

Das Skelett der Pleuracanthiden und ihre systematischen Beziehungen

von

Dr. Otto M. Reis*), München.

Mit einer Tafel.

Der erst vor 12 Jahren bekannt gewordene *Chlamydoselachus anguineus* Garman hat mit seiner auffallenden Zahnbildung von Anfang an lebhaftere Vergleichsversuche mit fossilen, nur oder fast nur nach den Zähnen bekannten Haiischen hervorgerufen; Garman, Cope, Gill, v. Zittel haben ihn sowohl mit *Cladodus* als mit *Pleuracanthus* verglichen. Letzterer Haiisch, der vorzüglich in Betracht kam, hat umgekehrt nach dem Bekanntwerden einzelner zuverlässiger Organisationsverhältnisse auch zoologische Kreise lebhaft erregt. Im Zoolog. Anzeiger war zweimal von ihm die Rede: A. Fritsch hat hier seine Feststellung über den archipterygialen Bau der Pectoralis publiziert und besonders hat L. Doederlein (Zoolog. Anzeiger XII, 1889, No. 301) nach einer nicht in jeder Hinsicht glücklichen, restaurierenden Darstellung der gesamten Skelettverhältnisse von *Pleuracanthus* durch Ch. Brongniart diese

* Die nachfolgende Abhandlung enthält eine kritische Prüfung und restaurierende Darstellung fast sämtlicher über das Skelett der Pleuracanthiden und deren systematische Beziehungen ausgesprochenen Ansichten und gegebenen Daten (besonders zum Schluss eine Besprechung des Archipterygiums), welche durch ein Studium von Materialien der bekannten Sammlungen in Frankfurt a. M., Leipzig, München und Strassburg unterstützt wurden. An allen diesen Materialien wurde mir auch Gelegenheit gegeben histologische Untersuchungen anzustellen, welche im Folgenden als die eigentliche Grundlage der Entwicklungsgeschichte der Pleuracanthiden aufgestellt wurden. Ich spreche hiermit Herrn Prof. Dr. Benecke, Herrn Geheimrat Prof. Dr. von Zittel und besonders den Herren Prof. Dr. Felix in Leipzig und Prof. Dr. Kinkelin in Frankfurt a. M. meinen herzlichsten Dank für die freundliche Überlassung der benutzten Exemplare aus. Die Abhandlung enthält am Schluss eine übersichtliche Zusammenstellung der gewonnenen Resultate.

zum ersten Male in kurzer, aber sachgemäßer Weise behandelt. Arbeiten von Koken, Fritsch und Jaekel sind dieser Studie sowohl in Detailuntersuchungen als auch in Versuchen von Gesamtdarstellungen gefolgt, ohne daß über den systematischen Anschluß dieser merkwürdigen Knorpelfische Abschließendes erbracht wurde. Die letzte Arbeit von O. Jaekel (Sitzungsber. der Gesellsch. natürl. Freunde zu Berlin, 1895, No. 4), welche nur betreffs der Morphologie des Axenskeletts kein abschließendes Urteil zu bringen vorgiebt, hat nun den merkwürdigen lebenden *Chlamydoselachus* mit den alten *Pleuracanthiden* in engste Beziehung zu bringen gesucht: äußere Ähnlichkeiten in der Zahnbildung, welche schon v. Zittel, Handbuch III, S. 88 besprach, sind ja vorhanden und da der Körper für den ersten Blick gar keine bietet, so wurden von Jaekel gewisse innere Verhältnisse betont, welche beide Typen miteinander gemeinsam haben sollen. Wie diese sehr „vermeintliche“ Gemeinschaft zustande kommt, muß ich kurz als Ausgangspunkt jeder ferneren Erörterung zeigen.

Skelettverhältnisse, welche zeitlich so weit auseinander liegende Elasmobranchier mit sonst ganz geringer äußerer Ähnlichkeit verbinden, müssen außergewöhnliche und auffällige sein; demgemäß sollen nach Jaekel beide in Rede stehende Typen darin übereinkommen, daß der vorderste wirkliche Kiemenbogen bei *Chlamydoselachus* neben seinem **Copular-Apparat** ein ventrales, überzähliges Verbindungsstück mit dem Hyoidbogen habe, welches auch bei *Pleuracanthus* vorhanden sein soll; hierselbst sei indessen der Bogen selbst ausgefallen, d. h. vor den fünf Kiemenbogen der *Pleuracanthiden* sei bei *Chlamydoselachus* noch ein sechster nach dem Hyoid zu, welcher bei ersteren durch das ventrale unpaare Rudiment vertreten ist.

Garman¹, der erste Autor über *Chlamydoselachus*, beschreibt nun die fragliche Stelle des vordersten Kiemengerüsts folgendermaßen: „Das dicke frontale Ende des Hyoids artikuliert am Basihyale (der lingualen Copula); dieses Basihyale ist aber so beschaffen, daß es sich mit einer oberen dreieckigen Scheibe über den äußeren, dünnen Artikularteil des anstoßenden Hyoids nach hinten fortsetzt, um sich vermittelt zweier lateraler Ecken mit dem Ceratobranchialteil des I. Kiemenbogens zu verbinden.“ Da nun bei Elasmobranchiern im Allgemeinen die Hypobranchialteile selbst mit den nach hinten gerichteten Copulis eine seitliche Verbindung der aufeinanderfolgenden Bogenpaare herstellen, so nennt er diese Eckenteile der lingualen Copula (Basihyale) „hypohyals“, ohne sie indessen als separate Stücke zu be-

¹ Bull. of the Mus. of Comp. Zool, Harvard Coll. Cambridge. Vol. XII, 1885—86, P. 1—37.

zeichnen¹; sie sind nur „the hinder angles of the basihyal cartilage.“ In Garmans Tafel IX ist nun das Kiemenskelett von unten gezeichnet; da die letzterwähnten Teile des Basihyale über den breiten frontalen Vorderrand des Hyoids sich von der Schlundseite her nach hinten hinüberschieben, so konnte ihre obere Ausdehnung im Bereich der Hyoidenden in der Zeichnung nur punktiert angedeutet werden. Bei flüchtigem Anschauen der Figur scheint sich hier vom ersten Kiemenbogen eine Knorpelplatte auf das Basihyale heranzulegen.

Dies hat nun O. Jaekel in der That so gesehen: „unzweifelhaft vergleichbar“ (!) mit der, wie Jaekel meint, überzähligen Platte bei *Pleuracanthus* legt sich nach seiner Versicherung auch bei *Chlamydoselachus* eine „einfache“ ventrale Platte von einem ersten Kiemenbogen nach dem Hyoid und dieser erste Kiemenbogen von *Chlamydoselachus* und die Platte bei *Pleuracanthus* sind Rudimente des vordersten Branchialbogens primitiver Haie (O. Jaekel). Demnach müßte also bei allen Haien mit fünf Kiemenbogen der vorderste Kiemenbogen hinter dem Hyoid ausgefallen sein. Ich habe nun eigentlich nicht nötig zu wiederholen, daß die „einfache“ Platte bei *Chlamydoselachus* gar nichts anderes ist, als der erwähnte dreieckige plattige Fortsatz des Basihyale, welcher ein integrierender, nicht abgetrennter Teil des Basihyale ist! - Bisher glaubte man allgemein und mit Berechtigung, daß das hintere Ende des Kiemengerüsts die Region sei, wo die Glieder desselben reduziert werden; nach Jaekel soll sich aber auch hinter dem Hyoid eine ähnliche Region befinden, in welchem die Branchialsegmente verschwinden! Hiermit sind aber auch noch andere Mißdeutungen verbunden, die wir nun einzeln vorführen müssen, um zu einer klaren Anschauung vom Kiemengerüst zukommen.

Schon in seiner Abhandlung über *Pristiophorus* (Zeitschr. d. d. geol. Ges. 1890, S. 108) verwechselt Jaekel die **Copularia** (= Hypobranchialia)² mit den **Copulae** (= Basibranchialia); aus dieser Vermengung feststehender Begriffe der Skelettlehre entspringen

¹ Echte, separate Hypohyalia giebt es bei lebenden Elasmobranchiern nicht und es wäre außerdem mehr als fraglich, ob die Hypobranchialia sich von den Copularelementen ableiten lassen.

² Copulare bedeutet das Verbindungsstück jedes Ceratobranchiale mit seiner Copula und ist identisch mit dem Terminus Hypobranchiale (vergl. besonders Bronn, Klassen u. Ordu., Fische, Tafel VIII, Erklärung zu Fig. 4 u. 5); erstere sind paarig, letztere unpaar. Bei *Pristiophorus* l. c. S. 108 sagt dagegen Jaekel: die ventralen Verbindungsstücke oder Copularia bestehen aus einer grossen Endplatte und drei paarigen Spangen; darnach ist ihm also Copulare = Copula. Das Verhängnisvolle dieser Identifizierung ganz wesentlich verschiedener Gebilde zeigt sich bei *Pleuracanthus*.

bei *Pleuracanthus* neue Irrtümer. An den beiden hintersten Bogen ist eine einzige mediane Platte zu erkennen, an den drei vorderen Bogen bemerkt man je paarige, nach hinten gerichtete Knorpelspannen, die sich median zusammensetzen und mit den folgenden direkt verbinden. Ein vorurteilsloser Kenner der elementaren Branchialverhältnisse lebender Haifische würde die Diagnose so stellen: an den drei vorderen Bogen sind Hypobranchialia ohne ihre Copulae vorhanden, wie dies bei lebenden Haien häufiger vorkommt, bei den zwei hintersten fehlen die Hypobranchialia, wie dies ebenda sehr oft der Fall ist. Die Notidaniden und Holocephalen beweisen aber, daß jedem Bogen ursprünglich je zwei Hypobranchialia (= Copulae) und je eine Copula zukommen, welche bei den Plagiostomen von jedem vorhergehenden Bogen sich nach hinten zu dem folgenden richten. Obige Deutung hat nun in der That schon Koken ausgesprochen: aber Jaekel geht über dieselbe hinaus, wie folgt: Copulae und Copula sind, wie erwähnt, eins und dasselbe und so findet er bei *Pleuracanthus* einen neuen „primitiven Zustand“, in welchen die bei lebenden Haien unpaaren Copulae noch aus zwei Theilstücken bestehen!! Daß bei einer großen Anzahl lebender Elasmobranchier neben den unpaaren Copulae noch die paarigen „Copularia“ an denselben Bogen bestehen, wird nicht beachtet und Jaekel schließt mit dem unwälzenden Gesichtspunkt: „Damit ändert sich aber auch die Auffassung der Visceralbogen überhaupt; dieselben sind dann primär jederseits aus drei Stücken zusammengesetzt, eine Auffassung, die wie wir sehen werden, auch durch die gleiche Gliederung des Schultergürtels bei *Pleuracanthus* bestätigt wird.“ — Jaekel übersieht hierbei auch, daß nebenbei noch eine Gliederung in Epi- und Keratobranchiale vorliegt, welche auch den ganz alten Acanthodinen eigen ist.

Der **Hyoidbogen** von *Pleuracanthus* besteht nach Jaekel jederseits aus drei Theilen: der Hyomandibel, dem Hyoid und den Hypohyalien;¹ von letzteren heißt es kurzer Hand: „Ventral wird der Hyoidbogen geschlossen durch zwei vollkommen getrennte dreieckige Stücke, welche als Hypohyalia zu bezeichnen sind und der einheitlichen Copula der jüngeren Selachier entsprechen.“ Wenn also diese — ich will mich einstweilen nur adjektivisch ausdrücken — „hypohyalen“ Gebilde einem Vorstadium der einheitlichen lingualen Copula entsprechen

¹ Die Gebilde, welche bei Jaekel Hypohyalia sind, werden bei Koken (Sitzungsber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin 1889, S. 86) zur Copula; was ich als Copula auffasse, ist bei Koken das Verschmelzungsprodukt von zwei Hypohyalien und bei Jaekel die merkwürdige Illusion von dem gar nicht existierenden Verbindungsknorpel des Hyoidbogens mit dem ersten Kiemenbogen bei *Chlamydoselachus*. Jaekel übergeht die diametral entgegengesetzte geäußerte Ansicht Kokens ohne jede Diskussion.

(sollen), so ist allerdings die oben besprochene eigentümliche Knorpelplatte, welche sich nach Jaekel bei *Pleuracanthus* vom ersten Kiemenbogen nach dem Hyoid hinüberlegen soll, ein rätselhaftes, im Plan des Kiemenbogenskeletts ganz überflüssiges Gebilde. Da aber die Hypobranchialia sehr wohl von den Copulis unterschiedene und unterscheidbare Gebilde sind, so könnte und sollte neben den von Jaekel als Hypohyalia bezeichneten Knorpeln auch noch eine Copula vorhanden sein und man kann sie leicht in der fraglichen medianen Platte erkennen. Es sucht ja bei fast allen Haien der erste Kiemenbogen mit seinem keratobranchialen Glied (meist ist das Hypobranchiale hier sehr reduziert) eine enge Verbindung mit dem Hyoidbogen und besonders mit der lingualen Copula, warum nicht vielleicht auch hier? Das einzig Unregelmäßige wäre, daß „hypohyale“ Gebilde hier zu einer selbständigen jugularen Symphyse kommen und der Lingualknorpel etwas hinter diese Symphyse gerückt wäre (abgesehen davon, daß Hypohyalia bei Elasmobranchiern noch nicht beobachtet sind). — Aber sind nicht bei *Pleuracanthus* selbst die Copulae der drei ersten Branchialbogen durch die mediane Längsvereinigung der Hypobranchialia ganz verdrängt? Ist nicht eine solche Verdrängung bei *Chlamydoselachus* vom ersten zum zweiten und dritten Bogen stadienweise zu beobachten: ist nicht ähnliches am vorderen Kiemengerüst bei den Spinaciden sehr deutlich? Ist nicht bei *Chlamydoselachus* selbst infolge der sehr geringen Kehlbreite die basihyale i. e. linguale Copula sehr in die Länge gezogen und teilweise so sehr nach oben gedrängt, daß die Keratohyalia selbst hinten unten (postlingual) nahezu zu einer ventralen Symphyse gelangen. Bewirkt dies nicht, daß die Verbindung des ersten Branchialbogens mit der lingualen Copula nur durch die Entwicklung jener etwas aufsergewöhnlichen, weit nach hinten vorspringenden lateromedialen „angles of that cartilage“ (basihyal), welche Jaekel so eigentümlich verwechselt und obendrein theoretisch zu verwerthen gesucht hat —, möglich wurde? Es könnten hier große prinzipielle Ähnlichkeiten bei immerhin großer morphologischer Verschiedenheit vorliegen, wenn wirklich, was mir sehr zweifelhaft ist, die in Rede stehenden Gebilde überhaupt zum Hyoidbogen gehören. Hypohyalia sind bei Selachiern, wie erwähnt, noch nie beobachtet und wir haben allen Grund, sie anders zu deuten. Es liegen zu ihrer Interpretation nun noch zwei Möglichkeiten vor, von welchen wir die eine gleich besprechen wollen. Schon Koken hat das in Rede stehende Gebilde vor dem Hyoidhorn beobachtet, hat aber nichts Rechtes damit anzufangen gewußt. Ähnlich nun wie die Hyoidhörner bei *Chlamydoselachus* sich hinter der Copula nahezu berühren, ähnlich wäre eine Symphysenbildung derselben vor der lingualen Copula keine Ummöglichkeit, sobald an dritter Stelle Gründe vorhanden sind, daß die Copula nach hinten rückt; es würden in diesem

Falle die Hyoidhörner in die Funktion der lingualen Copula rücken und es wäre eine endliche Abgliederung zweier symphysealer Stücke nur eine weitere Konsequenz. Eine solche Abgliederung könnte aber nur eine ursprünglich pathologische Bildung sein und als solche ist sie mir so lange verdächtig, bis gar keine andere Ursache zur Erklärung ansfindig zu machen ist. Es bleibt uns aber noch eine Möglichkeit, die der „Angliederung“, auf welche wir aber erst unten zurückkommen können. Zunächst möchte ich mir diesbezüglich betonen, daß mir die Lagerung der fraglichen Gebilde, wie sie Koken und Jaekel nach dem berühmten Prachtstück der Jordanschen Sammlung (vergl. Kner, Tafel VI, Fig. 1) angeben, durchaus nicht so sicher gestellt scheint.¹ Darnach richtet sich die frontale Diaphyse der Ceratohyale nur nach dem sogenannten Hypohyale. Eine ausgezeichnete Figur bei Fritsch (Fauna der Gaskohle, Band III, Heft 1, Tafel 96, Fig. 1), welche ich in Fig. 3 mit Fig. 2 (nach Koken und Jaekel) zu vergleichen bitte, zeigt das Hyoid mit seinem frontalen Ende nach der Mitte, d. h. nach dem Linguale umgebogen und setzt an diesem breit an! Das sogenannte „Hypohyale“ ist auch da, aber scheinbar normal mit seiner hinteren Spitze deutlich in den Winkel zwischen Hyoid und Mandibel eingeschaltet; ein Stück der Sammlung des Herrn Professor Felix zeigt auch die Hyoidea in einer mehr der Fritschschen Figur entsprechenden Lage, die mir viel natürlicher dünkt. Auch ist zu bedenken, daß das Jordansche Prachtstück, das eine direkte diaphyseale Angliederung von Hyoid und dem fraglichen Hypohyale auf der rechten Seite zeigt, gerade da die stärkste Zerstörung aller Teile aufweist; auf der linken Seite der Figur scheint einerseits das Hyoid sich mehr an die Copula anzuschließen und das fragliche Hypohyale mehr die Lage zu haben, wie es Fig. 3 darstellt. Auf die weitere Deutung kommen wir unten zurück.

Was also in dem Verhalten des Hyoid- und Kiemenbogenskeletts Verwandtschaftliches zwischen *Pleuracanthus* und *Chlamydoselachus* gefunden werden kann, ist nicht mehr und nicht weniger, als daß man behaupten kann, beide seien Elasmobranchier. *Chlamydoselachus* steht hierin den Notidaniden viel näher als *Pleuracanthus* beiden. *Pleuracanthus* hat indessen das Gegenteil von primitiven Eigenschaften, die ihm Jaekel zuerkennen möchte; er ist ziemlich stark reduziert und vereinfacht, er steht, wenn die Restanrationen sachlich richtig sind, im allgemeinen fast auf dem Reduktionsstadium der Spinaciden.

¹ Es wäre zur Entscheidung dieser Frage wichtig, daß das alte Jordansche Material in guten Abbildungen nochmals publiziert würde.

Ein anderer Punkt der Jaekelschen Studie über Pleuracanthiden verlangt eine kurze Besprechung, sowohl um kritisch die Reihe der morphologischen Auffassungen, auf welche dieser Autor seine Systematik gründet, durchzugehen, als auch, weil man ihn mit demselben Recht wie die eben besprochenen hinsichtlich der Verbindung von *Pleuracanthus* mit *Chlamydosclachus* als Gemeinschaft primitiver Merkmale anführen könnte; es betrifft das Fehlen von **Labialknorpeln**, welche man bei *Pleuracanthus* gemäß der starken Verkalkung aller Knorpel, wenn sie vorhanden gewesen wären, auch verkalkt und fossilisationsfähig vorgebildet voraussetzen muß. Auf Grund dieses Fehlens bei *Pleuracanthus* polemisiert Jaekel gegen die Auffassung, daß diese Knorpel primäre viscerale Bogenelemente darstellen. Die Sache hat aber noch eine andere Seite, von der sie sich anders ausnimmt, als von dem Verhalten bei *Pleuracanthus*, das uns kein Paradigma werden darf.

Bekanntlich haben die Holocephalen reich entwickelte Lippenknorpel. Diese Lippenknorpel, welche Hubrecht (vgl. Bronn, Class. u. Ordn., Pisces, Taf. VIII) nicht ganz richtig deutete, hat B. Vetter schon früher (Jenaische Zeitschr. Bd. XII) nebenher, aber im wesentlichen richtig dargestellt; besonders wurde ihren Nerven und Muskeln nach die volle Identität mit dem Labialsystem der Plagiostomen festgestellt. Verfasser dieses hat im Geolog. Magazine 1895, S. 386 bei der Besprechung der Lippenknorpel von *Squaloraja* auch die der Holocephalen nochmals einer detaillierteren Darstellung unterzogen. Die Holocephalen sind nun zweifelsohne ältere Typen als die Pleuracanthiden, sie sind jedenfalls devonisch (bezüglich sonstiger Alterskennzeichen verweise ich O. Jaekel auf die Ausführungen von E. Koken in Zeitschr. d. d. geolog. Ges. 1891, S. 156). Haben nun die Holocephalen mit den vielen lebenden Plagiostomen das gleiche Lippenknorpelsystem gemeinsam, so kann ihr Fehlen bei *Pleuracanthus* nicht von vorneherein primär sein. Die Lippenknorpel sind jedenfalls Rudimente und bei solchen genügen geringe Ursachen, um sie ganz zu unterdrücken. Diesbezüglich läßt sich folgende Erscheinung leicht erkennen: bei sonst normaler Körper- und Kopfform sind die Lippenknorpel bei denjenigen Haien am stärksten entwickelt, bei denen die Kiefer einer entschiedenen „Plagiostomie“ entsprechend ventral ziemlich quer zu der Längsaxe des Kopfes gestellt sind. Es scheint dies natürlich, weil die Labialgebilde bei solcher Stellung in ihrer in gewisser Hinsicht fixierten Lage an den Kieferknorpeln nach der Seite des Rostrums zu am wenigsten im Wachstum und in der Wirkung gehindert sind. Sie sind daher bei den Rochen noch stark entfaltet, wo sie aber allmählich (auch umgekehrt gegen das Rostrum gedrängt) mehr und mehr in die Nasenklappe aufgenommen werden, woselbst sie dann erst verschwinden. Bei den Plagiostomen werden

sie bei mehr deutlicher rostrolateraler Kieferstellung nach dem Quadratgelenk zu gedrängt. Das Verschwinden derselben von *Heranchus* zu *Heptanchus* ist hierfür ganz charakteristisch. *Chlamydoselachus* mit seiner fast ganz teleostomen Kieferstellung (an elongate body, an anterior mouth, a most extensive gap give it a remote resemblance to certain ophidia: Garman l. c. p. 1) hat keine Lippenknorpel, sie sind nach meiner Ansicht nach hinten verdrängt. Schon Doederlein erwähnt bei *Pleuracanthus* die teleostomenartige Stellung der Kiefer und so kann auch von dieser Seite aus dem Fehlen der Lippenknorpel keine unbedingt primitive Bedeutung zuerkannt werden. Wir sehen in Unterstützung dieser Ansicht, den infraorbitalen Teil des Palatoquadratum in einer Weise, wie es sonst bei keinem lebenden Elasmobranchier der Fall ist, das Auge von hinten her nach aufsen unterchieben; jedenfalls bedeutet dies eine stark lateral-externe Stellung, welche notwendig auf die Verdrängung der Labialbildungen zurückwirken muß. Dafs ein Arrangement und eine Funktionsänderung, wie wir sie bei *Acanthodes* letztlin dargestellt haben, das Fehlen von Labialknorpeln bei diesem alten Typus von vornherein verständlich macht, braucht wohl nicht weiter betont zu werden.

In ähnlicher Weise, wie in dieser Frage giebt O. Jaekel auch in Bezug auf das Problem der „submentalen“ Knorpel (vgl. Terminus bei Gegenbaur, Untersuch., Heft III, S. 209) sein Urteil, freilich ohne jede Benutzung zoologischer Litteratur, ab. *Pleuracanthus* besitzt nach seiner Meinung submentale Radien nicht und so macht ihn sowohl dies, als auch der Umstand an ihrer Deutung als primitive Elemente stutzig, dafs sie gerade bei so hoch entwickelten Selachiern (Scylliden) und bei diesen allein unter den lebenden Vertretern bewahrt sein sollen.

Und dennoch gehören diese Knorpel dem Urbauplan des Kieferskeletts an und müssen auch von den primitiven Bauelementen, seien es nun radiale oder arcuale Elemente des Kiefer - Kiemenbogenskeletts, abgeleitet werden; wir wollten hierbei nur vergleichend-phylogenetisch vorgehen und die physiologische Erwägung nur kurz pointieren, nach der einer Neuentstehung eines solchen Knorpels wichtige Veränderungen in den Weichteilen und deren Funktionen vorhergehen sollten. Die Ansicht von einem pilzartigen Aufschiefsen eines Knorpels, für den im weiteren Umkreis keine Funktion, keine physiologische Beziehung zu erkennen ist, enthält zu viel Phantastisches, und wir sind daher gewohnt, Knorpelgebilde dieser Charakteristik mit Recht als funktionslos gewordene Rudimente anzusehen.

Auch hier sind wieder die lebenden und fossilen Holocephalen wichtig, die Jaekel nicht oder nur wenig berücksichtigt. Auch diese besitzen in der That die submentalen Knorpel und es gilt hier derselbe Schlufs wie oben: sind dieselben den Scylliiden (die trotz ihrer „hohen Entwicklung“ noch mehrere andere recht primitive Merkmale zum Teil sogar mit den Holocephalen bewahrt haben) gemeinsam, so kommen sie ebenfalls deren Vorfahren zu, wenngleich sie bei denselben sehr selten in das Reifestadium aus der Ontogenese hinübergerettet werden.

Dafs die Holocephalen wirklich die submentalen Knorpel besitzen, das hat Solger, Morphol. Jahrb. 1875, dargestellt. Verfasser dieses ist in Geogn. Jahreshefte, 1890, S. 3—4, hierauf kurz eingegangen; auch ist die Solgersche Deutung in Bronn, Kl. u. Ordn. d. Th., Pisces S. 56, aufgenommen. Es genügt das in letzterem Werke über das Skelett der Elasmobranchier Vorgebrachte vollständig für einen Paläontologen, dem es nicht möglich sein sollte, die übrige zoologische Original- und Spezialliteratur in ausreichender Weise zu benutzen.

Warum erscheinen aber nun diese Knorpel, wenn sie primitive Elemente sein sollen, bei den Elasmobranchiern so selten? Wir müssen hierauf kurz eingehen! Ein primitives branchiales Element ist nicht nur durch einen Skeletteil angedeutet, sondern auch durch die segmental mit ihm angelegten Muskeln, Nerven und Blutgefäße; so scheint auch die submentale Region bei den Fischen nicht nur diese „submentalen“ Knorpel als Kennzeichen alter Teile des oralen Planes zu besitzen. B. Vetter hat bei den Ganoiden und Knochenfischen einen Muskel zwischen den vordersten Unterkiefern (den M. intermandibularis) beschrieben, der zur visceralen, ursprünglich segmental (branchiomer) entstehenden Ringmuskulatur gehört und hier völlig selbständig bleibt. Vetter hat weiterhin festgestellt, dafs dieser Muskel bei den Elasmobranchiern mit der oberflächlichen, am Unterkiefer inserierenden Partie der ventralen Hyoid-Ringmuskulatur verschmilzt, trotzdem er von Zweigen der Kiefernnerven versorgt wird; Vetter, der den Kieferadduktor noch für homolog dem Kiemenbogenadduktor ansah, hielt ihn für den Rest eines Kiefer-Ringmuskels. A. Dohrn hat nun aber festgestellt, dafs die dem Palatoquadratum und der Mandibel branchiomer zugehörigen Ringmuskeln allein durch den großen Add. mandibularis repräsentiert sind: also wird darnach der „Intermandibularis“ ein überzähliges Element. Nun hat Parker auch bei Amphibien nachgewiesen, dafs in der Ontogenese praemandibular ein Knorpelchen entsteht, welches im Laufe der Entwicklung zwischen die Unterkiefer in die Symphyse eingeschaltet wird und als sogenanntes Mento-Meckelium verknöchert. Dieses Mento-Meckelium, dessen Entstehung der eines präcoralen Elements gleicht, haben aber auch Ganoiden,

z. B. *Amia* und damit scheint auch für den bei ihnen auftretenden *Musc. intermandibularis* das segmental zugehörige Knorpel-element gegeben zu sein. Dieser Muskel ist bei Ganoiden und Teleostieren frei, wohl weil die eigentliche, am Unterkiefer inserierende oberflächliche Hyoid-Ringmuskelschicht eine große Umgestaltung erfährt. Bei Elasmobranchiern ist der *Intermandibularis* mit dieser letzteren eingeschmolzen zur Beherrschung des in gewaltigem Übergewicht entwickelten knorpeligen Kiefers: daher werden auch die submentalen Knorpel ganz bedeutungslos und verschwinden in den meisten Fällen.

Dafs nun diese Knorpel bei den Holocephalen so stark entwickelt sind,¹ das hat dieselbe Ursache, wie die reiche Labialknorpel-Entwicklung derselben: die Zahnbildung ist reduziert (wenn auch die einzeln vorhandenen Zähne relativ groß sind), die Kiefer sind sehr verkürzt, die Autostylie ist eingetreten und die praeoralen Elemente haben daher nach vorn und außen den freiesten Spielraum. Ob Ähnliches vielleicht auch für die Scylliden mit breit auseinander stehenden Kiefern mit kleinen, nach vorn gelegenen und vor den Kiemenöffnungen relativ weit entfernter Mundspalte gilt, wage ich nicht zu sagen, glaube aber platzschaffende Momente zu kennen, welche in ähnlicher Weise wirken könnten (vgl. S. 88), wie bei den Holocephalen. Bei den Teleostomen endlich tritt der Mandibularknorpel als Meckelscher Knorpel sehr zurück, da die Kieferfunktion von den selbständig bewegten dermalen Knochen besorgt wird: infolge davon können auch praemandibulare Knorpel-elemente wieder zu einer höheren Bedeutung gelangen, welche bei Elasmobranchiern eben durch die substantielle und dynamische Praevalenz der Mandibularknorpel funktionslos wurden. Andererseits wird bei Teleostomen durch die Entstehung des ganz neuen dermalen Opercular- und Branchiostegalapparates das Hyoid mit seiner Muskulatur nach hinten gezogen, letztere in ihrem Ansatz und Faserverlauf sehr geändert und so die Verbindung mit dem *Intermandibularis* gelöst, wodurch weiterhin die Selbständigkeit intermandibularer (= submentaler) Elemente erhöht werden konnte.

Wenn wir nun bei *Pleuracanthus* das einzige Gebilde, das ohne Vorurteil als linguale Copula gedeutet wird, auch als solches deuten und in normaler Weise hier auch das frontale Hyoidende annehmen, so müssen wir bemerken, dafs hier aus irgend einem Grunde (vergl. unten) die Lingualregion sehr weit aboralwärts gerückt ist und hierdurch auch die Möglichkeit stärkerer Reifeentwicklung intermandibularer Gebilde gegeben ist.

¹ Bei den fossilen holocephalen *Myriacanthiden* bilden die submentalen Knorpel die starke Stütze eines im Gewebe der Unterlippe zunächst den distalen Enden dieser Knorpel auf der Außenseite des Mandibularknorpels befestigten medianen Stachelzahnes (vergl. *Geological Magazine* 1895, S. 388, Tafel XII, Fig. 3).

Ich glaube daher, daß die Knorpel, welche Jaekel Hypohyalia nennt und welche, wie wir oben ausgeführt haben, bei Elasmobranchiern ein ganz fremdartiges Element im Hyoidbogen darstellen, daß diese Knorpel den submentalen Knorpel der Seylliiden und Holocephalen entsprechen. Sehr spricht dafür die Lage dieser Knorpel bei dem Exemplar von A. Fritsch, vgl. Fig. 3, Taf. 1 unten.

Wenn nun unsere Ansicht richtig ist, daß der M. intermandibularis ein diesen submentalen Knorpeln segmental zugehöriger Ringmuskel ist und wenn dieser Muskel bei den Elasmobranchiern mit der äußeren mandibularen Schicht der Hyoidmuskulatur verschmilzt, so ist eine engere Anlagerung der dem Unterkieferunterrand sonst angelagerten Submentalia und der gleichartig gelagerten Hyoidea durchaus nichts Überraschendes. Nach dieser Auffassung ist auch die von Jaekel so sehr verkannte linguale Copula an ihrer richtigen Stelle und unser obiger Rechtfertigungsversuch einer Deutung der vor dem Zungenbeinbogen liegenden Knorpel als von der lingualen Copula verschiedene „Hypohyalia“ ganz überflüssig.

Unter gar keinen Umständen können aber die erwähnten „intermandibularen“ Bildungen, mögen sie sein, was sie wollen, in stammesgeschichtlicher Hinsicht für die *Pleuracanthiden* ausgebeutet werden.

Einer weiteren primitiven Eigenschaft bei Pleuracanthiden, welche Jaekel gefunden zu haben glaubt, muß mit großen Zweifeln entgegengetreten werden. Er glaubt am **Palatoquadratum Kiemenradien** entdeckt zu haben, welche abweichend von dem Verhalten der sog. Spitzlochknorpel, als Träger einer äußeren Membran, am äußeren Hinterrand des oberen Teils des Quadratkiels ansitzen und über das Hyomandibulare hinübergreifen sollen. Diese Gebilde wurden von ihm an einem einzigen Exemplar von der Innenseite der Kiefer ans durch Präparation nach dem Gestein zu bloßgelegt, wobei die Lage der Skeletteile verhinderte, den ganzen Hinterrand des Oberkiefers frei zu machen! Dies ist eine sehr prekäre Sache; weiß man ja nie, ob unter den Skeletteilen (also hier unter dem Oberkiefer) noch andere Teile unterlagern (vielleicht die Hyomandibel, vielleicht Kiemenbogen), deren Radien unter dem Hinterrand des Palatoquadratum hervor schauend, demselben anzusitzen scheinen. Es ist sogar die wichtige Möglichkeit in Betracht zu ziehen, ob nicht die Hyoid- und Hyomandibularradien, wie sie bei Notidaniden (vgl. Gegenbaur, Unters., Heft III, 179) an die Mandibel bzw. an das Palatoquadratum rücken und ihren Zusammenhang mit dem Hyoidbogen verlieren, auch hier am Hinterrand des Palatoquadratum ihre Befestigung finden, was sich vielleicht auch durch das Verschwinden des oberen Hyomandibularendes

unter dem Palatoquadratum rechtfertigen ließe. Diese Erscheinung der Verrückung der Hyo-Radien vom postoralen Bogen zum oralen hat seine tiefere Begründung darin, daß der ganze Ringmuskel (dem die Hyo-Radien zur Stütze dienen) am Palatoquadrathinterrand und Mandibelhinterrand seinen Ursprung hat, was bei Notidaniden in besonders starkem Maße der Fall ist. Nun hat A. Fritsch mit Recht betont, daß die Hyomandibel von *Pleuracanthus* von der Seite gesehen stets unter dem Palatoquadratum liege; an keinem der bisher veröffentlichten Exemplare ist die Hyomandibel deutlich zu erkennen und nur an einzelnen der von mir untersuchten Stücke sah ich dessen Unterende wie auch bei *Acanthodes* hinter dem unteren Quadratabschnitt des Palatoquadrats auftauchen. Nirgends ist das Lageverhältnis so, wie es Jaekel in seiner Restauration darstellt, wie es allerdings auch sein müßte, wenn seine in Rede stehende Hypothese möglich wäre.

