

Die Entwicklung der Brustflossen und des Schultergürtels bei *Exocoetus volitans*.

Von

K. Derjugin.

(Aus dem Anatomischen Institut in Leipzig [Prof. C. RABL] und dem Zoologischen Institut in St. Petersburg [Prof. W. SCHIMKEWITSCH].)

Mit Tafel XXIII—XXVI.

Einleitung.

Das zur vorliegenden Arbeit dienende Material ist von mir im Sommer des Jahres 1902 in der Zoologischen Station zu Neapel gesammelt worden. Es ist mir eine angenehme Pflicht, der Administration der Station für die Erlaubnis, mich auf der Station arbeiten zu lassen und für die Lieferung des Materials für die Entwicklung der Knochenfische meinen Dank auszusprechen. Die Eier von *Exocoetus* kommen ziemlich selten vor, und ihr Fund ist zufällig. Die Eier sind ziemlich groß (1,8 mm im Durchmesser), und ihre ganze Menge wird an eine Stelle abgelegt. Jedes Ei hat ein Büschelchen seidenartiger weißer Fäden, durch die es mit den andern Eiern verbunden ist. Diese Fäden bilden zusammen ziemlich dicke Schnüre, die die ganze Menge der Eier an die Algen befestigen. Im Stadium von ungefähr 35 Urwirbeln ist die Hülle des Eies so fest an die linke Hälfte des Kopfes befestigt, daß, wenn man die Hülle abheben will, auch ein Teil des Kopfes abgerissen wird.

Im Sommer des Jahres 1902 bekam ich zwei Portionen Laich von *Exocoetus*, die eine vom 8. Juli, die andre vom 12. Juli. Doch die erste Portion erwies sich als mehr, die zweite als weniger weit entwickelt. Übrigens war es wahrscheinlich das Ende der Eiablage, da schon am 6. Juli drei junge *Exocoetus* im Meere gefangen und mir geliefert worden waren.

Vorliegende Arbeit gründet sich hauptsächlich auf die Stadien der zweiten Portion vom 12. Juli. Doch sind auch in diesen Stadien

die Embryonen schon ziemlich gut entwickelt, und der jüngste, welchen ich fand, hatte 23—25 Urwirbel.

Der mir gelieferte Laich wurde in ein Aquarium (12. Juli, 11¹/₂ Uhr morgens) gebracht. Nach 5 Tagen (17. Juli, morgens) fingen die Embryonen an auszuschlüpfen. Das letzte Stadium, schon mit gut entwickelten Flossen, ist am 23. Juli konserviert. Bei den Embryonen mit ungefähr 35 Urwirbeln beginnen die dunkelbraunen Pigmentzellen zu erscheinen, die ein wenig später sich sehr kräftig entwickeln, so daß die Embryonen fast schwarz aussehen. Am siebenten Tage der Entwicklung wurden die Embryonen in einer Nacht sehr blaß. Das entstand dadurch, daß die Fortsätze der Pigmentzellen, die in den vorhergehenden Tagen wie mit einem Netze fast den ganzen Embryo umhüllten, jetzt sehr kurz geworden und die Zellen in einfache Pigmentflecken umgewandelt waren.

Die Embryonen mit 40 Urwirbeln sind 2,8 mm lang. Während der weiteren Entwicklung krümmen sich die Embryonen sehr stark, wobei der Schwanz, sich nach rechts oder links wendend, bis zum Kopf gelangt und sich mit seinem Ende an ihn so fest anlegt, daß es kurz vor dem Ausschlüpfen ziemlich schwer ist, den Schwanz abzutrennen, ohne den Kopf zu beschädigen.

Das letzte Stadium aus dieser Portion wurde von mir am elften Tage der Entwicklung im Aquarium konserviert. Die Embryonen sind schon ganz ausgebildet, haben sich in junge Fischchen verwandelt, sind gerade geworden und haben 6 mm Länge erreicht. Aus dieser Portion habe ich 16 Stadien bekommen. Das Material ist in drei Flüssigkeiten fixiert: Flüssigkeit von GILSON, Flüssigkeit von MINGAZINI und Sublimat — Eisessig.

Im Sommer desselben Jahres erhielt ich in Neapel einige Exemplare von jungen *Exocoetus*, welche schon frei im Meere geschwommen hatten. Außerdem verschaffte mir auf meine Bitte die Station zu Neapel noch einige Exemplare von jungen *Exocoetus*. Auf diese Weise ergab sich für mich eine ganze Reihe von jungen *Exocoetus* von 10 bis 33 mm (Fig. 31) Länge, wodurch es möglich wurde, die Entwicklung des Skelettes der Brustflossen und des Schultergürtels zu untersuchen.

Die Untersuchung über die Entwicklung der Gliedmaßen bei den Fischen haben zurzeit zwei Kategorien von Fragen in den Vordergrund gerückt: die eine von ihnen hängt mit der Entwicklung der Muskeln zusammen, die andre mit der Entwicklung der Skeletelemente.

Natürlich verdienen in beiden Fällen diejenigen Erscheinungen besonderes Interesse, welche auf die metamere Entstehung der Gliedmaßen hinweisen.

Es schien, als ob die Entwicklung der Selachierflossen ein so klares Beispiel von metamerer Entstehung darstelle, welche sowohl in den Muskelknospen, als auch in den Skeletelementen und in den Nerven ausgedrückt ist, daß es keiner weiteren Beweise zu ihrer Begründung bedürfe.

In letzter Zeit ist es gelungen, eine ganz analoge Erscheinung auch bei andern Gruppen von Fischen festzustellen. MOLLIER hat typische Muskelknospen und dementsprechende Skeletelemente und Nerven in den Brustflossen des Störs gefunden. SALENSKY hat ganz Ähnliches beim Sterlet und beim *Ceratodus*¹ nachgewiesen.

Auf diese Weise ist die Frage über die metamere Entstehung der Brustflossen der Ganoiden (und Dipnoer) aufgeklärt, obgleich noch WIEDERSHEIM in seinem bekannten Werke: »Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere« (1892) gesagt hatte, daß bei den Ganoiden und Teleostiern keine Muskelknospen vorhanden seien, und daß sie in dieser Hinsicht ganz gesondert daständen.

Die Frage über die metamere Entstehung der paarigen Flossen der Teleostier ist viel verwickelter. Dies rührt teilweise augenscheinlich davon her, daß die Gruppe der Teleostier, als die jüngere und höher spezialisierte, weiter von dem Urtypus der Entwicklung abgewichen ist; andererseits ist die technische Seite der Arbeit an den Teleostiern an und für sich, in Folge der Beschaffenheit ihres Eies und ihrer Gewebe, äußerst schwierig. In der gegenwärtigen kurzen Abhandlung habe ich nicht die Absicht, die ganze Literatur anzuführen, welche in dem einen oder andern Maße die Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostier berührt; ich möchte nur die grundlegenden Arbeiten erwähnen, auf welche ich mich wiederholt in meinen ferneren Ausführungen berufen werde — es sind namentlich folgende: die von SWIRSKI (1880), WIEDERSHEIM (1892), BOYER (1892), DUCRET (1894), CORNING (1895), HARRISON (1895), GUITEL (1896), SWINERTON (1906) und HALLER (1906).

In allen diesen Arbeiten treten, wie oben erwähnt, hauptsächlich zwei vorherrschende Themen hervor, welche durch die Gliedmaßen-theorie hervorgehoben sind: 1) Die Entwicklung der Flossenmuskulatur und das mit ihrer Ausbildung zusammenhängende Erscheinen

¹ SEMONS Standpunkt ist unten erwähnt.

der ventralen Urwirbelfortsätze, 2) die Entwicklung des Skelettes, wie die der freien Flossen, so auch die der Gliedmaßengürtel. In den Arbeiten von BOYER, CORNING und HARRISON wird nur die erste Frage diskutiert, in denen von SWIRSKI, HALLER und SWINNERTON — nur die zweite, in denen von WIEDERSHEIM, DUCRET und GUITEL — beide Fragen.

Besonders strittig und verwickelt ist die Frage über die Muskelknospen. Ihre mächtige Entwicklung bei den Selachiern, das Vorkommen und die Beteiligung derselben bei der Bildung der Muskeln der paarigen Flossen von *Acipenser* (MOLLIER, SALENSKY) und sogar von *Ceratodus* (SALENSKY, SEMON) läßt schon theoretisch dieselben bei den Teleostiern vermuten.

Und tatsächlich haben auch BOYER, CORNING, DUCRET, HARRISON und GUITEL bei der Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostier die Fortsätze der ventralen Teile der Urwirbel beobachtet, ganz ähnlich den Muskelknospen der Selachier und Ganoiden. Genannte Verfasser gehen in ihrer Meinung, was die Erklärung ihres ferneren Schicksals betrifft, auseinander.

Die Frage hierüber scheint noch enger gefaßt, da selbst HARRISON, welcher den Urwirbelfortsätzen jede Teilnahme an dem Aufbau der Brustflossenmuskulatur der Teleostier abspricht, eine solche an dem Aufbau der Muskeln der Bauchflossen, die seiner Meinung nach einen primitiveren Charakter beibehalten haben (wenigstens hinsichtlich des *M. adductor profundus*), annimmt. Indem wir daher die Frage über die Entwicklung der Bauchflossen beiseite lassen, wo die Teilnahme der Muskelknospen an dem Aufbau der Muskeln nicht solche Meinungsverschiedenheiten hervorruft, wenden wir uns zur Besprechung der Frage über die Brustflossen und ihres Gürtels. Wir wollen freilich auch die zweite Frage — die Entwicklung der Skeletelemente — nicht vergessen. Was die Entwicklung der in die Brustflossen eintretenden Nerven betrifft, so stehen sie gewöhnlich im Einklang mit den Muskelknospen: daher ist in vorliegender Abhandlung ihrer Entwicklung und ihrem Vordringen in die Brustflossen keine besondere Aufmerksamkeit geschenkt. Das Material für *Exocoetus*, dessen paarige Flossen, wie bekannt, in riesige flügelartige Organe mit mächtig entwickelten Muskeln auswachsen, welche ihnen die Fähigkeit, in der Luft über dem Meeresspiegel zu fliegen, geben, schien mir zur Aufklärung einiger Momente der Entwicklung geeignet. Entsprechend Obengesagtem zerfällt meine Arbeit natürlicherweise in zwei Teile. In den jüngeren Stadien ist eine besondere Aufmerksamkeit auf die Erklärung

der wichtigen Frage nach der Entstehung der ventralen Urwirbelfortsätze und deren fernem Schicksal gerichtet. In den älteren Stadien sind hauptsächlich die Fragen in den Vordergrund gerückt, welche mit der Entwicklung der Skeletelemente des vorderen Gliedmaßengürtels und der freien Flosse der Teleostier verbunden sind. Der größte Teil der Arbeit ist in dem Anatomischen Institut der Universität zu Leipzig, im Laboratorium von Prof. C. RABL, ausgeführt. Einzelne Teile der Arbeit sind im Zoologischen Laboratorium der Universität zu St. Petersburg, Laboratorium von Prof. W. SCHIMKEWITSCH, gemacht worden. Ich benutze diese Gelegenheit, meine tiefgefühlte Erkenntlichkeit Herrn Prof. C. RABL auszusprechen für die lebenswürdige Erlaubnis, in seinem Laboratorium arbeiten zu dürfen und für die wertvollen Hinweise, von denen ich wiederholt Gebrauch gemacht habe. Ich sage ferner meinen besten Dank Herrn Prof. W. SCHIMKEWITSCH für seine unaufhörliche Teilnahme an meiner Arbeit, was mir möglich machte, wiederholt im Auslande zu arbeiten.

Historisches.

Bevor ich zu meinen selbständigen Beobachtungen übergehe, halte ich es für nicht unnütz, einen kurzen Überblick über den gegenwärtigen Stand der Frage von den ersten Momenten der Entwicklung der Brustflossen der Fische voranzuschicken.

Die Frage nach der Beteiligung der Somatopleura an dem Aufbau der Brustflossen und der Bildung der Ectodermfalte ruft keinen besonderen Zwiespalt hervor. Es ist schon vollkommen klar erwiesen, daß die Brustflosse der Teleostier als Verdickung der Somatopleura (sog. Pectoralplatte von BOYER) angelegt wird, über welcher ein wenig später zuerst eine Verdickung, später aber eine Falte des Ectoderms entsteht. Fortlaufende Ectodermfalten, welche Brustflosse mit Bauchflosse verbinden, wurden bei den Teleostiern nicht angetroffen. Übrigens ist dank den Beobachtungen von C. RABL festgesetzt worden, daß auch bei den Embryonen der Selachier eine derartige fortlaufende Falte, wie sie früher BALFOUR auf Grund seiner nicht genügend ausführlichen Untersuchung vermutet hatte, nicht existiert.

Die Frage nach dem ferneren Schicksal der Somatopleuraverdickung und inwieweit sie an dem Bau der Brustflossen teilnimmt, ist viel komplizierter. Die Verfasser, welche den Teleostiern die Existenz der Muskelknospen absprechen oder die glauben, daß die bei den Teleostiern angetroffenen Urwirbelfortsätze überhaupt an dem Aufbau der Brustflossenmuskulatur nicht teilnehmen, übertragen die

ganze Rolle an dem Aufbau der Muskeln sowohl als auch an dem der Skeletelemente der Brustflossen jener Somatopleuraverdickung.

Der entgegengesetzte Standpunkt (DUCRET, GUITEL), ohne freilich über genügende faktische Grundlagen zu verfügen, setzt voraus, daß die Muskeln auf Kosten der Elemente der Muskelknospen sich entwickeln, welche den Urwirbeln entspringen, daß aber die Somatopleuraverdickung die Skeletelemente und das Bindegewebe der Brustflossen bildet.

Zahlreiche Arbeiten über die Entwicklung der Selachier und auch die neuesten Arbeiten über die der Ganoiden (MOLLIER, SALENSKY) und der Dipnoer (SALENSKY) bestätigen die Richtigkeit des letzteren Standpunktes für diese drei Gruppen.

SEMONS Arbeit über die Entwicklung der Brustflossen des *Ceratodus* widerspricht prinzipiell, wie mir scheint, den Beobachtungen an demselben Tiere von SALENSKY nicht, da auch nach seinen Untersuchungen die Elemente von mindestens drei Urwirbelfortsätzen (5—7) an dem Aufbau der Brustflossenmuskulatur bei *Ceratodus* teilnehmen.

So erscheint bisher die Frage über die Muskelknospen oder, allgemeiner gesagt, über die ventrolateralen Fortsätze der Urwirbel (Myotomic proliferations von BOYER, Urwirbelknospen von CORNING, Urwirbelfortsatz und Muskelfortsatz von HARRISON, Bourgeons musculaires von GUITEL, Urwirbelfortsatz von MOLLIER, Muskelknospen vieler anderer) nur in bezug auf die Brustflossen der Teleostier überaus strittig; ein Analogieschluß nach dem Verhalten anderer Fische ist nicht überzeugend genug, weil er, in der Morphologie angewandt, nicht selten zu irrigen Schlüssen geführt hat. Bei dieser Frage erlaube ich mir ausführlicher zu verweilen. Die Literatur bis 1892 liefert kein einigermaßen wertvolles Material zur Lösung dieser Frage.

