

Untersuchungen über die paarige Afterflosse der Schleierschwänze.

Von

Otto Storch.

(Mit 1 Tafel.)

Einleitung.

Kiemebogen- und Seitenfaltentheorie.

Das Problem von der Entstehung der paarigen Flossen, in dessen Bereich die nachfolgende Arbeit fällt, hat schon eine Geschichte von vier Dezennien hinter sich. KARL GEGENBAUR hatte in seinen „Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere“ (I. Heft 1864, II. 1865, III. 1872) den Nachweis von der Homologie der paarigen Gliedmaßen der Wirbeltiere erbracht, in vielen anderen Abhandlungen, deren wichtigste aus den Jahren 1870, 1873, 1874, 1876 und 1879 stammen, das paarige Flossensystem der Fische unter einem einheitlichen phylogenetischen Gesichtspunkte zu betrachten versucht und seine Ergebnisse in der Archipterygiumtheorie zusammengefaßt. Hiermit war der Weg zur entwicklungsgeschichtlichen Auffassung eines spezifischen Organsystems der Wirbeltiere eingeschlagen und es oblag nur noch der Forschung, an das Problem der stammesgeschichtlichen Entstehung dieses Organsystems heranzutreten. GEGENBAUR unternahm den Versuch, durch Aufstellung seiner „Kiemebogentheorie“ dieses Problem seiner Lösung entgegenzuführen.

Es kann nicht meine Absicht sein, die lange und komplizierte Geschichte dieser Theorie, die ihren Ursprung allein in vergleichend-osteologischen Studien gefunden hat und durch nachfolgende embryologische Untersuchungen sowie durch genaue Feststellung der Muskularisierung und Innervierung der Flossen bald hart bedrängt und zu einer Verteidigungsstellung gezwungen wurde, des Näheren darzulegen. Nur bemerken will ich, daß diese Theorie keinesfalls

schon in die Historie gehört, sondern in der GEGENBAURschen Schule, zu der DAVIDOFF, FÜRBRINGER, JAEKEL, SEMON, BRAUS u. a. zu rechnen sind, beharrliche Anhänger gefunden hat und daß es daher notwendig ist, bei Behandlung dieser Fragen diese Theorie zu berücksichtigen und zu ihr Stellung zu nehmen.

Schon im Jahre 1876 wurde von dem Embryologen BALFOUR¹⁾ der Gedanke ausgesprochen, daß „die paarigen Gliedmaßen Reste von kontinuierlichen Seitenflossen seien“. Der Amerikaner JAMES K. THACHER kam durch das Studium des Skelettes der paarigen und unpaarigen Fischflossen auf selbständigem Wege zu einer ähnlichen Anschauung (1877), und ST. GEORGE MIVART (1879), der den BALFOURschen Gedanken aufgegriffen hatte, wies fast auf dieselben osteologischen Tatsachen wie THACHER zur Unterstützung dieser Hypothese hin, ohne daß er dessen Arbeit kannte. So können BALFOUR, THACHER und MIVART als die Begründer einer gegnerischen Theorie gelten, die allgemein unter dem Namen „Seitenfaltentheorie“ geht und im Kampfe der Meinungen allmählich als die siegreiche, weil allein den tatsächlichen Verhältnissen entsprechende, hervorzugehen scheint. Heute steht die Mehrzahl der Forscher auf dem Standpunkt der BALFOUR-THACHER-MIVARTschen Theorie.

Ich will mich hier beschränken, auf die kardinalen Unterscheidungsmerkmale der beiden gegnerischen Erklärungsarten von der Entstehung der Flossen hinzuweisen, ohne mich in eine detaillierte Behandlung des allmählichen Ausbaues derselben einzulassen. GEGENBAUR sieht in den paarigen Flossen Organe, die aus den Kiemenbögen durch Funktionswechsel sich zu Bewegungsapparaten umgewandelt haben und durch hypothetische Wanderung an ihre definitive Stelle gelangt sind. Dabei werden die Kiemenbögen mit dem Gürtelsystem, die Kiemenradialien mit der eigentlichen Flosse homologisiert. Es erhellt daraus, daß auf dem Boden dieser Theorie die paarigen Flossen in einen schroffen und fundamentalen Gegensatz zu dem unpaaren Flossensystem gesetzt werden müssen, und diese Anschauung kommt auch in dem Versuche GEGENBAURs und DAVIDOFFs (1879), das Skelett der unpaaren Flossen als Abgliederungen des Achsenskeletts anzusehen, sowie in der Nomenklatur (Pinnac für die unpaaren, Pterygia für die paarigen Flossen, BRAUS 1904) zum Ausdruck.

¹⁾ In einer kleinen Abhandlung, die im Journ. of Anatomy and Phys. Bd. XI, 1876, erschienen ist. (Nach RABL, 1901, zitiert.)

Im Gegensatz dazu betrachtet die Seitenfaltentheorie, die ein medianes auf dem Rücken und ventralwärts bis zum After, von hier bis in die Kopfgegend aber paarig verlaufendes kontinuierliches Hautfaltensystem annimmt, welches im Laufe der Phylogenie an den bestimmten Stellen die mit skeletaler Stütze versehenen Flossen zur Differenzierung gebracht hat und sonst rückgebildet wurde, beide Flossensysteme, das paarige und das unpaare, als morphologisch gleichwertige, serial homologe (homodyname) Gebilde. Diese Auffassung wird unterstützt durch die schon lange bekannte auffällige Ähnlichkeit im Baue der paarigen und unpaaren Flossen, die erst später durch eingehende Untersuchungen über die Entwicklung derselben ihre wissenschaftliche Erklärung fand. Diese Untersuchungen haben eine oft bis ins feinste Detail gehende Übereinstimmung in der Entwicklung beider Systeme dargetan. Sie haben zu dem Ergebnis geführt, daß wir es hier überall, im Gegensatze zur GEGENBAURschen Anschauung, mit metameren Gebilden zu tun haben; diese Metamerie dokumentiert sich in der Muskulatur, die, wie DOHRN (1884) als erster beobachtete und MAYER (1886) mit besonderem Augenmerk für die unpaaren Flossen bestätigte, von mehreren Myotomen in Form von Muskelknospen abgegeben wird; dann im Flossenskelette, das in Form von Knorpelstäben in Lagebeziehung zu den metameren Muskeln entsteht; und schließlich in den Nerven, die sich als den verwendeten Myotomen zugehörige Spinalnerven herausstellen.

Es ist keineswegs angängig, Organe, die eine so gleichartige ontogenetische Entstehung zeigen und sich in ganz identischer Weise mit ihren Baumaterialien versorgen, fundamental zu trennen und in der Brust- und Bauchflosse, die nach der GEGENBAURschen Theorie das Homologon eines Kiemenbogens, also der Bildung eines Segmentes, entsprechen, der Theorie zuliebe, ohne die Tatsachen zu würdigen, ametamere Organe zu erblicken. Gerade die verschiedene Auffassung in diesen zwei Punkten, daß nämlich auf der einen Seite die Homologie und die Metamerie aller Flossen behauptet wird, auf der andern Seite dagegen eine unüberbrückbare Kluft zwischen beiden Flossentypen geöffnet und die Metamerie der paarigen Flossen durchaus bestritten wird, bringt den wesentlichen Unterschied der beiden Theorien zum Ausdruck und zeigt ihre Unvereinbarkeit auf. Werden diese zwei hauptsächlichen Streitpunkte nach der einen Richtung hin erwiesen, so fällt damit die andere Auffassung und der große Kampf, der nun durch bald ein halbes Jahrhundert viele Forscher in heißem Atem erhalten hat, ist zur

Beendigung gelangt. Nun ist es nicht zu leugnen, daß gerade in dieser Beziehung die Seitenfaltentheorie schon die Bestätigung durch unumstößliche Tatsachen beigebracht hat, während die GEGENBAURsche Anschauung von allem Anfange mit der Embryologie und den Tatsachen, die über die Innervierung der Flossen bekannt wurden, hart zu kämpfen hatte und manchmal zu den absonderlichsten Interpretationen dieser Befunde sich gezwungen sah. Als ein Beispiel davon will ich nur den Versuch GEGENBAURS anführen, in den abortiven Muskelknospen, die von DOHRN (1884) entdeckt wurden, das sind solche, die von Myotomen herrühren, welche für die Flossenmuskularisierung nicht in Anspruch genommen werden, einen Hinweis auf die einstmalige Wanderung der Kiemenbogen resp. ihrer Modifikationen zu erblicken.

Zu diesen wesentlichen Differenzen tritt noch als dritter und gleich wichtiger Punkt die verschiedene Auffassung hinzu, die in beiden Lagern über das Problem der Gliedmaßengürtel herrscht. Die Viszeralbogentheorie sieht in dem Schulter- und Beckengürtel das Homologon der Kiemenbogen, also ein altes Gebilde der Wirbeltiere, das nur durch Funktionswechsel eine andere Aufgabe übernommen hat, nämlich der freien Flosse den fixen Punkt abzugeben. In diametralem Gegensatze dazu erkennt die Seitenfaltentheorie in diesem Organe eine proximale Neudifferenzierung der freien Flosse, die selber als eine Neuerwerbung angesehen wird. THACHER hat schon in seiner ersten Arbeit, die sich mit dem Problem der Flossenentstehung befaßt (1877), den Gedanken ausgesprochen, daß die Gürtel durch Einwachsen der vorderen Basalia zustande gekommen seien, und diese Auffassung ist bis jetzt von den Seitenfaltentheoretikern allgemein angenommen worden. Wir werden noch Gelegenheit haben, gerade auf dieses Problem in den speziellen Ausführungen näher einzugehen, und wollen es darum hier bei der bloßen Konstatierung der verschiedenen Annahmen bewenden lassen.