Abgesehen hiervon ist es ganz undenkbar, daß bei einer dem gewöhnlichen Verhalten bei so vielen Elasmobranchiern ganz entsprechenden, engen Anlagerung des Hyoidbogens an den Kieferbogen und bei einer Entwicklung der Hyoid-Hyomandibularfalte mit ihren Radien zu einer immerhin bemerkbaren Opercularfalte ein **Bestehen des Spritzlochs** in solcher höchst primitiven Ausdehnung und in solcher ursprünglichen Gestaltung von Begleitmomenten bestehen bleiben kann. Außerdem möchte ich noch meinen, daß bei dem so voluminös entwickelten Quadratteil und der stark lateralen Kieferstellung, deren Wirkung sich hinten am meisten äußert, eine so ausgedehnte Spritzlochspalte gar nicht erhalten bleiben kann. Bei den Batoiden und typischeren Quermäulern ist das Spritzloch mit seinen Knorpeln wohl entwickelt. Wenn bei den Rochen die von der degenerierenden Zahnbildung ausgehende Reduktion in Länge und in Stellung der Kiefer nicht eine bessere Entfaltung der Spritzlöcher gestattete, wäre die Art ihrer Lebensweise ganz unmöglich. Merkwürdiger Weise verschwinden bei den Notidaniden (wo die Labialknorpel ganz gradweise verschwinden) auch die Spritzlochknorpel und die Spritzlöcher werden klein. *Pleuracanthus* hat nun mit den Notidaniden nahezu deckende Form, Größe und Stellung des Oberkiefers und trotzdem sollten hier die ursprünglichsten Verhältnisse vorliegen? Hier, wo alles so gebildet ist, daß es bei den bekannten lebenden Formen gerade die Bedingung zur Reduktion schon eines nur durchschnittlich entwickelten Spritzlochbestandes darstellt?

Auch bei *Chlamydoselachus* ist das Spritzloch klein und der Knorpel fehlt ganz, wie auch die Lippenknorpel nicht vorhanden sind. Trotzdem der Quadratteil des Palatoquadrats hier nicht so voluminös vorliegt, verengert doch die sehr laterale Kieferstellung mit der außerordentlich langen Mundspalte und dem starken Schlundraum bei dorsoventraler Kom-

pression der Teile die hintere Ausdehnung der skelettären Partien: dabei ist zu bedenken, daß wenn auch die geringere Stärke des Palatoquadrats an jüngere Haie (von den Spinaciden abwärts) erinnert, doch hier noch etwas vorliegt, was auf das Verhalten bei den Notidaniden hinweist, nämlich die sehr schief nach vorne gerichtete Lage der Hyomandibel, die bei den erwähnten lebenden Haien vom jüngeren Typus seltener einfach senkrecht, aber meist aufwärts und etwas nach hinten gerichtet ist¹. Auch ein anderes Moment könnte hier noch zur Reduktion des Spritzlochs einwirken, worüber Garman eine feine Bemerkung macht (l. c. p. 2): as is to be expected in connection with large branchial apertures, the spiracles are very small.

Ich will hier noch kurz bemerken, daß mir sehr wohl bekannt ist, daß nach den ontogenetischen Untersuchungen von Dohrn u. a. die Spritzlochknorpel gar nicht als Radien des Oberkiefers entstehen, sondern als Teile eines selbständigen Branchialsegments: auch aus diesem Grunde ist ein Verhalten wie es Jaekel bei *Pleuracanthus* annimmt, von vorne herein höchst unwahrscheinlich.

Wie Jaekel übrigens die deutlichen **Kiemenradien** bei *Pleuracanthus* mißverstehen kann und sagt, daß sie „mehr den Eindruck von Verbindungsstücken der Bogen als eigentlicher Kiemenradien machen“ ist ebenso an und für sich unverständlich, als die neue Deutung selbst morphologisch und physiologisch jeder Begründung entbehrt.

„Äussere Kiemenbogen fehlen bei *Pleuracanthus*; dieselben können wohl auch bei jüngeren Haien nur als sekundäre Bildung in der Haut entstanden sein, nachdem der oben besprochene Deckel verkümmert war“ (Jaekel. l. c. 75).

Was das entwicklungsgeschichtliche Alter dieser extrabranhialen Knorpel betrifft, so läßt sich daraus ein Schluß ziehen, daß der lebende *Notidamus* einerseits und *Cestracion* andererseits äussere Bogen besitzen. *Notidamus* ist nun schon jurassisch und die *Cestracioniden* sind in ihren typischsten Vertretern jurassisch und triassisch; die Notidaniden stammen nun sicher von Hybodontiden und haben mit den *Cestracioniden* im engeren Sinne nichts unmittelbar gemein; die Hybodontiden sind aber auch überwiegend triassisch, also älter²; die Vorfahren beider letzten Gruppen (der *Cestracioniden* in weiterem

¹ Diese primitive Stellung des Hyom. zeigen auch unter den Teleostomen die Acipenseroiden gegenüber den Lepidosteiden.

² Daß die Extrabranhialknorpel bei *Hybodus* noch nicht beobachtet sind, beweist nichts; sie sind eben nicht verkalkt; gerade so wie auch die Kiemenradien bei *Hybodus*, welche mit den Extrabranhialknorpeln dieselbe Entstehung und ähnliche Funktion haben und doch sicher vorhanden waren, nicht verkalkt sind

Sinne) müssen also schon die äußeren Bogen besessen haben, es waren vortriassische Selachier und mindestens permisch, standen also zeitlich den Pleuracanthiden sehr nahe. Welche Bedeutung hat nun das Fehlen dieser Bildungen bei Pleuracanthiden? Gar keine, wenigstens keine in dem Sinne wie Jaekel meint.

Was die Ontogenese der äußeren Bogen betrifft so muss ich Jaekel auf die Mitteilungen der Zoologischen Station in Neapel verweisen: es sind die zwei am meisten dorsal bzw. ventral stehenden Radien nach Dohrn um die distalen Enden der intermediären Radien einfach herangewachsen; sie sind durchaus nicht, wie Jaekel meint, „in der Haut“ entstanden; „in der Haut“ entstehen überhaupt nur die sexuellen Knorpel. Die extrabran- chialen Knorpel sind wahrscheinlich schon so alt als die Ringmuskulatur alt ist, deren wichtigste Stütze sie bilden; also wohl so alt als die Elasmobranchier selbst.

Nach oben zitierter Äußerung nimmt nun Jaekel an, dass diese äußeren Bogen erst entstanden seien, nachdem der „Deckel“ verkümmert war. Also die älteren primitiven Elasmobranchier haben darnach Kiemendeckel etwa nach Art der Holocephalen besessen? So groß müßte der Deckel ja jedenfalls sein; er müßte in seinen Wirkungen bis zum letzten Bogen reichen, wenn sein Verschwinden eine Ersatzbildung in den extrabran- chialen Knorpeln an sämtlichen Bogen verursachen sollte. Da die Aktionsfähigkeit am Hyomandibulare eine relativ geringe und seine Wirkung in die Ferne unbedeutend ist, so müßte die Wirkung von einem flächenhaft und substanziell bis zum Schultergürtel ausgedehnten, wirklichen Deckel ausgeübt werden; eine etwas vorstehende Hyoidfalte, wie bei *Chlamydoselachus* und anderen Haien, reicht dazu nicht aus und diese „anderen Haie“ haben auch alle extrabran- chiale Knorpel; wie kann da das Verschwinden der Falte Ursache der letzteren sein? Eine anatomisch- physiologische Grundanschauung, welche nur eine schwache Berechtigung hätte, kann also für diese Behauptung Jaekels nicht angeführt werden.

Wie entstehen nun überhaupt solche „Deckel“? Was sind die Begleiterscheinungen ihrer Entstehung? Eine Ausbreitung der Hyoidfalte über den ersten Bogen und eine Stütze derselben durch größere, oft verschmolzene Radien ist bei Elasmobranchiern nicht zu selten; hierfür ist festzustellen, dass die Formen, die ein normales Kiemengerüste haben, am geringsten diese etwas vorstehende Falte zeigen, wo aber die Hyoidfalten und ihre Stützen etwas größer und stärker werden, da zeigt es sich, wenigstens bei den Plagiostomen, dass auch das Kiemengerüst Reduktionen erfahren hat, dass ein nicht primitives Zusammenrücken der Bogen stattgefunden hat, was sich besonders in Eliminationen und Verschmelzungen im System der Hypohyalia und Copulae darstellt. Sehr wohl bemerkbar ist dies gerade bei

Chlamydoselachus und ein kaum höheres Maß hatte diese Bildung bei *Pleuracanthus* erreicht.¹ Bei *Pleuracanthus* finden sich auch, wie dargestellt, im ventralen Hyoidskelett und dem ventralen Systeme der ohnehin schwachen Kiemenbögen sehr bemerkbare Eliminationen und Verschmelzungen, besonders aber eine geringe orale Erstreckung des Hyoids (vergl. unten), welche sich in einer etwas größeren Ausdehnung seiner Radian nach hinten bemerkbar machen kann. Es giebt nun gar keinen anderen Ausweg bei dieser Frage, entweder ist eine wirkliche Ausdehnung der Hyoidfalte Ursache der Konzentration der Branchialbögen oder eine anderweitig verursachte Konzentration des Branchialskeletts ist Ursache der relativen Ausdehnung der Hyoidfalte. Unter allen Umständen ist diese Falte aber etwas durchaus Sekundäres.

Bei der sehr hoch entwickelten Opercularfalte der Holocephalen spielen hier noch andere Umstände mit, nämlich vor allem eine Verengerung des Branchialraums von hinten durch die Gelenkung des aus zwölf sehr kontrahierten Wirbelsegmenten und Flossenknorpeln entstandenen neuralen Stützgehäuses der stacheltragenden Dorsalis mit dem Schädel und ein hiermit verbundenes Vorrücken des Schultergürtels. Gleichzeitig geschah durch die Verschmelzung der verkürzten Oberkiefer mit dem Schädel (auch von der plattig degenerierten Zahnbildung ausgehend) durch die entsprechende Reduktion des Unterkiefers mit der Rückbildung des Hyomandibulare ein Raumgewinnst vor dem Kiemenkorb, so daß hier weniger Verschmelzungen im ventralen Branchialskelett eintraten. Nicht in gleicher Weise hat sich dabei das Hyoid reduziert: es ist mit Radian und seinem Ringmuskel in einem der Schädelgröße entsprechenden Verhältnis geblieben und steht daher gegen den Kiemenkorb relativ überwiegend da. Woher dies kommt, das wollen wir im Anschluß an eine genauere Darstellung der Verhältnisse von *Chimaera* an anderer Stelle erörtern.

¹ Bei der Zusammendrückung, die fossil überlieferte Fischreste erlitten haben, ist natürlich der Schultergürtel etwas nach dem Kiemenraum zu vorgerückt, umgekehrt die divergierend gespreizten Kiefer mit dem eng angelegten Hyoidbogen etwas nach hinten verschoben, so dass die Hyoidfalte weiter zu reichen scheint, als sie wirklich gereicht hat. Zwischen Schultergürtel und Occipitalgelenk (dessen Lage vertikal ungefähr dem Kiefergelenk entspricht) lassen sich bei *Pleuracanthus* mindestens acht Wirbelsegmente zählen, auf welche sich fünf hinter dem Gelenk liegende Kiemenbögen verteilen; die Radian der Hyoids reichen jedenfalls nicht bis zum zweiten Bogen hin. Eine „Deckelbildung“ im eigentlichen Sinne kann also gar nicht vorliegen; es fehlen auch die hierbei stets zu bemerkenden Verschmelzungen der Radian, welche im dorsalen Segment immer stärker sind. Dies ist aber bei *Pleuracanthiden* nicht der Fall; im gewissen Sinne liegt sogar das umgekehrte Verhalten vor, da die dorsalen Radian ganz bedeutend zärter sind, als die ventralen.

Ob nun ein vollständig gleiches Moment, wie bei Holocephalen, auch bei *Pleuracanthus* in geringerem Maße vorliegt, das ist mir sehr zweifelhaft; denn es ist durchaus nicht so sicher, ob **der mit dem Kopf verbundene Stachel**, wie Jaekel meint, ursprünglich Flossenstachel war. Ein Flossenstachel als solcher kann niemals an den Schädel rücken, sondern nur in Verbindung mit einem Flossenknorpel und dies scheint hier nicht der Fall zu sein. Die Stellung der ersten Dorsalis ist bei den Fischen die zwischen der Pectoralis und Ventralis; wenn sie sich auch dem Schultergürtel nähert, so tritt sie doch erst bei solchen Typen auf den Kopf selbst über, bei welchen auch die Ventralis ihre abdominale Stellung verläßt, gleichfalls nach vorne rückt und einesteils thoracal oder gar jugular steht. Bei Holocephalen stehen Schultergürtel und Dorsalflosse neben- oder übereinander; ebenso stehen bei denjenigen Acanthodiern, bei denen die Dorsalis am weitesten vorrückt, Schultergürtel und Dorsalis nur senkrecht übereinander. Bei hochdifferenzierten Teleostomen ist solche Bildung auch nur unter der gleichzeitigen innigsten Verbindung des Schultergürtels mit dem Schädel möglich, welche in gewisser Beziehung schon bei allen Teleostomen existiert. Bei Elasmobranchiern zeigten die *Pleuracanthiden* den einzigen Fall, welcher eine weit vor dem Scapulare stehende Dorsalis demonstrierte, wenn (?) ein Beweis vorläge, daß ihr Stachel wirklich ein Flossenstachel wäre. Eine gewisse Strukturähnlichkeit mit Flossenstacheln allein ist nicht beweisend, da gleiche Schichtdifferenzierungen wie an den Flossenstacheln auch bei den an Knorpelteilen flächenhaft anliegenden *Oracanthus*-Kopfstacheln und sogar Holocephalenzähnen vorkommen. — Es ist indessen merkwürdig, daß Jaekel diesen Stacheln auch dadurch zu einem Flossenstachel stempeln will, daß er ihn zu den als Stachel modifizierten Hautschuppen der Centrobatiden in Gegensatz setzt und sagt, daß sich „etwas“ Ähnliches nirgends bei Haien und Rochen wiederfindet.“ Was sind aber die vielgenannten lateralen Cranialstacheln von *Menaspis*; sie sind morphologisch viel flossenstachelähnlicher als der *Pleuracanthiden*stachel und man wird sie doch nicht etwa von Stacheln der paarigen Brustflossen ableiten sollen (vergl. unten über die Struktur des Hautskeletts)?

Um dieser Frage bei *Pleuracanthus* näher zu treten, müssen wir festzustellen suchen, in welcher Weise der **Cranialstachel zur Wirkung** kommt. Ein Grundcharakter aller Flossenstacheln ist ihre Fähigkeit als Kiel für die Vorwärtsbewegung zu wirken; eine scharfe vordere Schneide fehlt nie, weil dieselbe in natürlicher Weise dem vorderen Flossenknorpel eigen ist, durch dessen Gestalt und Querschnitt auch die Gestalt und der Querschnitt des ihm aufsitzenden und sich anschmiegenden Stachels bedingt ist. Dieser Querschnitt des

Knorpels bedingt auch die hintere Area der dermalen Stacheln: dies entspricht der transversalen Knorpelabplattung an dem Kontakt des vordersten „Stachelknorpels“ mit dem darauffolgenden Flossenknorpel. Die beiden seitlichen Kanten der hinteren Area sind meist mit Seitenstachelchen bewehrt, welche aber wegen der (infolge des Anschlusses an die hinteren Flossenknorpel) auch im Stachel herrschenden Einbiegung der hinteren Kante nach hinten innen und nicht nach außen gerichtet sind, demgemäß in der Entwicklungsfolge die Tendenz zeigen, nach der Medianlinie der Area zu rücken und daselbst unpaare Stachelreihen oder Skulpturkanten zu bilden.

Beim Kopfstachel der Pleuracanthiden ist nun dieser **Querschnitt** nicht vorhanden: es sind bei *Orthacanthus* zwar zwei hintere Stachelreihen vorhanden, diese zeigen aber die umgekehrte Entwicklungsrichtung, sie kehren bei den dorsoventral flachen und auch in ihren Wänden dünner werdenden Stacheln von *Pleuracanthus* und *Xenacanthus* mehr und mehr auf die Seitenkante. Es zeigt sich hier auch im Querschnitt die umgekehrte Entwicklungsrichtung von der bei den Flossenstacheln, deren Extrem die scharf bilateral komprimierte Form ist (vgl. *Acanthodes*): bei *Pleuracanthus* ist es das entgegengesetzte Extrem: die dorsoventral komprimierte Form. Hiermit reiht sich diese Stachelform von Pleuracanthiden der Form der Centrobatidenstacheln an, d. h. den nicht als Kiel brauchbaren, sondern zu seitlicher Wirkung gebrauchten Waffenzstacheln.

Es ist zu bedenken, daß die Flossenstachelform keine selbständige morphologische Gestaltung des Dermal skeletts, sondern durchaus von der Gestalt der Knorpelanlagerungsfläche abhängig ist. Dies muß aber für alle Stacheln gelten, welche sich an Knorpelzapfen anlagern und eigentlich nichts anderes sind, als in Anlagerung an ein Zapfenwachstum stark konisch gewordene Hautplatten. Dadurch, daß sie nun stärker in die Länge wachsen als die zugehörigen Knorpelzapfen, entsteht distal eine Höhle, welche der jeweiligen älteren Anlagerungshöhle entspricht. Stacheln wie der von *Pleuracanthus* bedingten einer Knorpelzapfen, auf welchem sie basal aufsitzen und sei er noch so kurz. Ein solcher Zapfen, der auf dem Schädel unter dem Winkel aufsitzt, den (vgl. unten) die gewöhnlich bei *Pleuracanthus* zu beobachtende Stachellage angiebt, muß dorsoventral oder kann wenigstens nicht bilateral komprimiert sein: dabei ist hier die Bildung einer hinteren Area ebenso natürlich, wie die einer schmalen hinteren Area entsprechende starke Dornenreihe an der hinteren Konkavseite der sehr flossenstachelähnlichen lateralen Cranialstacheln von *Menaspis*. Ganz außerordentlich groß ist die Konvergenz in Querschnitt, Form und Bewehrung mit den Stacheln der Myliobatiden, welche eben beweist, daß die äußere Form des Kopfstachels nicht für

einen Flossenstachel sprechen muß: die innere Höhlung allein kann aber ebenso nicht ausschließlich einen Flossenstachel andeuten, sondern kann nur für ein Aufsitzen auf einem **Knorpelzapfen** angeführt werden.

Fritsch hat nun in der That einen solchen kleinen Zapfen bei *Xenacanthus* entdeckt und ihn als integrierenden Teil des Schädels erkannt: wir werden über seinen Aufbau unten noch Näheres nachtragen. Wenn diese Thatsache selbst nicht beobachtet wäre, so müßte doch die Überlegung hierzu führen. Nach den von Davis (Scientific Transactions, Roy. Dublin Soc. 1892, Vol. IV, S. 2) abgebildeten unteren Enden der Kopfstacheln von Pleuracanthiden ist dieses fast quer abgestutzt und hat hie und da nur hinten einen schwachen, ganz kurz aufwärts gehenden Schlitz, nicht stärker, wie ihn die bilateral komprimierten Oracanthusstacheln besitzen, ohne daß sie Flossenstacheln sind. Wirkliche Flossenstacheln sitzen auf beweglichen Flossenknorpeln und werden nur durch Muskeln bewegt, welche an diesen Knorpeln wirken; nur diese Knorpel bilden auch die etwaigen Gelenkungen. Angenommen, letzteres wäre hier der Fall, so könnte ein Knorpel, der wie hier vom Stachel rings bis zum Gelenk umschlossen war, gar keine äußere Fläche darbieten, wo Muskeln inserieren könnten. An dem Flossenstachel selbst sind weder Gelenk- noch Muskelansatzstellen ausgebildet, wie letzteres bei Plakoidgebilden selbst überhaupt nie stattfindet (vgl. Geogn. Jahreshfte 1890, Kap. XIII). Also sitzt, auch darnach zu urteilen, der Stachel unbeweglich auf dem Schädel und ist dann auch kein Flossenstachel. Säße der Stachel aber mit einem Trageknorpel beweglich auf dem Occipitalteil des Schädels, so müßte ein Gelenk vorliegen, auch Vorrichtungen da sein, welche das Ausgleiten des Stachels mit seinem Knorpel aus dem Gelenk unmöglich machten: wenn man beachtet, welche Vorrichtungen zum Gebrauch und Schutz des beweglichen Dorsalstachels bei Chimaeriden vorliegen und daß alles Derartige bei *Pleuracanthus* fehlt, so wird man nicht an seiner Natur als eines fest mit dem Schädel verbundenen Cranialstachels zweifeln (cf. *Menaspis* und *Oracanthus*). — Zum Überflus ist der craniale Knorpelzapfen von Fritsch beobachtet (vgl. auch unsere Ergänzungen unten¹).

¹ Wenn nun ein Flossenstachel an dem Flossenknorpel seine hauptsächlichste Befestigung hat, so gilt dies für den Pleuracanthidenstachel nicht. Seine Befestigung geschieht offenbar dadurch, daß die Cutis sich auf die frontale Stachelfläche fortsetzt und wie bei den Holocephalenstacheln zäh mit dem Dentin verwachsen ist; andererseits zeigt eine Abbildung bei Davis (Trans. R. Dubl. Soc. N. S. Vol IV, Taf. LXXII, Fig. I), daß auf der proximalen Unterseite des Stachels eine Area vorhanden ist, welche eine sehr feste Faser-
verwachsung mit der tieferen Cutis kennzeichnet. Diese kann nicht mit der Insertionsbasis eines Flossenstachels verwechselt werden. Auf Andeutungen einer sehr starken inneren Befestigung im proximalen Teile der Stachelhöhle kommen wir unten zurück.

Jaekel meint nun auch, daß die starke Vorbiegung der **vordersten Dornfortsätze** darauf hinweise, daß hinter dem Stachel eine Haut ausgespannt war, wie dies schon Brongniart annahm! Es giebt aber noch eine andere, mehr von thatsächlichen Befunden ausgehende Erklärung der Vorbiegung der Dornfortsätze. Der Stachel liegt in den meisten fossil zu beobachtenden Fällen den Dornfortsätzen fast direkt auf! Da diese nun nicht bis an die äußere Rückenante hinaufreichen, so bedeutet das gar nichts anderes, als daß der Cranialstachel bei normaler Stellung des Hauptes gar nicht in ganzer Länge frei aus dem Körper hervorragte, sondern offenbar in einer Einfaltung der Haut geborgen, ähnlich dem Flossenstachel von *Chimaera*, fast auf den Neurapophysen auflag. In der That liegt der Stachel stets so, daß unmittelbar hinter seiner Spitze die Träger der Rückenflosse sich mindestens noch einmal so hoch erheben als der Stachel d. h. seine Spitze über dem Chordalumen liegt. Ja! durch die Erstreckung einer solchen, den Stachel vollständig in der Medianebene zwischen den Seitenrumpfmuskeln aufnehmenden, tiefen Falte scheint überhaupt die Erstreckung der Rückenflosse nach vorne bestimmt zu sein, da hier gerade der Raum für etwaige Interspinalknorpel durch den Stachel oder seine Falte eingenommen ist (vgl. Taf. I, Fig. 1).

Eine solche Bergung des Kopfstachels, dessen Lage und Haltung man bis jetzt verkannte¹, bedingte, daß er nur bei genügendem Abbiegen des Kopfes als Waffe gebraucht werden konnte. Diese Bewegung konnte in ausgedehntester Weise gemäß der Form des nur dazu vorhandenen und so stark entwickelten **Occipitalcondylus** stattfinden²; der Schädel mußte aber hierbei jedenfalls durch außergewöhnliche Entwicklungen in der Rumpf-Nackennuskulatur bewegt und für den Stoß mit dem Stachel selbst fixirt werden, was im allgemeinen in Aktion und Gegenaktion auf eine Verkürzung der Entfernung zwischen

¹ Alle hisherigen Restaurationen zeichnen den Stachel in einer Lage und Stellung, in welcher er notwendig Kielform haben oder, da er jedenfalls ein großes Hindernis der Bewegung böte, ganz unverhältnismäßig stärker befestigt gewesen sein müßte, als er es thatsächlich ist.

² Wie diese Gelenkbildung nur zum Gebrauche des fest mit dem Cranium verbundenen Stachels da ist, ebenso müßte sie fehlen, wenn der Stachel ein Flossenstachel wäre und sich dahinter (wie Brongniart und Jaekel meinen) eine Flossenbaut befände, welche sogar nach Jaekel auf die Richtung der Dornfortsätze einwirken, also eine mechanisch bedeutsame Beziehung gehabt haben soll. In diesem Falle wäre das Cranium wie bei Notidaniden zweifellos mit der Wirbelsäule starr verbunden; man vergleiche die gewaltigen Verschmelzungen in der Wirbelsäule der Holocephalen, welche bloß dazu da sind, dem hier beweglichen Flossenskelett und seinem Stachel eine fixe Unterlage zu geben, um seine Beweglichkeit und seinen Schutz zu sichern. Die Konkreszenzen der Radien der Flossenstachelflossen überhaupt, ihre entschiedene Verbindung mit der Wirbelsäule unter Reduktion der oberen Schlußstücke u. A. verfolgen dieselbe Tendenz.

Schultergürtel und Cranium hinarbeitet. Das ist nun ein Umstand, welcher ähnlich wie bei den Holocephalen auf die Verringerung des Branchialraums und eine relative Vergrößerung der Hyoidfalte hinwirken könnte, weshalb wir noch näher auf die Mechanik des Stachelgebrauchs eingehen.

Lateral kann der Stachel durch die lateralen Hälften der Rumpf-Rückenmuskulatur bewegt und fixiert werden: rückwärts gebogen und in die hypothetische Medianfalte zurückgelegt werden. konnte er jedenfalls auch nur durch eine Differenzierung dieser thorakalen Längsmuskeln, welche nahezu in der Medianebene der Dornfortsätze wirkten und, wie ich meine, im Verein mit den ersteren Muskeln und ihrer Hauptwirkung die eigenartige Vorbiegung derselben bewirkte. (Was eine äußere Flossenmembran, welche eine cutane Faltenbildung ist, mit einer Umbiegung der Dornfortsätze in der Tiefe der Medianebene der Myomere zu thun haben soll, wie Jaekel meint, das verstehe ich nicht). Aus der Falte emporgehoben und zum Stoß freigemacht wird er durch starkes Beugen des Kopfes; solche Bewegungen besorgt die mediane Längsmuskulatur der Kehle, hauptsächlich der Korakohyoides und Korakomandibularis. Diese gleichartig und bei der Schluckthätigkeit gleichzeitig wirkenden Glieder der ventralen Längsmuskulatur werden in ihren Wirkungen modifiziert durch die außerordentlich wichtige, eng substantielle Verbindung, welche Unterkiefer und Hyoid nahe dem Unterkiefergelenk miteinander haben; die gleiche Verbindung gilt auch für die Hyomandibel und das Palatoquadratum vieler Plagiostomen. Die erwähnten Muskeln ziehen bei sich kontrahierenden Kieferadduktoren die dem Kinn und der Zunge entsprechenden ventralen oralen und postoralen Bogen-Symphysen zurück, bei kontrahierten ventralen Ringfasermuskeln öffnen sie den Unterkiefer, bei der Kontraktion sämtlicher zum oralen und postoralen Bogen gehörigen (besonders deren am Schädel inserierenden) Muskeln **müssen** sie auf den Schädel beugend wirken. Dies ist der Fall bei den Plagiostomen, bei welchen geringe occipitale Gelenkbildungen oder nur Anfänge dazu vorliegen. Bei Notidaniden ist daher, um den Nachteilen einer solchen, immerhin einmal möglichen Wirkung bei fehlendem Occipitalgelenk zu begegnen, der Schädel mit der Wirbelsäule durch sehr straffe Bänder verbunden.

Bei den Rochen ist die occipitale Gelenkentwicklung am stärksten fast unter allen Elasmobranchiern. Trotzdem nun hier der Hyoidbogen selbst in Hyomandibel und Hyoid auseinander gerissen ist und eine wesentlich andere Beziehung der Teile desselben zu den oralen Bogenteilen und indirekt zu dem Cranium vorliegt, so daß die ventrale Längsmuskulatur des Hyoids und der Mandibel nicht mehr durch Vermittelung von Skeletteilen auf den

Schädel zu wirken vermögen, so sind hier doch Teile der Muskulatur des Hyoid-segments zum Heben und Beugen des Kopfes resp. Rostrums verwandt, und zwar sind die Teile desselben Muskels, durch dessen Vermittlung bei Plagiostomen hauptsächlich die Beugung des Kopfes möglich werden kann, der vorderste zum Hyoidbogen gehörige Ringmuskel bei Rochen in Teilen zum Depressor und Levator rostri (vgl. Sagemehl in Bronn, Klassen und Ordn. Pisces S. 102) umgewandelt, wobei die dorsale Längsmuskulatur nicht nur fixierend auf die Schädelhaltung wirkt, sondern in ganz eigenartigen Differenzierungen als ein zweiter Levator rostri von der Occipitalregion her einspringt. Ein Ausdruck der letzteren Aktion, die sehr energisch wirken muß, ist die höchst merkwürdige Verschmelzungserscheinung im vordersten Wirbelsäulenabschnitt der Batoiden, nämlich die die Wirbelgliederung und deren Bewegungsmöglichkeit rückbildende, aus den oberen und unteren Bogen verschmolzene einheitliche und starre Knorpelröhre; sie bildet das feste Widerlager, die starre Axe der Bewegungsmöglichkeit des ungeschlachten Schädels. Hiermit sind die einzigen und wichtigsten muskulösen und skeletären Faktoren für eine Beugung und Hebung des Kopfes gegeben. Schreiber dieses wird anderwärts ausführlich auf diese Umstände bei den Rochen eingehen und darstellen, daß in O. Jaekels Ableitung der Rajo-somatic sich eine Anzahl unsachlicher Behauptungen und Mißverständnisse vorfinden; in der Behandlung der gleichen Fragen bei Pleuracanthiden begehen wir durchaus Ähnlichem.

Ich glaube nun, daß bei den Pleuracanthiden dem Gebrauch des Stachels gemäß die laterale Bewegung des Kopfes vorwiegt und daß diese vor allem endlich auf die weitere Ausbildung der starken bilateralen Kompression ihres Körpers hinwirkte. Jedenfalls war aber auch eine bemerkenswerte Möglichkeit der Hebung und Senkung des Kopfes vorhanden. Die Bewegung des Kopfes nach unten durch die ventrale Längsmuskulatur konnte aber nur durch Vermittlung der in ihrer Wirkung jedenfalls vereinigten Hyomandibel und des Quadratkiefels des Oberkiefers stattfinden; als dem Stachel zunächst liegende Beuger können vor allem der *M. Coracohyoideus* und *Coracomandibularis* in Betracht kommen, welcher bei den zuletzt erwähnten Muskelkontraktionen und den auch bei Pleuracanthiden sehr engen substantziellen Verbindung des Hyoids und der Hyomandibel je mit Mandibel und Palatoquadratum (vgl. unten) die beugende Wirkung auf den Schädel übertrug. Eine solche Funktion, deren primärer Ausdruck am hinteren Schädelende und am vordersten Wirbelsäulenabschnitt recht bemerkenswerte Veränderungen hervorgerufen hat, konnte nun auch an dem einzig möglichen Punkt der notwendigen antagonistischen Ausgleichung nicht ohne morphologische Folgen bleiben. Aus diesem Grunde glaube ich, daß das Hyoid derart

verkürzt ist und aus diesem Grunde das symphyseale Basihyale als Insertionsstück des Coracoohyoidens so weit hinten liegt, daß eine so breite Lücke nach der Mandibular-Symphyse zu entsteht, die daher zur Unterstützung der Schluckthätigkeit durch praehyale oder intermandibulare Neubildungen oder auch Metamorphosen ausgefüllt werden konnte oder **musste**.

Auch eine weitere außerordentlich wichtige Bildung im oralen-postoralen Skelett, das Auftreten der Hyostylie kommen wir unten zurück: wir können ihre wichtigen Beziehungen zu den oben besprochenen Thatsachen nicht sogleich anfügen, weil die Besprechung der Sache selbst einen zu großen Raum beansprucht und hier nicht ohne starke Diversion vom Zusammenhang berücksichtigt werden kann.

Wenn nun die ventrale Längsmuskulatur in ihren wichtigsten Zweigen vom Coracoidteil des Schultergürtels nach dem Basihyoid und der Mandibularsymphyse, so erheblich neue Funktionen in Zusammenhang mit Skelettumwandlungen eingeht, so ist die Frage, ob auch die Verbindung dieser Muskelgruppe mit dem Schultergürtel so ganz ohne alle Modifikation stattgefunden hat. Ich halte es nun nicht für ausgeschlossen, daß das von Doederlein als **unteres Schultergürtelsegment** aufgefaßte prae- oder infrascapulare Knorpelstück seine Entstehung (— oder Wiederauftreten?) den neuen Funktionen im System der coracorealen Längsmuskeln verdankt; ob hier eine Abgliederung vom Scapulare oder eine Angliederung eines VI. branchialen Elements vom Kiemenbogenskelett her vorliegt, dafür sprechen leider keine besonderen Anzeichen. Ich halte wenigstens die letztere Ansicht für mindestens ebenso berechtigt, als die Ansicht A. Fritschs, daß hier eine der Gliederung der Kiemenbogen ähnliche branchiale Gliederung in ein Pharyngo-, (Epi-)Cerato- und Hypo-Scapulare vorliege¹; diese Deutung sucht Jaekel, ohne A. Fritsch zu erwähnen, durch Hinweis auf seine Auffassung der ventralen Kiemenbogensgliederung zu begründen und sieht darin einen „weiteren und wichtigen Beleg für die viscerale Natur des Schultergürtels“!

Wenn nun diese im Vorhergehenden unter weitester Berücksichtigung aller hieher zu beziehenden Thatsachen begründeten Momente, welche den oralen und postoralen Bogen dem Scapulare zu nähern streben, als die wahren Ursachen einer schwachen sekundären

¹ Die Terminologie, welche Fritsch für den Schultergürtel vorgeschlagen, ist zu tendenziös; das untere Stück habe ich schon vor Fritsch — analog der Infraclavícula — Infracapula genannt (Geogn. Jahresh. 1890). Das obere Stück, das in seiner Länge so wechselnd ist, daß man, wenn es nicht auch bei lebenden Selachiern aufträte, fast glauben könnte, es sei durch Bruch an der dorsalen Flächenumbiegung des Scapulare entstanden, kann man füglich Suprascapulare nennen.