Infolgedessen bespreche ich nicht die Arbeiten von OELLACHER (1878), EMERY (1879—80), A. AGASSIZ (1882), RYDER (1882—86), KINGSLEY und CONN (1883), PRINCE (1886), ZIEGLER (1887), MCINTOSH und PRINCE (1887—88), welche die Frage über die Entwicklung der Gliedmaßen bei den Teleostiern betreffen, um so mehr, da eine Übersicht derselben schon von GUITEL gegeben wurde.

Ich will nur die neueren Arbeiten, vom Jahre 1892 angefangen, anführen.

WIEDERSHEIM (1892) hatte die Muskelknospen nicht nur bei den Teleostei (*Esox*, *Salmo salar*, *Labrax*) übersehen, mit denen er sich, was diese Frage anlangt, überhaupt wenig befaßte, sondern auch bei *Acipenser sturio*. Der letztere Fall ist besonders eigentümlich; in

Fig. 86, Tafel IX, welche einen Querschnitt durch die Brustflossen eines Störembryos darstellt, fallen zwei Zellmassen auf, welche an der Basis der Brustflossenanlage gelegen sind. Der Autor nennt sie »Zusammengeballte Mesoblastzellen«, aus denen die Muskulatur der Flosse hervorgeht. Gegenwärtig kann auf Grund der Arbeiten von MOLLIER (1897) und SALENSKY (1898), die ich durch meine eignen, an den Präparaten von Prof. C. RABL gewonnenen Beobachtungen, *Acipenser sturio* betreffend, bestätigen kann, als bewiesen gelten, daß wir es hier nicht mit einzelnen Gruppen von Mesoblastzellen, sondern mit den sogenannten »sekundären Muskelknospen« zu tun haben, welche durch Teilung aus den primären Muskelknospen hervorgehen, die ihrerseits aus den ventralen Abschnitten der Urwirbel hervorwachsen. Deshalb ist es nicht zu verwundern, daß WIEDERSHEIM (S. 176) die Bildung von Muskelknospen bei den Ganoidei und Teleostei in Abrede stellt.

In seiner gediegenen Arbeit über die Entwicklung des Mesoderms und der ersten Stadien der Brustflossenanlagen bei *Fundulus*, fand BOYER (1892) drei von den drei vordersten Urwirbelpaaren abgehende Fortsätze (»myotomic proliferations«). Obschon diese drei Fortsätze, nach BOYERS Ansicht, hauptsächlich die Bauchmuskulatur des Körpers bilden, so scheiden sie doch Zellen aus, welche in die Brustflossenanlage eindringen und sich vielleicht am Aufbau der Muskeln beteiligen¹. Auf Grund seiner Untersuchungen kommt BOYER zu einem Schluß, der seinen Beobachtungen logisch widerspricht — er stellt bei *Fundulus* die Existenz echter Muskelknospen in Abrede.

Bei *Trutta lacustris* fand DUCRET (1894) im Gebiete der Brustflossen 6—7 Muskelknospen. Er beobachtete ihr Eintreten in die Brustflossenanlage und ist überzeugt, daß sie zur Bildung der Flossenmuskeln dienen. Allein der Autor gibt nicht an, welche Urwirbel Muskelknospen abgeben und welche von diesen Knospen in die Brustflossenanlage eintreten und wirklichen Anteil an der Bildung der Flossenmuskulatur nehmen. Es gelang DUCRET nicht, die technischen Schwierigkeiten, welche die Untersuchung der Teleostei darbietet, zu überwinden; er konnte nicht die Elemente der Muskelknospen von denen der Somatopleura unterscheiden, welche die Hauptmasse des

¹ Es ist leicht möglich, daß, wenn BOYER die Muskelknospen auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen gesucht hätte, er dieselben auch an den Ursegmenten gefunden hätte, welche hinter dem dritten Paare gelegen sind; gleichzeitig hätte er ihre deutlichere und innigere Verbindung mit den Brustflossen gesehen. Ein großer Mangel dieser Arbeit ist, daß nur Schnitte untersucht wurden und Präparate in toto nicht zur Anwendung kamen.

Mesenchyms der Extremitätenanlage ausmachen. Deswegen gibt z. B. Fig. 6 der Tafel I eine vollkommen irrige Vorstellung vom Prozesse, und die Erläuterungen des Autors, welche der Abbildung beigefügt sind, und welche beweisen sollen, daß fast die ganze Anlage als ein Derivat der Muskelknospen anzusehen ist (in Wirklichkeit wird sie ja, umgekehrt, fast ganz auf Kosten der Somatopleura gebildet), verwickeln die ganze Frage noch mehr und verdunkeln das Bild von der Entstehung der Mesodermanlagen der Brustflossen. Deshalb kann die Behauptung DUCRETS, er hätte die Entwicklung der Muskelfibrillen aus den Muskelknospen innerhalb der Brustflosse bei *Trutta lacustris* beobachtet, nicht überzeugend sein, besonders für diejenigen, welche jegliche Beteiligung von Urwirbelfortsätzen am Aufbau der Brustflossen der Teleostei in Abrede stellen.

Im Jahre 1895 sind zwei Arbeiten erschienen, welche beide die Frage von der Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostei und von der Bedeutung der Urwirbelfortsätze, behandeln; das sind: die Arbeit CORNINGS über die Forelle und *Esox lucius* und die Arbeit HARRISONS über *Salmo salar*. CORNING fand beiderseits an den ventralen Abschnitten der Urwirbel, vom zweiten bis zum sechsten einschließlich, fünf Knospen (er nannte sie »ventrale Urwirbelknospen«). Diese Knospen wachsen in die mesodermale Masse der Somatopleura der primären Extremitätenanlage hinein und nehmen am Aufbau der Muskeln teil. Die Verwandlung der Zellen dieser Knospen in Muskelzellen hat CORNING nicht beobachtet; ebensowenig hat er die hinter dem sechsten Urwirbel gelegenen Abortivknospen bemerkt. In seiner fast gleichzeitig mit der Arbeit von CORNING erschienenen eingehenden Arbeit kam HARRISON zu vollkommen entgegengesetzten Resultaten. Er hat ebenfalls konstatiert, daß von den ventrolateralen Abschnitten der Urwirbel bei *Salmo salar* Fortsätze abgehen, allein er behauptet, daß sie gar keinen Anteil an der Bildung der Brustflossenmuskulatur nehmen. Nach HARRISON schwindet der zuerst erscheinende Fortsatz des ersten definitiven¹ Urwirbels, indem er in eine Gruppe mesenchymatöser Zellen zerfällt. Die Fortsätze des zweiten, dritten und vierten Urwirbels liegen cranialwärts von der Brustflossenanlage; sie trennen sich später von den betreffenden Urwirbeln ab und bilden den *M. coracohyoideus* (VAN WIJHE, DOHRN), welcher das Schulter skelet mit dem Zungenbein verbindet. Der Fortsatz des fünften Urwirbels wächst bis zur Basis der Brustflossenanlage, trennt sich von

¹ Der Autor gibt an, daß sich anfangs am Vorderende noch ein Urwirbel bildet, welcher jedoch alsbald vollständig in mesenchymatöse Zellen zerfällt.

seinem Urwirbel ab, dringt aber auch nicht in die Flossenanlage hinein; sein weiteres Schicksal blieb für den Autor unaufgeklärt. Die caudalwärts gelegenen Urwirbel bilden, nach HARRISON, Fortsätze, aber nicht in Form einzelner Stämmchen wie die vorderen; bald vereinigen sich diese Fortsätze zu einer Platte von Muskelgewebe, welches den Dottersack umwächst und später die Rumpfmuskulatur der Bauchseite bildet. Es wird hier also die ganze Muskulatur der Brustflossen auf Kosten der Elemente der Somatopleuraverdickung gebildet, d. h. des Mesoderms, welches auch das Skelet der Brustflossen, sowie des Schultergürtels bildet. HARRISON gibt zu, daß nur einzelne Zellen sich vom zweiten bis vierten Fortsatze abtrennen und sich zur mesenchymatösen Brustflossenanlage gesellen. Diese Urwirbelfortsätze vergleicht HARRISON nicht mit den Muskelknospen der Selachier, sondern mit besonderen Fortsätzen der Urwirbel, die bei den Selachiern die Bauchmuskulatur bilden. Es sei ins Gedächtnis gerufen, daß HARRISON in derselben Arbeit und ebenfalls bei *Salmo salar* beobachtet hat, daß sich einige Muskeln der Bauchflossen (z. B. M. adductor profundus) auf Kosten der typischen Muskelknospen der betreffenden Urwirbel bilden.

Nach dem Erscheinen dieser Arbeiten einigte sich CORNING, wenn ich mich nicht irre, auf dem Anatomenkongreß zu Basel mit HARRISON in betreff der Frage vom Schicksal der Urwirbelfortsätze, d. h. er gab zu, daß sie bei den Teleostei gar keinen Anteil an der Bildung der Brustflossenmuskulatur nehmen.

Im darauffolgenden Jahre, 1896, erschien eine umfangreiche Arbeit von GUITEL über die Entwicklung der paarigen Flossen bei *Cyclopterus*. Leider befaßt sich der Autor zu eingehend mit den äußerlichen Momenten der Entwicklung, ohne auf das Wesen der Erscheinungen einzugehen; das macht sich besonders fühlbar in der wichtigen Frage vom Schicksal der Muskelknospen.

Nach GUITEL treiben bei *Cyclopterus* die Urwirbel, vom zweiten bis zum neunten, Fortsätze — die Muskelknospen; der erste Urwirbel bildet keinen Fortsatz. Allein das weitere Schicksal dieser Fortsätze ist vom Autor nicht mit genügender Deutlichkeit verfolgt worden, und die Umwandlung ihrer Zellen in die Muskeln der paarigen Flossen hat GUITEL nicht gesehen. Die Muskelknospe des zweiten Urwirbels liegt cranialwärts von der Brustflossenanlage; die dritte, vierte und fünfte Muskelknospe tritt in die Brustflossenanlage ein. Was diese drei letzten Knospen anlangt, so spricht der Autor die Vermutung aus, daß sie am Aufbau der Muskulatur der vorderen Extremitäten

von *Cyclopterus* teilnehmen. Die Muskelknospen des sechsten und siebenten Urwirbelpaares bilden die Rumpfmuskulatur, während die des achten und neunten Paares in die Anlage der Bauchflossen eindringen und anscheinend die Muskulatur derselben bilden.

Wie aus dieser kurzen Übersicht der Arbeiten zu ersehen ist, welche sich mit der Entwicklung der Muskulatur der paarigen Extremitäten der Teleostei befassen, ist diese Frage noch sehr verwickelt und ungelöst. Nur DUCRET spricht sich bestimmt dahin aus, daß die Muskeln der Brustflossen aus Elementen der Urwirbel hervorgehen, d. h. aus den Muskelknospen. Allein, wie ich schon oben anführte, es sind die Resultate seiner Arbeit, wenigstens was diese wichtige Frage betrifft, wenig überzeugend, infolge einiger Mängel seiner Technik und seiner Beobachtungen, sowie der zu großen Ungenauigkeit seiner Abbildungen. BOYER und GUITEL drücken sich in dieser wichtigen Frage sehr unbestimmt aus und haben die direkte Umwandlung der Elemente der von ihnen entdeckten Urwirbelfortsätze in die Muskeln der Brustflossen nicht beobachtet. BOYER hält diese Fortsätze aus theoretischen Erwägungen nicht für Muskelknospen, während GUITEL dieselben, auch von theoretischen Erwägungen ausgehend, für solche ansieht und ihren Anteil am Aufbau der Brustflossenmuskulatur nicht in Abrede stellt.

Nur HARRISON stellt die Beteiligung der Urwirbelfortsätze am Aufbau der Brustflossenmuskulatur entschieden in Abrede und homologisiert dieselben mit den ventralen Fortsätzen (aber nicht den Muskelknospen) bei *Salmo salar*.

CORNING, welcher die Urwirbelfortsätze anfänglich für Muskelknospen hielt, gab anscheinend später diesen Standpunkt auf und stellte sich auf den Standpunkt von HARRISON.

In dem vor kurzem erschienenen Bd. III, T. 1, 1906 des Handbuches der vergl. u. exper. Entw. d. Wirbeltiere, faßt endlich MAURER, sich hauptsächlich auf Untersuchungen von BRAUS stützend, die Frage von der Entwicklungsart der Muskulatur der paarigen Extremitäten in folgende drei Sätze zusammen: 1) Die Urwirbel bilden jeder zwei primäre Muskelknospen (eine vordere und eine hintere), von denen jede sich in zwei sekundäre teilt (eine dorsale und eine ventrale = die Streck- und Beugknospen RABLS); diese sekundären Muskelknospen sind es nun, welche die Muskulatur der paarigen Flossen der meisten Selachier bilden (*Pristiurus*, *Torpedo*, *Mustelus*, selten *Spinax*). 2) Die Urwirbel geben nur je eine Muskelknospe ab, welche sich von ihrem Urwirbel abtrennt und in ihre Strukturelemente zerfällt, die Muskel-

fasern der Extremitäten bildend. Diese Bildungsweise trifft nur für *Spinax*, am vorderen Rande der Brustflossen, und in einigen Fällen für höhere Wirbeltiere zu. 3) Muskelknospen werden gar nicht gebildet; einzelne Zellelemente treten aus den Muskelplatten der Urwirbel heraus und vermehren sich inmitten des Mesenchyms der Extremitätenanlage. Diese Bildungsweise soll den meisten höheren Vertebraten eigen sein, sowie für *Pristiurus* und *Torpedo* (nach BRAUS) zutreffen, am hinteren Rande der Brustflossen. Für die Teleostei trifft nach MAURER die dritte Bildungsart zu, dabei stützt er sich hauptsächlich auf die Arbeiten von BOYER und HARRISON, d. h. es sollen in die Flossenanlagen diffuse Zellmassen eintreten, welche von der Urwirbelplatte abstammen. Allein MAURER ist gezwungen für die Bauchflossen der Teleostei eine Ausnahme zu machen, dabei bezieht er sich wieder auf HARRISON'S Arbeit, nach welcher einige Muskeln der Bauchflossen von *Salmo salar* aus typischen Muskelknospen hervorgehen, welche vom inneren Rande einiger Urwirbel abstammen. Es resultiert also, daß bei den Teleostei zwei verschiedene Entwicklungsmodi der Muskelentwicklung in den Brust- und Bauchflossen zur Anwendung kommen, während bei den Selachii alle drei Entwicklungsarten vertreten sind. Allein, auch in bezug auf die Brustflossen entspricht der dritte Entwicklungsmodus von BRAUS-MAURER durchaus nicht der Anschauung HARRISON'S, auf dessen Arbeit sich MAURER stützt. Nach HARRISON'S Worten ist es »möglich, daß einzelne Zellen sich von der Peripherie dieses Zellstranges (d. i. des vierten Urwirbels) ablösen und sich mit dem Mesenchym der Flossen vermischen, wie ja BOYER annimmt« (S. 551). An anderer Stelle sagt HARRISON kategorisch: »Die Muskelanlagen der Flosse entstehen nach meinen Beobachtungen nicht aus Abkömmlingen der Muskelknospen, sondern als Differenzierungen des Mesenchyms der Flosse« (S. 558). Hier wird also die Muskulatur vom Mesenchym, d. h. vom Derivat der somatopleuralen Verdickung, gebildet, und nicht von Elementen, welche so oder anders aus den Urwirbeln hervorgegangen sind, wie es sogar nach der dritten MAURER'schen Bildungsweise zu erwarten wäre.

