch ihre Nerven unabhängig von diesem sich verschieben je nach der Lage, welche die Muskelfasern, zu denen sie verlaufen, am Rumpf einnehmen. Im anderen Fall (Rochenbrustflosse) sind die Nerven wie die Muskeln an das Skelett gebunden und erstere gezwungen, den Umweg durch den Hauptkanal des Schultergürtels zu machen. Der Beckengürtel hat sich bei *Rhina* caudalwärts verschoben, wie bei allen Squaliden. Da aber die Muskulatur am Vorderrand der Flosse nicht wie bei jenen bis auf geringe Reste, welche die Wanderung mitmachten, atrophierte, sondern in loco liegen blieb und, wenigstens eine Zeitlang, am Propterygium Insertionspunkte gewann und dessen Ausbildung begünstigte, so sind auch die vorderen Nerven nicht dauernd in den Beckenknorpel eingeschlossen worden, sondern durch diesen hindurch gewandert (wie es der Plexus selbst manchmal auch thut, s. S. 352). Deshalb liegen sie prozonal und bilden keinen Plexus. Dieser Bildungsmodus ist geeignet, die Ursache des Mangels prozonaler Nerven für die Brustflosse aller Paläichthyer zu erklären.

3. Beziehungen der Spinalnerven zum Beckengürtel.

Die Zahl der Nervenkanäle im Beckengürtel der Squaliden beträgt nach v. DAVIDOFF (1879, S. 454) meistens 2 (*Acanthias*, *Heptanchus*, *Galeus*, *Scyllium*). Bald kommt es zur Verschmelzung dieser Löcher zu einem (*Triakis*) oder zum Verschwinden eines derselben (*Carcharias*). v. DAVIDOFF führt dies auf, am caudalen Rande beginnende Reduktionen der Beckenplatte zurück. THACHER (1876, S. 305 u. Taf. LX, Fig. 69) hat bei *Odontaspis americanus* 3 Nervenkanäle gefunden. GARMAN (1885, Plate XI) bildet bei *Chlamydoselachus* acht in einer Reihe mit ungleichen Abständen voneinander gelegene Löcher in der Beckenplatte beiderseits ab. WIEDERSHEIM (1892, S. 31, 32) reproduziert die GARMAN'sche Originalabbildung. Doch weist die Beckenplatte bei ihm (Fig. 15, Taf. II u. S. 32) auf der einen Seite nur 6, auf der anderen 7 Foramina auf. Er selbst findet bei Squaliden 1 (*Scyllium*) oder 2 (*Heptanchus*) Kanäle. MOLLIER erwähnt bei *Mustelus* einen Kanal (1893, S. 68). Für *Raja batis* giebt WIEDERSHEIM (S. 33) 2 Löcher an. Bei *Torpedo* findet MOLLIER (1893, S. 58) in der Beckengürtelanlage von Embryonen 3 Nervenlöcher und sagt von ihrer Entstehung: „Indem diese Vorknorpelspange (*Basipterygium*) proximal der Leibeshöhle, oder sagen wir besser, den ventralen Abschnitten der Rumpfmotome sich nähert, umgiebt sie 3 in die Flosse eintretende Nerven und zwar dicht unterhalb ihrer Teilungsstelle, so daß der dorsale Ast eines jeden über, der ventrale durch die Skelettanlage zur Flosse verläuft.“ Später bildet sich ein dorsaler Fortsatz (*Ilium*) aus, „welcher in seiner Basis den vierten Spinalnerven der Flosse bereits umschließt“ (S. 59 u. Fig. 30). Wir lernen aus dieser Schilderung den Modus der Entstehung der Nervenkanäle wiederum als eine sekundäre Umwachsung kennen und finden andererseits bei einem der Nervenkanäle (dem zweiten) einen zugehörigen dorsalen oder oberen Kanal. Während die beiden anderen, der vorderste und hinterste, wie sämtliche Kanäle der Squaliden nur unteren Teilkanälchen der gleichen Bildungen im Schultergürtel zu vergleichen sind, haben wir es bei diesem mit einem Kanalsystem zu thun, wie es auch im Schultergürtel bei Rochen vorkommt, dem an der Vollständigkeit nur der gemeinsame innere Anfangsteil fehlt.

Bei *Chimaera* hat GEGENBAUR 2 Kanäle, einen *Canalis I sup.* und *I inf.* abgebildet (1870, Taf. XVI, Fig. 22), während v. DAVIDOFF in der Mehrzahl der Fälle 4 Kanäle, *I^v* und *I^d* sowie *II^v* und *II^d*, beobachtete, einzelne Male aber GEGENBAUR's Befund bestätigen konnte (S. 471). Er glaubt durch den Nervenbefund nachweisen zu können, daß beim Bestehen nur zweier Kanäle diese aus vieren verschmolzen sind (S. 483).

Ceratodus hat, wie schon erwähnt, keine Knorpelkanäle (v. DAVIDOFF).

Im Beckengürtel der Selachier und Holocephalen giebt es nicht wie im Brustgürtel Kanäle, welche eine mediale Oeffnung

haben, im Knorpel sich spalten und an der lateralen Oberfläche mit einem dorsalen und einem ventralen Loch endigen. Die Kanäle sind sämtlich ungeteilt und liegen entweder alle in einer horizontalen Reihe (alle Squaliden), oder es giebt dorsale und ventrale Kanälchen (Holocephalen, Rochen). Die ersteren durchsetzen Aeste, welche den Senkmuskel der Bauchflosse versorgen. Sie sind deshalb zu vergleichen mit den Canales inferiores des Schultergürtels (bei *Centrina*, *Scymnus*, *Spinax*). Durch letztere verlaufen je Rr. superiores und inferiores der Flossennerven. Sie entsprechen somit den Kanälchen des Schultergürtels mancher Rochen, welche ein gemeinsames mediales Kanalstück nicht haben (*Pristis*, *Trygon*; accessorische Kanälchen von *Torpedo*, *Rhinobatus*, *Raja*).

Die Anzahl der Kanälchen ist eine recht verschiedene. Ich stelle meine Befunde zusammen und ordne die wichtigsten der mir aus der Litteratur bekannten zwischen sie ein (D. = v. DAVIDOFF, G. = GEGENBAUR, M. = MOLLIER, TH. = THACHER, W. = WIEDERSHEIM, B. = BRAUS).

Ventrale Kanäle:

- einer: Holocephalen: *Chimaera* (G. u. D.),
 Spinaciden: *Acanthias* (B.), *Scymnus* (B.),
 Scylliiden: *Scyllium* (W.),
 Carchariiden: *Prionodon* (B.), *Carcharias* (D), *Zygaena* (B.),
 Mustelus (M.),
- zwei: Holocephalen: *Chimaera* (D. u. B.),
 Notidaniden: *Heptanchus* (D., W. u. B.),
 Spinaciden: *Spinax* (B.), *Centrina* (B.), *Acanthias* (D.),
 Scylliiden: *Scyllium* (D.),
 Lamniden: *Odontaspis* (B.),
 Carchariiden: *Galeus* (D.),
 Pristiden: *Pristis* (B.),
 Rajiden: *Raja batis* (W.),
- drei: Lamniden: *Odontaspis* (TH.),
 Torpediniden: *Torpedo* (M. u. B.),
 Rajiden: *Raja clavata* (B.), *Raja vomer* (B.),
 Trygoniden: *Trygon* (B.),
- vier: Rhinobatiden: *Rhinobatus* (B.),
 Myliobatiden: *Myliobatis* (B.),
- fünf: Rhiniden: *Rhina* (B.),
- sechs: *Chlamydoselachus* (B.),
- acht: *Chlamydoselachus* (G.).

Dorsale Kanäle:

- einer: Holocephalen: Chimaera (G. u. D.),
 Torpediniden: Torpedo (M.),
 Rhinobatiden: Rhinobatus (B.),
 Rajiden: Raja vomer (B.).
- zwei: Holocephalen: Chimaera (D. u. B.),
 Trygoniden: Trygon (B.),
- drei: Myliobatiden: Myliobatis (B.).

Man kann unter diesen Kanälen bei Squaliden und Chimaera einen Hauptkanal und accessorische Kanäle unterscheiden. Denn durch das vorderste Loch begiebt sich der Plexus lumbalis, durch die folgenden verlaufen einzelne Nervenästchen, wie bei den gleichnamigen Kanälen des Schultergürtels. Unter den von mir untersuchten Squaliden verhalten sich so *Centrina*, *Spinax* und *Odontaspis*, welche außer dem Hauptkanal (I^v) noch ein accessorisches Kanälchen besitzen (II^v). Bei *Chimaera* finde ich dasselbe, nur sind hier auch die dorsalen Kanälchen vorhanden (I^v und I^d, II^v und II^d).

Bei anderen Squaliden ist im vordersten Loch nicht der Collector enthalten, sondern erst der folgende Flossennerv (*Heptanchus*, *Acanthias*). Doch giebt es zwischen den Fällen, wo der Plexus dia- und prozonal verläuft, Uebergänge. Bei *Heptanchus* und *Acanthias* fällt es in die individuelle Variationsbreite, ob im ersten Kanal ein Ast des Plexus oder des folgenden Nerven sich befindet. v. DAVIDOFF fand nämlich in seinen Exemplaren im Foramen primum Plexusbestandteile, also einen typischen Hauptkanal. In meinem Exemplar von *Heptanchus* befindet sich am vorderen Beckenrand eine tiefe Rinne, in welcher der letzte Ast des Plexus (38.) fest eingebettet liegt (Taf. XI, Fig. 1). Dies ist offenbar der Rest des Hauptkanales, welcher nach vorn gewandert ist, bis er den rostralen Beckenrand erreichte. In meinem Exemplar von *Acanthias* ist er ganz verschwunden. Bei denjenigen Fischen, welche einen Hauptkanal besitzen, liegt dieser in verschieden weiter Entfernung vom rostralen Rande des Beckens. Bei *Spinax* besteht nur eine feine Knorpelspange zwischen ihm und letzterem, ebenso bei dem *Acanthias*exemplar von v. DAVIDOFF (1879, Taf. XXVIII, Fig. 2), bei *Centrina* ist der Zwischenraum relativ ein wenig größer, bei *Odontaspis* und *Chimaera* ist er beträchtlich.

Bei *Pristis* ist eine partielle Auslösung des Collectors aus dem Beckenknorpel erfolgt, ein Ast des letzten seiner Komponenten (39) ist aber noch in ein feines Kanälchen desselben eingeschlossen

(Taf. XV, Fig. 4 u. 5). Dieser Fall knüpft an solche an, wo schon innerhalb des Knorpels der Hauptkanal sich in zwei Löcher spaltet. Dies ist am deutlichsten bei *Chlamydoselachus* der Fall; denn dort gehen durch die beiden vordersten Foramina Aeste des Plexus lumbalis (Taf. XIII, Fig. 1; der Kanal *a* ist unter den Aesten des Plexus fast ganz verborgen; er liegt nicht genau in gleicher Höhe mit *b* und den folgenden, gleichfalls ein sekundäres Merkmal).

Bei Rochen (außer *Pristis*) und bei *Rhina* existiert kein Plexus lumbalis. Es ist infolgedessen kein Kanal als Hauptkanal vor den anderen durch den Reichtum an Nerveneinschlüssen ausgezeichnet.

Unter den accessorischen Kanälchen giebt es dieselben Verschiebungen wie beim Hauptkanal der Squaliden. Bei *Chlamydoselachus* findet sich in meinem Exemplar am hinteren Rand eine Rinne, in welcher der *R. pteryg. inf.* des 53. Spinalnerven liegt. In dem von GARMAN abgebildeten Becken sind zwei Löcher mehr als in meinem Präparat vorhanden. Wahrscheinlich ist dort jener Nerv ganz in den Beckenknorpel eingeschlossen. Bei *Torpedo* fand MOLLIER bei seinem Stadium C die Nerven 31, 32 und 33 mit unteren Aesten durch die ventralen Löcher der Beckenknorpelanlage hindurchtreten. Bei meinem ausgewachsenen Exemplar sind es Aeste von 32, 33 und 34 (Textfig. 1, S. 331). Der vorderste Ast ist verschwunden, ein hinterer dafür neu aufgenommen. Wie dieser Prozeß verläuft, läßt sich am Foramen dorsale von *Torpedo* verfolgen. Das Stadium C von MOLLIER besitzt einen ausgebildeten Knorpelkanal (1893, Taf. VII, Fig. 30). Das fertig entwickelte Tier hat am vorderen Rand des *Processus iliacus* nur eine seichte Rinne, in welcher ein *Ramus pteryg. sup.* liegt (Taf. XV, Fig. 7). Es ist aber nicht derselbe Kanal wie beim Embryo, welcher hier grade den rostralen Beckenrand erreicht hat, vielmehr schon der zweitfolgende, denn nicht der *R. pteryg. sup.* des 32. Nerven wie beim Embryo, sondern des 34. Nerven verläuft in ihm (Textfig. 1, S. 331). Im *Proc. iliacus* von *Pristis* ist kein Knorpelkanal vorhanden, aber in den caudalen Rand ist eine seichte Rinne eingegraben, in welcher ein *R. pteryg. sup.* liegt (Taf. XV, Fig. 5). Bei *Raja vomer* finde ich einen deutlichen Kanal im *Proc. iliacus*, bei *Raja clavata* ist keiner vorhanden.

Der Nervenbefund enthüllt noch weitere Umwandlungsprozesse. Bei *Spinax* geht durch den Hauptkanal außer dem *R. inf.* des *Collectors* noch ein zartes Aestchen des *R. pt. inf.* des folgenden Nerven (des 30.), während ein bedeutend stärkerer Ast isoliert durch

das erste Nebenkanälchen sich zur Flosse begiebt (Taf. XI, Fig. 5). Dieser Befund hat gewisse Aehnlichkeit mit einem bei Rhina, wo der vorderste Kanal in zwei Kanälchen gespalten ist; denn durch jedes der beiden ersten Kanälchen begiebt sich ein Aestchen des R. pt. inf. des 35. Spinalnerven (Taf. XII, Fig. 4). Denkt man sich, daß bei Spinax das Foramen des 30. Nerven eine ähnliche Spaltung erfahren hat und der vorderste sekundäre Kanal mit dem Hauptkanal verschmolzen ist, so begreift man, wie ein Ast von diesem Nerven dem Collector einverleibt worden ist.

Verschmelzungen von accessorischen Kanälchen sind beim Beckenknorpel sehr selten, wenn überhaupt vorhanden. Bei Rhinobatus verlaufen durch den 3. ventralen Kanal die Rr. pt. inf. des 36. und 37. Spinalnerven (Taf. XIV, Fig. 5). Ich betonte aber schon bei der Beschreibung der accessorischen Kanälchen des Schultergürtels, daß solche Nervenverschmelzungen bestanden haben können, ehe die Umschließung durch den Knorpel erfolgte, daß aus ihnen nicht auf die sekundäre Vereinigung einst reell vorhandener isolierter Kanäle geschlossen werden darf (S. 279). Dafür liefert *Pristis* einen Beleg. In der Rinne seines Beckenknorpels (am caudalen Rand) liegt ein Nervenzweig, der sich aus dem R. pt. inf. des 40. und 41. Spinalnerven zusammensetzt. Es bedarf nur noch einer geringen Verschiebung des Beckengürtels nach hinten bis zur völligen Umschließung dieses Doppelnerven¹⁾.

Bei *Chimaera* ist im individuellen Fall durch v. DAVIDOFF eine Verschmelzung des ventralen und dorsalen accessorischen Kanals mit den gleich gelegenen Hauptkanälen angenommen worden. Doch könnte es sich auch in den Fällen, wo zwei dorsale und zwei ventrale Kanäle vorkommen, um eine sekundäre Spaltung des Hauptkanals handeln (siehe nächstes Kapitel, S. 373)²⁾.

In manchen Beckenknorpeln findet man nur einen Haupt-, keinen Nebenkanal. Bei *Pristis* ist außer dem Rest des Hauptkanals noch die erwähnte Rinne am caudalen Rand vorhanden. Bei den meisten *Carchariiden* und bei *Scymnus* ist keine Spur eines accessorischen Kanälchens zu bemerken. Bei *Galeus* dagegen beschreibt v. DAVIDOFF einen deutlichen Nebenkanal. Daß es sich,

1) Bei *Triakis* ist es deshalb auch nicht nötig, eine Verschmelzung von Kanälchen anzunehmen (v. DAVIDOFF).

2) Auf die Nerveneinschlüsse komme ich im nächsten Kapitel zurück. Sie haben bei *Chimaera* eine besondere Form und Bedeutung.

wie dieser Autor meint, um eine Reduktion des Beckenknorpels handelt, welche am caudalen Rand stattfindet und mit der Versmälerung zugleich das Verschwinden des Nebenkanals in jenen Fällen erklärt, halte ich auch für wahrscheinlich und zwar deshalb, weil es sich bei den höchstdifferenzierten und jüngsten Haiformen (Carchariiden) findet und bei solchen Tieren (Scymnus, Pristis), deren Verwandte alle mehr als einen Kanal aufweisen. Es ist aber nicht ausgeschlossen, daß das Vorhandensein nur eines Kanals bei den genannten Tieren das Primäre ist (ich glaubte deshalb Pristis in dem Sinne, in dem ich ihn oben als Beispiel erwähnte, vorläufig belassen zu dürfen).

Es wiederholt sich beim Beckengürtel im wesentlichen dasselbe Bild in der Ausbildung der Nervenkanäle und ihrer Einschlüsse wie beim Schulterbogen. Die Kanäle umfassen freilich meist nur die ventralen Aeste der Flossennerven, da der Beckenknorpel bei den betreffenden Fischen keinen dorsalen Fortsatz (Proc. iliacus) besitzt. Giebt es einen solchen (Rochen, Chimaera), so bestehen auch ein oder mehrere dorsale Kanäle, oder aus Nervenrinnen ist ihre ehemalige Existenz zu erschließen.

Es giebt einen Hauptkanal, d. h. ein Nervenloch, welches den Plexus lumbalis (R. ventr.) in sich birgt, ursprünglich überall da, wo ein solcher Plexus existiert (Holocephalen, Squaliden, Pristis). Dieser Kanal kann bei gleichzeitiger Existenz des Plexus fehlen, ist aber dann erst sekundär verloren gegangen, indem er bis zum rostralen Rand des Beckenknorpels vorwanderte, zur Nervenrinne (Heptanchus) wurde und schließlich ganz verschwand (Acanthias). Nur bei Ceratodus existiert er nicht, wie es überhaupt keinen Nervenkanal trotz des starken Collectors dort giebt. Der Hauptkanal kann sich sekundär in zwei Kanäle spalten (Chlamydoselachus, wahrscheinlich Pristis).

Die Nebenkanäle fehlen manchmal ganz (Carchariiden, Scymnus, Chimaera), entweder weil die bestehenden in den Hauptkanal aufgenommen sind und keine neuen sich gebildet haben (v. DAVIDOFF: Chimaera), oder weil wahrscheinlich Substanzverluste am hinteren Rand der Beckenplatte eingetreten sind (Carchariiden, Scymnus). Meistens ist bei Squaliden und Holocephalen einer vorhanden oder bei Squaliden auch zwei. Dies ist so schwankend, daß es in die individuelle Variationsbreite fällt (Heptanchus, Odontaspis). Nur einmal sah ich drei bei Squaliden (Rhina) und einmal vier mit der Anlage zu einem fünften (Nervenrinne; Chlamydoselachus). Auf wie viel die Anzahl speciell der accessorischen Kanälchen

bei Chlamydoselachus steigen kann (GARMAN'S Abbildung), ist ohne Kenntnis der Nerveneinschlüsse nicht zu entscheiden.

Bei Rochen ist der Plexus lumbalis verloren gegangen und mit ihm der Hauptkanal. Denn wo bei Squaliden der Plexus aus dem Schultergürtel herausgetreten ist, geschah dies durch eine Verschiebung des Knorpelkanals bis zum vorderen Rand (Heptanchus). Es scheidet nicht nur der Einschluß des Kanals aus dem Knorpel (etwa auf dem Wege der ontogenetischen Variation) aus, sondern Kanal und Inhalt verlassen den Knorpel gemeinsam. So ist es auch bei Pristis, wo der eigentliche Plexus und mit ihm der größte Teil des Hauptkanals aus dem Becken verschwunden sind. Wie dort jener prozonal liegt, so auch der erste Bauchflossennerv bei Torpedo. Die Kanälchen des Rochenbeckens sind deshalb accessorischen Kanälchen vergleichbar. Wie bei dem Schultergürtel schwanken sie erheblich an Zahl. Die dorsalen und ventralen Kanäle verschmelzen nie, wie auch dort in der größten Mehrzahl der Fälle, zu einem gemeinsamen medialen Anfangsstück, und dorsale und ventrale Kanäle korrespondieren noch weniger als dort miteinander (s. unten). Bei Pristis giebt es keine accessorischen Kanäle, doch existiert statt ihrer eine dorsale und ventrale Nervenrinne; ob progressiven oder regressiven Charakters, möchte ich nicht entscheiden. Meist sind 3 ventrale vorhanden, selten 4 (Rhinobatus, Myliobatis). Im allgemeinen haben die Rochen also mehr accessorische Kanälchen als die Squaliden. Die Maximalzahl bei letzteren ist jedoch nicht kleiner, eher ein wenig größer (Nervenrinne bei Chlamydoselachus, GARMAN'S Figur). Die dorsalen Kanälchen finde ich in Ein-, Zwei- oder Dreizahl. Ist keines vorhanden, so ist es sekundär verschwunden (Torpedo, Raja clavata).

Mit der schrägen (ascendenten) Stellung des Beckengürtels hängt es zusammen, daß die Einschlüsse der dorsalen Kanälchen, wie häufig beim Schultergürtel, metamer nicht übereinstimmen mit denen der ventralen. Erstere sind gegen letztere caudalwärts verschoben. Es geht nämlich:

	durch den ersten ven- tralen Kanal ein Ast vom	durch den ersten dor- salen Kanal ein Ast vom
bei Torpedo	32.	(34.) Spinalnerven
„ Rhinobatus	34.	38. „
„ Raja vomer	49.	51. „
„ Myliobatis	50.	54. „
„ Trygon	60.	62. „

Man kann aus der Uebereinstimmung der Kanäle des Beckengürtels in allen wesentlichen Punkten mit denen des Schulterbogens auf die gleichen Entstehungsursachen bei ersteren wie bei letzteren schließen. Auch bei der Beckenflosse findet sich bei Selachiern und Holocephalen ein Propterygium (GEGENBAUR, 1870), welches lateral mit dem Becken artikuliert, und nur bei diesen sind auch immer Nervenkanäle vorhanden. Bei Dipnoern (*Ceratodus*) hängt nur das Stammglied des Hauptstrahles mit dem Becken zusammen, und trotz ausgedehnter Verschiebung der Hintergliedmaße nach hinten giebt es keine Kanäle im Knorpel¹⁾. Es muß wie bei der vorderen Gliedmaße zu der Wanderung der Extremität nach hinten noch eine Verschiebung innerhalb der Flosse nach vorn (Artikulation von Strahlen am lateralen Rand des Stützbogens, Propterygium) hinzutreten, damit die Nerven in den Knorpel einschneiden.

Während aber bei der vorderen Extremität der Hauptkanal nie fehlt, falls überhaupt Kanäle vorhanden sind, kommt dies bei der hinteren bei Squaliden hin und wieder, bei Rochen fast regelmäßig vor. Ueber die Ursache giebt der Verlauf der prozonalen Nerven Auskunft. Wie erwähnt (S. 322), versorgen diese bei Rhina solche Gliedmaßenmuskeln, welche mit ihren Ursprüngen und teilweise ihren Insertionen über das Skelett der Bauchflosse hinausragen und rostral von ihm am Rumpfe liegen. Bei der Brustflosse kann eine solche Lage nicht eintreten. Denn dort entspringen die rostralen Muskeln nur vom Skelett des Schulterbogens oder Propterygiums. Bei der Beckenflosse ist sie gewöhnlich. v. DAVIDOFF beschreibt oberflächliche ventrale und dorsale Muskelschichten bei allen von ihm untersuchten Squaliden, welch' erstere manchmal (*Heptanchus*), letztere regelmäßig von der Rumpfwand entspringen (1879, S. 454—463). MOLLIER findet Aehnliches bei *Torpedo*. Der Hebemuskel entspringt auch hier von der Rumpfwand, der Senkmuskel in seinem

1) Es ist nicht anzunehmen, daß diese vorhanden gewesen seien und etwa wie manchmal beim Schultergürtel von *Spinax* und *Carcharodon* dadurch verloren gingen, daß sie zum caudalen Rand wanderten und dort verschwanden. Denn das Becken von *Ceratodus* liegt ja noch völlig im Plexus lumbo-sacralis drin, der es rostral weit überragt. WIEDERSHEIM (1892, S. 39) glaubt, daß der Beckenabschnitt bei *Ceratodus* fehle, in welchem die Löcher sonst vorhanden sind, und erklärt ihren Mangel durch die geringe dorsale Ausdehnung des Beckengürtels. Warum sind sie denn dann im Schultergürtel nicht vorhanden? Darüber äußert sich der Autor leider nicht.

vorderen Teil von der Basis des cranialen Fortsatzes des Rothenbeckens (1893, S. 64). Liegt der Ursprung des vorderen Randes dieser Muskeln rostral vom Basale des Propterygiums, so wählt der 1. Flossennerv oder der Plexus lumbalis den kürzeren, den prozonalen Weg zu diesem seinen Endgebiet. Hier verspricht die Vergleichung der speciellen Innervation der Muskeln der Flosse selbst in Zukunft noch weitere Aufschlüsse.

Die Maximalzahl der accessorischen Kanälchen des Beckens ist nicht größer als bei dem Coracoid. Dort kamen bei Trygon 5 ventrale Löcher zur Beobachtung, hier bei Chlamydoselachus 4 mit der Anlage eines 5.¹⁾, dort gleichfalls bei Trygon 4 dorsale, hier bei Myliobatis deren 3. Die größeren Zahlen an accessorischen Kanälchen besitzen wie beim Brustgürtel durchschnittlich die Rochen. Während aber beim Brustgürtel der Squaliden accessorische Kanälchen nie in größerer Zahl, meist gar nicht und nur selten in Einzahl (Zygaena, Mustelus canis) oder Zweizahl (Hexanchus) sich finden, giebt es beim Beckengürtel zwar in der Mehrzahl der Fälle auch keinen, einen oder 2 Kanäle, ausnahmsweise aber auch mehrere. Rhina hat 3 accessorische Löcher, Chlamydoselachus 4 (bis 5)¹⁾, das Maximum, wie erwähnt, das überhaupt zur Beobachtung kommt.

GARMAN, WIEDERSHEIM und MOLLIER sehen in der breiten Form des Beckens von Chlamydoselachus und dem Vorhandensein vieler Nervenlöcher die primitive Beckengestalt und leiten von ihr das schmale Becken der übrigen Squaliden durch Annahme einer Reduktion ab.

WIEDERSHEIM (1892, S. 33) sagt von den Nervenlöchern: „Bei Chlamydoselachus endlich werden es 6—7, und vielleicht handelt es sich hier schon um eine sekundär erfolgte Verminderung einer ursprünglich noch größeren, vielleicht auf 11 oder 12 sich belaufenden Zahl.“ Nachweislich ist genau das Gegenteil der Fall. Von den beiden vordersten Kanälchen zeigte ich schon, daß sie durch Spaltung aus einem hervorgegangen sein müssen.

1) GARMAN'S Befund ist ohne Kenntnis der Nerveneinschlüsse hier nicht zu verwerten (S. 355, 356). Würden bei jenem Exemplar, wie bei dem meinen, zwei Kanälchen dem Hauptkanal entsprochen haben, so wäre die Zahl der accessorischen Kanälchen gleich sechs gewesen und ein geringes Ueberwiegen der Maximalzahl der Beckenkanälchen gegenüber denen des Schulterbogens zu konstatieren.

Denn in jedem liegt ein Ast des Plexus lumbalis. Am hinteren Rand ist eine Nervenrinne vorhanden, die ich mit gutem Recht oben als ein im Entstehen befindliches Kanälchen bezeichnete. Denn GARMAN (1885, S. 14) sagt von seinem Exemplar: „the pelvis is about twice as long as wide.“ Genau dieselben Maßverhältnisse sind bei dem meinigen vorhanden. Da das GARMAN'sche Individuum $1\frac{1}{2}$ m¹), das meinige nur wenig mehr als 1 m lang ist, so ist es klar, daß das Becken mit zunehmendem Alter nicht einseitig an cranio-caudalem Durchmesser zu- noch abnimmt. Die Kanäle aber sind beim jüngeren Exemplar an Zahl geringer (6—7) als beim älteren (8, GARMAN, Pl. XI). Daraus geht hervor, daß die Zahl der Kanälchen sich sekundär vermehrt und bis zu einem gewissen Grade unabhängig von der Breite (cranio-caudalen Ausdehnung) des Beckens zunehmen kann. Die einzelnen Kanälchen liegen dann näher zusammen als in der jugendlichen Form. Bemerkenswert für die sekundäre Entstehung der Löcher sind auch die unregelmäßigen Abstände (GARMAN, Pl. XI, bei mir Taf. XIII, Fig. 1).

Die primitive Stellung von Chlamydoselachus, deren zahlreiche Merkmale ich voll anerkenne, kann mich nicht davon überzeugen, daß auch die Form seines Beckens und Zahl der Kanälchen eine primitive sein muß. Die außerordentliche Länge des Tieres (große Zahl der Segmente) und die weit nach hinten verschobene Lage der Beckenflosse (siehe weiter unten) gemahnen schon zur Vorsicht bei der Deutung der Strukturen letzterer. Außerdem ist in der Bauchmuskulatur eine hohe Differenzierung bei Gestaltung des Kieles und seiner Muskulatur nachzuweisen (S. 338). Schließlich hat das Becken auch selbst andere Eigentümlichkeiten, welche ich für hoch differenzierte halte. Es ist WIEDERSHEIM bereits aufgefallen (1892, S. 32 u. 33), daß in der Abbildung GARMAN's ein Basale nur bei den hintersten 12 Radien vorhanden ist. Dasselbe artikuliert mit dem Becken an dessen caudalem Rand. Am lateralen Rand sitzen die Radien (ebenfalls 12 bei GARMAN) direkt am Becken. Ein Basale findet sich nicht. Der Unterschied zwischen dieser Form der Flosse und der gewöhnlichen fällt sofort

1) 59,5 inches (S. 1). In der Figurenerklärung bei GARMAN steht bei Pl. I „entire figur“ offenbar irrtümlich $\frac{1}{15}$ nat. Gr. Soll es $\frac{1}{5}$ heißen, wie ich vermute, so würde nach dieser Angabe und nach entsprechender Vergrößerung der Zeichnung die Länge des Tieres fast 2 m betragen.

auf, wenn man etwa an die Beckenflosse von *Heptanchus* denkt (vergl. GARMAN, Pl. XI, Fig. 1, oder die Reproduktion bei WIEDERSHEIM, Taf. II, Fig. 15, mit v. DAVIDOFF, Taf. XXVIII, Fig. 1, oder WIEDERSHEIM, Taf. II, Fig. 13). WIEDERSHEIM spricht die Ansicht aus, daß das Basale im Beckenknorpel enthalten sei. Ich kann dafür ein Argument beibringen, das ich aus der Lage des von v. DAVIDOFF bei Haien entdeckten Längsstammes herleite, den die Bauchflossennerven bilden, ehe sie sich mit ihren Aesten zwischen die Muskelfasern der Flosse begeben. Dieser Längsstamm liegt beim Hebe- und Senkmuskel auf dem lateralen Rand des Basale, entweder direkt auf ihm oder durch eine Muskelschicht von ihm getrennt über ihm (1879, S. 465—467, Taf. XXIX, Fig. 13, 15). Bei *Chlamydoselachus* dagegen liegt dieser Längsstamm der dorsalen Aeste auf dem Beckenknorpel nicht weit von den Nervenlöchern (Taf. XIII, Fig. 1; er ist dunkel gehalten; die Rumpfmuskulatur, die ihn und den lateralen Teil des Knorpels bedeckt, ist durchsichtig gedacht). Die sekundäre Verkürzung der Bauchmuskulatur in der Breitenausdehnung, welche durch ihre Einstülpung bei Entstehung des Kieles bedingt wurde, macht auch eine Verschmälerung des Beckens nicht unwahrscheinlich. Dieselbe hat vielleicht zu einer Verschmelzung von Basale propterygii und Becken geführt. Der Teil des Knorpels, auf welchem der Längsstamm liegt, wäre das ursprüngliche Basale. Die Längsleiste, welche GARMAN am Becken seines Exemplars an jener Stelle beschreibt und abbildet (das meineige besitzt sie nicht), könnte den Ort der Verschmelzung möglicherweise bezeichnen.

Es handelt sich hier nur um eine Vermutung, die, wenn in Zukunft durch weitere Argumente gestützt, im *Chlamydoselachus*-Becken ein differenziertes, nicht ein primitives Gebilde (wie WIEDERSHEIM auf Grund derselben Annahme will) erblicken ließe, gerade so wie der Kiel nichts Primitives (GARMAN), sondern etwas einseitig und hoch Entwickeltes bei diesem Tiere ist.

Wenn GARMAN (S. 14) findet, daß bei einem Embryo (*Heptanchus*) das Becken in der relativen cranio-caudalen Ausdehnung um die Hälfte größer ist als beim erwachsenen Tier, so will ich gar nicht bestreiten, daß Einschmelzungen des Beckenknorpels bei Squaliden vorkommen. Schon v. DAVIDOFF hat solche bei bestimmten Squaliden angenommen, und ich bin ihm darin bedingungsweise gefolgt (S. 355). Hält man aber, wie MOLLIER (S. 79), ein Becken

deshalb für primitiver als die anderen, weil es mehr „als drei in gleichen Abständen liegende Nervenkanäle“ enthält, so kommt man nicht nur dazu, das Chlamydoselachusbecken, sondern auch dasjenige von Rhina, Rhinobatus und Myliobatis für primitiver als alle anderen zu halten. Myliobatis, ein in jeder Richtung hochstehender Roche, würde in dieser Hinsicht primitiver sein als ein Spinacide oder Notidanide!

Die accessorischen Kanälchen des Beckenknorpels sind im Gegenteil ein sekundärer Erwerb wie diejenigen des Schultergürtels. Die geringere Zahl ist im allgemeinen die primitivere (Ausnahme wahrscheinlich Carchariiden etc.), die größere eine sekundäre Erscheinung. Sie kommt zustande durch eine Verschiebung des Flossenskelettes am lateralen Rande des Beckens nach vorn (Propterygium) und kann ohne beträchtliche cranio-caudale Verbreiterung des Beckens eintreten (Rhina) oder mit einer solchen einhergehen (Chlamydoselachus). Im ersteren Fall liegen die Kanälchen nur enger zusammen als gewöhnlich (Taf. XII, Fig. 4), im letzteren bewahren sie große Abstände voneinander (Taf. XIII, Fig. 1). Ein Zusammenhang zwischen Breite des Beckens und Zahl der Kanäle kann bestehen, braucht aber nicht vorhanden zu sein. Eine segmentale Rekonstruktion würde zu Ungeheuerlichkeiten führen (S. 347).

Wie der Hauptkanal beim Schultergürtel eine Marke abgiebt, welche parhomologe Nerven zu erkennen gestattet (den letzten in ihn eingeschlossenen Nerven, S. 276) und dadurch eine Uebersicht über die metamere Verschiebung der ganzen Extremität gewährt, so auch beim Beckengürtel der Squaliden und Holocephalen, wenn man in den Fällen, wo er verloren gegangen ist, eine Rekonstruktion versucht (Acanthias, Heptanchus). Ich stelle im folgenden eine Tabelle zusammen, in welcher der caudalste Hauptlochsnerv für die von mir untersuchten Squaliden und für Chimaera notiert ist. Die Rochen sind zum Vergleich daneben gestellt und bei ihnen die ventralen Aeste gewählt, welche durch den ersten Knorpelkanal hindurchtreten (bei Pristis ein Teil des Hauptkanals¹⁾):

1) Darin liegt eine kleine Ungenauigkeit, da der erste Kanal meist nicht ein Teil des Hauptkanals ist. Sie liegt aber in der Richtung einer caudalen Verschiebung der serialen Zahl und thut daher den folgenden Schlüssen keinen Eintrag.

	Chimaera	25	
		26	
		27	
	Spinax	28	
	Prionodon	29	
	Scymnus	30	
		31	
		32	Torpedo
		33	
		34	Rhinobatus
Centrina, Acanthias, Rhina		35	
		36	
		37	
	Heptanchus	38	
		39	Pristis
		40	
		41	
		42	Raja clavata
		43	
	Odontaspis	44	
		45	
		46	
		47	
	Chlamydoselachus	48	
		49	Raja vomer
		50	Myliobatis
		51	
		52	
		53	
		54	
	Zygaena	55	
		56	
		57	
		58	
		59	
		60	Trygon

Die metamere Umbildung der Nerveneinschlüsse ist nur erklärbar als eine Folge der Verschiebung der ganzen Hintergliedmaße, da sie deren Träger, den Beckengürtel, betrifft. Aber wie bei der vorderen Extremität, so ist auch hier eine Untersuchung nötig, ob die Verschiebung eine gleich gerichtete ist, oder ob nicht auf Wanderungen nach hinten sekundär solche nach vorn gefolgt sind (siehe folgendes Kapitel).

Es ist auffallend, daß Torpedo bald auf Scymnus folgt. Manche Spinaciden und sogar Notidaniden (Heptanchus) haben Beckenflossen, die weiter caudalwärts verschoben sind als diejenigen

der niedersten Rochen (*Torpedo*, *Rhinobatus*). Man kann daraus für die Verwandtschaftsverhältnisse zwischen Batoiden und Squaliden so viel schließen, daß erstere unten an der Wurzel des Stammbaumes letzterer sich abzweigt haben müssen. Denn eine sekundäre Vorwanderung der Beckenflosse z. B. bei *Torpedo* ist deshalb ausgeschlossen, weil in ihrer Ontogenese deutliche Spuren gerade des Gegenteiles erhalten sind (vergl. Textfig. 1, S. 331).

Auch in der maximalen Caudalverschiebung des Beckens stehen die Squaliden den Batoiden nur wenig nach (*Zygaena* und *Trygon*). Der hexanche *Chlamydoselachus* erweist sich wenig primitiv in diesem Punkt. Er steht zwischen Lamniden und *Carchariiden*, beides hochdifferenzierte Squalidengeschlechter.

4. Metazonale Nerven.

v. DAVIDOFF (1879, S. 464 u. 469) findet bei *Scyllium Aeste* vom 28.—34., bei *Carcharias* vom 29.—35., bei *Acanthias* vom 41.—47., bei *Triakis* vom 36.—41., bei *Heptanchus* vom 38.—45. Spinalnerven hinter dem Becken zur Extremität verlaufen. MOLLIER giebt für einen älteren Embryo von *Pristiurus* 9 metazonale Nerven an (1893, S. 70, ohne seriale Bezeichnung).

Bei einem *Torpedoembryo* (Stadium C) liegt nach MOLLIER (S. 48 u. 152) der 34.—40. Nerv mit seinen Flossenästen metazonal, außerdem der dorsale Ast des 33. Spinalnerven. Bei *Raja asterias* ist der letzte metazonale Nerv nach ZIMMERMANN (MOLLIER 1893, S. 73) ein Ast vom 50., bei *Trygon pastinacca* vom 71. Spinalnerven.

Bei *Chimaera* verlaufen *Aeste* vom 26.—32. Nerven hinter dem Beckengürtel zur Flosse (v. DAVIDOFF, 1879, S. 482, 483).

Bei *Ceratodus* liegen nach demselben Autor sämtliche Extremitätennerven metazonal. Es sind 12. Der letzte ist wahrscheinlich (die seriale Zahl konnte nicht genau bestimmt werden) ein Ast des 30. Spinalnerven (1883, S. 138).

Die vordersten metazonalen Nerven sind als solche meistens unvollständig, da bald mehr bald minder viele *Aeste* von ihnen in den Beckengürtel eingeschlossen sind. Bei den Squaliden, bei welchen dorsale Löcher nicht vorhanden sind, verlaufen die oberen *Aeste* der Flossennerven manchmal sämtlich metazonal d. h. um die caudale Kante des Beckengürtels herum zu ihrem Endbereich (so bei *Spinax*, und *Heptanchus*), oder es trennt sich ein Teil der vorderen ab, um über den dorsalen Rand der Beckenplatte (oft an ihrem rostralen Ende) zur Flosse zu verlaufen. Die Grenze zwischen diesen und den hinter dem Becken verlaufenden dorsalen *Aesten* fällt meist zusammen mit derjenigen zwischen diazonalen und

metazonalen ventralen Aesten derselben Spinalnerven. Nur bei Rhina gehen noch dorsale Aeste zweier Spinalnerven metazonal, deren ventrale Aeste diazonal verlaufen, und bei Odontaspis liegt die dorsale Grenze zwischen zwei oberen Aesten von Nerv 43, von denen einer am vorderen Rand des Beckens, der andere hinter dem caudalen Rand seinen Weg nimmt, während der letzte diazonale Nerv der R. inf. von 45 und der erste metazonale ventrale der R. inf. von 46 ist.

Die oberen Aeste, welche über den dorsalen Beckenrand verlaufen, sind vergleichbar den diazonalen ventralen. Daß sich die Grenzen zwischen beiden nicht immer decken, darf nicht auffallen, da bei den Rochen dasselbe bei dorsalen und ventralen Kanälen sich findet (S. 356). Ich rechne deshalb dieselben in der folgenden Aufzählung der metazonalen Bauchflossennerven nicht mit.

In der ersten Kolumne ist die Zahl der unvollständigen vorderen, in der zweiten die der vollständigen und in der dritten die der unvollständigen hinteren Bauchflossennerven angegeben und mit *v* der R. pt. inf., mit *d* der R. pt. sup. bezeichnet:

Scymnus	0	5vd	0	
Prionodon	0	6vd	0	
Spinax	6d	7vd	0	
Centrina	0	8vd	0	
	0	8vd	0	Torpedo
	1v	8vd	0	Trygon
Acanthias	0	9vd	0	
Zygaena	0	9vd	0	
	3v	9vd	0	Myliobatis
Chlamydoselachus	0	10vd	0	
Heptanchus	12d	10vd	0	
Chimaera	$\frac{1}{2}v$ $\frac{1}{2}d$	11vd	0	
	1v	12vd	0	Pristis
	0	13vd	0	Rhinobatus
	0	13vd	0	Raja vomer
Odontaspis	$2\frac{1}{2}d$	13vd	0	
	0	14vd	0	Raja clavata
Rhina	2d	18vd	0	

Durch diese Zahlen erhält man einen Ueberblick über die Entwicklung, welche der caudale Teil der Beckenflosse nimmt. Im Gegensatz zu den Nervenverhältnissen am rostralen Flossenrande, welche zwischen Squaliden und Batoiden die größten Differenzen in der Zahl der beteiligten Nerven erkennen ließen, macht sich auch hier, wie bei der Brustflosse, eine Parallelentwicklung bei beiden Klassen geltend, welche das primitivere Verhalten des

metapterygialen Flossenabschnittes gegenüber dem propterygialen beweist.

Die letzten metazonalen Nerven entsenden stets wie alle vorhergehenden einen Ast zum Hebe- wie auch Senkmuskel der Bauchflosse. Doch fallen diese Nerven bei vielen der untersuchten Fische durch ihren Verlauf auf. Sie liegen nicht wie alle übrigen Bauchflossennerven descendent in der Richtung der Intercostalnerven, von denen sie entspringen, sondern zum Teil quer, also in einer zur Wirbelsäule senkrecht stehenden Ebene, oder sie verlaufen sogar in der Richtung von hinten-oben nach vorn-unten, ascendent. Am ausgeprägtesten findet sich dies bei *Ceratodus* (Taf. X, Fig. 1). Der letzte Flossennerv beginnt als feines Aestchen vom 32. Intercostalnerve, welcher selbst descendente Lage besitzt, um in ungefähr rechtwinkliger Richtung zu dieser von hinten-oben nach vorn-unten hinabzusteigen. Er und die Aeste von 31 und 30, mit denen er sich verbindet, liegen in ihrem Verlauf hinter dem Ende der Basis der hinteren Gliedmaße, der R. pteryg. des 29. Nerven zweigt sich im Niveau desselben vom R. intercostalis ab.

Aehnlich sind die letzten Nerven bei *Chimaera* angeordnet. Die Aeste von 36 und 37¹⁾ biegen ebenfalls im rechten Winkel nach vorn vom Mutternerve ab (Taf. X, Fig. 4).

Unter den Squaliden kommt dies bald nur beim letzten Nerven vor (50. bei *Heptanchus*, Taf. XI, Fig. 1; 44. bei *Centrina*), bald auch bei einigen der letzten (*Chlamydoselachus* bei 61 u. 62, Taf. XIII, Fig. 1; *Odontaspis* mit quere Verlauf beim 55., ascendentem beim 56., 57. und 58. Nerven). Bei *Spinax* und *Acanthias* (Taf. XI, Fig. 5) verläuft der letzte Nerv fast quer, nicht ascendent.

Unter den Rochen haben die Rajiden ascendente Rr. pterygiales bei den zwei letzten Flossennerven (Taf. IX, Fig. 2). Bei *Pristis* liegt der letzte R. pteryg. in seinem centralen Teil stark descendent, fast längs der Wirbelsäule, biegt aber dann in einen queren Verlauf um (Taf. XV, Fig. 2). Allen übrigen Rochen, in besonders hohem Maße *Trygon* und *Myliobatis*, ist auch in dieser Region stark descendenter Verlauf der Nerven eigen (Taf. XVI, Fig. 2 u. 6).

1) Durch einen Unfall war eine Verletzung des Präparates an dieser Stelle eingetreten, ehe ich dieselbe untersuchte. Nach der Lage und der Dicke der durchschnittenen Nerven glaube ich mit großer Wahrscheinlichkeit annehmen zu können, daß auch der Ast von 37 noch zur Bauchflosse verläuft.