Deckelbildung bei *Pleuracanthus* gelten können, so ist die Ableitung, welche Jaekel versucht, um die Bildung der äußeren Bogen mit der Reduktion des Deckels am Hyoid in Abhängigkeit zu setzen, auch von anderer Seite her leicht aus dem Feld zu schlagen. In diesem Falle könnte bei dem Hyoidbogen selbst nie „ein äußerer Bogen“ beobachtet werden und dennoch kommen sie den Radien des Zungenbeinbogens einiger Selachier z. B. *Centrophorus* und *Rhynchobatus*¹ zu (vgl. Gegenbaur, Unters. Taf. XVI, Fig. 1, $\beta\gamma$ und S. 166 und Bronn Klassen und Ordn. Pisces S. 52). Man müßte dann die Bildung eines äußeren Bogens am Hyoid wieder auf die Reduktion einer „Deckelfalte“ am Palatoquadratum bei *Pleuracanthus* setzen, wenn nicht die Annahme einer Hyoidfalte an und für sich schon geeignet wäre, diese hypothetischen Radien ganz in Frage zu stellen. Wir holen zu dem Zweck etwas weiter aus.

Der Gestaltung der Kiefer nach ist das Verhältnis der **Kieferadduktoren** bei *Pleuracanthus* genau dasselbe, wie bei lebenden Selachiern (Fig. 1). Auch das Verhalten der beiden Hyoid-Ringmuskelschichten auf der Kehlseite muß als gleich angenommen werden, so daß also die oberflächliche Schicht am Unterkieferunterrand, die davon separierte tiefere Portion am Hyoidhorn selbst ansetzt. Letztere Insertionsstelle, ein schwacher Kiel mit einer tiefen Furche, ist sehr deutlich ausgeprägt, wie ich an einem Exemplar aus der Sammlung von Herrn Prof. Felix in Leipzig konstatieren konnte; auch Fig. 3, Taf. I (nach einer Abbildung von A. Fritsch, l. c. 1890, Taf. 96, hergestellt) zeigt die Furche. A. Fritsch hielt diese Furche für eine Trennungslinie zweier separater Knorpel und machte daraus den ersten und zweiten Kiemenbogen, während er das „Intermandibulare“ für das Hyoid hielt². Der Beweis für die Existenz der oberflächlichen Schicht liegt in der engen Anlagerung und offenbar sehr starken ligamentösen Befestigung des hinteren Hyoids an der Mandibel. Jaekel hat dies nicht richtig dargestellt: Hyoid und Hyomandibel sind dem Palatoquadratum engstens angelagert, besonders gilt dies für die Hyomandibel, welche mit ihrem oberen Ende das Palatoquadrat noch stets unterlagert. Diese Lagerung, die Fritsch mehrfach betont, Jaekel aber übersehen

¹ Der Umstand, daß *Centrophorus* und *Rhynchobatus* auf der Ventralseite des Hyoidbogens noch extrabranchiäle Knorpel besitzen, beweist, daß auch vorjurassische Vorfahren beider Gruppenrepräsentanten diesen Knorpel am Hyoidbogen besessen haben, daß er also wahrscheinlich bei fossilen Cestraconiden eine größere Verbreitung hatte, als jetzt; sein sporadisches Auftreten bei lebenden Formen hat durchaus dasselbe Kriterium eines mehr rudimentären und durch geringfügige andere Ursachen leicht aus seiner Funktion und in seinem Auftreten selbst zu verdrängenden Gebildes.

² A. Fritsch kam darnach — da hinten noch fünf Bogen folgten — naturgemäß zu der Siebenzahl der Kiemenbogen; es läßt sich also auch aus diesem Material sicher folgern, daß Kokens Zählung richtig ist, das heißt, dass die Pleuracanthiden nur fünf Kiemenbogen besaßen.

hat, ist vergleichend anatomisch ein sehr wichtiger Umstand und typisch für viele lebenden Plagiostomen; sie beweist, daß auch hier die dorsale Partie des Hyoidringmuskels¹ nicht an der Hyomandibel selbst, sondern am Hinterrand des Palatoquadratum inseriert und so auch ganz der oberflächlichen Schicht des ventralen Muskels des postoralen Bogenkomplexes entspricht, welche an der Mandibel inseriert. Dieser Ringmuskel ist der eigentliche Deckelfaltenmuskel; wir müssen annehmen, daß er bei *Pleuracanthus* wohl entwickelt war und nicht von dem unter das Palatoquadrat (wie bei Notidaniden) untergeschobenen Hyomandibulare entspringen konnte. Als etwas höher als gewöhnlich entwickelter Kiemendeckelmuskel müßte er ganz besonders das bei lebenden Plagiostomen selbst bei nicht starker Hyoidfalte bestehende Verhältnis zeigen, d. h. seinen Ursprung an dem kräftigen, vorragenden Quadratkiel haben, dessen Form ja keine selbstständig morphologische, sondern eine von seinen Muskelbeziehungen abhängige ist; dies zugegeben, kann daneben natürlich eine Kiemenspalte zwischen Palatoquadrat und Hyomandibel nicht existieren, am **allerwenigsten** eine solche, deren primitive Radien mit ihrer Membran das Hyomandibulare von außen bedecken! Wie oben erwähnt, können indessen die Hyoidradien im oberen Teile sehr wohl an dem Palatoquadrat selbst ansitzen (vgl. *Heptacanthus*), was wohl zu der Täuschung von Palatoquadratradien Anlaß gab. Im übrigen ist nochmals zu betonen, daß die Hyoidfalte nicht im entferntesten die Funktion und Form hatte, die ihr Jaekel beilegt, d. h. einen Deckel oder überhaupt eine Deckelfalte für die eigentlichen Kiemen bildete; die Falte konnte kaum etwas stärker sein, als bei *Chlamydoselachus*; die Kiemenöffnungen waren immer noch äußere. Die fehlenden äußeren Kiemenbogen wurden durch besonders starre kürzere Radien ersetzt, welche Jaekel in der oben (S. 69) erwähnten Weise mißdeutet hat. Es zeigt sich hierin vielleicht ein ähnliches Verhalten wie bei *Chlamydoselachus*, welcher auch seine äußeren Kiemenbogen

¹ Was die Berechtigung der Anwendung der bei lebenden Elasmobranchiern beobachteten Muskelverhältnisse auf die fossilen Vertreter betrifft, so ist vor allem zu betonen, daß es solche Muskeln giebt, welche nicht sowohl allen Plagiostomen, sondern auch Holocephalen und Teleostomen eigen sind; diese müssen also auch allen fossilen Zwischentypen eigen gewesen sein. Andere Muskelverhältnisse lassen sich zwar für verschiedene Gruppen als spezifische erkennen, aber auch unschwer auf gewisse Durchschnittsverhältnisse bei Plagiostomen zurückführen, sobald man die skeletären Umwandlungen berücksichtigt; ein Durchschnittsverhalten der Muskulatur für einen allgemeineren Fischtypus läßt sich daher sehr wohl abstrahieren und als Grundlage des sehr wichtigen Verständnisses der Art der Funktionen der Skeletteile für eine sich nicht mehr mit Beschreibung den Knochen begnügende Palaeo-Osteologie aufstellen. Nur eine durch Kenntnis der Muskelverhältnisse unterstützte Deutung ermöglicht auch tiefer in fremdartige Gebilde einzudringen; vor diesem Versuch kann nur der stehen bleiben, dem die wahren Ziele der Entwicklungsgeschichte gleichgültig sind.

ebenso wie die Lippen- und Spiracularknorpel verloren hat. Dafs das Verhalten ein primäres sein soll, dagegen spricht auch sehr die geringe Zahl der Kiemenradien, welche ontogenetisch und physiologisch den extrabranhialen Knorpeln nahe stehen; bei lebenden Selachiern hat nach Gegenbaur *Scymnus* ungefähr ebensoviele; ihm fehlt auch der hinterste extrabranhiale Knorpel, sonst sind stets bedeutend mehr Kiemenradien vorhanden, als bei *Chlamydoselachus*. — Auch die Verhältnisse der Körperform sprechen hier mit. Die Batoiden besitzen die extrabranhialen Knorpel in sehr reduzierter oder metamorphosierter Form, dabei ist die Kiemenradienzahl noch eine grofse geblieben; wenn daher aus dem Verhalten der Plagiostomen geschlossen werden kann, dafs bei Abnahme der Kiemenradien auch die extrabranhialen Knorpel reduziert werden, so ist das Verschwinden derselben bei den Rochen offenbar auf die Körperabplattung zurückzuführen. Wir wollen nun noch die übrigen Skelettverhältnisse berühren.

Wir haben oben S. 78 das Lagenverhältnis der Hyomandibel zum Palatoquadratum berührt, und haben hierzu noch einen wichtigen Umstand nachzutragen, nämlich deutliche Anzeichen der Hyostylie bei Pleuracanthiden, welche von den bisherigen Autoren nicht genügend gewürdigt oder erkannt wurde.¹

Nicht nur Exemplare der Sammlung von Prof. Felix, sondern auch die Abbildungen von Kner, Cope und Fritsch lassen erkennen, dafs der Quadratkiel des Palatoquadratoms (besonders nach dem Gelenk zu) eine zur Längsaxe der Kiefer senkrechte Kielentwicklung erfährt, wonach er von aufsen (in sagittaler Richtung) sehr schmal erscheint, aber in die Tiefe hinein (in transversaler Richtung) stärker wird. Die Gelenkgrube an der Mandibel erscheint daher äufserlich sehr schmal, ist aber eine transversal verlängerte Grube. Diese bezeichnet aber nicht das Hinterende der Mandibel, denn es erscheint hinter ihr, aber von aufsen etwas in die Tiefe gerückt, zuerst eine bemerkbare Vertiefung, welche hinten einen Fortsatz mit einer breiteren knopfartigen Verdickung trägt. Dieselbe ist auch deutlich auf den Abbildungen enthalten, welche Davis (Transactions of the Roy. Dublin Society, Vol. IV, Ser. II, XIV, Pl. LXVIII, Fig. 2 u. 3) giebt; der Fortsatz liegt hinter der deutlichen Gelenkgrube und ist nach Davis der „articulating process.“ Da aber nach den Dr. Felixschen Exemplaren dieser Fortsatz frei hinter dem eigentlichen Gelenk liegt, welches am Unterkiefer

¹ Koken spricht kurz von einer Verbindung des Unterkiefers mit Palatoquadratum, Hyomandibulare und Ceratohyoid durch echte Gelenke; Jaekel übergeht die Erscheinung ganz, in seiner Zeichnung überwiegt die jedenfalls untergeordnete Gelenkung mit dem Hyoid.

hier, wie gewöhnlich, eine Grube bildet, so gilt diese „Artikulation“ jedenfalls nicht für einen oralen Bestandteil.

Ein Exemplar (Coll. Felix), das mir vorliegt, zeigt, daß auf diesen Artikulationsfortsatz das Unterende der Hyomandibel anstößt, welches auch stets sein muß, wenn die Hyomandibel die gewöhnlich aufgefundene Lage besitzt. Da dieser ganze Abschnitt am Unterkiefer nun von dessen Außenfläche etwas in die Tiefe gerückt ist, so ist hierdurch auch angedeutet, daß zwischen beiden, oralen und postoralen Gebilden eine wirkliche Artikulation stattfand, und die davorgelegene kleinere Grube einer begleitenden Sehnenverbindung entsprach. In etwas wird diese Thatsache auch dadurch gestützt, daß nämlich an dem 2. Exemplar der Coll. Felix, welches diese Verhältnisse zeigt, das Hyoid selbst nicht bis zur Höhe der Unterkiefergelenke hinaufreicht sondern weit von denselben endet, so daß die Hyoradien am Unterkiefer selbst anzusitzen scheinen (was freilich an weiteren Materialien nochmals kontrolliert werden muß).

Die Bedeutung dieser Hyostylie ist sehr vorsichtig abzuwägen; ich halte sie für eine ganz außer der Reihe der Entwicklungen unabhängig auftretende, aber natürlich anatomisch zu begründende Erscheinung. Der Begriff der Hyostylie behauptet die Trägerfunktion der Hyomandibel gegenüber dem Kieferapparat; dieser Begriff bedarf aber sicher einer Läuterung. Dem wahren Sachverhalt nach werden die Skeletteile nicht allein durch andere Skeletteile „getragen“, sondern durch die Muskulatur; so die Kiemenbogen durch die Ringmuskulatur, welche sich an der Längsmuskulatur befestigt. Bei den Kiefern ist die Ringmuskulatur durch die Kaufunktionen ganz in Anspruch genommen und es tritt daher von dem funktionsarmen postoralen Bogen diese Muskulatur in sehr konstante Beziehungen zum oralen Bogen. Am umfassendsten ist diese Verbindung einer oberflächlicheren Schicht des Hydoidringmuskels bei den Notidaniden, es sind daher der orale und postorale Bogenapparat zur Stütze der Wirkung des erstern förmlich zu einem einzigen Bogen substantiell wie verschmolzen,¹ indem beide eine

¹ Es ist hier die Stelle daran zu erinnern, daß nach A. Dohrn's Untersuchungen die vier Hauptabschnitte des oralen und postoralen Bogens vier getrennten, den Kiemenbogenanlagen äquivalenten Branchialanlagen entsprechen, daß die epi- und ceratobranchiale Gliederung der Kiemenbogen eine sekundäre Abgliederung nach der wichtigen Artikulations-Angliederung der beiden oralen Bogen ist, der sich die beiden postoralen gleichsinnig anschließen; Hyomandibel und Palatoquadratum sind also nicht einem Epibranchiale, Hyoid und Mandibel nicht dem Ceratobranchiale homolog, sondern nur analog; die der Branchialgliederung vorausgegangene Kieferangliederung entspricht einer Summierung branchialer Elemente, daher auch das dynamische Übergewicht derselben viel erklärlicher wird. Das Hervortreten der Hyoidfalte ist daher ebenso natürlich, wie die Beziehung der Hyoidglieder zum oralen Bogen im allgemeinen und die Möglichkeit raschen Wechsels dieser Beziehung bei verwandten Formen. Da das Hyoid der dem Branchialapparat zunächst stehende Abschnitt ist, so ist auch die stets innigere Beziehung der Hyomandibel zum oralen Bogen von vorneherein natürlich und die Hyostylie eine schon embryonal in gewisser Ausdehnung praestabilisierte Erscheinung.

Längsanlagerung und eine Rinnebefestigung an einander eingehen und sogar die Ränder des postoralen Bogens auf den oralen übertreten. Lokalisierteren Beziehungen der oberflächlichen postoralen Schicht mit dem oralen Bogen entsprechen dann auch mehr lokalisierte Verbindungen der beiderseitigen Skelettteile, welche zuletzt sich auf den wichtigsten Punkt konzentrieren und reduzieren, nämlich das Kiefergelenk. An dieser Stelle bleibt der postorale Bogen mit dem oralen verbunden, nicht allein als skelettärer Träger der Skelettteile des oralen Bogens (wie dies besonders bei skelettierten Exemplaren auffällig ist), sondern auch entweder als Kommunikationspunkt zur Vereinigung der Wirkungen beider zum Zwecke der Kautätigkeit, oder auch zur Bildung eines postoralen Widerlagers der oralen Bewegungen und hiemit zur Fixierung des Kiefergelenks selbst bei den Kaubewegungen.

Es kann daher eine hyostyle Verbindung des postoralen und oralen Bogens sehr wohl ganz außer der Reihe der bekannten Entwicklungen in dieser Hinsicht auch dann sporadisch auftreten, wenn besondere Anforderungen von Vereinheitlichungen und Übertragungen der Bewegungen der beiden Bogen an sie gestellt werden. Dafs bei Pl. von einer thatsächlichen „Hyostylie“, von einer Tragefunktion des Hyomandibel nicht die Rede sein kann, ist klar, da der dorsale Kieforteil praeorbital und postorbital sehr deutliche und kräftige Befestigungsanzeichen am Cranium zeigt. Jedenfalls sind diese Befestigungen genügend gegen etwaige gewaltsame Zerrungen und Verschiebungen des Palatoquadratum am Cranium; die Zähne, so außerordentlich zahlreich sie sind, wurden jedenfalls zu gewaltsamen Aktionen nicht gebraucht, demgemäß ist auch der subcraniale (vomere) Symphysealteil, der sonst häufig die starken Reißzähne trägt, so klein und schwach. Es können also vom Zahn-Kieferskelett als zahntragenden Skelettteilen die Ursachen dieser Hyostylie nicht ausgegangen sein; es ist aber kein Zweifel, dafs andere wichtige Umänderungen in der Organisation des Visceral- und Cranialskeletts hiermit engstens zusammenhängen müssen.

Wir werden hierdurch wieder auf jenen Ausgangspunkt unserer früheren Überlegungen hingewiesen, nämlich die Notwendigkeit des Gebrauchs des Cranialstachels, welche als erste grundlegende Folge das Occipitalgelenk bildete. Betrachtungen über die Möglichkeit der bewegenden Faktoren — (die Bewegung aus der Ruhelage des Stachels auf der Körperkante muß eine Kombination aus einer seitlich ausschlagenden und einer emporhebenden Aktion sein) — führte uns auf die Annahme der Beteiligung der den Kopf beugenden ventralen Längsmuskulatur, welche, wie in anderen Fällen, durch die Muskeln des postoralen und oralen Bogens vermittelt wird. Wenn wir so bei Pl. das Hyoid und seine Copula nicht sehr stark entwickelt und eng an die starke Mandibel angelegt finden, so glauben wir, dafs der Ora-

comandibularis hier überwiegt, die Mandibel die Wirkungen der ventralen Längsmuskulatur sammelt und durch den hyostylen Kommunikationspunkt energisch auf den Schädel überträgt; diese Übertragung kann ja nur bei Kontraktion besonders des großen Kieferadduktoren und Levatoren stattfinden, weshalb die hyostyle Verbindung als einziger nächster Kommunikationspunkt besonders wichtig ist. Möglich ist, daß auch hier wie bei den Rochen ein Teil des ventralen Hyoidconstrictors zur Biegung des Schädels mithilft und hierdurch das Hyoid von der Hyomandibel selbständig wird. Wie hierdurch der intermandibulare Raum freier wird, so können auch submentale Gebilde als eine intermandibulare Verbindung von Hyoid und Mandibel eine besondere Bedeutung erlangen. Ich wiederhole auch, daß bei besonderen Funktionen des Coracomandibularis auch die das Coracoid vertretenden Infracapularia als sekundäre Entwicklungen aufgefaßt werden können.

Was die **unpaaren Flossen** betrifft, so sagt Jaekel, daß namentlich primitive Charaktere darin zu sehen seien, daß dieselben „sehr ausgedehnt und noch ganz indifferent sind“. Es muß dies wunder nehmen, wenn Jaekel dagegen die Brustflossen als hoch spezialisierte Bildungen ansieht; aber es haben freilich unpaare und paarige Flossen nach der Hypothese, der er beitrifft, keinen inneren Zusammenhang und die Anpassung an den schlammigen Untergrund, welches Moment Jaekel zu vielseitig — sogar für die Entwicklung eines großplattigen Dermalskeletts bei den Menaspiden! — verwendet, ist auch einseitige Ursache des Archipterygiums. Auch ich halte das Archipterygium für spezialisiert; und habe dies schon in meiner Dissertation: Zur Osteologie der Coelacanthinen S. 13 ausgeführt; ich glaube, daß ein solche Gestaltung eine interne Angelegenheit der sämtlichen Flossen untereinander ist und nur durch eine innere Anpassung an die Wandlungen des ungleich wichtigeren Bewegungsorgans der unpaaren Flossen zu verstehen ist. An der gleichen Stelle (Diss. S. 18) habe ich auch erwähnt, daß die sog. zweite Analis der Pleuracanthiden eigentlich der Caudalis, d. h. dem ventralen Caudallappen vor dem ventralen Einschnitt angehöre, der nach hinten vorrücke und am hintersten Schwanzende verschwinde. Dieser Einschnitt fehlt den meisten Elasmobranchiern, denen auch die Analis fehlt und sein Verschwinden giebt sich daher als ein Reduktionsvorgang, sein Auftreten daher nicht als fortschreitende Differenzierung in den ventralen unpaaren Flossen kund.¹

¹ Jaekel nennt in seinen „Selachiern vom Monte Bolca“ den vor dem Einschnitt liegenden Teil die „Schwanzsteuer“; ich finde die Bezeichnung überflüssig, da hiefür der Ausdruck ventraler Caudallappen schon lange im Gebrauch ist. Für das hinter dem Einschnitt liegende Flossengebilde habe ich schon (vgl. Osteol. d. Coel. Diss. S. 19) mit einer vergleichend anatomischen Begründung die Bezeichnung „Schlußflosse“ eingeführt; man sollte die Bezeichnungen nicht ohne Not vermehren.

Ein gewisser Parallelismus zwischen der Analis und einer individualisierten Caudalis ventralis zeigt sich auch bei Pleuracanthiden, wo beide Flossenelemente bei grosser Reduktion der Zahl der beteiligten Segmente eine aufsergewöhnliche Längenentwicklung und dabei fast ganz gleichartige Verschmelzung und Gliederung zeigen, welche bei der Analis fast archipterygial genannt werden mufs; die Caudalis verhält sich natürlich etwas weniger selbständig.¹ Die Bildung dieser Flossen zeigt also im allgemeinen eine starke Reduktion in der Radienzahl, welche durch die Längenentwicklung und Spezialisierung in ihrer Verschmelzung und Gliederung innerhalb der beteiligten Flossensegmente bei weitem nicht wett gemacht wird. Hinter dem kleinen Caudalflosschen folgt nun der hinter dem Caudaleinschnitt liegende Teil der Flosse, ohne distale Knorpelradien nur mit Hornstrahlen versehen; dies ist eine Spezialisierung der hier sehr grossen „Schlufflosse“ gegenüber dem Flösselabschnitt vor dem Einschnitt. Da mit seiner Bildung eine Unterdrückung der Flossenträger vor sich gegangen ist, kann er also auch nicht primitiv genannt werden.

Nun bleibt nur als „problematischer primitiver Charakter“ die lange **Rückenflosse**; für diese ist nun von vornherein schon auszusagen, dafs sie keine primitive Flosse sein kann. Die Dorsalflossen bilden das Gegengewicht und eine Ergänzung der ventralen Flossen in **Gesamtheit**. Das Gleichgewicht der sämtlichen Flossen ist eine der elementarsten und selbstverständlichsten Forderungen; wo die ventralen Flossen alle eine höchste Spezialisierung aufweisen, kann der Zustand der Dorsalflossen **unmöglich** ein primitiver bleiben. Hierfür sprechen noch andere Umstände: die Dorsalis der Pleuracanthiden hat eine verdacht-erregende Ähnlichkeit mit der 2ten Caudalis der Holocephalen, welche jedenfalls ursprünglich eine Stachelflosse von viel gedrungenerem Bau war und nach Verlust des die Radien konzentrierenden Stachelbesitzes (entsprechend der Tendenz zur Längenentwicklung im hinteren Körper) sich nach vorne und hinten ausdehnte. Dollo hat nun (Bulletin de la Soc. Belg. de Géologie 1895, S. 79—128), zum Teil nach Traquair's Vorgang, überzeugend für den Stammbaum der Dipneusten klar gelegt, wie aus einer ursprünglich „dipteren“ Bildung der Rückenflosse und heterocerken Caudalis in Begleitung mit einer aufserordentlichen Streckung des Körpers eine langzeitige „monoptere“ Dorsalis und eine gephyrocerke Caudalis hervorgehe, welche endlich auch zu einer einzigen kontinuierlichen, auch die Analis umfassenden, scheinbar

¹ Woodward war sicher berechtigt (Natural Science Vol. I, S. 31) die Bildung dieser Flossen zum Vergleich mit dem Archipterygium herbei zu ziehen; hingegen spricht die Existenz dieser fast archipterygialen unpaaren Flösschen nicht für eine Anpassungserscheinung der Pleuracanthiden an den Aufenthalt auf schlammigen Boden, wie es Jaekel annahm.

ganz embryonalen Flosse anwächst. Auch der Verfasser des Vorliegenden hat diesen Standpunkt schon einige Jahre früher mit voller Bestimmtheit ausgesprochen, soweit die Auffassung der Diphycerkie (und das Archipterygium) in Betracht kamen; sein Ausgangspunkt war der morphologische Nachweis, daß die Schwanzflosse der Coelacanthinen eine sekundäre Diphycerkie zeige und aus einer ursprünglich heterocerken Caudalis hervorgegangen sein müsse.

Beides gilt nun mit der größten Wahrscheinlichkeit auch von den Holocephalen und Pleuracanthiden, woselbst wie bei den Dipneusten eine aufsergewöhnliche Streckung des Körpers und Schwanzes mit der Bildung der langzeitigen monopteren Dorsalis und der nahezu diphycerken Caudalis mit fast nicht aufgebogener Chordal-Axe in irgend einem hier nicht näher zu definierendem Kausalverhältnis steht.

Diese langzeitige Rückenflosse bei Pleuracanthiden ist also eine ebenso spezialisierte, zum Teil mit Reduktionen, zum Teil mit Neubildungen zusammenhängende Umwandlung und durchaus kein primitives Merkmal zu nennen. Werfen wir nun einen Seitenblick auf *Chlamydoselachus*, so finden wir total verschiedene Verhältnisse. Der ventrale Einschnitt der deutlich und einfach heterocerken Caudalis ist am hinteren Schwanzende ganz verschwunden. Eine sehr bemerkbare Körperstreckung bewirkt auch in Analis und Dorsalis gewisse Begleiterscheinungen. Diese Flossen sind relativ klein und zeigen als einen Beweis eintretender Degeneration eine auch für die unpaare Dorsalis bei *Pleuracanthus* und *Chimaera* geltende sehr reduzierte, bezw. ganz mangelnde Verbindung der Angliederung an die Wirbelsäule. Die Entwicklungs- oder Reduktionstendenz ist aber bei *Chlamydoselachus* gänzlich verschieden von der bei Pleuracanthiden. Ganz eigenartig ist dies bei dem Becken und der Ventralis von *Chlamydoselachus* der Fall, welche einen der Dorsalis von *Pleuracanthus* analogen, aber nur scheinbar primitiven Zustand darstellt.

Eine andere kurze Erörterung über die **Zahl der Kiemenbogen** mag hier an die Betrachtung der Flossen von *Chlamydoselachus* angeschlossen werden; weil *Chlamydoselachus* außerlich eine den Notidaniden sehr ähnliche Reduktion und Stellung der unpaaren Flossen besitzt und außerdem der einzige Elasmobranchier ist, welcher 6 Kiemenbogen, wie *Hexanchus* zeigt, so wurde hieraus auf eine nähere Verwandtschaft geschlossen.

Es ist nun eine merkwürdige Thatsache, daß die Notidaniden mit 6 und mehr Kiemenbogen in dem fossilen *Hybodus* mit 2 dorsalen Stachelflossen einen Vorfahren mit 5 Kiemenbogen (nach Woodward's Feststellung) besitzen. Andererseits ist es auffällig, daß *Chlamydoselachus*, der mit den Notidaniden, wie mir scheint, nicht unmittelbar verwandt

ist, keine vordere Dorsalis und eine Flossenstellung hat, die derjenigen der Notidaniden nicht mähnlich ist, ebenso 6 Kiemenbogen hat. Nun ist es im allgemeinen sehr deutlich, daß die Fische mit 2 Dorsales, von denen die vordere thoracal steht, sämtlich einen sagittal gedrungeneren Rumpf und meist auch einen zusammengedrängten, bei älteren Typen stark aufgebohenen Schwanz haben. Der Konzentrationsprozess („the crowding of the fin supports“ Woodward), welcher die Dorsalflossen schafft, wirkt, wie es scheint, auch zusammendrängend auf die Metamerie des Rumpfes, ganz besonders aber scheint dies der Fall zu sein, wenn die Dorsales als Kielflossen stacheltragend sind; die Kontraktion der Flossen Träger, zeigt sich sodann in den übrigen unpaaren Flossen und im Schwanz. Sie wirkt auch auf die paarigen Flossen, den Schultergürtel und soweit sich die Längsmuskulatur erstreckt nicht nur infolge der Homodynamie ihrer Muskelsegmente, welche ja alle der Bewegung dienen, sondern auch nach mechanischem Prinzip zur Verkürzung der Hebelarme a) zwischen Kopf und Schultergürtel (zur Fixierung des letzteren und der Fundamentierung der emporhebenden Funktionen der Pectoralis), b) zwischen Scapulare, Pectoralis und erster Dorsalis, c) zwischen dieser und der Ventralis, endlich zwischen diesem ganzen Apparat und dem propulsierenden Schwanz mit der Caudalis. Besonders ist dies bei stacheltragenden Dorsales wichtig, die nicht nur als Kiele wirken (und so in Funktions-Correlationen zu den paarigen Flossen stehen), sondern auch sehr wichtige Waffen sind, welche nur von unten nach oben wirken; die Stacheln sind öfters giftig, was ihre Bedeutung als Waffe spezialisiert, und werden häufig so stark und heftig gebraucht, daß man nicht nur an vielen Stacheln auf Zerreißen der Haut zurückzuführende Wachstums-Unregelmäßigkeiten der Stacheln selbst, sondern auch pathologische Erscheinungen in der Wirbelsäule unmittelbar unter der Flossenknorpeln findet.¹ Derartigen Funktionen, welche kurze und energische Propulsationen und Emporschnellungen zum Zweck haben, kann nur durch durchgängig eintretende Hebelarmverkürzungen zwischen den einzelnen Propulsationsorganen und deren Trägern von der Occipitalregion des Kopfes an bis zur Caudalspitze die richtige Grundlage gewährt werden. Da nun die Metamerie des Branchialapparats und die Metamerie der Längsmuskulatur des Rumpfes von durchaus verschiedenen Einwirkungen beeinflusst sind, so müssen sie nicht unbedingt mit einander parallel

¹ Abgesehen von den Acanthodiern, wo auch die paarigen Flossen und die Analis stacheltragend wurden, ist daher die Stellung der zwei Stachelflossen thoracal bis abdominal, niemals abdominal bis caudal; ein Beweis, wie wichtig der Bereich der paarigen Flossen zur Funktion dieser Stachelflossen ist; bei einigen Acanthodiern verschwindet die thoracale I Stacheldorsalis und es bleibt ausnahmsweise eine abdominale Flosse, welche aber einer gleichfalls stacheltragenden Analis entspricht, aber wie die phosphoritisierte Muskulatur erkennen läßt, mehrere Segmente vor derselben steht.

laufen, sondern es kann eines das andere im Wachstum beeinflussen. So ist es auch möglich, daß das Vorhandensein einer thoracalen (besonders einer stacheltragenden) I. Dorsalis mit allen ihren Folgen die Zahl der Kiemenbögen von hinten her beschränkt, daß andererseits eine nach hinten rückende I. Dorsalis oder gar das Schwinden derselben, (sobald keine anderen, den Kiemenkorb verkürzenden Wirkungen eintreten) etwa vorhandene Spannungen, unter denen die Entwicklung des Kiemenkorbs steht, auslöst und die Zahl der Bogen sich atavistisch auf 6 und 7 vermehren kann. Unter diesem Gesichtspunkt müssen, wie mir scheint, die Kiemenbogenverhältnisse der Notidaniden und Chlamydoselachiden betrachtet werden, welche leicht auch im Zusammenhang mit Körperform und Flossenstellung zur Aufstellung von Verwandtschaftsbeziehungen dienen könnten. Andererseits verstehen sich hiedurch die Kiemenbogenverhältnisse der älteren Hybodontiden und der Cestracioniden besser.¹

Schon allein aus dem Grunde, daß sehr wesentliche, den Kiemenkorb beengende Verhältnisse bei *Pleuracanthus* vorliegen, ist mir Koken's Feststellung, daß diese nur 5 Kiemenbögen besitzen, überzeugend (vgl. oben S. 79 u. s. Anm.).

Ebensowenig also, wie irgend ein Punkt des Visceralskeletts eine Brücke von *Chlamydoselachus* zu *Pleuracanthus* schlägt, ebensowenig gilt dies für das Axen- und Flossenskelett; beide lassen zwar bedeutende Metamorphosen erkennen, welche aber an ganz verschiedenen Punkten in verschiedener Art und Größe eingewirkt haben.

Was die von A. Fritsch betonten Unterschiede im Vorhandensein und in der lokalen Abwesenheit der **Horustrahlen** bzw. bei *Orthacanthus*, *Pleuracanthus* und *Xenacanthus* be-

¹ Ein umgekehrter Fall liegt bei den Rochen vor, wo der Kiemenkorb durch Auslösung von vor dem Hyoidkomplex liegenden Spannungen im Kieferskelett von vorne und oben her Luft bekommt; infolgedessen tritt das Hyoid aus den Verbindungen, welche der konzentrierten Kieferwirkung entsprechen, aus und erscheint seiner ontogenetisch selbständigen Entstehung gemäß, abgetrennt von der Hyomandibel an der Spitze des Kiemenkorbes, sozusagen als selbständiger 1. Kiemenbogen. Durch einen ähnlichen Vorgang vor dem Hyoid scheint bei *Pleuracanthus* eine freiere Entwicklung und teleologische Verwertung der submentalen (intermandibularen) Knorpel ermöglicht zu werden (vgl. S. 78). Vielleicht ist in einer Art Vereinigung beider erwähnten Fälle auch das Auftreten der submentalen Knorpel bei Seylliiden zu verstehen; wenn wir bedenken, daß auch bei ihnen die Dorsalflossen sehr weit nach hinten gerückt sind und annehmen, daß es auch Umstände giebt, welche eine Lockerung des branchialen Apparates an der vorderen Grenze, also zwischen Mandibel und Hyoid, statt an der hinteren verursachen können, so kann die Verschiebung der Dorsalflossen nach hinten (welche sich auch in einer sehr deutlichen Abplattung des vorderen Rumpfabschnitts äußert) sehr wohl in weiterer Ferne als unmittelbar vor der Scapula, auf die postoralen Rudimente einwirken. Wir erwähnen dies, um vermuthungsweise den Kreis der Möglichkeiten zu betonen, welche allein durch den inneren Skelettconnex gegeben sind, um Skelettänderungen zu verstehen (S. 66).

trifft, so habe ich schon Geogn. Jahresh. 1893, S. 51, darauf hingewiesen, daß dies nur als ein Unterschied in der Verkalkung angesehen werden dürfe, wonach eine ganz andere systematische Verwertung einzutreten habe. Jaekel (Neues Jahrb. f. Min. 1891, Bd. II, S. 161 u. l. c. S. 82) spricht auch gegen Fritschs Deutung, ohne indessen den Kern der Sache zu treffen.¹

Wenn Fritsch und Jaekel weiterhin die **sichelförmigen Krallen** an den Kopulationsorganen für Modifikationen der Hornstrahlen ansehen, so ist dem zu widersprechen: alle derartig sexuell umgebildeten Hilfsorgane der sexuellen Knorpel stammen aus dem echten, rechten Plakoidskelett. Hornfäden werden ebensowenig zu den sexuellen Organen hinzugezogen, als die sexuellen Knorpel aus dem Radialskelett der Flossen abzuleiten sind: die Untersuchung der Struktur bestätigt dies (vgl. unten).

Von allen Kennzeichen, welche von *Pleuracanthus* auf *Chlamydoselachus* hinweisen sollen oder könnten, bleiben so schließlicb nur noch die **Zähne**. Vergleichen wir sie kurz: Die Pleuracanthiden haben dreispitzige Zähne mit zwei großen Lateralspitzen und einer kleinen inneren medialen; *Chlamydoselachus* hat fünfspitzige Zähne mit zwei den Lateralspitzen von *Pleuracanthus* ähnlichen Lateralspitzen, dann zwei mediolaterale kleinere (je eines ebenfalls den medialen Spitzchen von *Pleuracanthus* ähnlich), endlich eine größte Medialspitze, die auf *Pleuracanthus* sich nicht zurückführen läßt.