Für die Dipnoi trifft nach MAURER der dritte Bildungsmodus zu, allein er ignoriert dabei die Arbeit von SALENSKY (1898)¹, welcher bei *Ceratodus* in der Brustflossenanlage fünf Muskelknospen fand. Die Amphibien zeigen nach MAURER auch seine dritte Bildungsart, ob schon FIELD (1894) mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß bei der

¹ Diese Arbeit ist natürlich MAURER unbekannt geblieben, da sie nicht einmal im Literaturverzeichnis angegeben ist.

Bildung der vorderen Extremitäten von *Amblystoma* sechs Muskelknospen anzutreffen sind. (BYRNES leitet die ganze Muskulatur der Extremitäten der Anura von der Somatopleura ab.) Für die Reptilien ist, nach MAURER, eine Modifikation des zweiten Bildungsmodus charakteristisch; hier muß er sich auf die Arbeiten von v. BEMMELEN und MOLLIER stützen, welche Muskelknospen bei *Lacerta* nachgewiesen haben (nach MOLLIER sind deren sechs, vom neunten bis zum 13. Myotom, wobei sich die primären Knospen in sekundäre teilen, wie bei den Selachiern).

Bei den Vögeln und Säugetieren soll, nach MAURER, der dritte Modus bestehen. So gestaltet sich gegenwärtig die Frage von den Muskelknospen und von der Muskelentwicklung der paarigen Extremitäten. Es muß hervorgehoben werden, daß der Entwicklungsmodus der Muskelknospen bei *Acipenser*, wie ihn MOLLIER beschreibt (es bildet sich je eine primäre Muskelknospe, welche sich weiterhin in zwei sekundäre teilt) und SALENSKY bestätigte, mit keinem der drei BRAUS-MAURERSCHEN Entwicklungsmodi vergleichbar ist. Der Forscher, welcher sich mit der Frage über die Entwicklung der Muskulatur der paarigen Flossen der Teleostei beschäftigt, hat es mit einer umfangreichen Literatur und mit einer Mannigfaltigkeit der ausgesprochenen Meinungen zu tun, und sein Streben muß dahin gehen, den Kern der Wahrheit aus verworrenen Auseinandersetzungen und ungenügenden Beobachtungen herauszuschälen. Die Technik der Bearbeitung des Teleostei-Materials ist eine sehr schwierige, und nicht einmal war sie das Hindernis, welches die Lösung der Grundfrage vom Schicksal der Urwirbelfortsätze (der Muskelknospen) hemmte.

Über die Bildung der somatopleuralen Verdickung, der Ectodermfalte und der Muskelknospen in der Brustflossenanlage von *Exocoetus*.

Meine eignen Beobachtungen über die Entwicklung der Brustflossen von *Exocoetus* beginnen mit einem Stadium, in welchem der Embryo 23 Urwirbelpaare besitzt. Da ich von diesem Stadium an nach sehr kurzen Zeitintervallen Material fixierte, kam ich in den Besitz einer ziemlich vollständigen Entwicklungsreihe, welche es mir ermöglichte, den Entwicklungsprozeß der Brustflossen von *Exocoetus* Schritt für Schritt zu verfolgen. Es sei hervorgehoben, daß von den verschiedenen Färbungen, welche ich anwandte (Boraxkarmin, Hämatoxylin, Parakarmin, Alaunkarmin, Indigokarmin, Eosin u. a., sowie deren verschiedene Kombinationen), die vorzüglichsten Resultate mit

dem neuen Hämatoxylin von Prof. H. HELD erzielt wurden. Diese Farbe läßt alle fibrillären Elemente hervortreten, wobei sich die Muskelfibrillen schwarz färben; durch diese Färbung wird eine prachtvolle Differenzierung der Gewebe erzielt, wobei die Grenzen der einzelnen Zellen und der Zellschichten deutlich gemacht werden. Dieses Färbungsverfahren hat mir überhaupt einen großen Dienst geleistet bei der Klärung einiger dunkler Entwicklungsmomente der Brustflossenanlage. Eine große Rolle spielen auch Präparate in toto, besonders bei Feststellung der Anzahl der Muskelknospen, sowie der Reihenfolge ihres Auftretens.

Die ersten Entwicklungsstadien der Brustflossen von *Exocoetus* sind im allgemeinen mit denen von *Salmo* und andern von verschiedenen Autoren beschriebenen Knochenfischen identisch. Der jüngste Embryo (Fig. 1, Taf. XXIII), welcher mir für diese Arbeit zur Verfügung stand, besaß, wie schon oben angeführt, 23 Urwirbelpaare. Ungeachtet dieser verhältnismäßig großen Zahl von Urwirbeln, befindet sich die Augenlinse noch auf der Stufe einer Abspaltung vom Ectoderm. Die Gehörbläschen sind schon vom Ectoderm abgelöst, wenngleich ihre Wandung noch stark verdickt ist. Die Seitenplatten haben sich auch schon von den Urwirbeln abgetrennt, wobei sie im Gebiete des ersten Urwirbels ihren Anfang nehmen. Im mittleren Teile des zweiten Urwirbels beginnt sich die sogenannte Mittelplatte derselben zu verdicken, um die Vornierenkammern zu bilden; besonders stark entwickelt ist diese Verdickung im Gebiete des dritten Urwirbels, während sie vom vierten Urwirbel an nicht mehr zu sehen ist. Die WOLFFSchen Gänge sind noch nicht angelegt. Der Darmkanal ist ganz gut ausgebildet, obwohl sein Lumen noch gering ist und noch keine Seitenauswüchse vorhanden sind. Das ist die allgemeine Charakteristik des jüngsten Stadiums.

Was die Entwicklung der Brustflossen anlangt, so geben sich ihre Anlagen als mächtige Verdickungen der Somatopleura oder parietalen Seitenplatten zu erkennen (Fig. 1, *ppb*). Cranialwärts beginnt die Verdickung ein wenig abseits vom vorderen Rande des ersten Urwirbels; die Hauptmasse der Verdickung liegt in der Höhe des zweiten und dritten Urwirbelpaares, wobei hier die Seitenplatten samt der verdickten Somatopleura stark in die Breite ausgewachsen sind, die Grenzen der Urwirbel weit überragend. Vom vierten Urwirbel an fängt die somatopleurale Verdickung an kleiner zu werden, um im Gebiete des sechsten Urwirbelpaares in die einschichtige Seitenplatte überzugehen. Caudalwärts werden die Seitenplatten immer mehr

eingezogen, indem sie sich in ihrer Breite verkürzen, und vom 13. Urwirbelpaare an ragen sie nicht über die Grenzen der höher liegenden Urwirbel hervor. Weiterhin caudalwärts bilden die Seitenplatten wieder Verdickungen der Somatopleura, welche zur Bildung der Bauchflossen bestimmt sind (Fig. 2). Ich erwähne dieser zweiten Verdickung hauptsächlich deswegen, weil sie nach HARRISONS Angaben bei *Salmo salar* fehlt. An den in toto angefertigten Präparaten ist diese Somatopleuraverdickung nicht zu sehen, da sie unter den Muskelplatten gelegen ist. Was die Muskelknospen anlangt, so haben sie sich in diesem Stadium noch nicht herausgebildet, obschon die ventrolaterale Kante der Cutisplatte der Ursegmente im Gebiete der vorderen Somatopleuraverdickung schon Anschwellungen zeigt, welche späterhin zu Muskelknospen heranwachsen. Die weitere Entwicklung von *Exococtus* verläuft wie gewöhnlich, obschon nicht gleichmäßig, da man in ein und derselben Portion fixierten Materials Embryonen von ziemlich verschiedenen Entwicklungsstadien vorfindet, z. B. solche von 31—50 Urwirbelpaaren. Im Stadium von 33 Urwirbelpaaren beginnt sich das Linsenbläschen vom Ectoderm abzuschnüren, bleibt aber noch mit ihm in einer ziemlich breiten geweblichen Verbindung.

Die medialen Somatopleuraverdickungen der Seitenplatten bilden eine Falte aufwärts, aus welcher der WOLFFSche Gang hervorgeht. Diese Falte wird im vorderen Gebiete des vierten Urwirbelpaares gebildet; auf der Höhe des vorderen Randes des fünften Urwirbelpaares schnürt sie sich von der Somatopleura ab und verläuft caudalwärts in Gestalt eines kompakten Stranges — der Anlage des WOLFFSchen Ganges. Indem die Urnierenkammerverdickung sich vom ersten bis beinahe zum sechsten Urwirbelpaare hinzieht, wächst sie in medianer Richtung aufwärts, in Form einer Abzweigung, welche über dem Darmrohre zur Aorta hin verläuft, dieselbe alsbald erreichend. Weiterhin caudalwärts sind die Seitenplatten einfach einschichtig. Dieses selbe Stadium fesselt unsre Aufmerksamkeit durch die Entwicklung der Sclerotome und der vertikal verlaufenden Gefäße, was auf Fig. 3, welche einen Horizontalschnitt darstellt, sehr deutlich zu sehen ist. Die Sclerotome schnüren sich von der inneren medialen Fläche der Urwirbel ab, während sich die Blutgefäße im Grenzgebiete zwischen ihnen befinden.

Im Stadium von 36—38 Urwirbelpaaren bildet das Darmrohre auf der Höhe des vierten Urwirbelpaares Ausstülpungen, aus denen sich später die Leber und die Schwimmblase entwickeln.

Endlich, bei Embryonen mit 50—55 Urwirbelpaaren — das letzte

Stadium, in welchem es noch gelingt, die Zahl der Urwirbelpaare festzustellen — gestaltet sich der allgemeine Entwicklungszustand folgendermaßen:

Der Schwanz fängt an sich stark nach rechts oder links zu krümmen. Die Linse hat sich ganz vom Ectoderm abgelöst. Beide Vornierenkammern sind jetzt gut ausgebildet und liegen im Gebiete des dritten und vierten Urwirbelpaares; eine jede von ihnen kommuniziert durch ein kurzes dickwandiges Urnierenkanälchen mit dem entsprechenden WOLFFSchen Gange; beide WOLFFSchen Gänge verlaufen weithin caudalwärts.

Im Gebiete der im vorhergegangenen Stadium gebildeten Darmverdickungen, jedoch schon auf der Höhe des fünften und sechsten Urwirbelpaares, treten zwei Auswüchse auf. Der rechte von ihnen stellt die Anlage der Leber mit einer sehr großen Gallenblase dar, während der linke in eine große Schwimmblase umgewandelt wird.

Welche Veränderungen gehen nun im Verlaufe dieser Entwicklungsstadien in der Anlage der Brustflossen vor sich? Dank einer vollständigen Serie aufeinander folgender Entwicklungsstadien können wir dieselben Schritt für Schritt verfolgen. Wir beginnen mit der Somatopleura. Die mächtige Verdickung derselben, die sogenannte Pectoralplatte — welche oben als für das jüngste meiner Entwicklungsstadien (23—25 Urwirbelpaare) charakteristisch bezeichnet wurde —, erfährt folgende Veränderungen. Sie wächst stark lateral sowie caudalwärts aus und erstreckt sich vom Vorderende des zweiten bis zum sechsten Urwirbel. Gleichzeitig mit seiner flächenhaften Ausbreitung verdünnt sich die Somatopleuraverdickung in dorsoventraler Richtung, was ein Vergleich der Fig. 1 mit 4 und 5 deutlich veranschaulicht. Die Ectodermverdickung, welche in dem Stadium von 32 Urwirbelpaaren (Fig. 4) kaum zu bemerken ist, ist schon im nächstfolgenden Stadium von 36—38 Urwirbelpaaren (Fig. 5) scharf ausgeprägt. Diese Ectodermverdickung, welche später eine die Mesodermanlage der Extremität bedeckende Falte bildet, ist neben der Ectodermanlage der Seitenlinie gelegen, ein wenig abwärts von derselben (Fig. 5).

Im nächstfolgenden Stadium von 42 Urwirbelpaaren (Fig. 6) beginnt sich die Somatopleuraverdickung stark in vertikaler Richtung auszudehnen, wobei ihre Differenzierung deutlich wird, welche schon ihr nächstfolgendes Schicksal kennzeichnet. Diese ganze Verdickung, welche noch auf der vorhergehenden Entwicklungsstufe (Fig. 5) in dorsoventraler Richtung abgeflacht und lateralwärts ausgebreitet

war, wird nun von beiden Seiten (d. h. von der medialen und lateralen Seite) zusammengezogen, wobei sie in die Höhe wächst und sich von den unterliegenden Zellgruppen abgrenzt.

Dieser Prozeß der Konzentration der somatopleuralen Anlage und ihrer Ausdehnung in die Höhe bewirkt die Bildung einer Ectodermalfalte (Fig. 6) im Gebiete der schon früher angedeuteten Verdickung des Ectoderms. Das Schicksal der Somatopleuralanlage ist vollkommen klargelegt. Auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen (Fig. 7, Taf. XXIII und Fig. 9, Taf. XXIV) streckt sie sich noch mehr in die Höhe, so daß die ganze Anlage an eine ein wenig in die Länge gezogene Mönchskapuze erinnert, es ist jetzt sehr schön zu sehen, wie sich in ihrer Mitte, in der Richtung von der Basis zum Gipfel, das Skeletstäbchen differenziert, welches später in craniocaudaler Richtung auswächst, die prochondrale Skeletplatte der gemeinsamen Anlage des Schultergürtels sowie der freien Flosse bildend. Die ganze übrige Masse der somatopleuralen Anlage bildet alle übrigen Skelet-elemente (Hornfäden, Strahlen), sowie das Bindegewebe, wie wir weiterhin sehen werden. Allein, wenden wir unsre Aufmerksamkeit wieder den ventrolateralen Verdickungen der vorderen Urwirbelpaare des ersten Stadiums zu, und verfolgen wir, was mit ihnen geschieht, während die beschriebenen Veränderungen der somatopleuralen Anlage vor sich gehen.

Im Stadium von 28—30 Urwirbelpaaren sehen wir das Bild, das der in Fig. 3 abgebildete Horizontalschnitt zeigt. Der erste definitive Urwirbel¹ bildet keine Anschwellung, während eine solche schon deutlich am zweiten Urwirbelpaare zu sehen ist; dritter und vierter Urwirbel desselben Stadiums zeigen schon scharf ausgeprägte Fortsätze, und fünfter und sechster wieder nur Anschwellungen, welche die Bildung ebensolcher Fortsätze vorbereiten.