Um meinen gegensätzlichen Standpunkt der Kiemenbogentheorie gegenüber noch genauer zu rechtfertigen, möchte ich noch eine kurze Aufzählung der Einwände anführen, die von verschiedenen Seiten geltend gemacht wurden: 1. Ist die von dieser Theorie angenommene Wanderung des Kiemenbogenkomplexes nach rückwärts weder durch embryologische noch durch anatomische Befunde unterstützt worden. Wanderungen kommen allerdings vor, insbesondere bei Teleostiern, aber sie sind sekundärer Natur, betreffen wohl vor allem die Bauchflosse, schlagen aber gewöhnlich den umgekehrten

Weg ein und lassen sich ontogenetisch nachweisen. Die zur Begründung einer ursprünglichen Wanderung aus der Kiemenregion nach rückwärts angeführten Tatsachen, die abortiven Muskelknospen und die Bildung eines Nervenplexus vor der Flosse, müssen in anderer Weise ausgelegt werden. 2. Erfolgt die ontogenetische Anlage der Flossen in Form von horizontalen Platten und nicht, wie es beim Kiemenbogen Tatsache und beim Archipterygium Postulat wäre, in Form von vertikalen Platten. 3. Liegen die knorpeligen Kiemenbogen in der Darmwandung und lassen das Coelom, das Subintestinalgefäß, die Muskulatur und die Nerven außerhalb vorbeipassieren, ein Verhalten, das man mit Recht auch von den in Gliedmaßengürtel umgewandelten Kiemenbogen erwarten sollte. Doch gehören die Gliedmaßengürtel der äußeren Körperwand an und zeigen gerade das umgekehrte Lageverhältnis zu den genannten Organen. 4. Kann die GEGENBAURsche Theorie die in den speziellen Fällen in bezug auf die Zahl wohl variierende, aber stets vorhandene Teilnahme mehrerer Körpersegmente an der Bildung der paarigen Flossen nicht erklären. 5. Wird die Muskularisierung von den Myotomen aus besorgt und nicht von der Seitenplatte, wie es beim Kiemenbogenapparat vor allem geschieht. 6. Kommt die Innervierung der Flossenmuskulatur durch diejenigen Spinalnerven zustande, welche zu den für die Muskularisierung verwendeten Myotomen gehören, nicht aber durch branchiale Nerven, wie man es erwarten müßte, wenn die Flossen modifizierte Viszeralbogen wären. Die Punkte 3—6 lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß wir in den Flossen durchaus episomatische Bildungen vor uns haben, während die Kiemenbogen hyposomatische Derivate vorstellen. Und zum Schlusse, wie ich nochmals betonen will, gibt diese Theorie keine Erklärung für die auffällige Ähnlichkeit, die man sowohl in der Ontogenie als auch im definitiven Bau zwischen den paarigen und unpaaren Flossen feststellen kann, ja sie ist sogar gezwungen, diese offensichtliche Tatsache direkt zu bestreiten.

Es ist eine seltsame Erscheinung, daß die GEGENBAURsche Theorie, die in so vielen Punkten eine mangelhafte Erklärung für unser Problem gibt, wie ich eben zu zeigen Gelegenheit hatte, sich so lange behaupten konnte, zumal wenn man bedenkt, daß alle Tatsachen, die man gegen sie ins Feld bringen kann, schon seit langem bekannt sind. Es ist dies unter anderem vielleicht auch daraus zu erklären, daß die Kiemenbogentheorie in allen ihren Details, vor allem in den phylogenetischen Belangen von GEGENBAUR und seinen Schülern mit großem Aufwande von Scharfsinn

zu einem imponierenden, wenn auch noch so hypothetischen Gebäude ausgestaltet worden ist. Im Gegensatz dazu war es wohl für die gegnerische Anschauung, die ihren Ideenkomplex unter dem Namen „Seitenfaltentheorie“ zusammenfaßt, von nicht geringem Nachteil, daß sie gerade in dem Punkte, dem sie ihre Bezeichnung verdankt, vage und durch die Tatsachen nicht unterstützte Vorstellungen aussprach. Denn zu einer präzisierten Vorstellung über den phylogenetischen Ursprung der paarigen Extremitäten ist man auf dem Boden der BALFOUR-THACHER-MIVARTSchen Theorie noch nicht gekommen. Die Befunde an Torpedoembryonen, die BALFOUR im Jahre 1874 machte und deren kontinuierliche Seitenfalten er als ein stammesgeschichtliches Vorstadium der paarigen Flossen in Anspruch nehmen zu können glaubte und für den Ausbau seiner Theorie benützte, haben sich als spezielle sekundäre Anpassungen herausgestellt. Nach den bisherigen Ergebnissen kann man heute vom Standpunkte der Seitenfaltentheorie nichts anderes aussagen, als daß „jedem Stammsegment die Fähigkeit zugesprochen werden kann, muskulöse, nervöse und skeletale ‚Gliedermaßelemente‘ von paarigem Charakter zu produzieren“ (GOODRICH, 1906). Das Problem vom phylogenetischen Ursprung der paarigen Flossen und damit auch das der Wirbeltierextremitäten überhaupt ist nach der BALFOUR-THACHERSchen Theorie bis heute offen geblieben.

Ich glaube, daß gerade diese Spezialuntersuchung, die sich mit dem seltsamen und in der ganzen Reihe der Fische einzig dastehenden Vorkommnisse einer paarigen After- und ventralen Schwanzflosse beschäftigt, wie sie sich bei Schleierschwänzen vorfinden, wenn auch nicht zur Lösung, so doch zur Aufweisung eines neuen und vielleicht erfolgreicherer Weges behufs Lösung dieses Problems führen kann. Es wurde folgende Fragestellung gewählt: Zeigt die Afterflosse, die in ungespaltener Form nur eine linke und rechte, seitliche Muskulatur besitzt, wenn sie gespalten auftritt, auch eine innere Muskulatur, die doch an und für sich nicht erwartet werden kann? Wenn dies der Fall ist, wäre die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß auch die Bauchflosse, die ja neben der dorsalen noch eine ventrale Muskulatur besitzt, durch Spaltung eines medianen präanalen Flossensaums oder wahrscheinlicher noch durch Spaltung von Differenzierungen desselben zustande gekommen sei.

Die Verhältnisse der paarigen Afterflosse der Schleierschwänze von diesem Gesichtspunkte aus zu untersuchen, war die mir von Herrn Professor HATSCHKE gestellte Aufgabe. Ich habe nun nicht

nur die vermutete innere Muskulatur, die ja schon an und für sich die oben dargetane Anschauung zu einer wissenschaftlich möglichen machen würde, nachweisen können, sondern auch, wie ich glaube, einen anderen überraschenden und in theoretischer Hinsicht für diese Auffassung schwer ins Gewicht fallenden Erfolg zu verzeichnen. Ich glaube nämlich eine Art ganz primitiver ursprünglichster Beckenbildung am Vorderende der gespaltenen Afterflosse konstatieren zu können.

Nachdem ich also im Vorausgehenden den Platz, den meine Untersuchungen gegenüber dem Problem von der phylogenetischen Entstehung der paarigen Flossen einnehmen, präzisiert habe, will ich nun zur Darstellung der tatsächlichen Befunde übergehen.

Literatur.

Die abnormen Flossenverhältnisse an Goldfischarten wurden schon von dem Japaner S. WATASE im Jahre 1887 in seiner Arbeit „On the Caudal and Anal fins of Gold-fishes“ einer Untersuchung unterzogen. WATASE gibt hier zuvörderst eine Beschreibung der verschiedenen Abarten des Goldfisches. Die Japaner, aus deren Heimat ja diese domestizierte Fischart nach Europa importiert wurde, unterscheiden drei Varietäten: die japanische, die koreanische und die loo-chooanische Zucht. Doch bezeichnen diese Attribute keineswegs ihre Abstammung. Die japanische Zucht, „Wakin“ genannt, ist der gewöhnliche Goldfisch mit schlankem Körper und den Gattungseigenschaften der Karausche. Die koreanische Zucht, „Maruko“ oder „Ranchin“ genannt, ist durch einen außerordentlich gedrungenen Körper charakterisiert, der oft schon der Kugelgestalt nahe kommt. Der Kopf ist durch wild aussehende Hautwucherungen verunstaltet, die oft eine beträchtliche Größe annehmen. Bei uns geht diese Varietät unter dem Namen „Teleskopfisch“. Die loo-chooanische Zucht oder „Rinkin“ hat einen kurzen Körper mit rundem Abdomen; sie vor allem bildet die wunderbaren langwallenden Schwanzflossen aus, die ihr die Bezeichnung „Schleierschwanz“ eingetragen haben. Goldfischzüchter können nach Belieben aus dem Goldfisch den Teleskopfisch oder den Schleierschwanz züchten. Bei allen diesen Varietäten ist insbesondere die Schwanzflosse großen Veränderlichkeiten unterworfen. Diese ist entweder vertikal und normal entwickelt oder ventralwärts geteilt und dann dreilappig, oder bis zum Urostyl gespalten und vierlappig. Auch die Afterflosse zeigt bemerkenswerte Variationen. Sie ist normal und median oder vollkommen paarig ausgebildet oder sie zeigt Übergangsstadien, insofern als sie vorne oder hinten unpaar bleibt. Ich will gleich an dieser Stelle die

Bemerkung einschalten, daß ich einen Schleierschwanz mit vorne unpaarer Afterflosse unter meinem Material nicht vorgefunden habe und deshalb dieses Stadium nicht untersuchen konnte, obwohl gerade dieses in mancher Beziehung sich als sehr interessant hätte herausstellen können.