Mit der quer oder nach vorn gerichteten Lage der letzten Flossenäste ist häufig eine Plexusbildung unter denselben verknüpft (Plexus sacralis s. pelicopterygialis posterior). Selten tritt sie auch bei descendentem Verlauf auf (Rhina). Am stärksten ist dieselbe wieder bei *Ceratodus* entwickelt. Gerade so kompliziert gebaut erweist sich dieser mit dem vorderen Teil des Plexus der Bauchflosse (N. collector v. DAVIDOFF) eng zusammenhängende hintere Teil, wie der Plexus der Brustflosse. Auch hier legen sich andere, nicht zur Flosse gehende Nerven dem Plexus an und bilden im hintersten Teil sogar die Hauptmasse desselben (Taf. X, Fig. 1). Ich konnte jedoch durch präparatorische Isolation noch ein Aestchen vom 32. Nerven bis zur Flosse verfolgen. Viel lockerer ist der Plexus sacralis bei den übrigen Fischen gefügt. Bei *Chimaera* vereinigen sich die Aeste vom 34.—37. Spinalnerven zu einem gemeinsamen Nervenstamme, der nur aus diesen besteht und keine accessorischen Elemente besitzt.

Geringer an Zahl der Komponenten, aber von gleichem Bau ist die Plexusbildung bei den meisten Squaliden. Bei *Heptanchus* schließt sich der letzte Nerv völlig dem vorletzten an, und dieser sendet zwar einen Ast zum drittletzten, bleibt aber zum größten Teil selbständig (Taf. XI, Fig. 1). Bei *Chlamydoselachus* findet sich ganz Aehnliches, nur verläuft der letzte R. pteryg. nicht mit dem caudalen, sondern rostralen Ast des vorletzten gemeinschaftlich weiter (Taf. XIII, Fig. 1). Bei *Centrina* verbindet sich ein Ast des letzten Nerven mit dem vorletzten, ein zweiter geht selbständig zur Flosse. Bei *Odontaspis* ist nur der letzte mit dem vorletzten vereinigt, bei *Acanthias* und *Spinax* besteht kein Plexus zwischen den hintersten Beckenflossennerven. Dagegen vereinigen sich bei *Rhina* die 3 letzten Nerven (54.—56.) zu einem gemeinsamen Stamme und ebenso R. pteryg. 49—53 zu einem von jenem isoliert durch die Bauchwand verlaufenden Collector (Taf. XII, Fig. 4).

Bei Rochen ist meist ein Plexus sacralis nicht vorhanden. Nur bei *Raja clavata* fand ich ihn und zwar in sehr eigentümlicher Form.

Fast gleichzeitig fanden ROBIN (1847) und STANNIUS (1849, S. 150) zwischen den ventralen Aesten der Spinalnerven im Schwanz von *Raja* Anastomosen. ROBIN gibt eine sehr detaillierte Schilderung mit Abbildung (Pl. III, Fig 2) derselben. Es verbinden sich sowohl Aeste der Rami dorsales zu einem Längsstamme als auch Aeste der Rami ventrales. Diejenigen Aeste, welche nicht an den Plexusbildungen sich beteiligen, versorgen das elektrische

Schwanzorgan von Raja. Die Aeste des Plexus verlaufen zur Haut und zu den lokomotorischen Muskeln des Schwanzes. „Ces nerfs (Längsstämme) s'étendent depuis la première vertèbre caudale jusqu' à la dernière et fournissent tous les nerfs musculaires et cutanées de la queue (ROBIN, S. 219).

Bei Raja clavata sah ich den Anfangsteil des ventralen Schwanzplexus sich nach vorn verlängern und durch einen Ast mit dem Ramus pterygialis comm. von Nerv 56 in Verbindung treten. Wenn man den Schwanzplexus nicht auflöst, hat es den Anschein, als ob eine große Zahl von Spinalnerven des Schwanzes an der Versorgung der Bauchflosse beteiligt sei. Isoliert man aber die serialen Komponenten dieses Plexus, so stellt sich heraus, daß der Verbindungsast mit Nerv 56 nur ein dünnes Aestchen von Nerv 57 und ein sehr feines Fädchen von 58 enthält, die zur Flosse verlaufen, daß er im übrigen aber aus Aesten von Nerv 56 besteht, welche in die Bahn des Schwanzplexus eintreten, um sich zur Haut und Muskulatur des Schwanzes zu verteilen (Taf. IX, Fig. 2). Bei Raja vomer ist der Plexus sacralis mit dem Schwanzplexus nicht verschmolzen. Aestchen von den drei vordersten Schwanznerven verbinden sich mit dem Ast des letzten Intercostalnerven zum Plexus pelicopterygialis post.

Bei den anderen Rochen ist meist (Torpedo, Myliobatis, Trygon) der letzte Intercostalnerf auch der letzte Flossennerv. Nur bei Rhinobatus liegen die beiden letzten Rr. pterygiales in der Regio caudalis. Der 49. berührt noch mit einem kurzen Anfangsteil das Peritoneum, 50. und 51. dagegen entstammen Caudalnerven, die sich in der Schwanzmuskulatur verästeln (Taf. XIV, Fig. 5).

Bei den Squaliden sind unter den Spinaciden bei Acanthias, Centrina und Spinax, ferner bei den Carchariiden letzter Intercostal- und Flossennerv identisch. Vom 1. Schwanznerven stammt letzterer bei Heptanchus, von den 3 ersten Caudalmetameren zweigen sich noch Beckenflosselemente ab bei Rhina und Odontaspis.

Bei Chimaera haben wir wieder den Fall, daß der letzte Intercostalnerf (sehr wahrscheinlich wenigstens, S. 365 Anm.) den letzten Bauchflossennerven liefert. Bei Ceratodus entspringt der vorletzte Nerv der Beckenflosse vom letzten Intercostalnerfen, aber von Aesten desselben, welche sich hinter der Leibeshöhle in der Schwanzmuskulatur verzweigen. Der letzte Flossennerv entstammt einem reinen Caudalnerfen (Taf. X, Fig. 1 u. 4).

Selten ist es, daß der letzte Bauchflossennerv nicht von einem Schwanznerven oder letzten Intercostalnerfen, sondern einem der

vorhergehenden Rr. ventrales entspringt. Ich sah dies nur bei einem Squaliden, Scymnus, und einem Rochen, Pristis. Bei Scymnus ist es der vorletzte Intercostalnerv (35.), welcher die letzten Aeste zur Flosse entsendet. Es sind zwei getrennte Stämme, welche für sich durch die Bauchwand verlaufen. Der caudale dünnere vereinigt sich kurz vor dem Eintritt in die Flosse mit dem dickeren rostralen und versorgt wie dieser Hebe- und Senkmuskel. Nerv 36 hat keine motorischen Aeste für die Beckenflosse, einige starke Hautäste desselben verzweigen sich jedoch an die Haut des hinteren Flossenrandes.

Bei Pristis liefert der drittletzte Intercostalnerv (52) den letzten Nerven zur Bauchflosse (Taf. XV, Fig. 2). Dieser Ast läuft innerhalb der Leibeshöhle eine Strecke weit rein caudal, indem er die beiden letzten Intercostalnerven innen überkreuzt, und biegt im Niveau des hinteren Afterrandes rechtwinklig in eine medio-laterale Richtung um, durchbohrt die Bauchwand da, wo die Leibeshöhle gerade aufhört, und läuft eine Strecke lang unter der Haut, bis er die Flosse erreicht. Der Abstand zwischen diesem R. pteryg. und dem vorhergehenden ist ein unverhältnismäßig grosser.

Der letzte Ramus pterygialis der Beckenflosse ist fast bei allen Fischen ein wenig, bei vielen erheblich schwächer als die vorhergehenden. Außerdem werden die Abstände der Nervenstämme, welche mit Aesten an der Flosseninnervation beteiligt sind, im allgemeinen geringer, je näher jene dem hinteren Ende der Bauchhöhle liegen (vergl. besonders Myliobatis und Trygon, Taf. XVI, Fig. 6 und 2; Ausnahmen: Pristis, Rhinobatus, Taf. XV, Fig. 2, Taf. XIV, Fig. 5).

Von den erwähnten Merkmalen der hintersten metazonalen Nerven reden manche einer Verschiebung des hinteren Flossenrandes nach vorn, manche einer solchen nach hinten das Wort, andere lassen keinen bestimmten Schluß zu. Der descendente Nervenverlauf, das Fehlen von Plexusverbindungen zwischen den hintersten Nerven und eine Ausdehnung der Innervationszone der Bauchflosse, welche nicht den letzten Intercostalnerven umschließt, sind Anzeichen der caudalwärts gerichteten Verschiebung; der ascendente Verlauf der letzten Nerven, Plexusverbindungen zwischen ihnen und die Beteiligung von Schwanznerven an der Innervation der Flosse sind Merkmale für eine Verschiebung nach vorn. Um zu zeigen, wie sich diese verschiedenen Merkzeichen auf die untersuchten Fische verteilen, gebe ich im folgenden eine Zusammenstellung (— bedeutet das Vorhandensein des betr. Merkmales):

	Verschiebung nach hinten		keine Verschiebung		Verschiebung nach vorn		
	descend. Verlauf kein Plexus sacr.	Intercostal-nerven ohne Rr. pteryg.	querer Verlauf	letzt. Intercostal-nerv zugleich letzter Flossenerv	ascendenter Verlauf	Plexus sacralis	Caudal-nerven mit Rr. pteryg.
Ceratodus					3 Nerven	4 Komponenten	1 Nerv
Chimaera				—	2 "	3 "	
Heptanchus					1 "	2 "	1 "
Chlamydosel.					2 "	2 "	1 "
Acanthias	0		—	—			
Centrina				—	1/2 "	1/2 "	
Scymnus	— 0	1 Nerv					
Spinax	— 0		—	—			
Prionodon	— 0			—			
Zygaena	— 0			—			
Odontaspis					3 "	2 "	3 Nerven
Rhina			—			3 "	3 "
Torpedo	— 0						
Rhinobatus	— 0			—			3 "
Pristis	— 0	2 Nerven					
Raja clavata					2 "	3 "	2 "
Raja vomer					3 "	4 "	3 "
Myliobatis	— 0			—			
Trygon	— 0			—			

Unverkennbar ist in den meisten Fällen das Zusammen-treffen der verschiedenen Merkmale gleichen Charakters und die Aehnlichkeit nahe verwandter Formen auch in der Richtung der Flossenverschiebung. Besonders ausgeprägt ist z. B. bei Rajiden, heptanchen und hexanchen Squaliden, Chimaera, Ceratodus die Verschiebung nach vorn, bei Carchariiden, einigen Spinaciden und den meisten Rochen die Verschiebung nach hinten.

Wie bei der Brustflosse fragt es sich, ob diese Verschiebungen die ganze Hintergliedmaße betreffen, oder ob nur Teile der Flosse selbst wandern.

Für die Verschiebung nach hinten ist in den beiden vorigen Kapiteln der Nachweis erbracht, daß ihr Wanderungen der ganzen Extremität zu Grunde liegen. Für die Verschiebung nach vorn läßt sich eine solche in folgenden Fällen feststellen.

Bei den meisten Fischen ist die Lage der Bauchflossen abhängig von derjenigen der Kloake. Bei Haien und Holocephalen ist diese Beziehung durch die Umwandlung eines Teiles der Bauchflosse zum männlichen Begattungsorgan bedingt. Aber auch bei Knochenfischen, welche kein Mixipterygium (claspers) besitzen, wird diese Lagebeziehung häufig eingehalten. In anderen Fällen trennen sich die Hintergliedmaßen von der Analgegend und

wandern bis zur Bauchmitte, zum Schultergürtel und sogar bis zur Kehlggend (*Uranoscopus*, *Aphradoderus*, *Amblyopsis* u. a.). Nie findet man Bauchflossen in die Schwanzregion sich begeben. Stets liegen sie trotz aller Verschiebungen in der Bauchwand.

Die Aeste der Caudalnerven, welche bei manchen Palaeichthyern die Extremität innervieren, müssen deshalb zu einer Zeit die Versorgung der Flosse übernommen haben, als jene Metameren nicht zum Schwanz, sondern zum Rumpf gehörten. Die Bauchhöhle hat eine sekundäre Verkürzung gefunden, und dadurch sind die letzten Segmente in die Schwanzregion übergegangen. Der Beckengürtel machte, wie stets, die Verschiebung der Kloake mit. Die Nerven der Flosse bezeugen aber noch die metamere, rostral gerichtete Umbildung. Auch die „postanaln Muskelnknospen“ DOHRN'S (S. 172 bei *Pristiurus*) sind, wie P. MAYER nachgewiesen hat (1886, S. 240), ähnliche, für die Beckenflosse bestimmte Muskelanlagen. Damit werden die Schlußfolgerungen auf die ursprünglich paarige Anlage der unpaaren Flosse, für welche DOHRN sie bestimmt glaubte, hinfällig.

Eine Verkürzung der Leibeshöhle hat bereits GEGENBAUR (1868, S. 409, 417) durch den Vergleich der Rippen mit den unteren Schwanzwirbelfortsätzen hauptsächlich bei Ganoiden, aber auch bei Squaliden (*Cestracion*) nachgewiesen. In der Ontogenese der Selachier fand KOWALEWSKY (1877, S. 194) einen postanaln Kanal, wie er ähnlich von ihm und anderen (GOETTE, OWSJANNIKOW und WAGNER, BALFOUR u. a.) bei *Amphioxus*, Ganoiden, Knochenfischen und höheren Wirbeltieren beschrieben worden ist, welcher bis zum Ende der embryonalen Schwanzknospe verläuft, um dort in den Kanal des Nervenrohres zu münden. Dieser postanale Darmabschnitt wird jetzt meist (HERTWIG, Lehrbuch d. Entw.-Gesch., S. 282, 5. Aufl.) als eine sekundäre Verlängerung gedeutet¹), welche durch den Zusammenhang des *Canalis neurentericus* mit dem Darm und die in diese Zone fallende Entwicklung der Schwanzknospe bedingt ist. Es ist aber daran zu erinnern, daß schon BALFOUR, welcher dieser Erklärung selbst zwar den Vorzug gab, doch die Möglichkeit zu recht bestehen ließ, daß man aus dem nachträglichen Verlust dieses postanaln Darmabschnittes schließen könne, „that in the adult the alimentary canal once extended much farther back than at present“ (1874, S. 96 ges. Schriften). In Hinsicht auf die erwähnte Arbeit GEGENBAUR'S und meine hier mitgeteilten Befunde ist eine ver-

1) Auf DOHRN'S bekannte Deutung der Entstehung des Anus aus zwei Kiemenspalten brauche ich hier nicht einzugehen.

mittelnde Stellung bei der Deutung der embryologischen That-
sachen am Platze, indem wohl ein Teil dieses Darmabschnittes
sekundären Prozessen zugeschrieben werden mag, ein Teil aber auf
Rechnung eines einst weiter nach hinten an der Wirbelsäule reichen-
den Leibeshöhlenabschnittes gesetzt werden muß.

Außerdem liefert Chimaera die deutlichsten Hinweise auf Ver-
schiebungen der ganzen Hintergliedmaße und auch der Leibeshöhle
im Sinne der Vorwanderung. v. DAVIDOFF hat auf eine Spaltung
der Intercostalnerven in zwei Hauptäste aufmerksam gemacht.
Ich nenne sie den vorderen und hinteren Teilast (R. ant. u. post.).
Jeder vordere von beiden Aesten verbindet sich mit dem hinteren des
vorhergehenden. In diesen neu gebildeten Nervenstämmen bildet
je ein Ramus posterior den vorderen Komponenten, der
Ramus anterior den hinteren Komponenten (Taf. X, Fig. 4).
Bei meinem Exemplar liegt die Spaltungstelle in der Nachbarschaft
der Wirbelsäule, bei manchen verdeckt durch die innen von ihr
liegenden Teile der Rumpfmuskulatur. Weiter ventral machen dann
die Nerven ganz den Eindruck rein metamerer Intercostalnerven
wie bei den anderen Wirbeltieren, und erst die Präparation der
vertebralen Portion läßt die eigentümliche Anordnung erkennen.
Die beiden zu einem Nervenstamm verbundenen Aeste verschiedener
serialer Nerven sind stets leicht mit dem Messer zu trennen, so
daß die Feststellung, welcher der Komponenten diesem, welcher
jenem Metamer angehört, nicht schwer fällt. v. DAVIDOFF sucht
die Erklärung dieses ganz eigenartigen, den Holocephalen durch-
aus eigentümlichen Verhaltens, das ohne Parallele bei anderen
Fischen oder höheren Wirbeltieren meines Wissens ist, in dem
Fehlen der Plexusstämme zwischen den Flossennerven innerhalb der
Beckenflossenmuskulatur selbst (Längsstämme, 1879, S. 484), welche
alle Selachier besitzen und die bei Holocephalen durch die intra-
abdominalen Verbindungen ersetzt werden sollen. Ich kann diese
Idee nicht für begründet halten. Einmal lege ich den „Längs-
stämmen“ der Beckenflossennerven nicht die Bedeutung wie
v. DAVIDOFF bei. Nach meinen Erfahrungen über die Nerven der
Brustflosse, wo dieselben meist noch fehlen und erst bei einigen
Squaliden in ihrer Genese zu verfolgen sind (Laemargus), halte
ich sie für durchaus sekundäre Gebilde. Außerdem bildet nicht, wie
v. DAVIDOFF angiebt, Nerv 22—32 die Ansaе, sondern der 17. ist be-
reits dabei beteiligt, und erst mit dem 35. Spinalnerven hören sie auf. Sie
decken sich nicht mit dem augenblicklichen Gebiet der Beckenflosse.

Dies wird noch klarer, wenn man die Entstehung der Ansaе ver-
folgt. Die Spaltung der Nerven beginnt bei Chimaera wie bei allen

Selachiern mit dem ersten Spinalnerven: von dem Intercostalnerve (oder entsprechenden R. cervicalis) spaltet sich der R. pterygialis ab. Die beiden Spaltprodukte sind anfangs ungleich stark zu Ungunsten des Ramus intercostalis, dessen Hauptstamm die Mehrzahl seiner Nervenfasern an die Brustflosse abgiebt. Gegen das hintere Ende der Brustflosse zu werden die pterygialen Elemente etwas dünner, und beim 15. Nerven ist schon das Mißverhältnis in der Dicke der beiden Aeste fast ganz aufgehoben. Die folgenden Nerven, der 16. und 17., besitzen ebenfalls noch rostral sich abzweigende dünne Nervenäste, welche aber keine pterygialen Elemente mehr enthalten, sondern nur jene Hautäste entsenden, welche den Rr. cutanei der Flossennerven homodynam sind (S. 313). Beim folgenden Nerven, dem 17., verschmilzt zum erstenmal der vordere Teilast mit dem hinteren des vorhergehenden (des 16.) Nerven, und von jetzt ab erhalten sich diese Beziehungen konstant bis zum 35. Spinalnerven. Erst die letzten beiden Intercostalnerve sind wieder selbständig. Auch im feineren Bau wird die Vereinigung erst successive eine stärkere. Die ersten Rr. pterygiales der Beckenflosse entstammen lediglich dem vorderen Komponenten des scheinbar einheitlichen Nervenstammes (also dem hinteren Teilaste des betreffenden Spinalnerven, dem Ramus posterior des 19., 20., 21., 22. und 23. Nerven). Von Nerv 24 an giebt dagegen der vordere und der hintere Komponente Elemente an die Beckenflosse.

Dadurch, daß die Intercostalnerve mit geteilten ventralen Aesten allmählich nach dem vorderen Rumpfgelände zu in solche übergehen, bei welchen die Spaltung zum Teil zwar stärker ist, aber nicht zu sekundären Vereinigungen der Spaltungsprodukte geführt hat und an Nervenverteilungen erinnert, die auch bei anderen Fischen in geringerem Grade vorkommen, ist eine Erklärung ermöglicht. Die vorderen Teiläste der Spinalnerve sind durch ihre Beziehungen zum Schultergürtel oder zur Brustflosse rostralwärts gezogen worden, bei Chimaera in um so höherem Maße als bei Selachiern, da hier der Schultergürtel weit nach vorn gerückt ist (s. S. 297). Andererseits sind die hinteren Teiläste zum Teil durch die Verbindung mit in ursprünglicherer Lage verharrenden Teilen des Rumpfmuskels (Portio lateralis, WICKSTRÖM, 1897), zum Teil und in höherem Maße durch ihre Beziehungen zur Beckenflosse nach hinten (caudal) verlagert. Daraus, daß die einander entgegengesetzte Richtung in der Lage der Teiläste jedes Nerven bei Chimaera fast bis ans Ende der Leibeshöhle reicht, schließe ich auf eine weit hochgradigere Umgestaltung der Bauchmuskulatur im Sinne einer Verschiebung der Myomeren nach vorn als sie bei

Selachiern beobachtet wird. Im Detail wird diese erst noch durch die Innervation der Interseptalmuskeln erwiesen werden müssen.

Die Beckenflosse steht in ihrem rostralen Innervationsbereich nur mit dem hinteren Ast eines jeden serialen Intercostalnerve, also mit dem vorderen Komponenten der sekundären Nervenstämmen, in Verbindung. Das entspricht der ursprünglichen Wanderung nach hinten, für welche auch der Plexus lumbalis zeugt. Weiter hinten beteiligen sich aber gerade so starke Aeste des vorderen Astes eines jeden serialen Spinalnerven, d. h. des hinteren Komponenten des Sekundärstammes, an ihrer Versorgung. Da dieser Ast seine Lage einer Vorwanderung von Bauchmuskelementen verdankt, muß auch die Beckenflosse vorgewandert sein, um in sein Endgebiet zu gelangen¹⁾. Die Kanäle im Beckengürtel haben sich deshalb wahrscheinlich in den Fällen nachträglich gespalten, wo 2 dorsale und 2 ventrale existieren, indem hintere Aeste sich vom Plexus lumbalis und von den Hauptkanälen losgelöst haben.

Eine sekundäre Wanderung der ganzen Hintergliedmaße nach vorn ist in allen Fällen erfolgt, bei welchen Verschiebungen in in dieser Richtung aus den Befunden bei den letzten metazonalen Nerven erschließbar sind (S. 369). Nur bei *Centrina* finde ich keine direkten Anzeichen derselben. Da aber DOHRN und MAYER bei *Pristiurus* postanale Myotomknospen gefunden haben, ist auch bei Spinaciden eine solche manchmal eingetreten. Niemals erreicht die Verschiebung der Bauchflosse nach vorn die Grenze, welche durch den Anfang des Plexus lumbalis als Etappe auf der Wanderung derselben nach hinten noch erhalten ist. Die caudalwärts

1) Daß die Sägeplatte nie anders als an der Beckenplatte gelegen hat, beweist die Innervation ihrer Muskulatur. Außer den Aesten der letzten, durch die vordersten Kanäle verlaufenden Nerven, welche nach v. DAVIDOFF (S. 482 und Taf. XXXI, Fig. 30) dieselbe versorgen, fand ich in den feinen Plexus, welcher auf dem Sägeplattenmuskel liegt und Aeste in ihn entsendet, auch Nervenfädchen von den vordersten Bauchflossennerven eintreten (bis zum 19. Nerven). Diese verlaufen im Collector und lösen sich erst am Sägeplattenmuskel von ihm ab (Taf. X, Fig. 4). Es kann die Sägeplatte daher nicht eine von der Beckenplatte unabhängige Lage besessen haben; denn stets hat sie die Wanderungen nachweislich mitgemacht. Dies ist nicht ohne Interesse gegenüber der etwas abenteuerlichen, von ihrem Autor selbst auch nur als „wild theory“ bezeichneten Ansicht, die Sägeplatte sei das Rudiment einer dritten paarigen Extremität, die ursprünglich zwischen Vorder- und Hintergliedmaße gelegen habe (T. JEFFERY PARKER, 1886).

gerichtete Wanderung ist der primäre, die rostralwärts gerichtete ein sekundärer Prozeß.

Daß nicht immer der letztere im Flusse ist, beweist besonders der Befund bei Torpedo, welcher sowohl am vorderen wie hinteren Rand der Innervationszone als auch am Beckengürtel nur eine caudal gerichtete Verschiebung über zwei Metameren hin beim Vergleich ausgewachsener Tiere mit Embryonen ergibt (S. 331, Textfig. 1 und S. 375 Anm.). Die descendente Lage der Nerven, besonders bei Trygon und Myliobatis, könnte auch nicht bestehen, wenn eine Vorwanderung im Flusse wäre. Andererseits würden in letzterem Fall Plexusbildungen der letzten Flossennerven zu erwarten sein. Deshalb scheint mir bei der Mehrzahl der von mir untersuchten Spinaciden, bei Carchariiden und den Rochen (außer den Raja-Arten) die Hintergliedmaße teils noch in lebhafter Bewegung nach hinten begriffen zu sein, teils sich in einem Ruhestadium, nicht aber in Vorwanderung zu befinden (S. 369).

Ob bei der Beckenflosse sich auch Verschiebungen innerhalb der eigentlichen Flosse mit denen der ganzen Gliedmaße, wie bei der Brustflosse, kombinieren, kann erst entschieden werden, wenn bekannt ist, welcher Art die Umgestaltungen im Flossengebiet sind. Daß überhaupt solche vorgekommen sind, ist nach dem, was von der Brustflosse bekannt ist, anzunehmen, aber auch schon erwiesen durch v. DAVIDOFF, welcher, wie erwähnt, bei Squaliden alle Flossennerven zu Längsstämmen verbunden fand. Von diesen gehen erst die Aestchen zu den Muskeln der Flosse aus. Solche „Längsstämme“ sind in der Brustflosse der primitiven Squalidenfamilien (Notidaniden) nicht vorhanden. Bei höheren (Laemargus) sind sie im Entstehen begriffen; doch fand ich sie nie in einer Ausbildung, welche der von v. DAVIDOFF geschilderten und abgebildeten nahekommt. Es ist demnach unzweifelhaft die Umgestaltung der Bauchflossenmuskulatur eine erheblichere als die der Brustflossenmuskeln. Dies mahnt auch zur Vorsicht in der Beurteilung des Ursprunges der oberflächlichen Muskelschichten von der Rumpfwand bei ersterer. Wenn auch ein solcher an sich als primitiv gelten kann (S. 310), so braucht er bei der Bauchflosse doch nicht primitiv zu sein (vergl. dagegen MOLLIER, 1893, S. 64).

Bei Ceratodus ist zwar eine ursprüngliche Trennung des Plexus lumbo-sacralis in einen vorderen und hinteren Teil, wie bei der Vordergliedmaße, nicht nachgewiesen. Die große Uebereinstimmung beider Extremitäten bestimmt mich aber in diesem Fall, bei der Bauchflosse auch eine geringe sekundäre Verschmälerung der Basis anzunehmen.

Nachträgliche Anm. zu S. 332: Bei einem 13 mm langen Torpedoembryo (der hiesigen anatomischen Sammlung gehörige Serie) war der letzte omopterygiale Nerv ein Ast eines Spinalnerven, dessen ventrale Wurzel die 30. in der Gesamtreihe war. Der folgende Nerv (31.) entsandte den ersten pelicopterygialen Nerven. Die Uebereinstimmung mit meinen Befunden an ausgewachsenen Tieren ist jedoch nur eine scheinbare, da selbstverständlich die vordersten ventralen Wurzeln spino-occipitaler Natur sind. Da die Craniovertebralgrenze noch nicht ausgebildet war, fehlte das Hauptmerkmal zur Bestimmung der Zahl der dem Schädelbereich assimilierten Spinalnerven. Erst zu der 5. ventralen Wurzel gehörte ein kleines Spinalganglion und eine dünne dorsale Wurzel; die vier vordersten besaßen keines von beiden. Angenommen, es ginge keine oder nur eine dorsale Wurzel (bezw. Spinalganglion) in der Weiterentwicklung verloren, so wären die vordersten Nerven bei diesem Embryo x^v , y^v , z^v , 1^v , 2^{vd} u. s. w. gleich zusetzen. Denn inzwischen habe ich selbst bei einem ausgewachsenen Zitterrochen (37 cm Länge) noch eine äußerst feine dorsale Wurzel bei Nerv 2 gefunden (es ist dies eine große Seltenheit, vergl. S. 257).

Jedenfalls liegt bei diesem Embryo die Grenze zwischen den Innervationsbezirken von Brust- und Beckenflosse weiter cranialwärts als bei ausgewachsenen Tieren, wahrscheinlich um drei Metameren (zwischen 27. und 28. Metamer), also um eines mehr als bei dem älteren, von MOLLIER untersuchten Embryo (Stadium C).

Uebrigens existierte vor dem von der ersten nachweisbaren ventralen Wurzel versorgten Myotom noch eines, welches keinen erkennbaren Nerven besaß (w?).

Allgemeiner Teil.

Eine Uebersicht über die Befunde an dem dieser Untersuchung zu Grunde liegenden Material soll die tabellarische Zusammenstellung auf Taf. XVII geben. In dieselbe ist jedoch von denjenigen Species, von welchen mehrere Exemplare untersucht wurden, nur je eines aufgenommen worden. Die Reihenfolge richtet sich nach den verwandtschaftlichen Beziehungen derselben.

Ich trug in die Tabelle mittelst besonderer Zeichen sämtliche ventrale Aeste der Spinalnerven des Rumpfes und des Kopfes [spino-occipitale Nerven]¹⁾ ein und von den Schwanznerven diejenigen, welche Aeste zur Extremität entsenden²⁾. Die Grenzen zwischen diesen drei Kategorien sind durch punktierte horizontale Linien angegeben. Findet man die Grenzlinie nicht zwischen z (dem letzten occipitalen Nerven) und 1, sondern zwischen den

1) In der Nomenklatur habe ich mich an FÜRBRINGER (1895 und 1897 sowie frühere Arbeiten) angeschlossen.

2) Die Reihenbezeichnung in der metameren Folge ist aus den seitlich und in der Mitte angebrachten Maßstäben abzulesen.

vordersten Ziffern angebracht (z. B. bei *Ceratodus*, *Chimaera* u. s. w.), so ist daraus zu entnehmen, daß bei diesen Tieren Wirbelelemente mit dem Schädel nachträglich verschmolzen sind (auximetamerer Schädelanteil) in der Zahl, welche der punktierte Strich nach vorn abgrenzt. Verläuft derselbe mitten durch eines der Zeichen, so deutet dies an, daß ein Ast des betreffenden Nerven zum Schädel der andere zum Rumpf gehört.

Die Zeichen sind so gewählt, daß eine 0 einen Spinalnerven bezeichnet, welcher zu den Extremitäten keine motorischen Aeste entsendet. Solche finden sich meist unter den spino-occipitalen und vordersten Spinalnerven, häufig zwischen den beiden Gliedmaßen und selten unter den letzten Intercostalnerven.

Diejenigen Nerven, welche die Extremitäten versorgen, thun dies fast stets, wie dies CUVIER schon bekannt war, mit zwei Aesten, einem Ramus pterygialis sup. für den Flossenheber und einem Ramus pterygialis inf. für den Flossensenker. Für jeden dieser Aeste habe ich einen • eingeführt und den Punkt, welcher den R. sup. darstellt, auf die linke, den für den R. inf. auf die rechte Seite gesetzt. In dem Falle jedoch, wo ein solcher Ast auf dem Wege zur Extremität einen Knorpelkanal im Schulter- oder Beckengürtel passiert, ist er durch ein × bezeichnet. Der Inhalt eines jeden Knorpelkanales selbst ist durch eine viereckige, geschlossene Klammer umrahmt. In vielen dieser Klammern sitzen zahlreiche Nerven, obere oder untere Aeste oder beide Arten; in vielen befindet sich nur ein Ast. Diese Aeste sind die diazonalen Extremitäten- oder Flossennerven. Rostralwärts von ihnen befinden sich die prozonalen Aeste, caudalwärts die metazonalen Aeste verzeichnet. Sind diazonale Nerven nicht vorhanden, so ist die vordere Grenze der metazonalen Aeste durch eine wagerechte, ausgezogene Linie angegeben (vergl. z. B. *Ceratodus*). Ein liegendes Kreuz ohne Klammer bezeichnet solche Nervenäste, welche in einer offenen Rinne des Knorpels liegen.

Der Innervationsbereich der beiden Gliedmaßen ist durch verschiedenfarbigen Ueberdruck kenntlich gemacht: Rot bezeichnet die vordere, Blau die hintere Extremität.

Bei *Chimaera* ist bei vielen Nerven der Punkt durch eine horizontale weiße Mittellinie unterbrochen, um anzudeuten, daß in eigenartiger Weise jeder Nerv in zwei hintereinander liegende Komponenten zerlegt ist, von denen jede einen R. sup. und inf. besitzt (Taf. X, Fig. 4). Ueberall sonst sind Teilungen der Aeste dadurch gekennzeichnet, daß statt eines großen Zeichens zwei entsprechende kleine gewählt sind.

Die verschiedene relative Dicke der Flossennerven ist durch verschiedene Größe der Punkte in schematischer Weise wiedergegeben.

Ich will zur näheren Gebrauchsanweisung an einem Beispiel (Rhina) der Tafel XVII zeigen, was man von derselben ablesen kann:

Bei Rhina beteiligen sich die beiden spino-occipitalen und beiden vordersten Spinalnerven nicht an der Flosseninnervation. Nerv 3 versorgt mit einem mäßig starken Ast, alle folgenden bis Nerv 27 mit ungefähr gleich starken Aesten die Brustflosse. Alle diese Aeste (Rr. pteryg. communes) besitzen einen R. sup. und inf. Die vordersten 5 und der R. inf. des 6. (Nerv 8) verlaufen durch einen gemeinsamen Kanal des Schultergürtels (Hauptkanal, diazonale Nerven). Nerv 28 und 29 geben ventrale Aeste an die Brustflosse und dorsale ebendorthin, außerdem aber noch sehr feine dorsale an die Beckenflosse. Nerv 30 und 31 entsenden dorsale Aeste an letztere; ventrale Aeste an eine der beiden Gliedmaßen gibt es bei ihnen nicht. Der R. sup. 8 und die Rr. sup. und inf. von 9—29 verlaufen metazonal. Nerv 32—56 versorgen die Beckenflosse mit je einem R. sup. und inf. Davon verläuft R. inf. 35 mit 2 getrennten Aesten durch 2 vordere Löcher des Beckens, Nerv 36—38 mit je einem R. inf. durch 3 weitere, auf jene folgende Löcher. Die Rr. inf. 32—34 liegen pro-, 35—38 dia-, 39—56 metazonal. Von den oberen Aesten liegen der 28.—36. prozonal, der 37. und die folgenden metazonal. Die prozonalen oberen und unteren Aeste sind anfangs fein und nehmen allmählich an Dicke zu. Ast 54 ist ein Ramus ventralis des 1. Caudalnerven.

Benutzt man in dieser Weise die in jeder Kolonne in den Zeichen niedergelegten Nachweise, so hat man eine gedrängte, wenn auch nicht vollständige Uebersicht über die im speciellen Teil in extenso mitgeteilten Befunde. Zugleich erleichtert die Tabelle den Vergleich der verschiedenen Tierformen. Ehe ich versuche, diesen durchzuführen, und ehe ich die Schlußfolgerungen zusammenstelle, welche sich aus demselben ergeben, will ich auf die Gefahr hin, längst und besser Gesagtes zu wiederholen, eine kurze Erläuterung der beim Vergleichen leitenden Prinzipien vorausschicken, soweit meine Befunde unmittelbar dazu Veranlassung geben.

I. Kritische Bewertung der Befunde für allgemeine Schlußfolgerungen.

1. Differenzen der Nerven in ihrer metameren Stellung und in ihrer Lage.

Ueberschaut man in der Tabelle auf Taf. XVII die überaus zahlreichen Varianten in der Versorgung der Brust- und Becken-

flosse durch die Spinalnerven, sieht man, wie die Lage dieser zum Schulter- und Beckengürtel und wie die Beteiligung der aus dem Schädel-, der Rumpf- oder Schwanzwirbelsäule entspringenden Nerven an der Flosseninnervation schwankt, wie das Vorkommen und die Zahl der frei zwischen den Flossen gelegenen Aeste sich ändern, so lassen sich wohl durch keine Tierklasse besser als durch die niedrig organisierten Fische diejenigen Annahmen widerlegen¹⁾, welche durch Veränderungen im Centralnervensystem (Inter- und Exkolation, Inter- und Expolation von Segmenten, v. JHERING, 1878) die metameren Verschiedenheiten peripher gelegener Organe erklären wollen. Man wird sich nur schwer eine Vorstellung davon machen können, wie zahlreich und kompliziert die Einfügungen und Ausschaltungen von Metameren sein müßten, welche dies vielgestaltige Bild erklären könnten. Wenn man vollends daran denkt, daß die Flossen der Paläichthyer den lebhaftesten Anpassungsprozessen unterliegen, da sie bei den einen als Verbreiterungen des Rumpfes wellenförmige Schwimmbewegungen vollführen, die in ihren einzelnen Phasen mit dem Vogelflug verglichen worden sind (Brustflosse der Rochen, MAREY, 1893), bei den anderen durch auf- und niedergehende Flatterschläge das Wasser durchteilen (Brustflosse der Meeradler, Myliobatiden, JÄCKEL 1894), bald mehr an der Steuerung als an der Fortbewegung des Körpers sich beteiligen (Brustflosse der Squaliden, P. MAYER, 1886), bald zu „Lauffingern“ sich ausbilden, mit welchen der Fisch auf dem Meeresboden sich fortzubewegen vermag (Bauchflosse der Rajiden, JÄCKEL, 1894), oder aber Träger sekundärer Fortpflanzungsorgane sind (Mixipterygium der Beckenflosse) — so ist die ungemaine Veränderlichkeit des Nervenbefundes nicht mehr so auffallend, und ihre Ursache naturgemäß in den Umwandlungen der Flossen selbst, in peripheren Umgestaltungen zu suchen, welche den häufigen Funktionswechsel begleiten müssen. Aber trotzdem sehen wir in dem Nervensystem einen willkommenen Zeugen von Zuständen der Extremitäten, welche in ihrer Geschichte weit zurückliegen und von denen nur jenes kraft seines konservativen Charakters Spuren bewahrt.

Genauere Auskunft über die Veränderungen der Muskulatur erhalten wir in erster Linie durch die metamerische Umbildung des Nervensystems. Die Grundlage derjenigen Unter-

1) FÜRBRINGER (1879, S. 347—349) hat deshalb schon gegen v. JHERING die Nervenverhältnisse bei Rochen und Squaliden herangezogen.

suchungsmethode, welche dieser nachgeht und von ihr aus Rückschlüsse auf ganz bestimmte Umgestaltungen der Muskeln macht, ist die Ueberzeugung von der festen und unlösbaren Verbindung jeder Muskelfaser mit dem ihr seit jeher angehörenden Spinalnervenast. Es scheint mir von der weitaus größten Mehrzahl der Autoren gerade so gut zugegeben zu werden, daß unter normalen Verhältnissen weder Muskeln ihren Verband mit ihrem Nerven lösen und zu anderen Aesten Beziehungen eingehen können, wie auch, daß aus ein und demselben Wirbelsäulenmetamer immer ein und derselbe Spinalnerv herauskommt. Die Wucht eines gewaltigen Thatsachenmaterials (das von ROSENBERG, GEGENBAUR, besonders von FÜRBRINGER, von RUGE u. v. A. herbeigeschafft worden ist) steht hinter dieser Anschauung. Die Streitigkeiten über diese Frage drehen sich mehr darum, wie dieser feste Verband zu erklären sei. Auf diese will ich nicht eingehen und nur erwähnen, daß selbst HIS' Annahme einer „prästabilierten Harmonie“ in der Ueberzeugung wurzeln muß, daß eine harmonische Einheit von Muskel und Nerv von jeher vorhanden (prästabiliert) sei.

Die metamerischen Umbildungen gehen allmählich vor sich. In den Grenzgebieten der progressiven (vom Kopf zum Schwanz) oder retrograden (vom Schwanz zum Kopf fortschreitenden) Umbildung äußert sich dies, wie längst bekannt (FÜRBRINGER, RUGE u. a. m.), am deutlichsten. Auch an meinem Material läßt sich dies überzeugend darthun. Die Dicke der Nerven nimmt oft in allmählicher Abstufung bis zum völligen Verschwinden ab. Man sieht dies auf Taf. XVII sowohl am vorderen wie hinteren Ende des Innervationsbezirkes von Brust- und Bauchflosse, am schönsten ausgeprägt bei Squaliden am Vorderrand letzterer und bei Ceratodus sowohl am vorderen wie hinteren Rande beider Flossen. Der Ramus sup. und inf. der bezüglichen Spinalnerven verhalten sich dabei nicht immer gleichmäßig, und daraus resultieren manchmal noch feinere Uebergänge, indem zunächst nur Teiläste der Grenznerve verschwinden. Dafür bietet die Tabelle Beispiele in Scymnus, wo beim 13. Spinalnerven nur der R. inf., in Rhinobatus, wo beim 33. Spinalnerven nur der R. sup. vorhanden ist, u. a. m. Bei Rhina fehlen sogar bei 4 Nerven (28.—31.) die Rr. inf. der Beckenflosse. Oder andere Abweichungen von der gewöhnlichen Regel finden sich beim Grenznerve; so eine Spaltung in zwei verschieden dicke Aeste, von denen jeder sich wie ein ausgebildeter R. pteryg. comm. verhält und R. sup. und inf. besitzt (Scymnus 35. Nerv). Manchmal sind die motorischen Bestandteile des Grenznerve an der Innervation der Flosse nicht beteiligt, dagegen wohl die sensiblen Elemente.

Bei *Spinax* versorgt der 11. Nerv, obgleich er die Brustflossensmuskulatur nicht innerviert, doch die Haut der Vordergliedmaße, speciell diejenige der Achselhöhle und des hinteren Randes der Flosse (specieller Teil, S. 313), bei *Scymnus* der 36. in analoger Weise die Bauchflosse. Beim Vergleich individueller und antimerer Variationen verschiedenalteriger, embryonaler und ausgebildeter Formen derselben Species findet man, daß die metameren Beziehungen am Anfang oder Ende des Innervationsgebietes manchmal um Teile eines Segmentes, manchmal um ein Ganzes oder sogar um mehr schwanken. Belege dafür findet man in den Tabellen des speciellen Teiles (S. 253, 274, 280, 313, 331 Textfigur 1). Im letzteren Fall (*Torpedo*: Embryonen und ausgewachsene Tiere) stieg die Differenz bis zu zwei Spinalnerven, dem Maximum, das mir vor Augen kam (vielleicht bis zu dreien, s. S. 375 Anm.).

Außer den verschiedenen Graden der metamerischen Umbildung kommen auch Lageveränderungen der Extremitätennerven zahlreich zur Beobachtung. Diese lassen wie jene Schlüsse auf periphere Verschiebungen zu, sind aber von geringerer Konstanz und Wichtigkeit. Sie betreffen einmal die ventralen Aeste der Spinalnerven (Rr. intercostales, cervicales), von welchen die Flossennerven entspringen. Bei allen untersuchten Fischen verlaufen diese schräg von vorn-dorsal nach hinten-ventral. Nur die letzten Rumpf- und ersten Schwanznerven machen davon eine Ausnahme (Tabelle S. 369), sowie die vordersten Intercostalnerven bei *Ceratodus* und *Chimaera* (Taf. X). Die Schrägstellung ist verschieden stark ausgeprägt in den verschiedenen Regionen des Körpers, und infolgedessen sind die Abstände zwischen den Nerven nicht immer gleich. Besonders starke Schrägstellungen finden sich bei der Beckenflosse der Rochen (*Trygon*, *Myliobatis*, Taf. XVI) und daher auch besonders unregelmäßige Zwischenräume, namentlich zwischen dem letzten der Brust- und dem ersten der Beckenflosse pflichtigen Nerven. Bei höheren Haien (*Carchariiden*: *Zygaena*; Rochen) finden sich oft zahlreiche Anastomosen benachbarter Intercostalnerven, welche die Stämme auf kürzere oder längere Strecken vereinigen (Taf. XIII, Fig. 3 zwischen 32 und 33). Im Grenzgebiet einer Flosse kann man manchmal aus der Lage des Intercostalnerven vermuten, ob er bereits einen Ast zur Flosse entsendet oder nicht, wenn nämlich zwischen erstem Flossennerven und letztem Interpterygialnerven ein größerer Zwischenraum als zwischen den anderen existiert (z. B. zwischen 46 und 47 bei *Zygaena*).

Geht man von einer ursprünglich senkrecht zur Wirbelsäule gerichteten Lage der Rr. intercostales aus, so kann man aus der Richtung der Schrägstellung auf die Richtung der Verschiebung der Extremitäten Schlüsse ziehen. Doch ist zu bedenken, daß die Intercostalnerven eine Menge Aeste in die Bauchmuskulatur entsenden, und daß einerseits Verschiebungen in dieser Muskulatur Lageveränderungen der Nerven bedingen können, oder andererseits eine Konstanz derselben eine Lageveränderung verhindern kann, wenn auch andere Faktoren in diesem Sinne wirken. Aus der descendenten Lage der weitaus meisten Intercostalnerven kann man wohl auf eine allgemeine Tendenz der Verschiebung der Extremitäten von vorn nach hinten schließen, aber speciellere Schlüsse lassen sich nicht auf sie gründen.

Die Rr. pteryg. comm., welche als Aeste der Cervical- oder Intercostalnerven zu den Flossen verlaufen, liegen bald in der Richtung ihrer Mutternerven, und zwar gerade so stark, stärker oder weniger descendent, oder aber sie verlaufen quer oder ascendent (vergl. z. B. *Ceratodus*, Taf. X, Fig. 1)¹⁾. Sie teilen sich ihrerseits wieder in zwei Aeste, R. pteryg. sup. und inf., und von diesen können entweder beide oder nur einer oder gar keiner in der Richtung ihrer Lage mit dem Mutternerven übereinstimmen (vergl. meine Dissert. 1892, S. 28). Die Lageveränderungen sind aber so komplizierte, daß man in der Deutung sehr vorsichtig sein muß. Um einen Ausgangspunkt zu gewinnen, verfolgte ich eine große Zahl der Aeste in die Mutternerven hinein, fand aber hier die Lage keineswegs konstant. Manchmal bewegen sich z. B. die Nervenfasern, welche zum R. pteryg. comm. gehören, innerhalb des Perineuriums in einer Spiraltour um den eigentlichen Intercostalnerven herum, oder sie sind auf verschiedene Stellen des Querschnittes in Strängen verteilt.