Obschon die Fortsätze des dritten und vierten Urwirbels in die Anlage der Brustflosse von *Exococtus* eintreten, so ist das wahre Verhältnis derselben zur somatopleuralen Verdickung auf Horizontalschnitten nicht zu sehen. Zur Klärung dieser gegenseitigen Beziehungen müssen wir unsre Aufmerksamkeit den Fig. 4, 5 u. 6 zuwenden, welche auf Querschnitten die aufeinander folgenden Stadien des Eindringens

¹ Ich spreche vom definitiven Urwirbel deshalb, weil HARRISON bei *Salmo* noch ein Urwirbelpaar beschreibt, welches vor dem definitiven gelegen ist, welches aber rasch in mesenchymatöse Zellen zerfällt. Vielleicht geschieht das in einem jüngeren Entwicklungsstadium, welches ich nicht besaß, da ich diese Erscheinung nicht beobachtet habe.

dieser Fortsätze der Urwirbel in die Brustflossenanlage veranschaulichen. Wie es diese Schnitte zeigen, vermischen sich die Zellen der Urwirbelfortsätze nicht mit den Zellen der somatopleuralen Anlage, sondern bahnen sich den Weg unter dieser Anlage, indem sie auf diese Weise die Somatopleuralanlage in ihrer Mitte nach aufwärts drängen.

Ich mache auf diese Erscheinung deswegen besonders aufmerksam, weil andre Autoren, welche sich mit der Entwicklung der paarigen Flossen der Teleostei beschäftigten, diesen Prozeß ganz anders schildern.

Auf den nächstfolgenden Entwicklungsstufen bilden die Urwirbel des fünften, sechsten und siebenten Paares (Fig. 8 u. 10) mächtige Fortsätze, welche ebenfalls zur Anlage der Brustflossen hin auswachsen. Der Fortsatz des zweiten Urwirbels liegt vor der Anlage und scheint in dieselbe nicht einzudringen.

Ganz eigenartig ist die Konfiguration der Fortsätze des fünften, sechsten und besonders des siebenten Urwirbelpaares (Fig. 8). Um ihren entsprechenden Platz in der Anlage der Brustflosse einzunehmen, müssen sie sich in der Richtung nach vorn krümmen; eine besonders lange Strecke legt der Fortsatz des siebenten Urwirbels zurück. Interessant ist zu vermerken, daß, je kürzer die Strecke ist, welche jeder dieser Fortsätze zurückzulegen hat, eine desto unbestimmtere Form derselbe hat. So sind die Zellen des dritten und vierten Urwirbelfortsatzes lockerer gelagert, als die des fünften; während die Zellen des sechsten und besonders des siebenten ein kompaktes Stämmchen bilden. Eine Erklärung dieser Erscheinung sehe ich in der Phylogenie der Brustflossen der Teleostei, in ihrer stark ausgeprägten Konzentration in* der Richtung kopfwärts.

Es treten also in die Brustflossenanlage von *Exocoetus* Fortsätze von nicht weniger als fünf (vom dritten bis zum siebenten) Urwirbelpaaren ein. Sind wir nun berechtigt diese Fortsätze der Urwirbel mit den Muskelknospen der Selachier und Ganoiden zu homologisieren? Eine Antwort darauf kann uns nur eine Klärung der Frage über ihr weiteres Schicksal geben. Versuchen wir es, hierin einen Einblick zu bekommen.

Wie ich schon oben sagte, treten diese fünf Fortsätze der Urwirbel in die Brustflossenanlage von ihrer medialen Seite ein, drängen sich unter der somatopleuralen Verdickung vor, dieselbe aufwärts vorschiebend, und erreichen endlich die laterale Grenze derselben (Fig. 6). Sodann gruppieren sich die Zellen dieser Fortsätze paarweise, median- und lateralwärts von der centralen Skeletanlage. Es entstehen so im allgemeinen diejenigen Bildungen, welche schon bei den Ganoiden

beschrieben sind (MOLLIER), und welcher Prozeß als die Bildung sekundärer Muskelknospen gedeutet wird.

Eine ganze Serie von Präparaten, welche Quer-, Horizontal- und schräg horizontale Schnitte darstellen, veranschaulichen das sehr schön.

In Fig. 7 ist ein Paar solcher sekundärer Knospen zu sehen; in Fig. 8 zwei Paar ebensolcher Knospen. Um sich diesen Prozeß vorzustellen, muß im Auge behalten werden, daß alle fünf Urwirbelfortsätze mit ihren distalen Enden in die Brustflossenanlage an deren mittleren, medianen Seite eintreten. Deshalb sind sie an dieser Stelle dicht zusammengedrängt und lagern etwas aufeinander. Außerdem treffen Querschnitte durch den Körper von Embryonen dieser sowie älterer Stadien die Brustflossenanlage nicht in vertikaler, sondern in schräg vertikaler Richtung, infolge einer Verschiebung der Anheftungsline der Flosse nach vorn und aufwärts, so daß der freie Rand der Flossenplatte caudalwärts ragt. So verläuft z. B. die Schnittrichtung auf Fig. 9 ein wenig schräg, wodurch es möglich wird, zwei Paar sekundärer Knospen zu sehen. Am vorderen und hinteren Ende der Brustflossenanlage liegen kompakte Somatopleuralmassen (kompakte Derivate der Pectoralplatte — *kdp*), welche aufwärts steigend sich zu einer festen Kappe vereinigen, die die Skeletplatte nebst den sekundären Knospen bedeckt. Deswegen kann ein Querschnitt durch die Mitte der Brustflossenanlage in diesen Stadien einen fast vollständigen Schwund der somatopleuralen Verdickung vortäuschen. In Fig. 9 ist die somatopleurale Verdickung wirklich nur über der Anlage gelagert, wobei sie nach unten eine centrale Skeletplatte herausgebildet hat. Diese irrige Vorstellung könnte zu einer weiteren irrigen Folgerung Anlaß geben, daß nämlich die zu beiden Seiten der Skeletplatte gelegenen Zellmassen aus der somatopleuralen Verdickung hervorgegangen sind, welche in den vorhergehenden jüngeren Stadien an deren Stelle sich befanden. Ich wiederhole, daß in der Mitte der Brustflossenanlage, dort, wo sich aus der somatopleuralen Verdickung die Skeletplatte herausdifferenziert hat, zu beiden Seiten derselben fünf Paar Zellgruppen gelegen sind, welche aus fünf Fortsätzen von ebensoviel Urwirbeln hervorgegangen sind. Aus diesem mittleren Gebiete ist die somatopleurale Verdickung, welche die Skeletplatte gebildet hat, nach der Oberfläche der Brustflossenanlage verdrängt, von wo aus dieselbe sich noch in Form einer kompakten Zellmasse nach unten ins craniale und caudale Gebiet der ganzen Brustflossenanlage hinzieht. Diese Verhältnisse sind, wie mir scheint, sehr gut in den Fig. 11 und 12 zu sehen. Der in Fig. 11 abgebildete Schnitt durch die Brustflossen-

anlage von *Exocoetus* verläuft in schräg-horizontaler Richtung, weswegen lateralwärts drei Gruppen von Zellen zu sehen sind, und medianwärts alle fünf. Diese Zellgruppen, welche sich vom umgebenden Gewebe scharf abheben, sind nichts anderes als Derivate der Fortsätze der Urwirbel, d. h. die sekundären Muskelknospen. Im Centrum liegt die aus der somatopleuralen Verdickung hervorgegangene Skeletplatte, welche apicalwärts vom mittleren Abschnitt derselben überdacht wird, der hier zur Spitze der Brustflossenanlage vorgedrängt ist.

Die Schnitttrichtung des in Fig. 12 abgebildeten Schnittes, welcher die sich in einem etwas vorgeschrittenen Stadium befindende Brustflossenanlage in der Nähe ihres Basalteiles getroffen hat, ist eine günstigere. Hier sehen wir ein nahezu symmetrisches Bild der gegenseitigen Lagebeziehungen aller die zukünftige Flosse bildenden Elemente. Man kann hier mit Bestimmtheit sagen, daß aus der Centralplatte das zukünftige Skelet des Schultergürtels sowie der freien Flosse hervorgeht. Die kompakten Zellmassen, welche die Skeletplatte von vorn und hinten umlagern (*kdp*) und sich bis zur Spitze der Flossenanlage aufwärts erstrecken (das kann man sich vorstellen, wenn man die Fig. 9 zum Vergleich heranzieht), bilden die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe; die fünf Paar kompakter Zellgruppen, welche symmetrisch zu beiden Seiten der Skeletplatte gelegen sind, stellen Derivate der Urwirbelfortsätze dar, wie es in Fig. 11 zu sehen ist, d. h. die sekundären Muskelknospen, welche zu den Muskeln der Brustflossen werden. Auf dieser Entwicklungsstufe beginnt schon die Vereinigung dieser Muskelknospen im proximalen Gebiete (d. h. an der Basis der Flossenanlage) zu einer Muskelplatte von jeder Seite; diese Vereinigung schreitet in distaler Richtung (d. h. zur Spitze) vorwärts. Es wiederholt sich hier also schließlich derselbe Vorgang, welchen MOLLIER beim Stör und W. SALENSKY beim Sterlet beschrieben haben.

Die Kompliziertheit und Verworrenheit der früheren Beobachtungen an den Teleostei findet ihre Erklärung in den Eigenschaften ihrer Gewebe und in technischen Schwierigkeiten. Während nämlich bei den Selachiern und Ganoiden die Elemente der Muskelknospen sich scharf von den Elementen der somatopleuralen Anlage unterscheiden, ist dieser Unterschied bei den Knochenfischen ein sehr geringer. Viele Autoren weisen sogar darauf hin, daß es unmöglich ist, diese Elemente zu unterscheiden. Außerdem dringen bei den Teleostei die Muskelknospen, wie mir scheint, etwas früher in die somatopleurale Anlage ein, als bei den Selachiern und Ganoiden, nämlich zu der Zeit,

wo die somatopleurale Verdickung aus großen noch indifferenten Zellen besteht, welche noch keine Zeit hatten, sich in die zarten, verästelten Zellen des Mesenchyms zu verwandeln, während das beim Stör und den Selachiern zu dieser Zeit schon geschehen ist (wie ich es persönlich an Prof. C. RABLS Präparaten von *Acipenser sturio* und *Torpedo* gesehen habe).

Exocoetus hat sich, meiner Meinung nach, als günstiges Objekt zum Studium der von mir oben geschilderten Entwicklungsprozesse der Brustflosse der Teleostei, erwiesen. Ich habe bei *Exocoetus* auch die Bildung der sogenannten »Abortivknospen« der Urwirbel beobachtet, welche vom siebenten Urwirbelpaare caudalwärts liegen; allein diese Erscheinung ist bei einem andern Repräsentanten der Knochenfische, an welchem ich dieselbe eingehender zu erforschen gedenke, anscheinend schärfer ausgeprägt.

Die Urwirbelfortsätze, welche in die Brustflossenanlage von *Exocoetus* eintreten, fasse ich als primäre Muskelknospen auf, von welchen jede schon in der Flossenanlage je zwei sekundäre Muskelknospen bildet — ein Vorgang, welcher mit dem bei den Ganoiden beschriebenen vollkommen identisch ist (vgl. die Abbildungen von MOLLIER, 1897). Das Zusammenfließen der sekundären Muskelknospen jeder Seite, welches proximalwärts seinen Anfang nimmt, schreitet rasch aufwärts, und alsbald verschwindet jegliche Spur dieser gewesenen Knospen (Fig. 13). Jetzt haben wir zu beiden Seiten der Skeletplatte eine Muskelplatte (Fig. 13, *mpl*). Daß sich ihre Zellen wirklich in Muskelzellen verwandeln, ist sehr leicht zu beweisen, dank der prachtvollen Färbungsmethode von Prof. H. HELD, welche es ermöglicht, das Auftreten der allerersten Muskelfibrillenanlage in den Zellen sichtbar zu machen (Fig. 14).

Der Entwicklungsgang der Brustflossenanlage bei *Exocoetus* weist, wie mir scheint, noch auf eine wichtige Erscheinung hin. Wie ich schon oben sagte, müssen sich die Muskelknospen des fünften, sechsten und besonders des siebenten Urwirbelpaares stark nach vorn krümmen, um in die Brustflossenanlage eintreten zu können. Das ist besonders deutlich in Fig. 8 und 10 und auf dem Mikrophotogramm 28 zu sehen. Eine ähnliche Erscheinung wurde auch schon von andern Autoren bei einigen andern Teleostei beobachtet. Eine Erklärung dieses Vorganges muß, meiner Meinung nach, nur in der Phylogenie der Flosse gesucht werden. Es ist möglich, daß sich bei den entfernten Vorfahren der Teleostei die somatopleurale Anlage der Brustflosse viel weiter caudalwärts erstreckte. Gegenwärtig nun findet das seinen Ausdruck

einzig in einer Krümmung der betreffenden Muskelknospen, infolge einer Konzentration der Flossenanlage cranialwärts, da sie (besonders die Knospen des siebenten Urvirbelpaares) einen ziemlich weiten Weg zurücklegen müssen, um in die Flossenanlage zu gelangen.

Zum Schlusse der Schilderung meiner eignen Beobachtungen über die ersten Entwicklungsmomente der Brustflossen von *Exocoetus*, gebe ich eine photographische Wiedergabe eines Horizontalschnittes 28, auf welchem die primären Muskelknospen, sowie deren Eindringen in die Brustflossenanlage deutlich genug ausgeprägt ist, und welcher jeden Zweifel an der Richtigkeit der Schilderung und der Abbildungen beseitigt.

Die oben geschilderten Verhältnisse treten außerdem klar zutage in den von mir nach der plastischen Rekonstruktionsmethode hergestellten Modellen.

Das Endresultat des vorliegenden Theiles meiner Arbeit kann in folgende Worten zusammengefaßt werden: Bei der Entwicklung der Brustflossen der Teleostei wird zu allererst eine Verdickung der Somatopleura gebildet. Indem dieselbe aufwärts proliferiert, ruft sie die Bildung einer ectodermalen Falte hervor. Aus der somatopleuralen Verdickung werden gebildet: 1) die prochondrale Skeletplatte, welche für das Skelet des Schultergürtels, sowie der freien Flosse gemeinsam ist, 2) eine kompakte Zellenmasse, welche die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe liefert. Die Muskeln der Brustflossen werden auf Kosten der Elemente der Muskelknospen gebildet, welche in die Brustflossenanlage in Gestalt der Urvirbelfortsätze (jeder Fortsatz stammt von einem Urvirbel) hineinwachsen. Diese Fortsätze, welche zufolge einer Homologie mit ebensolchen Bildungen der Selachii und Ganoidei, als primäre Muskelknospen bezeichnet werden können, bilden je ein Paar sekundärer Knospen, nachdem sie in die Brustflossenanlage eingedrungen sind. Als bald schmelzen die sekundären Muskelknospen zu einer einheitlichen Muskelplatte zusammen, deren Zellen sich in Muskelfibrillen umwandeln. Die Krümmung der hinteren Muskelknospen, besonders derjenigen, welche vom siebenten Urvirbel gebildet wird, weist auf den Prozeß der allmählichen Konzentration der Brustflossen cranialwärts hin. Entsprechend den fünf primären Muskelknospen, welche am Aufbau der Brustflosse von *Exocoetus* beteiligt sind, treten in die Anlage auch fünf Nerven ein. Diese Erscheinung, welche schon von andern Autoren beschrieben worden ist, habe ich nicht ausführlich studiert, da sie anscheinend keine besonderen Meinungsverschiedenheiten hervorruft.