Die Untersuchungen WATASES über die paarigen Afterflossen beschränkten sich auf das Skelett und wurden an Skelettpräparaten gemacht. Er konstatierte nur das Vorhandensein einer vollständigen Verdoppelung der normalerweise unpaaren Skelettelemente der Flosse. Außerdem machte er die interessante Beobachtung an Toto-Präparaten von Embryonen, daß der Präanalsaum, der bei allen Goldfischarten vorkommt, häufig in paariger Ausbildung anzutreffen ist. Er erstreckt sich vom Anus aus bis in die Gegend, wo später die Bauchflosse zur Bildung gelangt. Sehr häufig vereinigen sich die beiden Falten am Vorderende und setzen sich median bis über die Höhe der Bauchflossen hinaus fort. Eine Kontinuität zwischen diesen Falten und den Bauchflossenanlagen ist nirgends zu bemerken. Leider habe ich, obwohl es meine Absicht war, auch die embryonale Entwicklung der Flossen zu studieren, kein genügendes Material mir verschaffen können und bin nur imstande, diese Beobachtungen WATASES zu bestätigen. Die Bildung von doppelten Falten als Anlagen für die Anal- und Kaudalflosse, die WATASE festgestellt hat, betrachtet er als einen Rückschlag zu einem primitiven Zustand. Er sieht darin eine Tatsache, die zugunsten der Theorie von MIVART, THACHER, DOHRN, BALFOUR und MAYER spricht und gegen die Kiemenbogentheorie GEGENBAURS Zeugnis gibt. Die normalerweise unpaare After- und Schwanzflosse hält er für eine sekundäre Bildung, die durch Verwachsung der Lateralfalten zustande gekommen sein soll. Dieser Anschauung muß ich widersprechen und verweise diesbezüglich auf meine weiteren Ausführungen.

Von C. J. CORI stammt eine kleine Mitteilung „über paarige After- und Schwanzflossen bei Goldfischen“ (1896) her. Er hebt vor allem hervor, daß wir es bei der Flossenverdoppelung der Schleierschwänze keineswegs mit Doppelmißbildungen zu tun haben, wie solche nicht selten bei Forellenzuchten beobachtet werden. Bei Forellennißbildungen ist stets auch die Wirbelsäule verdoppelt, was bei den Goldfischen niemals zutrifft. Auch wurde eine Verdoppelung der Rückenflossen und der Schwanzflosse dorsal vom Urostyl niemals beobachtet. Er konstatierte ebenfalls die Verdoppelung sowohl der äußeren dermalen Strahlen als auch der inneren Flossenträger und bemerkt auch, daß sich bei der verdoppelten

Afterflosse zwischen der Reihe der rechten und linken Flossenträger entsprechende Muskelgruppen, welche als Beuger anzusehen sind, nachweisen lassen. Über die genaueren Details gibt er keinen Aufschluß. In theoretischer Beziehung hebt CORI ausdrücklich hervor, „daß er das Vorkommen von doppelten After- und Schwanzflossen bei Goldfischen nicht als eine Stütze für die Seitenfaltentheorie ansehen will, sondern den Wert darin erblickt, einen theoretisch angenommenen Zustand tatsächlich veranschaulicht zu besitzen“. CORI meint nämlich, daß der theoretischen Verwertung dieser Tatsachen der Umstand hinderlich im Wege stehe, daß es sich hier nicht um einen normalen Zustand, sondern um einen durch Domestikation erzielten handelt.

Gerade hier ist es wohl nicht am Platze, die Domestikation so sehr in den Vordergrund zu rücken und die Möglichkeit außer acht zu lassen, daß durch ihre Einflüsse entweder Rückschläge hervorgerufen werden oder aber potentiell Mögliches in die Erscheinung tritt. Abgesehen davon, daß WATASE in der verdoppelten Analflosse einen Rückschlag erblickt, während ich zu der Ansicht neige, daß wir es hier mit der Verwirklichung eines potentiell Möglichen zu tun haben, stimme ich mit seiner Auffassung über den Wert dieser Flossenabnormalität vollkommen überein. Er sagt (l. c.): „Es erschien mir außerordentlich zweifelhaft, daß solche Aberrationen rein zufällige Produkte einer künstlichen Zuchtwahl wären, die nur von der Phantasie des Züchters bestimmt und vom Standpunkt der vergleichenden Morphologie jedweder Bedeutung bar wären. Die Prüfung der Embryonen hat deutlich bewiesen, daß der paarige Zustand dieser Flossen schon in einer sehr frühen Embryonalperiode antizipiert wird, insofern als sie als zwei longitudinale Falten sich anlegen. Der Gedanke, daß das Gesetz der abgekürzten Vererbung hier tätig gewesen wäre, indem der künstlich erworbene paarige Zustand der Anal- und Kaudalflosse in die Embryonalzeit zurückverlegt worden wäre, scheint unhaltbar zu sein. Im Gegenteil scheint die Erklärung am plausibelsten, daß unter bestimmten Umständen gewisse Fische die After- und Schwanzflosse in paarigem Zustande anlegen und daß Züchter aus dieser Tatsache Vorteil zogen, indem sie die doppelschwänzigen Formen erzeugten.“

HERMANN BRAUS, ein überzeugter Anhänger der Kiemenbogen-
theorie, referiert in seiner zusammenfassenden Arbeit über „Die
Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitäten-
skeletts“ (1904) in Hertwigs „Handbuch der Entwicklungslehre“
(III. 2. 1906) über die beiden oben behandelten Arbeiten und schließt

sich dort der vorsichtigeren Auffassung CORIS an, während er gegen die Beweiskraft jener gedoppelten, normalerweise unpaaren Flossen für die Hypothese von der serialen Homologie der paarigen und unpaaren Extremitäten polemisiert. Ich glaube diese letztere Anschauung, die auch ich vertrete, schon für unsere Zwecke genügend beleuchtet und gestützt zu haben und auch die Auffassung, daß wir in der gedoppelten Anal- und Kaudalflosse keine bloßen Monstrositäten, sondern in theoretischer Hinsicht wichtige und verwertbare Tatsachen erblicken, auf eine genügende Grundlage gestellt zu haben, um darauf weiter bauen zu können, und will nun zur Darstellung meiner eigenen Befunde übergehen.

Eigene Untersuchungen.

Über die unpaare Afterflosse sind in der Literatur nur ungenaue, teilweise unrichtige Angaben vorhanden und speziell über die genaueren Details des Goldfisches sind mir keine Untersuchungen zur Kenntnis gekommen. Nach meinen Ergebnissen, die ich aus Serienschnitten von Zelloidinpräparaten geschöpft habe, besitzt die Afterflosse 7 Flossenträger, die miteinander der ganzen Länge nach durch Bindegewebe in fester Verbindung stehen (Fig. 1, f_1 — f_7). Der erste und zweite Flossenträger (f_1 , f_2) sind im Vergleich zu den andern mächtig entwickelt und von bedeutender Länge. Sie erreichen im Vergleich zum letzten Flossenträger ungefähr die 4fache Länge. Nach hinten zu nehmen die Flossenträger an Stärke und Länge ab und schlagen eine nach innen und gegen den ersten Träger konvergente Richtung ein. Der erste Flossenträger entwickelt distalwärts eine epiphysenartige Verbreiterung und einen kurzen Fortsatz nach vorne. Er ist beiderseits den kaudalen Rand des Schaftes entlang mit einer mächtigen lateralen Verdickungsleiste versehen, so daß er im Querschnitt eine T-förmige Gestalt besitzt (Fig. 2, f_1). Es ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß er durch Konkreszenz zweier oder mehrerer Flossenträger entstanden ist. Dafür möchte ich folgende Gründe anführen. Die Siebenzahl der Flossenträger ist keine konstante. Es kommen nicht gerade selten 8 Träger in der Flosse vor. Nun habe ich in einem Falle einer paarigen Afterflosse korrespondierend mit den 2 ersten Flossenträgern auf der rechten Seite 3 auf der linken vorgefunden. Bei den nachfolgenden korrespondieren dann immer die Flossenträger der rechten Seite mit den um eine Einheit höheren der linken (Fig. 6). Außerdem beobachtet man typisch im ersten Flossenträger zwei Markräume. Vielleicht kommen auch beim zweiten Flossenträger Konkreszenzen in Betracht, da dieser

ja besonders mächtig entwickelt ist. Dafür spricht die Tatsache, daß sowohl am ersten wie am zweiten Träger die sonst regelmäßige Insertion eines Dermalstrahls gestört ist. Der zweite Flossenträger, der mächtigste von allen, ist wie die übrigen mit Ausnahme des ersten an seinem peripheren Ende kaudalwärts umgebogen. Er besitzt eine besonders stark entwickelte Leiste, die jedoch hier wie bei den folgenden Trägern in der Mitte des Schaftes verläuft, so daß der Querschnitt eine kreuzförmige Gestalt erhält. Doch kann diese Leiste eine so starke Ausbildung erfahren, daß der Querschnitt elliptisch wird (Fig. 1, f_3 ; Fig. 2, f_2). Die folgenden 5 Träger sind alle von ähnlichem Aussehen. Sie werden immer breiter und verlieren an Länge. Ihre schräge Lage zum ersten Träger wird immer bedeutender. Sie besitzen eine hohe scharfe Kante, die ihrem Querschnitt eine ausgesprochene Kreuzform verleiht. Alle Flossenträger besitzen einen Markraum.