Von wesentlichem Nutzen für die Erkenntnis der distalen Verschiebungen sind deshalb nur die metamerischen Umgestaltungen der Extremitätennerven bei den verschiedenen untersuchten Tieren. Für manche Fragen wird ihr Umfang und ihre ziffermäßige Ausdehnung schon wichtige Auskunft geben können. Vermehren läßt sich jedoch ihre Beweiskraft, wenn man gleichzeitig bestimmte andere Eigentümlichkeiten der beteiligten Nerven berücksichtigt, die ich in den folgenden Kapiteln bespreche.

1) Wenn man die Lage dieser allein betrachtet, findet man manchmal die vorderen Nerven der Brustflosse bei Squaliden von vorn nach hinten, die hinteren von hinten nach vorn verlaufen (DOHRN, 1884).

2. Plexusbildungen.

Zwischen den Extremitätennerven entstehen bei den untersuchten Fischen an zwei Lokalitäten Nervengeflechte, nämlich an einer mehr proximalen (dem Centralorgan mehr genäherten) und einer mehr distalen (mehr peripherischen) Stelle. Die erstere ist medial (innen) von der Seitenrumpfmuskulatur gelegen¹⁾; es verbinden sich hier die Rr. pteryg. comm. miteinander (Plexus proximalis). Letztere findet sich lateral von der Seitenrumpfmuskulatur auf ihrer Außenfläche und innerhalb des Hebe- und Senkmuskels der Flosse. Es vereinigen sich dort die Rr. pter. sup. untereinander und ebenso die Rr. pter. inf. (Plexus distalis). Nachdem einmal die Teilung in obere und untere Aeste erfolgt ist, bleiben die oberen und unteren Nervengeflechte völlig voneinander getrennt.

Außerdem bilden sich Plexusverbindungen zwischen den ventralen Endästen der Spinalnerven, welche nicht zur Extremität verlaufen. Sie tauchen zwischen den Rr. cervicales des Plexus cervicalis und zwischen den Intercostalnerven im ganzen ventralen Teil des Rumpfmuskels (M. obliquus und rectus, MAURER, 1891) auf.

V. DAVIDOFF hat von dem distalen Plexus der Extremitätennerven einen Teil, die „Längsstämme“, gefunden, d. h. Vereinigungen aller Rr. pteryg. inf. und sup. je zu einheitlichen Nervenstämmen, welche unmittelbar auf dem Metapterygium der Beckenflosse oder, durch eine Muskelschicht davon getrennt, über ihm liegen und in der Richtung der Längsausdehnung dieses Knorpels verlaufen. Von ihnen gehen erst die Aestchen aus, welche sich zwischen und schließlich in die Muskelfasern begeben. Bei der Brustflosse sind diese „Längsstämme“ entweder gar nicht vorhanden oder sie sind im Entstehen begriffen. Die Genese ist folgende. Die feinen Verzweigungen der Extremitätennerven sind innerhalb der Muskulatur der Flosse zu einem äußerst engmaschigen Netz verflochten. Die einzelnen Muskelfascikel, die Mm. radiales, des Hebe- und Senkmuskels, welche einigermaßen, aber durchaus nicht exakt, der Richtung und Zahl der Knorpelradialen des Flossenskelettes entsprechen (Taf. XII, Fig. 1), werden von den Fasern dieses Netzes teils in den verschiedensten Richtungen durchbohrt, teils liegen die Nervenäste zwischen ihnen. In diesen Netzen

1) Mit wenigen Ausnahmen. Zu diesen gehört der R. pteryg. des 13. Nerven bei *Scymnus* und des 21. Nerven bei *Odontaspis*, welche an der Außenseite des Bauchmuskels liegen.

überkreuzen sich die Elemente der einzelnen Metameren ganz außerordentlich. Bezeichnet man die Mm. radiales, vom hintersten (α) beginnend ¹⁾, mit griechischen Buchstaben, so kann man sich die Ausdehnungsgebiete haploneurer Muskelzonen und die Verschränkung mit gleichen Nachbargebieten anschaulich machen, wenn man die Anzahl der von jedem Nerven versorgten Muskeln beachtet und sieht, wie dieselben Buchstaben zum großen Teile in jedem Nervengebiete wiederkehren. In Fig. 1, Taf. XII, reicht z. B.:

Nerv 13	von	$\gamma-\eta$	(5	Mm. radiales)
„ 12	„	$\delta-\theta$	(5	„ „)
„ 11	„	$\zeta-\iota$	(4	„ „)
„ 10	„	$\iota-\lambda$	(3	„ „)
„ 9	„	$\kappa-\mu$	(3	„ „)
				u. s. w.

Es sind das dieselben Plexusverbindungen, welche man bereits bei allen höheren Wirbeltieren bis hinauf zum Menschen gefunden hat (siehe die Arbeiten von FÜRBRINGER, RUGE, MAYS, BOLK, v. BARDELEBEN und FROHSE u. v. a. m.) und welche überall in den Muskeln selbst liegen. Je weiter nun die Endgebiete eines Nerven sich ausdehnen, um so mehr überkreuzen sie sich mit denen der Nachbarnerven. Schließlich liegen Aeste verschiedener Nerven, welche einander entgegengesetzten Verlauf haben, in derselben Richtung. Verschmelzen sie dann und liegen sie nahe der Eintrittsstelle der Rr. pteryg. in die Muskulatur oder noch vor dieser, so haben wir die v. DAVIDOFF'schen „Längsstämme“ vor uns. Sie sind hochgradige Differenzierungen der überall in der Flossenmuskulatur enthaltenen Anastomosen.

v. DAVIDOFF (1883, S. 151) hat versucht, die „Längsstämme“, die ich zu den distalen Plexusbildungen rechne, in einen genetischen Zusammenhang mit dem Plexus zu bringen, welcher bei der Cera-todusflosse am Zwischenstück, dem Basalglied der Stammreihe, sich findet, und mit den Anastomosen der Intercostalnerven bei Chimaera (Taf. X, Fig. 4). Er glaubt, daß erstere erst sekundär in die Flosse hineingerückt seien, nachdem sie ursprünglich mehr proximal gelegen hätten. Es ist das nicht richtig. Die proximalen Geflechte sind vielmehr Bildungen für sich, von denen jedes bei allen untersuchten Fischen ungefähr an derselben Stelle d. h.

1) Diese Bezeichnungsweise ist gewählt, weil die Zählung von dem Stammglied (Metapterygium-Basipterygium) auszugehen hat.

in gleich weitem Abstand von der Wirbelsäule gefunden wird. Ich habe bei jeder Gliedmaße einen vorderen und hinteren unterschieden. Zwischen ihnen liegen meist mehrere oder viele Flossennerven, welche keine proximale Vereinigung eingehen. Nur bei *Ceratodus* stoßen die Geflechte unmittelbar aneinander und sind verschmolzen. Die ursprüngliche Trennung ist an der Vordergliedmaße aber noch an der Art zu erkennen, wie der Plexus die Bauchwand durchsetzt. Dies geschieht an zwei Stellen, einer caudal und einer rostral gelegenen. Durch die erstere begeben sich die ganzen hinteren Aeste des Plexus und nur Aeste eines Teiles der vorderen, durch die letztere dagegen die ganzen vorderen Nerven und nur Aeste eines geringen Teiles der hinteren (Taf. IX, Fig. 1, S. 304). Diese relative Trennung wird auch während des Verlaufes der Nervengeflechte längs des Basalgliedes der Stammreihe des Flossenskelettes aufrecht erhalten. Erst dicht neben der Eintrittsstelle in die Flossenmuskulatur und innerhalb derselben findet die Verschmelzung der proximalen mit den distalen Plexusbildungen statt.

Im Prinzip ganz ähnliche Verschmelzungen der proximalen Nervengeflechte mit den distalen kommen auch bei Elasmobranchiern vor. Denn bei diesen lösen sich die Nervenvereinigungen, welche sich einmal im Rumpfgebiet gebildet haben, nicht etwa, um nochmals aufs neue in der Flosse zur Verschmelzung zu führen. Es geht vielmehr der Plexus proximalis als solcher durch die Bauchwand oder den Extremitätenbogen hindurch und tritt in der Flosse in direkten Verband mit dem distalen Plexus. Bei *Ceratodus* ist die Vereinigung nur eine ausgebreitetere, weil dort alle Flossennerven zu einem einzigen Plexus vereinigt sind, während bei den Haien nur die vordersten und in selteneren Fällen auch einige der hintersten proximale Geflechte bilden. Dem Teil des Plexus, welcher am Basalglied der *Ceratodus*flosse liegt, kommt keine besondere Dignität zu. Er ist nicht dem distalen Plexus zuzurechnen, sondern einem Teil des proximalen. Ferner sind die Ansaer der Intercostalnerven bei *Chimaera* von einer imitatorischen Parhomologie mit den Plexus der Extremitätennerven deshalb von vornherein ausgeschlossen, weil sie ganz unabhängig von diesen entstanden sind. Denn obwohl diese Ansaer bei Nerv 17—24 vorhanden sind, so entsendet doch entweder gar keiner ihrer serialen Komponenten oder nur einer Aeste zur Beckenflosse (Taf. X, Fig. 4). Diese Flossennerven selbst bilden dagegen einen proximalen Plexus lumbalis, der aber weit distal-

wärts von den betreffenden Nervenschlingen entfernt liegt (siehe Figur). Wären die distalen Geflechte bei Haien parhomolog den in der Nähe der Wirbelsäule gelegenen Ansaer der Chimaera, so müßten diese Nervenverschlingungen durch den proximalen Plexus lumbalis hindurchgewandert sein, ohne ihn zu zerstören¹⁾.

Ob die distalen oder proximalen Plexusbildungen die älteren sind, läßt sich nur mutmaßen, da ich keinen Fisch fand, bei welchem nur die einen oder anderen vorhanden gewesen wären. In der Ontogenese legen sich die distalen früher an als die proximalen (MOLLIER: die ersteren entstehen durch Verschmelzung der Muskelknospen in ihren basalen Teilen, ehe der Extremitätengürtel angelegt ist. Erst dann vereinigen sich aber die letzteren völlig; 1893, S. 36). Da ferner die distalen Geflechte der Haie an Zahl der an ihnen beteiligten Nerven und an Innigkeit des Verbandes die proximalen bei weitem übertreffen, ist es wahrscheinlich, daß sie die älteren sind. Jedenfalls wandern die Nervenverbindungen nicht, wie v. DAVIDOFF wollte, in proximo-distaler Richtung in der Weise, daß dort, wo sie einst lagen, später die Aeste wieder getrennt verlaufen, und daß Verbindung und Wiederauflösung an derselben Partie des Nerven aufeinander folgen, sondern die innige und allgemeine Nervenverbindung ist distal schon allgemein vorhanden, an sie schließt sich die proximale Vereinigung da, wo sie stattgefunden hat (Plexus omo- und pelico-pterygialis ant. und post.) an, und wird auch sie eine allgemeine (Ceratodus), so kommt es zu einer kontinuierlichen proximalen und distalen Plexusbildung, welche teils im Rumpfbereich, teils zwischen Rumpfmuskeln und Extremität, teils in letzterer liegt.

An einen Ausbildungszustand wie den letzteren knüpfen die Extremitätenplexus höherer Wirbeltiere an [Plexus brachialis, lumbalis, sacralis, vergl. die Arbeiten von FÜRBRINGER, ROSENBERG, SOLGER, RUGE, PATERSON²⁾, EISLER, BOLK u. v. a.]. Dieselben

1) Ich rechne die Ansaer der Intercostalnerven bei Chimaera zu den Plexus der ventralen Aeste der Intercostalnerven der Haie und komme bei diesen auf sie zurück (vergl. S. 372).

2) Da bei den Fischen allenthalben die Extremitätennerven als Seitenäste wohl ausgebildeter Intercostalnerven auftreten, beweisen sie gerade gegen PATERSON [nicht umgekehrt, wie dieser Autor meint (1887, S. 630)], daß die Elemente der Extremitätenplexus nicht ganzen Intercostalnerven, sondern nur Teilen von solchen entsprechen.

sind zum größten Teil den Plexus proximales der Haie vergleichbar; die ursprüngliche Grenze der distalen Plexus ist aber verwischt und ohne specielle, diesem Zweck gewidmete Durcharbeitung des Materials nicht sicher aufzufinden.

Ihrer Lage nach sind die Plexus pterygiales der Vorder- und Hintergliedmaße stets durch einen Zwischenraum voneinander getrennt und sehr voneinander verschieden. Die ersteren liegen in der Nähe der Wirbelsäule und des Schädels, die letzteren nicht weit von der Bauchmittellinie entfernt. Bei Holocephalen, Sela-chiern und besonders bei *Ceratodus* ist das deutlich ausgeprägt (Taf. X, Fig. 1, 4, Taf. XI, Fig. 5, Taf. XV, Fig. 2).

Auch die Plexusverbindungen der ventralen Aeste der Intercostalnerven sind höchstwahrscheinlich älter als die Geflechte der Extremitätennerven. Denn sie sind im ventralen Bauchmuskel bei Myxinoiden und Petromyzonten von WIKSTRÖM (1897) gefunden worden. Der Plexus cervicalis ist, wenn auch nicht bei Myxinoiden, so doch bei Petromyzonten vorhanden (FÜRBRINGER, 1897). Es sind aber keine Thatsachen bekannt, daß diese Tiere einst Extremitäten besessen und später verloren hätten.

Bei Gnathostomen wird die Verflechtung der ventralen Aeste der Intercostalnerven eine sehr hochgradige. Bei *Hexanchus* z. B. versorgt, wenn ich die auf den Schultergürtel folgenden Inter-septalmuskeln mit I, II, III u. s. w. bezeichne,

Nerv	5	die Muskeln	I—IV,
„	6	„	I—VII,
„	7	„	I—VIII,
„	8	„	II—IX,
„	9	„	II—XI,
„	10	„	III—X,
„	11	„	IV—XII
		u. s. w.	(vgl. S. 293).

Die scheinbar einheitlichen „Myomeren“ des ventralen Teiles des Rumpfmuskels sind also keineswegs primitive, haploneure Muskelverbände, wie sie nach WIKSTRÖM weiter dorsal in der paraxonischen Muskulatur sich erhalten haben. Das Vorkommen und die stattliche Entfaltung der Inscriptiones tendineae (Mykom-mata) kann daran nichts ändern. Man findet auch, daß dieselben gegen die Zwischensehnen der seitlichen Rumpfmuskulatur etwas verschoben sind und in ihrer Zahl nicht mit ihnen überein-

stimmen, ähnlich wie dies MAURER (1891) für Amphibien (namentlich Siredon) beschrieben hat. Sicherer als dies beweist der Nervenbefund, daß die Inscriptiones tendineae auch dann scheinbar unverändert sich wiederherstellen können, wenn der mono-metamere Aufbau der Muskulatur längst verloren gegangen ist. Finden sich in einem durch regelmäßige Myokommata eingeteilten Muskel wie der Halsmuskulatur (FÜRBRINGER, 1897) und dem ventralen Rumpfmuskel der Haie zwischen zwei aufeinander folgenden Sehnen polyneure Muskelbündel (pseudometamere Muskeln), so darf man in dem Vorkommen von Inscriptiones tendineae schlechthin nicht mehr den Ausdruck einer primitiven Anordnung der Muskulatur erblicken. Speziell für die Bauchmuskulatur auch der höheren Wirbeltiere ist es auf Grund dieser Befunde bei den niedrig stehenden Selachiern, von denen jene ableitbar ist, im höchsten Grade wahrscheinlich, daß dort ebenfalls polyneure Muskeln auch in anscheinend intakten oder wenig veränderten Interseptalverbänden vorliegen¹⁾.

Bei Chimaera kommen zu diesen Plexus der ventralen Aeste der Intercostalnerven noch die in der Nähe der Wirbelsäule gelegenen Anastomosen hinzu. Die Stämme der Intercostalnerven teilen sich in zwei Aeste, von denen je ein vorderer mit je einem hinteren des vorhergehenden Nerven verschmilzt (Taf. X, Fig. 4). Ich möchte diese Spaltung der Intercostalnerven auf eine cranial gerichtete Verschiebung besonders beträchtlicher Natur im ventralen Rumpfbereich zurückführen, welche mit dem Ausfall einer Anzahl von Segmenten in der procoracoidalen Halsregion begleitet war. Letzterer ist dadurch bezeugt, daß auf den hintersten procoracoidalen Muskel, welcher von Nerv b (2) versorgt wird, als vorderster metacoracoidaler Muskel ein Abkömmling des 11. Metamers folgt (Spezieller Teil, S. 297). Einen so beträchtlichen Verlust von Muskulatur deckten die ventralen Rumpfmuskeln, indem sie nach vorn in die Lücke sich einschoben und ihre Nervenäste (die vorderen Aeste eines jeden Intercostalnerven) mitzogen. Die hinteren Aeste deute ich mir als die primitiveren, welche ihre

1) Die Arbeiten von MAURER, RUGE, SEYDEL u. a. über die geraden und schrägen Bauchmuskeln haben uns bereits Andeutungen dieser metameren Umgestaltungen kennen gelehrt. Doch herrscht bei den genannten Autoren die Ansicht vor, daß die Interseptalmuskeln die ursprüngliche Metamerie fast rein bewahrt hätten (vergl. z. B. SEYDEL, 1891, Schlußwort).

ursprüngliche Lage der Innervation von unverändert metameren (paraxonischen) seitlichen Partien des Rumpfmuskels (WIKSTRÖM) und ihren Beziehungen zur hinteren Extremität (S. 297) verdanken.

Nach dem Vorgang von ROSENBERG, GEGENBAUR, FÜRBRINGER, SOLGER u. A., welche bei höheren Wirbeltieren die Plexusbildungen als Folgen der mannigfachsten Verschiebungen und Veränderungen im Gebiet der zugehörigen Muskulatur angesprochen hatten, erblickt v. DAVIDOFF in dem von ihm entdeckten Plexus lumbalis (Collector) der Paläichthyier einen Beweis für die Wanderung der Hintergliedmaße nach hinten. GEGENBAUR hat sich dazu folgendermaßen geäußert: „In der Wanderung der Gliedmaßen liegt nun ein solches Kausalmoment für die Plexusbildung, und durch v. DAVIDOFF ist deren Entstehung dargethan worden. Es wird uns in der Bildung eines N. collector die erste Stufe gezeigt, an die sich andere anreihen. Wenn wir diese Befunde nur aus stattgehabter Lageveränderung der Hintergliedmaße samt ihrer, eben von jenem Nerven versorgten Muskulatur zu verstehen vermögen, so gilt das auch für die betreffenden Geflechte der höheren Wirbeltiere. Die hier bestehende Weiterbildung ist eine Differenzierung, die sich aus der an der Muskulatur vorgegangenen Differenzierung ableiten läßt“ (1879, S. 525). Die Differenzierungen sind nun besonders an den Nervengeflechten höherer Wirbeltiere studiert worden, aus denen man die Veränderungen in der Extremität selbst, besondere Ausbildung von Teilen derselben, Verschiebungen ihrer Bestandteile gegeneinander als wichtige Faktoren für die Umgestaltung der Plexus kennen lernte (FÜRBRINGER und RUGE).

Gegen die Deutung v. DAVIDOFF's sind außer dem ganz allgemein gehaltenen Einwand BALFOUR's („In any case our knowledge of the nature and origin of nervous plexuses is far too imperfect to found upon their characters such conclusions as those of DAVIDOFF“, S. 662, 1881) direkte Widerlegungen meines Wissens nicht versucht worden. Dagegen haben HASWELL und später DOHRN den Gedanken BALFOUR's aufgegriffen, daß die Plexus, wenn überhaupt von Bedeutung, dann als Zeichen einer sekundären Verkürzung der Flossenbasis zu deuten seien („it may, for instance, be a remnant of the time, when the pelvic fin had a more elongated form that at present“, 1881, S. 662). HASWELL (1882, S. 10, 11) thut dies in einigen Worten, mit welchen er die Anschauung BALFOUR's wiederholt („and as the base of connection of the fin with the body become narrowed, these nerves

would be brought into closer connection with one another“). DOHRN hat, wie er glaubt, „glücklicherweise nachweisen können, daß ganz andere und eben durchaus begreifliche Prozesse zur Plexusbildung führten, nämlich das Einbegreifen von mindestens 10 und sehr häufig aber von ungleich mehr Urwirbelsegmenten und von ihnen herstammender Muskulatur in die Brust- und Beckenflossen. Jeder Urwirbel zog eo ipso den ihn versorgenden Spinalnerven mit in die Flosse hinein, und da die Flossen ursprünglich zwar mit breitester Basis dem Körper aufsitzen, nachher aber an der analwärts gelegenen Cirkumferenz sich ablösen . . ., so ergibt sich eben mit Notwendigkeit, daß die Ansaer und Plexus zustande kommen mußten, um ihre Nerven-elemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossensmuskeln gelangen zu lassen“ (S. 189, 1884). Diese Anschauung hat die Zustimmung einer großen Zahl der Autoren gefunden und ist auch auf die Plexus der höheren Wirbeltiere ausgedehnt worden, wenn auch im einzelnen manche Verschiedenheiten der Auffassung bestehen (WIEDERSHEIM, MOLLIER, EISLER u. v. a.).

Ich bezweifle, daß die BALFOUR(-HASWELL-DOHRN)'sche Erklärungsweise prinzipiell verschieden ist („ganz andere Prozesse“ DOHRN) von der durch GEGENBAUR und seine Schüler geschaffenen. Sie enthält nur ein Moment der letzteren und wendet dies einseitig mit Nichtachtung der übrigen an. Denn eine sekundäre Verschmälerung der Flossenbasis für die Plexusbildung verantwortlich machen, heißt nichts anderes, als Verschiebungen des vorderen und des hinteren Randes der Flosse oder nur eines von ihnen gegen den Rumpf annehmen. Nur wenn man, wie MOLLIER, die Verschiebungen in Wachstumsprozessen des Rumpfes und der Wirbelsäule (S. 70, 1893) sucht, sind dieselben nicht auf die Extremitäten zu beziehen. Bei konsequenter Durchführung und Berücksichtigung des Grades der anzunehmenden Veränderung der Wirbelsäule (z. B. bei Trygon Verlängerung um ca. 28 Wirbel-längen) leitet aber eine solche Ansicht dazu, Inter- und Exkolationen oder Inter- und Expolationen im Sinne v. JHERING's zu postulieren. Diese können jedoch durch die Widerlegung, die ihnen namentlich seitens FÜRBRINGER's (1879) zu teil geworden sind, als beseitigt gelten (vergl. dazu auch diese Arbeit, S. 378). Was den ersten Punkt angeht, so gedenke ich weiter unten das zusammenfassen zu können, was auch ich in der Struktur und Zusammensetzung der Plexus auf die Verschiebungen des Vorder- und Hinterrandes der Flossen zurückführen möchte.

Ganz generell reicht aber dieses Prinzip nicht aus, die Genese der komplizierten Plexusstrukturen zu erklären: es ist eines, aber nicht das einzige. Ich erinnere an die in den embryologischen Arbeiten nicht weiter berücksichtigte Verschmelzung und hochgradige Ueberkreuzung der haploneuren Muskelzonen in der Flosse (S. 383, Taf. XII, Fig. 1). Ebensowenig wie der Weber bei der Herstellung eines Gewebes mit buntfarbigem Muster eine Kette aus bunten Fäden benutzen kann, um etwa letztere bald hier, bald dort bloß zusammenzuraffen, ebenso wie er dabei die Fäden durchflechten und verknüpfen muß, wie es Kette und Einschlag mittelst der Schiffchen und deren flinken Bewegungen besorgen, so müssen auch diese Nervengewebe durch hinüber und herüber wandernde Bestandteile gleich innervierter Muskelfasern, durch Trennung alter und Vereinigung neuer Muskelkomplexe erklärt werden.

Ein ähnliches Beispiel haben wir in den Verbindungen der Bauchmuskeläste der Intercostalnerven (S. 386) kennen gelernt. Auch in die proximalen Extremitätenplexus setzen sich die peripheren Umgestaltungen fort. Denn selbst sie sind nicht bloße Aneinanderlagerungen von Nerven. Verfolgt man die einzelnen Stämme genau bei vorsichtiger Auseinanderbreitung, so findet man oft innige Verflechtungen, welche durch Spaltungen der Nervenfasern desselben Spinalnerven, Verschmelzungen mit anderen, Wiederauslösungen und neue Vereinigungen oder durch spiralförmige Umdrehungen der Komponenten umeinander bedingt sind¹⁾. Fundgruben von derartigen Details sind der Plexus lumbalis der von mir untersuchten Fische und die Plexus von *Ceratodus* (vergl. die Abbildungen). Andere Plexus sind einfacher gebaut, namentlich der Plexus cervico-brachialis. Hier sind die Schwierigkeiten der Auflösung oft mehr durch die Festigkeit des perineuralen Bindegewebes bedingt.

Daß sehr komplexe Bedingungen die Plexusbildung bewerkstelligen, geht auch aus dem Vorhandensein accessorischer Elemente in denselben hervor. Namentlich der Plexus lumbalis der Squaliden enthält solche, d. h. Nerven, welche nicht zur Flosse gehen, sondern an die Bauchmuskulatur sich verzweigen, welche aber Zeugnis dafür ablegen, daß auch in dieser Umgestaltungen, Lostrennungen von Bestandteilen primärer Metameren und Ver-

1) Eine Untersuchung auf Schnittserien bietet deshalb auch nicht die sichere Garantie einer genauen Auflösung.

schiebungen zwischen diejenigen anderer stattgefunden haben. Häufig sind dies solche Aeste der Intercostalnerven, welche mit den Extremitätennerven gar nichts zu thun und welche sekundär dem Plexus sich angegliedert haben. Häufig entspringen dieselben aber von den Flossennerven selbst, so daß man annehmen darf, daß ihre Endorgane ihre Verschiebung gleichzeitig und aus gleicher Ursache wie die Extremitäten unternahmen. Am auffälligsten ist dies bei den Nerven der Sägeplattenmuskulatur von *Chimaera* (Taf. X, Fig. 4, S. 373).

Die accessorischen Bestandteile sind außerdem noch von Wichtigkeit, da sie manchmal das ursprüngliche Vorhandensein eines Plexus nachahmen, wo die eigentlichen Plexusfasern, die Extremitätennerven, nicht mehr vorhanden sind (z. B. *Notidaniden*, Taf. XI, Fig. 1, rechts von Nerv 29, vergl. mit Fig. 2). Man kann das ursprüngliche Vorkommen von letzteren dann mutmaßen.

Die Entscheidung, welche Ursachen den Plexus im einzelnen Fall entstehen ließen, wird in den seltensten Fällen aus dem Studium des Plexus selbst hergeleitet werden können. Wenn ich auch nicht leugnen will, daß eine mehr lockere oder mehr innige Struktur geringere oder größere Revolutionen im Bereich der Endorgane vermuten läßt, so sind doch die veranlassenden Momente zu mannigfaltig und noch zu wenig untersucht, um zur Zeit die Feinheiten des Aufbaues eines Plexus zu Schlußfolgerungen verwerten zu können. Die Deutung wird wesentlich die Zahl, Dicke, Lage und metamerische Stellung der Komponenten und ihre distale Verbreitung berücksichtigen und die Plexus im aufgelösten Zustand zum Vergleich benutzen müssen, wie dies andere an einem größeren Material häufig und besser dargethan haben (vor allem FÜRBRINGER, RUGE u. a.).

Von den Verschiebungen und Wanderungen, welche als Ursachen der Plexusbildung angegeben worden sind, müssen alle Berücksichtigung finden. Man wird sich somit hierbei nicht bloß auf die größere oder geringere metamerische Verbreiterung oder Verschmälerung der Extremitätenbasis beschränken, sondern auch namentlich den cranio-caudalen Wanderungen der Gliedmaßen und den mannigfaltigen aktiven Größen- und Lageveränderungen der auf ihnen befindlichen Muskeln Rechnung tragen müssen. Es ist Sache des Vergleiches aller Instanzen miteinander, herauszufinden, welche von ihnen hier, welche dort bei der Bildung der Extremitäten ausschlaggebend gewirkt haben.

3. Die Nervenkanäle der Gliedmaßenbogen.

Wanderungen der ganzen Gliedmaßen längs des Rumpfes unterscheiden sich von Verschiebungen der Flossen oder ihrer Teile dadurch, daß an ersteren der Träger der Extremität, der in den Rumpfmuskel eingebettete Gliedmaßenbogen, beteiligt sein muß, während er an letzteren nicht teilnimmt. Schulter- und Beckengürtel gehen, wie seit CUVIER bekannt ist, bestimmte Beziehungen zu den Flossennerven ein, indem eine verschieden große Zahl von solchen in besondere Kanäle des Knorpels teils für sich allein, teils zusammen mit Gefäßen der Extremität eingeschlossen werden. Die Erforschung ihrer Genese verspricht daher, einen Einblick in die Verschiedenartigkeit der Verschiebungen unter den Endorganen der eingeschlossenen Nerven zu gewähren. Die andere, von GEGENBAUR erkannte und viel von ihm und seinen Schülern verwendete Bedeutung dieser Kanäle für die Homologisierung der Teile des Gliedmaßenskelettes bei den Wirbeltieren kommt hier weniger zur Anwendung, da bei den von mir untersuchten Tieren die Bestimmung, was Becken- und Schulterbogen sei, keine Schwierigkeiten macht ¹⁾.

GEGENBAUR hat bei den Knorpelkanälen konstant vorkommende und weniger konstante unterschieden. In erstere (Hauptkanal) ist der Plexus brachialis und lumbalis (Pl. omo- und pelico-ptyergialis anterior) eingeschlossen. Durch die accessorischen Kanälchen verlaufen Aestchen von auf ihn folgenden Nerven. Von den Paläichthyern besitzen nur die Dipnoer (*Ceratodus*) weder im Becken- noch Schultergürtel Knorpelkanäle. Bei den Squaliden kommt es manchmal vor, daß im Schultergürtel keine vorhanden sind (*Carcharodon*, *Spinax*). Ich konnte zeigen (bei *Spinax*), daß in solchen Fällen ein sekundärer Verlust vorliegt. Der Kanal verschiebt sich zum caudalen Rand des Knorpels, wird zur Rinne und verschwindet schließlich ganz. Die ursprünglich diazonalen Nerven liegen dann hinter ihm.

Während GEGENBAUR und v. DAVIDOFF auf dem Standpunkt stehen, daß bei *Ceratodus* und seinen Vorfahren Knorpelkanäle nie vorhanden gewesen, diese vielmehr erst von den Selachiern erworben worden seien, halten andere Autoren (besonders WIEDERSHEIM) dieselben für einen primitiven Erwerb der Extremitätengürtel, der in die ersten Stadien der Bildungsgeschichte derselben

1) Ueber *Chlamydoselachus* siehe S. 360.

fällt. In allen Fällen, in denen sie fehlen, soll entweder ein Stützbogen noch gar nicht vorhanden oder eine nachträgliche Reduktion (Ceratodus) eingetreten sein.

Für Ceratodus sind Thatsachen, die eine Reduktion beweisen, nicht beigebracht worden. Bei denjenigen Squaliden, bei welchen die Kanäle sekundär verschwunden sind, finden sich dagegen immer dergleichen. Wenn WIEDERSHEIM sich auf die geringe Ausbildung des lateralen Abschnittes des Beckens bei Ceratodus stützt und glaubt, der betreffende (mit Nervenlöchern versehene) Teil des Beckens fehle überhaupt beim Lungenfisch (1892, S. 39), so lassen sich dem genug Beispiele von Squaliden gegenüberstellen, wo auch das Becken sehr schmal ist und wenig über die Mittellinie lateral hinausragt (z. B. Chlamydoselachus), wo aber doch, und häufig in nicht geringer Zahl, Kanäle sich finden. Außerdem ist der Schultergürtel von Ceratodus selbst unzweifelhaft im vollen Besitz der lateralen und dorsalen Bestandteile, aber bei ihm fehlen trotzdem die Kanäle. Man müßte außerdem, wenn man eine Reduktion der Kanäle, ähnlich derjenigen an dem Squalidenschulterbogen beobachteten, annehmen wollte, das Fehlen der Kanäle im Schultergürtel und Becken des Ceratodus auf verschiedene Weise deuten. Denn bei Squaliden werden die Kanäle deshalb manchmal in caudaler Richtung ausgeschaltet, weil (s. unten) der Schultergürtel in immer weiter vorn liegende Nerventerritorien wandert, bis schließlich die metamere Umbildung der Nerven und Muskeln zum Verlust aller Einschlüsse des Knorpelkanals führt. Beim Schultergürtel des Ceratodus könnte man infolge seiner Lage wohl an analoge Prozesse denken; direkte Anhaltspunkte finden sich aber nicht. Beim Becken sind jene direkt auszuschließen. Der vordere Teil des Plexus lumbalis umfaßt hier Elemente, die um 8—9 Metameren weiter rostral liegen als das Becken (Taf. XVII u. X, Fig. 1). Die metamere Umbildung in caudo-cranialer Richtung müßte bis zu ganz anderen Graden fortgeschritten sein, ehe man aus gleichen Ursachen, wie beim Schultergürtel einiger Squaliden, einen Verlust supponierter Kanäle vermuten könnte.

Wenn ich deshalb auch keinen Grund sehe, welcher den Mangel der Knorpelkanäle beim Lungenfisch einem sekundären Verlust zuzuschreiben nötigte, so bleibt doch noch die Aufgabe übrig, die Kanäle der Selachier und Holocephalen auf Elemente des Baues ihrer Flossen zurückzuführen, welche den Dipnoern fehlen.

Durch ontogenetische Untersuchungen (MOLLIER) ist bei den Kanälen beider Extremitätengürtel der Selachier die sekundäre Entstehung durch Reduktionsprozesse der vorknorpeligen Anlage nachgewiesen worden. Ueber die Richtung, in welcher jene vor sich gehen, geben MOLLIER's Mitteilungen nur die Auskunft, daß dieselben dort zustande kommen, wo das primäre Basale bei der medialen Vorwucherung mit seinem proximalen Ende auf die Rumpfmotome stößt. Andererseits erwähnt dieser Autor, daß Verschiebungen der Nerven behufs engerer Vereinigung noch eintreten, wenn schon der Einschluß derselben in die knorpelige Anlage erfolgt ist (1893, S. 36). Diese Verschiebungen müssen caudo-cranial oder umgekehrt gerichtet sein.

Die Vergleichung zeigt sehr ausgiebige Verschiebungen der Kanäle und zwar im allgemeinen in der Richtung vom hinteren Rand des Gliedmaßenbogens nach seinem vorderen hin¹⁾. Die Kanälchen finden sich in verschieden großer Zahl, beim Schultergürtel steigt dieselbe bis zu 11 (Trygon), beim Beckengürtel bis zu 7 (Myliobatis) unter den von mir untersuchten Fischen. In letzterem hat GARMAN bei Chlamydoselachus (1885) 8 gezeichnet. An einen Zustand, wo eine Nervenrinne in den caudalen Rand des Beckens eingeschnitten ist (Nerv 53 Chlamydoselachus, Nerv 40, 41 Pristis, Taf. XVII), schließt sich ein weiterer an, wo zwar ein völliger Einschluß erfolgt ist, aber das Kanälchen noch dem caudalen Rand sehr nahe liegt (Nerv 38 Rhinobatus, Taf. XIV). Darauf folgen Stadien, wo der Kanal bis zur Vereinigung mit mehr vorn gelegenen Kanälen (Hauptkanal, Brustgürtel) oder weiter bis zur Annäherung an den rostralen Rand des Gliedmaßenbogens (Nervenrinne am Vorderrand des Beckens: Nerv 38 Heptanchus, Taf. XVII) und schließlich zum völligen Schwund (Becken: Acanthias) fortgeschritten ist. Daß die Nervenlöcher in der That vorwiegend¹⁾ caudo-cranial wandern und daß sie nicht vom cranialen Knorpelrande her zur Ausbildung kommen, ist schon daraus zu schließen, daß beim Schultergürtel nie eine Annäherung des vordersten, des Hauptkanals, bis an den Vorderrand und eine Aus-

1) Wanderungen der Kanäle von vorn nach hinten kommen vor z. B. bei Spinax (Brustgürtel, S. 280) vielleicht auch Carchariiden, Scymnus, Pristis, Chimaera (Beckengürtel, S. 356, 373), sind aber sekundärer Natur und folgen erst auf frühere Wanderungen in umgekehrtem Sinne oder sind durch besondere Kombinationen von verschiedenen Verschiebungen bedingt.

lösung seines Inhalts, wie manchmal beim Becken, beobachtet wurde. Es können also die zahlreichen Nerven, welche wir in ihm finden, gar nicht vom rostralen Rand her in ihn eingewandert sein. Beim Becken von *Torpedo ocellata* fand ich außerdem durch den Vergleich eines von MOLLIER untersuchten Embryos mit dem von mir präparierten ausgewachsenen Tier eine lebhafte caudo-craniale Verschiebung, da statt Aesten des 31.—33. Spinalnerven wie bei ersterem solche vom 32.—34. bei letzterem den Knorpel passieren, und da im dorsalen Fortsatz des Beckens bei ersterem ein Foramen mit einem Ast von Nerv 32, bei letzterem eine Rinne am rostralen Rand mit einem Ast von Nerv 34 besteht (Textfig. 1, S. 331).

Die caudo-cranial gerichtete Verschiebung der Kanälchen läßt sich entweder durch eine caudale Wanderung des Extremitätenbogens oder eine craniale Verschiebung der Endorgane der eingeschlossenen Nerven, der Flossenmuskeln, oder eine Kombination beider Momente erklären.

Die Kanälchen verlaufen unter sich in vielen Fällen parallel. Bei Notidaniden (*Hexanchus*) divergieren dieselben jedoch von innen nach außen, indem ein oder zwei Kanäle (bei verschiedenen Individuen) an der medialen Eintrittsöffnung mit dem Hauptkanal vereinigt sind, an der lateralen Wand des Knorpels dagegen getrennt von ihm mit eigenen Austrittsöffnungen enden. Die lateral gerichtete Divergenz macht eine peripher vom Schultergürtel sitzende, an die Flossenmuskulatur geknüpfte Ursache ihrer Entstehung wahrscheinlich. Außerdem schwanken die Einschlüsse, namentlich des Hauptkanals des Schultergürtels, nicht nur ihrer serialen Reihenfolge, sondern auch ihrer Zahl nach sehr erheblich (s. Taf. XVII, Rochen). Letzteres kann durch eine Verschiebung des Knorpels nach hinten nicht ausreichend erklärt werden; denn z. B. bei Lamniden (Taf. XVII, *Odontaspis*) ist eine ziemlich bedeutende metamere Umwandlung in dieser Richtung nicht mit einer Zunahme der Zahl der diazonalen Nerven verbunden. Schließlich ist auch direkt die Beteiligung von Verschiebung der Endorgane der diazonalen Nerven an der Genese der Kanäle dadurch zu erweisen, daß der letzte (caudalste) in den Hauptkanal des Schultergürtels eingeschlossene Nerv bei allen darauf untersuchten Tieren solche Muskeln der Brustflosse versorgt, welche auf derselben Stelle des Flossenskelettes liegen, nämlich am lateralen Rande des Mesopterygiums, an der Verbindungsstelle mit dem Propterygium (S. 285). Man wird daraus schließen müssen, daß die Anzahl der vor diesem letzten Hauptlochsnerven

liegenden Aeste zunimmt (bei Rochen kann sie bis auf 56 steigen, Trygon Taf. XVII), weil eine Ausdehnung des Flossenskelettes und des jenes bewegenden Muskelapparates von jener Meso-Propterygial-Grenze aus nach vorn stattfindet.

Dadurch ist eine Ursache der Entstehung der Kanälchen in der Verschiebung derjenigen Muskulatur erkannt, welche mit ihren Ursprüngen an die Radien des Flossenskelettes und deren Basalia geheftet ist und welche mit diesen vom hinteren Rand der Gliedmaßengürtel auf die laterale Fläche wandert¹⁾. Es stimmt dies mit dem Befund bei *Ceratodus* gut überein. Denn beim Lungenfisch kommen Verbindungen des Skelettes der Flosse außer durch das basale Glied der Stammreihe (Zwischenstück) nicht vor. Dieses ist mit dem hinteren Rand des Extremitätengürtels gelenkig verbunden. Infolgedessen fehlen auch die Knorpelkanäle.

Die metamere Umwandlung der diazonalen Nerven kann andererseits nur eine Folge von Wanderungen der Gliedmaßenbogen längs des Rumpfes sein. Diese Umwandlung ist jedoch nur eine Teilerscheinung der metamerischen Umgestaltung, welche bei Verschiebungen der Extremitäten sämtliche Nerven trifft. Sie hat mit den Knorpelkanälen an sich nichts zu thun. Von hoher Wichtigkeit ist dieselbe deshalb, weil sie solche Nerven trifft, welche rein topographisch den Stützorganen der Gliedmaßen angehören. Dies ermöglicht, eine Unterscheidung zu Gunsten einer Verschiebung der ganzen Gliedmaße (inkl. des Gliedmaßengürtels) gegenüber solchen von Teilen derselben (ohne Beteiligung des letzteren) zu machen. Denn die diazonalen Nerven könnten metamere Umgestaltungen nicht erleiden, wenn der Extremitätenbogen selbst sich nicht bewegte.

Wenn ich den metamerischen Verschiebungen bei der Entstehung der Kanäle nur eine sekundäre Rolle zuweisen kann, so sind sie manchmal bei regressiven Vorgängen (sekundärem Verschwinden von Kanälen) in erster Linie beteiligt. Wenigstens geht aus dem erwähnten sicheren Befund eines sekundären völligen Verlustes der Kanäle bei *Spinax* (Brustgürtel, S. 280) hervor, daß derselbe sich vorbereitet durch eine allmählich fortschreitende metamerische Reduktion der Nerveneinschlüsse von hinten her. Diese ist durch die Verschiebung des Knorpels nach vorn bedingt

1) Auf die accessorischen Kanälchen und sie betreffende weitere Momente komme ich unten zu sprechen.

Da ein Ersatz der ausscheidenden Nerven durch eine metamerische Apposition von vorn her schließlich nicht mehr zustande kommt, wird auch der Knorpelkanal überflüssig¹).

Beide Momente, die Verschiebung der Endorgane der diazonalen Nerven (der Extremitätenmuskeln) nach vorn und die Wanderung der ganzen Gliedmaße nach hinten, sind für die Entstehung, den Bestand und die Einschlüsse der Nervenkanäle von ursächlicher Bedeutung. Gelingt es, wie beim Hauptkanal des Schultergürtels, die Beziehungen der Nerven zu bestimmten Teilen des Flossenskelettes (Meso-Propterygialgrenze) zu eruieren, so kann man zwischen dem Anteil der einen und der anderen Ursache unterscheiden. Denn die Zahl der diazonalen Nerven fällt in diesem Fall der cranialen Verschiebung des Propterygiums und seiner Muskulatur, die metamerische Stellung derselben der Verschiebung der ganzen Gliedmaße zur Last. Aehnliche Beziehungen aufzudecken, muß Aufgabe weiterer Untersuchungen sein.

In anderen Fällen, in denen der Hauptkanal der Gliedmaßenbogen bei Selachiern fehlt, ist er gleichfalls sekundär verschwunden. Beim Becken der Squaliden (*Heptanchus*, *Acanthias*) sieht man ihn beim Vergleich verschiedener Individuen bis zum Vorderrand des Knorpels rücken, zur Rinne werden und verschwinden. Der Plexus lumbalis liegt dann prozonal (Taf. XVII). Bei Rochen besitzt *Pristis* ein Mittelstadium, wo ein Aestchen des Plexus noch im Knorpel liegt (Taf. XV, Fig. 4). Im Brustgürtel erreicht der Hauptkanal dagegen nie den vorderen Rand des Knorpels. Die muskulösen Endorgane der diazonalen Nerven bei Brust- und Beckenflosse unterscheiden sich nun dadurch, daß bei ersterer die Ursprünge an das Knorpelskelett gebunden sind (Propterygium, vorderer Rand des Schultergürtels), daß sie bei letzterer sich jedoch auf die Rumpfwand oder auf einen Fortsatz des Beckens (*Proc. anterior*) ausdehnen, welcher weiter cranialwärts über das Propterygium hinaus ragt (*Rajiden*). Im letzteren Fall wird der Hauptkanal frei von

1) Der Umweg, welchen die Nerven machen müßten, wenn der Gliedmaßengürtel über ihr Ursprungsgebiet nach hinten verschoben ist und wenn Kanäle nicht beständen, verringert sich natürlich, je mehr sich der Knorpel den Nervenursprüngen nähert. Er kann schließlich so gering werden, daß der diazonale Weg keine erhebliche Abkürzung mehr gegenüber dem metazonalen, dicht auf den Knorpel folgenden Verlauf bedeutet.

seinen Beziehungen zum Propterygium¹⁾; seine Einschlüsse wählen den kürzeren, prozonalen Weg, sobald die Ursprünge der vorderen Bauchflossenmuskeln vor das Basale des Propterygiums gelangen (vergl. besonders Rhina, Taf. XII, Fig. 6). Bei Rochen ist ganz regelmäßig mit dem Plexus lumbalis auch der Hauptkanal im Becken verschwunden (außer dem Rudiment bei Pristis). Es sind nur accessorische Kanälchen bei ihnen vorhanden, wie auch in seltenen Fällen und individuell bei Squaliden (*Heptanchus*, *Acanthias*, *Rhina*, Taf. XVII).