Die Entwicklung der Skeletelemente der Brustflosse und des Schultergürtels von *Exocoetus*.

Um ein klares Bild von dem Entwicklungsprozeß der Skeletelemente der Brustflosse und des Schultergürtels von *Exocoetus* zu bekommen, muß man sich mit deren Bau beim ausgewachsenen Individuum vertraut machen. Das zu meinen Untersuchungen nötige Material bezog ich teils aus dem Zoologischen Kabinett der Universität St. Petersburg, teils aus dem Zoologischen Museum der k. Akademie der Wissenschaften; außerdem erhielt ich einige prachtvolle Exemplare von *Exocoetus* aus der zoologischen Station in Neapel.

Der Bau der Brustflosse sowie des Schultergürtels von *Exocoetus* ist schon seit längerer Zeit ziemlich eingehend in der Arbeit von MÖBIUS (1878) beschrieben worden; allein, meine Untersuchungen über ihre Entwicklung gestatten mir einige Ergänzungen zu machen und die Bedeutung sowie den Ursprung einiger Strukturelemente aufzuklären. Bei einer Untersuchung der Skeletelemente des ausgewachsenen Individuums muß stets im Auge behalten werden, daß sie nur das Endresultat jenes langen phylogenetischen Weges darstellen, welcher von der betreffenden Form oder von einer ganzen Gruppe zurückgelegt worden ist; es kann uns nur die Ontogenese diesen Weg erschließen. Deswegen muß streng unterschieden werden zwischen dem primitiven primären Skelet, welches in der Ontogenese nur zum Ausdruck kommt, und dem sekundären definitiven Skelet.

In Fig. 15 und 16 ist das Skelet der rechten Brustflosse, sowie des Schultergürtels eines ausgewachsenen *Exocoetus* abgebildet.

Das Skelet des vorderen Gürtels, d. h. des Schultergürtels der Extremitäten, besteht aus der Scapula (*Sc*), dem Coracoid (*Co*), dem Cleithrum (*Cl*)¹, dem Supracleithrale (*ScL*) und dem Posttemporale (oder das höher gelegene Supracleithrale) (*ptt*). Die eigenartigen Wechselbeziehungen dieser Elemente werden bedingt durch die Masse der sich an sie anheftenden Muskeln, was wiederum mit einer ungeheuren Entwicklung der ganzen Flosse in Zusammenhang steht.

Scapula und Coracoid liegen in einer Ebene. Das Cleithrum ist wie aus zwei Teilen zusammengesetzt, welche nach vorn einen Winkel bilden; einem stärker entwickelten medialen Teile, welcher in einer

¹ Ich stimme provisorisch der Annahme GEGENBAURS zu, die Teleostier hätten keine echte Clavicula; dieselbe sei durch eine Neubildung — das Cleithrum — ersetzt.

Ebene mit der Scapula und dem Coracoid gelegen ist, und einem schwächer entwickelten lateralen. Vorn, in dorsaler Richtung, bildet das Cleithrum einen breiten abgerundeten Fortsatz (*clf*), welcher nach innen gebogen und hier mit einer Einsenkung zum Anheften der Muskeln versehen ist, hinten, ebenfalls in dorsaler Richtung, erstreckt sich ein zugespitzter Fortsatz (*clf*¹), welcher über der Scapula zu liegen kommt. Über der Scapularöffnung verläuft eine Bandrolle (*brl*), unter welcher die Sehnen zu den zwei ersten Strahlen hindurchlaufen, welche die Flosse heben und senken. Auf dem Coracoid tritt eine mächtig entwickelte Spina hervor (*crco*), welche zum Anheften von Muskeln bestimmt ist. Das Skelet der freien Brustflosse besteht bei *Exocoetus* aus vier definitiven Radialia und 15 Strahlen. Die Radialia haben auf ihrer unteren Fläche besondere gabelartige Fortsätze, mit denen zwei von ihnen an der Scapula und zwei am Coracoid befestigt sind, wie es schon früher MÖBIUS beschrieben hat. Überhaupt sind alle Elemente des Schultergürtels, zum Teil auch der freien Flosse (die Radialia), miteinander fest verbunden, was dadurch bedingt ist, daß beim Fliegen eine feste Stütze nötig ist. Den originellen Bau der Strahlen, sowie andre Details im Bau des Skelets lasse ich unberücksichtigt, da sie in ihren Hauptzügen von MÖBIUS richtig geschildert sind.

Um den Entwicklungsgang aller dieser definitiven Elemente zu verfolgen, müssen wir zu den Stadien zurückkehren, welche in Fig. 7, 8, 13 u. 14 abgebildet sind. Hier sehen wir, daß sich die somatopleurale Verdickung in ihrer Mitte zu einer prochondralen Skeletplatte differenziert hat (primäres Basale nach MOLLIER), welche die gemeinsame Anlage darstellt, wie des Schultergürtels so auch jenes Teiles der freien Brustflosse, welcher von den Radialia gebildet wird. Der Schultergürtel und die Radialien entwickeln sich aus der primären Skeletplatte vollkommen selbständig und stellen nicht ausgewachsene Fortsätze derselben dar, wie es MOLLIER beim Stör beschreibt.

Der Entwicklungsprozeß der primären Skeletplatte schreitet fort von der Basis aufwärts und vom Centrum cranial- und caudalwärts. In diesem Gebiete biegen sich die Zellen der somatopleuralen Anlage, dehnen sich in der Querrichtung und liegen in der Masse der von ihnen gebildeten prochondralen Grundsubstanz, welche gleichsam ein Netz bildet. Von allen Seiten legen sich an diese primäre Skeletplatte Zellen des zukünftigen Perichondriums an, welche gleichfalls aus den indifferenten Zellen der somatopleuralen Anlage hervorgehen. Später verwandelt sich die prochondrale Grundsubstanz in die protochondrale

Grundsubstanz des echten Knorpels (das fällt bei *Exocoetus* in die Periode des Ausschlüpfens), und um die Knorpelzellen bilden sich Kapseln heraus. Die histologischen Veränderungen in der Skeletplatte verlaufen im allgemeinen so, wie es SCHAFFER prachtvoll für *Ammonoetes* geschildert hat.

Nachdem sich die Skeletplatte herausdifferenziert hat, wird der übrige Teil der somatopleuralen Verdickung in seiner Mitte von den Muskelknospen zur Spitze der Flosse hingedrängt; cranial sowie caudalwärts zieht er sich in Form einer kompakten Masse bis zu ihrer Basis hin (Fig. 11, 12, 13; *kdp*). Dieser Teil der indifferenten Zellen somatopleuralen Ursprunges liefert die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe. Die Bildung der Hornfäden habe ich nicht ausführlich erforscht, da dieser Prozeß anscheinend ganz richtig in der Arbeit HARRISON'S geschildert ist; jedenfalls zweifle ich nicht daran, daß die Hornfäden aus Zellen somatopleuralen Ursprunges entstehen.

Die Strahlen treten bei *Exocoetus* in einem etwas jüngeren Stadium auf, als jenem, welches in Fig. 23 abgebildet ist; dieses Stadium wird durch Fig. 17 veranschaulicht. Der Schnitt, dessen Richtung eine etwas schräg nach vorn verlaufende ist, hat den oberen Abschnitt der Skeletplatte getroffen. Diese letztere ragt hier zwischen zwei somatopleuralen Mesodermmassen vor. Über der Skeletplatte gehen diese Massen, durch Blutgefäße voneinander getrennt (*bg*), in den dünnen oberen Rand der Flosse über; caudalwärts erstrecken sie sich in Form einer Sichel (siehe Fig. 22 u. 23 s), welche vorn dicker ist und caudalwärts allmählich dünner wird.

Die Strahlen werden in einer Reihenfolge von vorn nach hinten angelegt. In Fig. 17 sind schon sechs Paar Antimeren zu sehen, welche sich inmitten besonderer vom somatopleuralen Mesoderm gebildeter Leisten (*mu*) entwickeln. Später nähern sich die Antimeren paarweise; jedes Paar liefert einen Strahl. Wenn wir zu dem eben Gesagten hinzufügen, daß Zellen somatopleuralen Ursprunges an der Bildung des Mesenchyms der Flosse beteiligt sind, so scheint mir die Rolle der ganzen somatopleuralen Verdickung erschöpft zu sein; sie besteht nämlich im Aufbau sämtlicher Skelet- und Bindegewebelemente.

Sehen wir nun zu, was aus der Skeletplatte wird. Um Einblick in ihr Schicksal und ihre Differenzierungen zu bekommen, mußte zur Methode spezieller Färbungen des Knorpel- und Knochengewebes, sowie zur plastischen Rekonstruktionsmethode gegriffen werden.

Zur Färbung in toto des chondralen Gewebes verwandte ich Methyl-

grün, Methylenblau und Safranin; des Knochengewebes Alizarin und Eosin. Auf frühen Entwicklungsstufen gibt besonders gute Resultate Methylgrün (eine Vorbehandlung in sehr schwach salzsäurehaltigem Alkohol), auf späteren Safranin. Von den Schnittfärbungen hat mir folgende Dreifärbung eine vorzügliche Differenzierung der Gewebe gegeben: das Objekt wird in toto mit Boraxkarmin gefärbt; die auf Objektgläsern fixierten Schnitte kommen auf einige Minuten in Indigkarmin, werden rasch in 70°igem Spiritus ausgewaschen und gelangen auf einige Minuten in Safranin; sodann wird das Präparat mit 90°igem Alkohol ausgewaschen, in absolutem entwässert und in Damarlack eingeschlossen. Der Färbungsgrad muß unterm Mikroskop kontrolliert werden.

Das erste Stadium, in welchem nur eine Färbung mit Methylgrün gelang, ist in Fig. 20 abgebildet. Die Skeletplatte befindet sich im prochondralen Stadium, und der Embryo ist noch in der Eihülle eingeschlossen. Die Hornfäden haben sich schon längst gebildet. Die Strahlen sind noch nicht zu sehen; sie treten in der Mesodermzone auf, welche in Form einer Sichel (*s*) den distalen Rand der Skeletplatte umgreift.

Die Skeletplatte zeigt schon eine Differenzierung in einen oberen, größeren, abgerundeten Abschnitt, welcher die Anlage der zukünftigen Radialia liefert und der freien Flosse angehört, und in einen unteren, schmäleren, mit zwei Fortsätzen versehenen Abschnitt, die Anlage des Schultergürtels (*pop*, *prp*).

Allein die gemeinsame Anlage der Skeletplatte ist zu dieser Zeit noch einheitlich, und die Grenze der zukünftigen Differenzierung erscheint nur in Form eines ziemlich undeutlichen Konturs, der dadurch zustande kommt, daß der untere Abschnitt der Skeletplatte, augenscheinlich infolge eines dichteren Gefüges seiner Elemente, dunkler gefärbt erscheint.

Ich lenke die Aufmerksamkeit besonders auf die zwei Fortsätze *pop* und *prp*, da ihr weiteres Schicksal höchst interessant ist; der längere Fortsatz *pop* ist nach hinten und etwas aufwärts gerichtet; der kürzere, *prp*, nach vorn, abwärts.

Auf der folgenden Entwicklungsstufe (Fig. 21) wächst die ganze Skeletplatte nach vorn, weshalb sie verhältnismäßig flacher wird. Obschon sich die Anlage des primären Schultergürtels noch nicht abgetrennt hat, tritt sie deutlich hervor, dank ihrer intensiven dunklen Färbung. Beachtung verdient das starke Wachstum des Fortsatzes *pop*, besonders im Vergleich zum Fortsatze *prp*, welcher sich nur sehr wenig

vergrößert hat. Am vorderen Rande ist die Einsenkung *scf* aufgetreten, welche das erste Entwicklungsmoment der Scapularöffnung darstellt.

Auf der darauffolgenden Entwicklungsstufe (Fig. 22) erreicht der Fortsatz *pop* den höchsten Grad seiner Entwicklung und fällt, im Vergleich zum Fortsatz *prp*, durch seine ungeheure Größe auf; der letztere hat kaum angefangen zu wachsen. Von diesem Moment an beginnt der Fortsatz *pop* sich zu verkleinern, während der Fortsatz *prp* energisch zu wachsen beginnt. Interessant ist, daß diese Erscheinung mit der Umwandlungsperiode des Prochondriums in den Knorpel zusammenfällt; das vorliegende Stadium ist das letzte prochondrale Stadium: im nächstfolgenden Stadium haben wir es mit typischem Knorpelgewebe zu tun. Die scapulare Einbuchtung wird tiefer, infolge eines intensiven Wachstums des vorderen Abschnittes der Skeletplatte, und ihre Ränder werden zu Fortsätzen ausgezogen, welche später über der Einbuchtung aneinander wachsen, dieselbe in eine Öffnung verwandelnd. Das ist schon im nächstfolgenden Stadium zu sehen (Embryo von 5,5 mm Länge), welches sehr lehrreich ist (Fig. 23). In der Anlage des primären Schultergürtels gehen sehr wichtige Veränderungen vor, hauptsächlich was die oben beschriebenen Fortsätze anlangt (*pop* und *prp*). Während sich jetzt der Fortsatz *prp* stark vergrößert hat, bildet sich der Fortsatz *pop* zusehends zurück, und seine Größe, ist schon eine geringere als die des Fortsatzes *prp*. Diese Erscheinung welche in einer weniger ausgesprochenen Form auch schon bei andern Fischen beobachtet wurde, erklärt DUCRET durch ein intensiveres Wachstum der Hauptmasse der Skeletplatte im Gebiete des Fortsatzes *pop*, so daß dieser Fortsatz von dieser Masse förmlich umwachsen wird. Die Serie meiner Präparate in toto scheint mir eher auf ein intensives Wachstum im vorderen Abschnitte der Anlage des primären Schultergürtels hinzuweisen, d. h. über dem Fortsatze *prp*; ich neige also dahin, im Schwinden des Fortsatzes *pop* einen regressiven Prozeß zu erblicken.

Im oberen Abschnitt der gemeinsamen Skeletplatte, welche stark in die Fläche gewachsen und niedriger geworden ist, fangen die Radialia an hervorzutreten; ihre Entwicklung verläuft von vorn nach hinten. Zu allererst differenziert sich dasjenige Radiale, welches ich mit 2 bezeichne, sodann das Radiale 3; vom Radiale 4 ist vorläufig nur der vordere Rand angedeutet (Fig. 23). Jetzt haben sich auch schon die Flossenstrahlen, sieben an der Zahl, gebildet.