Auf jedem Träger, ausgenommen den ersten und siebenten, sitzt ein Knorpelkörperchen auf, der sechste trägt deren zwei, der erste und letzte keines. Das Lageverhältnis des Knorpelkörperchens zum zugehörigen Flossenträger ist ein verschiedenes. Beim zweiten und dritten Träger, die im ganzen noch ziemlich parallel mit dem ersten verlaufen, jedoch eine besonders starke Knickung am peripheren Ende in kaudaler Richtung aufweisen, sitzen die Knorpelkörperchen dem umgebogenen Ende auf, beim vierten bis sechsten, bei denen die Knickung infolge der zunehmenden schrägen Lage nicht mehr so ausgesprochen ist, rücken sie kaudalwärts und kommen in die Verlängerung der Träger zu liegen. Beim sechsten liegen dann der Schaft und die 2 Knorpelkörperchen in einer Flucht und die Längsachse steht ungefähr in einem Winkel von 45° zum ersten Flossenträger.

Die Dermalstrahlen sind paarige Gebilde, d. h. sie bestehen aus zwei Teilen, die im allgemeinen einen halbmondförmigen Querschnitt zeigen und durch medianes Bindegewebe zu einem Ganzen verbunden sind. Peripher verzweigen sie sich. An ihrem proximalen Ende, dort, wo sie mit den Knorpelkörperchen bzw. mit den Flossenträgern artikulieren, treten die beiden Teile jedes Dermalstrahls auseinander, so daß sie eine Y-förmige Gestalt an dieser Stelle besitzen. Die ersten 3 Dermalstrahlen (Fig. 1, d_1 — d_3) treten ohne Vermittlung eines Knorpelkörperchens mit dem Flossenträger in Verbindung, u. zw. sitzt der erste und der zweite Strahl dem ersten Träger auf, während der dritte Strahl seine Artikulationsstelle zwischen dem ersten und zweiten Träger, auf beide sich stützend,

findet. Der erste Strahl ist besonders schwach und rudimentär entwickelt und lehnt sich an den zweiten nahe an, der dritte Strahl zeichnet sich durch seine Mächtigkeit vor allen anderen aus. Die übrigen Strahlen umgreifen mit ihrem Y-förmigen Ende ein Knorpelkörperchen. Es inseriert also auf dem zweiten Träger noch ein zweiter, nämlich der vierte Dermalstrahl, auf dem 3. der 5., auf dem 4. der 6., auf dem 5. der 7. Der sechste Träger besitzt zwei Dermalstrahlen, der erste davon umgreift jedoch das zweite, kaudal gelegene Knorpelkörperchen, während der letzte Dermalstrahl sich diesem Knorpelkörperchen nach rückwärts anschließt, so daß das erste Knorpelkörperchen des sechsten Trägers von einem Dermalstrahl frei bleibt (Fig. 1, d_8 , d_9). Diese Verhältnisse waren bis jetzt unbekannt. Zu bemerken ist noch, daß die Dermalstrahlen an ihrem artikulierenden Ende ebenfalls eine Knickung in kaudaler Richtung aufweisen, mit Ausnahme der vordersten, so daß sie, von der Seite gesehen, eine fußförmige Gestalt darbieten. Diese Knickungen der Flossenträger und der Dermalstrahlen tragen wesentlich zur Festigung der einzelnen Skeletteile aneinander bei und bewirken auch, daß das Knochengerüst der Flosse zu einem einheitlichen Ganzen wird. Die Dermalstrahlen reichen mit ihren divergierenden Enden oft über die Enden der Flossenträger hinaus und bieten den Muskeln eine bequeme Ansatzstelle. Der weitere Verlauf der Strahlen erfolgt nicht in der Fortsetzung der Richtung der Flossenträger, sondern sie schließen mit diesen, wenigstens mit den vorderen, einen nach hinten offenen Winkel ein.

Die Ausbildung des Gelenkes findet, wo Knorpelkörperchen vorhanden sind, zwischen diesen und den Trägern statt, welche dann auch mit einem dünnen Knorpelbelag versehen sind. Es läßt sich in diesen Fällen ein deutlicher Gelenksspalt nachweisen. Im übrigen ist eine üppige Entwicklung von Bindegewebe im Bereich der Gelenke zu bemerken. Flossenträger und Knorpelkörperchen, mit Aussparung des Gelenksspaltes, dann auch Träger und Dermalstrahl, sowie Knorpelkörperchen und Dermalstrahl sind durch reichliches Bindegewebe verbunden. Außerdem läßt sich auch eine solche Verbindung zwischen den Knorpelkörperchen, die an dieser Stelle einen dünnen Knochenbelag aufweisen, und den nachfolgenden Flossenträgern konstatieren.

Die Muskulatur ist in Relation mit den Flossenträgern ausgebildet, was sich auch aus ihrer ontogenetischen Entwicklung ergibt. Jedem Träger kommen im typischen Falle drei Paare von Muskelindividuen zu, jederseits drei. In den Nischen, die durch

die Leisten zweier Träger gebildet werden, nimmt der mächtigste Muskel seinen Ursprung, der *M. erector* (Fig. 2, e). Er legt sich über die distale Knickung des vordern Trägers hinüber und findet seinen Ansatz an der Umbiegungsstelle jenes Dermalstrahls, der dem vordern Träger zugehört. Seine Funktion liegt in der Aufrichtung des Strahls. Ein zweiter Muskel findet ebenfalls am Träger seinen Ursprung, u. zw. am lateralen Rande der Leiste, die dort gewöhnlich etwas verbreitert ist. Dieser *M. depressor* (Fig. 1, d) ist von einer beträchtlich geringeren Mächtigkeit und geht an das kaudale Ende des dem vorhergehenden Träger zukommenden Dermalstrahls, was durch die oben beschriebene Knickung der Träger und Strahlen möglich wird. Er drückt den Flossenstrahl nieder. Ein dritter Muskel, *M. inclinator*, entspringt von der Haut oralwärts zum zugehörigen Strahl und ziemlich seitlich von der Flosse. Er nimmt seinen Ansatz etwas distalwärts von der Befestigungsstelle der zuerst beschriebenen Muskel am Dermalstrahl und ist der kleinste von den dreien. Er wurde zuerst von HARRISON (1895) bei Forellen beschrieben, während die andern schon lange bekannt sind. In der Fig. 2 ist er, etwas der Länge nach getroffen, im Querschnitt dargestellt (i). Nur in der Mächtigkeit der Ausbildung verschieden, verhalten sich die zum ersten Träger gehörigen Muskeln. Es sind schwächliche *Mm. inclinatores* für die ersten Strahlen vorhanden, die aber in der Fig. 2 nicht eingezeichnet sind, da sie erst tiefer unten beginnen. Sowohl am ersten wie zwischen dem ersten und zweiten Träger ist der *M. erector* anzutreffen, doch ist besonders der zweite sehr wenig stark ausgebildet. Der *M. depressor*, der sich auch am ersten Träger nachweisen läßt (d_1), ist am zweiten Träger mächtig ausgebildet und geht in eine starke Sehne über (d_2). In der Nische zwischen dem vorletzten und letzten Flossenträger liegt die Ursprungsstelle für einen besonders stark ausgebildeten *M. erector*, der sich an den zwei letzten Strahlen, die dem sechsten Träger aufsitzen, befestigt (Fig. 2, e_7). Auch der *M. inclinator* ist hier vorhanden, während der *M. depressor*, dessen Ansatzstelle der siebente Flossenträger bilden müßte, fehlt. Von diesem siebenten Träger geht nur der *Muscle grêle* Cuviers aus, der jetzt *M. carinalis* genannt wird. Er entspringt an der kaudalen Seite des letzten Trägers, welcher weder Knorpelkörperchen noch Dermalstrahl trägt und immer besonders kurz ist, und zieht nach rückwärts. Im Gegensatz zum Verhalten des *M. carinalis* bei Goldfischen beschreibt HARRISON als seine Ursprungsstelle einen Fortsatz des letzten Flossenträgers. — Bemerken will ich noch, daß ich oft einen Faser-

austausch zwischen dem *M. erector* und dem *M. inclinator* habe konstatieren können.