Man findet besonders viele accessorische Kanälchen in solchen Gliedmaßenbögen, welche (in cranio-caudaler Richtung) sehr breit sind (*Chlamydoselachus*-Becken; Schultergürtel mancher Rochen, namentlich solcher mit selbständig artikulierenden Radien, *Trygon*); aber auch in schmalen kommen viele vor (*Rhina*- und *Myliobatis*-Becken). Manchmal giebt es viele mit nur geringzifferigen Einschlüssen, manchmal wenige mit vielzifferigen (*Trygon*- und *Myliobatis*-Schultergürtel, Taf. XVII). Man kann durch den Nervenbefund Spaltungen von einzelnen Kanälen in zwei nachweisen (*Rhina* Nerv 35, *Chlamydoselachus* Nerv 35 bis 47) und findet Verschmelzungen von mehreren zu einem (*Trygon* walga, letztes ventrales und vorletztes dorsales Kanälchen des Schultergürtels; bei *Trygon pastinacca* sind nach HASWELL gar keine accessorischen Kanälchen vorhanden; sie müßten demnach mit dem Hauptkanal verschmolzen sein). Eine Deutung dieser Mannigfaltigkeiten ist ohne Kenntnis der distalen Verbreitung der Nerven nicht möglich. Ihre Bedeutung steht, wie ihre Inkonstanz lehrt, hinter der des Hauptkanals zurück. Es ist deshalb nicht angängig, in dem Vorkommen vieler Kanäle (*Chlamydoselachus*: WIEDERSHEIM, MOLLIER) ganz generell etwas Primitives zu erblicken und Gliedmaßengürtel, in denen nur der Hauptkanal vorhanden ist, durch Annahme von Reduktionen aus stark durchlöcherten Bögen abzuleiten. Die Ursachen der Genese der Kanälchen erhärtet die ursprünglich entgegengesetzte Folge in ihrem Auftreten. Reduktionen kommen wohl vor, sind aber sekundärer Natur. Bei *Chlamydoselachus* selbst liegen außerdem die sekundären Vorgänge klar zu Tage. Die beiden vordersten Kanäle sind, wie oben erwähnt,

1) Ich halte es für wahrscheinlicher, daß der Ursprung der Beckenmuskulatur vom Rumpf mit der ursprünglichen Befestigung der Ursprünge sämtlicher Extremitätenmuskeln an diesem nichts zu thun hat, daß hier vielmehr sekundäre Prozesse vorliegen (S. 374). Ich komme auf diese Frage noch weiter unten zurück.

durch Spaltung aus einem entstanden. Die Nervenrinne am hinteren Rand ist ein im Entstehen befindlicher Kanal. Denn in dem älteren Exemplar von GARMAN sind bei gleicher relativer cranio-caudaler Ausdehnung der Beckenplatte wie bei meinem jüngeren Tier mehr Löcher vorhanden. Auch die unregelmäßigen Abstände deuten auf sekundäre Prozesse hin. Schließlich ist die primitive Stellung von Chlamydoselachus kein Grund, auch das Becken für primitiv zu halten. Denn die stark nach hinten verschobene Lage desselben (Taf. XVII), Umbildungsprozesse des Bauchmuskels, welche zur Entstehung des „Kieles“ (GARMAN) und seiner Muskulatur führen (Taf. XIII, Fig. 1 u. 2), und vielleicht sogar Verschmelzungsprozesse am Becken selbst (Vereinigung der Beckenplatte mit dem Basale propterygii) weisen darauf hin, daß neben den primitiven Merkmalen gerade im Bereich der Hintergliedmaße auch hoch differenzierte Prozesse bei Chlamydoselachus sich abgepielt haben (S. 358—360).

GEGENBAUR hat die Frage aufgeworfen, ob nicht neu hinzukommende Nerven in die Kanälchen auf dem Wege der Ontogenese eingeschlossen würden (1895 S. 140 Anm.). Die zahlreichen feinen Abstufungen im Entfernungsverhältnis der Kanälchen und in den Graden beginnender oder halb vollzogener Verschmelzung (vergl. Hexanchus, Taf. XI, Fig. 3 u. 4) deuten aber darauf hin, daß der Angliederungsprozeß durch direkte Wanderung der Kanälchen erfolgt und auch in postembryonaler Zeit fortdauert. Man findet manchmal auch Hautnervenästchen, welche um den Schultergürtel herum verlaufen und auf kurze Strecken in Rinnen oder auch in geschlossene Kanälchen mit äußerst dünnem Knorpeldach (letzteres beobachtete ich bei Hexanchus) eingeschlossen sind. In embryonaler Zeit ist die Wanderung der Kanälchen in der Knorpelanlage bei Selachiern von MOLLIER wenigstens in Andeutungen (1893), bei Knochenfischen von SWIRSKI (1880) und bei Ganoiden von MOLLIER (1897) in deutlicher Ausbildung beobachtet worden. Wie sich die feineren histogenetischen Prozesse, namentlich im ausgebildeten Knorpel dabei vollziehen, ist freilich unbekannt. Doch kann an sich das Eindringen eines Nerven selbst in fertigen Knorpel nichts Auffallendes haben (wobei man sich natürlich diesen Vorgang nicht grob mechanisch vorstellen darf), da selbst das Umschlossenwerden von Nerven durch Knochengewebe bei höheren Wirbeltieren beobachtet wird (z. B. N. medianus durch Humerus: Proc. supracondyloideus als Varietät beim Menschen, Nervenloch bei Lemuren etc.).

II. Ergebnisse.

In den vorhergehenden Kapiteln habe ich das wesentliche Handwerkszeug gesammelt, das zu einer Bearbeitung der Extremitätenverschiebungen notwendig ist. Dasselbe ist durchaus nicht vollständig und auch in mancher Hinsicht für die Zwecke, die ich in den folgenden Blättern verfolge, unzulänglich. Andere Mittel, die Fragestellungen zu beantworten, wie beispielsweise die Kenntnis der peripheren Verbreitung der Nerven in den Flossen selbst und das Studium der Bauchmuskulatur, in welcher die Extremitätengürtel liegen und sich bewegen, sind erst roh bearbeitet und bedürfen eines weit feineren Schliffes, ehe ihnen die gebührende Gleichstellung mit den anderen eingeräumt werden kann. Immerhin scheint es mir möglich, über einige hervorspringende Punkte bei den Verschiebungsprozessen ins Reine zu kommen. Ich will zunächst versuchen, die Wanderungen der ganzen Gliedmaßen von den für allgemeine Fragen weniger wichtigen gegenseitigen Verschiebungen einzelner Teile innerhalb der Extremitäten zu sondern, um dann ersteren allein mich zuzuwenden und an der Hand derselben den Ort aufzusuchen, an welchem jede der Gliedmaßen ursprünglich entstanden ist. Ein weiteres Kapitel soll die Beziehungen zwischen der Muskulatur und dem Skelett der Flossen behandeln.

1. Verschiebungen der Gliedmaßen.

a) Wanderung der ganzen Extremität.

Vergleicht man auf Taf. XVII die Ausdehnung der Innervationsgebiete der Hintergliedmaßen bei den untersuchten Fischen miteinander, so findet man ganz außerordentliche Unterschiede (9 Nerven bei *Prionodon* als Minimum, 29 bei *Rhina* als Maximum).

Betrachtet man dagegen die Bauchflossen der Tiere selbst, so sind beträchtliche Größenunterschiede zwar auch vorhanden, diese sind aber nur selten den numerischen Größen des Innervationsgebietes kongruent. Man kann dies entnehmen aus dem Vergleich der relativen Zahl der Nerven mit der relativen Zahl der Knorpelradien der Flosse desselben Fisches, da letztere einen ungefähren Maßstab für die Ausdehnung der Flosse im Verhältnis zur Körpergröße abgibt. Man findet im dritten Abschnitt dieses Teiles (II, 3) eine Zusammenstellung von ihnen. Es ist z. B. die

Flosse von *Chlamydoselachus* etwa so groß wie die von *Trygon*, ihr Innervationsgebiet aber mehr als doppelt so groß. Die *Heptanchus*bauchflosse ist erheblich kleiner als diejenige von *Rhinobatus*, ihr Nervenbezirk jedoch größer als bei jener. Im allgemeinen ist die Anzahl der Bauchflossennerven bei Squaliden beträchtlich größer als bei Rochen, ohne daß die Bauchflosse selbst entsprechend größer wäre. Nur *Rhina* macht eine Ausnahme mit ihrer großen Beckenflosse, die aber auch ihrem Skelettbau nach (starke Ausbildung des *Propterygiums*) eine ganz eigenartige Stellung einnimmt.

Vergleicht man ferner bei Squaliden (Taf. XVII) die Innervationsgebiete der Bauchflosse mit denen der Brustflosse, so sieht man, daß letztere nur selten größer, meist kleiner und oft beträchtlich kleiner als erstere sind. Es ist aber allgemein bekannt, daß die Brustflosse der Haie meist größer und kräftiger entwickelt ist als die Beckenflosse, da ihr weit größere Leistungen bei der Lokomotion als dieser zukommen (vergl. diesen Teil, Abschnitt 3, die Knorpelstrahlen). Es kommt hinzu, daß die Interpterygialzone der Haie ursprünglich zur Innervation der Bauchflosse beigetragen hat. Denn bei *Rhina*, bei welcher die Interpterygialzone im Entstehen begriffen ist, da die Muskeln im Zwischenflossenraum zum Teil schon aus rudimentären und außer Funktion befindlichen Fasern bestehen (Taf. XII, Fig. 6), welche beim ausgewachsenen Tier vielleicht schon verschwunden sind¹⁾, gehören diese Muskeln zur Beckenflosse. Außerdem beginnt bei den Squaliden, *Holocephalen* und *Dipnoern* der *Plexus lumbalis* mit sehr feinen Aestchen, und der erste Flossennerv ist manchmal (besonders bei *Notidaniden*, *Chimaera*, *Ceratodus*) von mikroskopischer Feinheit, so daß die heutigen Hilfsmittel eine sichere Isolation und Verfolgung bis zur Muskulatur der Flosse selbst nicht immer ermöglichen (*Heptanchus*). Man kann die Grenze zwischen Interpterygialzone und zwischen *Plexus lumbalis* deshalb als eine flüssige betrachten. Dies zeigt sich auch darin, daß der *Plexus lumbalis* bei *Notidaniden* sich durch einen *Pseudoplexus* nach vorn bis in das Nervengebiet der Brustflosse hinein fortsetzt (Taf. XI, Fig. 1). Derselbe besteht nur aus Elementen, die beim eigentlichen *Plexus lumbalis* accessorischen Charakter haben, ahmt aber in der Form den echten *Plexus* nach. Man kann daraus, wie im vorhergehenden Abschnitt erwähnt wurde, auf einen ehemaligen Gehalt von Flossennerven mutmaßlich schließen.

1) Ich untersuchte einen fast reifen Embryo.

Rechnet man daraufhin die Interpterygialnerven der Squaliden, Holocephalen und Dipnoer noch zu dem Innervationsgebiet der Beckenflosse hinzu, so resultiert eine Größe, welche manchmal diejenige der Nervenzone der größten Brustflossen der jetzt lebenden Rochen fast erreicht (Taf. XVII, Chlamydoselachus und Trygon; S. 340, 346).

Bei den Rochen deutet die Innervation der Bauchflosse ebenfalls auf eine einst beträchtlichere Ausdehnung des Nervengebietes nach vorn. *Pristis*, der einzige Roche unter den untersuchten Fischen, mit einer ausgebildeten Interpterygialzone ist auch der einzige, welcher einen Plexus lumbalis besitzt. Die anderen Rochen haben denselben sekundär eingebüßt, indem sie durch die Vergrößerung der Brustflosse zuerst der Interpterygialzone und dann auch des Plexus verlustig gegangen sind. Man kann dies aus dem Vergleich des Nervenbefundes bei einem Embryo und ausgewachsenen Tieren von *Torpedo ocellata* schließen. Bei ersterem entsendet der 28. Nerv den letzten Brustflossenast, der 29. Nerv den ersten Beckenflossenast; bei letzteren liegt die Grenze zwischen Brust- und Beckenflossennerven zwischen 30. und 31. Nerv (S. 331 Textfig. 1). Es hat sich die Brustflosse bei den ausgewachsenen Zitterrochen soweit ausgedehnt, daß die beiden vordersten serialen Nerven der Bauchflosse verloren gingen. Ähnlich wird es den ursprünglich vor diesen befindlichen Nerven der Flosse bei den Vorfahren von *Torpedo* gegangen sein (vergl. auch S. 375 Anm.). Wie weit aber der Nervenbereich der Rochenbauchflosse einst nach vorn reichte, dafür fehlen freilich jene direkten Anhaltspunkte (vor allem der Plexus lumbalis), welche wir bei den anderen Chondropterygiern benutzen konnten.

Die ursprünglich weite Ausdehnung der Innervationszone der Beckenflosse nach vorn bei allen untersuchten Paläichthyern und die jetzige teilweise (Plexusäste) oder völlige Reduktion (Interpterygialnerven bei Squaliden, Rochen) ist nur durch eine Wanderung der Hintergliedmaße nach hinten (caudalwärts gehende, progressive Wanderung) zu erklären. BALFOUR (1876) hat in dem Plexus das Rudiment einer ursprünglich größeren Bauchflosse vermutet und die jetzige durch Reduktion aus jener abgeleitet. Diese Annahme wird aber widerlegt durch die Thatsache, daß der Plexus lumbalis mit allen seinen Komponenten, auch den vordersten, durch den Hauptkanal des Beckens verläuft oder ursprünglich verlief und daß er bei *Ceratodus* hinter dem Becken liegt. Es muß der Extremitätengürtel die Verschiebung mitgemacht,

und die Wanderung die ganze Extremität betroffen haben. Diese wird auch nicht zu der Zeit, wo das Becken weiter vorn lag, erheblich größer als jetzt gewesen sein, so daß eine Verkürzung des kaudalen Randes unter gleichzeitiger progressiver Wanderung des rostralen Randes die jetzige Form erzeugt hätte. Denn für Fische mit Beckenflossen von so ungeheuren Größen, wie man sie dann postulieren müsste (siehe oben), giebt es kein Analogon. Selbst Rhina käme dagegen nicht in Betracht. Außerdem ist die Größe seiner Beckenflosse eine spezifische Neubildung, wie schon aus dem eigenartigen Propterygium hervorgeht. Es wären schließlich so große Bauchflossen mit Becken, die am vorderen Rande derselben liegen müßten, mechanisch undenkbar. Denn je größer die Flosse wird, um so genauer stellt sich der Gliedmaßenbogen, der sie zu tragen hat, in ihre Mitte, so daß Skelett und Muskulatur mit ihrem Gewicht nach beiden Seiten ungefähr gleich verteilt sind (Rochenbrustflosse, Taf. XVII). Die nachweisbare Situation am Vorderrande wäre daher für eine knorpelige Fischflosse von der angenommenen Größe die mechanisch ungünstigste¹⁾.

Die progressive Wanderung der Hintergliedmaße muß mit ihren früheren Stadien weit in der phylogenetischen Entwicklungsgeschichte zurückliegen. Denn der Plexus lumbalis ist ein äußerst dicht und eng verfilztes Geflecht, das durch seinen Reichtum an accessorischen Elementen noch komplizierter wird. In den jüngeren Teilen, den dia- und metazonalen Nerven, äußert sich dagegen manchmal ein lebhafter, noch im Flusse befindlicher Wanderungsprozeß. Dieselben sind z. B. bei manchen Rochen (Trygon, Mylio-

1) Ich muß mich daher ganz der kritischen Würdigung anschließen, welche GEGENBAUR (1879) im Anschluß an die Arbeiten v. DAVIDOFF's den Plexusbildungen und ihrer Bedeutung für die Erkenntnis der Wanderungen hat zuteil werden lassen. Von DOHRN (1884, S. 188, 189) für „einen Zirkelschluß in optima forma“ erklärt, für eine Ansicht, von der „gar keine Rede sein“ könne, da sie „ins Gebiet der Fabeln“ gehöre, ist sie doch zur Anregung weit ausgedehnter Untersuchungen zahlreicher Forscher geworden und hat reiche, vielfältige Frucht getragen. Auch bei den Fischen, von denen sie ihren Ausgangspunkt nahm, hat die erneute Untersuchung sie voll bestätigt, und die Zukunft verspricht auch hier auf ihrer Basis noch manche Aufklärung. Dagegen haben sich die durchaus „begreiflichen Prozesse“, welche sich „eben mit Notwendigkeit“ ergeben sollten, wie DOHRN die dawider aufgestellten, vor ihm schon von HASWELL (1883) ausgesprochenen Ideen bezeichnet, als unzureichend herausgestellt, um auch nur die primitivsten Nervengeflechte, die der Fische, genetisch zu erklären.

batis, Taf. XVI) eng zusammengedrängt, liegen stark descendent und sind von den Brustflossennerven durch einen größeren Zwischenraum getrennt.

In anderen Fällen ist auf die caudale Wanderung der Hintergliedmaße sekundär eine cranialwärts gerichtete, retrograde Verschiebung gefolgt. In der Tabelle (Taf. XVII) ist bei einer Anzahl von Fischen eine Beteiligung von Schwanznerven an der Versorgung der Bauchflosse notiert. Die Extremitätenäste derselben verbinden sich zu oder mit einem Plexus sacralis, welcher ascendent oder quer zur Wirbelsäule liegt und sich aus den 2—4 letzten Bauchflossennerven zusammensetzt (S. 369). Da nie bei Fischen, auch nicht bei Knochenfischen, bei welchen sehr erhebliche Wanderungen der Bauchflosse vorkommen und dieselben in allen Teilen der Bauchregion bis zur Kehlgegend hin angetroffen werden, die Extremität sich in die Schwanzregion verschiebt, und da besonders bei den Haifischen eine solche Stellung nicht vorhanden gewesen sein kann wegen der Situation des Beckens vor der Kloake und der Umwandlung des hinteren Bauchflossenskeletts zum Mixipterygium der Männchen, so muß die Bauchhöhle einst weiter caudal gereicht haben, mindestens so weit, wie die metamere Versorgung der Bauchflosse durch Schwanznerven reicht. GEGENBAUR hat früher schon auf Grund seiner Untersuchungen über die Umbildung der Rippen und Querfortsätze der Selachier und Ganoiden in untere Bogenfortsätze der Schwanzwirbel eine ursprünglich weiter nach hinten reichende Leibeshöhle postuliert (1868). Entwicklungsgeschichtlich legt sich dieselbe auch an (postanaler Darmabschnitt, KOWALEVSKY, BALFOUR), wird aber freilich von den meisten Autoren als sekundäre Verlängerung der Verbindung mit dem Medullarrohr (Canalis neurentericus) gedeutet.

Mit der Verkürzung der Leibeshöhle muß eine craniale Wanderung des Beckens verknüpft gewesen sein, wenn die erwähnte Umwandlung von Skelettteilen der Bauchflosse zu Sexualorganen der Männchen schon bestand. Denn sobald und solange letztere funktionieren sollen, sind die Lagebeziehungen zwischen Flosse und Kloake untrennbare. Es ist nicht wohl anzunehmen, daß das Mixipterygium polyphyletisch entstanden ist, wie man es thun müßte, wenn man die verschiedene metamere Stellung des caudalen Flossenrandes in den verschiedenen Familien der Squaliden und Rochen vergleicht (Taf. XVII) und glaubt, der äußere Sexualapparat sei erst ein verhältnismäßig junger Erwerb der Selachier. Schiebt man seine Entstehung einem weit zurückliegenden gemein-

samen Vorfahren der Selachier und Holocephalen zu, so muß das Becken wenigstens den letzten Teil des Verkürzungsprozesses der Leibeshöhle mitgemacht haben und cranial gewandert sein. Bei *Ceratodus* existiert ein *Mixipterygium* nicht, der verhältnismäßig große *Plexus sacralis* und die ascendente Lage seiner Komponenten macht aber auch hier eine Vorwanderung wahrscheinlich (s. nächstes Kapitel).

Bei *Chimaera* läßt sich eine rostrale Wanderung der ganzen Hintergliedmaße daraus erschließen, daß von den *Ansa*e, welche die vorderen und hinteren Teiläste der Spinalnerven je mit den entgegengesetzt liegenden ihrer Nachbarnerven bilden, im vordersten Nervbereich der Flosse nur Aeste eines Anteiles, in der mittleren und hinteren Zone Aeste von beiden Anteilen an die Flosse abgegeben werden (Taf. X, Fig. 4; Taf. XVII). Derjenige Anteil der *Ansa*e, welcher bei allen die Flosse versorgt, ist der caudale Ast des betreffenden Spinalnerven, welcher die primäre caudale Wanderung der Beckenflosse anzeigt. Der zweite Komponent, welcher nicht immer die Flosse versorgt, ist der rostralwärts, durch eine Verschiebung der Bauchmuskulatur nach vorn, verschobene Ast des betreffenden Spinalnerven. Muskelemente, welche zu diesem gehören, kann die Flosse ebenfalls nur durch eine Verschiebung nach vorn erworben haben, und da die Beteiligung dieser rostralen Aeste an ihrer Innervation gerade bis zum letzten Nerven des *Plexus lumbalis* reicht, die vor ihm (rostral) liegenden dagegen nicht betrifft (Taf. XVII), so ist speciell für den Beckengürtel die rostrale Wanderung gesichert.

Bei keinem Dipnoer, Holocephalen, noch denjenigen Selachiern, bei welchen eine rückläufige Bewegung erfolgt und nachgewiesen ist (*Notidaniden*, *Lamniden*, *Rhiniden*, *Rhinobatiden*, *Rajiden*), wird der Ausgangspunkt der alten, caudalwärts gehenden Wanderung erreicht. Stets liegt bei *Squaliden* noch ein *Plexus lumbalis* mit mehreren Komponenten vor der Beckenflosse im Zwischenflossenraum, und bei Rochen weisen die *Rajiden* noch prozonale Aeste auf (ebenso *Rhina*). Die caudale Wanderung ist die primäre, die rostrale Wanderung eine sekundäre oder rückläufige (*retrograde*) Bewegung.

Bei der Brustflosse wurde vorhin bei *Torpedo* die caudale Verschiebung bereits berührt. Das ausgewachsene Tier besitzt am caudalen Rand der Vordergliedmaße zwei seriale Nerven und zu ihnen gehörige Muskelemente mehr als der Embryo. Die metamerische Umwandlung erstreckt sich aber auch auf die diazonalen

Nerven des Schultergürtels. Denn zu den Nerven der accessorischen Kanälchen ist beim ausgebildeten Zitterrochen ein Ast von Nerv 23 hinzugekommen, der beim Embryo fehlt (bei ihm ist Nerv 22 der letzte diazonale Nerv, Textfig. 1, S. 331). Der Schultergürtel macht, wenn auch nicht in demselben Tempo¹⁾, die Bewegung des Hinterrandes der Flosse mit: die Verschiebung ist eine Wanderung der ganzen Vordergliedmaße nach hinten.

Dies wird noch deutlicher, wenn man die verschiedenen Rochen miteinander vergleicht (Taf. XVII). Bei den in ihrem allgemeinen Körperbau am höchsten differenzierten Myliobatiden und Trygoniden hat die Brustflosse ganz außerordentliche metamerische Appositionen am hinteren Rand erworben. Eine allmähliche Ueberleitung zu diesen extremen Formen von den weniger entwickelten, auch im übrigen Körperbau primitiveren Torpediniden, Rhinobatiden und Pristiden liefern die Raja-Arten unter den von mir untersuchten Tieren. Immer ist die Stellung des Brustgürtels entsprechend nach hinten verschoben, wie aus dem Einschluß immer weiter caudal gelegener Nerven in seine Kanäle hervorgeht. Die anscheinende Vergrößerung des hinteren Teiles der Brustflosse ist nicht vorhanden; die Zahl der metazonalen Nerven schwankt zwar, aber nicht in erheblich größerem Maß als bei den Squaliden (Tabelle S. 301 und nächstes Kapitel); die caudale Verschiebung kommt ganz allgemein bei den Rochen durch eine caudale Wanderung des Schultergürtels, der ganzen Vordergliedmaße zustande.

Wie lebhaft dieselbe im Flusse ist, erhellt aus der Mannigfaltigkeit der Umbildungsprozesse am caudalen Rand des Schultergürtels unter den accessorischen Kanälchen, welche ihre Maximalzahl bei Trygon erreichen. Je weiter der Inhalt des Hauptkanals sich metamerisch caudalwärts umbildet, um so mehr nimmt im großen und ganzen die Anzahl der in accessorische Löcher eingebetteten Extremitätennerven zu (Taf. XVII). Wenn auch die direkten Ursachen dafür im Gebiet der Endorgane dieser Nerven zu suchen sind (s. voriges Kapitel), so ist doch die metamerische Verschiebung der Extremität nicht unbeteiligt an der Aufnahme

1) Eine genaue Kongruenz der Verschiebungen ist an den verschiedenen Stellen des Körpers (Textfig. 1) nicht zu erwarten, da der Muskulatur eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem Skelett zukommt und überhaupt die Korrelationen zwischen den einzelnen Teilen des Organismus nicht mit mathematischer Genauigkeit sich abspielen. Besondere Schlüsse sind m. E. aus diesen Inkongruenzen nicht zu ziehen.

neuer diazonalen Elemente, und deren Lebhaftigkeit ist ein Ausdruck für die Progressivität jener. Spricht doch auch dafür die Veränderung, welche die caudale Wanderung der Vordergliedmaße der Rochen bei der Beckenflosse verursacht. Oben zeigte sich an dem Beispiel von *Torpedo*, daß vordere metamere Muskeln seiner Bauchflosse verschwinden in dem Maß, als muskulöse Elemente derselben Segmente von der Brustflosse erworben werden. Auch bei anderen Rochen sind ähnliche Einwirkungsprozesse der andrängenden Vordergliedmaße auf die hintere nachweisbar. Außer bei *Pristis* (dessen Interpterygialzone ich wenigstens teilweise für sekundär erworben halte, s. weiter unten) ist bei Rochen stets der erste Bauchflossennerv der serial nächstfolgende des letzten Brustflossennerven, aber (Taf. XVII) bei *Rhinobatus* fehlt im Grenzgebiet der beiden Extremitäten ein Ast des letzten Brust- und ein Ast des ersten Bauchflossennerven. Bei *Raja vomer* und *Myliobatis* vermisse ich nur einen Ast des ersteren; der letztere ist vollständig. Bei *Raja fullonica* sind dies beide Nerven, aber ein Ast des letzten Brustflossennerven ist erheblich dünner als der andere (Taf. XIV, Fig. 2). Bei *Torpedo*, *Raja clavata* und *Trygon* sind die Aeste der Grenznerve vollständig und gleich dick. Sie sind auch an Dicke den vorhergehenden Brust- und folgenden Bauchflossennerven gleich. Es fehlt die allmähliche Abnahme der Dicke, die namentlich bei den vordersten Aesten der Hintergliedmaße bei Squaliden und auch bei *Pristis* zu beobachten ist (Taf. XVII). Schließlich findet sich bei *Raja vomer* und *fullonica* eine Verschmelzung der Innervationsgebiete beider Flossen, indem ein und derselbe metamere Nerv sowohl einen Ast zur vorderen als auch einen zur hinteren Extremität entsendet. Eine ähnliche Erscheinung der allmählichen Annäherung, Berührung und schließlich Verschmelzung der Innervationsgebiete ist bei Knochenfischen bereits bekannt (STANNIUS, v. JHERING), bei welchen gleichfalls zuletzt ein Nerv (der 3. Spinalnerv, *Lepidoleprus*, *Uranoscopus*) Brust- und Becken-(Kehl-)Flosse versorgt. Wie dort die Wanderung der Hintergliedmaße nach vorn bis zur Brustflosse und über sie hinaus bis zur Kehlgegend führt und die bezüglichen metamerischen Umbildungen der Spinalnerven erklärt (FÜRBRINGER, 1879), so ist bei den Rochen die gleiche Umgestaltung der Nerven auf ähnliche nach hinten gehende Wanderungen der Brustflosse über die Beckenflosse hin zurückzuführen¹⁾. Die Deckung der beiden Flossen wird

1) Die Beckenflosse liegt bei vielen Rochen mit ihrem vorderen Rand unter dem Hinterrand der Brustflosse, wie u. a. JÄCKEL hervorgehoben hat.

jedoch bei Rochen keine sehr hochgradige, da gemäß der bedeutenden Funktion der Vordergliedmaße beim Schwimmen und ihrer Umbildung zu einer gleichmäßigen seitlichen Verbreiterung des Rumpfes die Beckenflosse ihre Bedeutung für das Balancement des Körpers immer mehr verliert, funktionelle Umbildungen zu Lauforganen erfährt (vorderer Rand der Rajaflosse, JÄCKEL) oder eine vorwiegende Ausbildung des Sexualapparates bei den Männchen aufweist (diese sind erheblich größer und komplizierter als bei den Squaliden).

Unter den Squaliden ist bei Carchariiden und Lamniden eine deutliche caudalwärts gerichtete Wanderung der Vordergliedmaße aus dem Nervenbafunde erkennbar (Taf. XVII). Die Einschlüsse des Hauptkanals haben sich bei *Zygaena* gegen *Prionodon menissorrah* um 4 ganze Metameren am caudalen Rand verschoben, und die Umwandlung am vorderen Rand hat annähernd denselben Grad erreicht (3 metamere Nerven). Bei *Odontaspis* steht der Schultergürtel fast gerade so weit hinten wie bei *Zygaena* (ein Aestchen von Nerv 10 verläuft aber noch metazonal); die rückläufige Ausschaltung vorderer Nerven aus dem Hauptkanal ist weiter fortgeschritten und umfaßt bereits den 6. Spinalnerven.

Bei Spinaciden könnte man eine ähnliche Reihe von *Spinax* über *Laemargus*, *Scymnus* und *Centrina* nach *Acanthias* aufstellen (Taf. XVII). Bei Carchariiden erschien die Reihenfolge natürlich, auch aus phylogenetischen Gründen. Denn der Hammerfisch ist ein so eigenartig und hoch differenziertes Mitglied der Familie, daß man bei ihm mehr als bei anderen progressive Umwandlungen auch im übrigen Körperbau und speciell dem der Flossen erwarten darf. Bei Spinaciden erscheint jedoch jene Reihenfolge aus phylogenetischen Gründen unnatürlich. Denn *Spinax niger*, welcher an den Ausgangspunkt derselben zu stehen käme und nicht nur unter den Spinaciden, sondern unter allen Haien und Holocephalen die primitivste Stellung einnehmen würde, ist ein besonders kleiner Hai. Er wird nach GÜNTHER'S Katalog nicht länger als 14 engl. Zoll im ausgewachsenen Zustand ¹⁾. Die kleinsten außer ihm noch bekannten Squaliden (der nahverwandte *Spinax pusillus* 12 engl. Zoll, *Euprotomicrus labordii* 9 engl. Zoll,

1) Unter einem Material von mehreren Hundert Exemplaren, das ich in diesem Sommer in Norwegen erhielt, befand sich als Seltenheit ein Weibchen von 45 cm Länge (= 17,8 engl. Zoll).

Isistius brasiliensis 10 engl. Zoll) sind nach demselben Autor nicht viel kleiner.

M. FÜRBRINGER hat in seinem großen Werk über die Vögel der Bedeutung der Körpergröße ein besonderes Kapitel gewidmet (1888, S. 991 und 995), in welchem er ausgeht von dem Faktum, „daß im großen und ganzen bei den ziemlich kleinen und mäßig großen Vögeln die einfacheren und primitiveren Verhältnisse vorwiegen, während die großen, wie auch die kleinsten Formen¹⁾ eine einseitige Entwicklung und eine größere Abweichung von den als ursprüngliche zu beurteilenden Bildungen darbieten“ (S. 992). Er erinnert weiter an ähnliche Befunde anderer Autoren bei Reptilien und Mammaliern und kommt zu dem Schluß, daß diese Regel eine recht weite Verbreitung zu besitzen scheine, ohne daß eine ausreichende Erklärung für die Korrelation zwischen Körpergröße und Höhe der Entwicklung zur Zeit möglich sei.

Es mahnt dies zur Vorsicht bei der Beurteilung der Befunde bei *Spinax*, einer jener kleinsten Formen. Die andere Denkmöglichkeit, nach welcher statt der caudal gerichteten Verschiebung eine rostrale aus dem Wechsel der Nervenbefunde bei *Spinaciden* geschlossen würde, verschöbe *Spinax* statt an den Anfang an das Ende der Entwicklungsreihe.

Ich habe deshalb *Spinax* die größte Aufmerksamkeit zur Beantwortung der Frage zugewendet, ob bei *Spinaciden* eine Wanderung der Vordergliedmaße nach vorn oder nach hinten erfolgt und nachweisbar ist. Er erschien mir als günstigstes Objekt unter den mir zur Verfügung stehenden *Spinaciden*, da entweder sehr primitive oder sehr fortgeschrittene Zustände bei ihm zu finden sein müssen.

Bei *Spinax* sprechen verschiedene Instanzen für eine Verschiebung in rostraler Richtung. Der Nervenkanal im Schultergürtel ist in Rückbildung begriffen. Manchmal ist er ziemlich lang und in einiger Entfernung vom hinteren Rand des Coracoids gelegen, bald diesem stark genähert und verkürzt, in einem Fall gar nicht vorhanden. Er schließt bald 3 Nerven ein, bei Embryonen im Vorknorpelstadium sogar die dorsalen Aeste derselben, bald nur 2 und einen Ast vom 3. (der auch an sich dicker oder dünner gefunden wurde), schließlich wurden nur 2 Nerven in ihm entdeckt. Dabei weisen Embryonen und kleinere Individuen die größeren Zahlen an diazonalen Nervelementen, die großen

1) Im Text nicht besonders gesperrt gedruckt.

Individuen die kleineren Zahlen auf oder sie besitzen gar keinen Kanal mehr (S. 280).

Die Arteria subclavia s. zonalis ist vom Schultergürtel durch mehr Nerven als bei anderen Squaliden getrennt. Bei diesen liegt sie meist unmittelbar hinter demselben (Chlamydoselachus, Centrina, Prionodon). Während nun bei Acanthias einer und bei Ceratodus mit seinem nachweislich nach vorn verschobenen Schultergürtel (siehe unten) zwischen diesem und der Arterie 2 Nerven sich befinden, schieben sich bei Spinax Elemente eines bis zweier, ja sogar dreier Spinalnerven zwischen sie und den Knorpel. Das Gefäß liegt dann beträchtlich mehr caudal als der Schultergürtel und läßt, da es nur passiv der Wanderung der Extremität durch die Beziehungen zu dieser (A. brachialis) folgt, die ursprüngliche Position des Schultergürtels vermuten (S. 299, 300).

Schließlich fand sich bei einem jungen Embryo im procoracoidalen Bereich statt der sonst regelmäßig die hypobranchiale Muskulatur innervierenden beiden ersten Spinalnerven (außer den spino-occipitalen Elementen) auch noch ein Ast vom 3. Spinalnerven, während metazonal nicht der 3., sondern der 4. Spinalnerv den Anfang des M. obliquus versorgte, ein Vorkommen, das, als Rückschlag aufgefaßt, ebenfalls für eine einst hinter dem 3. Metamer befindliche d. h. caudalere Stellung der Extremität spricht (S. 296).

Die Beweiskraft der einzelnen Momente mag man verschieden bewerten, jedenfalls weisen sie zusammen eindeutig auf eine rostrale Wanderung der vorderen Extremität bei Spinax hin. Befunde, welche gegen dieselbe sprechen, machte ich nicht. Denn die Thatsache, daß in der Ontogenese der Hinterrand der Flosse sich nach hinten gegen die Rumpfmyotome verschiebt, ist wahrscheinlich durch ein Vorwärtsrücken letzterer bedingt, welche in dem Ausfall vorderer Myotome (occipitaler Natur) ihre Erklärung finden mag. Die andere ontogenetische Erfahrung, daß die Innervation durch die letzten metazonalen Nerven bei Spinax erst nach und nach von vorn nach hinten sichtbar wird, hängt mit denselben Ursachen oder mit der allgemeinen Thatsache zusammen, daß die Nerven in cranio-caudaler Richtung bei ihrer Ausbildung für unsere technischen und optischen Hilfsmittel darstellbar werden (S. 314, 315).

Vergleicht man Spinax mit den übrigen Spinaciden genauer, so lassen sich die Beweismittel für die rostrale Wanderung noch vermehren (Taf. XVII). Der letzte metazonale Nerv von Acan-

tias ist dünner als die vorhergehenden. Bei *Centrina* sind die 4 letzten dünner und zwar unter sich in von vorn nach hinten abnehmender Stärke. Sie vereinigen sich zu einem Plexus omopterygialis posterior, welcher Nerv 10 mit einem seiner Aeste erreicht und mit einem anderen sich bis Nerv 9 erstreckt. Dieser Plexusast umfaßt 6 serielle Komponenten (Aeste von 14—9, Taf. XII, Fig. 7). Bei *Scymnus* ist der letzte metazonale Nerv unvollständig. Er wird von einem minimalen Ramus pteryg. inf. gebildet. Bei *Laemargus* ist der letzte Nerv gleich dick wie die übrigen. Bei *Spinax* versorgt ein Hautast von Nerv 11 die Achselhöhle der Vordergliedmaße, während ihre Muskulatur die letzten Aeste von Nerv 10 erhält. Es ist angesichts dieser Thatsachen keine Frage, daß bei Spinaciden eine rostral gerichtete Verschiebung des hinteren Brustflossenrandes erfolgt ist. Daß dieselbe die ganze Gliedmaße betroffen hat, kann angesichts der vorhin für den Schultergürtel von *Spinax* beigebrachten Momente kaum zweifelhaft sein. *Centrina* (Taf. XVII) ist ein Mittelglied zwischen *Acanthias* und *Spinax*. Der Schultergürtel ist annähernd so weit nach vorn wie bei *Spinax* verschoben (namentlich wenn man an die Embryonen von *Spinax* denkt, wo noch der ganze R. pteryg. comm. des 3. Nerven diazonal verläuft, S. 280). Die Innervationszone reicht dagegen so weit wie bei *Acanthias* nach hinten; doch sind die Nerven, welche über die hintere Grenze des Nervenbereiches von *Spinax* hinausgehen, in ihrer rudimentären Ausbildung und innigen Verflechtung nur Zeugen der einst *Acanthias*-ähnlichen Lage der Flosse.

Für die Familie der Spinaciden halte ich eine rostrale Wanderung der Vordergliedmaße für gesichert. Es ist als auffallend schon von anderer Seite hervorgehoben worden (RABL), daß die Notidaniden verhältnismäßig vielstrahlige Brustflossen haben. Ihr Innervationsgebiet ist entsprechend weit nach hinten ausgedehnt (Taf. XVII, *Heptanchus*, *Hexanchus*). Auch bei *Chlamydoselachus* überragt es die hintere Grenze der Spinaciden. Aber auch der Schultergürtel der heptanchen und hexanchen Haie steht weiter caudal als bei jenen (mit Ausnahme von *Scymnus*), wie der letzte diazonale Nerv beweist.

Bei Rhiniden ist die hintere Grenze der Brustflosse stark caudal verschoben. Denn analog wie bei manchen Rochen hat eine sogar 2 metamere Nerven betreffende Ueberkreuzung der Innervationsgebiete der beiden paarigen Gliedmaßen stattgefunden (Taf. XVII). Der Schultergürtel ist aber nicht entsprechend weit

nach hinten gewandert. Sein letzter diazonaler Nerv ist ein Ast des 8. Spinalnerven, während bei Notidaniden der Extremitätengürtel bis ins 7. Metamer reicht. Die Ausdehnung der Brustflosse nach hinten ist demnach unabhängig von der Verschiebung der ganzen Gliedmaße (siehe folgendes Kapitel). Beim Brustgürtel spricht sogar ein Moment für eine rostralwärts gerichtete Wanderung. Der Plexus brachialis schließt an seinem hinteren Rand 5 Nerven in sich ein, welche nicht diazonal, sondern hinter dem Schultergürtel verlaufen. Im allgemeinen sind aber höchstens der letzte Hauptlochs-nerv, meistens auch dieser und einige vorhergehende nicht in den Plexus aufgenommen (S. 265). Eine so auffällige Angliederung metazonaler Elemente an den Plexus ist vielleicht so erklärbar, daß diese Nerven auch einst diazonal verliefen, als der Schultergürtel in den entsprechenden Metameren, weiter caudalwärts, lag.

Die caudal gerichtete lebhaftete Wanderung der Rochenbrustflosse wurde vorhin begründet. Bei *Pristis* erheben sich jedoch Zweifel, ob nicht an die unverkennbare Verschiebung in dieser Richtung (Taf. XVII) eine retrograde, geringe Wanderung nach vorn sich angeschlossen habe. Auch hier sind nämlich in den Plexus cervico-brachialis metazonale Nerven (fünf, wie bei *Rhina*, S. 265) eingeschlossen. Eine Vorwanderung erscheint begreiflich, da das Propterygium bei *Pristis* stark rudimentär und so tief in die seitliche Kopf- und Halsregion eingesenkt ist, daß es von außen nicht wahrnehmbar und außer Funktion gesetzt ist. Der Plexus lumbalis ist ungewöhnlich klein für den verhältnismäßig großen Zwischenflossenraum (Taf. XV, Fig. 2, neben *Prinodon* der kleinste Plexus). Auch dies findet seine Erklärung, wenn man den Fortfall der Beckenflossenäste in der Interpterygialzone einer einst stärkeren Ausdehnung der Brustflosse nach hinten zuschreibt, der sie bei allen übrigen Rochen ganz oder bis auf geringe Spuren zum Opfer gefallen sind (siehe oben).

Die squalidenähnliche Form von *Pristis* in ihrer jetzigen Gestalt ist eine sekundäre Erscheinung, eine Konvergenzbildung wie die rochenähnliche Körperform der Rhiniden. Primitiv¹⁾ ist von dem Zwischenflossenraum nur der hintere Teil, der dem Plexus lumbalis entspricht.

Bei *Holocephalen* (*Chimaera*) ist entsprechend der Abnahme

1) Ich komme im zweitfolgenden Kapitel hierauf zurück.

des Kiemenkorbes, wenn auch nicht an Zahl, so doch an Ausbildung und Stärke der Kiemenbögen (FÜRBRINGER, 1897), eine erhebliche Vorwanderung der Vordergliedmaße erfolgt. Der Plexus cervico-brachialis verläuft nicht longitudinal oder descendent wie bei allen Selachiern, sondern quer (FÜRBRINGER, 1897, siehe auch Taf. X Fig. 4). Ich fand in der ventralen Rumpfwand einen Ausfall von 8 Myotomen (3.—10. Myotom, S. 296), den, nach der Lage des Plexus cervico-brachialis zu urteilen, wenigstens zum größten Teil die Hypobranchialmuskulatur (Mm. coraco-arcuales) erlitten hat. Jedenfalls ist um diese Anzahl von Metameren der Schultergürtel nach vorn gerückt. Seine ursprünglichere Stellung muß ungefähr im 10. Metamer gesucht werden. Die in einem früheren Kapitel erwähnte Ansenbildung, an der sich fast alle Intercostalnerven beteiligen, bezeugt die hochgradigen und tiefgreifenden Umwälzungen, welche durch die ganze Bauchmuskulatur bei Chimaera im Anschluß an die Wanderung der Gliedmaße nach vorn vor sich gegangen sind.

Ceratodus besitzt in seinem großen Plexus omoptyrgialis posterior noch einen Zeugen der ebenfalls rostralwärts gerichteten Wanderung seiner Gliedmaße (Taf. XVII, Taf. X, Fig. 1 u. 2). Um 9 Metameren zieht er über die Achselhöhle hinaus nach hinten in die Rumpfregeion hinein. An sich beweist dieser Plexus freilich nur eine Verschiebung des hinteren Randes der Brustflosse nach vorn, wie der analoge Plexus bei *Centrina*. Daß aber auch der Schultergürtel bei *Ceratodus* die Wanderung mitgemacht hat, meldet die Innervation der Bauchmuskulatur. Es sind außerordentlich dichte und stark verschränkte Plexusbildungen unter denjenigen Aesten entwickelt, welche die Muskulatur versorgen, in welche der Schultergürtel eingebettet ist. In denselben findet man manchmal so viel Aeste an einem Punkt zusammenlaufen und sich umeinander schlingen, daß dicke, ganglienähnliche Knoten entstehen, die aber nichts als ein Gewirr von Nervenfibrillen enthalten (Taf. IX, Fig. 1). Das Herz von *Ceratodus* wird, wie schon GÜNTHER (1872, S. 535) hervorhob, direkt von dem Schultergürtel bedeckt; es liegt nicht vor ihm wie bei den Haien. Der Herzbeutel wird von einem Diaphragma abgeschlossen, welches zum Teil muskulös ist (M. diaphragmaticus pericardii) und sich bis hinter den Schultergürtel fortsetzt. Gebildet wird es auch in der hinteren, postaxialen Partie von Muskelfasern, welche die vordersten Halsnerven versorgen (*b*, *a* und *z*! Taf. IX, Fig. 1). Es sind dies Abkömmlinge der Cervicalmuskulatur, die bei allen Selachiern und bei *Chimaera*

procoracoidal liegen und dort mit den muskulösen Endorganen der vordersten metazonalen Bauchmuskeläste verschmelzen (S. 306). Sie können nur sekundär hinter den Schultergürtel geraten sein. Eine zureichende Erklärung liefert dafür, wie für die Veränderungen im Bauchmuskel überhaupt, nur eine Vorwanderung des Schultergürtels. Die Arteria subclavia läuft quer, fast ascendent von der Kiemenarterie zum Schultergürtel hin und ist, ähnlich wie bei Spinaciden, durch zwei Spinalnerven von ihm getrennt (ε und a). Die Plexus cervicalis und brachialis haben wie bei Chimaera eine annähernd quere Lage (Taf. IX, Fig. 1).

Der Plexus omo-ptyrgialis posterior der Ceratodusflosse ist von außerordentlich dichtem Gefüge und reich an accessorischen Beimengungen. Er macht es wahrscheinlich, daß die ersten Stadien der Vorwanderung der Brustflosse in eine frühe Vorzeit der phylogenetischen Entwicklung der Vorfahren der jetzt lebenden Dipnoer fallen. Ob der ganze Plexus einer Wanderung der Vordergliedmaße seine Entstehung verdankt, oder zum Teil auch Verschiebungen in der Flosse selbst, will ich, wie die Frage nach den letzteren überhaupt, im folgenden Kapitel zu entscheiden suchen.

Die Frage, ob und in welchem Umfang die rostral- und caudalwärts gerichteten Wanderungen der Vordergliedmaßen bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern aufeinander zu beziehen sind, liegt nicht so einfach wie bei den Wanderungen der Beckenflosse. Ihre Lösung giebt Auskunft über den Entstehungsort der Extremität. Ich will sie zusammen mit den Ergebnissen der Untersuchungen über die Hintergliedmaße in einem späteren Kapitel besonders behandeln.

b) Verschiebungs- und Wachstumsprozesse der Bestandteile der Flossen.

In der vorliegenden Arbeit habe ich die distale Verzweigung und Verteilung der Flossennerven in den Flossen selbst nur ganz oberflächlich und beiläufig berücksichtigt. Da nur diese für eine erschöpfende Behandlung dieses Kapitels ausreichendes Material liefern kann, werde ich mich auf wenige Punkte beschränken und manche Lücke der Zukunft zur Ausfüllung überlassen müssen.