Die in diesem Stadium aufgetretenen Erscheinungen erfahren eine weitere Entwicklung in den nächstfolgenden Stadien. In der freien

Flosse kommt Radiale 4 zur vollen Differenzierung (Fig. 24), sowie das größte Radiale 5. Im primären Schultergürtel ist der Fortsatz *pop* fast völlig rückgebildet, während der Fortsatz *prp* ungeheure Dimensionen erreicht hat; er wächst bis zur mittleren ventralen Linie vor und kommt fast in Berührung mit dem entsprechenden Fortsatz der andern Seite. Die Lagerung der Zellen in der knorpeligen Anlage des primären Schultergürtels verdient in diesem Stadium eine besondere Beachtung: sie markiert dasjenige Gebiet, in welchem die Trennung des vorderen höher gelegenen Abschnittes vom hinteren, niedriger gelegenen eintreten wird. Der vordere Abschnitt stellt den gewöhnlich als Scapula gedeuteten Teil dar, und der hintere das Coracoid des primären knorpeligen Schultergürtels. Der erste (Scapula) ist mit einer Öffnung zum Durchtritt des Nerven versehen, und der zweite (Coracoid) mit zwei Fortsätzen: einem hinteren, dorsalen, dem Postcoracoid, und einem vorderen, ventralen, dem Präcoracoid¹.

Schon ein flüchtiger Blick auf Fig. 24, welche den primitiven knorpeligen Schultergürtel und die Radialia eines jungen *Exocoetus* von 1 cm Länge darstellt, lenkt unsre Aufmerksamkeit auf eine verdichtete Stelle der Scapula (1), welche über der Scapularöffnung vorragt und in einer Reihe mit den oben erwähnten vier Radialia liegt. Unterhalb dieser Verdichtung beginnt der Verknöcherungsprozeß fast gleichzeitig mit der Verknöcherung der Radialia. In dieser Bildung erblicke ich das erste Radiale, welches sekundär mit der Scapula verschmolz. Einen Beweis dafür, abgesehen vom allgemeinen Entwicklungscharakter, erblicke ich in der Beziehung der vorderen Strahlen zu den Radialia. Gewöhnlich sitzt der erste Strahl, der sogenannte Randstrahl, auf dem ersten Radiale, welches GEGENBAUR als 5 bezeichnet (ich bezeichne die Radialia von vorn angefangen caudalwärts, nach der Reihenfolge ihrer Entwicklung). Wenn die oben angeführte Vorragung der Scapula nicht dem vordersten, dem Radiale 1, entspräche, so hätten wenigstens drei der vordersten Strahlen keine Stütze. In Fig. 25 ist dieses erste Radiale noch deutlicher ausgesprochen, und in Fig. 26 sind auch die intimeren Beziehungen der vorderen Strahlen zu diesem rudimentären Radiale veranschaulicht, was, meiner Meinung nach, die von mir ausgesprochene Anschauung vollkommen bekräftigt. Diese Erklärung findet ihre Stütze darin, daß einigen Teleostei, z. B. *Salmo* und *Barbus*, nach GEGENBAUR auch im definitiven Zustande fünf Radialia eigen sind. Deswegen glaube ich, daß die Vorfahren von

¹ Diese Benennungen der beiden Fortsätze gebrauche ich provisorisch, da sie in den neuesten Arbeiten (SWINNERTON u. a.) Verwendung finden.

Exocoetus gleichfalls fünf Radialia besaßen, was sich in der Ontogenese dieser Form zu erkennen gibt. Gegenwärtig ist das erste Radiale bei *Exocoetus* schon von Anfang an mit der Scapula verschmolzen, und es entwickelt sich mit ihr in einer gemeinsamen Anlage; es bleibt rudimentär und tritt etwas später als die übrigen Radialia auf. Beim ausgewachsenen *Exocoetus* hat es, anscheinend, die Form eines mit einer Gelenkfläche versehenen Höckers, auf welchem der erste Strahl sitzt. Cranialwärts von diesem rudimentären Radiale finde ich in Fig. 24 noch einen kleinen, dunklen Abschnitt der Scapula; sein weiteres Schicksal bleibt unaufgeklärt.

Was das allgemeine Wachstum der paarigen Flossen anlangt, so ist dasselbe ein besonders energisches in der Periode, wo die Länge der jungen Fischehen 1—3 cm beträgt.

Länge des Fisch- chens	Länge der Brust- flossen	Länge der Bauch- flossen
1,5 cm	5 mm	4 mm
2 cm	9 mm	8 mm
2,2 cm	10 mm	9 mm
3,3 cm	14 mm	12 mm

Auf der ältesten Entwicklungsstufe (Fig. 25), über die ich verfügte (die Länge des Fischchens betrug 3,3 cm), ist alles oben Auseinandergesetzte noch deutlicher ausgesprochen. Der Präcoracoidfortsatz trifft in der ventral-medianen Linie mit dem gleichnamigen Fortsatze der entgegengesetzten Seite zusammen; der Postcoracoidfortsatz stellt nur einen kleinen Höcker dar. Die Grenze zwischen Coracoid und Scapula ist deutlich ausgesprochen. In den Radialia, von welchen das fünfte besonders stark entwickelt ist, geht ein intensiver Prozeß der perichondralen Verknöcherung vor sich, der in der Mittelzone besonders auffallend ist; dieser Prozeß führt hier schon jetzt zu einem fast vollständigen Schwunde des Knorpels. Dessen ungeachtet wächst das Knorpelgewebe der Radialiaenden, besonders der dorsalen, ein wenig seitwärts in der Richtung zu den benachbarten Radialia, d. h. zwischen den Enden der fünften, vierten und dritten Radialia kommt eine Verbindung in Form kleiner Brückchen zustande. Unter dem ersten rudimentären Radiale gewahrt man ebenfalls einen intensiven perichondralen Verknöcherungsprozeß, welcher sich über die ganze Fläche der Scapula und des Coracoid verbreitet. Überhaupt muß konstatiert werden, daß sich der perichondrale Verknöcherungsprozeß in der Scapula, welcher im oberen Gebiete der scapularen Öffnung

beginnt, sich, von den Radialia ausgehend, längs der Scapula abwärts ausbreitet. So verläuft der Entwicklungsprozeß der Skeletelemente der freien Extremität und des primären knorpeligen Schultergürtels bei *Exocoetus*, dessen Brustflossen ein besonders günstiges Objekt abgeben zur Lösung dieser Frage. Eine gewisse technische Schwierigkeit bietet nur der Umstand, daß man in einigen Fällen gezwungen ist, die Skeletteile von den das Bild überdeckenden mächtigen Muskelschichten mit Hilfe von Präpariernadeln zu befreien.

Es erübrigt nur noch die Umwandlung des primären knorpeligen Schultergürtels in den sekundären, definitiven, zu schildern, was mit weiteren Verknöcherungsprozessen im primären Schultergürtel und mit dem Auftreten eines neuen komplizierten knöchernen Elementes, des Cleithrum, verbunden ist.

Noch vor dem Ausschlüpfen, in einem Stadium, wo sich in den Brustflossen die Muskelfibrillen kaum zu differenzieren begonnen haben, entsteht vollkommen selbständig im Mesoderm das Cleithrum. Seine allererste Anlage liegt in Form einer dünnen Platte an der Basis der Brustflosse und grenzt an den vorderen Rand der noch prochondralen Scapula (Fig. 18). Es entsteht auf Kosten der Osteoblasten, welche im Mesoderm zerstreut sind und dasselbe mit einer dichten Schicht umgeben. Indem es abwärts und zum Teil aufwärts wächst, umgreift die Cleithrumanlage allmählich den vorderen Rand der Scapula (Fig. 25). Längs dem vorderen Rande der Ebene des primären Schultergürtels bildet das Cleithrum eine laterale Falte, welche abwärts nach hinten wächst (Fig. 15 u. 16).

Auf einem schräg-sagittalen Schnitte (Fig. 19 u. d. Photogr. Fig. 29) sind die gegenseitigen Beziehungen der cleithralen Anlage und der Scapula zu sehen. Mit seinem inneren hinteren Anschnitt liegt das Cleithrum der Scapula dicht auf; auf- und abwärts gibt sie faltenartige Fortsätze ab, von denen der untere weit nach vorn auswächst und, die ventral-mediane Linie erreichend, mit dem Cleithrum der entgegengesetzten Seite zusammentrifft, sowie mit den an derselben Stelle, etwas weiter nach hinten, zusammentreffenden Präcoracoidfortsätzen des primären Schultergürtels.

Über dem oberen Abschnitt des Cleithrum, von demselben vollkommen unabhängig¹, bilden sich auf Kosten der im Mesoderm zer-

¹ HALLER sucht zu beweisen, daß sich bei *Salmo* anfänglich zwei Platten bilden (2 Supracleithralia), eine laterale und eine mediane; die laterale wird zum Posttemporale PARKERS, und von der medianen trennt sich nach unten das stark auswachsende Cleithrum ab.

streuten Osteoblasten noch zwei Knochenplatten; die untere supraclithrale, die obere posttemporale (oder das zweite Supraclithrale). Späterhin vereinigt sich die erstere von ihnen gelenkartig mit dem oberen äußeren Rande des Cleithrum (bei 2,5 cm langen Fischchen), während die zweite der primären knorpeligen Gehörkapsel anliegt. Im definitiven Zustande bilden diese zwei Knöchelchen eine, wenn auch schwache Verbindung des ganzen Schultergürtels mit dem Cranium. Es sind also Cleithrum, Supraclithrale und Posttemporale typische Deckknochen, welche erst sekundär in den Bestand des Schultergürtels treten. Es sind bei *Exocoetus* keine Spuren der nach GEGENBAUR bei den Teleostei verschwundenen Clavicula zu finden.

Während dieses Entwicklungsprozesses der Deckknochen vollzieht sich der Ersatz der knorpeligen Radialia und des primären Schultergürtels durch Knochengewebe. An den Radialia beginnt der Verknöcherungsprozeß in der Mittelzone derselben, in der Reihenfolge ihres ontogenetischen Auftretens, d. h. er beginnt im Radiale 2 und schreitet fort bis zum Radiale 5 (Fig. 24 u. 25). In sagittalen und Querschnitten erhält man solche Bilder des Verknöcherungsprozesses, welche es möglich machen, denselben für einen endochondralen zu halten (siehe Photogr. Fig. 30). Allein, eine genaue Durchsicht der Serien und die gefertigten Modelle haben bewiesen, daß wir es hier ausschließlich mit einer perichondralen Verknöcherung zu tun haben. Die beim ersten Anblick ins Auge fallenden Bilder einer endochondralen Verknöcherung sind durch eine eigenartige Konfiguration der Radialia bedingt, welche an einen bilateralen Pilz erinnert. Im Gebiete des Stengels, d. h. in der Mittelzone, beginnt nun die Ablagerung von Knochengewebe auf Kosten der hier sich anhäufenden Osteoblasten. Die perichondrale Verknöcherung erstreckt sich später auch auf die Endteile der Radialia. Zuguterletzt werden die knorpeligen Radialia gänzlich durch knöcherne ersetzt, welche auf dem Schultergürtel fest sitzen. In der ersten Entwicklungsperiode der Radialia sind sie derart gelagert, daß das zweite, dritte und vierte dem scapularen Knorpel entsprechen, und das fünfte der Naht zwischen dem Scapular- und Coracoidknorpel. Jedoch im definitiven Zustande sitzen die Radialia 2 und 3 auf der knöchernen Scapula und die Radialia 4 und 5 auf dem Coracoid. Es kommt also eine gewisse Verlagerung der Radialia caudalwärts zustande. Schon bei 1,5 cm langen Fischchen gehen energische Verknöcherungsprozesse auch auf der ganzen Fläche der Scapula und des Coracoid, besonders im Bereich der scapularen Öffnung, vor sich. Unter dem ersten rudimentären Radiale beginnend, greift

der Verknöcherungsprozeß, wie ich schon oben sagte, abwärts auf die Scapula über. Die knöcherne Scapula des ausgewachsenen Individuums unterscheidet sich wenig von der primären knorpeligen eines 3,3 cm langen *Exocoetus* (vgl. Fig. 25 u. 15).

Im Gebiete des Coracoid finden wir eingreifende Veränderungen. Der anfangs, wie ich schon erwähnte, so stark entwickelte Postcoracoidfortsatz wurde allmählich rückgebildet; der Präcoracoidfortsatz, der eine ungeheure Größe erreicht hat, reicht bis zur median-ventralen Linie und gelangt in Berührung mit dem gleichnamigen Fortsatze der entgegengesetzten Seite. Im Gebiete des ganzen Coracoid und besonders seines Präcoracoidfortsatzes geht ein ungemein energischer perichondraler Verknöcherungsprozeß vor sich (Fig. 19). Im Bereiche seiner ganzen Länge, und besonders im unteren Gebiete, wurde der Präcoracoidfortsatz zum Ausgangspunkt der Knochenbildung, wobei dieser Prozeß in der Richtung nach vorn, nach hinten und ventralwärts energisch vor sich geht. Es ist möglich, daß der perichondrale Verknöcherungsprozeß durch den bindegewebigen verstärkt wird, um die ganze Masse der Knochensubstanz des definitiven Coracoid zu liefern, d. h. die im Bindegewebe zerstreuten Osteoblasten schieben neues Knochengewebe auf das vom Perichondrium stammende auf. Das vom vorderen Rande des Präcoracoidfortsatzes stammende Knochengewebe stößt auf das nach hinten auswachsende Knochengewebe des Cleithrum; zwischen ihnen bleibt eine spindelförmige Öffnung (Fig. 25), welche durch eine dünne Platte verdeckt ist (Fig. 16).

Der Knorpel des Präcoracoidfortsatzes beginnt von oben nach unten zu zerfallen, d. h. von der Stelle, wo der ganze Fortsatz vom eigentlichen Coracoid abgeht. Allein, eine Spur des knorpeligen Präcoracoidfortsatzes ist deutlich am definitiven knöchernen Coracoid zu erkennen (Fig. 15 u. 16); mir gelang es, das an einem 10 cm langen *Exocoetus* durch Safraninfärbung zu beweisen.

Als Endresultat sind der ganze Schultergürtel und die Radialia verknöchert, wobei die Hauptmasse dieses sekundären Schultergürtels aus dem Cleithrum und dem Knochen besteht, welcher sich im Gebiete des Präcoracoidfortsatzes entwickelt.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Skeletelemente der Brustflossen und des Schultergürtels bei *Exocoetus* führen zu folgenden Schlüssen:

1) Sämtliche Skeletelemente der freien Flosse und des Schultergürtels, sowie das Bindegewebe entstehen bei *Exocoetus* aus den Zellen der somatopleuralen Verdickung, der sogenannten Pectoralplatte.

2) Zuerst differenziert sich die primäre prochondrale Skeletplatte, welche die gemeinsame Anlage für die Radialia und den primären Schultergürtel darstellt, der aus der sogenannten Scapula und dem Coracoid besteht.

3) Der Schultergürtel, sowie die Radialia differenzieren sich aus der primären Skeletplatte, voneinander ganz unabhängig, heraus, d. h. die Radialia sind keine Fortsätze der Skeletplatte.

4) Nachdem sich die Skeletplatte gebildet hat, lagern sich kompakte Derivate der somatopleuralen Verdickung hutartig der Spitze der Brustflossenanlage an, sich vorn und hinten ventralwärts senkend. Auf Kosten der Zellen dieser kompakten Derivate werden die Hornfäden, die Strahlen und das Bindegewebe gebildet.

5) Die Entwicklung der Strahlen schreitet von vorn caudalwärts fort, inmitten besonderer walzenartiger Verdichtungen des Mesoderms, welches in Form einer Sichel dem distalen abgerundeten Rande der primären Skeletplatte anliegt.