Ich gehe nun zur Beschreibung der anatomischen Verhältnisse bei einer vollkommen gespaltenen Afterflosse über und hebe hervor, daß sie sich durch das Paarigwerden aller bei der einfachen Flosse unpaaren Elemente und, was besonders merkwürdig ist, durch das Auftreten neuer Elemente auszeichnet, während die schon paarigen Teile ungeändert erhalten bleiben. Paarig werden demnach: die Flossenträger, die Knorpelkörperchen und die Dermalstrahlen. Die Form der Flossenträger und überhaupt die typische Ausbildung des ganzen Skelettes ist die bei der unpaaren Afterflosse beschriebene. Das Skelett der paarigen Afterflosse sieht nicht viel anders aus, als wenn man zwei Skelette von einfachen Afterflossen nebeneinander stellen würde. Nur ist die Nebeneinanderstellung keine parallele, sondern eine nach innen, d. h. gegen das proximale Ende der Flossenträger zu konvergente. Außerdem sitzen die Knorpelkörperchen etwas nach außen den Flossenträgern auf und damit wird auch eine beträchtliche Divergenz der Dermalstrahlen verursacht. Auch in der Muskulatur, wie sie die mediane Flosse zeigt, treten keine wesentlichen Differenzen auf. Diese Verhältnisse werden aus der Fig. 3, welche einen Längsschnitt durch eine vollkommen verdoppelte Afterflosse darstellt, deutlich hervorgehen, nur daß dort, da der Schnitt etwas tief geführt wurde, bloß einige *Mm. inclinatores*, und diese nur auf der rechten Seite getroffen sind. Zahl, Anordnung und Ansatz der Muskeln bleiben gleich. Nur glaube ich eine Massenzunahme der *Mm. inclinatores* feststellen zu können. Sie ist wohl funktionell zu erklären, da diese Muskeln vor allem, wenn auch von den andern unterstützt, die Abduktion der beiden Flossenteile vollführen und als Antagonisten der neu auftretenden inneren Aduktorengruppe wirken.

Als neu auftretende Elemente sind zu konstatieren: vor allem die innere Muskulatur, dann ein Septum, das diese Muskulatur in eine rechte und linke Partie teilt, und endlich, was besonders interessant ist, das Vorhandensein einer medianen bindegewebigen Verbindung zwischen den beiderseitigen ersten zwei Flossenträgern, die man fast mit einer Symphyse vergleichen könnte. Auch an der inneren Muskulatur sehen wir die Beziehung zu den Trägern offensichtlich ausgebildet. Im allgemeinen kommen einem Träger zwei innere Muskeln zu. Ein ziemlich stark entwickelter Muskel, der die Nische zwischen den medialen Leisten zweier Träger zu seiner Ursprungsstelle hat und mit dem *M. erector* korrespondiert; man

könnte ihn als *M. erector medialis* bezeichnen im Gegensatze zum *M. erector lateralis*, der schon bei der unpaaren Flosse entwickelt ist (Fig. 3, e m, e l). Der *M. erector medialis* ist bedeutend schwächer als der *M. erector lateralis*. Auch seine Funktion liegt in der Aufrichtung des Dermalstrahles, wohl aber auch nebenbei in der Adduktion. Außerdem ist ein *M. depressor medialis*, aber nur sehr schwach, entwickelt, der korrespondierend mit dem *M. depressor lateralis*, an der medialen Kante der inneren Leiste entspringt (Fig. 3, d m, d l). Am ersten Flossenträger ist der *M. depressor medialis* niemals entwickelt, infolge des Auftretens des medianen Bindegewebes. Am zweiten Flossenträger tritt er in der stärksten Ausbildung auf, erreicht aber niemals die Mächtigkeit des entsprechenden lateralen Muskels. An den folgenden Trägern ist er gewöhnlich sehr schwach, fast rudimentär, entwickelt und kann auch fehlen.

In hohem Grade interessant ist die mediane bindegewebige Verbindung, die die vorderen Flossenträger eingehen. Vor allem typisch ausgebildet ist sie zwischen den ersten Trägern. Ein straffes Bindegewebe zieht hier von der einen medialen Leiste zur andern. Sehr häufig, wenn auch nicht konstant, wird auch der zweite Flossenträger zu dieser Bildung herangezogen. Auffallend ist diese Verbindung besonders dann, wenn wie in Fig. 3 die medialen Leisten der ersten und zweiten Träger gegen die Mitte zu konvergieren und das Bindegewebe zu einem starken Ligament zusammenfließt (b). Diese Bildung ist, wie ich gleich hier vorausnehmen will, sowohl bei vollkommen wie unvollkommen gespaltenen Flossen stets zu konstatieren. Nur treten hier mannigfaltige Variationen auf. So z. B. fand ich bei einer unvollkommen gespaltenen Flosse, deren Längsschnittsbild in Fig. 5 dargestellt ist, daß die bindegewebige Verbindung nur zwischen den beiderseitigen ersten Flossenträgern ausgebildet ist, doch nicht allein zwischen den Leisten, sondern auch zwischen den gegen die Mitte zu konvergierenden vorderen Kanten (b_1 und b_2).

Einen anderen Fall haben wir in Fig. 6 vor uns. Es ist dies diejenige Flosse, welche, wie schon erwähnt, auf der linken Seite einen Flossenträger mehr besitzt. Hier setzen sich nun die drei Flossenträger der linken Seite (f_1, f_2, f_3) mit den zwei ersten der rechten Seite (f_1, f_2) durch ein Ligament in Verbindung. Doch ist dieses zwischen dem 3. Träger links und dem 2. Träger rechts nicht so stark ausgebildet wie weiter vorne. Es ist noch hinzu-zufügen, daß der *M. erector medialis*, der in der Nische zwischen den Leisten des ersten und zweiten Trägers entspringt, immer rudimentär ist und sogar häufig fehlt (Fig. 3, e m₂). Es ist ver-

ständig, daß an dieser Stelle, die die Aneinanderkettung der beiden Flossenteile besorgt, für den Ursprung eines Muskels nicht der richtige Ort sein kann. Ich habe diese Verhältnisse einer genaueren Darstellung deshalb für wert erachtet, weil sie mir ganz besonders interessant erscheinen und für die späteren theoretischen Erörterungen von Wichtigkeit sein werden.

Sehr häufig stößt man auf eine unvollkommene Spaltung der Afterflosse. Einen Übergang sehen wir in Fig. 5 dargestellt, wo das Skelett eine vollkommene Verdoppelung zeigt, auch die freie Flosse in zwei Teile getrennt erscheint, aber die neu auftretende innere Muskulatur nicht gut entwickelt ist und in einigen Segmenten vollständig fehlt, in anderen nur einseitig auftritt und nur in der vordersten Flossenpartie paarig ausgebildet erscheint. Einen Fall von unvollkommener Verdoppelung, die aber äußerlich nicht zum Vorschein kommt, da die freien Flossenteile auch hier vollkommen getrennt sind, sehen wir in Fig. 4. Auch hier sind die Flossenträger paarig vorhanden, bis auf den letzten, den siebenten (f_7). Es ist dies derjenige Flossenträger, von dem wir gehört haben, daß er kein Knorpelkörperchen und keinen Dermalstrahl trägt, sondern vornehmlich dem *M. carinalis* zum Ursprung dient. Daraus wird es erklärlich, daß die freie Flosse die vollkommen paarige Form zeigen kann. Einen noch geringeren Grad der Trennung konnte ich an einer Flosse konstatieren, deren Längsschnitt durch die Flossenträgerregion in Fig. 6 wiedergegeben ist. Er kam schon in der äußeren Form zum Ausdruck, da die beiden Flossenteile hinten in Zusammenhang standen und eine U-förmige Gestalt besaßen. In diesem Falle ist nicht nur der siebente, sondern auch der sechste Flossenträger, auf dem Dermalstrahlen aufsitzen, in seiner unpaaren Gestalt erhalten (f_6 , f_7), während die oralwärts gelegenen in doppelter Anzahl auftreten. Bei allen unvollkommen entwickelten Flossen finden wir die innere Muskulatur nicht so typisch entwickelt, wie sie oben für die vollständig gespaltene Flosse beschrieben wurde. Man kann oft schwer die Art der einzelnen Muskelindividuen bestimmen und es fällt manchmal das Auftreten einiger nur einseitig entwickelter innerer Muskelbündel auf. Auch das mediane Septum ist hier oft nicht so scharf zu unterscheiden. Doch will ich nochmals besonders hervorheben, daß ich in allen Fällen einer unvollkommenen Spaltung den medianen bindegewebigen Zusammenhang am vorderen Ende der inneren Flosse in schöner Entwicklung angetroffen habe. Die Beschreibung ist schon oben gegeben worden.