Bei der den Rochen und den Carchariiden und Lamniden unter den Squaliden eigenen caudalwärts gerichteten Wanderung der Vordergliedmaße macht sich ein auffälliger Unterschied darin geltend, daß (Taf. XVII) die Zahl der diazonalen Nerven bei

ersteren zunimmt in dem Maß, mit welchem der Schultergürtel nach hinten rückt, während die Zahl der diazonalen Nerven bei dem caudalwärts verschobenen Schultergürtel der letzteren nicht beträchtlicher ist als bei anderen Squaliden, deren Schultergürtel mehr vorn liegt. Bei Carchariiden und Lamniden findet eine Reduktion vorderer Nerven ungefähr in demselben Maß statt, in welchem hintere in die Kanäle aufgenommen werden. Bei Rochen hat dagegen die metamerische Umwandlung scheinbar nur am hinteren Rand des diazonalen Nervenbündels eingesetzt. Denn der vorderste Nerv bleibt bei allen ungefähr derselbe (Ast vom 2.—4. Spinalnerven).

Bereits bei der Besprechung der Nervenkanäle zog ich daraus und aus dem Umstand, daß stets (bei den daraufhin untersuchten Fischen, S. 285) die auf ein und derselben Stelle des Flossenskelettes liegenden Muskeln (vorderer Rand des Mesopterygiums bis zur Meso-Propterygial-Grenze) durch den letzten diazonalen Nerven des Hauptkanals versorgt werden, den Schluß, daß alle vor diesem Nerven liegenden diazonalen Aeste bei den Rochen durch eine Ausdehnung des Propterygiums nach vorn in den Kanal gelangt sein müssen. Denn wenn der letzte Hauptlochsnerv die Meso-Propterygial-Grenze anzeigt, so sind alle an Zahl so sehr wechselnden Nerven des Hauptkanales von ihm aus, also von hinten nach vorn, zu zählen. Ihre Anzahl und die Größe der sie umschließenden Häuschen auf Taf. XVII sind ein Ausdruck für die Größenzunahme des Propterygiums in caudo-cranialer Richtung. Dies ist eine volle Bestätigung des von GEGENBAUR (1870) aus der Vergleichung des Skelettes erschlossenen Wachstumsrichtung des rostral gelegenen Basales.

FÜRBRINGER (1897) hat aus der hochgradigen Verschränkung des Plexus cervicalis und brachialis bei den Rochen und aus der dorsalen Lage der Aeste des letzteren und ventralen der Aeste des ersteren im Plexus selbst den Schluß gezogen, daß eine retrograde Vergrößerung der Brustflosse nach vorn diesen hochentwickelten und in spezifischer Weise ausgebildeten Bau des Plexus allein erklären könne. Ich kann mir auch deshalb nur schwer denken, daß die Versorgung des Propterygiums durch die vordersten Spinalnerven (Aeste des 2.—4. Nerven, Taf. XVII) ein altererbter Zustand sei, weil bei Squaliden diese Nerven erst durch eine Wanderung der Brustflosse nach vorn ihr zugeführt werden. Ein Gleiches ist bei den Rochen anzunehmen, nur mit dem Unterschied, daß sich bei ihnen nicht die ganze Gliedmaße,

sondern nur ein Teil, das Propterygium, mit seiner Muskulatur nach vorn verschiebt. Man kann schließlich auch aus den Inkongruenzen zwischen der Entwicklung und Größenzunahme des Propterygiums einerseits und der metameren Stellung des Schultergürtels andererseits entnehmen, daß eine ursprüngliche Beziehung zwischen beiden nicht besteht, die man doch annehmen müßte, wenn man an eine, in gleichem Maß mit der Wanderung der Extremität nach hinten, nach vorn fortschreitende Ausdehnung des Propterygiums denken wollte. *Myliobatis* hat bekanntlich eine bis zur Vereinigung der beiderseitigen Flossen vor dem Kopf nach vorn verlängerte Brustflosse, aber einen weniger oder gleich weit caudal verschobenen Schultergürtel als die Rajiden mit ihren lange nicht so weit vorgeschobenen Flossen. *Rhinobatus* und *Torpedo* haben sehr verschieden gebaute Propterygia, aber ungefähr an gleicher Stelle stehende Extremitätenbögen (Taf. XVII, S. 290, 291).

Da in der Versorgung der Brustflosse der Rochen durch die vordersten Spinalnerven eine Neubildung vorliegt, wird die Grenze verdeckt, von welcher die caudale Wanderung der ganzen Extremität ihren Anfang genommen hat. Allein maßgebend dafür sind die hintersten diazonalen Nerven des Hauptkanals, wenn man die Rochenbrustflosse von Flossen mit einer Form des Propterygiums ableitet, welche dem der Squaliden ähnlich ist. Bei *Rhinobatus* und *Torpedo* (*Pristis* kommt der retrograden Wanderung wegen nicht in Betracht) stehen dann die Knorpelbögen erheblich weiter caudal als bei irgend einem Squaliden, und kein Roche weist rostralere primitive Beziehungen auf. Das ist die negative Bedeutung der Verschiebung des Propterygiums nach vorn für die Frage nach dem Entstehungsort der Rochenbrustflosse.

Bei den Squaliden und Holocephalen sind die diazonalen Nerven des Hauptkanals gerade so zu beurteilen wie bei den Rochen. Denn auch bei ihnen ist die Vermehrung ihrer Zahl einer Ausdehnung des Propterygiums zuzuschreiben. Das Vorhandensein diazonaler Nerven bei *Scymnus* kann hiergegen keinen Einwand bilden. Denn das Propterygium fehlt wahrscheinlich nur scheinbar, da es im „Metapterygium“ dieses Squaliden zu suchen ist. Der nahverwandte *Laemargus* besitzt ein selbständiges Propterygium, und Verschmelzungen der Basalia bei anderen Species sind bereits erwiesen worden (Cestracion, HOWES, 1887). Aehnliche Fälle werden kaum anders zu beurteilen sein.

Es kommt jedoch bei den Squaliden meist zu der Verschiebung des Propterygiums nach vorn die gleich gerichtete metamerische

Umbildung infolge der rostralwärts gerichteten Wanderung der ganzen Gliedmaße hinzu. Dieselbe kann bei *Spinax* so weit zunehmen, daß der Knorpelkanal überhaupt verschwindet (vielleicht auch bei *Carcharodon*, HASWELL). Möglicherweise sind hierher auch die Fälle zu rechnen, wo angegeben wird (*Mustelus canis*, THACHER), daß vom Hauptkanal, in medialer Richtung divergierend, ein accessorisches Kanälchen nach hinten sich abzweigt. Die Notidaniden zeigen dagegen ein primitives Verhalten, da die letzten diazonalen Nerven (accessorische Aestchen bei *Hexanchus*) umgekehrt von innen nach außen divergieren. Ihre Abspaltung vom Hauptkanal muß distalen Bewegungen (dem Propterygium) zugeschrieben werden. Eine metamerische Rückbildung der hinteren diazonalen Nerven kann nicht erfolgt sein.

Bei einigen Spinaciden (*Centrina*, *Scymnus*, *Spinax*) steht der Schultergürtel sehr schräg, ascendent in der Bauchwand. Dadurch wird der Ursprung des Flossensenkers weit nach vorn gegen den des Flossenhebers verschoben. Dazu kommt noch eine besondere Ausbildung des rostralen Teiles jenes Muskels zu einem Vorwärtszieher der Flosse, der am Schultergürtel vor dem Propterygium entspringt. Diese Momente erklären es, daß der ventrale Kanal sich noch erhält, während der dorsale infolge weit fortgeschrittener metamerer Umbildung der Nerven bereits verschwunden ist. In der Ontogenese besteht bei *Spinax* auch der letztere noch.

Auch bei Squaliden und Holocephalen halte ich die vordersten Nerven für einen Neuerwerb¹⁾, der durch Verschiebungen von

1) Da sich bei Selachiern und Holocephalen zwischen dem vorderen Rand des Schultergürtels und dem Hauptkanal nie Nervenlöcher finden und der Hauptkanal den Vorderrand des Knorpels nie erreicht, so besteht eine Schwierigkeit darin, sich vorzustellen, wie die, jene neuerworbenen Muskeln versorgenden Nerven in den Hauptkanal hineingeraten sind, in dem sie thatsächlich liegen. Bei Squaliden und *Chimaera* ist der Schultergürtel so schmal und so weit vorn gelegen, daß man wohl annehmen kann, die Nerven seien mit den neu sich angliedernden Muskelementen um den caudalen Rand des Gliedmaßenbogens herum nach vorn gelangt und nachträglich auf dem sichergestellten caudo-cranialen Weg in den Hauptkanal eingetreten. Bei Rochen dagegen ist bei der Breite des Schultergürtels und großen Entfernung seines hinteren Randes von den in Betracht kommenden vorderen Myotomen kaum an Aehnliches zu denken. Ich kann nur eine Vermutung äußern, in welcher Richtung von späteren Arbeiten eine Aufklärung vielleicht zu erhoffen ist. Ein Befund bei *Myliobatis*, bei welchem Muskeln der Flosse selbst durch den Hauptkanal des Schultergürtels hindurch ihre Ursprünge bis auf die Wirbelsäule vorgeschoben haben (Taf. XVI,

Teilen der Flosse oder durch Wanderungen der ganzen Gliedmaße nach vorn gewonnen wurde. Bald verdeckt der letztere Prozeß den ersteren (manche Spinaciden), bald kommt dieser noch zur Geltung (Notidaniden). Der Plexus brachialis ist ein verhältnismäßig lockeres Gefüge von Nervenfasern, die namentlich bei Rochen lose nebeneinander liegen, freilich in einer oft derben bindegewebigen Hülle.

Bei der Beckenflosse führt die Verschiebung der Flossenradialen längs des Beckengürtels nach vorn und die Bildung und Vergrößerung des Propterygiums gleichfalls zum Auftreten der Nervenkanäle. Daß die Muskulatur mit ihren vorderen Ursprüngen aber nicht auf das eigentliche Becken und Basale propterygii beschränkt bleibt, wie bei den analogen Skelettteilen der Brustflosse, sondern sich an die Bauchwand oft vor dem Becken oder an einen sekundär entstandenen vorderen Fortsatz (Proc. anterior) desselben anheftet, ist auch am Nervenverlauf zu erkennen, indem der Hauptkanal bis zum vorderen Beckenrand vorrückt und oft dort verschwindet (Heptanchus, Acanthias, Rhina, meiste Rochen) und der Plexus lumbalis bei früher und starker Entwicklung des Propterygiums (Rhina) gar nicht zur Ausbildung kommt. Hier kommen zu den Verschiebungen der Skelettteile samt ihrer Muskulatur noch selbständige Ursprungsaberrationen letzterer hinzu.

Beim Meta- und Mesopterygium der Brustflosse sind ebenfalls beide Vorgänge zu beobachten. Nur steht hier die Ursprungsaberration der Muskeln im Vordergrund gegenüber der Ausdehnung des Skelettes. Letztere ist caudal gerichtet. Vergleicht man auf Taf. XVII die Anzahl der Nerven, welche hinter dem Hauptkanal dia- oder metazonal verlaufen und welche die Muskulatur des Meso- und Metapterygiums versorgen, bei den aufgezählten Chondropterygiern miteinander, so findet man wohl beträchtliche Schwankungen bei den Squaliden sowohl wie bei den Batoiden. Die Divergenz zwischen den beiden großen Abteilungen der Haie ist aber nicht so beträchtlich wie beim Propterygium. *Torpedo* bietet

Fig. 6), legt den Gedanken nahe, daß in derselben Art und Weise, wie hier Extremitätenmuskeln durch den Knorpel hindurch auf die Innenseite der Rumpfmuskulatur gelangt sind, so auch jene sich der Flosse angliedernden Rumpfmuskeln distalwärts gewandert seien. Parallelfälle sind auch bei höheren Wirbeltieren bekannt. Ich erinnere an die *Mm. pyriformis* und *obturatorius internus* der Säuger, welche, freilich auch proximalwärts, durch die *Foramina ischiadica* gewandert sind, und den *M. obturator* mancher Vögel (*Carinaten*, Gadow), welcher seinen Ursprung durch das *For. obturatum* hindurch auf die viscerale Fläche der *Membr. obtur. vorgeschoben* hat.

Verhältnisse, welche an die der Squaliden anknüpfen. Es giebt unter letzteren Fische, welche sogar ein Meso-Metapterygium besitzen, welches mehr Nerven aufweist als Torpedo. Am auffälligsten ist dies bei Rhina, bei welchem der hintere Flossenabschnitt eine Ausdehnung erreicht, welche derjenigen mancher hoch differenzierten Rochen analog ist (S. 301, 302). Meta- und Mesopterygium bilden dem Nervenbefund nach den konstanteren Abschnitt der Brustflosse gegenüber dem Propterygium, wie dies GEGENBAUR durch seine Untersuchungen des Skelettes früher (1870) nachgewiesen hat. Noch deutlicher ist das am Metapterygium der Beckenflosse durch die Innervation zu zeigen. Hier sind die Schwankungen der metazonalen Nerven (Taf. XVII, S. 364) nicht so beträchtliche, und viele analoge Ausbildungsgrade zwischen Squaliden und Batoïden vorhanden. Die Untersuchung der distalen Verbreitung der Endäste der Nerven in der Flosse verspricht in diesen Fragen genauere Resultate.

Die Ursprungsaberrationen der Brustflossenmuskulatur sind der caudal gerichteten Ausdehnung des Nervengebietes vom hinteren Flossenabschnitt entgegengesetzt. Sie erfolgen von hinten nach vorn. In Tafel XII, Fig. 2 sind in der oberflächlichen Ansicht des Flossensenkmuskels mit punktierten Linien die haplo-neuren Muskelzonen umgrenzt. Je weiter man dem hinteren Flossenrand zu- und diesem entlang nach hinten schreitet, um so mehr weichen diese Zonen von der Verlaufsrichtung der Mm. radiales und den mit diesen ungefähr übereinstimmenden Knorpelradien (Taf. XII, Fig. 1) ab. Schließlicly stehen sie quer zu ihnen (12. Metamer) oder schräg von hinten nach vorn (13. Metamer) oder endlich fast längs von hinten nach vorn (14. Metamer) in direkt der jetzigen entgegengesetzter Richtung. Man muß daraus schließen, daß ursprünglich die Muskeln, als sie noch rein metamer gebaut waren (wie sie sich ontogenetisch anfänglich auch noch anlegen), mit ihren Ursprüngen weiter caudal lagen und in ihrer Richtung mit den Knorpelradien nicht übereinstimmten, daß erst mit der Umwandlung der Muskulatur, der Auflösung der alten Verbände und Bildung neuer, mit tiefgreifenden und ausgedehnten Umgestaltungen, für welche die dichten und zahllosen Plexus der distalen Nerven zeugen, eine immer größere und innigere Anpassung des Muskelverlaufes (Mm. radiales) an die Knorpelradien eintrat. So bildet sich bei den Fischen eine Art der Innervation der Extremitätenmuskeln heraus, welche mehr proximal liegende Muskelteile durch mehr cranialwärts entspringende Nerven und

mehr distal liegende Muskelteile durch mehr caudalwärts entspringende Nerven versorgt sein läßt. Diese erhält sich bei den Extremitätenmuskeln aller höheren Wirbeltiere, wo sie schon länger bekannt geworden ist (HERRINGHAM, 1886, 1887, FÜRBRINGER, 1888).

Man wird nicht umgekehrt aus den Befunden bei *Acanthias* schließen dürfen, daß auch die Knorpelradien ursprünglich eine andere, mit dem der haploneuren Muskelzonen übereinstimmende Lage gehabt haben. Denn zahllose Beispiele aus allen Wirbeltierklassen (vergl. besonders die Arbeiten von M. FÜRBRINGER) bezeugen die Unabhängigkeit der Muskulatur von ihren Anheftungen am Skelett bei Wanderungen und Verschiebungen¹⁾. Es blieben auch die von den distalen Plexus und von den ontogenetischen Verschmelzungen der Muskelknospen (MOLLIER, 1893) bezeugten Umgestaltungen der Flossenmuskulatur unerklärlich, wenn die Lagebeziehungen zwischen Muskel und Skelett von vornherein fixiert gewesen und stets dieselben geblieben wären wie bei den jetzt lebenden Selachiern. Schließlich ist für diese Ansicht nicht ohne Interesse, daß in der Ontogenese die Knorpelradien sich zu einer Zeit anlegen, wo schon die Muskelknospen verschmolzen und die polyneuren Radialmuskeln gebildet sind (MOLLIER, 1893). Eine Uebereinstimmung der Lage haploneurer Muskeln und der Knorpelradien wird durch keine Thatsache gestützt, aber durch die oben angeführten Befunde widerlegt.

Bei den Rochen und denjenigen Squalidenfamilien (*Carchariiden*, *Lamniden*), bei welchen die Wanderung der ganzen Vordergliedmaße in entgegengesetzter Richtung wie die Ursprungsaberrationen ihrer Muskeln vor sich geht, sind die Einwirkungen letzterer auf die Innervation von denen jener unterscheidbar. Sie sind jedenfalls gering (Taf. XVII). Bei *Odontaspis* ist der letzte Brustflossennerv sehr zart; sein Ursprung liegt ziemlich weit hinter der Achselhöhle und er selbst unter der Haut, außen vom Rumpf-

1) L. BOLK hat für den Menschen in einer Reihe von Arbeiten (1894, 1895) eine primitive Verbindung der Muskelanheftungen mit dem Skelett angenommen und aus den primitiven „Sklerozonen“ z. B. die ursprüngliche Beckenform rekonstruiert (1894). Eine Verallgemeinerung dieses Prinzipes über ein ganz beschränktes Gebiet hinaus, für das ich seine Verwendbarkeit in dubio lassen möchte (dem Autor selbst sind beim Schultergürtel Schwierigkeiten entgegen getreten, 1895 A), wird wohl am schlagendsten widerlegt durch die haploneuren Muskelzonen der Squalidenbrustflosse (Sklerozonen) und ihre Beziehungen zu den Knorpelradien.

muskel. Bei *Rhinobatus*, *Raja vomer* und *Myliobatis* fehlt ein Aestchen des letzten Nerven, während das andere ebenfalls sehr dünn geworden ist. Bei *Raja fullonica* sind beide vorhanden, das eine ist aber dünner als das andere (Taf. XIV, Fig. 2). Außer solchen Verringerungen des Umfanges und Bestandes des letzten Nerven sind auf die Muskelaberrationen bezügliche Veränderungen nicht zu bemerken. Es ist deshalb unwahrscheinlich, daß bei denjenigen Knorpelfischen, bei welchen die Vordergliedmaße nach vorn wandert und diese Verschiebung sich mit derjenigen der Muskelursprünge kombiniert hat, die oft beträchtlichen Umgestaltungen der Nerven am hinteren Flossenrand (Plexus omo-ptyrgialis posterior, Versorgung der Achselhöhle durch Hautäste weiter caudal gelegener Nerven) durch die Muskelaberrationen veranlasst worden sind. Sie fallen ganz oder fast ausschließlich der Wanderung der ganzen Extremität zur Last, für die sie auch im vorigen Kapitel verwertet wurden¹⁾.

Bei der hinteren Extremität weisen die „Längsstämme“ der Nerven, welche v. DAVIDOFF (1879) entdeckte, auf besonders hochgradige, von der Muskulatur der Brustflosse nicht oder nur annähernd²⁾ erreichte Umgestaltungen der Muskulatur hin, die in Zukunft noch genauer zu untersuchen sind. Jedenfalls wird man daraufhin die Ursprünge von der Bauchwand (bei der Beckenflosse, siehe S. 398) nicht ohne weiteres als primitiv beurteilen dürfen, wenn auch bei der Brustflosse ein analoges Verhalten als primitiv gelten darf. Wahrscheinlich liegen hier sekundäre Ursprungsaberrationen der Muskulatur auf die Bauchwand vor.

Bei *Ceratodus* ist zwar die distale Verzweigung der Flossenerven zu wenig bekannt, um über Verschiebungen innerhalb der Flosse Auskunft geben zu können. Aus der noch angedeuteten Spaltung des Plexus omo-ptyrgialis in einen vorderen und hinteren Teil, von denen jeder durch eine besondere Muskelpforte die Bauchhöhle verläßt (Taf. IX, Fig. 1), ist aber eine ursprünglich etwas breitere Basis der Flosse zu erschließen, auf welche auch Radienrudimente am Basalglied der Stammreihe (GÜNTHER, 1872,

1) Verringerungen der Dicke des letzten Nerven bei manchen Squaliden (Taf. XVII) und ein Verlust des einen Astes (*Scymnus*) sind möglicherweise analog den Verhältnissen bei Carchariiden, Lamniden und Rochen nur durch die Muskelaberrationen zustande gekommen.

2) Bei *Laemargus* fand ich distale Plexus, welche mit den „Längsstämmen“ der Bauchflosse Aehnlichkeit hatten.

Taf. XXXVI, Fig. 4, und HOWES, 1887) hindeuten. Doch liegt kein Grund vor, einen erheblichen Anteil des Plexus omo-ptyrgialis post. auf rostralwärts gerichtete Muskelaberrationen zu beziehen, da bei Squaliden (*Centrina*) ein ähnlicher Plexus (6 Komponenten gegen 9 bei *Ceratodus*) unabhängig von diesen entstanden und nur auf die Wanderung der ganzen Gliedmaße nach vorn zurückzuführen ist. Außerdem spricht die äußere ontogenetische Entwicklung der *Ceratodus*flossen (SEMONT, 1893) nicht für eine ursprünglich so erheblich breite Verbindung der Flosse mit dem Rumpf, daß sie den lang ausgedehnten Plexus omo-ptyrgialis posterior erklären könnte. Die Flossenbasis ist vielmehr relativ nur wenig breiter als beim ausgebildeten Tier (SEMONT, Taf. VII).

2. Entstehungsort der Gliedmaßen. Gemeinsame oder getrennte Anlage („Seitenfaltentheorie“).

Nachdem in dem vorhergehenden Abschnitte die Wanderungen der Gliedmaßen auf ihre Richtung hin geprüft und die Verschiebungen von Teilen der Flossen in ihrem Verhältnis zu den Gliedmaßenbewegungen abgegrenzt worden sind, ist es möglich, durch den Vergleich der verschiedenen Paläichthyer untereinander dem Ausgangspunkt der Wanderungen nachzugehen, indem die sekundären Verschiebungen von den primären ausgeschieden werden.

Bei der Hintergliedmaße wurde bereits festgestellt, daß die Wanderung nach hinten die primäre, die rostralwärts gerichtete eine erst später erfolgte Verschiebung ist. Begründen ließ sich dies durch die Größe des Plexus lumbalis und seine ideelle Fortsetzung in den Interptyrgialraum, zu dessen vorderem Ende die rostralen Bewegungen die Flosse nie zurückführen.

Rechne ich zunächst die Interptyrgialzone nicht mit, so erhalte ich als vorderste, durch den ersten Flossennerven direkt bezeugte Stellung der Hintergliedmaße (Taf. XVII) folgende Daten:

Dipnoer	(<i>Ceratodus</i>)	20. Metamer
Holocephalen	(<i>Chimaera</i>)	19. „
Squaliden	Notidaniden (<i>Heptanchus</i>)	29. „
	Spinaciden (<i>Scymnus</i>)	23. „
	Carchariiden (<i>Prionodon</i>)	27. „
	Lamniden (<i>Odontaspis</i>)	38. „
	Rhiniden (<i>Rhina</i>)	28. „
Batoiden	(<i>Torpedo</i>)	31. „

Diese Grenze ist jedoch, wie aus der allmählichen Dickenabnahme der Aeste des Plexus lumbalis nach vorn (Ceratodus, Chimaera, Squaliden, Pristis) und den direkten Verschiebungserscheinungen an den vordersten Flossennerven (Rochen) hervorgeht, keine fixe. Die Hintergliedmaße muß bei allen Gattungen einst noch weiter vorn gestanden haben. Rhina zeigt durch die Analogie seines im Entstehen befindlichen Interpterygialraumes, der, wenn völlig ausgebildet, durch die Fortsetzung seiner Reduktion vorderer Bauchflossennuskeln entstanden sein müßte, daß ein großer Teil, wenn nicht alle Interpterygialnerven einst die Bauchflosse versorgten. Direkte Auskunft erhalten wir bei den Notidaniden, wo ein Pseudoplexus eine ursprüngliche Fortsetzung des eigentlichen Lumbalgeflechtes bis ins Brustflossengebiet andeutet. Hier verschwinden die Spuren in den Nervenverbindungen, welche durch Verschiebungen des Schultergürtels hervorgerufen sein können. Es ist unwahrscheinlich, daß der Plexus einst viel weiter reichte als bis zum 20.—16. Metamer d. h. denjenigen, welche auf die letzten bei hexanchen und heptanchen Haien (Taf. XVII) noch der Brustflosse tributpflichtigen Segmente folgen. Denn dem hinteren Flossenrand dieser Fische muß eine primitive Stellung im Vergleich mit der rostralen Wanderung der Vordergliedmaße bei Spinaciden und Rhiniden, der caudalen bei Lamniden, Carchariiden und Rochen zuerkannt werden (siehe weiter unten).

Daß von dem bei den primitivsten Selachiern ermittelten Ausgangspunkt auch die übrigen sich ableiten lassen, dürfte nicht zweifelhaft sein, wenn man sieht, daß unter den Spinaciden die jetzt noch lebenden Species *Scymnus* (23. Metamer) und *Spinax* (24. Metamer) ihm ganz nahe kommen und daß unter den Carchariiden, einer der Familien, in welchen sehr weit nach hinten reichende Verschiebungen bei den einen Mitgliedern sich finden (*Zygaena*, 47. Metamer), andere eine weit vorn gelegene Ausgangsstellung (*Prionodon menisorrah*, 27. Metamer) heute noch besitzen. Bei Rochen verschwindet die anscheinend große Distanz (*Torpedo*, 31. Metamer) bei Berücksichtigung des Mangels oder der Reduktion (*Pristis*) des Plexus lumbalis, der bei Squaliden auf größere Strecken nach vorn sich erstrecken kann, als die Entfernung vom Ausgangspunkt der Notidaniden (11—15 Metamere) beträgt.

Wenn ich auch innerhalb der durch enge verwandtschaftliche Beziehungen verknüpften großen Unterordnungen der Haie einen einheitlichen Ausgangspunkt der Wanderung von der bei ihren primitivsten Mitgliedern, den hexanchen und heptanchen Elasm-

branchiern, ermittelten Ausgangsstellung (16.—20. Metamer) annehme und mich dabei auf die bei allen vorhandenen Anzeichen einst weiter nach vorn reichender Beziehungen stütze, so bedarf andererseits die Frage, ob bei den einander ferner stehenden großen Hauptgruppen der Paläichthyer das Gleiche der Fall ist, besonderer Untersuchung.

Bei *Ceratodus* beginnt die Interpterygialzone mit dem 12. Metamer. Der Plexus lumbalis kann in denjenigen Etappen, von denen wir direkte Urkunden noch besitzen, kaum bis dahin gereicht haben, da auch das hintere Ende des Plexus omo-pterygialis posterior der Brustflosse immer dünnere metamere Komponenten enthält und früher vielleicht ein wenig (einige Metameren) weiter caudalwärts gereicht haben wird. Bei *Chimaera* ist eine ehemalige direkte Annäherung an das 15. Metamer, das den letzten Brustflossennerven nebst zugehöriger Muskulatur liefert, deshalb unwahrscheinlich, weil die Vordergliedmaße sehr stark und ihr hinterer Rand deshalb zum mindesten ein wenig nach vorn gewandert ist. Ich erhalte als Ausgangspunkt der Wanderung

bei Selachiern	16.—20. Metamer	
„ Holocephalen	16.—19.	„
„ Dipnoern	13.—20.	„

wobei die größere Wahrscheinlichkeit bei allen dreien in die vordere Hälfte dieser Zonen fällt. Die Uebereinstimmung zwischen ihnen ist eine außerordentlich schlagende. Wir kommen zu dem vorläufigen Resultat, daß die Wanderung des Hintergliedmaßenbogens bei allen Paläichthyern bis etwa zum 16.—18. Metamer zu verfolgen ist.

Ich habe im Vorhergehenden mit der Annahme operiert, daß bei Notidaniden, Holocephalen und Dipnoern der hintere Rand des Innervationsgebietes der Brustflosse eine primitive Stellung einnehme, und muß dies noch begründen. Die rostrale Wanderung des vorderen Extremitätenbogens (Taf. XVII) ist bei Spinaciden bis zum 7. Metamer (*Scymnus*) rückwärts zu verfolgen. In demselben Segment findet sich bei hexanchen und heptanchen Selachiern (*Hexanchus* ist ein wenig verändert) noch jetzt der Schultergürtel. Bei *Rhina* reicht er bis zum 8. Metamer, bietet aber noch Spuren rostralwärts gerichteter Verschiebung. Bei Lamniden (*Odontaspis*) und Carchariiden (*Zygaena*) sind die Vorderflossen in caudalwärts gerichteter Wanderung begriffen. *Prionodon menisorrah* mit seiner weit vorn stehenden Gliedmaße ermöglicht für sie die Anknüpfung an Spinaciden-ähnliche Zustände. Bei

Rochen ist auch allgemein eine caudale Wanderung im Gange (rückläufig geworden bei *Pristis*). Ihr Ausgangspunkt ist nicht über das 17. Metamer (*Rhinobatus*) nach vorn zu verfolgen.

Fasse ich diese Daten zusammen, so erhalte ich als Ausgangsstellung der Wanderung der Vordergliedmaße bei

Squaliden 6.—7. Metamer; von hier aus rostralwärts fortschreitende Wanderung, manchmal daran anschließend eine rückläufige, caudalwärts gerichtete Verschiebung (*Carchariiden*, *Lamniden*);

Rochen 17. „ von hier aus caudalwärts fortschreitende Wanderung, selten daran anschließend eine rückläufige, rostralwärts gerichtete Verschiebung (*Pristis*).

Vergleicht man ferner die Stellung des hinteren Randes des Innervationsbezirkes der Squaliden (Taf. XVII) miteinander, so fällt, abgesehen von der sekundären Vergrößerung bei *Rhiniden* (Ausdehnung des hinteren Flossenabschnittes) und bei *Lamniden* und *Carchariiden* (progressive Wanderung der Extremität), die große Ausdehnung bei hexanchen und heptanchen Haien auf und ihre annähernde Uebereinstimmung mit der caudalen Ausdehnung der Innervationszonen bei *Ceratodus* und *Chimaera*. Sie reichen bei:

<i>Ceratodus</i>	bis zum 11. Metamer
<i>Chimaera</i>	„ „ 15. „
<i>Chlamydoselachus</i>	„ „ 15. „
<i>Hexanchus</i>	„ „ 16. „
<i>Heptanchus</i>	„ „ 19. „

Bei *Ceratodus* entspricht dieser oder einer ursprünglich um einige Metameren weiter caudalwärts reichenden Innervationsgrenze ungefähr eine frühe, belangreiche Etappe in der Stellung des Schultergürtels. Denn wenn auch die Basis der Flosse früher ein wenig breiter gewesen sein mag, so kommt doch als hauptsächlichste Ursache der Plexusbildung die Wanderung des Schultergürtels nach vorn in Betracht. Man muß denselben etwa im 9.—10. Metamer suchen. Bei *Chimaera* wurde aus ganz anderen Gründen, nämlich aus dem Ausfall einer Anzahl von Myotomen des ventralen Rumpfmuskels, eine ursprüngliche Stellung des Schultergürtels gleichfalls ungefähr im 10. Metamer erschlossen. Wenn auch die Flosse damals ein wenig weiter caudal gereicht haben mag, schmaler (in cranio-caudaler Richtung) als bei der lebenden Form muß sie gewesen sein.

Denn bis ins 17. oder 18. Metamer kann sie kaum, bis ins 19., das jetzige (!) erste Bauchflossensegment, kann sie nicht gereicht haben¹⁾. Auch bei den niedrigst stehenden Haien ist die starke Ausdehnung des Gebietes der Flosseninnervation, der ein sehr radienreiches Skelett zu Grunde liegt, nichts Primitives. Sie kommt derjenigen des hinteren Flossenabschnittes mancher Rochen gleich oder übertrifft sie (Torpedo, Taf. XVII). Es bestätigt dies GEGENBAUR's Untersuchungen, welche in unübertrefflicher Weise die sekundäre Abgliederung des Meso- und Propterygiums, also einer größeren Radienzahl, vom Metapterygium begründeten (1870). Der Vergleich mit Dipnoern und Holocephalen legt es nahe, die sekundäre Vergrößerung der Innervationszone wesentlich an ihrem vorderen Rande zu suchen. Denn es liegt kein Grund vor, anzunehmen, daß die jetzige Stellung des Schultergürtels im 7. Metamer (Heptanchus, Chlamydoselachus) eine feste ist; vielmehr kann derselbe, so wie er bei Hexanchus ein wenig rostral verschoben ist (Taf. XVII), auch bei jenen von einer weiter caudal befindlichen Stellung in diese eingerückt sein. Bei Rhina steht er noch ein wenig weiter nach hinten und weist außerdem Spuren einer vorhergehenden Verschiebung nach vorn auf. Andererseits ist es nicht wahrscheinlich, daß am hinteren Rand eine bedeutendere, nach hinten gerichtete Verschiebung stattgefunden habe. Dagegen spricht die Uebereinstimmung mit der gleichen Grenze bei Chimaera und Ceratodus (siehe oben). Nehme ich eine ursprüngliche Basis der Flosse bei den Vorfahren der Haie an, welche ähnlich derjenigen der Vorfahren des Ceratodus und der Chimaera 3—5 metazonale Nerven umfaßt, so resultiert als noch eben nachweisbare Etappe die Stellung des Brustgürtels im 10.—14. Metamer. Von hier aus ist die Wanderung der Gliedmaße nach vorn bei den Vorfahren der heptanchen und hexanchen Haie ausgegangen und hat bei den jetzt lebenden Mitgliedern der Familien zu einer Verschiebung des Schultergürtels mit gleichzeitiger Vergrößerung des Flossenskelettes geführt, welches die alten caudalen Territorien behauptete. Nur geringe caudalwärts gerichtete Vergrößerungen des Flossenskelettes und der Innerva-

1) Ich rechne stets mit der Erfahrungsthatsache, daß die Innervationsgebiete der beiden Gliedmaßen sich nie stark überkreuzen (selbst bei Knochenfischen mit starken Uebereinander-verschiebungen der Extremitäten gar nicht) und daß da, wo sie sich berühren oder in geringem Maße übereinander schieben, sekundär erworbene, differenzierte Zustände vorliegen.

tionszone seiner Muskeln mögen sekundär hinzugekommen sein (Heptanchus). Aber Schwankungen um 1—2 Metameren können bei diesen Abschätzungen nicht ins Gewicht fallen.

Zusammenfassend glaube ich für die vorläufige Bestimmung einer ursprünglich einmal vorhanden gewesenen Stellung des Vordergliedmaßenbogens folgende Segmente angeben zu können:

bei Dipnoern	9.—10. Metamer	
„ Holocephalen	10.	„
„ Squaliden	10.—14.	„
„ Batoiden	17.	„

Bei den Rochen erscheint es gestattet, die nachgewiesene Wanderung der Vordergliedmaße nach hinten über die durch *Rhinobatus* bezeugte vordere Grenze (17. Metamer) hinaus nach einem weiter vorn gelegenen Ausgangspunkte rückwärts zu verfolgen, wenn man die phylogenetische Stellung derselben zu den primitiveren und mit vielen altererbten Merkmalen ausgestatteten hexanchen und heptanchen Selachiern, zu Holocephalen und Dipnoern in Rechnung zieht. Das 17.—18. Metamer ist außerdem als Ausgangsstelle oben für den Hintergliedmaßenbogen ausfindig gemacht worden. Das bestimmt mich, die ursprüngliche Stellung des Schultergürtels um verschiedene Metameren über das 17. Segment nach vorn zu verlegen, da ich von einer getrennten Entstehung der beiden Extremitäten überzeugt bin, wofür ich weiter unten die Belege erbringen werde. Dies führt auch bei Rochen mindestens zu einer Stellung ähnlich derjenigen der hexanchen und heptanchen Haie, wahrscheinlich noch weiter nach vorn.

Damit haben wir bei allen Paläichthyern die Wanderungen des Vordergliedmaßenbogens bis etwa zum 10.—14. Metamer verfolgt. Von hier aus hat rostralwärts eine Wanderung desselben bei allen Knorpelfischen stattgefunden, die bei *Ceratodus* und *Chimaera* am hochgradigsten unter den von mir untersuchten Tieren wird. Die caudalwärts erfolgende Verschiebung bei einigen Squalidenfamilien (Lamniden, Carchariiden) und wahrscheinlich auch bei Batoiden¹⁾ schließt sich erst an eine vorhergehende, cranialwärts gerichtete Wanderung an und führt bei letzteren in völlig neue Gebiete des Rumpfes nach hinten.

1) Man wird die pentanchen Rochen von pentanchen Squaliden ableiten, nicht direkt von hexanchen und heptanchen Formen. Für eine spätere Entstehung spricht auch das verhältnismäßig späte geologische Auftreten (in der Juraperiode).

Es fragt sich, ob der Schultergürtel zu der Zeit, als die Vordergliedmaße entstand, ungefähr im 10.—14. Metamer lag, oder ob er dahin von anderer Stelle her gewandert ist, ob wir also wirklich nur eine, wenn auch weit zurückliegende, vorläufige Etappe mit der Bestimmung einer ehemaligen Stellung in jenen Metameren erreicht haben oder ob wir damit zum ursprünglichen Ausgangspunkt der Wanderungen gelangt sind. Reste einer weiter zurückliegenden Verschiebung konnte ich nicht finden. Es ist diese Frage jedoch deshalb nicht so kurz zu erledigen, weil stets der Schultergürtel bei Elasmobranchiern direkt hinter dem Kiemenkorb gefunden wird und man deshalb fragen muß, ob der Kiemenkorb einst so weit nach hinten gereicht haben kann, zumal bekanntlich GEGENBAUR das Skelett der Gliedmaßen von rudimentären Kiemenbögen und deren Strahlen ableitet. Es könnte so scheinen, als ob dies triftige Einwände dagegen wären, daß die Extremität im 10.—14. Metamer zuerst aufgetaucht sei und daß jeder, der auf dem Boden der GEGENBAUR'schen Extremitätentheorie stände, auch zugeben müsse, der eigentliche Ursprungsort habe näher am Schädel gelegen. Die Vordergliedmaße wäre dann durch eine, freilich zur Zeit nicht nachweisbare, mit der Ausbildung des Kieferapparates verbundene Verschiebung des Kiemenkorbes nach hinten sekundär in das 10.—14. Metamer geraten. Ich glaube jedoch, ohne jene Erklärungsmöglichkeit bestreiten zu wollen, daß auch eine primäre Entstehung in diesen Metameren unbeschadet der GEGENBAUR'schen Theorie denkbar ist. Zu dieser zweiten Möglichkeit möchte ich Folgendes ausführen. FÜRBRINGER (1897) hat, anknüpfend an den von BOVERI bei der Vergleichung des Nierensystems von Amphioxus ausgesprochenen Gedanken, daß die Cranioten auch einst eine Peribranchialhöhle nach Art des Amphioxus besaßen¹⁾, für Myxinoiden vermutungsweise ausgeführt, wie die ventrale Leibeswand von außen mit dem bis dahin unabhängig von ihr nach hinten verschobenen Kiemenkorb allmählich verschmolz und wie sich neue äußere Oeffnungen der Kiemenspalten bildeten. Verschiedene Instanzen, insbesondere der Verlauf der ventralen Spinalnervenäste, werden von ihm zur Stütze dieser Ansicht angeführt. Auch für die Vorfahren der Petromyzonten und Gnathostomen vermutet FÜRBRINGER eine ähnliche phylogenetische Entstehung des Verbandes von Kiemenbögen und Rumpfwand (S. 626,

1) BOVERI sieht ihr Rudiment bekanntlich im Vornierengang der Cranioten.

655, 656). An diese Hypothese möchte ich in der vorliegenden Frage anknüpfen.

Wir müssen annehmen, daß mit der Zahl der Kiemenbögen bei den heptanchen Haien nicht diejenige erschöpft ist, welche die Vorfahren derselben besaßen, wie dies GEGENBAUR stets hervorgehoben hat. Durch die Zusammendrängung des nervösen Centralorganes bei Bildung des Gehirns und Schädels geriet dieser vielbogige Apparat in die Rumpffregion und wanderte, ähnlich wie bei Amphioxus und den niederen Cranioten, nach hinten. Wie weit er dorthin vorgedrungen ist, kann genau nicht bestimmt werden. Wenn auch die Gründe zu seiner Ausdehnung andere als bei den schmarotzenden Myxinoiden, den tiefstehenden Cranioten, gewesen sein müssen und zwar in der stärkeren funktionellen Ausbildung besonders der vorderen Kiemenbögen bei jenen, der Entblößung des zum Einbohren in tote Fische benutzten vorderen Körperendes bei diesen gesucht werden müssen, so ist jedenfalls die Zahl der Kiemenbögen bei den Vorfahren der Elasmobranchier eine beträchtliche gewesen, welche vielleicht diejenige der Myxinoiden erreichte, vielleicht auch etwas hinter ihr zurückblieb (FÜRBRINGER, S. 699)¹⁾. Trat dann später die Reduktion des Kiemenkorbes ein und senkten sich die Bögen von innen her in die sie anfangs frei umhüllende Rumpfmuskulatur ein, so ist es erklärlich, daß auch der Schulterbogen ziemlich weit caudal im Rumpfbereich (10—14. Metamer) aufgetreten sein und hinter dem Kiemenkorb gelegen haben kann, ohne daß er dorthin auf einer Wanderung durch die Rumpfwand von vorn nach hinten gelangt zu sein braucht. Leitet man ihn von einem der hintersten Kiemenbögen ab, so hat er die Verschiebung nach hinten als zum Vagus gehöriger „Kiemenbogen“, nicht als „Schultergürtel“ gemacht. Man kann

1) Ich habe nach den Angaben FÜRBRINGER's zu berechnen gesucht, in welche Rumpfmeteren bei Myxinoiden, gleiche Bezeichnungswiese wie bei Selachiern vorausgesetzt, die Reduktionszone des 8. bis letzten (ca. 17.) Kiemenbogens fällt, und ungefähr das 15.—24. Metamer gefunden. Es deckt sich dieses Gebiet annähernd mit der oben angegebenen Entstehungszone der Gliedmaßen bei Paläichthyern (10.—14. Metamer vordere, 17.—18. Metamer hintere Extremität), soweit die vielfach nur mutmaßlichen und auf einzelne Metameren hin nicht genauen Schätzungen dies zu beurteilen gestatten. Es ergeben sich aus diesem Vergleich zum mindesten keine Schwierigkeiten gegen die Annahme, daß bei den Vorfahren der Gnathostomen auch einst der Kiemenkorb annähernd so weit nach hinten ragte wie bei den Myxinoiden.

sagen, der Schultergürtel und die Vordergliedmaße sind im 10.—14. Metamer „entstanden“. Daraus erklärt sich der Mangel irgend welcher Zeugen der ursprünglichen, caudalwärts erfolgten Verschiebung unter den Rumpfnerven.

Es ist selbstverständlich bei so weit zurückliegenden und jenseits der Grenzen gesicherter Untersuchungen befindlichen phylogenetischen Zuständen unstatthaft, von mehr als Möglichkeiten zu sprechen. Strikte Beweise werden sich für diese Vorgänge an den uns bekannten Wirbeltieren wohl nie finden lassen. Es kam mir im wesentlichen nur darauf an, zu zeigen, daß unsere Vorstellung nicht an einen einzigen Weg gebunden ist, wenn sie das Gebiet der Hypothesen betritt, um der früheren Geschichte der Gliedmaßen nachzuspüren.

So lassen sich auch die folgenden Befunde in verschiedener Weise deuten. Faßt man sie als altererbte Zustände auf, so stehen sie im Einklang mit der oben ausführlich entwickelten Vermutung. Bei *Ceratodus* liegt ein großer und gerade der caudalste, nach dieser Auffassung älteste Teil des Plexus omo-pterygialis posterior der Brustflosse innen von der dicken Fascie, welche die mediale Fläche des Bauchmuskels bedeckt (Taf. IX, Fig. 1, die schwarz gezeichneten Stellen). Der Plexus durchbohrt jedesmal, wenn er ein Aestchen eines Spinalnerven aufgenommen hat, von außen nach innen die Fascie, liegt direkt unter dem zarten Peritoneum bis zum nächsten Spinalnerven, durchbohrt abermals die Fascie von innen nach außen, um einen neuen Nervenast sich anzugliedern, und wiederholt dieses Spiel bis zum 5. Spinalnerven; weiterhin liegt er außen von der Fascie direkt auf der Bauchmuskulatur. Die mediale, hartnäckig innegehaltene Lage des ältesten Teiles des Plexus deutet, wenn man die Fascie nicht als eine ganz sekundäre Bildung auffaßt, auf eine einst medialere Lage des Schultergürtels hin und ist wohl zu vereinigen mit der, wie angenommen wurde, erst spät und verhältnismäßig weit caudal von innen her erfolgten Einsenkung desselben in die Bauchmuskulatur.

Bei *Chlamydoselachus* ist die Verbindung des Plexus cervicalis und brachialis eine erheblich geringere als bei allen anderen Selachiern. Der vorderste Teil des Plexus cervicalis (bestehend aus Aesten von x, y, z, 1. und 2. Spinalnerven) ist völlig vom Plexus brachialis getrennt. Es ist das gerade derjenige Teil, aus welchem bei den meisten Squaliden der eigentliche Plexus cervicalis hauptsächlich besteht (FÜRBRINGER, 1897, S. 384: er reicht meist bis zum 3. Spinalnerven, manchmal

bis zum 4. und nur bei höher stehenden Familien [Carchariiden, Lamniden, Scylliiden] bis zum 5. Metamer). Wenn auch die folgenden Nerven, die ersten Flossennerven (3.—6. Spinalnerv), bei Chlamydoselachus noch prozonale Aeste entsenden, von denen die letzten wie die meisten hintersten Aeste derart wahrscheinlich zur Haut gehen, so stimmt diese Verschränkung des pro- und metazonalen Gebietes mit den Zuständen überein, welche auch die Notidaniden besitzen (S. 296), und kommt hier weniger in Betracht. FÜRBRINGER hat in der Verbindung des Plexus brachialis mit dem Plexus cervicalis einen sekundären Vorgang nachgewiesen, da er bei den höchst stehenden Selachierfamilien (hochstehende Squaliden, Batoiden) am höchsten ausgebildet ist, und eine ursprüngliche völlige Trennung der beiden aufeinander folgenden Geflechte angenommen (1897, S. 390). Bei Chlamydoselachus ist die Trennung größer als bei einem anderen Hai und, wenn man die geringe Anzahl der cervicalen Elemente bei Holocephalen in Rechnung zieht, auch größer als bei diesen. Ist hier ein wirklich primitives Merkmal bei Chlamydoselachus erhalten, dann muß die rostralwärts gerichtete Wanderung der Vordergliedmaße bei ihm und wahrscheinlich den anderen Haien eine primäre sein, der keine entgegengesetzt verlaufende voranging.