Eine nahe Abstammung der Zahnbildungen beider Typen mit einer „Zerlegung der Krone in mehrere Spitzen“, wie Jaekel meint, könnte nun in einem gelegentlichen Auftreten von drei kleinen Mittelspitzen an Stelle von einer bei *Othacanthus* (Taf. 85 l. c. Fritsch, Bd. II, Heft 4) eine fürsprechende Thatsache finden: es müßte aber dann die mittlere, größere von den drei kleineren Mittelspitzen zu der größten Hauptspitze auswachsen, während die großen Seitenspitzen sich gleichbleiben, wenn man daraus den Zahntypus von *Chlamydoselachus* ableiten wollte. Dies ist sehr unwahrscheinlich. Umgekehrt macht die Zahnbildung von *Chlamydoselachus* mehr den Eindruck, als ob ein Zahn mit einer medial stärksten Spitze und unregelmäßig seitlich abfallenden Lateralspitzen ihr Urtypus gewesen sei: dies bemerkt ganz richtig schon A. Fritsch und es fiel dann *Pleuracanthus* ganz und gar außer Betracht.

¹ Übrigens sind die Hornfäden keine „cuticularen“ Ausscheidungen, sondern cutane, obwohl ersterer Ausdruck hier und da gebraucht wird (vergl. Bronn Cl. u. Ord. Pisces S. 33). Cuticulare Ausscheidungen bezeichnen in der Zoologie eigentlich Ausscheidungen auf der Außenfläche eines epithelialen Stratum.

Wenn so in der Form der Zähne bei *Chlamydoselachus* nichts vorliegt, was auf eine, wie Jaekel annimmt, einfache Vervielfältigung der Krone der Pleuracanthidenzähne um zwei weitere Spitzen hinweist, so ist doch der morphologische Allgemeincharakter ein sehr ähnlicher. Selbst wenn man die Zähne von *Chlamydoselachus* auf eine einfache dreispitzige Zahnform (z. B. den Lamidentypus unter Annahme einer Vervielfältigung der Spitzen in seitlicher Anfügung zweier größerer Spitzen) zurückführen könnte, so wäre die eigenartige Ähnlichkeit der Form immer noch nicht da. Das beruht auf einem histologischen Grund: bei beiden Zahntypen bestehen, wie Jaekel schon erwähnt, die Zahnspitzen nicht aus Vasodentin, welches nur auf die Wurzel beschränkt ist; es gehen daher die Seitenflächen der Zahnteile nicht allmählich in die Wurzel über, sondern entspringen aus ihr mit schärferem Absatz gegen sie. Ohne diesen Umstand und seine morphologisch leichtverständliche Begleiterscheinung würde man die Zähne von *Chlamydoselachus* überhaupt gar nicht mit dem Diplo-dontentypus verglichen haben, wie A. Fritsch thatsächlich eine Vergleichbarkeit leugnet.

Wenn nun diese geweibige Reduktionserscheinung auch sehr wohl bei durchaus nicht verwandten Haien auftreten kann (man vergleiche nur die bekannte Struktur der Zähne von Carchariden, v. Zittel Handbuch III, S. 86 und Doederlein l. c. S. 532, Fig. 639), so könnte doch noch eine andere Betrachtung für die Verwandtschaft beider Typen ins Feld geführt werden.

Die Bezeichnung von *Chlamydoselachus* wurde zuerst von Garman nach der äußeren Form morphologisch richtig als cladodont bezeichnet. Die Art der Bezeichnung von *Cladodus* scheint (?) mehreren fossilen Elasmobranchiern mit ziemlich verschiedener Organisation anzugehören und ein allgemeinerer Typus zu sein (vgl. Bashford Dean, *Cladoseleche*), dessen Variationen verschiedene Skeletttypen zukommen. Von einem dieser Variationen ist offenbar die Bezeichnung von Pleuracanthiden dadurch abzuleiten, daß eine Lateralhälfte bis zur Mittelspitze degenerierte. In ähnlicher Weise leitet A. S. Woodward (Natural Science Vol. I, No. 9, 1892, S. 674) aus dem symmetrischen Hybodontentypus durch Vermittelung von *Hybodus polyprion* den einseitig entwickelten Notidanidenzahn ab. Auch die Zähne von *Pleuracanthus* sind im Grunde einseitig und berechtigen zu obiger Ableitung. Ist nun hypothetisch *Chlamydoselachus* ein Nachkomme von *Pleuracanthus*, so könnte eine Entwicklung der Zahnkrone sehr wohl in einem Rückschlag nach dem Cladodontentypus gedacht werden. Ein solcher Rückschlag würde, was das Nächstliegende wäre, in den Grenzen der schon bei Pleuracanthiden neuerworbenen histologischen Eigentümlichkeiten stattfinden, welche wie oben erwähnt (vgl. auch Jaekel l. c. S. 78) für Pleuracanthiden charakteristisch sind und jeden-

falls Begleitmomente der unilateralen Degeneration des „*Cladodus*“typus zum „*Diplodus*“typus waren; mit anderen Worten: der Rückschlag müßte kein vollständiger sein und die Strukturverhältnisse blieben zwischen *Diplodus*- und *Chlamydoselachus*-Zähnen die gleichen.

Die Annahme der Möglichkeit eines solchen Rückschlags schließt ein, daß beide Zahntypen sehr nahe verwandt sind. Unter diesem Gesichtspunkt könnte sogar vielleicht von einer sehr unmittelbaren Descendenz: *Pleuracanthus-Chlamydoselachus* gesprochen werden.

Hierbei müssen wir aber die Bedeutung der Zähne für die Systematik etwas näher ins Auge fassen¹. Bei den höheren Vertebraten gelten die Zahnverschiedenheiten als die sichersten Kennzeichen der Gattungen und Arten, die Größe ihrer Veränderungen ist viel stärker, als die der Teile des Innenskeletts. Änderungen im Zahnskelett sind das Signal zu Änderungen im Innenskelett. Man kann sagen, daß wie im allgemeinen die Variabilität der Zähne eines Gebisses unter sich, die Fähigkeit zu Größen- und Form-Differenzierungen größer ist, als die unter homologen Teilen des Innenskeletts, so auch die Zahntypen dem gleichen Gesetz gehorchen im Vergleich zu den Einzeltypen der inneren Skeletteile.

Ähnliches gilt für die niederen Wirbeltiere. Für ihre Zähne selbst ist die Erscheinung meist etwas weniger prägnant, sie gilt aber für das gesamte Hautskelett: es liegen so viel mehr Einzelteile des vielfältigen Deralskeletts vor, dies Gesetz zu bethätigen. Da nun der Kreis der Formen kein zu großer sein kann d. h. die Natur für dieselben Zwecke nicht unendlich viele verschiedenartige Formen zu schaffen vermag, so erscheinen im Zahn- und Hautskelett an ganz verschiedenen Punkten des Systems Analogieen und Konvergenzbildungen. Gerade im Deralskelett sind diese besonders häufig und es treten fast in allen Stämmen mit vollständig eigener Descendenz Hautskelett- und Zahnskeletttypen auf, welche zu anderen Stämmen hinüber zu leiten scheinen und so die Anfänge der ichthyologischen Forschungen in der Paläontologie verhängnisvoll beeinflussten. Dies gilt auch nach meiner Ansicht für die *Pleuracanthiden*; ebensowenig wie unter den Fischen die plakoiden *Pteraspiden* mit den teleostomen *Cephalaspiden*, die *Cephalaspiden* mit den *Siluroiden*, die *Plakodermen* mit gewissen *Acipenseroiden*, wie andere *Acipenseroiden* mit gewissen *Siluroiden*, wie die *Acanthodinen* mit den *Palaeonisciden*, wie die *Holocephalen* mit den *Dipneusten* in irgend einem näheren Verwandtschaftsverhältnis stehen.

¹ Hierin nimmt A. Fritsch, über dessen Ausführungen Jaekel hinweggeht, wie mir scheint, einen ganz richtigen Standpunkt ein, wenn auch die Grundlage derselben auf der unrichtigen Annahme basiert, daß die *Pleuracanthiden* mehr als 5 Kiemenbögen hätten.

ebensowig glaube ich, daß die Zahnbildung bei *Chamydoselachus* mit der bei *Pleuracanthus* irgend etwas zu thun hat¹. Grundsätzlich verschiedene Innenskelettentwicklung, in fast allen Punkten vollständig verschiedener Plan und zusammenhanglos divergierende Ausbildungen in allen Skelettsystemen, können sich nicht bei nahezu gleichbleibendem Zahntypus heransbilden, wenn sogar ganz hochgradige morphologische Verschiedenheiten bis in die Kieferknorpel selbst hineinreichen. Diese Kieferknorpel haben bei *Chamydoselachus* einen Umbildungsgrad, welcher zum Teil etwa dem des Palatoquadrats etc. unter jüngeren und ganz jungen Selachiern entspricht.

Ich halte so *Chamydoselachus* für einen jüngeren Descendenten der normaleren Stammreihe der Elasmobranchier, für einen Abkömmling vielleicht der Hybodontiden, deren Zähne (resp. die Zahnspitzen) dann eine ähnliche histologische Umwandlung erfahren hätten, wie die *Diplodus*-Zähne mit einfacher Pulpa in Bezug auf die *Cladodus*-Zähne mit netzförmiger Pulpa verwandelt wurden. Die morphologische Umwandlung, welche dieser Hybodontentypus erfahren hätte, entspricht dem Typus der *Cladodus*-Zähne; letzterer Zahntypus ist jedenfalls auch auf Hybodus-artige Urzähne mit einer Hauptmittelspitze und seitlich gradweise kleiner werdenden Nebenspitzen zurückzuführen. Daß die Zähne von *Chamydoselachus* wirklich von einem normaleren Zahnbau abzuleiten sind, dafür spricht auch (der Einheit des Hautskeletts gemäß) die geringe morphologische Reduktion des **dermalen Schuppenskeletts**; der Charakter der Zahnbildung bei Elasmobranchiern ist am allerwenigsten von dem der gleicher-

¹ Unter den oben angeführten Konvergenzen kann man auch *Menaspis* (als Cochliodontiden) und die Holocephalen nennen; es giebt für mich betreffs *Menaspis* nur diese Alternative: entweder sind *Menaspis* und einige ihm offenbar eng anzuschließende Cochliodontiden (*Oracanthus*) Holocephalen, dann ist die Konvergenz im Zahnskelett mit dem anderen Teil der Cochliodontiden eine enorme, oder *Menaspis* ist ein Cochliodontide, dann ist hauptsächlich die Konvergenz im ganzen Hauptskelett mit den Myriacanthiden-Holocephalen eine außerordentliche. Irgend welche Verwandtschaftsverhältnisse zwischen beiden Gruppen (Cochliodontiden und Holocephalen) können (vgl. oben S. 60) nach der ganz verschiedenen Zeit des geologischen Auftretens der viel älteren und differenzierteren Holocephalen und jüngeren, zuerst weniger differenzierten Cochliodontiden nicht vorliegen, denn auch die normaleren Urtypen der letzteren, die älteren Cestraciantiden treten erst fast gleichzeitig mit den Cochliodontiden auf, so dass die Bestimmung des Zeitunterschieds ihrer Erscheinung eine zuverlässige ist. Das Hautskelett vermag keine Entscheidung zu liefern und wenn Jaekel (Sitzber. Natf. Freunde, Berlin 1892, S. 158) aus meinem Zeugnis für *Chalcodus-Menaspis* als einem Cochliodontentypus Folgerungen zieht, so hätte er aus demselben Zeugnis entnehmen können, daß ebensowenig, als man typische Cochliodontenzähne ohne Nachweis der Autostylie des Craniums zu den Holocephalen stellen darf, falls man vor dem „Forum der ruhigen Forschung Entschuldigung finden will“ (vgl. Koken Neues Jahrb., 1896, S. 482), man ebensowenig auf ein paar abnorme, hauptsächlich nur isoliert bekannte Dermalbildungen hin eine neue, von den Selachiern und Holocephalen getrennte Abteilung aufstellen kann, besonders wenn man von dem ausschlaggebenden Innenskelett dieser neuen Abteilung gar nichts weiß und jene hypothetische Zwischenstellung nicht auch durch das hierfür einzig in Betracht kommende Innenskelett festzustellen vermag

weise primitiven Hautbedeckung zu trennen, und für den Charakter der Zähne von *Chlamydoselachus* ist wichtig, daß auf den hinteren Kiefern eine Zahnregion differenziert ist, wo sie nur eine Spitze haben. Garman will ihnen die Bezeichnung „Zähne“ gar nicht zukommen lassen, sondern nennt sie Schuppen: sie ähneln den Schuppen am äußeren Lippenwinkel, von welchen sie aber scharf getrennt sind (vgl. auch Gütthers Darstellung der Tiefseefische der Challenger Exped.). Dieser Übergang zu dem Schuppenskelett beweist für *Chlamydoselachus* eine eigene Ableitungsrichtung von einem Haifisch mit normaler entwickeltem Dermal skelett, dem auch ein normales Zahnskelett entsprechen muß, als dies beides die Pleuracanthiden besitzen. Hierbei können also die Pleuracanthiden nicht in Betracht kommen, deren Zahnbau viel reduzierter, deren Hautskelett aber so extreme Lokalisierung und so excessive Spezialisierungen zeigt, daß beim Fehlen aller besonderen Verwandtschafts-Anzeichen im Innenskelett auch nicht von einer Regeneration im Dermal skelett gesprochen werden kann.

Die innerhin bemerkenswerte Konvergenz beider Zahntypen zeigt sich im Innenskelett, wie mir scheint, nur darin, daß die Summen der Umwandlungen und Neubildungen bei beiden Gattungen, wenn auch lange nicht ein durchaus gleiches, so doch ein vergleichbares Maß darstellen, deren Summanden sich indessen an ganz verschiedenen Stellen des Innenskeletts in verschiedenster Art und Größe, ganz unvergleichbar und aufeinander unbeziehbar geäußert haben.¹

Abgesehen von diesem Allen scheinen mir die Pleuracanthiden zu den Gruppen zu gehören, welche wenig Anhaltspunkte zur Annahme einer lebens- und entwicklungsfähigen Descendenz gewähren. Ihre Skelettbildung gehört unter den Fischen zu den Typen, welche sich ohne wesentliche Änderungen durch Formationen hindurchschleppen (Holocephalen, Dipnoi), die in geringer Arten- und Individuenzahl auf den Aussterbeetat gesetzt sind oder beinahe (wie so manche Typen der gegenwärtigen Ichthyofauna) in so extremer Weise umgebildet sind, daß eine Rückbildung zu normalerer Körperform einerseits unmöglich scheint, andererseits ein Fortschreiten in der ihnen eigenartigen Entwicklungstendenz die Unmöglichkeit des Fortbestehens im Kampf ums Dasein in sich birgt, wobei endlich geringe biologische Umwälzungen in den äußeren Verhältnissen ihres Daseins genügen, ihnen die Möglichkeit ihrer Existenz ganz abzuschneiden. Zu diesem morphologischen Anzeichen der Degeneration gesellen sich bei Pleuracanthiden noch wichtige **histologische** Erscheinungen im Gewebe ihrer Hartbildungen.

¹ Das konstantere Gewebe des Innenskeletts folgt hier dem variableren des Dermal skeletts bei weitem nicht in dem gleichen Maße nach, wie bei Pleuracanthiden (vgl. unten und die Zusammenfassung etc.).

Der **Charakter des Hautskeletts** ist nicht einfach der der Spezialisierung, sondern der der Degeneration, wenn man den Begriff der Spezialisierung beschränkt auf Vorkommen von einzelnen Differenzierungen in einem nach seinem primitiven Allgemeinbestand sonst unveränderten Deralskelett. Die Pleuracanthiden zeigen eine ziemlich allgemeine Degeneration des Schuppenskeletts bis auf ganz vereinzelte Relikte seines früheren Bestandes mit (wie das häufig der Fall ist) lokal auftretenden morphologisch extremen Bildungen, dem Kopfstachel. Im Zahnskelett spiegelt sich (der Einheit des Hautskeletts gemäß) diese Degeneration auch. Unsere Ableitung der Diplodontenzähne von den Cladodonten kennzeichnet morphologisch eine einseitige Degeneration der Krone beim *Diplodont*-Typus: sie ist hier gepaart mit gleichartig einseitigen histologischen Erscheinungen: 1) bei allen primitiven vielspitzigen Zähnen ist die Schmelzgrenze gegen die Wurzel für alle Spitzen eine gemeinsame und ist nicht nach den Spitzen differenziert; bei dem Lamnidentypus werden indes die Schmelzbedeckungen der Spitzen separiert und fast ganz getrennt. Diesen Lamnidentypus besitzen hierin auch die Pleuracanthiden zu einer außerordentlich frühen Zeit der Stammesgeschichte der Elasmobranchier. 2) Ist auch das Vasodentin derart differenziert, daß es nur in der Basis und nicht in den Zahnspitzen auftritt, was, wie Jaekel mit Recht betont, für die primitiveren Selachier durchaus ungewöhnlich ist; es kommt dies erst spät bei den Carchariden vor.

Die **Mikrostruktur der Stacheln** ist von A. Fritsch in sehr unvollständiger Weise behandelt worden. Wir betrachten zuerst *Pleuracanthus* und dann *Orthacanthus*.

Man kann vier Schichten unterscheiden: eine innerste mit großen unregelmäßigen Hohlräumen zeigt sich nur in den ältesten Stachelteilen; in den jüngeren und jüngsten Teilen fehlt sie und es bildet hier ein Komplex von mehr weniger zahlreichen, konzentrisch ringförmigen Lamellen die innerste Schicht, welche einerseits von sehr vielen feinen Dentinröhren radial durchsetzt wird, andererseits nur wenige radial verlaufende Haverssche Kanäle zeigt. Darauf folgt eine ziemlich gleich dicke Schicht mit parallel zur Stachelaxe verlaufenden Längskanälen, welche sich verzweigen und anastomosieren; diese Kanäle treten an dem unteren Stachelrand in den Stachel ein und haben keine direkte Verbindung mit der inneren Stachelhöhlung. Dentinröhren strahlen davon nach allen Seiten aus; zwischen den distalen Enden der Röhren benachbarter Kanäle zeigt sich eine Granulationszone mit kleinen Interglobularräumen: sehr deutlich und stark ist diese Zone zwischen den beiden bis jetzt erwähnten Schichten selbst, da wo deren beiderseitige Dentinröhren mit ihren distalen Spitzen einander entgegen stehen. Auch auf der Außenseite der Längskanalschicht zeigt sich eine

stärkere Granulationszone mit Interglobularräumen: diese zeigt auch hier ein ganz anderes Wachstumsystem, das der äußeren Schicht, an. Wir erkennen in ihr einen meist recht scharf getrennten Komplex von dichten gefäßarmen Lamellen, welche in deutlichen Wellungen sich an wellige Biegungen der Mittelschicht anlegen: diese Wellen sind die Querschnitte von Längsleisten auf der Außenfläche des proximalsten Teiles, da wo die Außenschicht noch ganz fehlt. Merkwürdig ist, daß die Dentinröhrchen in diesen Lamellen von der äußeren Oberfläche eintreten und sich nach innen verzweigen: desgleichen gehen von den Kanälen die Hauptverzweigungen der Röhrchen nach innen (nach der äußeren Granulationszone der Mittelschicht) vor. Diese Schicht wächst bis zu einer gewissen Dicke und bildet an zwei seitlichen Kanten in regelmäßig wachsenden Abständen die Dornen des Stachels. Es treten hierbei z. T. Kanäle von außen ein, z. T. entspricht den Kanten ein innerer Gefäßstrang, welcher je einen normalen Vasodentinzahn mit geringer Gefäßverzweigung bildet: im ältesten distalen Stachelabschnitt ist der Gefäßreichtum in der Außenschicht ein größerer. Der Längsschliff zeigt wenigstens dorsal und seitlich, proximal und distal keine Spur einer queren Gefäßverbindung zwischen dieser äußeren und der nächst inneren Schicht; das Wachstum aller drei Lagen ist hier ein völlig selbständiges. Die reichlicheren Kanäle der oberen und lateralen Seite des Stachels laufen von dem Proximalende des Stachels an bis zur Spitze nahezu parallel und haben nur wenig quere Verbindungen untereinander, jedenfalls fast keine mit der nächst inneren Schicht. Nur ventral zeigt sich (vgl. Fig. 4 die Pfeilrichtung und Fig. 12a den Flächenschliff in dieser Richtung) eine sparsame Kommunikation der Gefäßröhrchen der Mittelschicht mit dem in der Stachelnähe gefäßreichen Röhrchengeflecht der lateralen Kante. Es ist ganz natürlich, daß das organisch Einheitliche des Stachels wenigstens an irgend einer Stelle eine Gefäßkommunikation der äußeren Schichten zeigt: daß dieselbe auf der dem Körper anliegenden Seite und jedesmal in der Nähe der Basis der Seitendorne erfolgt, ist nicht weiter merkwürdig; deswegen ist diese Außenschicht doch so selbständig, wie die Innenschicht, welche bei anderen Ichthyodornliten auch für sich reduziert werden kann, wie auch der geschichtete Teil der Schuppen, die Basalplatte, welchem sie zu vergleichen ist. Daraus folgert vor allen Dingen, daß der Stachel bis zu den seitlichen Dornen hinauf mit einer dicken Cutislage gleichmäßig umgeben war, welche allein ein so ausgedehntes Wachstum rein von außen her ermöglicht und also proximo-distal die äußere Lage allmählich zu bilden erlaubt: zugleich ist zu bedenken, daß das sehr regelmäßige Dornenwachstum hierbei nicht möglich wäre, wenn der Stachel die exponierte, vom Kopfe ab und nach hinten in die Höhe gerichtete Stellung gehabt hätte, wie es die bisherigen

Restorationen darstellen. Unsere Ansicht aber, daß der basale Teil des Stachels sehr eng an der Körperoberfläche gelegen war und sich überhaupt nur wenig von derselben entfernen mochte, während der mit Dornen besetzte Teil nach rechts und links excedieren konnte, entspricht viel mehr den Lageverhältnissen, welche durch die histologische Struktur nahegelegt werden. Ich glaube daher, daß die höchst eigenartige Erscheinung, daß die seitlichen (bis hinteren) Dornen meistens erst in der distalen Hälfte beginnen, eben darin ihre Ursache hat, daß nur dieser Teil der wirklich ganz freie Abschnitt ist und der proximale Abschnitt fast in einer Analogie mit der Wurzel der Flossenstacheln, derart mit cutanem Bindegewebe bedeckt ist, daß er gewissermaßen als im Körperumfang eingeschlossen betrachtet werden kann.¹ Der vollständig gerade und flache Stachel von *Pleuracanthus* und *Xenacanthus* hat jedenfalls auch im Zustande des Nichtgebrauchs dem Rumpf fest aufgelegt; der von *Orthacanthus* war mit seinem distalen Teil etwas gekrümmt, und scheint nicht so eng aufgelegt zu haben. Vielleicht war dies wegen der hier auf der Hinterseite liegenden Seitenstacheln nötig, was übrigens ebensowenig zu Verletzungen Ursache gegeben haben mußte, wie die Stachelchen des Flossenstachels von *Chimaera* bei zurückgelegtem, in der hinteren Hautfalte geborgenen Lagerung des Stachels.

Die **Struktur des Stachels** von *Orthacanthus* zeigt einige Unterschiede von dem eben skizzierten Verhalten, indes ohne wesentliche Änderungen in der Anordnung der Hauptschichten: in der Mittelschicht zeigen die äußeren Längskanäle öfters eine mehr radiale Umbiegung und ihr Verlauf richtet sich stets nach einer von den schon bei *Pleuracanthus* erwähnten welligen Erhebungen, welche sich also auch hierdurch als von der Außenschicht bedeckte Skulpturleisten zu erkennen geben. Letztere Schicht hat entgegengesetzt, also von außen nach innen verlaufende, kurze Haverssche Kanäle, welche mehr nach den eingebogenen Teilen der Wellungen der Mittelschicht sich richten, was auch bei *Pleuracanthus* zu bemerken ist. Aber auch hier liegt keine Kanalverbindung der Außenschicht mit der Mittelschicht vor und beide sind ganz selbständig voneinander wachsende Lagen, die eine mit den Haversschen Kanälen und Dentinröhrchen nach innen, die andere von innen nach außen gerichtet. Der

¹ Deswegen muß er aber nicht, wie die gewöhnlichen Flossenstacheln zwischen den Rumpfmuskelhälften gesteckt haben; er war jedenfalls ganz frei, der basale Teil lag nur mit dicker Cutisumhüllung engstens dem Vorderrumpf auf und war wahrscheinlich einer äußeren Vertiefung eingebettet. Hier liegt in mehreren Punkten eine äußerliche Ähnlichkeit mit dem Flossenstachel von *Chimaera* vor.

Aufsenschicht mit den Kanälen gehören auch die Dornen der Stacheln an, deren Dentinverzweigungen aber natürlich nach außen gerichtet sind.

Charakteristisch ist für *Orthacanthus*, daß die Aufsenschicht nicht ringsum die gleiche Dicke hat, wie bei *Pleuracanthus*, sondern auf der vorderen resp. oberen Seite die höchste Stärke erreicht und sehr stark nach den hinteren Dornen zu abnimmt. Wenn so die innere Höhlung wie die Innenschicht und Mittelschicht eine regelmäßige, nahezu kreisförmige Rundung hat, so wird durch das Anschwellen der Aufsenschicht der Querschnitt mehr hufeisenförmig.

Wenn man für diese Struktur Vergleiche sucht, so findet man sie nur für die zwei inneren Schichten bei plakoiden Schuppen, Platten und Stacheln im Allgemeinen. Man hat bei Schuppen zwischen Wurzel und Zahnteil seitlich und senkrecht durch die Wurzel nach oben in die Pulpa eintretende Haverssche Kanäle. Beim Plattenwachstum, welches die auf Knorpeln aufsitzenden Stacheln bildet, findet das seitliche Wachstum selbstverständlich durch die seitlich eintretenden Kanäle statt, welche dann im Inneren der Stachelplatten eine eigene Schicht bilden, da der basale Teil mit senkrecht eintretenden Kanälen vorzüglich der Befestigung dient und meist viel weniger vascularisiert ist; die Reduktion der Haversschen Kanäle hinterläßt aber in letzterer radial in die Basis eintretende Dentinröhrchen. So treten bei dem metamorphosierten, die Schuppenform äußerlich beibehaltenden plakoiden Plattenwachstum der Acanthodier-Schuppen (wo Pulpa und Gefäßkanäle fehlen) von der Basis und von dem Hals der Schuppen zwei völlig von einander getrennte Systeme von Dentinröhrchen ein. Bei Flossenstacheln, welche nur stark konisch angewachsene Plakoidplatten sind, ist die Stelle des seitlichen Eintritts der Kanäle in den Stachel der Unterrand und die dieser Eintrittszone entsprechende Schicht ist die äußere Schicht mit jenen der Stachelaxe parallel verlaufenden Längskanälen. Es ist natürlich, daß sich die nach den Dentintuberkeln und -leisten der ornamentierten äußeren Oberfläche¹ abzweigenden Kanäle äußerlich auch etwas radial umwenden. Die öftere Ausmündung von Haversschen Kanälen auf der Außenfläche beweist die Persistenz einer (wenn auch schwachen) Lage der ungeschichteten, mit Kapillargefäßen durchsetzten Cutis zwischen den Ornamenten, welche allmählich abstirbt. Eine Reduktionsform der tuberkulierten Aufsenschicht ist, daß sie (außer geringen Resten) nicht mehr mit Kanälen verkalkt, also auch keine oder fast keine Tuberkeln mehr bildet: es hat den Anschein, als ob die Kanäle in weichem Zustande auf der Außenfläche des Stachels ver-

¹ Bezüglich der Bedeutung der Ornamentierung für das Plattenwachstum vergl. unten die „Zusammenstellung“ Anm.

harrten und die Dentinröhren, die sonst von den Kanälen allseitig ausstrahlen, nur von einer Seite (der Außenfläche) in den Stachel eintreten: die kleinen Röhren bilden aber eine kontinuierliche Schicht, welche eine Reduktions-Ersatzschicht für die Längskanalschicht bedeutet. Dies ist z. B. bei *Chimaera* (und *Spinax*) der Fall, wo auch in der That die Flossenstacheln in großer Ausdehnung mit einer dicken weichen Cutislage bedeckt sind; nur an den beiden seitlichen Hinterkanten verharren die Dentintuberkeln und die sie ernährenden Kanäle öffnen sich nach der mit Weichteilen bedeckten Oberfläche. Wie bei *Pleuracanthus* entspricht der Kante und den Seitendornen, welche bei *Spinax* noch Schmelz haben, ein Längsröhrengeflecht, auch ohne daß irgend eine Verbindung mit einem inneren, hier ja fehlenden Gefäßnetz vorläge. Das Kantenröhrengeflecht ist der lokalisierte Rest der früher gleichmäßig verbreiteten Vascularisierungsschicht und der ihr ursprünglich angeschlossenen Ornamentierung. Das Vorhandensein solcher linear lokalisierter Gefäßgeflechte deutet auf der Oberfläche noch vorhandene oder auch schon stark reduzierte Skulpturleisten an (vergl. *Acanthodes*).

Was haben nun die Pleuraecanthidenstacheln von diesen Strukturverhältnissen? Sie haben die innere Hohlungsschicht mit ringförmiger Lagerung und radialer Anordnung der Dentin-elemente, dann die äußere Schicht mit Längskanälen, welche sich teilweise nach den schwachen Leisten der Außenfläche des proximalen Stachelteils radial nach außen richten. Im proximalen Teil stimmen sie also mit der Struktur des distalen Teils der Flossenstacheln und der Cranialstacheln (*Oraecanthus*) überein.

Im distalen Teile tritt aber eine ganz neue Schicht hinzu, eine Differenzierung, welche zwar für sich, aber in dieser Verbindung noch nirgends im plakoiden Skelett beobachtet wurde. Diese Schicht ist nun der Mutterboden der seitlichen Dornen des Stachels, deren linearem Verlauf auch ein inneres, hervorragend entwickeltes Gefäßgeflecht entspricht.

Bei Flossenstacheln giebt die innere Hohlung genau den Querschnitt des Flossenknorpels an, der formgebend für den Stachel ist; die bei vollständiger Reduktion der Skulptur noch verbleibenden, hinteren seitlichen Stachelreihen sind in erster Hinsicht als Kantenlinien noch von dem Knorpelquerschnitt bedingt; nicht so bei Pleuraecanthiden. Die Knorpelhöhlung hat stets einen anderen Querschnitt als der Stachelumriß, da letzterer von dem selbständig modellierenden Wachstum der Außenschicht gebildet wird; da diese erst in weiter Entfernung vom Stachelanfang auftritt, so kann der Trageknorpel des Stachels niemals mehr Einfluß auf die Anordnung der Dornenreihen gewinnen. Daher sind die seitlichen Dornenreihen der Pleuraecanthidenstacheln denen der Flossenstacheln nur analog (ebenso wie die der Centrobotiden), nicht homolog; sie gehören zu der Kategorie

der Konvergenzbildungen. — Das gleiche gilt von dem Querschnitt: wir haben strukturell begründet, daß bei *Orthacanthus* die für Flossen- und Cranialstacheln gleicherweise fremde Außenschicht (frontal) an Dicke zunimmt und so der Umriss des Stachels anders wird als der Querschnitt der Innenschicht und der Höhlung. Dies zeigt sich auch darin, daß der proximale, nicht Dornen tragende Teil (wo der Querschnitt der Stachelhöhle noch mit dem Stachelumriss gleich ist) entweder dorsoventral komprimiert erscheint, wenn der distale rund wird, oder rund ist, wenn der distale vorne hufeisenförmig anschwillt. Daher ist der Querschnitt des *Orthacanthus*-stachels nur sekundär ein Flossenstachelartiger; es liegt auch hier keine Homologie, sondern nur eine Analogie vor. Es werden also auch unsere morphologischen Einwände gegen die Auffassung Jaekels, daß wir einen Flossenstachel vor uns hätten, durch die histologischen Thatsachen in weiterem Umfange gestützt.

Eine ähnliche Struktur zeigen die von Fritsch und Jaekel fälschlich als umgewandelte Hornstrahlen dargestellten, sogenannten Krallenstrahlen der männlichen Geschlechtsanhänge an den Bauchflossen: sie zeigen eine Mittelschicht mit gemeinhin der Axe parallelen Längskanälen und eine Außenschicht, deren Haverssche Kanäle und Dentinröhrchen senkrecht von der Oberfläche nach innen gerichtet sind, sich mit den Kanälen der Innenschicht nicht verbinden und durch eine Zone von Interglobularräumen¹ geschieden werden. Abgesehen von der fehlenden zentralen Knorpelhöhle ist also die Struktur wesentlich identisch mit der Struktur des Kopfstachels: es beweist auch dies, daß gerade die Schichtenbildung, welche an dem Cranialstachel das Flossenstachelartige verursacht, auch an durchaus nicht flossenstachelartigen, morphologisch durchaus verschiedenen Gebilden vorkommt.

Das gleiche Auftreten der eigenartigen Außenschicht bei zwei derart verschiedenen und verschiedenem Gebrauch angesetzten Kategorien von Dermalgebilden erlaubt aber eine besondere phylogenetische Verwertung: wir können wie erwähnt in der Innen- und der Mittel-

¹ Ich bin auf das Vorkommen der Interglobularräume bei *Pleuracanthus* schon gelegentlich der Besprechung gleicher, bei Acanthodiern fälschlich für Knochenzellen gehaltener Räume, welche sich auch bei *Onchus*, *Gyracanthus*, *Hybodus*, *Ischyodus*, *Chimaera* etc. in ganz gleicher Weise zeigen, zurückgekommen (vergl. Geogn. Jahresh. VI 1893 S. 61). Die Abbildung von *Pleuracanthiden* l. c., Fig. 4, zeigt eine an Interglobularräumen ausnahmsweise arme Stelle; meist ist das Bild so, wie es der Zahndurchschnitt von *Ischyodus*, Fig. 6, zeigt. Die Interglobularräume halten sich im Vasodentin stets an die Granulationszone, also an die Zone, nach welcher die distalen Verzweigungen der von den Gefäßen ausstrahlenden Dentinröhrchen sich richten, der Zone mangelhaftester Verkalkung. Die globulare Umgrenzung ist hier nicht so regelmäßig, wie im Dentin, das sich unter Schmelz bildet, weshalb man wohl den Terminus „Dentinhöhlen“ nach H. Credner annehmen könnte, wenn er nicht einen Parallelismus mit „Knochenhöhlen“ andeuten würde.

schicht des Cranialstachels die wesentlichen zwei bis drei Elemente aller nicht nur auf Knorpeln sitzender Stacheln, sondern auch aller größeren plakoiden Hautplatten erkennen (vergl. die Platten der Myriacanthidae und der Heterostraci inclus. Psammosteiden). Dieser Kern des Stachels entspricht einem vollständigen Stachel mit ganz reduzierter Skulptur, also mit Degenerationsanzeichen. Die Anlagerung der Aufsenschicht mit sehr entschiedener Skulpturenentwicklung ist von diesem Ausgangspunkt daher unter allen Umständen eine Neubildung in Folge einer Regeneration; man vergleiche hiernit die sehr ähnlichen Thatsachen im Hautskelett der Acanthodier (Schwalbe's Morphologische Arbeiten, VI. Bd., I. H.). Bei diesen haben wir einen „Schuppenkern“ mit normalerem, wenn auch stark reduziertem Verhalten: um ihn her legt sich ein Hüllenwachstum an, welches durchaus von der äußeren Oberfläche aus stattfindet; prinzipiell liegt völlige Identität mit dem Stachelwachstum bei Pleuracanthiden vor; dadurch daß bei Acanthodiern aber die wichtigste Umwandlung in dem ganz indifferenten Schuppenskelett stattfindet und eine histologisch gleiche Erscheinung im übrigen Hautskelett fast fehlt, hierdurch wird bewiesen, daß kein aktives Moment des Gebrauches oder der Anpassung diese Veränderung verursacht, sondern nur ein von innen heraus stattfindender, in seinen Ursachen nicht näher zu kontrollierender Antrieb gewaltet hat.