WATASE macht die Bemerkung, daß „der Beobachter durch die auffallende Ähnlichkeit überrascht ist, die zwischen den Trägern der paarigen Afterflosse und dem Beckengürtel existiert. Auch die freie Afterflosse selbst stimmt mit der Bauchflosse in ihrer Erscheinung überein und man könnte daran denken, daß ein solcher Fisch ein drittes Paar von Extremitäten besitzt“. Es ist nun von großem Interesse, nachdem wir im Vorausgehenden den genaueren Bau einer paarigen Afterflosse kennen gelernt haben, in einen näheren Vergleich derselben mit der Bauchflosse einzugehen und Homologien, wie sie nach der Seitenfaltentheorie vorhanden sein müssen, aufzufinden. Es stoßen uns bei diesem Vergleiche vor allem zwei Unterschiede zwischen der Bauch- und der paarigen Afterflosse auf ihre differente Lage zur Körperachse und der einheitliche innere Knochen, das Becken, bei der ersteren im Gegensatze zu dem segmentalen Verhalten seines, wie wir wohl sagen dürfen, Homologons, der Flossenträger bei der Afterflosse. Der erste Punkt dieses differenten Verhaltens, nämlich die schräge, ja fast quere Ansatzlinie der Bauchflosse am Rumpfe im Gegensatze zur longitudinalen der Afterflosse, ist phylogenetisch wie ontogenetisch leicht einer Erklärung zuzuführen. In der letzteren Art des Ansatzes ist ein primitiver Charakter gelegen. Wir sehen noch bei den Selachiern eine longitudinale Ansatzlinie auch der freien Bauchflosse am Rumpf, die allmählich, mit dem kaudalen Ende als Fixum und dem oralen Ende als peripheren Punkt, bei Stören und Teleostiern eine Drehung lateralwärts und nach hinten zu¹ ausgeführt hat. Und HARRISON (1895), der als ontogenetische Anlage der Teleostierbauchflosse einen longitudinal verlaufenden Ektodermsaum konstatiert hat, schreibt wörtlich: „Beim Wachstum wird nun das vordere Ende des Lappens lateral rotiert, so daß die Basis des vordersten Strahls viel weiter von der Bauchmittellinie entfernt wird als die der hintersten. Die Linie, die die Basen dieser zwei Strahlen verbindet, d. h. die Befestigungslinie der Flosse am Körper, macht somit einen Winkel von ungefähr 60° mit der Mittellinie des Körpers.“ Die verschiedene Lage am Rumpfe kann somit gegen die Homologisierung nicht sprechen, da wir bei der Afterflosse als Definitivum das primitive embryonale Verhalten der Bauchflosse erkennen, während die endgültige Stellung der letzteren als sekundäre Anpassung erscheint. Auch in der Einheitlichkeit des Beckens ist eine solche sekundäre Anpassung zu erblicken, nur wird der Weg, den die Phylogenie gegangen ist, in der Ontogenie nicht mehr angedeutet. Schon VON RAUTENFELD (1882) und WIEDERSHEIM (1892) haben die An-

sicht ausgesprochen, daß es sich „um einen Fall von Konkreszenz oder sogenannter abgekürzter Ontogenese handelt, indem das Skelett der hinteren Extremitäten nicht mehr in Form von getrennten, sondern bereits miteinander verschmolzenen Radienabschnitten angelegt wird.“ So können wir die am meisten in die Augen fallenden Unterschiede zwischen den beiden in Vergleich gezogenen Flossen dahin präzisieren, daß die Bauchflosse sekundäre Anpassungen zeigt, während die Afterflosse primitiver Natur ist.

Nach diesen Erörterungen ist es wohl klar geworden, daß die dorsale Seite der Bauchflosse mit der lateralen, die ventrale mit der medialen Seite der paarigen Analflosse zu identifizieren ist und deshalb auch ein Vergleich der entsprechenden Muskellagen vorgenommen werden kann. Nun treffen wir an der dorsalen Seite der Bauchflosse zwei Muskelindividuen an, den *M. adductor superficialis*, der zum Teil am oralen Ende des Beckens, zum Teil an der Fascie der Körpermuskulatur seinen Ursprung nimmt, und den *M. adductor profundus*, der ausschließlich am Becken entspringt. HARRISON, der die Entwicklung dieser Muskeln verfolgt hat, ist zu dem Ergebnis gelangt, daß aller Wahrscheinlichkeit nach nur der *M. adductor profundus* sich aus den von den Myotomen abgegebenen Muskelknospen entwickelt, während die andern Muskeln mesenchymatischer Herkunft sind. Auf der vergleichbaren, also lateralen Seite der Afterflosse sind drei Muskeln vorhanden, die *Mm. erector, depressor* und *inclinator*. Von diesen finden, wie wir gehört haben, die *Mm. erector* und *depressor* an den Trägern, der *M. inclinator* an der Haut seinen Ursprung. Nun hat HARRISON mit Sicherheit konstatieren können, daß die Muskelknospen in der Afterflosse nur in die Bildung des *M. erector* eingehen, während die übrigen wieder mesenchymatische Muskeln vorstellen. Ich glaube, die angeführten Tatsachen geben mir die Berechtigung, den *M. adductor profundus* der Bauchflosse und den *M. erector (lateralis)* der paarigen Afterflosse für homologe Bildungen zu betrachten; denn sie zeigen in ihrer Anlage und in bezug auf ihren Ansatz das gleiche Verhalten. Über die Homologisierung der anderen Muskeln kann ich nichts aussagen, da ich die ontogenetische Entwicklung der paarigen Afterflosse nicht verfolgen konnte. Immerhin will ich darauf hinweisen, daß man im *M. adductor superficialis* eine Verschmelzung des *M. depressor* und *inclinator* vermuten könnte, einesteils weil sie alle mesenchymatischer Herkunft sind, dann weil der Ursprung des *M. adductor sup.* ein zweifacher ist, am Becken und an der Fascie der Körpermuskulatur erfolgt, da hier in Folge der Rotation die Fascie

an die Stelle der Haut getreten ist. Doch werden diesbezüglich noch weitere Untersuchungen nötig sein. Über die spezielle Homologisierung der innern Afterflossenmuskulatur mit derjenigen der ventralen Bauchflosse ergaben sich aus meiner Untersuchung keine Anhaltspunkte.

Aus den obigen Darlegungen geht hervor, daß meiner Ansicht nach sich in der paarigen Afterflosse einige primitive Verhältnisse der Bauchflosse gegenüber zeigen. Es ist dies das segmentale Verhalten des inneren Flossenskeletts und die longitudinale Insertion der Flosse am Rumpfe. Es wird wohl auffallen, daß dies zwei Eigenschaften sind, welche die Seitenfaltentheorie von der Urflosse postuliert, so daß wir in der paarigen Afterflosse eine dem Bauplane nach sehr ursprüngliche Flosse erblicken können, welche aber in der histologischen Ausbildung auf eine höhere Stufe gelangt ist. Von diesem Standpunkt aus ist die Bemerkung WATASES, die ich oben zitiert habe, zurückzuweisen, daß eine auffallende Ähnlichkeit zwischen den Trägern der paarigen Afterflosse und dem Beckengürtel besteht, wenn er nämlich dabei an eine konvergente Ausbildung der beiden in Vergleich gezogenen Gebilde gedacht hat wie ich es auffasse. Morphologisch gleichwertige Gebilde sind sie ja sicherlich. Aber die Bauchflosse hat schon einen vielverschlungenen Weg der Anpassung hinter sich, während die paarige Afterflosse den wenig modifizierten Urzustand darstellt.

An dieser Stelle drängt sich die Frage auf, worin der Grund liegen mag, daß die Afterflosse, wenn sie paarig auftritt, ein so primitives Verhalten repräsentieren kann? Dies liegt einmal daran, daß die Afterflosse, so lange sie unpaar war, von modifizierenden Einflüssen ziemlich verschont blieb. Man kann sich wohl vorstellen, daß diese Flosse, die in Lage und Funktion die ganze Fischreihe hindurch fast gleich bleibt, wenigstens den Grundplan der ursprünglichen Form erhalten hat. Dazu kommt noch, daß das innere Skelett in der Medianebene zwischen der Körpermuskulatur stets eingebettet blieb. Bei den von alters her paarigen Flossen ist, in Anpassung an ihre Funktion, als Fallschirm zu wirken, wie es KARL RABL (1901) ausgesprochen hat, bald nach ihrem Entstehen die vertikale Stellung aufgegeben und eine horizontale angenommen worden. Dadurch ist ihr Innenskelett aus der schützenden Einhüllung der Rumpfmuskulatur herausgezogen und so zu verschiedenartigen Anpassungen, vor allem zur Konkreszenz gezwungen worden, um zu einer festen Einheit zu werden. Der zweite Grund ist darin zu suchen, daß diese an sich noch primitive, nur histologisch und ana-

tomisch weitergebildete Afterflossenform nur den ersten Schritt des Paarigwerdens gemacht hat. Sie hat ihre unpaaren Elemente gespalten, hat eine innere Muskulatur ausgebildet, ohne welche die Paarigkeit keine Daseinsberechtigung hätte, sie hat aber bei ihrem kurzen Bestande noch nicht allen Einflüssen der neuen Funktion gehorchen können und darum ihre alte vertikale Lage noch bewahrt. Oder sie hat eine andere Funktion übernommen, für die diese Stellung genügt.