Die Annahme, daß der Schultergürtel und mit ihm die Gliedmaße sich primär ungefähr im 10.—14. Rumpfmeter (aus dem Visceralskelett) ausgebildet habe, entbehrt also nicht einiger ihr günstiger Thatsachen, die freilich durchaus nicht ausschlaggebend sind.

Ich hatte als gemeinschaftlichen, für alle Hauptgruppen der Paläichthyer noch nachweisbaren Ausgangspunkt der Wanderung des Beckens ungefähr das 16.—18. Rumpfmeter gefunden. Die Frage, ob dies auch der primäre Ausbildungsort der Extremität sei, führt zu dem Problem der gemeinsamen oder getrennten Entstehung der paarigen Gliedmaßen. Denn nimmt man letztere an, so wird im Hinblick auf die Ausbildung der Vordergliedmaße im 10.—14. Metamer, die der Hintergliedmaße im 16.—18. Segment wenigstens dann als sehr wahrscheinlich betrachtet werden müssen, wenn beide Gliedmaßen in nicht zu großen zeitlichen Zwischenräumen entstanden sind. Wir sehen nämlich in der Regel eine selbständige Funktion der Flossen bei den lebenden Knorpelfischen nur dann garantiert, wenn ein Zwischenflossenraum besteht. Da, wo er durch nachträgliche Annäherung oder Ueberkreuzung der beiden Extremitäten verschwunden ist, geht entweder die eine

von ihnen einen völligen oder teilweisen Funktionswechsel ein (Rochen: hintere Extremität: Lauffinger, Mixipterygium), und die andere vergrößert ihre Ausdehnung und Funktionstüchtigkeit auf ihre Kosten (Brustflosse: Rhiniden, Rochen), oder beide büßen ihre Bedeutung für die Schwimm- und Balancierbewegungen zum größten Teil ein (Anacanthinen, Acanthopteren). Ein geringer Zwischenflossenraum ist daher, wenn die Gliedmaßen getrennt entstanden sind, für die früheste phylogenetische Periode, in welcher beide Extremitäten da waren, sehr wahrscheinlich.

Die gemeinsame Anlage beider Gliedmaßen in Form einer einzigen, dem Rumpfe anliegenden Seitenfalte erfreut sich aber heute des Beifalles der größeren Zahl der Autoren, welche sich mit der Frage nach der Herkunft der Extremitäten beschäftigt haben, und gilt als gestützt, wenn nicht als bewiesen durch eine große Anzahl schlagender Argumente (ich nenne sie im folgenden kurz die Seitenfaltenhypothese). Auf diese muß ich deshalb näher eingehen.

Zuerst wurde der Bau und die ursprüngliche Entstehung der paarigen und unpaarigen Extremitäten miteinander verglichen und eine Uebereinstimmung bei beiden angenommen (von mehreren Autoren in voneinander unabhängiger und auch zum Teil sehr verschiedener Weise: MACLISE 1847—1849, GERVAIS 1857, HUMPHRY 1871, 1878). Es taucht in diesen Arbeiten der bald für die paarige, bald für die unpaarige Flosse mehr oder weniger klar ausgesprochene, aber nirgends näher begründete Gedanke auf, daß eine einheitliche Falte das Ursprüngliche gewesen sei. Auch THACHER (1876, 1877) ist hierhin zu rechnen, wenn auch bei ihm eine genauere Beweisführung versucht wird. Sie stützt sich ebenfalls nur¹⁾ auf den Vergleich mit den unpaaren Flossen. Man kann mit diesen noch so viele Analogien im Bau (wie auch MIVART [1879] fand) und noch so viele Anzeichen ehemaliger Verkürzungen und Verschiebungen ähnlich denen der paarigen Flossen nachweisen (wie es später P. MAYER [1886] gethan hat), ein Beweis für die Ableitung der paarigen Gliedmaße von einer einheitlichen Falte, wie sie bei den unpaaren auch nur erschlossen wird, ist damit nicht im entferntesten erbracht. Dieser Beweis muß direkt geführt werden. Das hat auch BALFOUR (1876), der

1) Der Vergleich mit den Seitenfalten unter dem Kiemenkorb des Amphioxus bedarf wohl, da er keine nähere Begründung vom Autor selbst erhalten hat, auch keiner Widerlegung.

zuerst eine klar durchgeführte Seitenfaltenhypothese aufstellte, erkannt. Er führt das erste diskutierbare Argument ins Feld: eine embryonale, primär auftretende Ektodermleiste, welche bei Selachiern beide Extremitätenanlagen im ersten Stadium miteinander verbinden sollte. BALFOUR fand diese Leiste bei *Torpedo* und drückte sich über ihr Vorkommen bei Squaliden zunächst nicht aus; später (1881) gab er zu, daß bei letzteren (*Scyllium*) dieselbe nicht vorhanden ist. Damit ist eine Schwierigkeit für die Beweiskraft der Ektodermleiste gegeben, denn „auffallend bleibt es immerhin“, wie RABL, ein Anhänger der Lateralfaltenhypothese, ganz richtig bemerkt (1893, S. 136), „daß bei den Rajiden die Flossenanlagen sich verbinden, bei den Squaliden aber, die man für älter zu halten gewohnt ist, nicht“. Diese Schwierigkeit wurde, wie ich weiter unten zeigen will, durch neue Hypothesen zu beseitigen gesucht.

Einen zweiten, gleich starken Stoß erlitt das BALFOUR'sche Argument, dem sich insbesondere DOHRN (1884) angeschlossen hatte, durch den Nachweis RABL's (1892) und kurz darauf MOLLIER's (1893), daß auch bei Rochen die früheste Anlage der beiden Extremitäten diskontinuierlich ist. RABL sagt (1893, S. 116) über die Entwicklung von *Torpedo marmorata*: „An der vorderen Extremität bildet das Ektoderm über einer, allerdings noch ziemlich beschränkten¹⁾ Stelle schon eine niedrige Falte, die nach vorn und hinten flach ausläuft und in eine einfache Ektodermverdickung übergeht. An der eben bemerkbaren Anlage der hinteren Extremität ist noch keine Falte, wohl aber eine Ektodermverdickung erkennbar. Diese steht aber mit der vorderen Extremität ebensowenig wie bei *Pristiurus* in Zusammenhang“¹⁾. Später kommt nach RABL und MOLLIER eine sekundäre und vorübergehende Verschmelzung bei *Torpedo* zustande; das ist die BALFOUR'sche Ektodermleiste. RABL schließt daraus ganz folgerichtig, „daß gegen die Annahme kontinuierlicher Flossensäume die Thatsache spricht, daß bei allen Selachiern die ersten Anlagen der Extremitäten voneinander getrennt sind¹⁾ und bei den Squaliden auch während der weiteren Entwicklung getrennt bleiben“ (S. 135). Trotzdem glauben RABL und viele neuere Autoren (z. B. MOLLIER) die BALFOUR'sche Ektodermleiste nur durch die Seitenfaltenhypothese erklären zu können.

1) Die gesperrt gedruckten Stellen sind von mir hervorgehoben.

Ich glaube eine andere Erklärung für dieselbe geben zu können, die der von JAECKEL (1894) vorgeschlagenen verwandt ist. Ich halte die ältere, auch jetzt noch von manchen Autoren vertretene Ansicht, daß die Brustflosse der Rochen erst sekundär der Bauchflosse, manchmal bis zur Ueberkreuzung der Ränder, nahe gerückt sei (GEGENBAUR, FÜRBRINGER, JÄCKEL u. a. m.) für die richtige und glaube sie durch verschiedene Argumente beweisen zu können. Dieselben seien kurz nochmals zusammengestellt:

1) Die vordere Gliedmaße der Rochen ist mit ihrem hinteren Rand und dem Schultergürtel in kontinuierlichem Vorrücken nach hinten begriffen. Dies ergibt der Vergleich der Innervation derselben bei verschiedenen Species und Familien (Taf. XVII, Ausnahme *Pristis*) und von Embryonen und ausgewachsenen Individuen derselben Species (Textfigur 1, S. 331).

2) Der Plexus lumbalis der Rochen-Hintergliedmaße war, wie sein Vorkommen bei *Pristis* zeigt, ursprünglich vorhanden, ist aber beim Sägefisch rudimentär, bei allen anderen von mir untersuchten Rochen verschwunden.

3) Die Berührung der Innervationsgebiete beider Rochen-Gliedmaßen ist keine gleichmäßige¹⁾. Entweder bestehen noch Zwischenräume von Bruchteilen zweier oder eines Myomers (*Rhinobatus*; *Raja vomer*, *Myliobatis*, Taf. XVII) oder Unterschiede in der Dicke der Aeste der Grenznerve (*Raja fullonica*, Taf. XIV, Fig. 2). In anderen Fällen (*Torpedo*, *Raja clavata*, *Trygon*) ist kein Zwischenraum vorhanden, die Grenznerve folgen sich kontinuierlich und ohne Unterschiede ihrer Ausbildung. Schließlich ist ein Grenznerve (*Raja vomer*, *fullonica*) und in einem analogen Fall bei Squaliden (*Rhina*) sind zwei Grenznerve beider Gliedmaßen gemeinsam (Taf. XVII).

Auf Grund des Vergleiches mit Teleostiern, bei welchen durch die fraglos sekundäre Annäherung der Bauchflosse an und über die Brustflosse hinaus (*Anacanthinen*, *Acanthopteren*) Nervenumbildungen hervorgerufen werden, welche bis ins Detail den bei Selachiern geschilderten analog sind, wird man auch den gleichen Schluß einer sekundären Annäherung der Flossen für Rochen machen.

4) Bei *Torpedo ocellata*, einem der Rochen, bei welchem die

1) Die Interpterygialzone bei *Pristis* kommt als retrograde Bildung nicht in Betracht.

Grenze zwischen den beiden Innervationsgebieten anscheinend eine glatte ist, erweist sich dieselbe in verschiedenen Altersstadien als schwankend. Bei einem Embryo liegt sie zwischen dem 28. und 29., bei ausgebildeten Tieren zwischen dem 30. und 31. Myomer (Textfig. 1, S. 331, vergl. auch S. 375 Anm.). Die Berührungsstelle zwischen Vorder- und Hinterflosse verschiebt sich noch während der Embryonalentwicklung.

JÄCKEL hat auf die bei ausgebildeten Rochen vorhandene, beide Flossen verbindende Hautfalte hingewiesen, welche er als Folgeerscheinung der sekundären Annäherung der Gliedmaßen betrachtet, und BALFOUR und seinen Nachfolgern eingewendet, gerade so gut wie die in der Ontogenese sekundär entstehende Ektodermleiste hätte man auch diese Hautfalte als Beweismittel für die Seitenfaltenhypothese anführen können (1894, S. 14). Es wäre interessant, meine ich, bei solchen Rochen, bei welchen diese Hautfalte vorkommt (sehr deutlich ist sie bei Raja-Arten), zu verfolgen, ob sie sich nicht von der BALFOUR'schen Ektodermleiste ableitet. Jedenfalls beweist diese Falte, wie JÄCKEL sehr richtig hervorgehoben hat, daß die Haut durch sekundäre Berührungen der Extremitäten zu Verbindungsbrücken emporgehoben werden kann. Bedenkt man die enge Berührung der Extremitätenanlagen bei Rochen zu der Zeit, wo die Myotome ihre Knospen abwerfen, und zu welcher bei manchen Raja-Arten eine direkte Kontinuität vorhanden sein muß, indem ein und dasselbe Myotom beiden Anlagen Knospen liefert, und sieht man, daß bei Torpedo eine gewisse Kontinuität durch Verschiebung von Muskelementen von einer Flosse zur anderen sich lange erhält¹⁾, so erscheint mir das Auftreten einer embryonalen „Hautfalte“, einer Ektodermleiste, als Anpassung an diese Kontinuität der Muskelanlagen weniger auffallend als das Vorhandensein bei ausgebildeten Tieren, bei welchen die Muskulatur beider Extremitäten ganz getrennt ist. In der That erhebt sich die Ektodermleiste, wie aus RABL'S Angaben (S. 116 und 120) hervorgeht, erst in dem Stadium, wo die Abschnürung der Muskelknospen im Grenzgebiet beider Flossen erfolgt.

Damit ist m. E. auch die letzte Anwendung, welche das

1) Vergl. dazu S. 333 Anm. Diese Verschiebung braucht man sich nicht als eine direkte Verlagerung von embryonalen Muskelementen der Bauch- auf die Brustflosse vorzustellen, um die obige Deutung aufrecht zu erhalten.

BALFOUR'sche Argument gefunden hat, widerlegt. Einen Ausbau hat dasselbe andererseits durch einige Autoren gefunden, welche Seitenfalten bei anderen Fischen sahen oder erschließen zu können glaubten. DOHRN hat (1884) bei einem Embryo von *Centrina* eine, Brust- und Bauchflosse verbindende Hautfalte kurz erwähnt. Diese Falte fand ich auch beim ausgewachsenen Tier sehr schön ausgebildet (Textfig. 2A S. 334). Sie steht aber gar nicht mit der Brustflosse in Zusammenhang. Wenn auch ihr vorderes Ende von deren Basis nicht weit entfernt ist, so liegt es doch deutlich (bei meinem Exemplar um $1\frac{1}{2}$ cm) ventral von ihr und reicht fast bis zu ihrem vorderen Rand. Die Lage der Hautnerven zu der soliden Falte (Textfig. 2B, sie wird von einem Polster elastischen subkutanen Bindegewebes gestützt) erinnert an die Stellung derselben Nerven zur Basis der Extremitäten. Deshalb möchte ich den DOHRN'schen Vergleich mit einer rudimentären Flosse nicht ganz von der Hand weisen. Jedenfalls kann sie aber nur ein Teil der Bauchflosse sein oder aus einem solchen sich in eigenartiger Weise entwickelt haben (S. 336).

GARMAN hat angedeutet, daß die Falten des Kieles bei *Chlamydoselachus* Reste der Extremitätenseitenfalten seien (1885/86). Aus der Innervation der Kielemuskeln und der speciellen Anordnung derselben konnte ich jedoch eine von den Extremitäten ganz unabhängige Entstehung des Kieles durch einen komplizierten und hochdifferenzierten Einfaltungsprozeß der Bauchwand nachweisen (S. 338, Textfig. 3).

Noch mehr hängt die Behauptung einiger Paläontologen (COPE 1890, WOODWARD 1891) in der Luft, daß die den Selachiern nahestehenden fossilen *Acanthodier* bei einem Mitglied, *Climatius*, noch Spuren der Seitenfalte aufwiesen. Es handelt sich hier um eine Reihe Knochenstacheln, ähnlich den Knochenstacheln am Vorderrand der paarigen und unpaaren Flossen sowie an anderen Körperstellen bei Selachiern und anderen Fischen, also um ganz sekundäre Hautskelettgebilde, welche hintereinander in der Bauchwand liegen. Von einer verbindenden Membran ist nichts erhalten.

Man kann, diese Argumente zusammenfassend, behaupten, daß die von der Lateralfaltenhypothese postulierte primitive Verbindung der Vorder- und Hintergliedmaße bis heute noch von keinem Menschen gesehen worden ist. Die vorkommenden Verbindungen (BALFOUR'sche EktoderMLEISTE) sind nachweislich nicht primitiver Natur. —

Es sind jedoch eine Reihe anderer Argumente von verschiedenen Autoren angeführt worden, welche auf indirektem Wege die Seitenfaltenhypothese sichern sollen.

MOLLIER hat daraus, daß in frühen Embryonalstadien von *Torpedo* alle Rumpfurwirbel durch Knospen zur Bildung der Gliedmaßenmuskulatur beisteuern¹⁾, auf die Kontinuität der ursprünglichen Extremitätenanlage geschlossen (1893, S. 72). Wenn er als besonders beweisend hinzufügt, daß „die Produkte derselben in den fertigen Flossen noch vollzählig nachweisbar sind“, so scheint mir in dieser Thatsache nur die Erklärung des ontogenetischen Befundes gegeben zu sein. Denn wie könnten die Produkte der Myotome in den fertigen Flossen liegen, wenn sie nicht einmal an dieselben abgeliefert worden wären? Ich verstehe deshalb MOLLIER'S Anmerkung nicht, in der er sagt: „Daß ich selbstverständlich die Rochenbrustflosse in Bezug auf ihre definitive Form nicht für etwas Primitives²⁾ halte, brauche ich wohl kaum zu erwähnen“ (S. 73). Gerade durch die sekundäre und hochdifferenzierte ausgebildete Form erklärt es sich, daß nicht nur bei *Torpedo*, sondern bei allen Rochen alle oder fast sämtliche Rumpfmeteren Muskel- und Nerven-elemente an die Extremitäten liefern. Die ontogenetische Entwicklung ist eine bloße Folge, keine Voraussetzung dieser Thatsache. Wäre durch die Versorgung der Extremitäten durch Aeste aller Rumpfnerven die Lateralfalte bewiesen, so müßten die meisten Rochen (und Rhina) folgerichtig eine Extremität statt der beiden Flossen haben.

Aehnlich ist von DOHRN (1884) die Existenz der Abortivknospen der Squaliden, welche in dem Raume zwischen Vorder- und Hintergliedmaße bekanntlich von ihm (später von MAYER, RABL u. a.) auch bei denjenigen Myotomen gefunden wurden, welche am Aufbau der Extremitäten nicht teilnehmen, wenn auch nicht für die Seitenfaltenhypothese, so doch für eine metamerische, von vorn bis hinten längs der ganzen Rumpfwand reichende Existenz der aus Parapodien bestehenden Urflosse herangezogen worden. Später wurden die Abortivknospen auch (von RABL, WIEDERSHEIM, MOLLIER) zur Stütze der Lateralfaltenhypothese verwendet. GEGENBAUR hat schon dagegen Verwahrung eingelegt und im Gegenteil die Seitenfalte wie die Abortivknospen als

1) Nach RABL (1893) sind die vier vordersten Urwirbel nicht beteiligt.

2) Im Text steht „primitiver“, wohl ein Druckfehler.

Zeugen der Verschiebung der Hintergliedmaße citiert (1879, 1895)¹⁾. Ich kann einen Beitrag zur Stütze seiner Ansicht durch den mehrfach erwähnten Befund bei *Rhina* liefern. Hier liegt ein Squalide vor, bei welchem im fast ausgebildeten Zustand²⁾ noch sämtliche Rumpfnerven (die vordersten beiden ausgenommen) Aeste zu den Extremitäten entsenden (Taf. XVII). Ein Teil der von ihnen versorgten Muskulatur liegt im Zwischenflossenraum. Sie ist rudimentär, zum Teil schon abortiv geworden und sieht offenbar ihrem völligen Untergang entgegen (Taf. XII, Fig. 6). Unter den Nachkommen der jetzt lebenden Rhiniden werden voraussichtlich diese Myotome wie bei allen anderen Squaliden nur während der Ontogenese Abortivknospen abwerfen. Da jene Muskeln aber zur Beckenflosse gehören und von Beckenflossennerven versorgt werden, so haben wir hier bei einem Squaliden den Beweis vor uns, daß die abortiven Muskeln im Zwischenflossenraum in der That auf Verschiebungen der Hintergliedmaße zu beziehen sind. So wenig wie bei *Rhina*, bei welcher jetzt noch alle Rumpfmyotome die Flossenmuskeln aufbauen helfen, die Extremitäten eine Einheit bilden noch bildeten (Verschränkung der Innervationsgebiete), so wenig darf man aus den Abortivknospen auf eine ehemalige Lateralfalte oder dergl. schließen.

Damit sind die Gründe besprochen, welche zu Gunsten der Seitenfaltenhypothese, soweit mir die Litteratur bekannt ist, angeführt worden sind. Nur auf die aus der Anlage und Form des Skelettes der Gliedmaßen hergeleiteten Hilfsargumente für dieselbe bin ich hier nicht eingegangen. Ich werde sie im nächsten Kapitel, auch von anderen Gesichtspunkten ausgehend, gesondert besprechen. —

Ueberschaut man die Konsequenzen, welche aus der Seitenfaltenhypothese in der von den Autoren vertretenen Form gezogen worden sind, so erweisen sich diese als gerade so unhaltbar wie die Hypothese selbst. Es sollen sich (SMITH WOODWARD 1892, MOLLIER 1893) die ursprünglich kontinuierlichen Seitenfalten an einer Stelle durchschnüren und von hier aus bald durch Konzentration der Basis (Zusammenrücken der Flossenträger, laterales Wachstum der Flosse bei sistiertem cranio-caudalen Wachstum u. dergl.), bald durch Ausfall von Segmenten die verschiedenen

1) Diese Argumentation hat DOHRN als „erstaunlich“ bezeichnet und ad absurdum zu führen versucht. Vergl. 1884, S. 188.

2) Ich untersuchte einen fast reifen Embryo.

Flossenformen der Selachier, Holocephalen, Dipnoer und höheren Wirbeltiere herausbilden.

Betrachtet man, von dieser Voraussetzung ausgehend, die Tafel XVII und die darin niedergelegten Befunde, so sieht man, daß nicht nur bei Rochen die Durchschnürung der Urfalte jedesmal an einer anderen Stelle stattgefunden haben müßte, sondern daß bei den meisten Squaliden, Holocephalen und Dipnoern die Durchschnürungsstelle in eine Körpergegend fällt, welche bei den Rochen von der Brustflosse eingenommen wird (*Ceratodus*, *Chimaera*). Besonders evident wird dies (namentlich für Squaliden), wenn man die Interpterygialzone, berechtigterweise, zum größten Teil wenigstens mit zum Bereich der Hintergliedmaße rechnet. Es würde also zu folgern sein, daß in den Brustflossen der Rochen Homologa der Beckenflossen bei Dipnoern, Holocephalen und Squaliden und umgekehrt steckten. Die Brustflosse von *Ceratodus* z. B. würde dem vorderen Teil der Brustflosse etwa von *Rhinobatus* homolog sein (speziell dem vordersten Teil des Propterygiums) und seine Beckenflosse dem hintersten Teil, etwa dem Metapterygium, der Brustflosse dieses Rochen. Das Mesopterygium von *Rhinobatus* hätte bei *Ceratodus* kein Homologon. Durch seinen Ausfall wäre der Zwischenflossenraum entstanden. „Konzentrationen“ der Flossenskelette hätten dann die Abweichungen der Form der beiden Gliedmaßen bei *Ceratodus* gegenüber der Brustflosse bei *Rhinobatus* hervorgerufen u. s. w. Sieht man ferner, wie außerordentlich die Lage des Schultergürtels in der Tabelle Taf. XVII schwankt (der Hauptkanal desselben verschiebt sich durch 28 Metameren), so wird man auf Grund der erwähnten Voraussetzung und bei Ausschluß der Wanderungen nicht anders können, als den Schultergürtel von *Trygon* mit dem Becken von *Spinax* und *Prionodon*, das Becken von *Chimaera* mit dem Schultergürtel einer *Raja*-Art zu homologisieren, bei welcher derselbe ein wenig weiter caudal als bei *Raja vomer* steht.

Die Unmöglichkeit solcher Schlüsse, welche jede phylogenetische Verknüpfung und Verwandtschaft der untersuchten Fische negieren würden, erweist auch die Voraussetzung als nicht stichhaltig.

Schließlich wird die Frage nach der Herkunft des Skelettes der Gliedmaßen weitere Auskunft über das Problem der gemeinsamen oder getrennten Entstehung der Extremitäten geben. Denn je nachdem die Beantwortung eine mehr ausgedehnte oder auf kurze Entfernung konzentrierte ursprüngliche Form der Extremitäten

tätenbögen befürwortet, wird ein gemeinsamer oder getrennter Urzustand der Flossen an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn man an der ursprünglichen Lage der Vordergliedmaße im 10.—14. Metamer und der Hintergliedmaße im 16.—18. Metamer festhält. In dieser Richtung erinnere ich an den schon früher erbrachten Nachweis, daß nicht, wie GARMAN, WIEDERSHEIM und MOLLIER meinen, die breiten Becken die primitiven sind, sondern daß umgekehrt breitere und an Nervenlöchern reichere Extremitätengürtel sich von schmäleren, an Kanälen ärmeren ableiten. Doch ist damit die Frage keineswegs erschöpft, zumal alle Extremitätenhypothesen und -theorien gerade die Entstehung des Skelettes zu ihrem Ausgangs- und Stützpunkt gewählt haben.

3. Gliedmaßenskelett und Gliedmaßenmuskulatur.

Metamerische oder einheitliche Entstehung des Skelettes (Rabl's und Mollier's Formel).

Die Anhänger der Seitenfaltenhypothese versuchten teils zur Gewinnung eines Ausgangspunktes, teils zur Durchführung der Konsequenzen derselben den Nachweis aufzustellen, daß die von GEGENBAUR (1865, 1872 und spätere Arbeiten) behauptete und erwiesene primäre Einheitlichkeit der Gliedmaßenbögen und Basalia metapterygii als der ältesten Teile des Extremitätenskelettes auf einer Täuschung beruhe. Es ist an die Stelle derselben die heute weit verbreitete Ansicht getreten, daß die Gliedmaßen ursprünglich eine „streng metamere Struktur“ gehabt hätten, d. h. daß nicht nur die Muskeln, Nerven, Gefäße und übrigen Weichteile derselben von einer Reihe von getrennten Körpersegmenten sich ableiteten und ursprünglich selbst getrennt gewesen wären, sondern daß ebenso das Skelett in den Metameren des Rumpfes entstanden sei und aus, diesen entsprechenden, getrennten Stäben durch teilweise basale Verschmelzung sich differenziert habe. Würde diese Ansicht bewiesen sein, so würde man in der That daraus auf eine einst sehr breite Horizontalausdehnung der Basis vieler Flossen schließen können, eine indirekte Stütze für die Lateralfaltenhypothese gewinnen und besonders für die zu Ende des vorigen Kapitels gestellte Frage nach der primitiven Größe und Stellung der Urflossen eine bestimmte Antwort erhalten. Dies ist für mich der Grund, auf die Argumente kurz einzugehen, welche für die diskontinuierliche Ursprungsform des Gliedmaßenskelettes aufgestellt worden sind. Neue Untersuchungen darüber kann ich nicht beibringen, hoffe jedoch durch den Ver-

gleich der metameren Muskulatur und ihrer Innervation mit dem Skelett auf Grund der in dieser Arbeit niedergelegten Befunde zur Kritik auch etwas Positives beisteuern zu können.

Die Hypothese von der „streng metameren Struktur“¹⁾ der Gliedmaßen findet selbstverständlich ein fatales Hindernis in der Thatsache, daß bei den meisten Fischen die Basal- und Stützbogenknorpel einheitliche Gebilde sind. Die Argumente, welche zur Beseitigung derselben und für eine diskontinuierliche Uranlage des Skelettes bisher beigebracht wurden, sind teils ontogenetischer, teils vergleichend-anatomischer, teils paläontologischer Natur. Ich brauche von denselben nur das Wesentlichste hervorzuheben, da ausführlichere Litteraturübersichten schon von WIEDERSHEIM (1892) und MOLLIER (1893 und 1897) gegeben worden sind und außerdem GEGENBAUR (1895) eine ungemein scharfsinnige und klare kritische Beurteilung der einschlägigen Arbeiten geliefert hat.

In der Ontogenese der Selachier hat man vergebens nach einer diskontinuierlichen Anlage gesucht. Das Basipterygium (= Basale metapterygii) und der Extremitätenbogen legen sich bei beiden Flossen einheitlich an und zwar ersteres und die ihm benachbarte Partie des letzteren gleichzeitig in einem Stück. Später wachsen die ventralen und dorsalen Fortsätze der Gliedmaßenbögen und die Radien des Skelettes von dieser Anlage aus, und sie gliedert sich in ihre Teile. Abgesehen von WIEDERSHEIM (1892), welcher im ersten Stadium getrennte Radienanlagen gesehen zu haben angiebt²⁾, sind darin alle Autoren von BALFOUR an einig (BALFOUR, RABL, MOLLIER; letzterer hat besonders gegen WIEDERSHEIM Stellung genommen und seine Befunde durch sehr genaue Abbildungen belegt, die bei jenem Autor für das kritische Stadium fehlen). Neuerdings hat MOLLIER die ältere Angabe von v. RAUTENFELD (1882), daß bei der Bauchflosse der Ganoiden, welche bekanntlich im ausgebildeten Zustand eine Anzahl diskreter Knorpelstücke besitzen, im frühesten Stadium der Ontogenese nur diskrete knorpelige Anlagen auftreten, dahin berichtigt, daß darin schon eine spätere Bildung vorliegt und daß auch bei Ganoiden beim ersten Erscheinen des Bauchflossenskelettes (Vorknorpel) die Anlage eine kontinuierliche ist (1897). Auch hier steht er im vollen Gegensatz zu WIEDERSHEIM (1892), trotz-

1) MOLLIER, 1893, S. 145.

2) Ob DOHRN theoretisch oder empirisch zu derselben Auffassung gekommen ist, kann man aus seinem Text nicht mit Sicherheit entnehmen (1884, S. 173).

dem beiden Autoren dieselben Schnittserien zur Untersuchung vorlagen. Doch läßt die genaue Beschreibung und Abbildung bei MOLLIER wohl keinen Zweifel an der Richtigkeit seiner Befunde zu.

Trotzdem es als gesichertes Ergebnis gelten kann, daß bei allen bisher in ihrer Ontogenese bekannt gewordenen Knorpelfischen, selbst bei der Ganoidenbeckenflosse, die erste Anlage des Skelettes als eine kontinuierliche Vorknorpelspanne auftritt, wird doch von den meisten Autoren hierin nichts Primitives gesehen. Schon BALFOUR (1881), welcher ausdrücklich die unsegmentierte Anlage des Vorknorpelstreifens betonte, hielt dieselbe, THACHER's (1876, 1877) und MIVART's (1878, 1879) unabhängig voneinander geäußelter Ansicht von einer basalen, sekundären Verschmelzung der Radien folgend, für einen späteren Erwerb. Es bestimmt ihn einmal dazu die von letzterem Autor herangezogene Analogie der unpaaren Flossen, bei welchen Verschmelzungen von Radien vorkommen. Da solche schon früher auch beim Meso- und Propterygium der paarigen Flossen selbst gefunden worden sind (GEGENBAUR 1868, 1870), sehe ich nicht ein, was diese Analogie Neues beweisen könnte. Sicherlich doch nicht, daß speciell das Meta-(Basi-)pterygium ein Verschmelzungsprodukt ist. Außerdem sieht BALFOUR in der Thatsache, daß die ersten Anlagen der diskreten Radien an ihrer Basis in kontinuierlichem Zusammenhang mit der einheitlichen Vorknorpelspanne stehen, „somewhat in favour of such coalescence“ (1881, S. 668). MOLLIER dagegen sucht die von ihm am klarsten dargestellte und am energischsten von allen Autoren verfochtene einheitliche primitive Anlage des Skelettes als eine sekundär erworbene durch die Hilfhypothese zu begründen, daß die Basis der Flosse von vornherein zu stark „konzentriert“ sei, um für diskrete Vorknorpelanlagen Raum zu gewähren. Er hält diese Deutung selbst angesichts seines Befundes an der Beckenflosse der Ganoiden (1897) aufrecht. Denn dort findet er in der einheitlichen Vorknorpelspanne „mit Ausnahme des cranialsten Abschnittes“ (S. 56) verdünnte Stellen, welche den späteren Grenzlinien der, wie er ausdrücklich zugiebt, von den Ganoiden sekundär erworbenen isolierten Knorpelstäbe entsprechen. Diese Diskontinuität in dem Ausbildungsgrad der ersten Anlage (nicht der Anlage selbst, die einheitlich ist) ist für ihn trotz der unverkennbaren Beziehung zu späteren Zuständen „der lang gesuchte Beweis“ (!) „von der Entstehung des primären Basale aus der Verschmelzung basaler Strahlenenden“ (S. 56). Gerade der cranialste Teil der Skelettanlage aber, welcher allein

bei Acipenser später nicht in Knorpelstäbe zerfällt, hat auch allein jene Verdünnungsstellen des Vorknorpels nicht. Schlagendere ontogenetische Befunde gegen seine Theorie konnte MOLLIER wohl nicht bringen.

Die besonders von THACHER, dem Begründer der Verschmelzungshypothese, herbeigezogenen vergleichend-anatomischen Momente gipfeln darin, daß in der Beckenflosse der Ganoiden häufig diskrete Knorpelstäbe vorkommen und daß in diesen ein primitiver Zustand noch erhalten sei (1876, 1877). WIEDERSHEIM hat sich dem angeschlossen und die Beckenflosse der Knorpelganoiden für das Prototyp einer primitiven Wirbeltierextremität erklärt (1892). Diese Deutungen sind wegen der sonstigen phylogenetischen Stellung der Ganoiden äußerst angreifbar und in dieser Hinsicht von GEGENBAUR (1895) und FÜRBRINGER (1897) hinreichend beleuchtet worden. Vollends hinfällig werden sie durch den oben erwähnten Nachweis MOLLIER's, daß die Ontogenese im ersten Stadium die Kontinuität der Anlage bewahrt hat (1897).

Die paläontologischen Argumente beschränken sich auf die im vorigen Kapitel bereits erwähnte Stachelreihe des *Climatius* (COPE, 1890, SMITH WOODWARD, 1891) und auf Befunde von NEWBERRY, WOODWARD (1892) und DEAN (1896), welche „Cladodus“-Arten mit getrennten Radien beschrieben. Solange keine genaueren und kompletten Abbildungen vorliegen, läßt sich wenig über diese Angaben aussagen. Sagt doch WOODWARD selbst: „no fused basals can be detected with certainty¹⁾ in any of the specimens the writer has examined“ (S. 32). Isolierte Radien finden sich andererseits auch bei recenten Knorpelfischen (Ganoidenbeckenflosse). Beweisend würden sie nur werden durch eine nähere Begründung ihrer primitiven Natur. Diese vermisste ich bei den bisherigen Beschreibungen der fossilen Funde²⁾. —

Ueber Vermutungen und Hilfshypothesen ist bisher derjenige Zweig der Forschung nicht hinausgekommen, welcher nach einer ursprünglich getrennten metameren Anlage des Gliedmaßen-

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

2) Vergl. auch die Kritik der Ausführungen DEAN's bei O. REIS (1896), welcher schreibt: „Ich glaube nicht, daß es viele Forscher giebt, welche die Ansicht DEAN's bezüglich der höchsten Ursprünglichkeit dieser Flossenbildungen teilen, wohl aber viele, die, wie Schreiber dieses, sie für eine erst späte, hochdifferenzierte Form halten“ (S. 213).

skelettes sucht. Trotzdem die Basis der Annahme von einer „streng metameren Struktur“ der Extremitäten auf allem anderen als beweisenden und unverrückbaren Thatsachen begründet ist, hat dieselbe als Arbeitshypothese bereits eine reiche Anwendung gefunden und ist besonders von RABL zu einem weit aus- und rückschauenden Versuche ausgebaut worden, „gewisse Organisationsverhältnisse einer Tierform zu berechnen“, der zu der Hoffnung berechtigt, später einmal, wenn alle nötigen Prämissen gegeben sind, wie der Autor meint, „für jede genau untersuchte Tierform eine Formel zu finden, welche uns in den Stand setzt, die gesamte Organisation derselben mit voller Sicherheit zu berechnen“ (1896, S. XXIX u. XXX). Dieser Versuch RABL's ist besonders dankenswert, weil er eine konsequente Durchführung des Gedankens eines streng „segmentalen Aufbaues“ der Flossen vor Augen führt und zu beurteilen gestattet, was derselbe als heuristisches Prinzip leistet.

RABL hat die Formel aufgestellt (1892, S. 135)¹⁾:

$$\frac{R}{2} + 4 = W.$$

Dieselbe besagt, daß bei Squaliden und Batoiden die Zahl der knorpeligen Flossenstrahlen (R) gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel (W), die sich an der Bildung der Flossen beteiligen (S. 130). Da nach RABL's Befunden im primitiven Stadium alle Urwirbel mit Ausnahme der 4 vordersten (Torpedo) am Aufbau der Flossen sich beteiligen sollen, ist dieser Satz dahin von ihm verallgemeinert worden, daß an Stelle der Urwirbel die Zahl der Rumpfwirbel des ausgebildeten Tieres gesetzt werden kann. Nur statt der ausfallenden 4 vordersten Myotome müssen folgerichtig 4 Wirbel von der Gesamtzahl derselben in Abzug gebracht werden. Eine genaue Wiedergabe dieser Voraussetzungen ist obige Formel. RABL hat sie an einem größeren Material von Skeletten geprüft und für richtig befunden.

Der letztere Teil der Argumentation RABL's ist jedoch von MOLLIER (1893) angegriffen worden, der bei Torpedo alle eigentlichen Rumpfmotome an der Versorgung der Extremitäten beteiligt findet und deshalb den Abzug von 4 Wirbeln nicht gelten lassen will.

Um deshalb nicht durch diese, wie auch RABL (1896) sagt, „untergeordnete Modifikation“²⁾ der Formel zu Irrtümern

1) CORNING bestätigte sie für Knochenfische (1895, S. 81).

2) Ich komme auf dieselbe unten zurück.

Veranlassung zu geben, will ich mich bei meiner Nachprüfung des RABL'schen Gesetzes lediglich auf die erste Voraussetzung beschränken, „daß die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flosse beteiligen“.

$\frac{R}{2} = W$ bedeutet für mich deshalb, daß, getreu dem Wortlaut und Sinne dieses Satzes, bei jeder Flosse die Zahl ihrer Knorpelradien (R) gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel (W), welche sie versorgt haben. Aus der Innervation der Flossen läßt sich bestimmen, wie viel Urwirbel Material an sie geliefert haben. Denn jeder Spinalnerv entspricht einem Myomer. Die Zahl der Knorpelradien zählte ich an den von mir untersuchten Fischen jedesmal an derselben Flosse, für welche die Nerven präpariert worden waren. Dadurch glaubte ich allein die mannigfachen individuellen und antimeren Variationen der Radienzahl ausschalten zu können, über welche schon GEGENBAUR (1870, S. 435) genaue Angaben gemacht hat. In der folgenden Tabelle stelle ich die Resultate meiner Zählungen für Brust- und Beckenflosse getrennt zusammen und führe bei jedem Fall die Modifikation an, welche die Formel $\frac{R}{2} = W$ nach dem betreffenden Befund erfahren muß, um die Gleichung aufrecht zu erhalten. Bei der Beckenflosse der männlichen Tiere ist mit M das Mixipterygium bezeichnet. Da ich es noch nicht für ausgemacht halte, aus wie vielen Radien dasselbe entstanden ist (GEGENBAUR, 1870, MOLLIER, 1893), so führe ich es lieber als unbestimmten Faktor von jedenfalls geringer Größe ein, welcher in der Gleichung von der Zahl der Urwirbel in Abrechnung, aber für das Gesamtergebnis in den vorliegenden Fällen kaum in Betracht kommt.

Tabelle s. Seite 446 und 447.

Die Tabelle enthält für die Brust- und Beckenflosse die verschiedensten Werte, welche bei ersterer zwischen den Extremen

$$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} \text{ und } \frac{R}{2} - 7\frac{1}{2} = W$$

und bei letzterer zwischen

$$\frac{R}{2} + 17 \text{ und } \frac{R}{2} - 1\frac{1}{2} = W (+ M)$$

schwankt.

Die Gesamtschwankungsbreite erstreckt sich durch annähernd 23 Urwirbel, eine beträchtliche Größe, wenn man bedenkt, daß Cera-
todus nur 31 Rumpfwirbel und die kleinsten Haie nur wenig mehr

Brustflosse:

	Zahl der Knorpel- radien (R)	Zahl der Nerven (Urwirbel, W)	Notwendige Modifikationen der Formel $\frac{R}{2} = W$
Ceratodus	39	12	$\frac{R}{2} - 7\frac{1}{2} = W$
Chimaera	26	14	$\frac{R}{2} + 1 = W$
Heptanchus	25	18	$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} = W$
Hexanchus	23	14	$\frac{R}{2} + 2\frac{1}{2} = W$
Chlamydoselachus	19	13	$\frac{R}{2} + 3\frac{1}{2} = W$
Acanthias	24	13	$\frac{R}{2} + 1 = W$
Centrina	17	14	$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} = W$
Scymnus	16	12	$\frac{R}{2} + 4 = W$
Laemargus	19	10	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$
Spinax	19	10	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$
Prionodon	25	14	$\frac{R}{2} + 1\frac{1}{2} = W$
Zygaena	29	19	$\frac{R}{2} + 4\frac{1}{2} = W$
Odontaspis	19	15	$\frac{R}{2} + 5\frac{1}{2} = W$
Rhina	48	27	$\frac{R}{2} + 3 = W$
Torpedo	56	27	$\frac{R}{2} - 1 = W$
Rhinobatus	70	31	$\frac{R}{2} - 4 = W$
Pristis	55	28	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$
Raja clavata	79	38	$\frac{R}{2} - 1\frac{1}{2} = W$
Raja vomer	100	44	$\frac{R}{2} - 6 = W$
Myliobatis	100	47	$\frac{R}{2} - 3 = W$
Trygon	112	57	$\frac{R}{2} + 1 = W$

besitzen. Da die Schuld an diesen Differenzen nicht etwa übersehenen Nerven zugeschoben werden kann, weil die Mehrzahl der Fälle das Plus gerade auf dieser Seite aufweist, kann die Ursache der Regellosigkeiten und Differenzen nur auf der Unrichtigkeit der Voraussetzungen der Formel beruhen, auf der Unrichtigkeit des Prinzipes der „streng metameren Struktur der Flossen“. Die von RABL herangezogenen Zählungen an Skeletten ausgebildeter Tiere sind auf zu wenig Formen basiert, als daß auf Grund derselben die genereller gehaltene Formel ($\frac{R}{2} + 4 = W$) gegen die

Widerlegung der specialisierteren ($\frac{R}{2} = W$ für die einzelne Flosse) aufrecht erhalten werden könnte.

Beckenflosse:

	Zahl der Knorpelradien (R)	Zahl der Nerven (Urwirbel, W)	Notwendige Modifikationen der Formel $\frac{R}{2} = W$
Ceratodus ♀	29	13	$\frac{R}{2} - 1\frac{1}{2} = W$
Chimaera ♂	13 + M	19	$\frac{R}{2} + 12\frac{1}{2} = W + M$
Heptanchus ♂	24 + M	22	$\frac{R}{2} + 10 = W + M$
Chlamydoselachus ♂	22 + M	28	$\frac{R}{2} + 17 = W + M$
Acanthias ♀	20	21	$\frac{R}{2} + 11 = W$
Centrina ♀	19	17	$\frac{R}{2} + 7\frac{1}{2} = W$
Scymnus ♀	14	13	$\frac{R}{2} + 6 = W$
Spinax ♀	19	13	$\frac{R}{2} + 3\frac{1}{2} = W$
Prionodon ♀	19	9	$\frac{R}{2} - \frac{1}{2} = W$
Zygaena ♂	18 + M	18	$\frac{R}{2} + 9 = W + M$
Odontaspis ♀	21	21	$\frac{R}{2} + 10\frac{1}{2} = W$
Rhina ♀	38	29	$\frac{R}{2} + 10 = W$
Torpedo ♀	20	12	$\frac{R}{2} + 2 = W$
Rhinobatus ♀	37	18	$\frac{R}{2} - \frac{1}{2} = W$
Pristis ♀	32	18	$\frac{R}{2} + 2 = W$
Raja clavata ♂	23 + M	18	$\frac{R}{2} + 6\frac{1}{2} = W + M$
Raja vomer ♂	22 + M	18	$\frac{R}{2} + 7 = W + M$
Myliobatis ♀	18	16	$\frac{R}{2} + 7 = W$
Trygon ♀	23	12	$\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$

MOLLIER hat freilich einen Versuch gemacht, dieselbe zu stützen, trotzdem er schon bei Torpedo die RABL'sche Formel nicht bestätigt fand. Alle Urwirbel beteiligen sich nach seiner Angabe an der Versorgung der Flossen, und sie müßte, wie erwähnt, ganz allgemein $\frac{R}{2} = W$ heißen. Er zählte aber bei der Beckenflosse zwei Radien zu wenig und stellt deshalb statt der generellen RABL'schen Formel die neue auf

$$\frac{R}{2} + 2 = W$$

mit dem Zusatz: „Ich glaube aber nicht, daß diese Formel eine Verallgemeinerung für die Torpediniden oder für alle Rajiden zuließe“ (1893, S. 153). Aber für die Brustflosse der Selachier scheint auch MOLLIER die RABL'sche Grundformel ($\frac{R}{2} = W$) gelten zu lassen.

Die zwei Radien, die MOLLIER bei Torpedo vermißte, vermehren sich bei anderen Selachiern, wie aus der Tabelle hervorgeht, bis auf ungefähr 17 und vermindern sich bis auf — 6. Die Hilfhypothese, einen Ausfall von Radien im ersteren Fall anzunehmen, dürfte bei der großen Zahl, die in manchen Fällen in Betracht kommt, nicht ausreichen und durch die Konsequenz, eine Zunahme bei negativem Vorzeichen postulieren zu müssen, widerlegt werden. MOLLIER irrt außerdem, wenn er glaubt, den Ausfall der beiden Radien (die vordersten Radien der Beckenflosse sollen es sein) bei Torpedo bewiesen zu haben. Denn wenn auch „zwischen den vier proximalsten Knospen keine solche zur Anlage gelangen“ (S. 59), so braucht ihr Fehlen nicht auf einer Reduktion zu beruhen; das Skelett hat sich vielmehr an eine andere Stelle verschoben, und die Radiananlagen fehlen deshalb an der alten Stelle, weil sie an eine andere, neue gelangt sind.