Das Verhältnis bei dem Stachel von *Pleuracanthus* kann auch noch folgendermaßen formuliert werden: die Aufsenschicht hat kein Analogon bei normal ornamentierten Flossenstacheln (vergl. „Zusammenfassung etc.“ Anm.), wo die Dentin-Tuberkeln direkt von den Gefäßen der Längskanalschicht mit streng radial nach außen gerichteter Anordnung der Dentinröhren gebildet werden. Die entgegengesetzte Anordnung des Dentins findet sich nur bei Stacheln mit reduzierter Skulptur und demgemäß reduziertem ursprünglichem Gefäßsystem, wofür eben die äußere Ersatzschicht eintritt: starke Bedeckung mit entanem Gewebe, d. h. Abwendung von der Schmelzoberhaut charakterisiert diesen Degenerationszustand. Bei *Pleuracanthus* finden wir diese Anzeichen, finden aber auch die Längskanalschicht wieder stärker entwickelt und daneben die für die Reduktion der Längskanalschicht sonst eintretende Ersatzschicht für sich selbständig schwach vaskularisiert, mit einem für reduzierte Stacheln charakteristischen Seitendornenbesatz und einen diesem Besatz entsprechenden Längsgefäßgeflecht: es liegt also ein seltsames Nebeneinander von dem Gewebetypus reduzierten Stachelwachstums (vergl. *Acanthodes*, *Chimaera*, *Spinax*) mit dem normalerem Typen (vergl. *Onchus*, *Otenacanthus*, *Gyracanthus*, *Hybodius*), welchen aber die Skulptur fehlt, vor, ersteres in der Aufsenhülle, letzteres im Stachelkern. Der Ansicht, daß man in der Aufsenhülle eine einfache Weiterentwicklung der niemals selbständigen Skulpturlage sehen

könnte, widerspricht die Überlegung, daß eine höhere Differenzierung der Skulpturlage nur in einer Verstärkung derselben und nie nach der Art reduzierten Tuberkelwachstums in einer Gefäßverminderung und Umkehr der Dentinröhrchen nach innen statt nach außen bestehen könne; dann ist auch zu fordern, daß bei einer solchen Entwicklung etwas Gleichsinniges in der Längsgefäßschicht zu bemerken sein müßte. Wir müssen daher eine andere Erklärung für dieses Nebeneinander sich fast ausschließender, divergierender Typen suchen und glauben, daß nach einer Zeit der Degeneration im Stachelwachstum durch regenerative Momente der spätere Stacheltypus in seiner Art gefestigt und gestärkt wurde, daneben aber der frühere atavistisch wieder auftrat, allerdings in den durch die vorhergehende Degenerationszeit bestimmten Grenzen.

Schon der Umstand, dass trotz der Anzeichen einer Regeneration das Hautskelett so sehr lückenhaft ist, spricht dafür, daß vorher eine sehr tiefgreifende Degeneration im Dermal skelett stattgefunden habe. Es ist aber natürlich, daß eine Regeneration nicht nur neue Bildungen verursacht, sondern auch noch neubelebend auf die vorhandenen Degenerationsreste der älteren Periode wirkt: so glaube ich auch nicht, dass an Stelle des neuen Cranialstachels ein alter von genau der gleichen Form, wie der jetzige nach „Stachelhülle oder Stachelkern“ existiert habe, sondern ich nehme an, daß dieser Stachel, so wie er jetzt vorliegt, überhaupt selbst morphologisch eine Neuschöpfung ist, und an seiner Stelle eine früher vielleicht nur relativ sehr unbedeutende Dermalbildung existiert habe; dieselbe wurde nun caenogenetisch in morphologischer und histologischer Hinsicht regeneriert, neugeschaffen und so zu sagen verdoppelt. Ein Beweis hierfür ist auch, dass die „Krallenstrahlen“ bei den männlichen Pleuracanthiden im Wachstum morphologisch und histologisch so durchaus denselben Charakter und zugleich auch die merkwürdige Aufsenschicht tragen, dass also mit dem gleichen Strukturerscheinungen so ähnliche äußere Gestaltungstendenzen (wenn auch im kleineren Maßstab) bei Gebilden vorliegen, welche nur bei den Männchen auftreten. Wie nun bei den Acanthodien in Kopf- und Orbitalplatten in gewisser Hinsicht die degenerative Epoche deutlich ist, die regenerative sich aber hier weniger wie bei den Schuppen in einer histologischen Neubildung, als in einer wirklichen Wiedererweckung älterer Formen, einer schwachen morphologischen Umänderung und einem Hang zu abnormen Größeverhältnissen kund giebt, so scheint es auch ähnlich bei Pleuracanthiden in den Zähnen der Fall zu sein. In ihrer Struktur zeigt sich nur die hochgradige Degeneration,¹ in der Eigenart der Gestalt die Regeneration: vielleicht darf

¹ Die seitlichen Zähnchen der Aufsenschicht des Stachels zeigen nicht das Verhalten der Kieferzähne, d. h. eine einfache, nicht vascularisierte Pulpa im eigentlichen Zahnteil; dagegen scheint ihnen Schmelz zu fehlen.

auch der im Verhältnis zur sonstigen Reduktion im Hauptskelett (ebenso wie im Verhältnis zu den Kiemenzähnechen der übrigen bekannten Selachier) immerhin sehr starke Zahmbesatz der Kiemenbogen auf diese Regenerationsepöche bezogen werden: dies leitet uns zu der nicht unwahrscheinlichen Annahme hinüber, dass der bei Pleuracanthiden außerordentlich rege und regelmässige Zahmersatz in den Kiefern gleicherweise im Verlaufe der Stammesentwicklung bei ihren Vorfahren eine gewisse Unterbrechung erlitten habe und nun bei der Entstehung des Pleuracanthidentypus zu einem ursprünglicheren Verhalten wieder hergestellt wurde. Es kann ja allgemein als Regel gelten, dass jede hochgradige Änderung im Innenskelett auch im Zahnskelett zum Ausdruck kommt: nun hätten wir bei den Pleuracanthiden im Rumpf und Schwanz Änderungen, welche an die bei Holocephalen erinnern, im Kopf auch an die Acanthodier erinnernde Neubildungen, wir hätten bei beiden Vergleichsgruppen auch in der That sehr wesentliche Änderungen im Zahnskelett, jedoch bei Pleuracanthiden im Zahnwechsel scheinbar keine: ich glaube daher, dass dies in der That nur scheinbar ist und dass das Bild, welches uns die unmittelbaren Vorfahren der Pleuracanthiden vor dieser regenerativen Epöche bieten würden, auch hierin ein sehr verschiedenes wäre. Die regenerative Epöche dürfte indessen in sehr kurzer Zeit die Typifizierung der Pleuracanthiden herausgearbeitet haben: es hängt dies mit der Frage zusammen, ob die Reduktion des Vasodentins in der Pulpa eine ganz allmälige ist und somit diese immerhin degenerative geweblige Spezialisierung bestehen bleiben konnte bei ganz ungeänderten Modus des Zahmersatzes, oder ob sie im Verhältnis zur späteren Lebenszeit des neuen Typus eine plötzliche zu nennen ist, nachdem vorher der alte Typus in allen seinen Einzelheiten einen hochgradigen Zerfall erlitten hat. Das Fehlen aller Übergangsformen spricht für das Letztere, wie bei so vielen anderen Fällen, in welchen uns auch das am weitesten gespannte Bewußtsein der Mangelhaftigkeit der paläontologischen Überlieferung über den Zweifel an einer ganz allmäligen Entwicklung von Stadium zu Stadium durch unzählige Anpassungsmehrpunkte hindurch nicht hinweg zu bringen vermag. Ich möchte es nicht für ausgeschlossen halten, dass Typen zu einem Grade degenerieren können, wie ihn die (allerdings etwas weit hierin vorgeschrittenen) Petromyzonten zeigen, und trotzdem in einer regenerativen Epöche mit Anklängen an die selbsteignen Urformen wieder atavistisch in einer auch neue Formen schaffenden Neugeburt rasch wieder aufleben können.

Wie nun die geschilderten Umwandlungserscheinungen niemals einen Gewebekomplex für sich umfassen, sondern auch in den nächstverwandten Gewebearten in paralleler Weise auftreten, so gilt dies auch für das **Knorpelskelett**: auch dieses zeigt bemerkenswerte Degenerationsphänomene.

Das erste davon ist die sehr interessante, tief ins Innere der Knorpelskelettteile hineinreichende, unter der Prismenlage auftretende Körnerverkalkung. Jaekel behauptet, daß dies keinen Gegensatz zu den übrigen Selachiern bedente; das Wesen der Verkalkung sei das gleiche, einen natürlich irrelevanten Unterschied gebe nur der Grad der Inkrustation des Knorpels ab (l. c. S. 70): er hält das kurzweg nur für eine Alterserscheinung bei Individuen und die entgegengesetzte Meinung als ein Vorurteil, welches darin seine Begründung habe, daß in den zoologischen und anatomischen Sammlungen meist nur junge Exemplare mit unvollkommener Verkalkung, in den paläontologischen dagegen auch die älteren in ihren Skelettteilen zur Ansicht und Untersuchung kämen.

Eine reine Alterserscheinung kann ich indessen nur in der auftretenden Verschmelzung oder auch in einer relativ außerordentlichen Dicke der Kalkprismen selbst erkennen. Aber in dem Auftreten einer zweiten, ganz neuen, irregulären Verkalkungszone auf der Innenfläche der sonst in ihren (im Querschnitt) geradlinigen äußeren und inneren Grenzen so außerordentlich regulären und konstanten äußeren Prismenlage kann ich nicht nur einen höheren Grad der Verkalkung in Prismen erkennen. (In diesem Fall erweist sich auch der übrigens überflüssige Ausdruck „Inkrustation des Knorpels,“ den Jaekel schon früher schaffen zu müssen glaubte, als ganz unstatthaft.) Ein gradweiser Unterschied wäre, wenn die Kalkkonkretionen im Innern des hyalinen Knorpels vorher ganz zerstreut aufgetreten wären und sich wie bei *Pleuracanthus* endlich zu einer dicken Lage schließten würden; dies ist aber nicht der Fall! Zudem zeigen fossile, sehr große Exemplare des Münch. pal. Museums von *Notidanus Münsteri*, *Squatina alifera*, *Spatobatis mirabilis*, das große Kopffragment von *Sphenodus*, das Riesenexemplar von *Oxyrhina Mantelli* sp.¹ alle diese, welche (nach der durchschnittlichen Maximalgröße der Zähne zu schließen) ausgewachsene ältere Exemplare darstellen, nur die eine, äußere Prismenlage. Dagegen ist die *Pleuracanthus*-zugehörige Verkalkung wieder dem Holocephalen *Ischyodus* im lithographischen Schiefer eigen und tritt hier schon bei Exemplaren weit vor der Maximalgröße auf, zeigt sich also als eine spezielle Eigenheit. Wenn wir nun das Hautskelett der Pleuracanthiden und Holocephalen (unter diesen besonders der Chimæriden) vergleichen, so finden sich bei beiden sehr ähnliche Degenerationsstadien im äußeren Dermal skelett und auffälligerweise nun auch die gleiche innere Verkalkung des Knorpels. Da nun die Verkalkung des Knorpels überhaupt ontogenetisch und phylogenetisch eine senile Erscheinung ist, so ist nicht wunderlich,

¹ Vergl. Ch. R. Eastman Palaeontographica, Bd. XLI. S. 168.

dafs bei beiden Gruppen die inneren Kalkkonkretionen des hyalinen Knorpels im Individualleben später kommen, als die der äufseren Prismenlage. Dafs aber jene hier überhaupt auftreten und in allen anderen Familien auch bei ganz alten Exemplaren nicht, das ist eben ein Beweis ihrer hohen Eigentümlichkeit, der eine besondere Bedeutung zukommen mufs. Dies wird noch durch das Folgende erhärtet.

L. Doederlein hat schon in seiner Publikation über *Pleuracanthus* (Zoolog. Anzeiger 1889, XII No. 301) berichtet, dafs die Radien der Beckenflosse der Männchen „periostale Verkalkungsscheiden“ besessen haben: dies gilt nun nicht nur von den Männchen (zufälliger Weise lagen L. Doederlein nur männliche Exemplare vor), sondern auch von den Weibchen, was schon aus Kner's Beschreibung und Abbildung eines Dresdener Exemplars hervorgeht, wonach nur das Becken und das erste lange Glied der Stammreihe granulirte Oberfläche zeigen, d. h. in Prismen verkalkt sind. Die kontinuierliche Erhärtungshülle kann auch deswegen nicht sexuell sein, weil diese Radien Männchen und Weibchen zugleich zukommen und das männliche Geschlechtsorgan im Verhältnis zu diesem gleichen Besitz der beiderseitigen Geschlechter eine überzählige Neubildung ist, welche bei *Pleuracanthus* selbst auch eine wesentlich andere Mikrostruktur bei verschiedenem morphologischen Verhalten hat.

Diese hohe Merkwürdigkeit haben die späteren Autoren nach Doederlein nicht weiter beachtet, trotzdem Jaekel auch über die Struktur der Verkalkungserscheinungen das Endurteil gesprochen zu haben vermeinte.

Die Prismen von *Pleuracanthus* unterscheiden sich nicht viel von denen der übrigen Haie: meist sind die Zellen in der lamellös-faserigen Verkalkungssubstanz sehr sporadisch; nur an einzelnen Stellen, wo auch bei lebenden Selachiern die Zellen recht gehäuft sind, findet man sie auch hier in etwas gröfserer Zahl. Die Zellenräume sind sehr klein und die verkalkte Zwischensubstanz überwiegt bedeutend.

Ganz anders ist die Struktur der erwähnten kontinuierlichen Radien: abgesehen davon, dafs jede Spur von Verschmelzungsanzeichen fehlt, ist die Anordnung der histologischen Elemente eine der Annahme einer solchen Verschmelzung geradezu entgegengesetzte. Die Zellräume würde man auf den ersten Blick überhaupt nur zweifelnd als Knorpel-Zellräume ansehen mögen; sie sind grofs, dicht gedrängt, und die Zwischensubstanz spielt eine äufserst geringe Rolle, so fein ist das intercelluläre Balkenwerk, das die Zellen trägt. Ich habe, um ganz sicher zu gehen, das Prismenmaterial und das in Rede stehende Strukturgebilde von Exemplaren desselben Fundorts (Lebach) untersucht, besonders die Strukturen von einem

und demselben Exemplar der Straßburger Sammlung verglichen.¹ Der Unterschied ist schon ganz erheblich in der Zellengröße; die Anordnung der Zellen, die bei den Prismen radiär ist, ist bei den Radien-Knorpelzellen außerdem mehr eirkulär und Blutgefäße durchsetzen die Masse.

Eine Stelle des Innenskeletts der Elasmobranchier zeigt indessen vergleichbare Struktur und das ist der zentrale Doppelkegel der Elasmobranchier-Wirbel, welche wie bekannt in ganz anderer Weise verkalken, als das übrige Knorpelskelett; auf diesen Strukturtypus lassen sich auch die histologischen Eigentümlichkeiten des gesamten Innenskeletts der Acanthodier zurückführen.²

Eine eigentümliche Erscheinung ist die knollig-kugelige Umgrenzung des Kalknetzwerkes nach den Zellenräumen hin; es wird hierdurch bewiesen, daß wir es hier mit einer ähnlichen Verkalkungsart zu thun haben, welche Hassse bei den Elasmobranchier-Wirbeln als Knollenverkalkung des gemischten Vorknorpels bezeichnet. Dieselbe Verkalkung hat Verfasser dieses bei den Acanthodiern nachgewiesen und zwar in der inneren Schicht ihrer Skelettteile. Der Unterschied zwischen hier und dort beruht nur darin, daß bei Pleuracanthiden der hyaline Hof um die einzelnen Zellen oder Zellgruppen ein geringer ist und das prochondrale Trabekelwerk ein ganz gleichmäßiges Intercellularsystem darstellt; die Dimensionen sind bei Pleuracanthiden geringer, die hyalinen Inseln sind offenbar nur einzellig und demgemäß ist das Intercellularsystem viel gleichmäßiger als bei *Acanthodes*. Eine äußere Schicht wie bei *Acanthodes* existiert nicht.

Eine zweite Stelle, an der ich diese Verkalkungsart bei Pleuracanthus beobachtete, liegt im Innern des Cranialstachels; bei einem queren Schliff durch den proximalen Theil eines größeren Stachels traf ich etwa 1,5 cm entfernt von dem etwas abgebrochenen Unterende hart an die Innenfläche der Höhlung angelegt eine nur durch Sprünge geborstene, kontinuierliche Kruste der in Fig. 9 dargestellten Verkalkungsbildung; der am Stachel anliegende Teil ist zellenlos und hat kugelig lamellöse Struktur, ungefähr wie der äußere Teil der inneren Schicht der Verkalkungskrusten bei Knorpeln von Acanthodiern; der innere Abschnitt

¹ Ich verdanke die Möglichkeit dieser interessanten histologischen Untersuchung der Güte des Herrn Prof. Dr. Benecke in Strassburg, welcher mir schon im Sommer 1892 gestattete, von den Radien eines schönen Exemplars der Straßburger Universitätssammlung ein mikroskopisches Präparat anzufertigen.

² In einer fast gleichzeitig erscheinenden Abhandlung über die Wirbelentwicklung der foss. Ganoiden habe ich diese Erscheinungen auf einen allgemeineren Gesichtspunkt zurückgeführt.

zeigt aber, wenn auch nicht so dicht gestellt, Zellräume (besonders im Flachschnitt, Fig. 10 zu sehen) genau, wie die der Beckenflossenradien und außerdem in etwas kleinerem Maßstab das kugelig knollige Wachstum des äußeren Abschnitts, insofern er völlig die bekannte Knollenverkalkung des gemischten Knorpels (nach Hasse) repräsentiert. Diese Verkalkungsart tritt also auch gegen die Spitze des den Stachel tragenden Knorpelzapfens auf; an diese Thatsache werden wir unten (S. 109) noch einige Bemerkungen knüpfen.

Sehr unterschieden erscheint die Verkalkung des sexuellen Anhangs bei *Pleuracanthus*: es liegt hier eine dickere äußere Schicht einer dichten Substanz vor, welche Blutgefäßkanäle mit unregelmäßiger Umgrenzung zeigt und fast ganz ohne deutliche Zellräume ist. Bei großer Vergrößerung erkennt man unregelmäßige Zellfasereinschlüsse (wie sie auch bei Genitalanhängen der Notidaniden beobachtet werden konnten), welche sich — eine Reminiscenz mit den basalen Cutislagen, aus denen sie sich entwickeln (?) — teilweise kreuzen. An der inneren Grenze zeigen sich indessen rundliche Zellräume, wie sie auch bei *Palaeoscyllium* auftreten; zum Teil hängen sie mit der äußeren Lage zusammen, zum Teil bilden sie eine wenig feste, krümelige innere Lage, wie etwa die Lage der Vorverkalkung bei der echten Verknöcherung primärer Knorpel.

Die drei erwähnten Arten von Knorpelverkalkungen bei den *Pleuracanthiden* sind also sehr wesentlich von einander verschieden. —

Eine wie bei der Wirbelbildung gleichartig lokalisierte Verkalkungsart wäre daher auch die Verkalkung der ventralen Flossenradien (und der Spitze des Knorpelzapfens des Cranialstachels) bei den *Pleuracanthiden*. Dieser Vergleich giebt uns auch ein Mittel an die Hand, die Verkalkungsart selbst genauer zu definieren. Die Bildung des zentralen Doppelkegels ist eine Verkalkung eines Rings von Knorpel in welchem Fasereinschlüsse vorhanden sind; sein nächstes Entwicklungsstadium ist der ausschließliche hyaline Knorpel, der bei den Wirbeln die sogenannte „Außenzone“ bildet. Bei den übrigen Skelettteilen muß eine Vorknorpelzone zwischen dem Perichondrium und dem hyalinen Kern liegen und es wird auch eine die Prismen bedeckende Knorpelschicht bei den Haien erwähnt (vergl. u. A. Bronn., Cl. u. Ord., Pisces S. 37, Taf. VIII Fig. 11). Ich habe diese Schicht bei der lebenden *Chimaera* in lokaler, aber sehr deutlicher Entwicklung am äußeren Kieferknorpel beobachtet, wo sie auch unmittelbar auf den Prismen aufliegt; die Zellen haben hier ungefähr dasselbe Form- und Größenverhältnis zu den Zellen des hyalinen Knorpels wie zwischen den Zellen der

Radienhüllen und denen der Prismen bei *Pleuracanthus*.¹ Die Lokalisation dieser Erscheinung auf die Ventralis kann nur in einer Weise erklärt werden: wie die vergleichbare Wirbelverkalkung in einem Organsystem eintrat, welches vorher noch keine Erhärtung zeigte, so scheint bei den unmittelbaren Vorfahren der Pleuracanthiden gerade in dieser Region schon eine Verkalkung des hyalinen Knorpels nicht mehr (?) vorhanden gewesen zu sein. Solches lokale Ausbleiben der Verkalkung in hyalinen Knorpelskeletteilen kennt man häufig und hat der Verfasser auf ganz ausgezeichnete Beispiele bei den Acanthodiern aufmerksam gemacht (Schwalbe's, Morph. Arbeiten 1896, S. 201). Derartige lokale Regionen müssen ein gewisses unentwickeltes, relativ jugendliches Verhalten bewahrt haben, welches allerdings auch in einem Zurückbleiben der Entwicklung, einer Wachstumsunterbrechung in primitiveren Stadien bestehen kann, daher auch bei der Wirbelsäule gänzliche Rückbildungen in den skelettbildenden Geweben so sehr häufig sind; in solchen Regionen können aber auch etwaige Regenerationserscheinungen am allerkräftigsten auftreten. Dies gilt z. B. für das Innenskelett der Acanthodier: wir können diese Erscheinung auch auf die besprochenen Verhältnisse bei den Pleuracanthiden anwenden und schließen, daß dies eine im Innenskelett vorgehende Parallelercheinung mit der Regeneration im Dermalskelett darstelle. Daß auch im Innenskelett dieser Epoche der Regeneration eine der Degeneration vorhergegangen ist, schließen wir 1) aus der Thatsache des Eintritts von histologischen Skelettänderungen überhaupt, welche auf primitivere Entwicklungsstadien zurückgreifen und dann erst einen Schritt vorwärts machen: 2) daß diese gewebigen Skelettänderungen sofort mit und in einer starken Verkalkung auftreten und von einer tief ins Innere dringenden Verkalkung des hyalinen Knorpels begleitet sind. Wie so die Regeneration im Hautskelett, wenigstens was völlige Neubildung anlangt, eine partielle ist, so tritt sie auch im Knorpelskelett immer noch unter Herrschaft der Degenerationsepoche auf. Ähnliches gilt von den Acanthodiern und Holocephalen: Degenerations- und Alterserscheinungen, welche im normalen Hauptstamme der Plagiostomen erst sehr spät und allmählich eintreten, treten in diesen Seitenstämmen relativ viel früher und entschiedener auf: wie rapid ist z. B. die Gefäßreduktion in Stacheln und Claviculoid bei den zeitlich so nahe stehenden *Machacracanthus* und *Acanthodes*: wie auffällig sind die

¹ Die eine Art der Verkalkung schließt die andere nicht unbedingt aus, beeinflusst sie aber jedenfalls, wie die Verkalkungsart des hyalinen Knorpels der Aufszone der Wirbel und die Verkalkung bei *Acanthodes* beweisen; andererseits ist auch zu bedenken, daß da wo die Vorknorpelschicht frühe skelettäre Bedeutung erhält und verkalkt, auch der von der Übergangsschicht abhängige hyaline Knorpel in seiner Art sehr beeinflusst und derart metamorphosiert werden kann, daß eine Verkalkung desselben, wie sie in der gewöhnlichen hyalinen Ausbildung die Regel ist, überhaupt nicht mehr stattfinden kann.

gleichzeitigen morphologischen Umwandlungen bei *Paraxus* und *Chimatus*, gleicherweise in Reduktionen und dem Neuauftreten extremerer Gestaltungen im Dermal skelett; keiner dieser Typen geht aber auch über die allerälteste Blüthezeit der Acanthodier hinaus, aufser *Acanthodes* selbst und bei diesem setzen sich die Reduktionen in der Reihe der jüngeren Arten in auffälliger Weise fort. Wenn daher die Vorfahren einer Gruppe lange unter der Wirkung einer tiefgreifenden Degeneration gestanden haben, so scheinen sie auch durch eine lebhaftere Regenerationsepoche nie zu der Lebensfrische wiedergeboren zu werden, dafs die Degenerationen nicht in unverhältnismäfsig kurzer Zeit wieder Macht über die Gestaltung gewännen und nicht viele Gestaltungen in statu nascendi schon das Kainszeichen der überlebten Zeit an sich trügen. In dieser Weise dürfte das seltsame Verhalten der Beckenflossenradien bei Pleuracanthiden am besten verstanden werden.

Den Entwicklungscharakter dieser Verkalkungsart kann man durch folgende Betrachtung begründen. Es scheint natürlicher, dafs die differenzierteste Form der Zwischensubstanz knorpelartiger Gebilde am frühesten verkalkt, daher die Verkalkung des hyalinen Knorpels die verbreitetste und bei den typischen Plagiostomen thatsächlich die älteste ist. Weiter ist verständlich, dafs stammesgeschichtlich erst sehr spät in der Wirbelsäule, wo der prochondrale Knorpelabschnitt eine grofse Rolle spielt, eine Verkalkung zu bemerken ist. Wenn nämlich auch schon in prochondralen Gewebelagen Verkalkungen eintreten, so ist zu folgern, dafs sich schon in den embryonalen Formen des Gewebes die senilen Momente geltend machen müssen und es kann dies als ein Ausdruck einer vorhergegangenen Degeneration der Gewebe angesehen werden. Besonders mufs dies aber der Fall sein, wenn wie bei *Acanthodes* diese Verkalkungsart für das ganze Skelett gilt und nicht viel weniger, wenn wie bei den Pleuracanthiden zu einer Zeit, welche weit vor dem Auftreten der gleichartigen Verkalkung in der Wirbelsäule liegt, schon lokalisierte prochondrale Verkalkungen besonders im Flossenskelett eintreten.

An Stelle der grölsten Stärke der Schicht tritt auch bei *Chimaera* eine sehr deutliche Verkalkung der Bindesubstanz der Zellen ein, welche eine auch makroskopisch sichtbare Oberflächenkruste bildet. Ich vermute, dafs die von A. Fritsch bei *Orthacanthus Kouriensis* beschriebene und abgebildete, wie „eine Verknöcherung aussehende Rinde“ auf der Aussenfläche der verkalkten Cranial- und Kieferknorpel eine ganz homologe Bildung ist. Ich werde hierin geleitet durch die oben erwähnten im Innern des Cranialstachels von *Pleuracanthus* aufgefundenen Reste der kontinuierlichen Verkalkung eines gemischten prochondralen Knorpels. Eine solche kann nur dem die Prismen bedeckenden Aussenknorpel

angehört haben, und da nun der durch die Kalkprismen angedeutete, den Cranialstachel tragende Knorpelzapfen bei *Xenacanthus* und *Pleuracanthus* recht klein ist und bei weitem nicht die Stärke hat, die man für einen Trageknorpel eines so grossen Stachelgebildes verlangen kann, so wird offenbar ein grosser Teil des Stachelzapfens durch eine Wucherung der prochondralen Aufsenslage gebildet worden sein, welcher nur an dem distalen Teile verkalkt und so fossil nachweisbar ist. Ich fasse daher den aus Prismen gebildeten kleinen Zapfen nur als die Basis eines ungleich gröfseren, durch Wucherung des Aufsensknorpels entstandenen „eigentlichen“ Stachelzapfens auf, welcher in der dieser Knorpellage eigenen Weise, der „Knollenverkalkung des gemischten Vorknorpels“ (nach Hasse) im distalen Abschnitt teilweise zur Erhärtung gelangt.

Die Erscheinung dieser eigenartigen Gewebeänderung, im Zusammenhang mit der innerhalb der Prismenschicht auftretenden Verkalkung der hyalinen Knorpels betrachtet, wird darthuen, dass Letzteres doch nicht als so „irrelevant“ angesehen werden darf, wie O. Jaekel meint. Man kann daher die *Pleuracanthiden* in der That in einen gewissen, wenn auch nicht zu starken Gegensatz zu den übrigen Selachiern stellen: nach unseren obigen Correcturen der nicht gelungenen Jaekel'schen Deutungsversuche stehen wir ohnehin nicht unter dem Einfluss der Annahme einer nahen Verwandtschaft von *Pleuracanthiden* und *Chlamydoselachus*, wonach freilich die ersteren von den übrigen Selachiern nicht so scharf zu trennen wären, da *Chlamydoselachus* — zwar ein isolierter Typus — doch in keinem Punkt eigentlich eine erhebliche Abweichung vom Allgemeintypus der Selachier bzw. deren weniger degenerierten Nebenformen aufweist. Jedoch sollte man, wenn man wie Jaekel für *Menaspis* und Verwandte eine eigene Ordnung errichtet, consequent sein und auch den Ichthyotomen als einer „Ordnung“ seine persönliche Gunst zuwenden; denn ebenso wie grosse Stacheln in der Mitte des Craniums festsitzen können, ohne dafs wesentliche Organisationsänderungen eintreten müssen, ebenso kann es auch bei *Menaspis* wohl möglich sein, dass sich am Cranium ohne wesentliche Umformungen grosse seitliche Stacheln befestigen. Zwischen dem Pleuracanthidenstachel und einfachen Dornzähnen der dorsalen Rückenkaute, welche so häufig bei Elasmobranchiern zu beobachten sind (Jaekel erwähnt solche Gebilde auch bei *Pleuracanthus*), ist eben so wenig ein prinzipieller Unterschied wie zwischen den Stacheln von *Menaspis* und den seitlichen Cranialstacheln der Hybodontiden und Cestracioniden, was Woodward schon richtig betont, Jaekel aber in Morph Jahrb. 1892 I S. 145 abzustreiten sucht; der Unterschied besteht nur darin, dafs das Hautskelett einerseits mehr zur Bildung von Platten neigt, wobei grössere

Stachelbildungen häufiger vorkommen und dabei flossenstachelartig auswachsen, auf der anderen Seite aber nicht, wenn auch auf dieser vergleichbare Bildungen (eben in den Flossenstacheln selbst auftretend) nicht ausgeschlossen sind; der Unterschied ist durchaus nicht andersartig, als der zwischen den kleineren Stacheldornen der dorsalen Kante der Rajiden und den grossen Speerstacheln der Trygoniden; trotz der nahen Verwandtschaft liegen bedeutsame histologische Unterschiede vor, hier einfache, dort netzförmige Stachelpulpa, welche Verschiedenheiten von außerordentlichen morphologischen Unterschieden in den Dermalgebilden begleitet sind, ohne dass man darnach berechtigt wäre, die beiden Gruppen in verschiedene „Ordnungen“ zu verteilen.

Dieses Beispiel ist besonders instruktiv für die Darstellung der systematischen Valenz des Hautskeletts für sich allein ohne Berücksichtigung oder Kenntnis des Innenskeletts. Sind die Glieder des Hautskeletts bei fossilen Typen vollkommen identisch, so kann man freilich auf ähnliche innere Verhältnisse schliessen, wenn auch hier bei der Möglichkeit der Convergensen eine sehr ernste Prüfung der Identität vorliegen muß. Es können aber — besonders in degenerativen Reihen — ziemlich verschiedene Struktur- und Formtypen bei nach skeletären Hinsichten unlangbar sehr nahe stehenden Gruppen auftreten, wenn die Gewebeänderungen im Aufsenskelett noch nicht in vollem Umfang die Gewebe des Innenskeletts erreicht haben (die nach manchen Thatsachen zu schliessen, meist etwas nachhinken); dies scheint bei den Batoiden-Gruppen, also innerhalb einer ziemlich wohlgerundeten Ordnung, der Fall zu sein.

Solche grossen gewebigen und morphologischen Unterschiede wie bei Batoiden existieren aber nicht einmal zwischen dem Hautskelett der *Menaspis* etc. und dem der Hybodontiden und Cestracioniden; conische Plattenbildungen besitzen beide, die ersten am Kopf, die letzteren nur an den vordersten Flossenknorpeln, sie stehen sich allein hierin thatsächlich viel näher als Trygoniden und Rajiden; ein morphologisches und histologisches Bindeglied ist wenigstens da, wenn auch die Verbreitung des plattigen Dermaltypus über die ganze Haut *Menaspis* strenger isoliert. Es ist nun die Frage, muß *Menaspis* als ein Glied der degenerativen Cochliodontiden-Reihe aufgefasst werden und sind Degenerationen noch nicht im Gewebe und den Gestaltungen des Innenskeletts vorhanden oder sind letztere auch schon vorhanden und ist er so von den cestraciontoiden Cochliodonten auch der Ordnung nach zu trennen. Ähnlich steht es mit den Holocephalen, die im Aufsenskelettcharakter mit *Menaspis* in so Vielem übereinstimmen, aber im Innenskelett neue „Ordnungscharaktere“ ausgebildet haben. — Das Dermal skelett allein thut es nicht, so lange bleiben *Menaspis* und die typischen Cochliodontiden

incertae sedis, als nicht entweder Autostylie, Hyostylie oder Palatostylie in dem Kieferskelett und entsprechende andere Verhältnisse im Kiemenskelett nachgewiesen sind.