Wenn man diese Auffassung der paarigen Afterflosse gelten läßt, dann bekommt die von mir konstatierte mediane Verbindung am Vorderende des inneren Flossenskeletts eine große theoretische Bedeutung. THACHER hat, wie ich schon eingangs erwähnte, den Gedanken vertreten, daß die Gürtelsysteme ursprünglich durch Einwachsen der vordersten Basalia zustande gekommen seien. Eine andere Hypothese ist wohl kaum möglich, solange man sich zu dem Standpunkte bekennt, daß die paarigen Flossen als Differenzierungen paariger lateraler Hautsäume entstanden seien, und diese Lehre ist auch von den Seitenfaltentheoretikern allgemein vertreten worden. Nun lassen aber meine Befunde bei Schleierschwänzen, bei denen ich in allen Fällen, wo die Afterflosse gespalten war, diese ligamentöse Verbindung vorfand, erkennen, daß es sich in der Beckenbildung um eine korrelative Erscheinung handelt, die mit dem Paarigwerden einer Flosse gesetzt ist. Ich halte es für wahrscheinlich, daß die dynamischen Verhältnisse am Vorderende, wo durch die Bewegung der freien Flosse die beiden Flossenteile auseinander gedrängt werden, eine innige Verkettung erfordern, um dieser Tendenz einen Widerstand entgegensetzen zu können. Solange die basalen Skeletteile noch vertikal stehen und in dieser Lage von der Rumpfmuskulatur zusammengehalten werden, genügt diese ligamentöse Verbindung. Es wäre dies also die primitivste Art eines „Gürtels“. Wir sehen ihn beim Schleierschwanz in der paarigen Afterflosse verwirklicht und können ein gleiches Verhalten für die paarigen Flossen bei den ursprünglichsten Fischen vermuten. Bei den niedrigsten rezenten Fischen, den Haien, ist schon eine Modifikation eingetreten. Die vertikale Stellung ist mit einer mehr oder weniger horizontalen vertauscht worden, dadurch sind die basalen Skeletteile unter das Integument gelangt und nicht mehr von der Rumpfmuskulatur zusammengehalten. Außerdem fand das mediane Gewebe nur mehr an den inneren Spitzen der Basalia eine Ansatzstelle. Das bloße Bindegewebe genügte nicht mehr zur Verkettung der beiden Teile, es verknorpelte. Von da an begann das Becken den

komplizierten Weg der Entwicklung, welchen kennen zu lernen die Wissenschaft so lange sich bemühte.

Der Hauptunterschied zwischen der von BALFOUR, THACHER etc. inaugurierten und der hier vertretenen Anschauung über die Entstehung der paarigen Flossen ist folgender: Sie nahmen einen paarigen lateralen Saum an, der im Laufe der Stammesgeschichte die paarigen Brust- und Bauchflossen zur Entwicklung brachte. Nach unserer Anschauung wäre es ein unpaarer Saum, der diese Differenzierung schon ausführte, der sich am Vorderende, d. i. hinter dem Kopfe und rückwärts, d. i. vor dem After, mit skelettalen Stützen und Muskulatur versah und dazwischen allmählich zugrunde ging, ähnlich wie es RABL (1901) für den paarigen Flossensaum ausgeführt hat. Dann trat, durch irgend einen Anstoß hervorgerufen, eine Spaltung dieser unpaaren Flossen ein.¹⁾ Daß aber eine unpaare Flosse die Potenz besitzt, die innere Umwandlung zu einer paarigen vollziehen zu können, daß sie alle notwendigen Elemente dazu bilden kann, haben wir durch die tatsächlichen Verhältnisse bei der paarigen Afterflosse der Schleierschwänze nachweisen können. Nach dieser Hypothese der „Spaltung“ wäre dann das Entstehen der Gürtelsysteme einfach dadurch zu erklären, daß sie als korrelative Erscheinung, durch die dynamischen Verhältnisse am Vorderende der Flosse hervorgerufen, mit der Spaltung gleichzeitig auftreten, während auf dem Boden der Seitenfaltentheorie s. st. die Lösung dieses Problems stets mit großen Schwierigkeiten verbunden war. Die übrigen Anschauungen der Seitenfaltentheorie, die so sehr den Tatsachen entsprechen und ihr zum Siege über die anderen aufgestellten Hypothesen verholfen haben, werden durch diese Änderung nicht berührt.

Zum Schlusse meiner Arbeit erlaube ich mir, Herrn Professor Dr. HATSCHEK für Überlassung eines Arbeitsplatzes und Anregung des Themas, Herrn Professor Dr. C. J. CORI für die freundliche Überlassung seines Materiales, den Herren Professor Dr. SCHNEIDER und Professor Dr. JOSEPH sowie Herrn Dr. CZWIKLITZER für ihre Unterstützung meinen Dank auszusprechen.

¹⁾ Es ist an die Möglichkeit zu denken, daß die Brustflosse schon ursprünglich, in der Phylogenie als ein paariges Organ aufgetreten ist, während nur die Bauchflosse, stammesgeschichtlich unpaar angelegt, erst im Laufe der Entwicklung paarig wurde. Diese Anschauung würde in gewissen Erscheinungen in der Entwicklung des Amphioxus, die mir Herr Prof. HATSCHEK mitgeteilt hat, eine Stütze finden.

Literaturverzeichnis.

1. BALFOUR, F. M.: A Monograph of the Development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
2. BRAUS, HERMANN: Die Entwicklung der Extremitäten und des Extremitätenskeletts. 1904. In OSK. HERTWIGS „Handbuch der Entwicklungslehre“, III. Bd., 2. Teil, 1906.
3. CORI, C. J.: Über paarige After- und Schwanzflossen bei Goldfischen. Sitzgsber. deutsch. naturw.-med. Ver. f. Böhmen „Lotos“ 1896.
4. v. DAVIDOFF, M.: Beiträge zur vergl. Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische. Morph. Jahrb., Bd. 5, 1879.
5. DOHRN, ANTON: Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. V, 1884.
6. GEGENBAUR, KARL: Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Leipzig, Heft I 1864, II 1865, III 1872.
— Über das Skelett der Gliedmaßen der Wirbelthiere im allgemeinen und der Hintergliedmaßen der Selachier insbesondere. Jen. Zeitschr., Bd. 5, 1870.
— Grundriß der vergl. Anatomie. Leipzig 1874.
— Zur Morphologie der Gliedmaßen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb., Bd. 2, 1876.
— Zur Gliedmaßentheorie. Morph. Jahrb., Bd. 5, 1879.
7. GOODRICH, EDWIN S.: Notes on the Development, Structure, and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. 50, 1906.
8. HARRISON, R. G.: Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwicklgs.-Gesch., Bd. 46, 1895.
9. MAYER, P.: Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitt. zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.
10. MIVART, ST. GEORGE: Notes on the Fins of Elasmobranchs, with Considerations on the Nature and Homologues of Vertebrate Limbs. Transactions Zool. Soc. London, Vol. X, 1878.
11. RABL, CARL: Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschrift f. wiss. Zool., Bd. 70, 1901.

12. v. RAUTENFELD, E.: Morph. Untersuchungen über das Skelett der hinteren Gliedmaßen von Ganoiden und Teleostiern. Inaug.-Diss. Dorpat 1882.
 13. THACHER, JAMES K.: Median and Paired Fins, a Contribution to the History of Vertebrate Limbs. Transact. Connecticut Acad. 1877.
— Ventral Fins of Ganoid. Transact. Connecticut Acad. 1877.
 14. WATASE, S.: On the Caudal and Anal Fins of Gold-Fishes. Journ. College Sc. Tokyo, Japan, Vol. 1, 1887.
 15. WIEDERSHEIM, ROB.: Das Gliedmaßenskelett der Wirbeltiere. Jena 1892.
-

Erklärung der Abbildungen auf der Tafel.

Fig. 1 stellt ein aus vertikalen Längsschnitten durch eine unpaare Afterflosse rekonstruiertes Skelett dar. f_1-f_7 die Flossenträger. k_1-k_6 die Knorpelkörperchen. d_1-d_9 die Dermalstrahlen.