6) Kurze Zeit nach dem Ausschlüpfen des Embryos beginnen sich im distalen Abschnitt der Skeletplatte die Radialia zu differenzieren, und im proximalen die Scapula, sowie das Coracoid.

7) Die Entwicklung der Radialia verläuft von vorn caudalwärts. Außer den vier definitiven Radialia wird ontogenetisch auch ein fünftes angelegt, welches vor dem ersten definitiven Radiale gelegen ist und sich in einer gemeinsamen Knorpelmasse mit der Scapula entwickelt. Diese rudimentäre Bildung stellt das erste Radiale dar, welches sekundär mit der Scapula verwächst. Es hatten also die Vorfahren des *Exocoetus* fünf Radialia.

8) Die Scapularöffnung entsteht als eine Einbuchtung, über welcher später ihre äußeren Ränder miteinander verwachsen.

9) Aus dem hinteren, coracoidalen Abschnitte der Skeletplatte wachsen zwei Fortsätze hervor. Von diesen Fortsätzen wächst anfangs derjenige sehr rasch aus, welcher caudalwärts und ein wenig dorsalwärts gerichtet ist, das sogenannte Postcoracoid. Seine größte Entfaltung im Stadium der prochondralen Platte erreichend, noch vor dem Ausschlüpfen, beginnt dieser Fortsatz sich rückzubilden. Seine Regressionsperiode fällt zusammen mit der Umwandlungsperiode des prochondralen Gewebes ins chondrale zur Zeit des Ausschlüpfens des Embryos. Zur selben Zeit fängt der vordere ventrale Fortsatz, das sogenannte Präcoracoid, stark zu wachsen an.

10) Das Postcoracoid regressiert ganz, während das Präcoracoid

bis zur ventralen Mittellinie hin vorwächst und mit dem entsprechenden Fortsatze der entgegengesetzten Seite in Berührung kommt.

11) Der perichondrale Verknöcherungsprozeß beginnt zuerst in der Mittelzone aller fünf Radialia. Das Radiale I ist in seiner definitiven Form als knöcherner Höcker der Scapula zu erkennen, welcher mit einer Gelenkfläche für den ersten Strahl versehen ist. Es ist eine Verschiebung der Radialia caudalwärts zu konstatieren.

12) Die perichondrale Verknöcherung der Scapula beginnt im Verwachsungsgebiet mit dem Radiale I und im Bereiche der Scapularöffnung, von wo aus sie abwärts fortschreitet.

13) Die Verknöcherung des Coracoid vollzieht sich auch dorsoventralwärts. Das Präcoracoid wird zum Herd eines intensiven Verknöcherungsprozesses, besonders in seinem unteren Abschnitte.

14) Der Entwicklungsgeg des Präcoracoidfortsatzes ist auch im definitiven Skelet in Form eines dichterem knöchernen Stranges angedeutet.

15) Ganz unabhängig vom primären Skelet, noch vor dem Ausschlüpfen, wird im Bindegewebe das Cleithrum angelegt, welches sich zu einem mächtigen Deckknochen entwickelt, der dem vorderen Rand der Scapula aufliegt.

16) Ganz unabhängig vom Cleithrum entwickeln sich, ebenfalls im Bindegewebe, zwei Knochenplatten, welche das Supracleithrum und das Posttemporale darstellen, die den Schultergürtel (eigentlich das Cleithrum) mit dem Schädel (*Os squamosum*) verbinden.

Aus dem Geschilderten ist ersichtlich, was für eingreifende Veränderungen die Skeletanlage der Brustflosse und ihres Gürtels bei *Exocoetus* auf seiner weiten phylogenetischen Entwicklungsbahn erfahren hat; die Ontogenese gibt uns zweifellose Beweise dafür. So ist z. B. von den Skeletelementen der freien Extremität das Radiale I von Anfang an mit der Scapula verwachsen, und im definitiven Zustande finden wir nur vier Radialia, wobei auch sie der Scapula und dem Coracoid fest ansitzen. Das Auftreten eines mächtigen Postcoracoidfortsatzes, welcher einer raschen regressiven Metamorphose anheimfällt, scheint mir darauf hinzudeuten, daß derselbe bei den Vorfahren der Teleostei eine wichtige funktionelle Bedeutung haben mußte. Endlich beweist der vollkommene Ersatz des primären knorpeligen Skelettes durch das sekundäre knöcherne ebenfalls die Größe dieser Veränderungen.

Alle diese Erscheinungen sind nicht ausschließlich *Exocoetus* eigen, sondern kommen bei allen bisher untersuchten Teleostei in größerem

oder geringerem Umfange zur Beobachtung, besonders was den Ersatz des primären knorpeligen Skelettes durch das sekundäre knöcherne, sowie das Auftreten und das Schwinden des sogenannten Postcoracoidfortsatzes betrifft; das hat bei *Esox* SWIRSKY beobachtet (er nannte ihn Coracoidfortsatz), bei *Salmo* DUCRET (sein Proc. ensiformis), bei *Salmo* und *Gasterosteus* SWINNERTON (sein Postcoracoid).

So treten also, was die Brustflossen anlangt, verschiedene Erscheinungen auf, welche von einer primitiveren Natur der Teleostei zeugen, und welche uns zwingen, ihre Vorfahren unter den tiefer stehenden Fischen zu suchen. Ungeachtet aller Versuche in dieser Richtung bleibt diese Frage auch bis heute noch völlig dunkel. Sind die Radialia der Teleostei homolog den Radialia der Ganoiden und Selachier, und, wenn sie es sind, so fragt es sich, wo sind die bei den Selachii so mächtig entwickelten Meta-, Meso- und Propterygia geblieben? Wenn die Ganoiden wirklich die Vorfahren der Teleostei vorstellen, so müßte sich doch diese Verwandtschaftsbeziehung in der Ontogenese auch in bezug auf solche widerstandsfähige Elemente der paarigen Extremitäten fossiler Fische kundgeben, wie es das Metapterygium ist.

Deswegen muß auf den Versuch HALLERS und SWINNERTONS hingewiesen werden, diese Elemente in der ontogenetischen Entwicklung der Teleostei aufzufinden. Besonders beachtenswert ist die Ansicht HALLERS, welcher in dem für gewöhnlich als Scapula gedeuteten Knochen das Metapterygium erblickt. Obschon ich seiner Beweisführung nicht vollkommen beistimmen kann, glaube ich doch, daß auch die Ontogenie des *Exocoetus* einige Hinweise auf die Richtigkeit dieser Ansicht enthält. Besonders interessant in dieser Hinsicht ist Fig. 24. Die Verteilung der Zellen des primären knorpeligen Schultergürtels scheint mir hier darauf hinzuweisen, daß die sogenannte Scapula in Wirklichkeit ein nur sekundär an das sogenannte Coracoid angewachsenes Element darstellt. Die breite Naht zwischen Scapula und Coracoid stellt diese Verwachsungslinie vor.

Wie es aus den Wechselbeziehungen der einzelnen Elemente in dieser Figur zu sehen ist, sitzen drei von den Radialia auf der sogenannten Scapula, die beiden hinteren entsprechen der Verbindungsnaht zwischen Scapula und Coracoid; später werden zwei von ihnen (IV u. V) auf das sogenannte Coracoid verschoben. Wenn wir nun diese Beziehungen mit denen bei den Selachiern und Ganoiden vergleichen, so taucht unwillkürlich der Gedanke auf, ob nicht dieses Stück Knorpel, welches gewöhnlich für die Scapula gehalten wird, in Wirklichkeit das Meta-

pterygium ist. In diesem Falle wäre auch die Bedeutung der ganz merkwürdigen Erscheinung des regressiven Schwundes des mächtigen, von uns provisorisch als Postcoracoid bezeichneten Fortsatzes klargelegt. Wenn wir nämlich in Fig. 22, 23 und 24 eine Linie ziehen, dort, wo sich die Naht zwischen der sogenannten Scapula und dem Coracoid bildet, so erhalten wir im Coracoid mit seinen Post- und Präcoracoidfortsätzen einen langen, knorpeligen Bogen, welcher sehr an den primitiven Schultergürtel der Selachier erinnert. In diesem Falle könnten wir annehmen, daß bei den Teleostei der obere dorsale Abschnitt des knorpeligen Schulterbogens der Selachier regressiert, während das Metapterygium in einer gemeinsamen Knorpelplatte, zusammen mit den Radialia und dem seitlichen Schultergürtel, angelegt wird, und sich erst später in dasjenige Gebilde differenziert, welches Scapula genannt wird.

Ich muß noch darauf hinweisen, daß dieselbe Naht im Knorpel, welche in Fig. 24 sich um die Scapula biegt, im vordersten Abschnitt der gemeinsamen Knorpelplatte noch eine kleine, oben dickere Stelle markiert, welche vielleicht in gewisser Beziehung steht zu den andern verschwundenen Skeletelementen, z. B. dem Mesopterygium.

Nach denselben, bei den ausgewachsenen Teleostei verschwundenen Skeletelementen suchend, hält SWINNERTON den anfangs so mächtig sich entwickelnden und sodann regressierenden Postcoracoidfortsatz für das Metapterygium. Allein die Beziehungen dieses Fortsatzes zu den andern Elementen des primären knorpeligen Skelettes, besonders das Fehlen einer direkten Verbindung mit den Radialia, sprechen, wie mir scheint, dafür, daß diese Meinung eine irrige ist.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung der Flossen der Teleostei fortsetzend, gedenke ich in der allernächsten Zeit auf diese Frage zurückzukommen; aus diesem Grund unterlasse ich einstweilen auch eine eingehendere Besprechung der Literatur, die Entwicklung der Skeletelemente der Teleostei betreffend.

Zum Schlusse halte ich es für angezeigt, zu bemerken, daß sich in der Entwicklung von *Exocoetus* der metamere Ursprung der Brustflossen der Teleostei mit genügender Schärfe zu erkennen gibt. Den fünf Muskelknospen der Urwirbel, welche in die Brustflossenanlage eintreten, entsprechen fünf Radialia und fünf Nerven. Die Entwicklung der Nerven habe ich nicht speziell untersucht, da ihr Eintritt in die Brustflossenanlage von andern Forschern genugsam erforscht ist.

St. Petersburg, im April 1908.

Literaturverzeichnis.

1. A. AGASSIZ, On the young stages of some osseous Fishes. Part III. Proc. of the amer. Acad. of Arts and Sciences Vol. XVII. 1882.
2. F. M. BALFOUR, Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. London 1878.
3. — On the development of the skeleton of the paired Fins of Elasmobranchii. Proc. of the Zool. Soc. of London 1881.
4. E. R. BOYER, The mesoderm in Teleosts: especially its share in the Formation of the pectoral Fin. Bull. of the Museum of Comp. Zoolog. Harv. Univ. Vol. XXIII, Nr. 2. 1892.
5. H. BRAUS, Die Entwicklung der Form der Extremitäten und des Extremitätenskelettes. In O. HERTWIGS Handbuch d. vergl. u. experim. Entwicklung d. Wirbeltiere. Bd. III. 1906.
6. H. CORNING, Über die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. Morph. Jahrb. Bd. XXII. 1895.
7. A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers VI. Die paarigen und unpaarigen Flossen der Selachier. Mitteil. aus d. Zoolog. Stat. zu Neapel. Bd. V. 1884.
8. E. DUCRET, Contribution à l'étude du développement des membres pairs et impairs des Poissons Téléostéens. Lausanne 1894.
9. C. EMERY und L. SIMONI, Recherches sur la ceinture scapulaire des cyprioides. Arch. ital. de biol. T. VII. 1886.
10. C. GEGENBAUR, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie d. Wirbeltiere. Heft II. 1. Schultergürtel der Wirbeltiere, 2. Brustflosse der Fische. Leipzig 1865.
11. — Clavicula und Cleithrum. Morph. Jahrb. Bd. XXIII. 1895.
12. F. GUITEL, Recherches sur le développement des nageoires paires du Cyclopterus lumpus L. Arch. d. zool. expériment. Sér. 3. T. IV. 1896.
13. B. HALLER, Über den Schultergürtel der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. LXVII, H. 2.
14. R. HARRISON, Über d. Entwickl. d. nicht knorpel. vorgebild. Skeletteile in den Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLII. 1893.
15. — Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XLVI. 1895.
16. KINGSLEY et CONN, Some observations on the Embryology of the Teleosts. Memoirs of the Boston Society of Natural History Vol. III. 1883.
17. F. MAURER, Die Entwicklung des Muskelsystems und der elektrischen Organe. Aus O. HERTWIGS Handbuch d. vergl. u. exper. Entwickl. d. Wirbeltiere. Bd. III. 1906.
18. McINTOSH et PRINCE, On the Development and Life-Histories of the Teleostean Food and other Fishes. Trans. Roy. Soc. Edinburgh Vol. XXXV.
19. S. MOLLIER, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Ichthyopterygium. Anat. Hefte von MERKEL u. BONNET. Bd. III. H. 8. 1893.

20. S. MOLLIER, II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte von MERKEL u. BONNET. H. 16. 1895.
21. — Über die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte von MERKEL u. BONNET. 1897.
22. OELLACHER, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Bachforelle. Bericht d. naturw. med. Vereinig. Innsbruck IX. Jahrg. 1878.
23. W. PARKER, Monograph on Shoulder Girdle and Sternum. 1868.
24. E. PRINCE, Points on the Development of the pectoral Fin and Girdle in Teleosteans. Rep. of the British Association for the Advancement of Science. 1886.
25. C. RABL, Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XV. 1889.
26. — Fortsetzung. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1899.
27. — Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Diese Zeitschrift. Bd. LXX. 3. 1901.
28. C. REGAN, The Phylogeny of the Teleostomi. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. Vol. XIII. 1904.
29. J. RYDER, A Contribution to the Embryography of Osseous Fishes with special Reference to the Development of the Cod (*Gadus morrhua*). Ann. Rep. U. S. Com. of Fish and Fisheries. 1882.
30. — On the Origin of Heterocercy and the Evolution of the Fins and Finrays of Fishes for 1884—1886. Ann. Rep. U. S. Com. of Fish and Fisheries.
31. W. SALENSKY, Entwicklungsgeschichte des Ichthyopterygium der Ganoiden und Dipnoer. Jahrbuch des Zoolog. Mus. d. K. Akademie d. Wissenschaften. T. III. 1898. [Russisch.]
32. J. SCHAFFER, Über den feineren Bau und die Entwicklung des Knorpelgewebes und über verwandte Formen der Stützsubstanz. I. Teil. Diese Zeitschr. LXX. 1901.
33. R. SEMON, Die Entwicklung der paarigen Flossen der *Ceratodus Forsteri*. Zoolog. Forschungsreisen in Australien und dem Malayischen Archipel. Lief. 14. Jena 1898.
34. H. SWINNERTON, A Contribution to the Morphology and Development of the Pectoral Skeleton of Teleosteans. Quart. Journ. of Mikrokosp. Science Vol. XLIX. New Series. 1906.
35. G. SWIRSKY, Untersuchungen über die Entwicklung des Schultergürtels und des Skelets der Brustflosse des Hechts. Inaug.-Dissertation 1880.
36. R. WIEDERSHEIM, Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien. Jena 1892.
37. H. ZIEGLER, Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXII. 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

abf, Anlage der Brustflossen;

bg, Blutgefäß;

ao, Aorta;

ch, Chorda dorsalis.