Nun neigt das Dermal skelett der Pleuracanthiden auch etwas zum Plattentypus: die Chagriurelikte sind kleine Plättchen mit sehr zurücktretendem Zahnteil und überwiegender Basalplatte (vgl. die kleineren Menaspisschuppen); die Zähne der Mundhöhle sind eigentlich auch solche Platten mit nur stärkerem Spitzenteil; die Reduktion der Netzverkalkung auf der ausnahmsweis starken Basalplatte ist ein Beginn von Plattenbildung der in dem Cranialstachel (man bedenke, dass der „Stachelkern“ ohne Zahnsulptur ist) sein Extrem erreicht und hier nur ohne morphologische Übergänge vorliegt, was bei dem noch viel vollständigeren Hautskelett von *Menaspis* und auch bei *Acanthodiern* der Fall ist. *Pleuracanthus* beweist, dass auch (ganz abgesehen von den gleichgearteten Flossenstacheln der Plagiostomen) im Auftreten flossenstachelartiger Bildungen an anderen Stellen als den vordersten Flossenknorpeln kein so wesentliches Moment liegt, daß es allein zur Charakteristik systematisch selbständiger Gruppen dienen könnte.

Nun weiß man aber von *Menaspis* weiter nichts, als daß seine Zähne und sein Dermal skelett plattig ist, von *Pleuracanthus* kennt man aber eine große Zahl sehr sicherer Dinge: sein unpaares Flossenskelett ist weit degenerierter und spezifizierter als bei den Holocephalen, sein paariges Flossenskelett zeigt sich mehr von dem der Plagiostomen verschieden, als das der Holocephalen, das Schultergürtelskelett zeigt Eigentümlichkeiten in der Segmentierung, welche Holocephalen und Plagiostomen nicht haben, das vordere Hyoidskelett zeigt stärkere und ganz einzige Eigenheiten, vom Kiemenskelett zu schweigen, worin die Holocephalen auch normaler sind. Die innere Körnerverkalkung des Knorpels von *Pleuracanthus* erinnert mehr an Holocephalen, als an irgend einen Plagiostomen. Die locale Verkalkung der Radien der Ventralis und der Spitze des cranialen Stachelzapfens erinnert auch an gewisse Bildungen bei Holocephalen und ist histologisch weit merkwürdiger, als die gleich locale Wirbelverkalkung bei Holocephalen, welche doch etwas mit den Wirbelbildungen bei Plagiostomen gemein hat. Die Holocephalen haben dagegen die Autostylie und die durch den ausnahmsweise beweglichen Dorsalstachel verursachte Wirbelverschmelzung, in welchen beiden Bildungen auch die Kiemendeckelentstehung wurzelt: im Vergleich hiermit hat *Pleuracanthus* im vorderen Wirbelsäulenabschnitt sehr bemerkenswerte Umbildungen und eine, wenn auch schwache, Kiemendeckelentwicklung. Das Dermal skelett zeigt bei Pleuracanthiden ganz ähnliche Reduktionen in seinem Allgemeinbestand wie das der Holocephalen. Die Zähne zeigen sehr bemerkenswerte Degenerationerscheinungen, welche aber bei Holocephalen ein ähnliches Extrem

erreicht haben, wie der Stachel bei Pleuracanthiden im äußeren Hautskelett. Es bleibt daher den Holocephalen eigenartiges nur die Autostylie, welche sich bei den Dipnoern mit ähnlicher Zahnbildung wiederholt; diese wird als eine innere Anpassungserscheinung an das plattige Gebiß an systematischer Bedeutung mehr als aufgewogen durch die Merkwürdigkeit der Brustflosse, geschweige der anderen eben erwähnten Bildungen bei den Pleuracanthiden, mit welchen sich die Ichthyotomi von den Plagiostomen weit mehr unterscheiden als die Holocephalen.

Was O. Jaekel ausdrücklich bestreitet, ist doch im Vorhergehenden unabweislich festgestellt: Dafs die Pleuracanthiden eine besondere Abteilung der Selachier bilden, und zwar eine den Holocephalen (und Plagiostomen) annähernd gleichwertige Ordnung der Elasmobranchier darstellen; dafs solche Abteilungen auch einen reicheren Inhalt an Gattungstypen haben sollen, diese Anschauung beruht ja nach Jaekels eigenen, bei anderer Gelegenheit geäußerten Worten, überhaupt nur auf einem Vorurteil.

Für die Ichthyotomi gilt mit Recht die Dignität einer Unterordnung, während das für die Jaekelschen Trachyacanthiden nicht gilt, welche als „miscellaneous group“ (Woodward) geboren wurden. Es bleibt da wohl nur die Frage, sind die typischen Cochliodonten mit *Menaspis* von den cestraciöntoiden „*Psephodus*“ etc. zu trennen und den Holocephalen zuzuteilen oder bleiben sie bei ersteren unter der Familienbezeichnung der Cochliodontiden, als Convergenztypen mit den Holocephalen?

Wir befanden uns auf dem ganzen bis hierher geführten Wege wieder in ganz entschiedenem Gegensatz zu den Auffassungen und Darstellungen Jaekels, des letzten Vorgängers in der Behandlung der Pleuracanthiden; wenn derselbe nun S. 78 seiner Pleuracanthidenstudie in geringschätziger Weise von der bisher „üblichen Art, vergleichende Anatomie in Phylogenie umzusetzen“ zu reden für angemessen findet, so möchten wir zum Schluss dieser phylogenetisch-anatomischen Betrachtungen die Hoffnung und den Wunsch aussprechen, dafs (sowohl was die sachliche, wie die kritische Seite anlangt) die neuerdings befolgte Methode nicht die Übliche und Herrschende werden möge.

Soweit nun der erwähnte Gegensatz einen theoretischen Untergrund hat, soweit er nicht von der gegnerischen Seite ungerechtes kritisches Verhalten und persönliche Zuschärfung erfahren hat, soweit sei er kurz einer Besprechung unterworfen. Nach O. Jaekels Ansicht ist Vererbung und Konservierung der Formen die einzige selbständige Lebensthätigkeit der Organismen, ihre Veränderungen geschehen nur durch Änderungen der Außenwelt. Die Skeletteile sind ein plastischer Teig in der Hand der letzteren, dadurch dafs sie auf einen geringsten Wechsel reagieren. Diese Reaktion der Teile ist aber um so geringer, je härter

die Gebilde sind, bleibt also bei den Hautskeletteilen auf ein geringstes Maf3 beschränkt. Deswegen sind nach Jaekels Ansicht dieselben phylogenetisch so sehr wichtig, deswegen leitet z. B. die Struktur der Dermal skeletteile der Centrobatiden zu der Annahme, daf3 dieselben eher von den Cestracioniden abstammen, als von den Rhinorayiden, die wiederum ihrerseits mit den Spinaciden zusammenhängen. Deswegen müssen nach Jaekels Ansicht die Haifische mit trachyacanthoiden Hautskelett eine ganz selbständige Gruppe zwischen den Holocephalen und Plagiostomen bilden etc. Die Paradoxa in solchen Schlüssen sprechen nicht sehr für die Haltbarkeit der theoretischen Ausgangspunkte.

Nach unseren Ansichten ist die Selbständigkeit der Umbildungen im Hautskelett eine sehr bedeutende und von inneren gewebligen Faktoren abhängig, welche sich in dem Dunkel der Gesamtorganisation verlieren: ähnliche Selbständigkeit haben auch die inneren Skelettgewebe, also der Knorpel, nur scheint hier ein viel geringeres Maf3 vorzuliegen: rein histologische Anläufe zu Umänderungen liegen daher nach meiner Ansicht allein im Knorpelskelett viel weniger häufig vor und zeigt dasselbe auch die morphologischen Verhältnisse, die stammesgeschichtlich am Wichtigsten sind. Das Dermal skelett zeigt aber Degenerationen und regenerative Neomorphosen viel häufiger, es scheint ein feinerer Gradmesser der Lebenserscheinungen des Mesoderms zu sein. Zugleich mit histogenetischen Veränderungen treten auch morphologische Neomorphosen im Dermal skelett auf und je nachdem diesen zugleich auch das Knorpelskelett mit histologischen Umgestaltungstendenzen entgegen kommt, entstehen jene Schlußbildungen, welche systematisch und phylogenetisch wichtig sind.

Der histologische Ausgangspunkt dieser Ansicht bildet die eigentümliche Tatsache, daf3 im Stamme der teleostomen Fische gewisse wichtige Veränderungen, wie das Verschwinden der Knochenzellen und Verschwinden des Dentins, zuerst in den indifferentesten Teilen des Hautskeletts, den Schuppen vor sich geht und dann erst später in die aktiven Teile sich wie plötzlich verbreitet: diese Veränderung kann also nicht durch den Gebrauch selbst hervorgerufen werden, vielmehr müssen sich die Organe des Gebrauchs dieser Veränderungen später in morphologischer Hinsicht anpassen: die Veränderungen sind also selbständige, welche ihre Ursachen in ganz unkontrollierbaren Zuständen der Gesamtorganisation besitzen.

Für die Teleostomen (Ganoiden und Teleostier) läf3t sich nun nachweisen, daf3 mit solchen Gewebeänderungen in allen Fällen Änderungen in der Form und Verbindung der dermalen Organe, als auch schließlic der Körpergestaltung zusammenhängen und auch zusammenhängen müssen.

Diese Prinzipien gelten auch für das reine Plakoidskelett; wir haben bei einer der ältesten Elasmobranchierfamilien nachgewiesen, daß in dem Bestand ihres Dermal skeletts die indifferenten Schuppen einerseits die größte Degeneration (abgesehen vom gänzlichen Mangel an Kieferzähnen), andererseits aber die intensivsten gewebigen Regenerationsbildungen zeigt, womit auch ihre sehr charakteristische Gestaltung zusammenhängt; diese Metamorphosen zeigen sich so in keinem der übrigen, zugleich im Gebrauch befindlichen Dermalorgane, können also von diesen aus als reine Parallelbildungen nicht erklärt werden, es sind dies also ganz selbständige Erscheinungen von Gewebeentwickelungen, welche eine Beziehung direkter Reaktion zur äußeren Umgebung nicht haben; denn hierin stehen sich alle Dermalorgane gleich.

Dies sind also thatsächliche Grundlagen unserer Hypothese, welche ich auch durch eine eingehendere Abhandlung von Thatsachen der Histologie und Morphologie der Holocephalen noch vermehren kann; man kann sie nun auch in indirekter Weise stützen: unsere Ansichten bezüglich der Entwickelung des Dermal skeletts gehen also nicht auf die extrem teleologische Theorie hinaus, daß Dermalorgane einfach da hervorgerufen werden und entstehen, wo sie gebraucht werden und daß sie morphologisch genau so ausgebildet werden, wie sie gebraucht werden. Nach dieser Theorie muß zur Erklärung der Entstehung der Nutzorgane noch die Selection wirkend angenommen werden, welche die Träger aller nicht zweckdienlicher Abweichungen unerbittlich ausmerzt. Dermalgebilde aber, welche in dieser Weise unter beständig zwingenden Einwirkungen der Todesnot geschaffen werden müssen und bei denen schließlich ganz besondere Größe und Form resultieren, zu deren Gebrauch noch besonders abweichende Umbildungen im Innenskelett nötig sind, sollten auch ihren Zwecken in ganz hervorragender Weise genügen. Der Umfang und der Erfolg des thatsächlichen Zweckbereichs sollte auch dem Kreis der Vorrichtungen und Veranstellungen zu seinem Gebrauch entsprechend sein.

Solcher differenzierter Gebilde giebt es im plakoiden Skelett nicht viele, wenn wir nur außerordentliche Gestaltungen heraussuchen und Zähne und Flossenstacheln (für die dasselbe gilt) einstweilen außer Acht lassen wollen; da sind besonders die Acanthodier mit ihrem Extramandibularstachel und Clavienloid-Skelett, *Pleuracanthus* und *Menaspis* mit ihren Cranialstacheln, endlich die Batoiden und Holocephalen, welche beiden Gruppen wir, wegen ihres besonderen Interesses in dieser Hinsicht an anderer Stelle getrennt betrachten wollen.

Ein jeder Leser nun, der unsere Darstellungen der Funktionen und Vorrichtungen der genannten Skelettteile bei Acanthodiern und Pleuracanthiden aufmerksam verfolgt hat, wird zu der Überzeugung gelangen, daß eine relativ recht geringe Gebrauchsfähigkeit vorliegt und trotzdem große Anstalten gemacht sind, die Gebilde zu gebrauchen. Diese ganz auffällige

Unverhältnismäßigkeit legt ohne Weiteres die Vermutung nahe, daß die betreffenden Gebilde in ihrer Existenz und Form an ihrer Stelle von vorne herein gar nicht erstrebt wurden; vielmehr scheint auch hierdurch die oben histologisch begründete Ansicht bestätigt zu werden, daß sie ursprünglich von einem ganz anderen Trieb beherrscht auftreten und wachsen, daß dieselben aber, weil sie als grössere passive Gebilde eine Last bedeuten, ja sogar in ihrer exponierten Lage dem Körper zum Schaden gereichen können, mehr sekundär einerseits in ihren etwaigen Vorteilen ausgenutzt, andererseits (um überhaupt den Nachteilen entgegen zu wirken) in den mechanischen Zusammenhang der aktiven Organe eingeschaltet wurden. So kommt es, daß die Zwecke dieser eigenartigen Gebilde nicht leicht zu definieren sind, daß man nur im allgemeinen die Richtung ihrer Anwendbarkeit angeben kann, daß ihr ganzes Arrangement so zu sagen eine umständliche Berechnung von Vorteilen und Nachteilen darstellt, wobei zur Versicherung der Permanenz ihrer Auftretens nur ein geringes Plus nötig ist.

Ganz schwierig und nur ganz ungenügend dürfte es möglich sein, die beiden lateralen Cranialstacheln bei *Menaspis* als zu bestimmten Zwecken mittels Reaktion und Selektion ausgebildet darzustellen; gerade das, was die Schaffung und Züchtung von zweckdienlichen Organen durch natürliche Auswahl theoretisch charakterisieren müßte, die Exklusivität der Funktionen der Organe trifft hier nicht zu. Am allerwenigsten dürfte es gelingen die parietalen Cranialstacheln von *Menaspis* in dieser Weise zu erklären;¹ auch aus diesem Grunde

¹ O. Jaekel bemerkt (Stzher. Ges. natf. Freunde, Berlin 1891, S. 118) bezüglich dieser Stacheln selbst, „als Waffe irgend welcher Art können dieselben nicht wohl gedient haben, dagegen mußten sie in sofern zum Schutze des Tieres beitragen, als sie jedenfalls zu einem Angriff auf denselben nicht eben einluden!“ Diese Gebilde könnten daher nicht durch die Provokationen des Gebrauchs, als Bildungen der Reaktion auf äußere Anlässe entstanden sein; sie wären also Wucherungsschöpfungen; nun ist aber zweifellos, daß beide sicher dentodermalen Lateralstacheln in ihrer ganz gleichgerichteten Krümmung, in ihrer der Abplattungsebene angehörigen Lage und überflügelt von den beiden vorderen „chondrodermalen“ Parietalstacheln, ebensowenig trotz ihrer Spitzen zu einem anderen „Gebrauch“ kommen konnten, als die Parietalstacheln selbst, wie auch beider Art Stacheln ganz zweifellos einer einzigen Generationsepoche angehören müssen. Wir können hier die Entstehung der spontanen Wucherungstendenz für eine Art Gebilde nicht zugestehen und sie für die andere Art leugnen. E. Koken macht in seiner „Vorwelt und ihre Entwicklungsgeschichte“ mit wörtlichem Zitat der oben angeführten Ansicht Jaekels diese sich zu eigen; betreffs der Ansicht der Bewegungen der Stacheln geht er noch über Jaekels Angaben hinaus. Die tieferen Stacheln besaßen nach Jaekel eine gewisse Beweglichkeit, bei Koken sind sie schon „willkürlich beweglich;“ den Beweis hierfür haben die beiden Autoren noch zu bringen. Ein flüchtiger Blick auf *Menaspis* lehrt aber anderes, und das ist das Einzige, was mit einiger Sicherheit begründet werden kann und nicht bloß als nackte Behauptung da steht: die 3 Paare medial-parietaler Stacheln sind nicht fest mit dem Schädel verbunden, sondern mit der Haut und haben am Cranium nur ein gelenkiges Widerlager, welches eine gewisse Beweglichkeit bekundet; die lateralen Stacheln

halte ich sie für geschlechtliche Wucherungsbildungen, die zwar bewegt werden, aber wie ich bei *Chimaera* gezeigt habe, nur in sehr ungenügender Weise gebraucht werden können. Das sexuell Selbständige, der Wucherungscharakter dieser Organe zeigt sich überhaupt auch im plakoiden Hautskelett selbst und scheint mir ein weiterer Beweis der Herrschaft selbständiger und histologischer Generationsantriebe vom Gesamtorganismus aus, unter welchem das Dermal-skelett ganz besonders unter allen Skelettgeweben steht.

Mit den Flossenstacheln ist es nun auch eine eigene Sache: sie zu benutzen, sind starke Concentrationen der Flossenknorpel vorhanden und nötig, ja es liegt gegenüber den Dorsalflossen ohne Stachel eine Reduktion der eigentlichen Flossenfunktion vor, das Flossenskelett wird zum Träger eines Kiels und einer Waffe; letztere bringt sehr häufig die stärksten Verletzungen der Wirbelsäule hervor und ersterer ist kein unbedingt nötiges Organ, welches zur Existenz gehört; das Fehlen der Flossenstachel bringt zwar jedenfalls Gestaltänderungen

liegen nun bei dem bis jetzt bekannten Exemplar nicht ganz gleichsinnig mit den parietalen Stacheln, sondern kreuzen dieselben, auf der rechten Seite ebenso viel nach hinten verschoben, als sie links nach vorne gedreht sind. Diese Verschiebung stimmt mit einer auf der rechten Seite des Fossils schon im Rumpf bemerkbaren Einkrümmung. Während also der Kopf mit dem Rumpf und die lateralen Stacheln mit dem Cranium ein festzusammenhängendes, einheitlich gekrümmtes Ganze bilden (bei dieser Krümmung keine eigentliche Verzerrung stattfand) haben sich die parietalen Stacheln (auch im Zusammenhang) gegen dieses Continuum verschoben. Dies läßt nur die Ansicht zu, daß das Cranium mit dem Rumpf wahrscheinlich fest und nicht mit einem Occipitalgelenk verbunden war, weiter daß die Lateralstacheln fest und nicht beweglich an dem Cranium ansaßen, endlich daß die wichtigste Befestigung der Parietalstacheln durch die bei dem Fossil gelockerte und selbständig verlagerte Cutis selbst geschah und daß diese Stacheln in etwa dem Maße, wie die sexuellen Hörner der Holocephalen, willkürlich bewegt werden konnten. Diese den Behauptungen Jackels und Kokens diametral entgegengesetzte Anschauung ist die einzige, welche relativ begründet werden kann und habe ich sie schon in meiner *Menaspis*studie ausgesprochen. Was ist nun die Ursache dieser ungeheuren Differenz der Stachelbildungen? Nach den Behauptungen der erwähnten Autoren hätten die sechs parietalen Stacheln, welche sich in Bezug auf Beweglichkeit und Gebrauch nicht von dem übrigen ganz indifferenten, passiven Hautskelett unterscheiden sollen, eine starke Differenzierung in Struktur und Form angenommen, welche wenigstens die Ansicht nicht ausschließt, daß sie histologisch verschiedenen Skelettsystemen angehören könnten. Hingegen habe der willkürlich (!?) bewegliche Lateralstachel sich weder in Form noch Struktur der Oberfläche erheblich von den größeren der ganz passiven Hautplatten des Rumpfes entfernt!! Also woher die Differenz? Man kann begierig sein, wie die beiden Autoren ihre widerspruchsvollen Behauptungen zu begründen suchen! Durch den Hinweis auf Jackels angebliche histologische Untersuchung? Und hat Jackel nicht gerade die in Rede stehenden Gebilde (Vasodentin und sexuellen Knorpel der Holocephalen) schon irrtümlich vermengt und mehr neuerdings die Krallenstrahlen der Geschlechtsanhänge von *Pleuracanthus* als Hornstrahlenabkömmlinge und für strukturlos erklärt, während sie aus Vasodentin bestehen? — Während ich also glaube, daß die Lateralstacheln von *Menaspis* nicht beweglicher waren, als das gesamte Hautskelett, halte ich die Parietalstacheln für beschränkt beweglich. Dies genügt aber nicht, ihre sehr merkwürdige Form-Differenzierung zu erklären; es ist dies nur möglich durch die von mir ultierte Gesamtaufassung der Gebilde.

hervor, sie müßten aber sehr bedrohlich werden, wenn die ursprüngliche Differenzierung dieses großen Dermalgebildes unter fortwährender Einwirkung der Selektion stattzufinden hätte, d. h. unter stetiger Lebensbedrohung derjenigen Individuen, welche diese Gebilde in mangelhafter und nicht so zweckdienlicher Ausbildung besaßen. Wie ist aber dann die Entstehung der Flossenstacheln zu denken? Wir haben die Pflicht, uns wenigstens kurz darüber zu äußern.

Nach Dohrn's Theorie entstehen die unpaaren Flossen aus ursprünglich paarigen Bewegungsorganen: in der That wenn irgend die Entwicklungsgeschichte des Individuums über die Geschichte der Organen zu belehren vermag, so zeigt die Entwicklung der unpaaren Flossen nur bilaterale Componenten: Muskeln und Hornstrahlen, welche für sich Bewegungsorgane darstellen können und sich ursprünglich mit einander verbinden, sind paarig angelegt, besonders gehören die Muskeln ontogenetisch den wichtigsten bilateralen Organen an. Die embryonale unpaare Hautfalte und die unpaaren Flossenradialen kann ich in dieser Frage nur für ebenso wenig wichtig ansehen, als die unpaaren Dornfortsätze und Schlufsstücke etwas gegen die Ursprünglichkeit der Bilateralität der Myomere bei den Vertebraten sagen: warum entstehen die funktionell wichtigsten Elemente und primitivsten Stützen der Flossen, die Hornstrahlen, nicht in der Mediaebene dieser embryonalen sog. Flossenfalte? Warum ist der unpaare Bau der Stachelstrahlen erst eine spätere Schluferscheinung meist sich reduzierenden und konzentrierenden Flossenwachstums?

Die Anlage der unpaaren Flossen ist also paarig: die Flossenstrahlen selbst gehören nach H. Klaatsch im weitesten Sinne dem plakoiden Skelett an und entstehen in der der Basalplatte nahen Tiefenregion der Cutis. Hiermit ist auch gewebig eine Brücke gebaut nach gewissen Gebilden, welche von P. Mayer Parapodialzähne genannt werden. Wenn wir die hypothetische Beziehung dieser Gebilde bei Elasmobranchiern mit den Parapodien der Anneliden nicht erörtern, so müssen wir aber vor allem betonen, daß ihre segmentale Anordnung bei dem ganz indifferenten Hautskelett der Plakoidfische als eines der größten Räthsel erscheint. Es wird nur dadurch einigermaßen geloben, daß sie in ihrem Auftreten ein strenges Alternieren ihrer bilateral zur Rückenkaute geordneten Stellung mit dem Bereich der Flossen zeigen: sie sind daher nicht ohne Beziehung zu den Flossen zu verstehen und erscheinen gleichsam als Repräsentanten derselben an den Segmenten, welche nicht Hornstrahlen- d. h. Flossen produzierend sind. Ich stehe daher auch nicht an, diese segmentalen Dermalgebilde gewissermaßen als passive und daher in eigentlich plakoider Form auftretende Stellvertreter der in allgemeinem Sinne plakoiden und durch ihre Funktion ab origine der speziell

plakoiden Ausgestaltung entzogenen Hornstrahlen anzusehen: sie treten nur da auf, wo besondere Generations- oder Regenerationsmomente sowohl das Dermalskelett oder die Flossen trifft und müssen durchaus nicht ausnahmslos vorkommen.

Aus diesem Zusammenhang sind die Flossenstachel an dem vordersten, Hornstrahlenfreien Flossenknorpel zu verstehen: ich halte sie einfach für unpaar gewordene Parapodialstacheln an den ihnen segmental zugehörigen Flossenknorpel an der Übergangsstelle zwischen Hornstrahlen- und Parapodialskelett; es ist nicht unwahrscheinlich, daß hier mehrere Segmente zusammenwirken weniger im Sinne einer Verschmelzung als einer Konzentration der Bildungsenergie, wobei an einer früheren Stelle der Reduktion der Hornstrahlen und der Muskulatur in einer das Flossenskelett treffenden Regenerationsperiode diese anormal plattige Plakoidbildung auftritt. Diese Konzentration ist meiner Ansicht nach nicht von außen veranlaßt, sondern eine Begleiterscheinung der Flossenbildung überhaupt, welche unter dem gleichen Zeichen vor sich geht: denn auch die Trennung nach einzelnen Punkten sich konzentrierender Dorsalflossen ist durch innere Verhältnisse bedingt und zwar durch die Beziehung zu den paarigen Flossen, welche sich bei Entstehung des Fischtypus von ihren ursprünglich segmentalen Anlagen in natürlicher Weise nach den neu entstandenen Grenzpunkten der Leibeshöhle dem präcaudalen Anus und dem präthorakalen Ende des Kiemenkorbs konzentrieren etc. etc. Nirgends sind wir hierbei genöthigt, die Entstehung der Organe auf wesentlich äußere Ursachen zurückzuführen. Die weitere in Beziehung zur Außenwelt stattfindende Ausgestaltung und teleologische Verwertung der also wesentlich verschiedenen Antrieben zu verdankenden Anlage der Flossenstacheln ist erst eine weitere, geringe Zeit und geringen Aufwand benötigende Aufgabe des Organismus; die Art der Verwendung der Flossenstacheln ist dementsprechend eine dem Umfang und der Umständlichkeit der Ontogenese des Gebildes sehr wenig verhältnismäßige.

Wenn ich hierauf so ausführlich zurückgekommen bin, so geschah es besonders deshalb, weil ich es für sehr möglich halte, daß der Cranialstachel von *Pleuracanthus* eine der Flossenstachelbildung analoge unpaare Bildung parapodialer Provenienz darstellt, daß er also dem freien Ramm vor der Dorsalflosse angehörig, noch im Bereich der Myomere in der das Knorpel- und Dermalskelett (vgl. oben) treffenden Regenerationsepoche bei der Neugestaltung des Flossenskeletts als eine regenerative Konzentrationsbildung im Dermalskelett an Stelle vorderster paariger Parapodialstacheln entstanden ist.

Etwas Ähnliches zeigen auch die in ihrem Dermalskelett regenerative Neubildungen zeigenden holocephalen Myriacanthiden; es sind allerdings keine unpaaren Dermalgebilde.

sondern zwei Paar grössere paarige Platten zu Seiten der Rückenkaute zwischen Cranium und ersten Dorsalis; sie vertreten offenbar die sonst bei *Callorhynchus* und *Ischyodus* an dieser Stelle zu beobachtenden segmentalen Parapodialdornen.

Der archipterygiale Bau der paarigen Flossen bei Pleuracanthiden!

Nachdem wir nun im Vorhergehenden das Wichtigste der Organisation der Pleuracanthiden zu einem gewissen Abschluss gebracht haben, erübrigt es uns, noch einige Thatsachen und Betrachtungen an das „Archipterygium“ dieser Fische im besonderen und die Bildung desselben im allgemeinen beizubringen.

Jaekel glaubt, das Archipterygium entstehe bei Uferbewohnern, welche ihre Extremitäten nicht mehr zum Schwimmen, sondern zur Bewegung auf dem schlammigen Grunde gebrauchten. Der Bewegungsdruck (von Jaekel der „active“ Druck genannt) verteile sich nicht auf eine breite Fläche, sondern auf laterodistal aneinander gereihte Punkte der Extremität; statt einer schwimmenden wird nach dieser Meinung die Bewegung eine ausgreifende. Jaekel hält daher auch das Archipterygium für einen Übergang zur Extremitätenform der laufenden Vertebraten.

Ohne vorerst diese Ansicht auf ihre innere Haltbarkeit zu prüfen, wollen wir hier nur sehen, ob bei *Pleuracanthus* eine solche Bewegungsart überhaupt statt haben kann; dies ermöglicht die Betrachtung des Schultergelenkes, welches in Fig. 1 und 11 dargestellt ist. Das Gelenk ist ein zu den Seitenflächen des lateral stark komprimierten Schultergürtels senkrecht stehendes, von der wenig breiten Hinterkante desselben sich fast nicht abhebender schmal rollenartiger Gelenkkopf. Die Extremität inseriert also nicht, wie bei den höheren Vertebraten mit einem Gelenkkopf in einer Grube des Schultergürtels, sondern typisch fischartig befindet sich der Gelenkkopf an der Skapula. Die Gelenkrolle ist nun nicht auch nach der Längsaxe der Rolle konvex; nur die äussere Seite ist ganz schwach gerundet. Für etwa mögliche Bewegungen der Flosse folgt daraus dies: es ist nur eine auf und abgehende, nicht wesentliche aus einer vertikalen Ebene nach vorn seitlich ausgreifend abweichende Bewegung der Flosse gestattet. Die etwaige Abweichung, die die sehr schwache äussere Convexität der Gelenkrolle zulässt, ist schwach und kann jedenfalls nicht einmal den Grad erreichen, dass die Flosse sich seitlich senkrecht zur Körperoberfläche stellt. Die Bewegungen sind also dem Gelenk nach entschieden fischartige,

nur die Amplitude der senkrechten Auf- und Abbewegung ist eine sehr bedeutende. Zu diesem Resultat stimmen die vorhandenen Muskelgruben, die bei den in den Lebacher Geoden sehr wohl erhaltenen reinen Formen der Skeletteile sich deutlich erkennen lassen. Wir haben nur zwei Muskelgruben, eine dorsal und eine ventral von der Gelenkrolle, welche beide auf der nur zunächst des Gelenks etwas breiteren Hinterkaute des Scapulare liegen. Sie liegen gemäß der Längsaxe der Gelenkrolle und der aus ihrer Bildung zu folgernden Bewegungen genau senkrecht übereinander. Auf den Seitenflächen sind keine Muskelgruben zu bemerken und wenn irgend ein schwacher Muskel von der äußeren Seitenfläche die Flosse nach vornen zöge, dann müßte auch ein Antagonist von der inneren Seitenfläche wirken, diese ist aber gegen das Flossengelenk zu dorsal und ventral von ihm durch eine hohe Crista, welche beide Muskelgruben kontinuierlich von innen begrenzt — nach außen abgeschlossen.

Wenn nun nach Jackels Behauptung von vorne nach hinten ausgreifende Bewegungen an der so wichtigen Veränderung des Flossenskeletts zur biserialen Form die Ursache bildeten, so mußten sie sich am allerersten und allerentschiedensten im Flossengelenk und den Muskelgruben ausdrücken. Abgesehen davon, daß die Condylusverhältnisse überhaupt fischartig sind, ist auch Stellung und Form des Condylus und der Muskelgruben nur fischartig und beweist also nur nach hinten auf und abgehende Bewegungen der Flossen. Die Ansicht Jackels kann also hiernit als begraben gelten. Auch für die lebenden Dipneusten können derartige Momente nicht in Betracht kommen, wie dies Hatschek klar ausgeführt hat: wenn nun deren Ventralis wirklich eine gewisse schiebende Bewegung ausführt, so ist dies nur ein Beweis, daß eine solche bei der Stellung, Form und der Freiheit der ventralen Flosse noch außer den anderen Bewegungen in gewissem Grade möglich, nicht daß sie deren Ursache ist. Daß vielmehr die in allen Punkten wichtigere Pectoralis der Sirenoiden diese Bewegungen gar nicht ausführen kann und dennoch biserialen Bau hat, das ist ein Beweis, daß der letztere eine andere Ursache haben muß. Die Pectoralis zeigt bei Pleuracanthiden diesen Bau auch allein und es treten überhaupt an der Pectoralis die großen Veränderungen stets zuerst auf. Die Ventralis der Sirenoiden führt diese untergeordneten, accessorischen, immer noch etwas hypothetischen und jedenfalls nicht gestaltgebenden Hebe- bzw. Schieb-Bewegungen auch nur aus, weil sie dem Boden zunächst liegt! — Wenn so bei dem Archipterygium der Pectoralis der Sirenoiden und Pleuracanthiden keine Veränderung der Bewegungsart der Flossen die Ursache des zweifiederigen Baues ist, was mag dann seine Ursache gewesen sein? Wir sagten oben, ob das Archipterygium sich bilde oder nicht, das sei eine interne Ange-

legenheit der sämtlichen Flossen, es sei die Folge einer Anpassung der paarigen Flossen und besonders der Pectoralis an die Körperform, an seine Beweglichkeit und an seine Hauptbewegungsorgane, die unpaaren Flossen.

Wir sehen den uniserialen Bau der paarigen Flossen bei den Plagiostomen vorwiegen, welche bei einem schweren Rumpf, meist mehr drehrund als bilateral comprimirt, sehr häufig im Kopf und nicht selten im Vorderrumpf zur Abplattung geneigt sind; er ist geknüpft an diese ganz entschieden heterocerken Typen, mit seltener grader, meist stark aufgebogener Caudalaxe, deren Bewegungen durch selten eine oder meist zwei (bzw. abdominal und thorakal) stehende Dorsalflossen mit oder ohne Stacheln (stärker und schwächer als Kiel wirkend) unterstützt ist; stets sind aber die Bewegungen der Caudalis schlagartig und stofsweise propulsatorisch. Hierbei fällt den paarigen Flossen und besonders der Pectoralis zu, dem Vorderrumpf die Richtung zu geben, ihn zu heben, zu senken und seitlich zu drehen, dabei natürlich in ebenso entschiedener und kräftiger Weise in die Bewegungen der Caudalis einzugreifen. Hierbei ist zu bedenken, dafs bei Elasmobranchiern die Schwimmblase als ein die Beweglichkeit des vorderen Rumpfes im Heben und Senken des Körpers sehr wesentlich unterstützendes Organ ganz fehlt und diese ganzen Operationen fast allein der Pectoralis aufgebürdet sind.

Man weifs nun durch die Forschungen von Dohrn, Mollier und Wiedersheim, dafs die paarigen Flossen aus ursprünglich senkrecht vom Körper abstehenden segmentalen Elementen entstehen, welche sich in Nerven, Muskeln mit den Hornstrahlen und späterhin den Knorpeln zu dem eigentlichen Flossenorgan zusammenschliessen. Der Anschluß aller dieser der lateralen Rumpfwand angehörigen einzelnen Theile an das Scapulare verursacht, dafs die hintersten oder letzten dieser Elemente zu den der lateralen Körperwand zunächst liegenden werden. Wenn wir nun die Flosse nach ihren eben skizzierten Funktionen als am zweckmäfsigsten zusammengefügt denken, so scheint es natürlich, als ob ein paralleler Zusammenschluß der zunächst und der lateralen Körperwand längs anliegenden Strahlen (Muskeln, Nerven und Knorpel) neben einem quer proximalen zunächst am Gelenk der geeignetste wäre. Ein solcher Zusammenschluß bewirkt, dafs alle eigentlich bewegenden Elemente der Flosse einseitig laterodistal von einer „Stammaxe“ wirken, welche der Körperaxe, welche von der Flosse ja in letzter Linie zu heben ist, fast ganz parallel läuft. Der einseitige Bau entspricht der Idee von einem zur medianen Körperaxe seitlich gelegenen Bewegungsorgane und wiederholt auch nur die Form der ersten, embryonalen Anlage der Flosse, welche durch die Bildung des

Schultergürtels und den notwendigen Gelenkschluß der Flossen an ihm vorübergehend geändert wurde. In diesem Sinne scheint auch mir die Bildung einer metapterygialen Stamm-muskulatur und des knorpeligen Metapterygiums, eigentlich die primärste und einfachste Flossenbildung nach der embryonalen Form. Die Radialmuskeln und Radien stellen dabei die einseitig gelegenen distalen Theile sämtlicher im Meta-, Meso- und Propterygium verbundenen proximalen Abschnitte dar. Die Rückkehr zum ontogenetisch beobachteten Urtypus ist aber nicht nur als eine Typenwiederholung aufzufassen, sondern ist bedingt durch die Funktion und erscheint als die geeignetste Form des Organes, welches einen schweren Körper zu heben und zu senken verpflichtet ist.