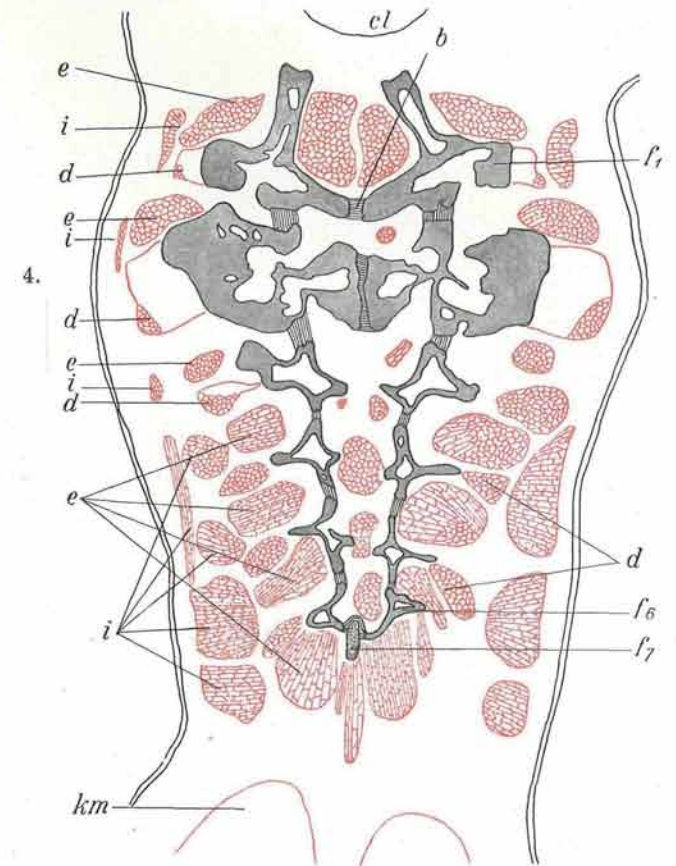
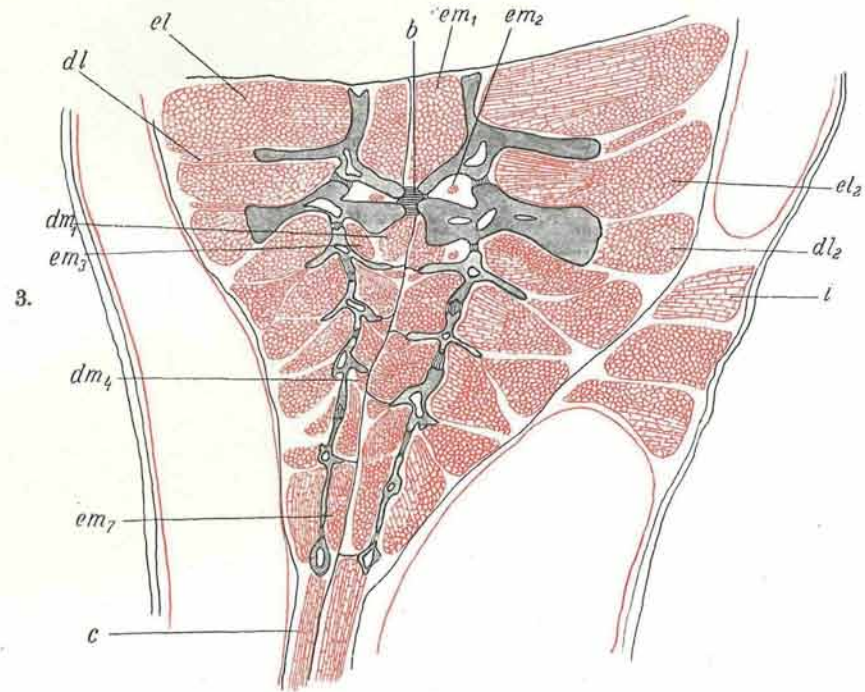
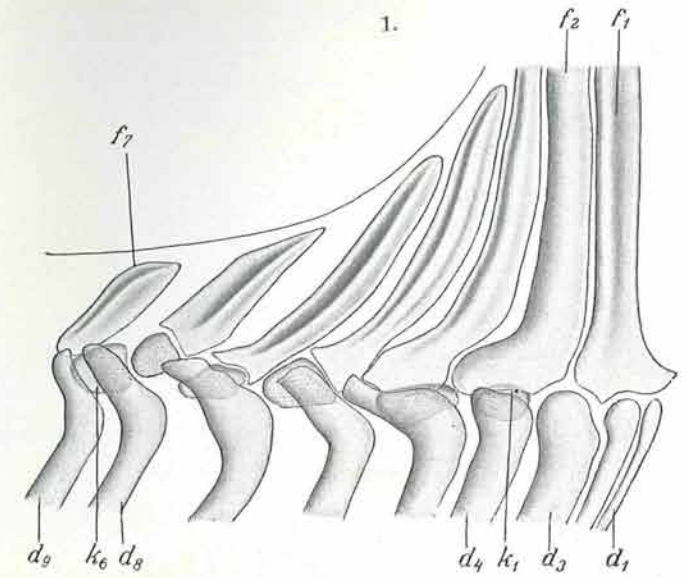
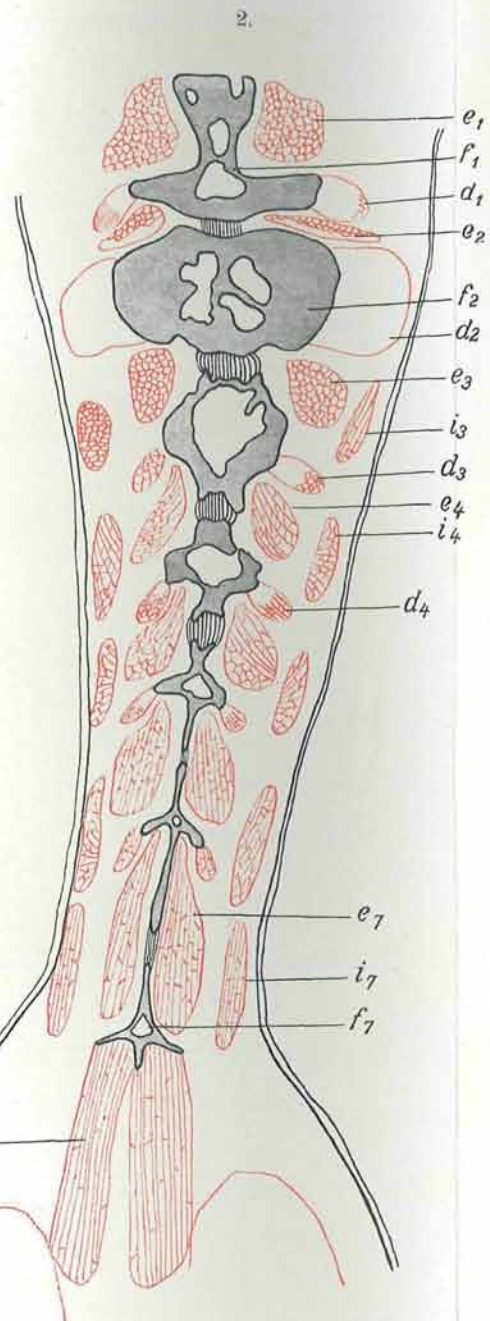
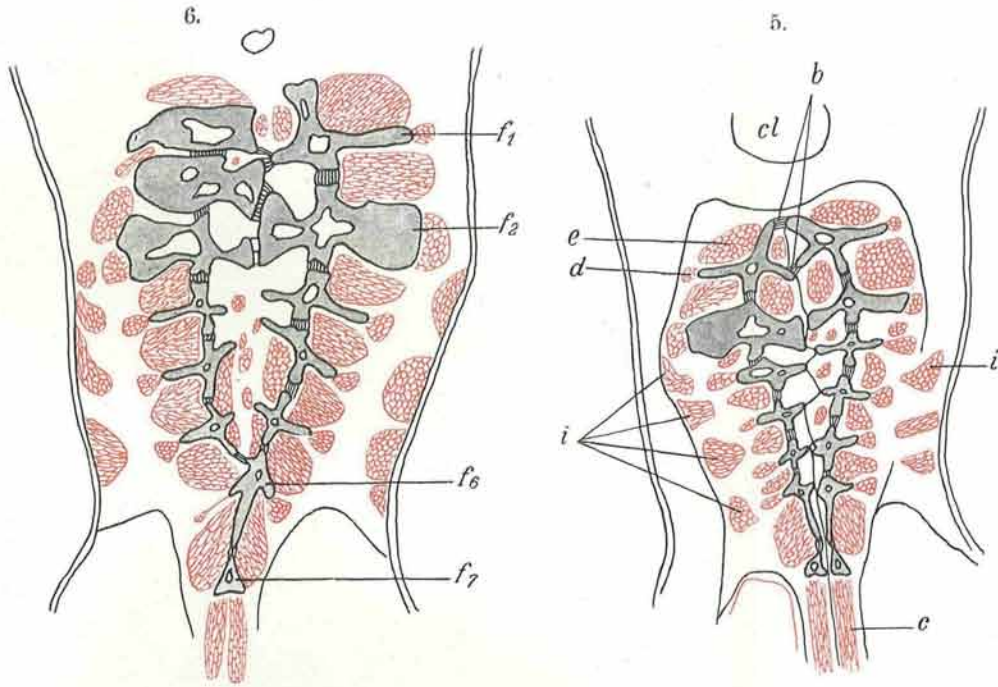
Fig. 2. Ein horizontaler Längsschnitt durch die obere Region der Flossenträger einer unpaaren Afterflosse. f_1-f_7 Flossenträger, e M. erector, d M. depressor, i M. inclinator, c M. carinalis, km die Körpermuskulatur, die noch getroffen wird, da der Schnitt nicht vollständig horizontal, sondern normal auf die Flossenträger geführt wurde.

Fig. 3. Ein gleich geführter Schnitt durch eine vollkommen gespaltene Afterflosse. Alle Flossenträger doppelt. el M. erector lateralis; em M. erector medialis; dl M. depressor lateralis; dm M. depressor medialis; i M. inclinator; es sind nur 3 Mm. inclinatores auf der rechten Seite getroffen, da der Schnitt etwas tiefer geführt ist. c M. carinalis. b medianes Bindegewebe, das die ersten 2 Flossenträger verbindet. Ein Septum trennt die innere Muskulatur.

Fig. 4. Gleich geführter Schnitt durch eine paarige Afterflosse mit unvollkommen entwickelter innerer Muskulatur. Bezeichnung wie oben. Medianes Bindegewebe nur zwischen den 1. Trägern.

Fig. 5. Ein gleich geführter Schnitt durch eine unvollkommen paarige Afterflosse. Alle Flossenträger paarig bis auf den letzten f_7 . Innere Muskulatur rudimentär. Bezeichnung wie in Fig. 2. cl Kloake. Mediane bindegewebige Verbindung beim 1. und 2. Flossenträger.

Fig. 6. Gleich geführter Schnitt durch eine unvollkommen paarige Afterflosse. Alle Flossenträger paarig mit Ausnahme des 6. und 7. (f_6, f_7). Innere Muskulatur unvollkommen entwickelt. Bezeichnung wie oben.



Aut. et Kasper del.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [19](#)

Autor(en)/Author(s): Storch Otto

Artikel/Article: [Untersuchungen über die paarige Afterflosse der Schleierschwänze. 195-218](#)