<i>cl</i> , Cleithrum;	<i>ppl</i> , Pectoralplatte;
<i>clf</i> , Cleithrumfortsatz;	<i>prb</i> , primäre Skeletplatte;
<i>clf¹</i> , Cleithrumfortsatz;	<i>prp</i> , Präcoracoidfortsatz;
<i>co</i> , Coracoid;	<i>ptt</i> , Posttemporale;
<i>d</i> , Darm;	<i>r</i> , Radiale;
<i>e</i> , Ectoderm;	<i>rm</i> , Rückenmark;
<i>ef</i> , Ectodermfalte;	<i>s</i> , Sichel des Mesoderms, in welchem die Basalteile der Flossenstrahlen sich entwickeln;
<i>ev</i> , Ectodermverdickung;	<i>sc</i> , Scapula;
<i>fst</i> , Flossenstrahl;	<i>scf</i> , Scapularöffnung;
<i>ghb</i> , Gehörbläschen;	<i>scl</i> , Supracleithrale;
<i>he</i> , hinteres Ende;	<i>sk</i> , Sclerotom;
<i>hs</i> , Hornschicht des Ectoderms;	<i>sl</i> , Seitenlinie;
<i>kdp</i> , die kompakten Derivate d. Pectoralplatte;	<i>so</i> , Somatopleura;
<i>m</i> , Muskeln;	<i>sp</i> , Splanchnopleura;
<i>mes</i> , Mesenchym;	<i>str</i> , Strahlen;
<i>mkn</i> , Muskelknospe;	<i>uw</i> , Urwirbel;
<i>mkns</i> , sekundäre Muskelknospen;	<i>v</i> , Vornierengang;
<i>mpl</i> , Muskelplatte;	<i>ve</i> , vorderes Ende;
<i>nv</i> , Nerv. vagus;	<i>vk</i> , Vornierenkammer.
<i>pchz</i> , Perichondriumzellen;	
<i>pop</i> , Postcoracoidfortsatz;	

Tafel XXIII.

Fig. 1. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 23 Urw. an der Grenze des dritten (*urw³*) und vierten (*urw⁴*) Urw. Vergr. 330.

Fig. 2. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 33 Urw. in der Gegend der Anlage der Bauchflossen. *vs*, Venenstrang; *gz*, Genitalzelle. Vergr. 330.

Fig. 3. Horizontalschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 28—30 Urw. Vergr. 330.

Fig. 4. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 33 Urw. in der Gegend des vierten (*urw⁴*) Urw. Vergr. 250.

Fig. 5. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 36—38 Urw. Vergr. 330.

Fig. 6. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 42 Urw. Vergr. 330.

Fig. 7. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* mit 50—55 Urw. Vergr. 300. Die Muskelknospen sind ein wenig schematisiert.

Fig. 8. Horizontalschnitt durch den Embryo von *Exocoetus* in einem etwas älteren Stadium, als voriges. Vergr. 330.

Tafel XXIV.

Fig. 9. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus*; die Brustflosse ist etwas schräg-horizontal geschnitten, infolge der allgemeinen Verschiebung der Flosse in der Richtung ihrer Befestigung vorwärts und aufwärts. Vergr. 250.

Fig. 10. Die Gesamtansicht der Brustflossenanlage und der Muskelknospen beim Embryo von *Exocoetus* mit 38 Urw. auf dem Präparat in toto. Vergr. 100.

Fig. 11. Schräger Querschnitt durch die Brustflosse von *Exocoetus*. *ve*, vorderes Ende; *he*, hinteres Ende. Vergr. 250.

Fig. 12. Schräger Querschnitt durch die Brustflosse von *Exocoetus* in einem etwas älteren Stadium. *ve* und *he*, wie im vorigen. Vergr. 250.

Fig. 13. Vertikalschnitt durch die rechte Brustflosse von *Exocoetus* im Stadium der Verschmelzung der Muskelknospen zur Muskelplatte. Vergr. 250.

Fig. 14. Vertikalschnitt durch die linke Brustflosse von *Exocoetus* im Stadium der ersten Differenzierung der Muskelfibrillen (*mf*) in der Muskelplatte der Brustflossen. Vergr. 200.

Fig. 15. Brustflosse und Schultergürtel eines ausgewachsenen *Exocoetus* von außen gesehen. *brl*, Bandlerolle, unter welcher die Sehne des Vor- und Abwärtsziehers der zwei ersten Flossenstrahlen herabläuft; *erco*, Coracoidkamm.

Fig. 16. Dieselben (ohne Strahlen) von innen gesehen.

Fig. 17. Schräger Querschnitt durch den oberen Teil der Brustflosse von *Exocoetus* im Stadium der Bildung der Flossenstrahlen. Es sind die Mesodermwülste (*mw*) zu sehen, in welchen die Strahlen entstehen. *mads*, *M. adductor superficialis*; *madp*, *M. adductor profundus*. Vergr. 200.

Fig. 18. Querschnitt durch den Embryo von *Exocoetus*. Das erste Auftreten der Anlage des Cleithrums (*cl*). Vergr. 250.

Fig. 19. Sagittalschnitt durch einen jungen *Exocoetus* von 2,5 cm Länge in der Gegend des Schultergürtels. Hellgrün bezeichnet die Knorpel; gelb das Knochengewebe; *br*, Kiemen; *pac*, primäre knorpelige Gehörkapsel.

Tafel XXV.

Eine Serie von Skeletanlagen der rechten Brustflosse und des Schultergürtels auf den Präparaten in toto von außen gesehen.

Fig. 20. Bildung des Postcoracoidfortsatzes. Vergr. 150. Der untere dunklere Teil der primären Skeletplatte stellt die Anlage des zukünftigen Schultergürtels dar.

Fig. 21. Weiterer Wuchs des Postcoracoidfortsatzes und Anfang der Bildung der Scapularöffnung. Vergr. 150.

Fig. 22. Höchste Stufe der Entwicklung des Postcoracoidfortsatzes; Beginn des Auswachsens des Präcoracoidfortsatzes. Vergr. 100.

Fig. 23. Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes und weiteres Auswachsen des Präcoracoidfortsatzes. Formierung der Scapularöffnung. Beginn der Differenzierung der Radien. Vergr. 100. Embryo von *Exocoetus* 5 mm lang.

Fig. 24. Schultergürtel und Radien eines jungen *Exocoetus* von 1 cm Länge. Vergr. 80. Bemerkenswert ist das an die Scapula angewachsene erste Radiale und die Rückbildung des Postcoracoidfortsatzes. *nl*, die breite Naht zwischen Scapula und Coracoid.

Fig. 25. Schultergürtel und freie Brustflosse eines jungen *Exocoetus* von 3,3 cm Länge. Vergr. 50. Außer dem primären Skelet (grün) ist die Bildung des sekundären Skelettes (gelb) als Cleithrum und Coracoid (in der Gegend des Präcoracoidfortsatzes) zu sehen.

Fig. 26. Die gegenseitigen Verhältnisse der Radien und Strahlen in der Brustflosse von *Exocoetus*, 2,3 cm lang. Linke Brustflosse. Vergr. 100.

Tafel XXVI.

Fig. 27. Embryo von *Exocoetus* mit 32 Urv. in toto. Vergr. 40.

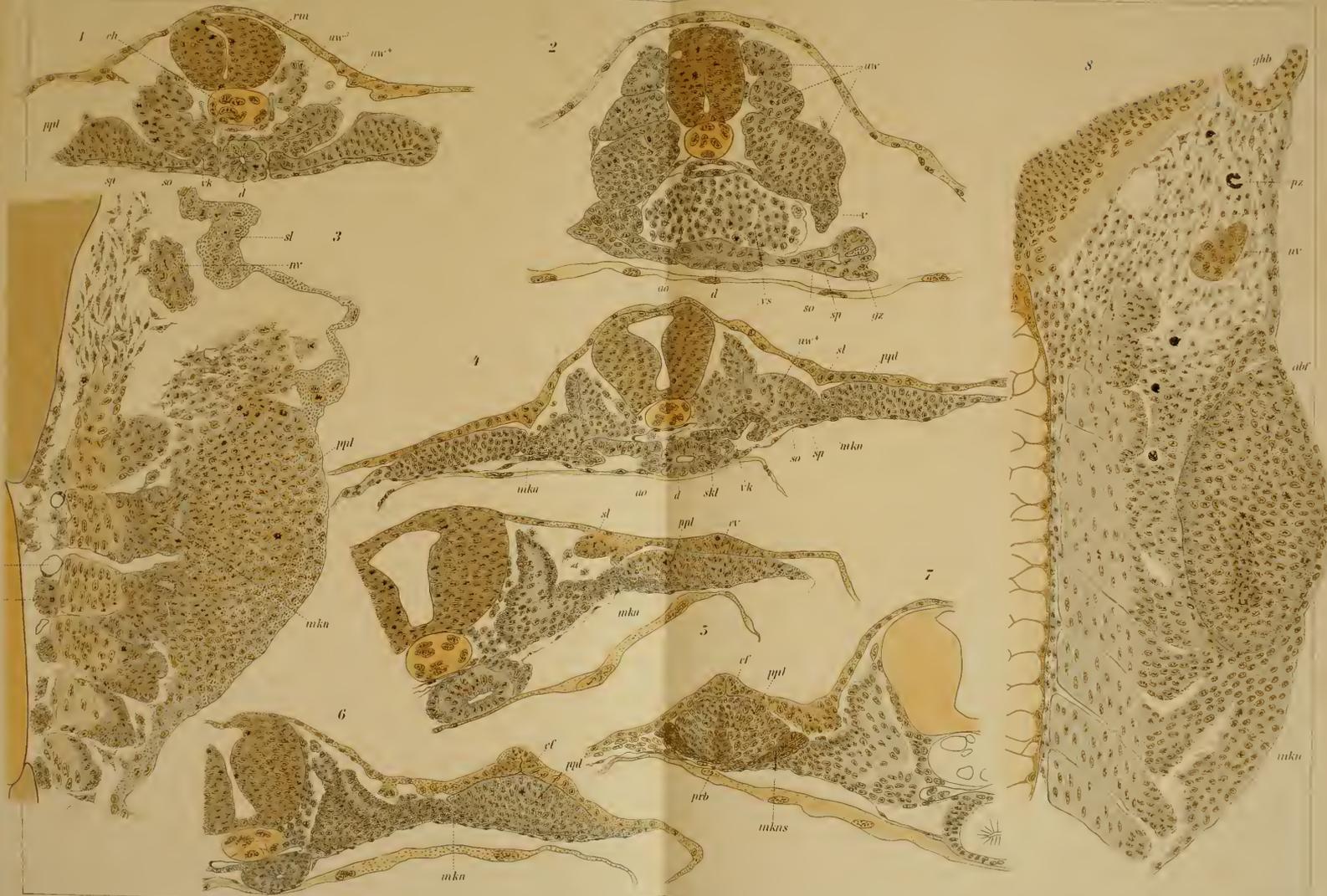
Fig. 28. Horizontalschnitt von einem älteren Embryo. Es sind die Muskelknospen zu sehen. Vergr. 300.

Fig. 29. Sagittalschnitt eines jungen *Exocoetus* von 2,5 cm Länge; zu sehen: die Anlage der knorpeligen Scapula und das ihr aufliegende Cleithrum (wie bei Fig. 19, Taf. XXV). Vergr. 50.

Fig. 30. Horizontalschnitt durch die freie Brustflosse und der anliegende Teil der Scapula in demselben Stadium; zu sehen: die vier Radialia und das fünfte — dem ersten entsprechend — an die Scapula angewachsen. Vergr. 50.

Fig. 31. *Exocoetus* von 3,3 cm Länge in toto. Vergr. 2.

Die Fig. 23—26 sind von meinem Freunde L. DANILOFF ausgeführt, dem ich hiermit meine Erkenntlichkeit ausdrücke.



20



pop

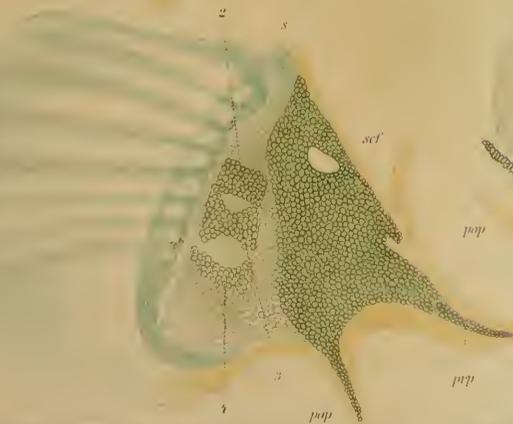
22



pop

pop

23



scf

pop

pop

pop

pop

24

21



1

2

3

4

5

pop

sc

scf

ol

co

pop

25



1

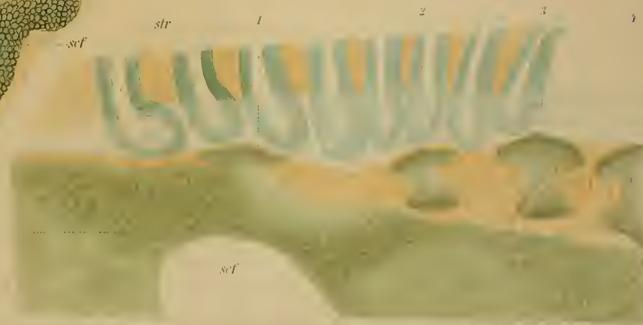
5

pop

co

pop

26



str

1

2

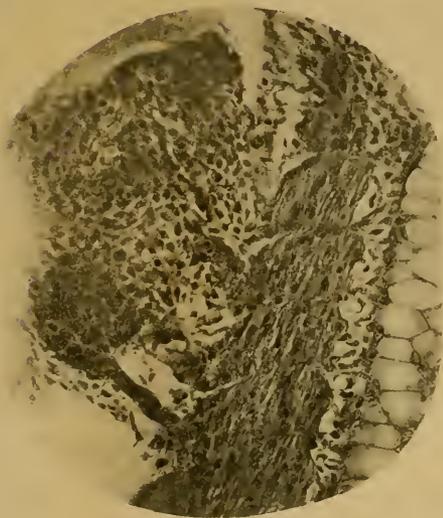
3

sc

scf



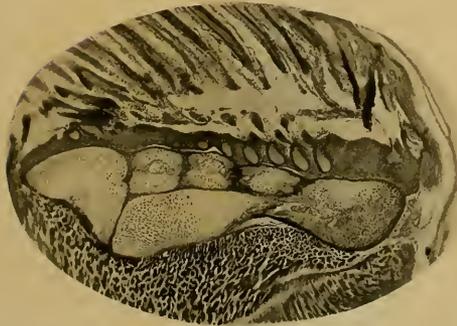
27.



28.



29.



30.



31.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [91](#)

Autor(en)/Author(s): Derjugin K.

Artikel/Article: [Die Entwicklung der Brustflossen und des Schultergürtels bei *Exocoetus volitans* 559-598](#)