Bemerkenswert hierfür ist, dafs, wie Mollier dies dargestellt hat, die posterolateral liegenden, ursprünglich ganz freien Radien des späteren Metapterygiums als solches in die laterale Körperwand vollständig einbezogen werden. Dies ist dadurch möglich, dafs zwischen Körperwand und Metapterygium von letzterem divergierend keine distalen Theile der Flossen-elemente: Hornstrahlen mit ihren radielen Muskeln und Knorpeln eingeschaltet sind, d. h. die Flosse durchaus einseitig ist. — Die Funktionstendenz, welche also Ursache der metapterygialen Verschmelzung ist, geht also noch über diese hinaus und bewirkt eine zweite Erscheinung derselben Wirksamkeit, eine nachträgliche festere Längverschmelzung des Flossenstammes mit der Rumpfwand, wodurch die Wirkungen der Flosse durch das Metapterygium an dessen ganzer Länge unmittelbar auf den Körper übertragen werden.

Bei der Bewegung der Batoiden liegt nun die ganze Last oder der Widerstand des breit abgeplatteten Körpers ohne Beihilfe einer flächenhaft wirksamen, propulsatorischen Caudalis oder kielartig wirkender Dorsales ganz auf den paarigen Flossen, besonders ist die Last des vor der Scapula liegenden Kopftheils relativ sehr grofs. Wir sehen daher bei ihnen eine dem Wesen nach mit dem Metapterygium gleiche Stammbildung auch im propterygialen Abschnitt entstehen, wobei der mesopterygiale Abschnitt bedeutende Reduktionen erfährt: dieselbe bezieht sich ebenso auf den beträchtlichen vor der Scapula liegenden Abschnitt des Körpers, wie das Metapterygium auf den Rumpf, als einfachste Flossenform zur Bewegung eines schweren, zur Abplattung geneigten oder abgeplatteten Körpers. Wir haben hier also die Metapterygialbildung im Extrem und können einen Schlufs ziehen auf die Ursachen ihrer Entstehung und die Tendenz ihrer morphologischen Ausgestaltung. Der Einflufs den die Körpergestaltung bei den Batoiden auf den metapterygialen Bau der Flossen hat, ist hier um so auffälliger, als von Mollier in frühen Stadien bei *Torpedo* sogar ein Beginn archipterygialer

Radienanordnung beobachtet wurde; der Einfluß ist daraus zu verstehen, daß bei den Batoiden die Bewegungsebene des Körpers, welche bei den Squaliden auf der Bewegungsebene der paarigen Flossen senkrecht steht, gemäß der dorsoventralen Abplattung des Körpers mit letzterer zusammenfällt, daß also die hebende und senkende Bewegung der paarigen Flossen identisch ist mit der einzigen Bewegungsmöglichkeit des Körpers.

Ganz das Gegenteil der Flossen- und Körpergestaltung bei Batoiden, wo also mit dem Extrem eines sagittal verkürzten, dorsoventral abgeplatteten Körperbaus auch das Extrem pro- und metapterygialer Ausgestaltung der paarigen Flossen beobachtet werden kann, zeigen nun in allen Punkten die Pleuracanthiden. Sie besitzen eine einzige langzeitige Dorsalis vom Schultergürtel bis zum Schwanz, im Schwanz selbst einen ausnahmsweis starken, sich fast ohne Unterbrechung an die Dorsalis anschließenden dorsalen Lappen (es ist also kein eigentlicher Schwanzstiel zur Hervorbringung schlagartiger, propulsatorischer Wirkungen vorhanden), die Schwanzaxe ist fast ohne Aufbiegung; der ventrale Lappen ist in dem vor dem ventralen Einschnitt liegenden Abschnitt, welcher bei dem Extrem heterocerker Caudalis dem aufgebogenen axialen Teil annähernd gleich entwickelt ist, nach Beteiligung von Flossensegmenten ganz reduziert, dagegen ist die „Schlußflosse“ enorm verlängert, hier scheinen ventral die Flossenknorpel zu fehlen, die dorsal sehr stark sind. In allen diesen Flossen haben wir eine ausnahmsweis starke distale Verlängerung der Knorpel zu beobachten, welche wahrscheinlich ebenso nur in Folge der exceptionellen Verkalkung möglich ist, wie Ähnliches bei den Batoiden vorliegt. Diese Verlängerung findet zum Teil auf Kosten des sagittalen Zusammenschlusses der Knorpelstrahlen statt, welcher bei den paarigen Flossen im distalen Teil fehlt (vgl. Batoidei) und bei den unpaaren Flossen keine basalen Verschmelzungen erlaubt.

Die gleiche Längenentwicklung zeigt sich in oberen Bogen und Rippen, welche ersteren scheinbar, wie bei manchen Ganoiden, über den Neuralcanal hinaus sich zu falschen Dornfortsätzen verlängert haben. Wie der Rücken also sehr hoch und offenbar mit schärferer Kante versehen war, so war auch die Bauchseite beschaffen; der Schultergürtel (Scapula und Infrascapula) läßt nur eine sehr geringe ventrale Umbiegung erkennen. Wenn man nun noch bedenkt, daß die Umbiegung des Spitzenteiles des Scapulare nach vornen der oberen Grenze der Kiemen-Leibeshöhle entsprochen haben muß und die die Bauchkante anzeichnende ventrale Symphyse jedenfalls im Niveau (dorsoventral gerechnet) tiefer lag als die Copularaxe des Kiemenskeletts, so konnte die laterale Körperwölbung nur eine sehr geringe sein, d. h. es konnten die Scapularknorpel von der ventralen Symphyse nicht stark nach oben und lateral divergieren und bildeten sicher einen geringeren Winkel als 45° , wie dieser bei

Chlamydosclachus von Garman angegeben wird. Auch die durch die infrascapulare Gliederung angedeutete, höchst geringe mediale Befestigung der bilateralen Hälften des Schultergürtels spricht für eine geringere Ausbildung einer thoracoventralen Breite des Rumpfes; die mediale Verschmelzung der Extremitätengürtel ist am stärksten, je mehr die Bauchfläche entwickelt ist, d. h. unter je größerem Winkel die Coracoidteile zusammenstoßen. Dies scheint besonders in der Ventralis und dem Becken ausgedrückt; bei den Chimären nämlich, wo in dieser Gegend die bilaterale Kompression nicht unbedeutend ist und die Beckenhälften mit einem großen Iliacalteil dem Scapulare ähnlich stark seitlich auf die Körperflanke übergreifen, ist die Befestigung der beiden Beckenhälften ausnahmsweise nur ligamentös. Mangelnde ventrale Verschmelzung scheint also das Überwiegen mehr zu lateraler Kompression strebender Einwirkungen bei reiner Flankenlage der Extremitätengürtel anzudeuten. Man muß bedenken, daß die gewöhnliche stark laterale Entwicklung der Scapularknorpel nicht nur in Hinsicht auf ihre Festigung als Grundlage der Flossenbewegungen gerichtet ist, sondern daß das obere und untere Ende eigenartige Funktionen bezüglich des Kiemenkorbes hat und ganz besonders sein Hinterrand als wichtigster Ausgangspunkt der bilateralen Längsmuskelkontraktionen zur allgemeinen Körperbewegung funktioniert, demnach wichtigste Stütze der bilateralen Kompression ist, die sich auch in ihnen zu allererst aufsern muß. Wenn daher das Becken der Holocephalen so schultergürtel-ähnlich ist, so geschieht dies z. T. auch zur Bewegung des langen Schwanzes bei bemerkenswerter bilateraler Kompression und in Folge davon, daß das Innenskelett selbst als Stütze dieser Bewegungsaktionen eine untergeordnete Rolle spielt. Mechanische Momente, welche aber eine ventrale Symphysealverschmelzung nicht erzwingen, in deren Sinne liegt auch die Möglichkeit des Auftretens der zwischen die eigentlichen Scapularia eingeschalteten Infrascapularia; dies ist daher auch teilweise auf Kosten der bilateralen Rumpfkompensation zu setzen. Wenn wir derartige Umbildungen bei dem Schultergürtel haben, so dürfen wir — wenn die Körpergestaltung wirklich an solchen Umbildungen schuld ist — auch Ähnliches im Beckengürtel erwarten.

Der Beckengürtel der Pleuracanthiden zeigt nun die eigenartigsten Verhältnisse unter den Selachiern; die beiden Hälften scheinen ebenso locker an einandergedügt, wie die des Schultergürtels; das Becken selbst ist morphologisch entwickelt, wie das Basale der Ganoiden und Teleostomen überhaupt; es zeigt sich deutlich, daß es im distalen Teile noch aus embryonal separaten Teilen entstanden ist, enthält also noch ursprünglich knorpelig radiale Teile und unterscheidet sich so in gewisser Weise von dem echten Becken, das nach den neueren Forschungen aus der sehr frühe stattfindenden bilateralen Verschmelzung der proxi-

malen Regionen der kontinuierlichen Basale-anlage entsteht: sehr scharfe Grenzen zwischen der Entstehung eines Becken-Basales und eines echten Beckens lassen sich zwar nicht aufstellen, aber morphogenetisch liegen immerhin bedeutsame Unterschiede vor; wichtig ist, daß die Form und Lagerung des Beckens, das Verhältnis zur Flosse hier das eines „Basale“ ist, wie es bei den teleostomen Fischen vorliegt. Letztere sind nun viel stärker bilateral komprimiert als die Elasmobranchier und die in der Symmetrieebene ihres Körpers vorhandenen unpaaren Spinal- und Interspinalskelettteile zeichnen sich durch ihre Stärke- und Längsentwicklung aus, der wichtigsten Grundlage der entschiedeneren bilateralen Kompression des Körpers. — Diese Grundlage ist nun auch bei den Pleuracanthiden in einer Weise ausgeprägt, welche auch die Folgerung zuläßt, daß auch die Beckenform auf eine starke bilaterale Kompression des Körpers schließen lasse, daß also hier eher eine scharfe Bauchkante als eine mehr weniger breite Bauchfläche entwickelt gewesen wäre: es fehlten also hier die Momente, welche einerseits zu einem eigentlichen Becken, d. h. zu einer frühen ventralen Verschmelzung führen, also eine breite Bauchseite, wobei die Flossenaktionen in ihren abgewandten Stützpunkten nach der ventralen Mittellinie hinzielen, andererseits erscheint die Längsmuskulatur durch das starke Spinalskelett selbständiger, wirkt also selbst indirekt als lateraler Träger des Beckens, nicht umgekehrt als Last auf demselben; der Beckengürtel ist also in ähnlicher Weise entlastet wie bei den teleostomen Fischen. Daß bei den Dipneusten nun gerade eine Verschmelzung zu einem Becken zu beobachten ist, das dürfte darauf zurückzuführen sein, daß hier die Bauchflosse ein den höheren Vertebraten ähnliche Stellung der Axe besitzt, und gerade hier auch eigenartige Bewegungserscheinungen zu beobachten sind: die außerordentlich starke frontale Verlängerung des Beckens läßt uns aber vermuthen, daß auch hier bei Vorfahren mehr teleostomenartige Vorstadien vorgelegen haben und daß die Beckenbildung von einem für die bilaterale Körperkompression charakteristischen Ausgangspunkt ausgegangen und in Folge des Auftretens neuer Funktionen in der biserialen Ventralis darüber hinausgegangen ist.

Ein Charakteristikum der Pleuracanthiden ist daher eine ganz hochgradige bilaterale Kompression des Rumpfes und Schwanzes auf der Dorsal- und Ventralseite der Axe, wie sie selbst bei den allgemein mehr bilateral komprimierten Teleostomen mit langgestrecktem Körperbau eine seltenere Erscheinung bildet.¹

¹ Der Körperbau der Pleuracanthiden neigt zum anguilloiden Typus, welcher ebenso wie der Platsomidentypus bei den Teleostomen häufig, dagegen bei den Elasmobranchiern noch nicht beobachtet ist; bei diesen wiegt dagegen der Batoidentypus vor, welcher bei den Teleostomen kaum von einzelnen Acanthopteri und Plectognathen erreicht wird.

Wie muß nun die Bewegungsart dieser Fische gedacht werden? Wir haben oben schon betont, daß alle Organisationsverhältnisse in der *Caudalis* geradezu umgekehrt sind als bei den gewöhnlichen Elasmobranchiern und fügen hinzu, daß der Mangel eines basalen und basi-distalen Zusammenschlusses der in der Länge entwickelten Knorpelstrahlen eine entschiedene propulsive Schlagwirkung der Flossen nicht ermöglicht. Die Bewegungen des Schwanzes sind also die aller langzeitigen Dorsalflossen und der Dorsalis bei *Pleuracanthus* selbst, an die er sich fast ohne Unterbrechung anschließt; sie bestehen also in successiv aufeinander folgenden Ausbiegungen der einzelnen Interspinalsegmenten zugehörigen Hornstrahlenregionen, sie ist eine wellig schlängelnde Bewegung.

Wenn wir hierauf die Bewegung der paarigen Flossen bei Pleuracanthiden beziehen, so ist vor allem zu bemerken, daß eine Organisation derselben zu momentan und entschieden (also vorteilhaft zunächst und längs der Rumpfwand) wirkenden, schlagartigen Aktionen nicht nötig ist, daß vielmehr eine den jedenfalls schlängelnden Bewegungen des gesamten unpaaren Flossenapparates entsprechende raschere Wiederholung kleinerer auf- und abgehender Bewegungen (vgl. die dazu passenden Verhältnisse des Scapulargelenkes) eine viel geeignetere Bewegung ist. Die paarigen Flossen, welche bei Fischen allgemein und besonders bei den mit unpaaren Flossenbildungen wohl ausgestatteten Pleuracanthiden zur eigentlichen Fortbewegung nichts, wohl aber zur Steuerung beitragen, müssen also in ihrer Gestaltung auch hier — wo thatsächlich Fischbewegungen durch die Verhältnisse des Schultergelenks nachgewiesen sind — auf die Formation der unpaaren Flossen und die positive Beweglichkeit des Rumpfes bezogen werden. In gleicher Weise muß die eigenartige, in hohem Maße vom Gewöhnlichen abweichende, fast biserialen Form der Analis und die ihr ähnliche Gestaltung des vordersten, auch in merkwürdiger Weise „freien“ Caudalabschnitts aufgefaßt werden. Was Mollier für die Morphogenese der biserialen Flossenform aus der Entstehung der entschiedensten einseitigen Stammfiederung zeigender Batoiden abstrahierte, das gilt in der That unzweifelhaft für diese postanal Flossen: parallele Knorpelkomponenten als Ausgang, intern gelegene Verschmelzungsrichtung zu einer inneren Axe, starke rein-distale Streckung derselben waren hier jedenfalls maßgebend. Es ist somit nicht gewagt zu sagen, daß die Momente, welche die Ursache dieser analen Flossenform sind, bei *Pleuracanthus* auch die der Entstehung des Archipterygiums sein sollten, zumal sie nach der Übereinstimmung Aller auch als „Stenerflossen“ gedient haben; ja beide unpaaren Flossen können sogar, da die Ventralis keine wesentliche Änderungen zeigt, zu den Änderungen der Pectoralis in Correlation gedacht werden, d. h. beide in ihrem Zusammenwirken auf die Formation der übrigen, der Propulsion

wirklich dienenden unpaaren Flossen und der Bewegungsart des Rumpfes bezogen werden. Was nun noch den letzteren Punkt betrifft, so ist zu bedenken, daß ein stark bilateral komprimierter Körper wegen des geringen Projektionsmaßes seiner Oberfläche und daher auch geringeren Maßes der bei einer Hebung zu verdrängenden Wassersäule viel leichter zu heben ist, als ein dorsoventral komprimierter und bilateral sehr breiter Körper. Ein Zwang zur Bildung eines längs gestreckten, dem Körper seitlich eng anliegenden, mit ihm längs verbundenen Metapterygialstammes liegt also nicht vor; bei einer beginnenden Verschmelzung der Radien zu einem Stamme, welche schon durch den Ansatz der Radien an einem durch andere Funktionen in seinem Wachstum divergent beeinflussten Scapularknorpel zur Nothwendigkeit wird, liegen also zweifellos ganz andere Verhältnisse vor, als gewöhnlich; der „metapterygiale Zwang“, der gewöhnlich in der einseitigsten Form wirkt, wird zwar auch hier seinen Einfluß ausüben, dagegen wird die Flossenentwicklung am Schultergürtel eine etwas freiere werden.

Bei einer freien Flosse scheint nun — abstrahiert von allen einseitig bindenden Beziehungen der Radien zur Körperflanke — für eine Bewegung in einem ringsum gleichartig beschaffenen Medium eine Stammesentwicklung mit biserialen Typus, gleich dem Bau einer Vogelfeder, überhaupt der natürlichste Zusammenschluß. Diese Grundidee ist nicht nur in der Gegenbaur'schen Archipterygialhypothese latent, sondern findet auch darin eine gewisse Bestätigung, daß einerseits Mollier bei *Torpedo* in einem frühen Entwicklungsstadium der Pectoralis eine Tendenz zum fiederigen Bau beobachtete, andererseits Huxley (Proceed. Zool. Soc., London 1876) bei jungen *Notidanus* einen Ansatz zum biserialen Bau erkannte, welchen Befund er zur Grundlage seiner modifizierten Archipterygialhypothese machte. Mollier behauptet, wie mir scheint mit Recht, daß es prinzipiell nichts wesentlich Verschiedenes ist, ob eine Flosse sich monoserial oder biserial anlege und es mögen in der That relativ geringfügige Umstände zu der einen oder anderen Form der Radienverschmelzung den Ausschlag geben. Diesen Umstand sehe ich hier in der stark bilateralen Kompression und der Erhöhung des Körpers. Die Ähnlichkeit der Analis (und z. T. des vorderen Caudalabschnitts) in Bau mit der Pectoralis (während die Ventralis ungleich beschaffen ist) verweist beide auch in die Kategorie gleicher Funktionen und läßt die Pectoralis auch hierdurch in Beziehung zu der eigentümlichen Entfaltung des ganz unpaaren Bewegungssystems und Körperbaues treten. Es scheint die Pectoralis ihrer Lage nach bei der starken Körpererhöhung mit vielen kleinen Bewegungen als Balanciervorrichtung zu wirken, in deren Aktionen die Analis korrespondierend eingreift. Während die Aktionen der gewöhnlichen Flossenform

auf die Überwindung der Widerstände der breiteren Rücken- und Bauchfläche gerichtet sind, gehen die der biserialen auf die der erhöhten Körperflanke aus, während erstere nur dorsoventral wirken, wirken jene außerdem noch mehr lateral und erzeugen mit der das ganze Flossenskelett beherrschenden Streckung der Radien die biseriale Anordnung.

In unserem vorliegenden Falle haben wir also diese Bildungen auf Umstände zurückgeführt, welche im Stamme der Elasmobranchier ebenso ausnahmsweise sind, wie das Archipterygium und etwa im Mafs ihrer Umbildung äquivalent sind den Umbildungen in Extremitäten und Körperform bei Batoiden. Bei diesen haben wir in Schwanz und Körperform das reziproke Verhalten von jenen, das extreme Mafs einer dorsoventralen Körperabplattung bei extrem dorsoventralem Bewegungswiderstand und eine zweite Stammbildung in den paarigen Flossen, welche nun eine ganz andere Bewegungsart in sich schließt. Bei Pleuracanthiden aber liegt bei einer stark vom Normaltypus der Plagiostomen stattfindenden Abweichung der Körperform und Bildung der unpaaren Flossen nach dem entgegengesetzten Extrem, eine äquivalente Abweichung der Pectoralis vor, welche nun morphologisch geradezu die Umkehr der Verhältnisse bei den Batoiden darstellt, gleichsam als ob darin Meta- und Propterygium mit ihren externen Rändern nach innen umgedreht zu einer internen medialen Axenverschmelzung gebracht wären. Howes hat eine so von der Spitze der Flosse her zweigeteilte Axe *Ceratodus* thatsächlich nachgewiesen; es mufs dies zwar als eine sekundäre Erscheinung aufgefaßt werden, beweist aber, dafs die eine Axe vertreten werden kann durch zwei axiale Stämme, die quasimodo als mit ihren Fiedern nach vorn und hinten aufsen gekehrte Pro- und Metapterygien analogisiert werden könnten. Wiedersheim stellt sich ungefähr so die Entwicklung der biserialen Form überhaupt vor, ich glaube aber mit Mollier, dafs sie eine ursprünglich einheitliche Axenverschmelzung der Radien bei grofser Streckung der Radien selbst darstellt und dafs sie hierin einen völligen Funktionsgegensatz zu den Verhältnissen bei Batoiden bedeutet, d. h. die möglichste Entlastung bei morphologisch-physiologischer Anpassung an die neue, jener bei denen Rochen entgegengesetzten Körperform, welche statt einer in zweifacher Richtung unilateral gebundenen eine freie und symmetrisch sich entwickelnde Verschmelzung gestattet. Bei Batoiden haben wir also vorne und hinten gleichartige aber seitlich gebundene Flossengestaltung im Anschlufs an dorsoventrale Körperkompression; bei Pleuracanthiden vorne und hinten gleichartige, aber freie Flossengestaltung im Anschlufs an bilaterale Körperkompression. O. Jaekel war die Behauptung vorbehalten, die differenzierteste und einseitigste Art der Bewegung auf dem Meeresboden mit der Entstehung des biserialen

Baus in Zusammenhang zu bringen;¹ es müßte ihm dann auch eigentlich zu beweisen obliegen, daß die ganze übrige Flossenbildung bei Pleuracanthiden, welche doch in unverkennbarem Zusammenhang mit der Gestaltung der Pectoralis steht, auf die Umwandlung der letzteren zurückzuführen ist; da aber sämtliche Schultergürtelverhältnisse in Beziehung auf die Pectoralis sind, wie sie bei den Fischen überhaupt sind, so dürfte auch hier die pectorale Flosse den gewöhnlichen untergeordneten Rang bei der Bewegung behalten und kann ihre Umbildung nur im Anschluß an die der unpaarigen Flossen stattgefunden haben. Das Gleiche gilt für die Batoïden, wo Jaekel ebenfalls den umgekehrten Weg der vergleichend-anatomischen Ableitung einschlägt: Abplattung des Körpers und Reduktion des Schwanzes sind nach ihm bedingt durch die sich steigernde Anteilnahme der Brustflossen an der Bewegung, während es doch sonnenklar ist, daß erst eine Reduktion der Bewegung des Körpers und eine Art Abplattung eintreten mußte, ehe die Pectoralis aus ihrer untergeordneten Stellung zu so modifizierter Art der Körperbewegung einspringen konnte.

Ehe wir hierauf noch kurz näher eingehen, wollen wir sehen, ob auch bei den Teleostomen mit biserialen Bau der unpaaren Extremitäten ähnliche Verhältnisse vorliegen: identische Verhältnisse können wir nicht erwarten. Bei einer allgemein verschärfteren bilateralen Kompression des Körpers, welche ebenso außerordentlich häufig zum extremen Platysomidentypus neigt, wie die Elasmobranchier zum Batoïdentypus, zeigen sie ein fester und länger entwickeltes axiales Rippen- und Spinalskelett als Stütze einer entschiedeneren Wirkung der Längsmuskulatur; das knöcherne, weniger nachgiebige äussere Flossenskelett ist auch zu kräftigeren Wirkungen passiv geeignet; endlich besitzen die Teleostomen bei verkürztem Schwanz im Rumpf-Bauchteil die eine Hebung und Senkung des Körpers leicht ermöglichende Schwimmblase, zu deren Erleichterungswirkungen die etwas grössere Erschwerung durch das Schuppen skelett in keinem Verhältniß steht.² Gewiß haben wir hier zur Fortbewegung und zur Steuerung des Körpers wesentlich günstigere Umstände. Das massivere Schuppen- und Dermalskelett überhaupt ist nun bei den Teleostomen relativ viel weniger Last, als bei den

¹ Hiermit steht in gewissem Widerspruch, daß die Analis und Caudalis so eigenartig langgliedrig entwickelt sind, während nach O. Jaekel's an anderer Stelle richtig geäußertes Ansicht das Leben am Boden die Analis überhaupt beeinträchtigt; besonders sollte dies in proximo-distaler Richtung der Fall sein, während die Pleuracanthiden hierin gerade das umgekehrte Extrem zeigen (vgl. übrigens unsere Bemerkungen S. 126).

² Ihr stärkeres Dermalskelett wirkt nicht nur als Last, sondern verbindet sich auch mit der Muskulatur in so vorteilhafter Weise, daß große Komplexe des knorpeligen Innenskeletts überflüssig werden und schwinden; es wirkt also indirekt aktiv und gestattet, wie es scheint, an manchen Stellen eine grössere Ausnutzung der muskulösen Kräfte als das Innenskelett.

Elasmobranchiern, bei denen es völlig indifferent bleibt; bei den Teleostomen aber werden seine Glieder durch Verbindung mit der Muskulatur active Skelettteile und lassen außerdem die mit ihnen früher verbundenen Knorpel zurücktreten: so wird das Verhältnis wieder ausgeglichen. Bei den dermalen knöchernen Flossenstrahlen treten auch Rückbildungsverhältnisse ein: wo ihre Glieder dickschuppig ausgebildet sind, wird das knorpelige Innenskelett zur besseren Lenkung der dermalen Strahlen verkürzt. Im Stamme der „Actinopterygier“ ist dies allgemein der Fall und es werden hier daher keine „crossopterygoiden“ Flossenlappen beobachtet. (also solche Flossenlappen, welche gänzlich nach Art der Flossenlappen der Elasmobranchier mit musklosen und von Knorpeln gestützten Lappen weit aus dem Körperumriss vorragen); zugleich mit den eigentlichen Flossenlappen im unpaarigen und paarigen Flossensystem verschwand bei dieser Gruppe (Actinopterygiern) auch der dorsale Schwanzlappen. Beides existiert noch bei den Crossopterygiern und Dipnoern in reichem Maße als Erbteil von den Elasmobranchiern. Bei den Crossopterygiern ist nur eine Gruppe (die Holoptychiden) vorhanden, welche mit „lobis acutis“ in den paarigen Flossen jedenfalls biserial gebaut war, alle anderen scheinen mit „lobis obtusis“ überwiegend monoserielle Flossen zu besitzen; es sind gewiß auch mehrere Gattungen darunter, die wie *Eusthenopteron* und *Polypterus* sicher einen biserialen Typus zeigen. Das ist aber kein Zweifel, daß diese Erscheinung hier eine Folge der Reduktion ist und daß die ältesten Typen, die Holoptychiden, die in Flossenentwicklung und Bau des Schwanzes sonst am meisten elasmobranchierartig sind, archipterygial genannt werden müssen. Dabei ist zu betonen, daß bei *Holoptychius* selbst — nach Traquair's jüngster Restauration — nur die Pectoralis zweifellos biserial-scharflappig ist, die Ventralis aber ganz ungleich stumpflappig, also möglicherweise oder wahrscheinlich monoserial: jedenfalls nähern sich die Unterschiede der Flossen sehr dem Verhalten bei Pleuracanthiden. Da ich nun der Meinung bin (worüber an anderer Stelle ausführlicher zu sprechen ist), daß bei dem Übergang der Elasmobranchier zu den Teleostomen dem einer Regenerationsepoche im Dermal skelett entsprechenden Auftreten der Knochensubstanz, als einer „Neomorphose“, eine hochgradige Degeneration des Hautskeletts vorangegangen ist und dass diese Degeneration auch eine Änderung der ganzen Lebensweise zur Folge haben mußte, so ist die weitere Annahme nicht ungerechtfertigt, daß nach einer solchen Unterbrechung bei dieser Regeneration auch die Schwimmblase wieder zur Geltung kam; sie war bei den Elasmobranchiern bis auf Rudimente unterdrückt und war schon segmentierten niederen Meerestieren, welche zum Mindesten als Verwandte der Vertebraten gelten müssen, gewissen Anelliden, eigen.

Das Auftreten der Schwimmblase bei Crossopterygiern dürfte bei der Bildung dieser Fischtypen die Gestaltung der paarigen Flossen sogleich in derselben Weise beeinflusst haben, wie die Erleichterung der Körperstenerung bei den Pleuracanthiden in Folge ihrer eigenartigen Körperform und Ausbildung der unpaaren Flossen auf deren paariges Flossensystem gewirkt, d. h. die Flossenbildung zu einer möglichst freien und unabhängigen, daher sich symmetrisch gestaltenden gemacht hat.

Bei den Dipnoërn, welche offenbar von diesen ältesten Crossopterygiern abzuleiten sind, haben wir nun schon bei dem ältesten Vertreter Gleichheit der pectoralen und ventralen Flossen. Was nun die Art der Fortbewegung dieser Fische betrifft, so ist zu bemerken, daß die beiden Dorsalflossen, welche von den Elasmobranchiern überkommen sind, niemals (wie bei diesen meistens) thorakal-abdominal stehen, sondern so abdominal-caudal, daß sie sich mit der Ventralis-Analis in Wechselstellung befinden und ganz außer den Bereich der Pectoralis geraten sind. Zu Schlagwirkungen scheinen daher die Flossen nicht geeignet, ihre dichte Aufeinanderfolge scheint eher eine nur kontinuierlich schlängelnde Bewegung zu ermöglichen: dies wird dadurch geradezu bewiesen, daß schon bei *Dipterus* angebahnt, noch mehr aber bei *Phaneropleuron* sich jene Entwicklung der unpaaren Flossen wieder einstellt, welche schon bei älteren typischeren Sirenoiden auftritt, besonders aber bei *Ceratodus* und *Lepidosiren*¹ bekannt ist und welche so große Ähnlichkeit hat mit den Flossen und der von ihnen ausgehenden Bewegungsart bei Pleuracanthiden; wir sehen besonders bei *Phaneropleuron* eine starke Tendenz zur Platysomatie, starke Streckung der inneren Glieder des unpaaren Flossensystems, besonders auffällig, die jener der Pleuracanthiden recht ähnliche Analis: diese Erscheinungen müssen auch nach dem Körperumriss zu schließen, schon bei *Dipterus* maßgebend gewesen sein. Wir können dies getrost als eine Bestätigung unserer Ausführungen hinstellen, daß die Entstehung des Archipterygiums eine paarige Flossenentwicklung ist, die im Anschluß an eine Erleichterung der Körperbewegung bei mehr weniger großen Veränderungen der Stellung, Form und Stärke im Hauptbewegungsorgan, dem des Schwanzes und der unpaaren Flossen eintritt. Hierdurch werden die Pectoralis und Ventralis in ihren Funktionen verringert und nicht verstärkt, was sein müßte, wenn das Archipterygium besonders in der extremen Form des „*lobus acutus*“ ein Vorstadium der zukunftsreichen laufenden Extremitäten der höheren Vertebraten wäre.¹

¹ Nach v. Davidoff sind die letzten sechs Stammglieder mit ihren Radien bei *Ceratodus* ohne alle Muskulatur; dies beweist ebensowohl ein selbständiges Längenwachstum der Knorpel ohne unmittelbare Muskelbeeinflussung als es ein Zurückbleiben der bewegenden Faktoren, also einen Reduktionszustand in dieser höchst wichtigen Hinsicht zeigt.

Die Reduktion der Funktionen der paarigen Extremitäten in unserem Falle zeigt sich auch ganz besonders dadurch, daß auch die Gesamtbewegung der unpaaren Flossen überhaupt nur reduziert genannt werden kann: schlängelnde Bewegungen sind fast überall Reduktionsbewegungen und treten mit der Rückbildung paariger Extremitäten auf. Ich glaube daher selbst, daß die Pleuracanthiden sich wie *Ceratodus* etc. nahe am Boden ruhigerer Gewässer bewegten und daß ihnen der Aufenthalt an stark bewegten Stellen überhaupt unmöglich war, bestreite aber eine derartig exklusive Lebensweise auf dem Meeresgrunde selbst, welche einen Zwang auf die Extremitätenbildung hätte ausüben können. Dies illustrieren auch die lebenden Sirenoiden: der belehrenden Controverse zwischen Schneider und Hatschek bezüglich der Bewegung der Sirenoiden entnehmen wir, daß die Pectoralis normale Fischflossenstellung hat und nur solche Bewegungen ausübt, wie wir dies auch bei *Pleuracanthus* demonstrierten; die Ventralis bei *Ceratodus* ist dagegen um 180° gedreht (Davidoff), ihre Stellung ist die der hinteren Extremität der Vertebraten. Bei *Protopterus* liegen nun Beobachtungen vor, daß die Flosse schwache Schiebbewegungen macht; es ist wohl nicht zweifelhaft, daß dieselbe Art der Bewegungsunterstützung bei der Ventralis von *Ceratodus*, die noch beide Reihen Fiederstrahlen besitzt, auch schon vorkommt. Die vordere Protopternsextremität wird auch in ihrem ganz degenerierten Zustand als Tastwerkzeug gebraucht.

Wenn wir nun bedenken, daß die Protopternsextremität gegenüber der von *Ceratodus* einen morphologischen Unterschied zeigt, dessen Grad über den Unterschied der paarigen Flossenbildungen verschiedener Unterordnungen bei Fischen hinaus geht und in den übrigen Bewegungsorganen fast gar keine Unterschiede vorliegen, so ist dies ein Beweis, daß schon die biserialen Flossenform von *Ceratodus* eine in ihren Funktionen wesentlich ungebundene, ja sogar mit überflüssigen und überschüssigen Teilen ausgestattete ist; es lassen sich die hier stattfindenden untergeordneten Funktionsdifferenzierungen und wechselnden Formveränderungen als letzte Gebrauchsverwendungen eines in seinem Umfang nicht mehr vollgebrauchten und daher sich rückbildenden Organes auffassen. Es kann dies schon deshalb unter keinen Umständen als Ursache der Cheiropterygialbildung gelten, weil dieselbe bei *Pleuracanthus* (und *Holoptychius*!) wie alle wichtigen Flossenänderungen an der Pectoralis zuerst und entschieden auftritt; diese kann aber weder bei *Ceratodus* noch bei *Pleuracanthus* Vierfüßer-Bewegungen ausführen. Zudem ist zu betonen, daß bei keinem der das Archipterygium zeigenden Fischen auch im Körper und der Flossenform des unpaaren Systems eine Anpassung an ein Leben auf dem Meeresgrunde vorliegt. Diese müßten am ersten Anzeichen dieser „Anpassung“ aufweisen, wenn dieselbe so hochgradige Veränderungen im paarigen Extremitätenskelett

hervorgebracht haben soll; Körper und unpaare Flossen zeigen aber gerade das Gegenteil von Anzeichen einer solchen Anpassung an den Meeresboden.