Der Versuch die ursprüngliche Metamerie des Flossenskelettes durch die zahlenmäßige Uebereinstimmung der Segmente mit den Urwirbeln zu begründen, ist als gescheitert anzusehen. Er mußte verunglücken; denn er ging u. a. von der Prämisse aus, daß ursprünglich eine völlige Uebereinstimmung zwischen Muskelknospen und Knorpelradien, Myotomen und Skelettteilen, eine völlig metamere Struktur der Flossen bestand.

Die Unrichtigkeit dieser Prämisse läßt sich aber auch durch direkte Gründe nachweisen. Dieselben sind bereits in den vorhergehenden Kapiteln erwähnt, und ich will sie deshalb nur kurz rekapitulierend hier zusammenstellen:

1) Die Mm. radiales der Brustflosse der primitiveren Haie (Squaliden: *Acanthias*, Taf. XII Fig. 1, *Hexanchus*, *Laemargus*) stimmen nicht genau in der jetzigen Lage mit derjenigen der Knorpelradien überein, namentlich nicht bei dem konstantesten Teil des Skelettes, dem Metapterygium¹⁾.

2) Die Innervation der Mm. radiales durch den distalen Plexus der Flossennerven erweist auch die jetzige Lage als eine neu erworbene. Die Rekonstruktion der haploneuren Muskelzonen ergibt, daß sie ursprünglich besonders im konstanteren, metaptery-

1) Embryologische Angaben über eine völlige Lageübereinstimmung bedürfen, besonders soweit sie Squaliden betreffen, dringend der Nachprüfung.

gialen Flossenabschnitt und in den vom Skelett entfernten, oberflächlichen Lagen zu dem jetzigen Verlauf der Mm. radiales und Knorpelradien schräg, quer bis fast entgegengesetzt orientiert waren (Taf. XII, Fig. 2)¹⁾. Die dem Skelett angehefteten Muskelteile sind am stärksten verändert, die haploneuren Zonen über 3—5 Knorpelradien ausgedehnt und entsprechend mit ihren Nachbarn verschränkt (S. 383, Taf. XII, Fig. 1).

3) In der Ontogenese legen sich die Knorpelradien erst an, wenn die Muskelknospen basal verschmolzen sind, und jedes einzelne Muskelbündel dadurch nicht mehr haploneur, sondern polyneur gebaut ist (MOLLIER).

4) Die Insertionen, die häufig in der Wirbeltierreihe die primitiveren Instanzen gegenüber den Ursprüngen darstellen (FÜRBRINGER, 1888) sind bei den meisten Mm. radiales der Squaliden jetzt noch vom Flossenskelett unabhängig. Sie setzen sich bei der Beckenflosse (v. DAVIDOFF) und bei der Brustflosse im meta- und mesopterygialen Abschnitt ausschließlich an die Hornfäden an. Beim Propterygium gewinnen sie erst Anheftungspunkte an das Knorpelskelett und viel ausgedehntere in allen Teilen der Rochenflosse.

Alle diese Instanzen beweisen die ursprüngliche Inkongruenz und gegenseitige Unabhängigkeit zwischen Skelett und Muskulatur. Erst durch die allmähliche Ueberwanderung der Ursprünge von der Bauchwand auf das Skelett ist die gegenseitige Anpassung eingeleitet worden. Eine genauere Verfolgung der einzelnen noch erkennbaren Stadien bis zu der teilweisen oder völligen Uebereinstimmung in Lage und Anordnung muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Ist das Skelett der Gliedmaßen nicht metamer entstanden, so kann man aus ihm keine Stütze für die Lateralfaltenhypothese und für die ursprünglich breite Basis der Flosse herleiten. Es besteht kein Grund, eine gemeinsame Anlage der primitiven Gliedmaßen anzunehmen. —

Wir müssen uns dagegen nach der Herkunft des knorpeligen Stützapparates der Flosse umsehen. Unser Kausal-

1) Ich muß hinzufügen, daß im Hebe- und Senkmuskel die vom gleichen Spinalnerven versorgten haploneuren Zonen durchaus nicht genau übereinander liegen.

bedürfnis darf sich nicht damit begnügen, in dem unvermittelten Auftauchen des ersten Vorknorpelstreifens in der Basis der Flossenanlage während der Ontogenese der Selachier eine Erklärung für die Skelettbildung zu sehen. Wie GEGENBAUR so klar dargelegt hat, würden wir damit der alten, metaphysisch-teleologischen Auffassung, welche die Genese der Organe aus ihrem Endzweck, hier der Stützfunktion, erklären will, verfallen (1895, S. 157).

Die Extremitätentheorie GEGENBAUR'S (1869 und folgende Jahre), welche heute nur über einen beschränkten Kreis von Anhängern verfügt, leitet das Skelett der paarigen Gliedmaßen in genialer Weise von den Kiemenbögen und deren Radienbesatz ab. Schließen wir uns dieser an, so läßt sich dieser Umwandlungsproceß ohne die Hilfsannahme früherer Verschiebungen als der noch nachweisbaren für die Vordergliedmaße ungefähr im 10.—14. und für die Hintergliedmaße ungefähr im 16.—18. Rumpfmeter lokalisieren. Aber auch der Annahme stehen keine Schwierigkeiten im Wege, daß die Umwandlung an einem weiter cranialwärts gelegenen Orte eingetreten und von dort aus eine Wanderung bis zu den Stellen erfolgt sei, bis zu welchen wir die Verschiebungen der Gliedmaßen zur Zeit rückwärts verfolgen können. In dem Maße, als die letzten Kiemenbögen in die Rumpfwand sich von innen her einsenkten oder in der Rumpfwand sich nach hinten verschoben, gewannen die Rumpfmuskeln Beziehungen zu ihnen, verdrängten als das jugendkräftigere Element die alte Visceralmuskulatur (FÜRBRINGER 1895, 1897) und wandelten die letzten, rudimentären Bögen mit ihren Radien allmählich in Bewegungsorgane um. Vielleicht ist zuerst nur einer (der wievielste es war, ist auch mutmaßlich nicht festzustellen) zur Ruderflosse geworden. Bei der weiteren, nach vorn fortschreitenden Reduktion des Kiemenkorbes würde diese erste Flosse, die spätere Bauchflosse, aus uns noch unbekanntem Gründen liegen geblieben sein und dadurch die Veranlassung zur Entstehung der zweiten, der Brustflosse, gegeben haben. Denn stets sehen wir bei den Fischen mit kräftigen Ruderflossen die funktionstüchtigste vorn am Rumpf, direkt hinter dem Kiemenkorb liegen; dort muß eine Prädilektionsstelle für eine ausgiebige Funktion sich befinden. Wird diese Stelle frei, so wird die Wiederholung desjenigen Prozesses begreiflich, welcher bei der Entstehung der Hintergliedmaße schon einmal thätig war. Der Reduktionsproceß schritt dann nach vorn derart allmählich weiter fort, daß die Vordergliedmaße — im Gegensatz zur hinteren Extremität — von ihrem Ent-

stehungsort aus der Verschiebung der hinteren Grenze des Kiemenkorbes folgen konnte. Die Hintergliedmaße wird dagegen schon früh den Weg nach hinten angetreten haben, um den Abstand von der vorderen Extremität zu vergrößern, welcher gleichfalls für eine ausgiebige Funktion beider Flossen erforderlich ist. Wo die Hintergliedmaße bei den Vorfahren der Holocephalen und Selachier die Cloake erreicht hat, ist nur mutmaßlich zu bestimmen. Wahrscheinlich war die Reduktion der Leibeshöhle von hinten nach vorn beträchtlich fortgeschritten und der Schwanz zum kräftigen Steuer- und Propulsionsorgan entwickelt, so daß die Ausbildung des Mixipterygiums bei einer funktionell geschwächten Flosse einsetzte, deren Thätigkeit beim Schwimmen sich nach der endgiltigen Befestigung in der Aftergegend völlig auf eine Beihilfe bei der Aequilibration des Körpers beschränken mußte. Mit der weiteren Verkürzung der Leibeshöhle wanderte die Hintergliedmaße retrograd nach vorn; bei manchen Haien ist dieser Prozeß noch im Gange, bei anderen scheint ein Stillstand zu bestehen, wieder bei anderen (Torpediniden, Myliobatiden, Trygoniden) ist eine abermalige Ausdehnung der Leibeshöhle und Wanderung der Flosse nach hinten im Flusse. Inwieweit kleinere Schwankungen in der Ausdehnung der Leibeshöhle zwischen die großen sich eingeschoben haben, darüber könnte nur bei Berücksichtigung der Innervation der Kloake und des Darmes, des Sympathicus, entschieden werden.

Selbstverständlich sind dies alles nur Annahmen von mittlerer Wahrscheinlichkeit, die nichts anderes zeigen sollen, als daß an den Punkten, bis zu denen die beiden Gliedmaßen in ihrer phylogenetischen Vorgeschichte an der Hand der bis jetzt bekannten Thatsachen sich verfolgen ließen, die Kiemenbogentheorie einsetzen kann, ohne Fühlung mit den auch in dieser Arbeit niedergelegten Befunden zu verlieren und ohne in Unmöglichkeiten sich zu verstricken, wie es die Lateralfaltenhypothese thut.

Schluß: Extremitätentheorie.

Wenn ich mich bei den letzten Schlußfolgerungen für die Herkunft der Extremitäten auf den Boden der GEGENBAUR'schen Theorie gestellt habe, so weiß ich wohl, daß man durch eine Untersuchung der Muskeln und Nerven der Gliedmaßen ihrer

durchweg spinalen Abkunft wegen keinen positiven Beweis für die viscerale Abstammung des Extremitätenskelettes wird liefern können. Nach dieser Richtung hin kann die vorliegende Arbeit für die Begründung jener Theorie direkt nichts leisten. Die positiven Argumente, zu denen neben den Arbeiten des Begründers besonders diejenigen von FÜRBRINGER beigesteuert haben (Visceralmuskeln und -nerven der Brustflosse: Mm. trapezius und interscapularis, Perichondriumäste des Vagus; Copulae am Schultergürtel, FÜRBRINGER, 1873, 1874, 1897, auch VETTER, 1874), sind von letzterem kürzlich noch sehr einleuchtend zusammengestellt worden (1897), nachdem GEGENBAUR selbst vor einigen Jahren noch einmal energisch seinen alten Standpunkt gegen neuere Angriffe verteidigt und durch neuere Untersuchungen gefestigt hatte (1895).

Nur in indirekter Weise sind meine Untersuchungen vielleicht geeignet, der GEGENBAUR'schen Theorie eine größere Ueberzeugungskraft zu verleihen. JÄCKEL hat als Grund der Einbuße, welche diese erlitten hat, angeführt, „daß die Homologie des Schultergürtels mit den peripherischen Skelettelementen der vorderen Körpersegmente, also mit den Visceral- und dem von diesen unzweifelhaft abzuleitenden Kieferbogen im Hinblick auf die primitive Organisation der Selachier nicht von der Hand zu weisen sei, aber der schuldig gebliebene Beweis, daß auch der Beckengürtel mit jenen homolog sei, hat in unserer Zeit, wie es scheint, die Mehrzahl der Zoologen veranlaßt, jene so nahe liegende Theorie in toto als unbegründet fallen zu lassen“ (1894, S. 3). Wenn man auch denken sollte, daß die Annahme hochgradiger Wanderungen der Extremitäten nach den detaillierten Nachweisen solcher selbst bei höheren und sehr specialisierten Wirbeltieren (FÜRBRINGER, 1875, 1879, 1887, 1888, 1897) gerade bei den niedersten und ursprünglichsten Mitgliedern der Klasse den geringsten Bedenken begegnen würde, so wird doch immer wieder der Einwand gegen die GEGENBAUR'sche Extremitätentheorie erhoben, daß eine so weite Verschiebung eines Kiemenbogens undenkbar sei, wie sie das Becken nach derselben durchgemacht haben müsse. In dieser Richtung geben meine Untersuchungen nicht nur einige weitere Beiträge für die Größe der Verschiebungen und Wanderungen, die an Ausdehnung die bisher bekannten Maximalmaße übertreffen (Verschiebung der Vordergliedmaße um mehr als 20 Wirbel bei Rochen gegen 14—15 bei Vögeln nach FÜRBRINGER [1888, S. 977]), sondern sie bieten auch eine ganz specielle Waffe gegen jenen

Einwand. Bei den Rochen wandert der Schultergürtel successive so weit nach hinten, daß er bei einigen in denjenigen Segmenten liegt, in welchen bei manchen Squaliden, bei Chimaera und Ceratodus der Beckengürtel sich findet (Taf. XVII, Trygon, Raja vomer — Spinax, Prionodon; Chimaera; Ceratodus). Man wird sich daraufhin dem Schluß nicht entziehen können, daß die Verschiebung, welche man bei dem einen Visceralbogen, dem Schultergürtel, Schritt für Schritt verfolgt hat, auch ein anderer, der Beckengürtel, bei einander verwandten Tieren erlitten haben kann, zumal auch für diesen eine Verschiebung in derselben Richtung, wenn auch nicht von der jetzigen hinteren Grenze des Kiemenkorbes, so doch von einer früheren, weiter caudal gelegenen durch direkte Beweistücke belegt wird (Plexus lumbalis).

Der zweite Punkt betrifft das Verhältnis der Extremitätenmuskulatur zum Extremitätenskelett. Auch hier hat FÜRBRINGER denjenigen Einwand bereits entkräftet, welcher aus der spinalen Abkunft der ersteren auch auf eine gleiche des letzteren schließen und daraufhin die viscerele Natur der Gliedmaßenknorpel negieren zu können glaubte. Denn er wies nach (1895, 1897), daß „unzweifelhaft spinale Muskeln in zunehmendem Maße sich unzweifelhaft cranialer und branchialer Skeletteile bemächtigt und zu einem sekundären Verbände heterogenetischer, heterodynamer Muskel- und Skelettelemente geführt haben. Basalia, Copulae, Copularia und angrenzende Teile der ventralen Branchialia stehen bereits bei den niedrigsten Selachiern unter dem Einflusse epibranchialer und hypobranchialer spinaler Muskeln: diese Muskulatur greift weiter und bemächtigt sich am letzten Kiemenbogen schon von den Selachiern ab immer größerer Strecken derselben (der ganzen ventralen, bei den Dipnoern auch der dorsalen Branchialia resp. der ihnen entsprechenden Strecken). . . Es vollzieht sich somit zusehends eine Besitznahme palaeobranchialer Skelettelemente durch die spinale Muskulatur in dem Maße, als die respiratorische Funktion der Kiemenbogen mehr und mehr verloren geht“ (1897, S. 721, 722). Unter dem steten, befruchtenden Einfluß seiner Ideen habe ich die andere Seite dieses Problems in Angriff nehmen und mir die Frage vorlegen können, ob bei der Gliedmaße selbst die Anpassung der eingewanderten spinalen Elemente an das Skelett eine absolute ist, wie fast allgemein behauptet wird, oder ob nicht Spuren der ursprünglichen Diskrepanzen, des sekundären

Verbandes heterogenetischer Muskel- und Skelettelemente nachweisbar sind. Bei der Brustflosse, bei welcher am ehesten solche noch zu erwarten waren, haben sich vollständige Uebereinstimmungen der Lage spinaler Radialmuskeln und visceraler Radialknorpel überhaupt nicht gefunden. Die annähernden Konkordanzien ließen sich als sekundäre Erwerbungen infolge von Umlagerungen und Auflösungen ursprünglich haploneurer Muskelzonen und Verschmelzungen zu jetzt bestehenden polyneuren Muskeln erweisen. Diese fanden sich am konstantesten und (nach der GEGENBAUR'schen Theorie) primitivsten Teil der Brustflosse, am Metapterygium und an den oberflächlichen Muskeln am wenigsten weit fortgeschritten, an den tiefen Teilen, den Ursprüngen am Skelett, und den auf dem Meso- und Propterygium liegenden Abschnitten am weitesten entwickelt. Dagegen konnte die Unhaltbarkeit der Anschauungen einer ursprünglich metameren Struktur des Skelettes durch die Nachprüfung der RABL-MOLLIER'schen Formel dargethan werden. Diese Untersuchungen sind jedoch noch nicht abgeschlossen, da bisher erst die Squaliden Berücksichtigung finden konnten. Weitere Argumente, namentlich im Hinblick auf die Archipterygiumtheorie, sind aus der Ausdehnung derselben auf die übrigen Paläichthyer und auf die Beckenflossen dieser Tiere zu erhoffen.

Ich würde es als einen großen Fortschritt betrachten, wenn die neueren Untersuchungen über die Gliedmaßenfrage das bescheidene Resultat hätten, daß eine erneute kritische Prüfung der genialen und vielseitigen Theorie des großen Meisters der Morphologie auch von den wesentlich auf embryologischem Boden arbeitenden Forschern angestrebt würde und nicht eine negierende Methode der Fragestellung Anerkennung fände, welche an den Anfang ihrer Arbeit die durch nichts gerechtfertigte Behauptung stellt, daß der Streit zwischen GEGENBAUR's Theorie und der „THACHER-MIVART-BALFOUR-DOHRN'schen Lehre“ zu Ungunsten der ersteren entschieden sei. Nur der Streit enthüllt die Wahrheit. Und ehe diese in den dunklen und schwierigen letzten Problemen der Gliedmaßenmorphologie gefunden worden ist, wird noch mancher Streit durchgeföchten werden müssen. Mögen alle Richtungen der morphologischen Forschung dabei auf dem Plane sein!

Jena, im Oktober 1897.

Alphabetisches Verzeichnis der im Text citierten litterarischen Quellen.

- ADOLPHI, H., Ueber Variationen der Spinalnerven und der Wirbelsäule anurer Amphibien. I. *Bufo variabilis*. *Morph. Jahrbuch*, XIX, S. 313—376, 1 Taf., 4 Textfig., Leipzig 1893. II. *Pelobates fuscus* und *Rana esculenta*. *Ibidem* XXII, S. 449—490, Leipzig 1895. III. *Bufo cinereus*. *Ibidem* XXV, S. 115—142, 1 Taf., Leipzig 1896.
- BALFOUR, F. M., A preliminary Account of the Development of the Elasmobranch Fishes. *Quarterly Journal of Microsc. Science*, 3 Taf., 1874. Reprinted in the Memorial-Edition of the Works of FRANCIS MAITLAND BALFOUR, Vol. I, p. 60—112, London 1885.
- A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. *Journal of Anatomy and Physiol.*, Vol. XI, London and Cambridge 1878. Reprinted in the M.-E., Vol. I, p. 203—520, 15 Taf., London 1885.
- A Treatise on Comparative Embryology, I, II, London 1880, 1881. — Deutsch von B. VETTER, *Handbuch der vergleichenden Embryologie*, I, II, Jena 1880, 1881.
- On the Development of the Skeleton of the paired Fins of Elasmobranchii, considered in Relation to its bearings on the Nature of the Limbs of the Vertebrata. *Proc. of the Zool. Society of London*, p. 656—670, 2 Taf., London 1881. Reprinted in M.-E., Vol. I, p. 714—734, London 1885.
- v. BARDELEBEN, K., und FROHSE, Ueber die Innervierung von Muskeln, insbesondere an den menschlichen Gliedmaßen. *Verhandl. der Anatom. Gesellsch.*, 11. Vers. Gent 1897, S. 38—43.
- BAUR, G., Historische Bemerkungen. *Internationale Monatsschrift f. Anat. und Hist.*, III, Heft 1, S. 1—5, 1896.
- BOLK, L., Beziehungen zwischen Skelet, Muskulatur und Nerven der Extremitäten, dargelegt am Beckengürtel, an dessen Muskulatur, sowie am Plexus lumbo-sacralis. *Morphol. Jahrbuch*, XXI, S. 241—278, 14 Textfig., Leipzig 1894.
- Rekonstruktion der Segmentierung der Gliedmaßenmuskulatur, dargelegt an den Muskeln des Oberschenkels und des Schultergürtels. *Ibidem* XXII, S. 357—379, 15 Textfig., Leipzig 1895.
- Die Sklerozonie des Humerus. Zugleich ein Beitrag zur Bildungsgeschichte dieses Skeletteiles. *Ibidem* XXII, S. 391—411, 12 Textfig., Leipzig 1895.

- BRAUS, H., Ueber die Rami ventrales des vorderen Spinalnerven einiger Selachier. Inaugural-Dissert., Jena 1892, 35 SS.
- und DRÜNER, L., Ueber ein neues Präpariermikroskop und über eine Methode, größere Tiere in toto histologisch zu konservieren. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., XXIX (N. F. XXII), S. 434—442, 3 Textfig., Jena 1895.
- COPE, E. D., The Homologies of the Fins of Fishes. The American Naturalist, XXIV, p. 401—423, Philadelphia 1890.
- CORNING, H. K., Ueber die Entwicklung der Zungenmuskulatur bei Reptilien. Verhandlungen d. Anat. Gesellsch. 9. Vers. Basel, S. 165—175, 3 Textfig., Jena 1895.
- Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morphol. Jahrbuch, XXII, S. 79—99, 2 Taf., Leipzig 1895.
- CVIER, G., et DUMÉRIL, C., Vorlesungen über vergleichende Anatomie, übers. von J. F. MECKEL, 2. Teil, Leipzig 1809.
- et VALENCIENNES, M., Histoire naturelle des poissons, Tome I, Paris 1828.
- v. DAVIDOFF, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische: I. Haie, Chimaera und Ganoidei chondrostei. Morphol. Jahrbuch, V, S. 450—520, 4 Taf., 1 Textfig., Leipzig 1879. II. Ganoidei holostei mit einem Anhang über das Becken einiger Physostomen, ibidem VI, auch als Inaugural-Dissert. gedruckt, 36 SS., 3 Taf., Leipzig 1880 (vorläufige Mitteilung betitelt: Ueber das Skelett der hinteren Gliedmaße der Ganoidei holostei und der physostomen Knochenfische, ibidem VI, S. 125—128). III. Ceratodus, ibidem IX, S. 117—162, 2 Taf., Leipzig 1883.
- DEAN, B., Contribution to the Morphology of Cladoselache (Cladodus). Journal of Morphology, IX, p. 87—114, Boston 1894.
- On the vertebral Column, Fins and ventral Armoring of Dinichthys. Transactions N. York Acad. Sc., 11. May 1896, p. 157—163, 2 Taf.
- Sharks and ancestral Fishes. Natural Science, VIII, p. 245—253, 6 Textfig., 1896.
- The fin fold Origin of the paired Limbs, in the Light of the Ptychopterygia of palaeozoic Sharks. Anatom. Anzeiger, XI, S. 673—679, 8 Textfig., Jena 1896.
- DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. Mitteilungen aus der Zoolog. Station zu Neapel, V, S. 161—195, Leipzig 1884.
- DRÜNER, L., und BRAUS, H., Das binokulare Präparier- und Horizontalmikroskop. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie und f. mikr. Techn., XIV, S. 5—10, 2 Textfig., 1897.
- DUMÉRIL, AUG., Histoire naturelle des poissons ou ichthyologie générale. Elasmobranches. Paris 1865, mit Atlas.
- EWART, J. C., On the dorsal Branches of the cranial and spinal Nerves of Elasmobranchs. Proceedings of the Roy. Soc. of Edinburgh, XX, p. 475—480, 2 Textfig., Edinburgh 1895.

- FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. Jenaische Zeitschr., VII, S. 237—320, 4 Taf., Leipzig 1873. II. Ibidem VIII, S. 175—280, 3 Taf., Jena 1874. III. Morpholog. Jahrbuch, I, S. 636—816, 4 Taf., Leipzig 1876.
- Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus. Morphol. Jahrbuch, V, S. 324—394, 2 Taf., Leipzig 1879.
- Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, zugleich ein Beitrag zur Anatomie der Stütz- und Bewegungsorgane. I und II. Amsterdam und Jena 1888. (Der morphologische Abschnitt schon 1887 separat erschienen, Amsterdam 1887.)
- Ueber die mit dem Visceralskelett verbundenen spinalen Muskeln bei Selachiern. Jenaische Zeitschr., XXX, S. 127—135, Jena 1895.
- Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. Festschr. für C. GEGENBAUR, III, S. 350—788, 8 Taf., Leipzig 1897.
- GADOW, H., Vögel. I. Anat. Teil. BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreiches, VI, Heft 4, Leipzig 1891.
- GARMAN, S., *Chlamydoselachus anguineus* GARM., a living Species of Cladodont Shark. Bulletin of the Museum of comp. Zool. of Harvard Coll., XII, p. 1—35, 20 Taf., Cambridge Mass. 1885.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. II. Schultergürtel der Wirbeltiere, Brustflosse der Fische, 9 Taf., Leipzig 1865.
- Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus. Jenaische Zeitschr., III, S. 359—420, 3 Taf., Jena 1868.
- Ueber das Skelett der Gliedmaßen der Wirbeltiere im allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere. Jenaische Zeitschr. f. Nat., V, S. 397—447, 2 Taf., Leipzig 1870.
- Ueber die Modifikationen des Skeletts der Hintergliedmaßen bei den Männchen der Selachier und Chimären. Jenaische Zeitschr., V, S. 448—456, 1 Taf., Leipzig 1870.
- Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere. III. Das Kopfskelett der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntnis der Genese des Kopfskelettes der Wirbeltiere, 22 Taf., Leipzig 1872.
- Zur Gliedmaßenfrage. An die Untersuchungen v. DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen. Morphol. Jahrb., V, S. 521—525, Leipzig 1879.
- Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. Morphol. Jahrb., XIII, S. 1—114, Leipzig 1887.
- Ueber die Occipitalregion und ihre benachbarten Wirbel der Fische. Festschr. f. ALBERT VON KÖLLIKER, S. 1—33, 1 Taf., Leipzig 1887.
- Das Flossenskelett der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morphol. Jahrb., XXII, S. 119—160, 5 Textfig., Leipzig 1895.
- GERVAIS, P., 1857 (erwähnt bei BAUR 1886. Ich konnte mir die Arbeit nicht verschaffen. Die bei HOWES 1887 als Quelle an-

- gegebene Arbeit aus dem Jahre 1853: „De la comparaison des membres chez les animaux vertébrés, Extrait des Mém. de l'Acad. des sc. et l. de Montpellier“, enthält die betreff. Citate nicht).
- GIRGENSOHN, O. G. L., Anatomie und Physiologie des Fischnervensystems. Mémoires présentés à l'Acad. imp. des sc. de St. Pétersbourg, p. 275—589, 15 Taf., St. Pétersbourg 1846.
- GÜNTHER, A., Catalogue of the Fishes in the British Museum, VIII, London 1890.
- Description of *Ceratodus*, a Genus of Ganoid Fishes, recently discovered in Rivers of Queensland, Australia. Philosoph. Transact. of the Royal Soc. of London, CLXI, p. 511—561, 12 Taf., London 1872.
- Handbuch der Ichthyologie. Uebers. von G. VON HAYEK, Wien 1886.
- HARRISON, R. S., The Development of the Fins of Teleosts (Prelim. Commun.). J. Hopkins Univ. Circulars, XIII, p. 59—61, Baltimore 1894.
- Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anatomie u. Entwicklungsgesch., XLVI, S. 500—578, 4 Taf., Bonn 1895.
- HASWELL, W. A., On the Structure of the paired Fins of *Ceratodus*, with Remarks on the general Theory of the Vertebrate Limb. The Proceed. of the Linnean Society of New South Wales, VII, p. 2—11, 1 Taf., Sydney 1883.
- Studies on the Elasmobranch Skeleton. Ibidem IX, p. 71—119, 2 Taf., Sydney 1884.
- HERRINGHAM, W., Abstract of Paper upon the minute Anatomy of the brachial Plexus. Proc. of the Royal Society of London, XL, p. 255—257, London 1886.
- The minute Anatomy of the brachial Plexus. Ibidem XLI, S. 423—441, London 1887.
- HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anz., IX, S. 638—653, 5 Textfig., Jena 1894.
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Selachii. Morphol. Jahrb., XXIV, S. 209—286, Leipzig 1896.
- HOWES, G. B., On the Skeleton and Affinities of the paired Fins of *Ceratodus* with Observations upon those of the Elasmobranchii. Proc. of the Zool. Society of London, p. 3—26, 3 Taf., London 1887.
- Observations on the pectoral fin-skeleton of the living batoid Fishes and of the extinct Genus *Squaloraja*, with especial reference to the affinities of the same. Ibidem p. 675—688, London 1890.
- HUMPHRY, G. M., On the homological relations to one another of the mesial and lateral fins of osseous Fishes. Journal of Anat. and Phys., V, Pl. 2, p. 59—66, Cambridge and London 1871.
- The muscles of the smooth Dog-Fish (*Mustelus levis*). Ibidem VI, p. 271—278, Pl. 13, Cambridge and London 1872.

- HUMPHRY, G. M., The muscles of *Ceratodus*. Ibidem VI, p. 279—287, Pl. 14, Cambridge and London 1872.
 — The limbs. Nature, XIII, 15. August, p. 427, London and New York 1878.
- HUXLEY and EGERTON, Memoirs of the Geological Survey of the United Kingdom, Decade X, London 1861.
- JACKSON, WM. HATCHETT, and CLARKE, WM. BRUCE, The brain and cranial nerves of *Echinorhinus spinosus*, with notes on the other viscera. The Journal of Anatomy and Physiology, p. 75—107, Pl. 7, Cambridge and London 1876.
- JÄCKEL, O., Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Ein Beitrag zur Morphogenie der Wirbeltiere. 176 SS., 39 Textabb., 8 Taf. Berlin 1894.
- v. JHERING, H., Das peripherische Nervensystem der Wirbeltiere als Grundlage für die Kenntnis der Regionenbildung der Wirbelsäule. 238 SS., 5 Taf., 36 Holzschn., Leipzig 1878.
- KLAATSCH, H., Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygiumtheorie auf die Gliedmaßen der Landwirbeltiere. Festschrift für CARL GEGENBAUR, Bd I, S. 259—392, Taf. 1—4, und 42 Fig. im Text, Leipzig 1896.
- KOWALEVSKY, A., Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des *Amphioxus lanceolatus*, nebst einem Beitrag zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat., XIII, S. 181—304, Taf. 15, 16, Bonn 1877. (Citirt dort eine mir unzugängliche Arbeit [russisch] über dasselbe Thema in den Schriften der Naturforschergesellschaft in Kiew, I, Taf. 7, Fig. 17, 18.)
- MACLISE, JOSEPH, Skeleton, bei TODD, The Cyclopaedia of anatomy and physiology, IV, Pt. 1, London 1847—1849.
- MAREY, M., Des mouvements de natation de la Raie, p. 77—81, 2 Textfig. Comptes Rendus hebdomadaires des séances de l'Académie des sciences, Tome CXVI, Paris 1893.
- MAURER, F., Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Morph. Jahrbuch, XVIII, S. 76—179, 1891.
 — Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morph. Jahrb., XXII, S. 225—262, Taf. 6, 7, Leipzig 1895.
 — Die ventrale Rumpfmuskulatur einiger Reptilien. Festschr. für GEGENBAUR, I, S. 181—256, Taf. 1—4, 1896.
- MAYER, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitteilungen aus der zool. Station zu Neapel, VI, S. 217—285, Taf. 15—19, 1886.
- MAYS, K., Histo-physiologische Untersuchungen über die Verbreitung der Nerven in den Muskeln. Zeitschr. f. Biologie, XX (N. F. II), S. 449—530, Taf. 2—6, München und Leipzig 1884.
- MIVART, S., Notes on the fins of Elasmobranchs, with considerations on the nature and homologues of vertebrate limbs (rec. 22. Dec. 1877, read 5. Febr. 1878). Transactions of the Zool. Society of London, X, p. 439—484, 10, Taf. 74—80, London 1879.

- MECKEL, J. F., System der vergl. Anatomie, II, Abt. 1, Halle 1824.
- MOLLIER, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anatomische Hefte I, Abt. 3, S. 1—156, 12 Textfig., Taf. 1—8, Wiesbaden 1893.
- Ueber die Entwicklung der fünfzehigen Extremität. Sitzungsber. der Gesellsch. für Morph. und Phys. in München 1894, H. 1, S. 1—17, 17 Textfig.
- Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. II. Das Cheiropterygium. Anatomische Hefte, V, H. 16, S. 433—529, 8 Taf., Wiesbaden 1895.
- Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. III. Die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anatomische Hefte, VIII, H. 24, S. 1—74, 17 Textfig., Taf. 1—10, Wiesbaden 1897.
- MONRO, ALEX., The structure and physiology of Fishes explained and compared with those of man and other animals, 128 SS., 44 Taf., Edinburgh 1785.
- MÜLLER, JOHANNES, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. I. Osteologie und Myologie. Vorgetr. in d. K. Akad. d. Wissenschaften in Berlin im Jahre 1834. Abhandl. d. Berliner Ak. d. Wiss., S. 1—276, Berlin 1835.
- NEAL, H. v., The development of the hypoglossus musculature in Petromyzon and Squalus. Anat. Anz., XIII, No. 17. S. 441—463, 2 Textfig., Jena 1897.
- NEWBERRY, Monogr. U. S. Geological Survey No. XXVI (cit. nach WOODWARD 1892; mir nicht zugänglich).
- ONODI, A., Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Vorgetr. d. Ak., 11. Okt. 1886, S. 179—188 (Ganglion ciliare, Vagusgruppe). Mathematische und Naturwiss. Berichte aus Ungarn, V, Budapest Juni 1886 — Juni 1887.
- Neurologische Untersuchungen an Selachiern. Die Vagusgruppe. Resultate. Internationale Monatsschrift für Anat. und Histol., S. 325—329, Taf. 16, Leipzig 1886.
- OWEN, RICHARD, On the anatomy of vertebrates, Vol. I, Fishes and Reptiles, London 1866.
- PARKER, T. JEFFERY, On the claspers of Callorhynchus. Notes from the Otago University. Nature, a weekly illustr. Journal of science, XXXIV, p. 635, London and New York 1886.
- PATERSON, A. M., The limb plexuses of mammals. Journal of Anatomy and Physiol., Vol. XXI (N. S. Vol. I), p. 611—634, 1 Taf., London 1887.
- RABL, C., Theorie des Mesoderms (Fortsetzung). Morph. Jahrb., XIX, 1. Heft (1892), Taf. 4—7, Fig. 10—13 im Text, Leipzig 1893.
- Vorwort zum ersten Bande der Theorie des Mesoderms. 31 SS., Leipzig 1896.
- v. RAUTENFELD, E., Morphologische Untersuchungen über das Skelett der Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.
- REIS, O., Ueber Acanthodes Bronni AGASSIZ. Morphol. Arbeiten, VI, 1. Heft, S. 143—220, Taf. 6 u. 7, 3 Textfig., Jena 1896.

- RETZIUS, ANDREAS A., *Observationes in anatomiam Chondropterygiorum, praecipue Squali et Rajae generum*, 34 pp., 1 Taf., Lundae 1819.
- ROBIN, CH., *Recherches sur un appareil qui se trouve sur les poissons du genre des Raies (Raia Cuv.) et qui présente les caractères anatomiques des organes électriques*, lues à l'Inst., 18 mai 1846, *Annales des sciences naturelles*, III. Série, Zoologie Tome VII, p. 193—298, Pl. 3 u. 4, Paris 1847.
- ROSENBERG, E., *Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen*. *Morph. Jahrbuch*, I, S. 83—198, Taf. 3—5, Leipzig 1875.
- *Ueber das Kopfskelett einiger Selachier*. *Sitzungsber. d. Dorpater Naturf. Gesellsch.*, VIII, S. 31—34, Dorpat 1886.
- ROUX, MARG. LE, *Recherches sur le système nerveux des poissons* (1. Thèse souten. 20. déc. 1887). *Thèses prés. à la fac. des sciences de Paris*, 115 pp., 4 Taf., Caen 1887.
- RUGE, G., *Der Verkürzungsprozeß am Rumpfe von Halbaffen. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung*. *Morph. Jahrb.*, XIII, S. 185—328, Taf. 7—10, 8 Textfig., Leipzig 1891.
- *Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugetieren. Der Musculus rectus thoracio-abdominis der Primaten. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung*. *Morph. Jahrb.* XIX, S. 376—427, Taf. 13—14, Leipzig 1892.
- *Verschiebungen in den Endgebieten des Plexus lumbalis der Primaten. Zeugnisse für die metamere Verkürzung des Rumpfes bei Säugetieren. Eine vergleichend-anatomische Untersuchung*. *Morph. Jahrb.*, XX, S. 305—397, Taf. 13—14, 31 Textfig., Leipzig 1893.
- SCHNEIDER, A., *Ueber die Dipnoi und besonders die Flossen derselben*. *SCHNEIDER'S Zoolog. Beiträge*, II, Heft 1, S. 97—105, Taf. 6, 1887.
- *Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier*. *Zoologische Beiträge*, II, Heft 3, S. 251—266, Taf. 22, Breslau 1890.
- *Studien zur Systematik und zur vergleichenden Anatomie; Entwicklungsgeschichte und Histologie der Wirbeltiere (Fragment)*. *Zoolog. Beiträge*, II, Heft 3, S. 267—270, Taf. 23—27 (ohne Text), Breslau 1890.
- SEDGWICK, ADAM, *Notes on Elasmobranch Development*. *The Quarterly Journal of Micr. Science*, New Series. No 129, S. 559—584, Pl. 35, London 1891.
- SEMON, R., *Die äußere Entwicklung des Ceratodus Forsteri*. *SEMON: Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel*, I, S. 29—50, Taf. 1—7, Jena 1893 (vergl. *Jenaische Denkschriften*, IV).
- SEWERTZOFF, A., *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Wirbeltierschädels*. *Anat. Anz.*, XIII, S. 409—425, 4 Textfig., Jena 1897.

- SEYDEL, O., Ueber die Zwischensehnen und den metameren Aufbau des *M. obliquus thoracico-abdominalis (abdominis) externus* der Säugetiere. *Morph. Jahrb.*, XVIII, S. 544—604, Taf. 20, 21, 24 Textfig., Leipzig 1891.
- SOLGER, Zur Anatomie der Faultiere. *Morph. Jahrb.*, I, S. 199, Taf. 6, Leipzig 1876.
- STANNIUS, H., *Observationes de systemate nervoso Acipenseris Sturionis*. *Symbolae ad anatomiam piscium*, 40 pp., Rostock 1839.
- *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*. *Lehrbuch der vergl. Anat. von SIEBOLD und STANNIUS*, II. Teil: *Wirbeltiere*, Berlin 1846.
- *Das peripherische Nervensystem der Fische, anatomisch und physiologisch untersucht*. *Rektoratsprogramm*, 156 SS., 5 Taf., Rostock 1849.
- SWAN, JOSEPH, *Illustrations of the comparative anatomy of the nervous system*, 198 pp., 26 Taf., London 1835.
- 'SWIRSKI, GEORG, *Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skeletts der Brustflosse des Hechts*. *Inaug.-Diss.*, 61 SS., 2 Taf., Dorpat 1880.
- THACHER, JAMES, K., *Median and paired fins, a contribution to the history of vertebrate limbs*, *Transactions of the Connecticut Academy of arts and sciences*, Vol. III, Pt. II, p. 281—310. Pl. 49—60, New-Haven, Februar 1877.
- *Ventral fins of Ganoids*, *Transactions of the Connecticut Academy of arts and sciences*, Vol. IV, Pt. I, p. 233—242, Taf. 1—2, New Haven 1877.
- TIESING, B., *Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen*. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XXX, N. F. XXIII, S. 75—126, Taf. 1—7. Jena 1896.
- VETTER, B., *Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische*. *Jen. Zeitschr.*, VIII, S. 405—458, Taf. 14—15, 1874.
- WIEDERSHEIM, R., *Das Skelett- und Nervensystem von Lepidosiren annectens*. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, XIV, S. 155—192, Jena 1880.
- *Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien*, 267 SS., Atlas von 17 Tafeln, 40 Fig. im Text, Jena 1892.
- WIKSTRÖM, D. A., *Ueber die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische*. *Anatom. Anzeiger*, XIII, No. 15, S. 401—408, Jena 1897.
- WOODWARD, A. SMITH, *Catalogue of the fossil Fishes in the British Museum (natural history)*, Part II, London 1891.
- *The evolution of fins*. *Natural Science*, March, p. 28—35, London und New York 1892.

Tafel-Erklärung.

Die Figuren, welche die Bauchinnenseite der untersuchten Fische darstellen, sind, entsprechend der bei der Präparation aus technischen Gründen stets innegehaltenen Situation, so orientiert, daß das Rückenmark und Gehirn auf den Beschauer zu-, die Bauchmittellinie von demselben abgewandt ist.

Die Dicke der Nerven steht, wenigstens bei den feineren Aesten, nicht genau im Verhältnis zu dem Maßstab, in welchem die ganze Figur gehalten ist. Im Interesse der Deutlichkeit mußten namentlich die feinsten, nur bei starken Vergrößerungen sichtbaren Aestchen dicker, als sie in Wirklichkeit sind, gezeichnet werden, sollte nicht für die ganze Figur ein unverhältnismäßig großer Maßstab gewählt werden.

Die Figuren sind mit Hilfe eines, ein großes Gesichtsfeld gewährenden Zeichenapparates (EPPER's Dikoptor) genau nach dem Präparat kopiert, und die Details mittelst genauer Zirkelmessung eingetragen.

Tafel IX.

Fig. 1. *Ceratodus Forsteri*: Innenseite der Bauchwand in der Gegend des Schultergürtels und der ersten Rippen.

Ein dichter Nervenplexus, welcher sich aus Aesten occipitaler, occipito-spinaler und spinaler Nerven zusammensetzt, versorgt den *Musculus diaphragmaticus pericardii*. Die in den Muskel eintretenden feinsten Aestchen liegen zum größten Teil unter den Nervenstämmen und sind deshalb nicht sichtbar.

Zur Extremität verlaufen die unter dem *M. diaphragmaticus* verschwindenden Nervenstämmen (*Plex. pteryg. ant.*) und der weiter caudal in die Bauchmuskulatur eintretende *Pl. pteryg. post.* Zu ihnen gehört ein *Collector*, dessen vorderes Ende hier nur dargestellt ist. Die dunkel gehaltenen Partien desselben liegen innen von einer derben Fascie, welche den *M. obliquus* überzieht, die hell gehaltenen außen von derselben. Vergl. Text S. 303 und 430. Exemplar A, rechte Seite (Spiegelbild). Vergr. $2\frac{2}{3}$ -fach.

Fig. 2. *Raja clavata*: Basis der Bauchflosse und Uebergangszone zwischen Rumpf- und Schwanzregion. *Plexus pelicopteryg. post. s. sacralis* (*Pl. pteryg. post.*) und *Plexus der ventralen Aeste der Schwanznerven* (*x*) im aufgelösten Zustand. Vergl. Text S. 366, 367. Linke Seite. Natürl. Größe.

Tafel X.

Fig. 1. *Ceratodus Forsteri*: Bauchwand von der Innenseite. Vorder- und Hintergliedmaße sind in ihren proximalen Teilen punktiert angedeutet, um die Situation zu den Spinalnerven zu zeigen. Von den Aesten der Spinalnerven sind nur die Rami pterygiales und ihre Plexusbildungen gezeichnet. Exemplar B, linke Seite. $\frac{1}{2}$ natürl. Größe.

Fig. 2. *Ceratodus Forsteri*: Plexus omo-pterygialis post. (vergl. Fig. 1), in seine serialen Bestandteile aufgelöst. Vergl. Text S. 302, 303. Exemplar B, linke Seite. 4-fach vergr.

Fig. 3. *Chimaera monstrosa*: occipitale, occipito-spinale und vorderste Spinalnerven mit ihren Ursprüngen aus dem Centralnervensystem. Vergl. Text S. 253, 254. Rechte Seite, von oben gesehen. Hinteres Schädeldach und oberer Teil des Anfangs der Wirbelsäule sind entfernt. Natürl. Größe.

Fig. 4. *Chimaera monstrosa*: Innenseite der Bauchwand; von den Aesten der Rami ventrales der Spinalnerven sind nur die Rami pterygiales mit ihren Plexusbildungen gezeichnet, sowie diejenigen Aeste, welche die Sägeplattenmuskulatur versorgen. Rechte Seite. Natürl. Größe.

Fig. 5. *Acanthias vulgaris*: Vagusursprung mit abgetrenntem hinteren Wurzelteil: Accessorius. Exemplar C. Vergl. Text S. 254 Anm. Ein wenig vergrößert.

Tafel XI.

Fig. 1. *Heptanchus cinereus*: die Nerven der Bauchflosse auf der Innenseite der Bauchwand. Vergl. Text S. 324, 342. Exemplar B, rechte Seite. 2-fach vergr.

Fig. 2. *Heptanchus cinereus*: die Plexusbildung der Aeste vom 29., 30., 31. Spinalnerven (Fig. 1) ist aufgelöst und ausgebreitet. Vergl. Text S. 324, 325. Exemplar B, rechts. 4-fach vergr.

Fig. 3. *Hexanchus griseus*: Foramina des Schultergürtels und die in sie eintretenden Nerven. Vergl. Text S. 270, 278. Exemplar B, rechte Seite. Natürl. Größe.

Fig. 4. *Hexanchus griseus*: dieselbe Stelle wie in Fig. 3 nach Entfernung der oberflächlichen Knorpelteile. Der Hauptkanal teilt sich in drei Kanäle. Vergl. Text wie bei Fig. 3.

Fig. 5. *Spinax niger*: Innenfläche des Bauches. Die Spinalnerven und ihre Rami pterygiales. Exemplar B. Natürl. Größe.

Fig. 6. *Spinax niger*: Schultergürtel mit Art. und Vena subclavia s. zonalis, sowie mit den ihn kreuzenden Brustflossennerven. Dasselbe Exemplar wie in Fig. 5, etwas stärker vergrößert. Vergl. Text S. 299, 300.

Fig. 7. *Spinax niger*: Ramus pterygialis des 1. Spinalnerven in seiner natürlichen Situation (in Fig. 5 ist das Verhältnis nach der Auflösung des Nervengeflechtes gezeichnet). Dasselbe Exemplar wie in Fig. 5. Stark vergrößert. Vergl. Text S. 280, Anm.

Fig. 8. *Acanthias vulgaris*: Kreuzung des R. intestinalis N. vagi mit dem Plexus cervico-brachialis. Vergl. Text S. 252. 2-fach vergr. Exemplar C, rechts.

Tafel XII.

Fig. 1. *Acanthias vulgaris*: Musculus pterygialis inferior (Flossensenker), von der Innenfläche gesehen d. h. derjenigen Seite, mit welcher er dem Knorpelskelett anliegt. Die Konturen der Knorpel sind mit gestrichelten Linien eingetragen, und die Radien mit lateinischen Ziffern bezeichnet; die seriale Nummer des jede Stelle des Muskels innervierenden Nervenästchens ist notiert; die lateralen Mm. radiales sind mit griechischen Buchstaben versehen; mit α ist der auf dem Endstrahl des Metapterygiums liegende M. rad. bezeichnet. Die medial von ihm befindlichen Muskeln tragen lateinische Buchstaben. Vergl. Text S. 309. Exemplar C, rechte Flosse. Vergr. nicht ganz 3-fach.

Fig. 2. *Acanthias vulgaris*: derselbe Muskel von der Außenfläche d. h. der gegen die Haut gekehrten Seite gesehen. Es sind die von Aestchen desselben Spinalnerven versorgten Muskelgebiete durch punktierte Linien umgrenzt. Die betr. Nervenziffer ist in jeden haploneuren Bezirk eingetragen. Vergl. Text S. 308. Exemplar C, rechte Flosse. Vergr. nicht ganz 3-fach.

Fig. 3. *Rhina squatina*: Medulla oblongata und Anfang des Rückenmarkes nach Eröffnung von Schädel und Wirbelsäule, von der Seite gesehen. Rechte Seite. 4-fach vergrößert.

Fig. 4. *Rhina squatina*: Innenseite der Bauchwand. Spinalnerven mit ihren Rami pterygiales. Rechte Seite. Natürl. Größe.

Fig. 5. *Rhina squatina*: Schultergürtel nach Wegnahme der Seitenrumpfmuskulatur und Auflösung des Plexus brachialis. Etwas vergrößert.

Fig. 6. *Rhina squatina*: Muskulatur der Bauchflosse, nach Abnahme der Haut von außen gezeichnet. Natürl. Größe. Vergl. Text S. 322.

Tafel XIII.

Fig. 1. *Chlamydoselachus anguineus*: Innervation der Bauchflosse. Diejenigen Nervenäste, welche sich zum Plexus lumbalis verbinden, sind ein wenig dunkler konturiert. Der Kielmuskel ist an einer Stelle durchschnitten, und das caudale Stück auf eine kurze Strecke abgehoben, um den Verlauf seiner Nerven zu zeigen. $\frac{5}{4}$ natürl. Größe.

Fig. 2. *Chlamydoselachus anguineus*: 15μ dicker, gefärbter Querschnitt durch den Kiel. *a* Musc. rectus, *b* Kielmuskel, *a'* dünne Endplatte des Bauchmuskels, welche rechts eine Einbiegung nach innen erkennen läßt. $5\frac{1}{4}$ -fache Vergrößerung. Vergl. Text S. 337.

Fig. 3. *Raja vomer*: Innenseite der Bauchwand. Innervation der Brustflosse. Der *Musc. obliquus* ist zum Teil abgetragen. Bei *m* sind oberflächliche Fasern des *M. obliquus* stehen geblieben, welche sich auf die Muskulatur der Beckenflosse legen, aber nicht mit derselben verschmelzen. Bei *x* findet sich eine bindegewebige Unterbrechung in der scheinbar in den *M. pteryg. sup.* eintretenden Muskelfaser. Natürl. Größe. Rechte Seite.

Tafel XIV.

Fig. 1. *Raja vomer*: *Medulla oblongata*, Rückenmark (nach Abtragung der oberen Schädel- und Wirbelsäulenwand) und *Plexus cervico-brachialis*, von oben, außen. Die Stellen *a*, *b*, *c* schließen an die gleich bezeichneten in Fig. 3, Tafel XIII an. Natürl. Größe. Rechte Seite.

Fig. 2. *Raja fullonica*: letzter Brustflossen- und erster Beckenflossennerv *B*. *A* vorletzter *omopterygialer*, *C* zweiter *pelicopterygialer* Nerv. Ast *d* verläuft auf der Innenseite, Ast *c* auf der Außenseite der Seitenrumpfmuskulatur. Ast *a* geht zum Flossensenker, *b* zum Flossenheber der Bauchflosse. (Die seriale Zahl der betreffenden Nerven wurde nicht ermittelt.) Natürl. Größe. Rechte Seite. Vergl. Text S. 330.

Fig. 3. *Rhinobatus columnae*: die Austrittsstellen der vordersten Spinalnerven aus dem Skelett. 3-fach vergrößert. Linke Seite.

Fig. 4. *Rhinobatus columnae*: *Plexus cervico-brachialis* nach der Auflösung in seine Elemente. Natürl. Größe. Linke Seite.

Fig. 5. *Rhinobatus columnae*: Innenseite der Bauchwand. Am hintersten Rand der Brustflosse ist der *M. obliqu.* abgetragen, ebenso im Bereich der ganzen Beckenflosse, so daß an diesen Stellen der Verlauf der *Rami pterygiales* sichtbar ist. Natürl. Größe. Linke Seite.

Tafel XV.

Fig. 1. *Pristis cuspidatus*: *Medulla* und Rückenmark (nach Eröffnung von Schädelhöhle und Wirbelsäule) mit den Ursprüngen der vordersten Spinalnerven. 3-fach vergr. Rechte Seite.

Fig. 2. *Pristis cuspidatus*: Innenseite der Bauchwand. Der unter der *Vena parietalis* gelegene *Plexus lumbalis* ist in Fig. 4 vergrößert abgebildet. Bei *a* befindet sich der äußere Kontur des *M. obl.* Der *R. pteryg. 52* verläuft also auf eine lange Strecke hin direkt unter der Haut. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Fig. 3. *Pristis cuspidatus*: Brustgürtel nach Entfernung der Bauchmuskulatur. Ein wenig vergr.

Fig. 4. *Pristis cuspidatus*: *Plexus lumbalis*, stark vergrößert. Vergl. Text S. 348.

Fig. 5. *Pristis cuspidatus*: Beckengürtel nach Entfernung des *M. obl.* Ein wenig vergr.

Fig. 6. *Torpedo narce*: Plexus cervico-brachialis. Sein Ursprung aus Gehirn und Rückenmark und sein Verhalten zum Schultergürtel. Nach Entfernung der Rumpfwand von oben außen gesehen. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Fig. 7. *Torpedo narce*: Beckenflosse mit ihrer Innervation. Von der Innenseite des Bauches aus gesehen. Ein wenig vergr. Rechte Seite.

Tafel XVI.

Fig. 1. *Trygon walga*: Medulla und Rückenmark nach Eröffnung von Schädel und Wirbelsäule. Plexus cervico-brachialis. 2-fach vergr. Rechte Seite. Vergl. Text S. 256—258.

Fig. 2. *Trygon walga*: Bauchwand, von der Innenseite gesehen. An der Beckenflosse ist die Seitenrumpfmuskulatur entfernt, um die Rami pterygiales zu zeigen. Ebenso am hintersten Rand der Brustflosse. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Fig. 3. *Trygon walga*: Durchtritt der unteren Wurzel des 5., 6. und 7. Spinalnerven durch die Wirbelsäule. Stark vergr. Vergl. Text S. 263.

Fig. 4. *Myliobatis Nieuhofii*: Medulla und Rückenmark nach Eröffnung von Schädel und Wirbelsäule. Natürl. Gr. Rechte Seite. Vergl. Text S. 258—259.

Fig. 5. *Myliobatis Nieuhofii*: dasselbe nach Entfernung des *N. vagus*. Etwas vergrößert. Vergl. Text wie bei Fig. 4.

Fig. 6. *Myliobatis Nieuhofii*: Bauchwand von innen. An der Beckenflosse ist die Bauchwand entfernt, um die Eintrittsstellen der Rr. pterygiales zu zeigen, ebenso im Bereich der beiden letzten omo-pterygialen Nerven. Natürl. Gr. Rechte Seite.

Tafel XVII.

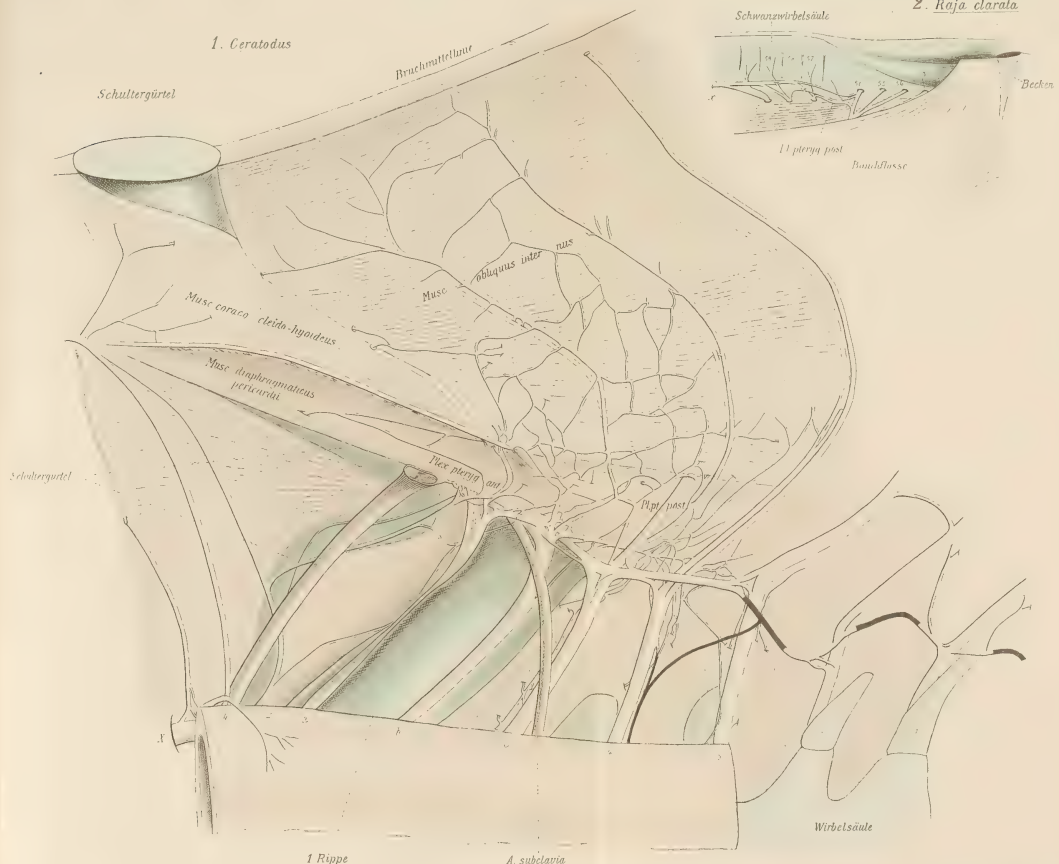
Die Tafelerklärung ist der Tafel selbst vorgeheftet. Außerdem findet sich im Text S. 375—377 eine detaillierte Beschreibung derselben.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Einleitung	239—247
Material	240—242
Litteraturübersicht	243—245
Thema, Disposition und Untersuchungsmethode	245—247
Spezieller Teil	247—375
I. Die Nerven der Brustflosse	249—319
1. Plexus cervico-brachialis (Plexus cervicalis + omopterygialis anterior)	250—267
2. Beziehungen der Spinalnerven zum Schultergürtel	267—292
3. Metazonale Nerven	292—319
II. Die Nerven der Bauchflosse	319—375
1. Interpterygiale Intercostalnerven	320—341
2. Plexus lumbalis (Plexus pelico- pterygialis ant., Nervus collector v. DAVIDOFF's)	341—349
3. Beziehungen der Spinalnerven zum Beckengürtel	350—363
4. Metazonale Nerven	363—375
Allgemeiner Teil	377—454
I. Kritische Bewertung der Befunde für allgemeine Schlußfolgerungen	377—399
1. Differenzen der Nerven in ihrer metameren Stellung und in ihrer Lage	377—381
2. Plexusbildungen	382—391
3. Nervenkanäle der Gliedmaßenbogen	392—399
II. Ergebnisse	400—454
1. Verschiebungen der Gliedmaßen	400—422
a) Wanderung der ganzen Extremität	400—414
b) Verschiebungs- und Wachstumsprozesse der Bestandteile der Flossen	414—422
2. Entstehungsort der Gliedmaßen, gemeinsame oder getrennte Anlage („Seitenfaltentheorie“)	422—440
3. Gliedmaßenskelett und Gliedmaßenmuskulatur. Metamerische oder einheitliche Entstehung des Skelettes (RABL's und MOLLIER's Formel)	440—451
Schluß: Extremitätentheorie	451—454
Alphabetisches Verzeichnis der im Text citierten litte- rarischen Quellen	455—462
Tafelerklärung	463—467

1. *Ceratodus*

2. *Raja clavata*



Id

Ceratodus

10 (+11?)

Hautäste

R. pteryg.

Schultergürtel

Wirbelsäule

A cranio-vert.

Kiemenkorb

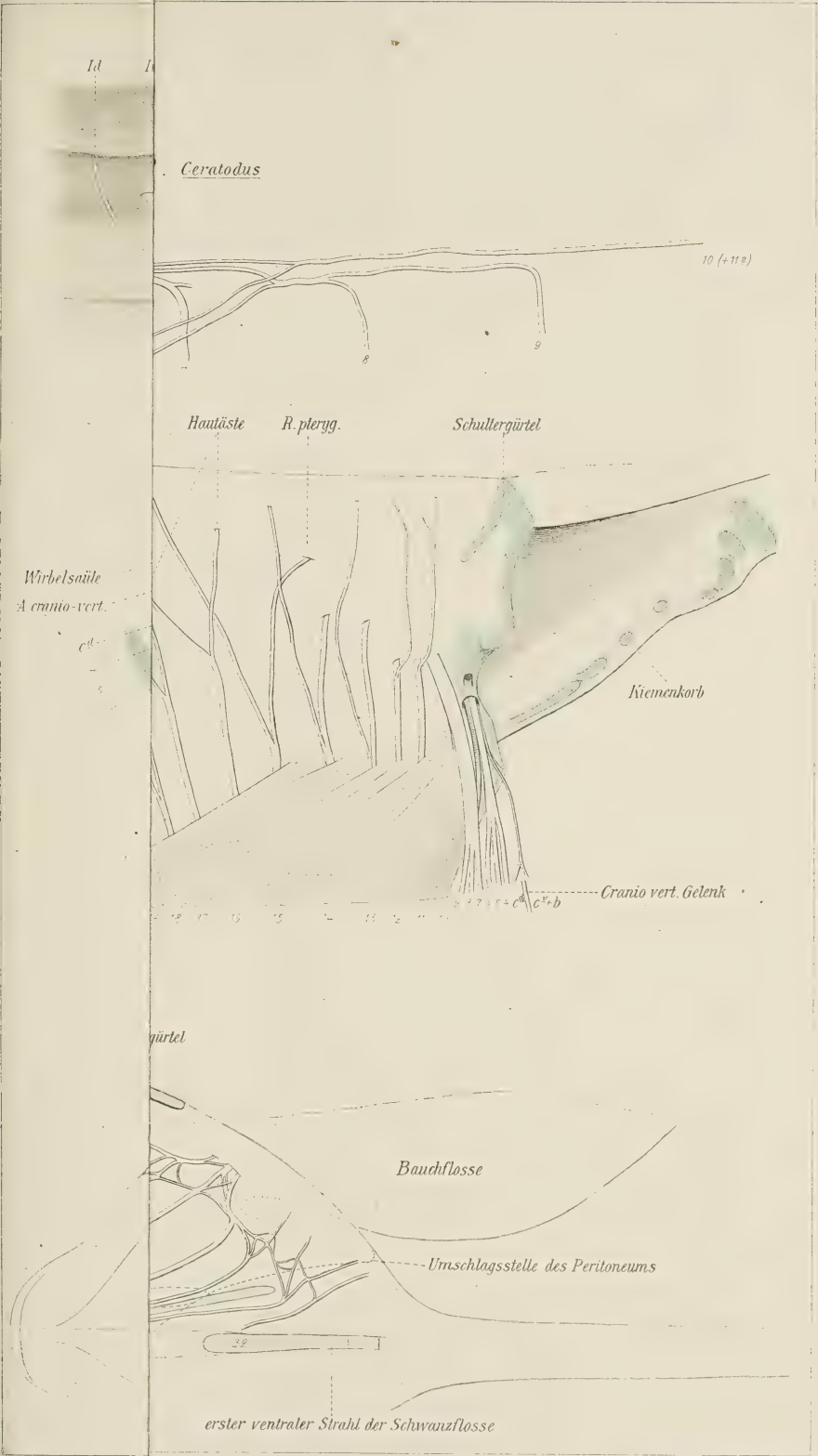
Cranio vert. Gelenk

gürtel

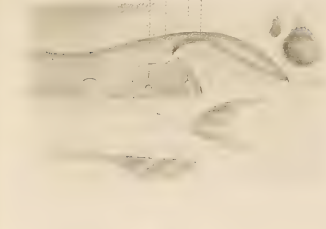
Bauchflosse

Umschlagsstelle des Peritoneums

erster ventraler Strahl der Schwanzflosse



5. Acanthias
Id. Iv z. XI y X

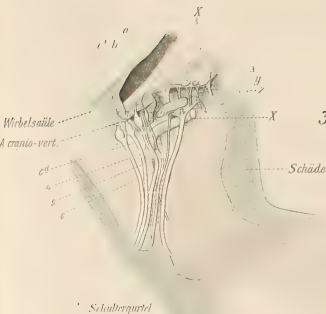


zum Plex. pt. ant.

Plexus pteryg. post.



2. Ceratodus



Wirbelsäule
A. crania-vert.

3. Chimära

Schädel

Schultergürtel

4. Chimära

Muscl. pterygium

Cloake

Beckengürtel Musk. d. Säugepl.

Hautäste

P. pteryg.

Schultergürtel

Kiemenkorb

Crania vert. Gelenk

36 Niere

Brustflosse
Schultergürtel
Kiemenkorb

Schultergürtel
Kiemenkorb

Beckengürtel

Bauchflosse

Anschlagsstelle des Peritoniums

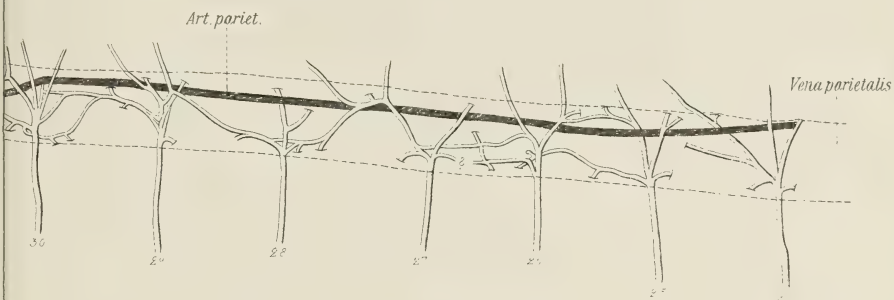
erste Rippe

1. Ceratodus

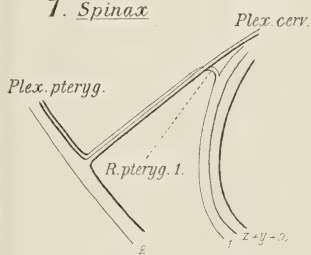
Darm

letzte Rippe (20.)

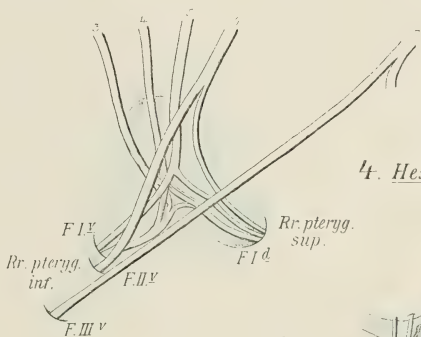
erster ventraler Strahl der Schwanzflosse



7. *Spinax*

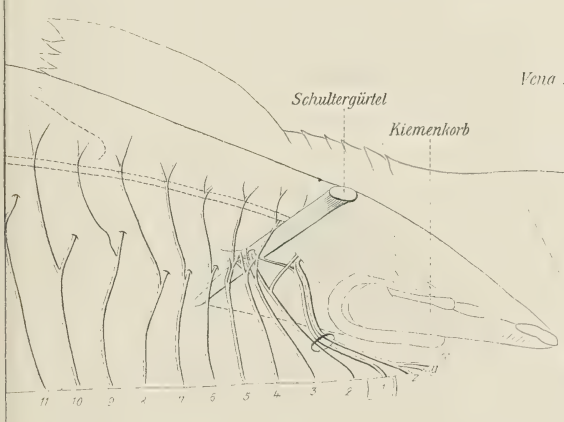
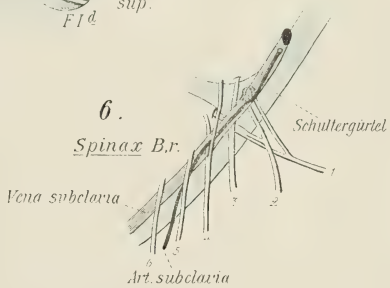


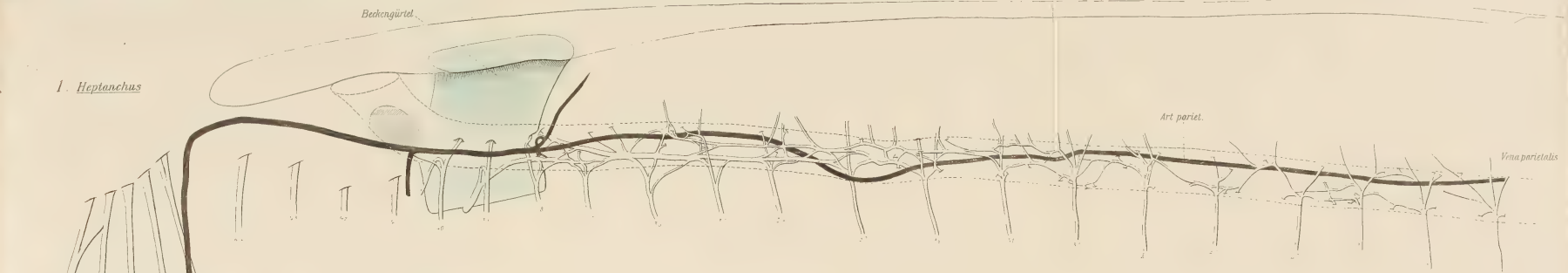
4. *Hexanchus B.*



6.

Spinax B.r.





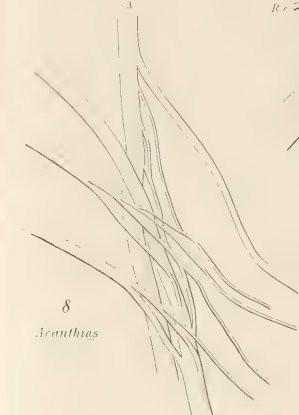
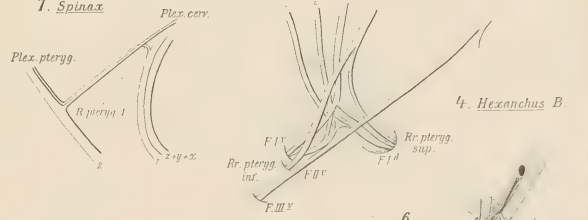
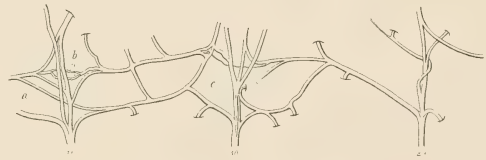
1. *Heptanchus*

3. *Hexanchus* B.

2. *Heptanchus*

7. *Spinax*

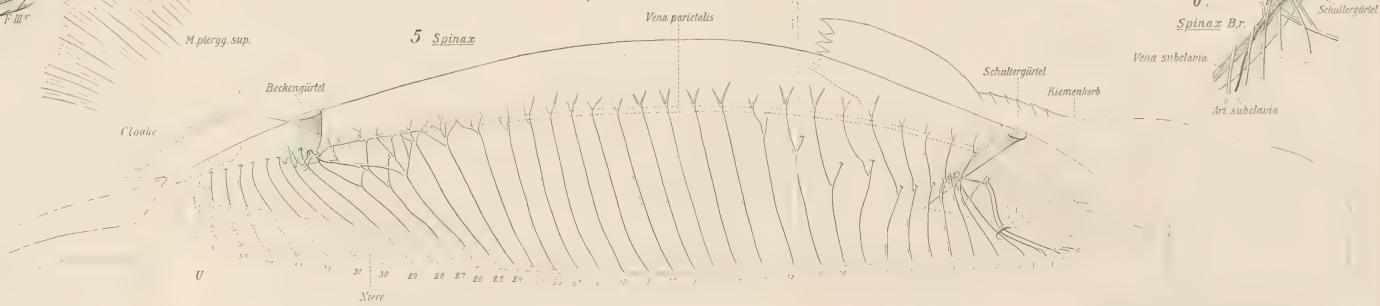
4. *Hexanchus* B.



5. *Spinax*

6. *Spinax* Br.

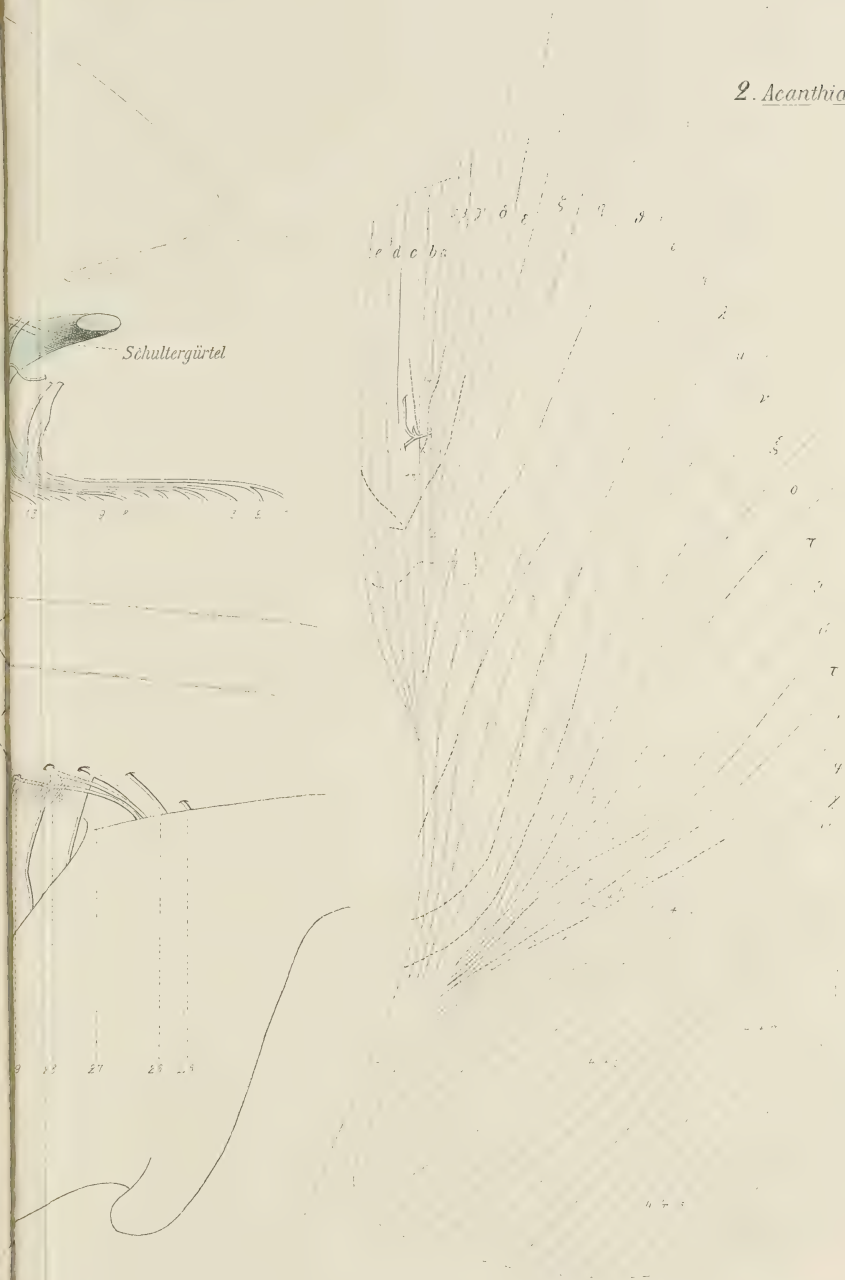
8. *Acanthias*



Plexus cervico-ptyeryg.



2. Acanthias



1. *Acanthias*



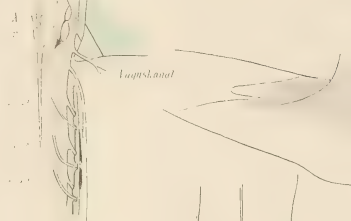
4. *Rhina*



5. *Rhina*



5. *Rhina*



5. *Rhina*

6. *Rhina*

7. *Centrina*

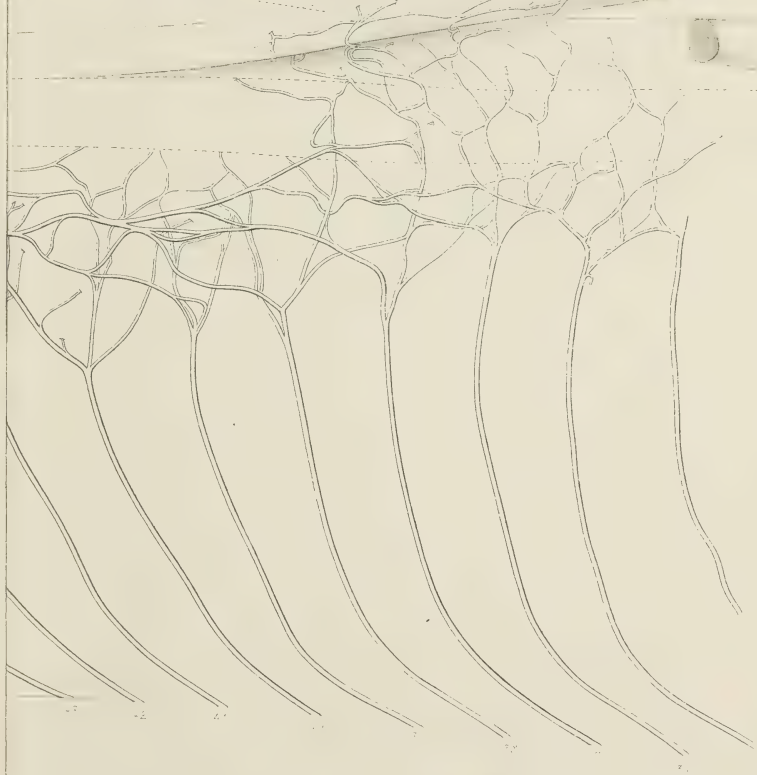


3. *Raja vomer*

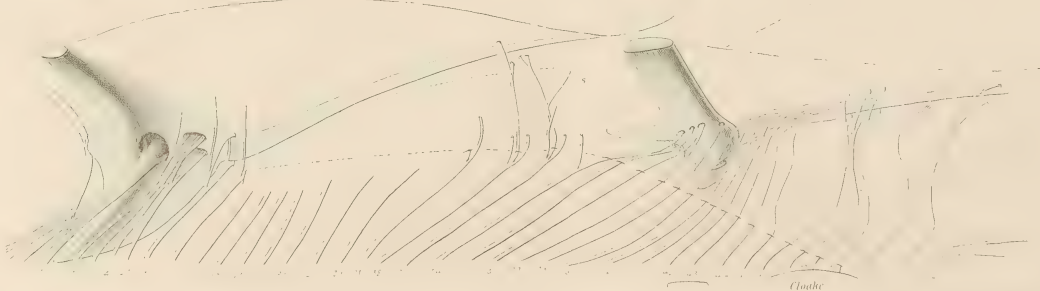
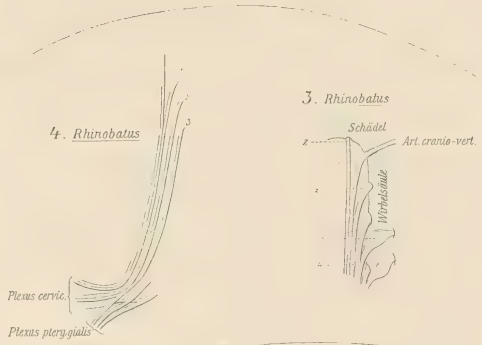
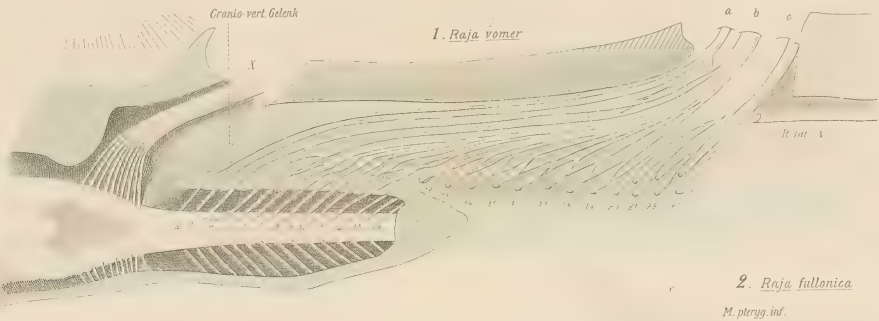
Schultergürtel



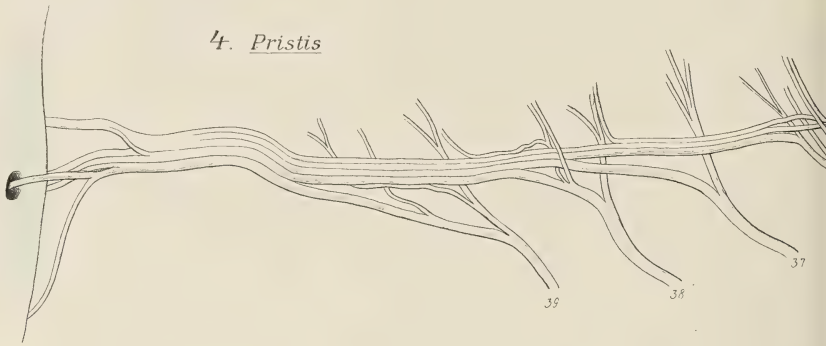
Kiehmuskel



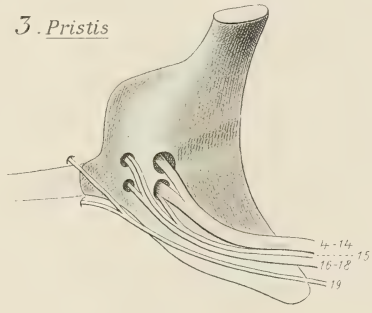




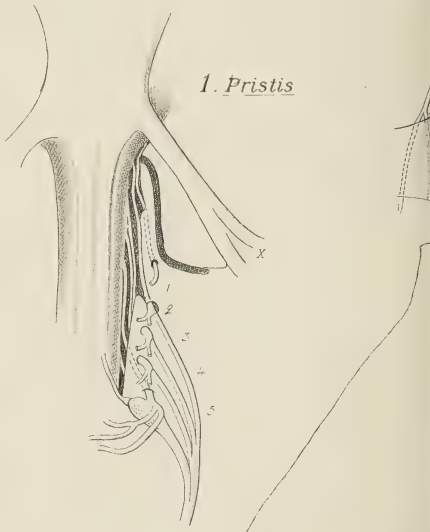
4. Pristis



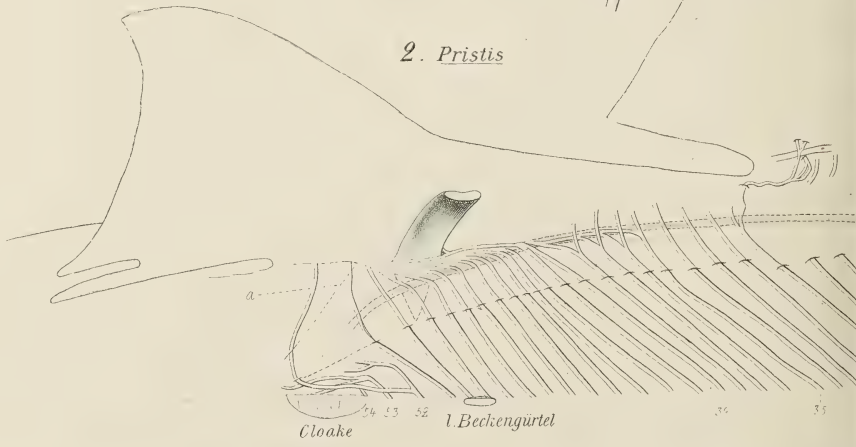
3. Pristis

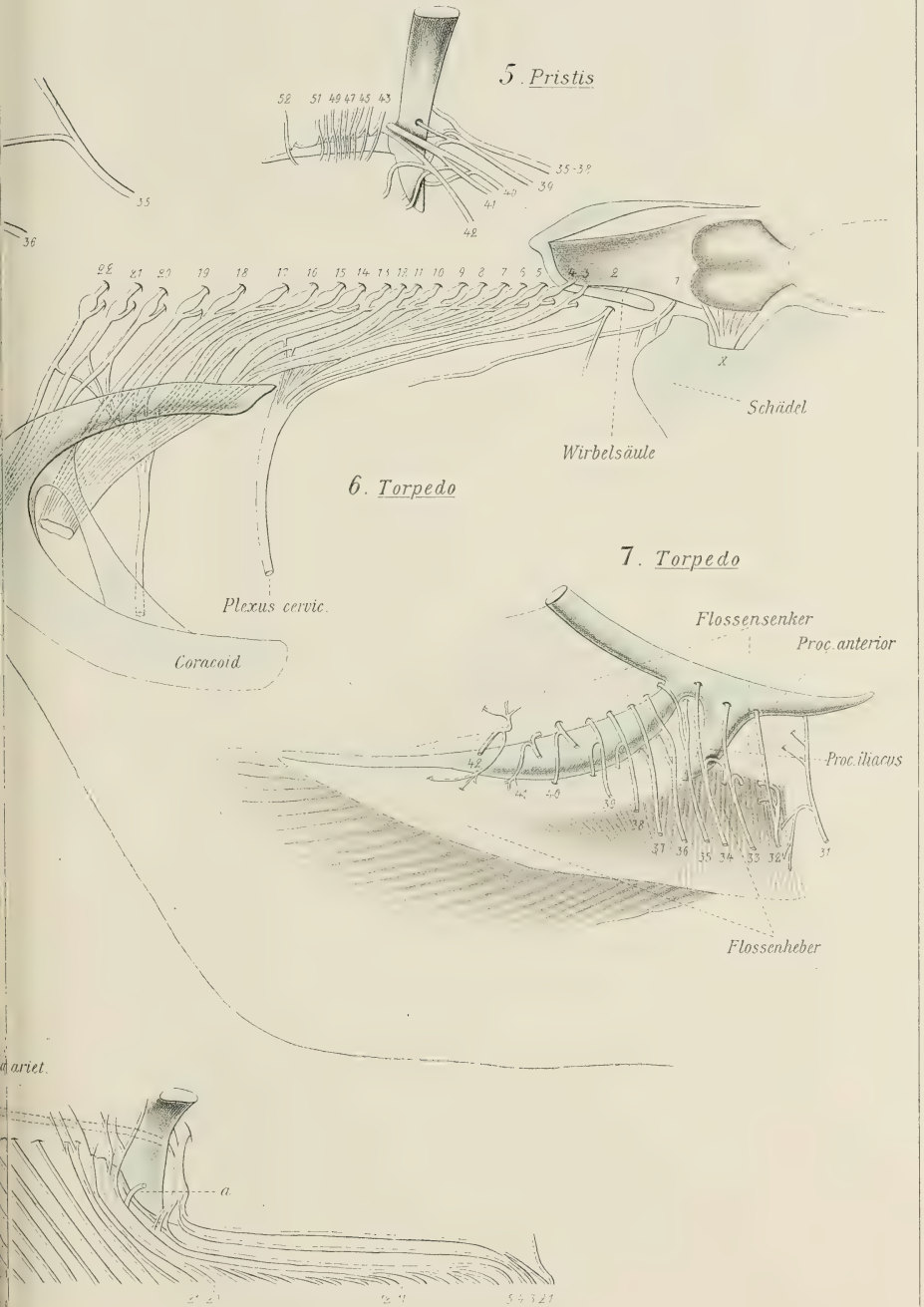


1. Pristis



2. Pristis

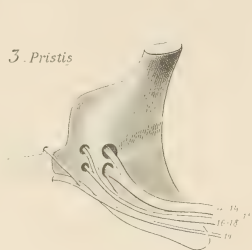




4. *Pristis*



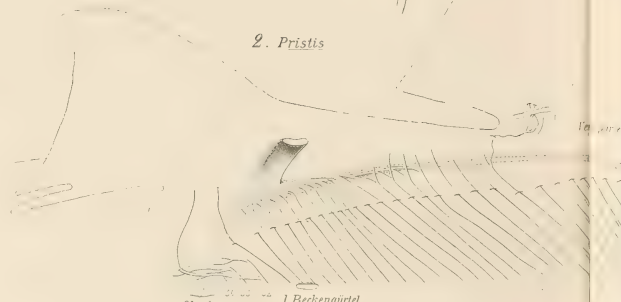
3. *Pristis*



1. *Pristis*



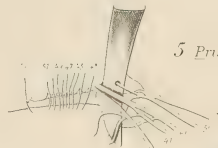
2. *Pristis*



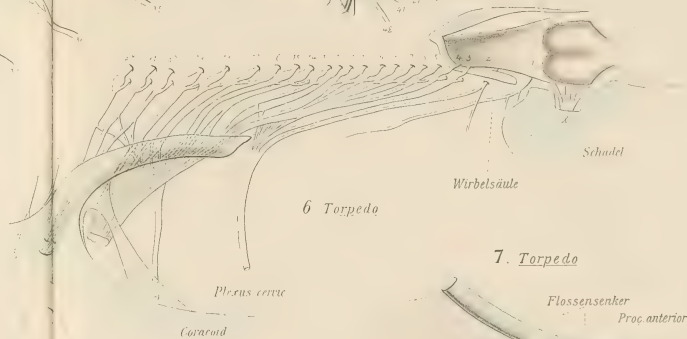
Cloake

1. Beckengürtel

5. *Pristis*



6. *Torpedo*



Schädel

Wirbelsäule

Plexus corac

Clavicula

7. *Torpedo*



Flossensenk

Proc. anterior

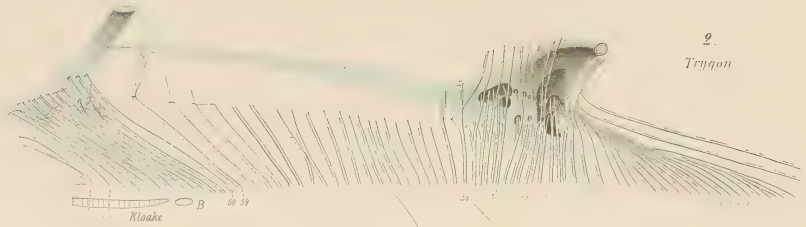
Proc. iliacus

Flossenheber

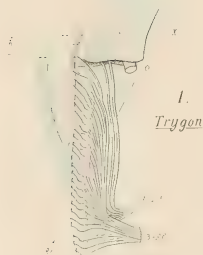


a
b
3

25
26



2.
Trygon



1.
Trygon

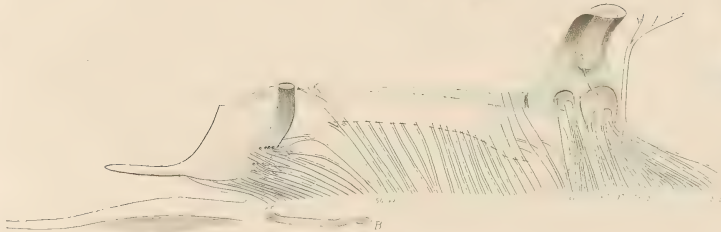


4.
Myliobatis

3.
Trygon



5.
Myliobatis



6. *Myliobatis*



Erklärung der Tafel XVII.

Tafel XVII.

Tabelle der Spinalnerven des Kopfes (spino-occipitale Nerven), des Rumpfes und des vordersten Teiles des Schwanzes (soweit die Nerven der letzteren Region Aeste zur Flosse abgeben) bei den untersuchten Fischen (vergl. Text S. 375—377).

Die an den Seiten und im Inneren der Tafel angebrachten 4 Maßstäbe bezeichnen mit den entsprechenden Buchstaben und Ziffern die vermerkten Spinalnerven.

Die Grenzen zwischen Kopf, Rumpf und Schwanz sind durch wagerechte, gestrichelte Linien wiedergegeben.

O bezeichnet solche Nerven, welche keine motorischen Aeste zu den Extremitäten entsenden.

• bezeichnet einen Ramus pterygialis. Im allgemeinen besitzt jeder metamere Nerv deren zwei, welche nebeneinander notiert sind. Der Punkt auf der linken Seite bezeichnet den Ramus pteryg. superior, der Punkt auf der rechten Seite den Ramus pteryg. inferior. Die verschiedene Größe der Punkte deutet die verschiedene relative Dicke der Nervenäste an. Die von einer weißen wagerechten Linie unterbrochenen Punkte bei Chimaera geben an, daß die betr. Nerven in eigenartiger Weise in zwei hintereinander liegende Komponenten zerlegt sind (Taf. X, Fig. 4).

× bezeichnet die diazonalen Rami pterygiales. Jede Klammer umgiebt die, entweder einzeln oder zu mehreren, durch einen Knorpelkanal verlaufenden Nervenäste.

× ohne Klammer bezeichnet solche Nervenäste, welche in einer offenen Rinne des Extremitätengürtels liegen.

Auch bei den liegenden Kreuzen deutet die verschiedene Größe die verschiedene relative Dicke der Nervenäste an.

Roter Ueberdruck bezeichnet das Innervationsgebiet der vorderen Extremität.

Blauer Ueberdruck bezeichnet das Innervationsgebiet der hinteren Extremität.

Ceratodus Chimä Rhinobatus Pristis Raja clavata Raja vomer Myliobatis Trygon