Den eigentlichen Anlaß zu diesen Umbildungen sehe ich nun nicht in irgend einer anschließlichen ursächlichen Beziehung des Individuums zur Außenwelt, wie uns die etwas triviale Ausnutzung der Anpassungsidee von O. Jaekel glauben machen will, sondern in tieferen inneren Verhältnissen der Degeneration und Regeneration der mesodermalen Keimblattprodukte; wir haben diese Prozesse in gleicher Weise bezüglich des cutanen Aufsenskeletts und des knorpeligen Innenskeletts dargestellt.

Bei ungehindertem Fortschreiten der gekennzeichneten Reduktionserscheinungen würde der Niedergang und Untergang der unbekannteren unmittelbaren Vorfahren der Pleuracanthiden eingetreten sein; eine in den Einzelheiten ihrer Ursachen (selbst bei Vertretern der lebenden Schöpfung, ebenso wie bei der Degeneration) unverfolgbare Regenerationsepoche hat diesem Niedergang Einhalt gethan und als ihr nächster, endlicher Ausdruck kann der vorliegende Organisationszustand der Pleuracanthiden gelten.¹

In vielen solchen Fällen, wo sich derart eine Epoche der Degeneration und Regeneration nachträglich trennen lassen (vgl. z. B. in Schwalbe's Morph. Arbeiten, Bd. VI, Reiss, Über *Acanthodes Bronni* S. 192, 205 etc.), treten nun Regenerationsbildungen an Stellen auf, an welchen vorher keine bemerkenswerthen, wenigstens keine einem starken Gebrauch ausgesetzten Organe vorlagen und äußern sich auch in Formen, die den älteren fast entgegengesetzt sind. Der neue Produktionstrieb scheint sich an Stellen früheren Gebrauchs- und älteren Entwicklungsformen matt und arm zu verhalten, an allen anderen dagegen lebhafter und entwicklungsreicher. So sehen wir bei Pleuracanthiden im knorpeligen Innenskelett statt der zur Conerescenz der biserialen Flossenknorpel bei Elasmobranchiern vorhandenen Breiteentwicklung ganz hervorragende Längsbildungen; in der Caudalis sind alle Verhältnisse umgedreht, was zum Teil hierin seinen Grund hat, zum Teil aber auch wohl von den der Cutis entstammenden Hornfasern beeinflusst sein mag; in der gleichen Wachstumstendenz der Knorpel ist der Boden für das Archipterygium geebnet; das eigenartig lokale Auftreten der Verkalkung des prochondralen gemischten Knorpels in der Beckenflosse ist wohl darauf zurückzuführen, daß vorher gar keine Verkalkung daselbst vorhanden war. Wir haben oben

¹ Man wird deswegen überall bei von der Norm größerer Gruppen abweichenden Typen, welche wieder stationär geworden sind, zwei Epochen der Degeneration und Regeneration oder (was jedenfalls verwickelter und schwieriger zu erkennen ist) ein Vielfaches von diesen beiden Epochen antreffen.

diese Thatsache auf die Erscheinung zurückgeführt, daß histologische Veränderungen, welche in der Folge der Entwicklung zu morphologischen Umwandlungen Anlaß geben, hauptsächlich in den am wenigsten gebrauchten, sogar ganz indifferenten Stellen des Organismus zuerst auftreten, daß der Gebrauch zwar die innere Struktur konserviert, aber deren Elemente in ihrem Produktionstrieb zu neuen äusseren Gestaltungen matt setzt. Was das plakoide Hautskelett der Pleuracanthiden betrifft, so sehen wir daher eine merkwürdige Stachelbildung am Kopf statt an den vordersten Knorpeln der Flossen; dem Stachel wurden von den Funktionen eines Flossenstachels ganz verschiedene Funktionen zugewiesen. Den in der Degenerationsepoche eingetretenen Verlust der Flossenstacheln halte ich überhaupt für eine der wichtigsten Ursachen der ganzen Umgestaltung des Körpers; in der Regenerationszeit treten dafür starke Hornstrahlenverkalkungen in der Ontis ein, die wohl die neuen Flossenentwicklungen wesentlich unterstützen. Es ist gewiß bemerkenswert, daß man überhaupt verkalkte Hornstrahlen fossil nur bei zwei Gruppen, den Acanthodiern und Pleuracanthiden kennt, bei welchen beiden sehr ähnliche Degenerations- und Regenerationserscheinungen im Haut- und Knorpelskelett nachgewiesen werden konnten.

Zusammenfassung der Resultate.

1. Die von O. Jaekel aufgestellte Ansicht einer seltsamen und engen Beziehung zwischen den vordersten Kiemenbogen von *Chlamydoselachus* (Garman) und *Pleuracanthus* besteht nicht; die erwähnte Ansicht beruht auf einer irrigen Interpretation einer deutlichen Abbildung und unzweideutigen Textbeschreibung des Kiemengerüsts von *Chlamydoselachus*; die bei *Chlamydoselachus* angeblich „von dem ersten Kiemenbogen nach dem Hyoid herüberreichende selbstständige Knorpelplatte“ ist nur ein plattig flügelartiger Auswuchs, aber ein immerhin ganz und gar integrierender Teil des lingualen Copula-Knorpels (Basihyale); selbstverständlich fallen hiermit die erstaunlichen Spekulationen, nach denen der vorderste Kiemenbogen selbst von *Chlamydoselachus* bei *Pleuracanthus* und den übrigen Haien ausgefallen sei und bei Pleuracanthiden nur noch sein copulares Rudiment vorliege, dessen Erhaltung bis zur Umgestaltung der Copularia des Hyoid funktionell notwendig wäre!

2. Die Ansicht O. Jaekels vom Vorhandensein zweier Hypohyalia (bzw. Copularia) bei *Pleuracanthus* und ihrer Umgestaltung zur unpaaren lingualen Copula (Basihyale) bei den übrigen Haien beruht auf einer schon bei der Behandlung des Kiemenskeletts vor-

Pristiophorus bei demselben Autor eingetretenen Verwechslung der elementaren Begriffe von Hypobranchiale (=Copulare) und Basibranchiale (=Copula); bei *Pleuracanthus* fehlt die Copula bei den ersten drei Kiemenbögen, welche bei Notidaniden und Holocephalen noch neben den Copularien (=Hypobranchialien) vorhanden ist; an den beiden hinteren Bögen, bei welchen bei lebenden Haien die Copula zum Pericard in Beziehung tritt, fehlen die Copularia (verschmelzen wahrscheinlich mit der Copula). Das Verhalten bei *Pleuracanthus* ist darnach hierin ein spezifiziertes und kommt jenem bei Spinaeiden nahe; Jaekels Spekulationen über das Vorhandensein unzweifelhaft ursprünglicher Zustände des Branchialskeletts sind daher hier nicht am Platze.

3. Die nicht zu begründende Behauptung Jaekels von einer primitiven Dreiteilung der Branchialbögen, welche besonders der Hypothese der branchialen Natur des Scapularbogens zu lieb ausgesprochen scheint, übersieht schon, daß selbst bei Pleuracanthiden eine Vierteilung vorliegt, wenn man ganz von der Hypobranchial-Copulafrage absieht: es existiert hier ein Epi- und Ceratobranchiale, wie bei den viel älteren Acanthodiern; ihre Abgliederung, welche sich auf die Kieferangliederung (vgl. S. 82 u. 140 Anm.) bezieht, ist so primitiv, wie die der Pharyngealia und Hypobranchialia!

4. Hypohyalia, welche Koken und Jaekel, jeder von beiden Autoren in anderer Weise, bei *Pleuracanthus* erkannt haben wollten, kennt man bei Elasmobranchiern bis jetzt nicht; sie können daher bei einem fossilen Vertreter dieser Classe nur dann mit einiger Sicherheit angenommen werden, wenn sie in wirklich normaler Lage gefunden werden. Gegen die Annahme normaler Lagerung und Bildung der von den beiden Autoren bei Pleuracanthiden sogenannten Hypohyalia sprechen aber außerdem sehr gewichtige Gründe.

5. Das von Jaekel als rudimentäre Copularplatte des verschwundenen ersten Bogens, von Koken als verschmolzene Hypohyalia (!) erklärte Gebilde halten wir für die wahre linguale Copula (Basihyoid); für das von Koken als Basihyale (=linguale Copula), von Jaekel als Hypohyale gedeutete Gebilde muß eine andere Erklärung gesucht werden. Wenn es überhaupt dem Hyoidbogen angehört, so könnte es nur dadurch erklärt werden, daß bei einer durch andere Ursachen (vgl. No. 14 u. 15) bedingten Verlagerung der wahren Copula nach hinten, die vorderen dadurch vorn überstehenden Teile des Hyoids abgliedert werden.

6. Die fraglichen Gebilde könnten aber auch dem Hyoidbogen ganz fremd sein, sodann können sie nur „intermandibularen“ Ursprungs sein; hierbei kämen nur die submentalen Knorpel in Betracht; der durchaus primitive Charakter dieser Knorpel der Seylliiden wird, entgegen den Behauptungen Jaekels, bewiesen durch das Auftreten derselben Gebilde bei

den sehr alten Holocephalen (mittels des phylogenetischen Rückschlusses auf gleiche anatomische Charaktere bei den gemeinsamen Vorfahren beider, nun sehr entfernter Typen). Das sporadische Auftreten dieser Rudimente scheint durch räumliche Entwicklungsbedingungen verursacht zu sein, bei Pleuracanthiden besonders könnte einerseits eine aborale Verlagerung der lingualen Partie des Hyoidbogens, andererseits neue Funktionen in der submentalen-intermandibularen Region an ihrem vollendeteren Auftreten Ursachen sein. (vgl. No. 13 und No. 15.)

7. Das ventrale Kiemen-Kieferskelett von *Pleuracanthus* zeigt sich daher entgegen den Behauptungen Jaekels einerseits auf einem reduzierten, andererseits in einem metamorphosierten und komplizierteren Zustand; das Kiemenskelett neigt mehr nach dem Verhalten bei jüngeren Selachiern, wohingegen *Chlamydoselachus* sich viel enger an das Verhalten bei Notidaniden anschließt.

8. Das Palatoquadratum ähnelt dem der Notidaniden außerordentlich; der „vomerale“ Teil (von der präorbitalen Befestigungsspitze bis zur subranialen Symphyse) ist etwas schwächer gemäß der geringeren Entwicklung der in dieser Region sonst stärker ausgebildeten Fangzähne; der palatale Abschnitt entspricht eng der infraorbitalen Augenbegrenzung; der Quadratabschnitt soll nach Jaekel über den vorderen Abschnitt mehr überwiegen, als es bei irgend einem der lebenden Selachier der Fall wäre. Bedenklich ist die von ihm geäußerte Ansicht, daß der Palatateil, wie in der Ontogenie primitiver Haie, als ein Auswuchs des Quadratoms erscheine. Abgesehen davon, daß die Ontogenie gerade ein gleichmäßiges Auswachsen der Teile des Palatoquadratoms bewiesen hat, ist bei *Pleuracanthus* eigentlich nichts die Worte Jaekels illustrierendes zu erkennen. Es ist die Ähnlichkeit des Quadratkiefels mit den dahinterliegenden Epibranchialien bei (Pleuracanthiden und) Notidaniden hauptsächlich dem Umstand zuzuschreiben, daß ein wichtiger Teil der Hyomandibularmuskeln in einer der Ringmuskulatur der Branchialbogen¹ entsprechenden Portion auf das Palatoquadrat übergreift, während sich die Hyomandibel selbst dem Palatoquadratum sub- und koordiniert. Dies ist jedenfalls etwas Sekundäres, nachdem die selbsteigene, ontogenetisch dem oralen Complex zugehörige Ringmuskelpartie im Adductor mandibularis des Palatoquadratoms aufgegangen ist. Der Quadratabschnitt ist daher ein mindestens ebenso deformierter Teil des Palatoquadrats, wie dessen Vomeropalatalabschnitt.

¹ Der die Hyoidspalte schließende, in ganz gleicher Weise wie die Constrictoren der Kiemenbogen wirkende oberflächliche Constrictor.

9. Der postorale Complex (Hyomandibel und Hyoid) erscheint auch bei Pleuracanthiden dem oralen Complex co- bis subordiniert, besonders erscheint das Hyoid unselbständig; die Hyomandibel geht mit der Mandibel eine hyostyle Verbindung ein, ist aber im oberen Abschnitt dem Palatoquadrat untergeordnet. Die Hyostylie ist offenbar durch ein Zurückweichen des oberen Hyoidendes verursacht, wobei gemäß der engen Längsverbinding und Rinnenanlagerung, welche bei Notidaniden noch zwischen den vier oralen und postoralen Teilen zu beobachten ist, die Mandibel für das Hyoid einspringt; sind doch auch bei *Heptanchus* in der Artikularregion sogar die Hyoidradien auf die Mandibel herübergerückt.

10. Das Fehlen der praeoralen Gebilde, der Lippenknorpel bei *Pleuracanthus* und *Chlamydoselachus*, beweist weder etwas für deren Verwandtschaft, noch spricht es, wie O. Jaekel meint, gegen den Charakter dieser Knorpel als primitiver Elemente; das Lippenknorpelsystem der Holocephalen ist hierfür beweisend (vgl. No. 2 und No. 5). Die Lippenknorpel sind nun als Rudimente in ihrem mehr weniger entwickelten Auftreten abhängig von der Stärke, Lage und Stellung der Kiefer, denen sie ja subordiniert sind; bei mehr verkürzten und quergestellten Kiefern haben sie nach vorne einen breiteren Entfaltungsraum und können funktionell eine Geltung erlangen; bei langen Kiefern, mit breitem starkentwickeltem Quadrat, sehr starker Rachenöffnung und mehr lateraler Stellung der Kiefer werden sie nach dem Unterkiefergelenk verdrängt und verschwinden dorten. Das einzige andere Extrem ihrer Umwandlung und Verdrängung findet bei den Haien mit dorsoventraler Abplattung statt, wo sie nach dem Rostrum zu rücken und in die Nasenklappe aufgenommen werden.

11. Die gleiche Art der Stellung, der Form und Stärke der Oberkiefer wirken auch auf die mehr weniger starke Ausbildung und in letzterem Falle auf die endliche Unterdrückung der Spritzlochknorpel und der Spritzlöcher selbst bei den ausgewachsenen Tieren. Es muß lebhaftem Befremden begegnen, wenn trotz des Auftretens der für den letzteren Fall charakteristischen Umstände bei *Pleuracanthus* von O. Jaekel ein Spritzloch von größter Ausdehnung angenommen wird, dessen Radien in einer Membran die Hyomandibel überdecken sollen! Bei der unter Nr. 9 erwähnten skelettären Co- und Subordination der Hyomandibel und des Palatoquadrats und den daraus notwendig zu folgernden Muskelverhältnissen kann überhaupt bei Pleuracanthiden kein Längsspalt zwischen beiden Skelettteilen existiert haben, vielmehr ist es wahrscheinlich, dafs auf das Palatoquadrat herübergerückte Radien der Hyomandibel (wie bei *Notidanus*) Anlaß zu dieser Deutung gegeben haben und dafs Spritzlochknorpel überhaupt nicht vorhanden waren (vgl. die reduzierten Spiracularverhältnisse bei Notidaniden).

12. Ähnliches dürfte für die sog. äußeren Kiemenbogen, die extrabranchialen Knorpel gelten: ihr Fehlen bei *Pleuracanthus* und *Chlamydoselachus* hat durchaus nicht die Bedeutung die ihm O. Jaekel beimisst: kann doch durch Rückschluss von ihrem tatsächlichen Auftreten bei phylogenetisch getrennten, lebenden Gruppen auch auf ihr Vorhandensein bei deren unzweifelhaft gemeinsamen fossilen Vorfahren festgestellt werden (vgl. 6), daß mindestens schon Zeitgenossen der Pleuracanthiden äußere Bogen besessen haben müssen.

13. Die bei Pleuracanthiden zu beobachtende schwache Deckelbildung der Hyomandibular-Hyoidfalte ist nichts primäres, wie Jaekel meint, welcher Autor auch, wie leicht nachzuweisen ist, unrichtig die Entstehung der extrabranchialen Knorpelradien (äußeren Kiemenbogen) mit dem Schwinden dieses Hyoiddeckels in Beziehung bringen will, während nur der umgekehrte Standpunkt einer Verdrängung dieser Knorpel durch einen substantiell nach hinten übergreifenden Opercularknorpel richtig ist; bei Pleuracanthiden scheint die schwache Deckelbildung, einerseits durch eine kleine Verkürzung des Branchialraums (vgl. No. 14) zwischen dem oralen-postoralen Complex und dem Schultergürtel verursacht, andererseits durch gewisse Änderungen im ersteren Complex selbst (vgl. No. 9).

14. Eine Verkürzung des Kiemenraums im allgemeinen kann begründet werden durch die Nothwendigkeit, den cranialen Stachel zu bewegen und zu gebrauchen: der Stachel liegt in der Ruhelage der dorsalen Körperkante auf, vielleicht sogar in einer schwachen Hautfalte eingebettet; zum Gebrauch muß er seitlich und nach oben ausgeschlagen und selbstverständlich auch zurückgelegt werden können. Der Stachel ist nicht, wie Jaekel meint, ein aufs Cranium gerückter Flossenstachel, sondern ein unmittelbar vom Cranium ausgehender Hautstachel, also (etwa wie die lateralen Stacheln von *Menaspis*) eine Differenzierung der reduzierten und plattig degenerierten Plakoidbedeckung des Kopfes; seine Ruhelage auf der Rückenante und die Pheripherie seiner Schlagbewegungen bedingt die Ausdehnung der Rückenflosse nach vorne. Eine Hebung des Stachels kann daher nur durch Beugung des Kopfes stattfinden, welche durch die an den beiden oralen Bogencomplexen ansetzenden stärksten Partien der ventralen (coraco-mandibularen) Längsmuskulatur und nur durch Vermittelung dergleichen sich am Schädel selbst befestigenden oralen Bogencomplexen erledigt werden kann (a). Das seitliche Ausschlagen des Stachels kann in der Hauptsache nur durch die dorsale Längsmuskulatur besorgt werden, welche nur in bestimmt differenzierter Partie dem coraco-mandibularen Beuger entsprechend wirken muß (b).

15. Der skelettäre Ausdruck der in voriger Nummer kurz behandelten Funktionen ist sehr deutlich ausgeprägt. Die erste und allgemeine Voraussetzung bildet das Vorhandensein

des occipitalen Gelenks; eine Folge der unter a) besprochenen Aktionen scheinen die Umänderungen im oralen-postoralen Skelett zu sein, welche sowohl eine engere Verbindung der Hyomandibel mit der Mandibel in der Artikulationsgegend und eine enge Verbindung des nach hinten verkürzten Hyoids mit der Mandibel auch in der Symphysealgegend durch Vermittelung stark entwickelter submentaler Knorpel „intermandibular“ bewirkt hat, als auch, wie es scheint, wenigstens zum Teil die Gliederung in der Coracoidregion des Schultergürtels begünstigte. Die unter No. 14, b) besprochenen Aktionen haben die eigenartige Umbiegung der ca. 9 vordersten Dornfortsätze nach vorne zum Grunde; da diese Erscheinung sich genau zwischen Schultergürtel und Cranium hält, so ist auch hier der Schultergürtel Ausgangs- und Stützpunkt dieser Aktionen; dies ist nur so zu verstehen, daß das obere Ende der Scapulare fest mit dem anliegenden Intermuskularligament verbunden und bei der stark bilateralen Kompression des Rumpfes der Axe so sehr genähert ist, so daß die vorhergehenden Rumpfsegmente gleichzeitig eine von den dahinterliegenden abweichende Differenzierung eingehen konnten.

16. Das Occipitalgelenk ist keineswegs eine Neubildung, welche selbständig zu höheren morphologischen Entwicklungsstadien hinüberleitet, sondern eine abhängige Bildung, und ist diesbezüglich ähnlich wie das Auftreten der Hyostylie aufzufassen. Während für das Auftreten des Occipitalgelenks bei dem nach Jaekel mit den Spinaciden eng zusammenhängenden *Pristiophorus* und für das der Rajiden wichtige Ursachen vorliegen, fehlen solche ähnliche im Rostral- und Kieferskelett bei *Pleuracanthus* vollständig; es bleibt daher nur die Beziehung zum Cranialstachel bestehen. Wäre dieser ein Flossenstachel und wäre, wie Jaekel fantastisch meint, zwischen ihm und den 9 vordersten Dornfortsätzen eine Flossenhaut ausgespannt gewesen, so hätte sich unter keinen Umständen ein Occipitalgelenk ausbilden können, da zwischen dem Knorpelträger des Flossenstachels und dem hinteren Zubehör des Flossenlappens stets die engste Continuität, Konzentration [und Verschmelzung der Knorpelgebilde zu beachten ist; wir müssen doch bei solchen Annahmen zuerst die Resultate der Erfahrung, die „treneste Naturbeobachtung“ walten lassen.

14. Was die Deutung des infrascapularen Elemente betrifft, so kann für den Fritsch-Jaekelschen Vergleich der drei Teile des Schultergürtels mit drei Elementartheilen der Kiemenbogen nicht das auf Irrtümern basierte, angeblich primitive Verhalten (vgl. No. 3) einer Dreiteilung ins Feld geführt werden. Dem „weiteren und wichtigen Beleg für die viscereale Natur des Schultergürtels“ können zwei Möglichkeiten entgegengehalten werden, welche eine größere Wahrscheinlichkeit für sich haben als die geäußerte: 1) kann viel eher

bei den spezifizierten Funktionen der coraco-ventralen Längsmuskulatur die Abgliederung eines Infrascapulare vom Scapulare im Betracht kommen, besonders wegen der auch ganz unzweideutigen Beziehung seines dorsalen Abschnitts zur dorsalen präscapularen Längsmuskulatur; 2) kann bei Auflockerung der ventralen Symphyse der beiden Scapularhälften (vgl. No. 19) auch ein rudimentärer Branchialrest in innigere Angliederungs-Beziehung zum Scapulare treten, als sie der letzte Kiemenbogen unter allen Umständen bei den Elasmobranchiern zeigt; im vorliegenden Falle könnte sich eine branchiale Angliederung bis zur symphysealen Einschaltung steigern, wie sich bei gewissen Amphibien die Mentomeckelschen Knorpel, welche man für Homologa der Submentalknorpel der Elasmobranchier halten kann, zwischen die Unterkieferhälften einfügen. Ebenso wenig wie diese Gebilde dem Unterkiefer angehören, obwohl sie in dessen axialer Fortsetzung zu einer ventralen Symphyse gelangen, ebensowenig müssen die „Hypohyalia“ (Jaekel) deswegen wesentliche Teile des Hyoidbogens und die Infrascapularia wesentliche Teile des Schultergürtels sein vgl. No. 20¹.

18. Das Scapulargelenk erlaubt Feststellungen über die Art der Bewegung der Flossen; sie ist durchaus fischartig und konnte nur in senkrechten Auf- und Abbewegungen der Flossenaxe bestehen: eine ausgreifende Bewegung von vorne nach hinten ist ganz ausgeschlossen; es erledigt sich so auch ohne Umstände die falsche Ansicht von O. Jaekel, welche das Archipterygium durch eine solche Bewegung der Pectoralflossen auf dem schlammigen Boden entstehen läßt.

19. Im Anschluß an die Bildung und Stellung des Scapulare ist zu betonen, daß bei den gewöhnlichen Fischtypen die Körperlängsmuskulatur zwar eine Hauptstütze an dem spinalen Skelett besitzt, doch auch einen nicht zu unterschätzenden Stützpunkt ihrer mehr peripheren Kontraktionen an den peripher und lateral gelegenen Extremitätengürteln, besonders dem stets extern-lateral gelegenen Scapulare hat. Es läßt sich darlegen, daß, je

¹ Merkwürdig ist die Analogie zwischen den „intermandibularen“ und „infrascapularen“ Knorpeln überhaupt, welche Analogie auch Jaekel seinem aus den dargestellten mehrfachen Gründen falschen Theorem der Homologie der Gliederung und Abstammung von Scapular-Bogen und Kiemenbogen überhaupt zu Grunde legt. Speziell besteht ja der Hyomandibel-Hyoidbogen nach Dohrn's Feststellungen (vgl. S. 82) aus zwei ursprünglich separaten Componenten, aus zwei gleichwertigen branchialen Anlagen; es kann also diese Gliederung bei *Pleurocanthus*, welche bei Jaekel für die „primitive“ Dreiteilung der branchialen Bogen gleichsam als Paradigma gilt, nicht ins Feld geführt werden. Andererseits spricht die auffallende Analogie der intermandibularen und infrascapularen Knorpel für eine ähnliche Entstehungsgeschichte, welche nach unserer Auffassung aus embryonal vorliegenden, branchialen Elementen nur dadurch ins Reifestadium hinübergezogen werden, daß sie besonderen Zwecken dienstbar werden; hierdurch wird auch eine Beziehung zur Muskulatur der ventralen Kiemenapparate nahegelegt, wobei nur der Coracomandibulais und Coracohyoideus in Betracht kommen können.

stärker die bilaterale Kompression des Rumpfes ist, ein desto geringerer Zwang zu einer ventralen Verschmelzung der beiden Scapularhälften vorliegt: je breiter der Körper besonders unterhalb der Axe ist, je mehr Gewicht liegt als Last auf dem Schultergürtel und zieht nach hinten unten und aufsen. Hierin ist es im Großen und Ganzen begründet, daß in der Ordnung der teleostomen Fische bei durchgängig festerem Axenskelett und dadurch (mit Erhöhung des Körpers) ermöglichter bilateraler Kompression (Neigung zur Platysomatie) keine Verschmelzung der Scapularhälften eintritt; andererseits liegt bei den Elasmobranchiern in Folge des weniger festen Axenskeletts eine Neigung zur dorsoventralen Kompression (Rajosomatie) vor und wir haben bei ihnen die Verschmelzung der Scapularhälften als Regel. Eine Ausnahme unter den Elasmobranchiern bildet davon *Pleuracanthus*, der mit einer stärkeren Festigung des Axenskelett (der teleologischen Ausnutzung von selbständig auftretenden Verkalkungserscheinungen, vgl. No. 22) eine ganz außerordentliche Erhöhung des Körpers besitzt. Im Verein mit der Entwicklung der Rippen muß der Mangel der ventralen Verschmelzung bei beiden Extremitätengürteln, welcher außerordentlich an die Verhältnisse bei Ganoiden und Teleostiern erinnert, als ein Anzeichen sehr bedeutender transversaler Verschmälerung des Körpers, d. h. bilateraler Kompression aufgefaßt werden. Daß die ähnlich gebauten Dipnoi im Becken sehr entschiedene Verschmelzung zeigen, ist darin begründet, daß die Ventralis keine Fischbewegungen mehr ausführt, neue Stellung und neue Funktionen eingeht.

20. Die rein laterale Lage des Scapulare und die Entlastung desselben lassen auch das Auftreten eines ventral symphysealen Infrascapulare zu, sei es, daß das vieldeutige Gebilde als ein (was ich nicht glaube) atavistisch regeneriertes Glied der primitiven Scapularbildung, oder als eine ganz neue Abgliederung vom Scapulare selbst oder endlich als eine Angliederung vom Branchialraum her aufgefaßt wird.

21. Wie die bei Elasmobranchiern einzig dastehende bilaterale Kompression bei Pleuracanthiden die ebenso einzigen Verhältnissen in beiden Extremitätengürteln verursacht haben, so müssen dieselben im Verein mit der der bilateralen Kompression sich anschließenden Entfaltung der unpaaren Flossen auch eine Entlastung, besonders der nicht durch die sexuellen Funktionen beeinflussten Pectoralis herbeiführen. Das Zusammenwirken aller hieher bezüglichen inneren Momente bewirkt die Befreiung des Flossenstammes von der Körperflanke und die Gliederung einer ringsum freien Flosse, deren natürlichste Anordnung der Teile zur Bewegung in einem ringsum gleichartigen Medium die zweiseitige Fiederung darstellt. Die Ansicht Jaekels von der Entstehung des Archipterygiums widersteht keiner ernstlichen

Prüfung, und wenn diese Frage durch unsere Darstellung nicht schon gelöst ist, so kann ihre Lösung sicherlich nicht weit davon liegen.

22. Was die histologischen Thatsachen im Skelett der Pleuracanthiden betrifft, so ist vor allem die schon bei jungen Exemplaren auftretende starke geschlossene und festgefügte Prismenlage des verkalkten hyalinen Knorpels zu erwähnen, wie sie in gleicher Stärke und Ausdehnung erst bei geologisch viel späteren Elasmobranchierypen auftritt; hierzu kommt in höherem Alter eine innerhalb dieser Lage auftretende Körnerverkalkung des hyalinen Knorpels, welche, entgegen der Ansicht Jaekels, auch bei alten Exemplaren der normaleren Elasmobranchier nicht, aber bei schon jüngeren fossilen Holocephalen in gleicher Art zu beobachten ist. Es lassen diese ontogenetisch und phylogenetisch frühe, quantitativ stark und qualitativ eigenartig auftretenden, senilen Anzeichen auf besondere degenerative Prädispositionen im Stützgewebe bei beiden Gruppen schließen, welche auch sonst histologisch fast äquivalente Umbildungen aufweisen. Ganz aufsergewöhnlich ist aber bei Pleuracanthiden in den Radien der Ventralis beider Geschlechter eine von den sexuellen Verkalkungen histologisch unterschiedene und auch auf der Außenfläche der Prismenlage bei Pleuracanthiden und Holocephalen vorkommende kontinuierliche Verkalkung, welche sich im Wesentlichen der Verkalkungsart bei Acanthodiern und der Wirbelverkalkung der Elasmobranchiern überhaupt anschließt. Man kann diese Eigentümlichkeiten auseinander halten in einer Epoche gewaltiger Degeneration und der einer darauffolgenden Regeneration, welcher letzteren besonders die kontinuierliche Verkalkung der Ventralis-Radien und die Bildung des offenbar in perichondraler Wucherung hauptsächlich entstandenen Knorpelzapfens für den Cranialstachel angehören.

23. Was das Gewebe des Dermal skeletts betrifft, so zeigt sich eine gleichartige degenerative Epoche nicht nur in dem sehr fragmentarischen Bestand des Hautskeletts überhaupt und den bekannten Reduktionsverhältnissen in der Struktur der Zähne, sondern auch im Zusammenhang mit einer Regenerationsperiode im Stachelwachstum, wo (sehr ähnlich den Erscheinungen im Schuppenwachstum der Acanthodier) um einen Stachelkern mit unterschiedenster Reduktion der Leisten- und Tuberkelentwicklung einer normalen Ornamentierung¹

¹ Diese Ornamentierung ist bei einem, dem sonst klein chagrinierten Hautskelett-Urtypus der Elasmobranchier eigentlich diametral entgegengesetzten p l a t t i g e n Hautskelett durchaus nichts Nebensächliches und auch hier eine sehr alte Erscheinung. Sie ist der Ausdruck primitiven Plattenwachstums noch unter oberflächlicher Reproduktion der primitivsten Elemente des plakoiden Skeletts; es ist das zwar nicht so zu denken, als ob eine Verschmelzung schon fertiger, und teils für sich verkalkter Plakoidanlagen stattfindet, d. h. nicht actuell, sondern virtuell; das Plattenwachstum präsumiert das Chagrinwachstum, das in nachträglich noch selbständigem Reproduktionstrieb die „Ornamentierung“ bildet.

der gewöhnlichen Hautplattenstacheln eine scharf getrennte, grundsätzlich verschiedene und sonst noch nirgends bei sonst normalen Stacheln beobachtete Wachstumsschicht sich bildet, welche für sich die Sekundärdornen bildet. Ehe diese Schicht sich bilden konnte, mußte der einen einfachen Stachel ohne Leistenskulptur repräsentierende Stachelkern vollständig in die Tiefe der Haut gerückt sein, d. h. seine primitiven Beziehungen zur Epidermis aufgegeben haben: durch die neue degenerative Schicht wurden dieselben in eigenartiger Weise wieder hergestellt (vgl. Schuppen von *Acanthodes*). Andererseits ist die äußere Schicht im Zusammenhang mit der innersten gleichbedeutend mit dem Bau eines tiefreduzierten Dermalstachels: darnach erweist sich die Längskanalschicht als eine einer Regeneration angehörigen Neubildung. Wie man die Sache dreht und wie man auch den Bau dieser Stachel histologisch auf die gewöhnlichen Typen normaler oder reduzierter Stachelgewebe bezieht, es erweist sich der vorliegende als eine Verdoppelung, als eine Mischbildung, in welchen deutlich eine degenerative und regenerative Epoche des Aufbaus zu erkennen ist: bezüglich der Frage nach der Entwicklung dieses Baus durch Momente des Gebrauchs, der Reaktion gegen aufsen und der Anpassung siehe No. 25.

24. Die sogenannten Krallenstrahlen der Begattungsanhänge sind nicht strukturlos, wie Fritsch und Jaekel angeben, und so von den Hornstrahlen abzuleiten, sondern bestehen, wie der Cranialstachel, aus typischem Vasodentin und gehören dem dentodermalen Skelett an.

25. Schon die Thatsache vollständig gleichen Baues hinsichtlich der Aufsenschicht bei den sexuellen Krallenstrahlen und dem Cranialstachel legt nahe, daß die Entwicklung dieser Schicht nicht etwa Momenten des Gebrauchs, der Anpassung und im weitesten Sinne „der Reaktion nach Aufsen“ zu verdanken ist. Größere Verschiedenheiten in dieser Hinsicht als hier können nicht vorliegen und so haben wir die Momente gleicher, selbständiger Gewebezustände als die einzige Grundlage dieser Erscheinung aufzufassen.⁷

26. Hiernach ist es möglich, auch ungefähr die Stadien der Entwicklungsgeschichte des Pleuracanthidentypus festzustellen: als Ausgangspunkt gilt uns ein von einem Durchschnittstypus der normaleren lebenden und jüngeren fossilen Plagiostomen in nichts Wesentlichem verschiedener Typus mit zwei stacheltragenden kurzen Rückenflossen, kurzem stark heterocerkem Schwanz und monoserialen paarigen Flossen, eladodontem Zahntypus, einfacher Prismen-Knorpelverkalkung und allgemeiner Chagrinbedeckung. Die Periode der Degeneration läßt die als Kiele wirkenden Flossenstachel verschwinden, das Hautskelett überhaupt bis in die Zähne hinein fragmentarisch werden, läßt auch wahrscheinlich im Knorpelskelett wesentliche Ausfälle und Lockerungen des bisherigen Bestandes eintreten, was sich haupt-

sächlich im Skelett der Flossen aufserte. Die Regenerationsepoche schuf darauf eine theilweise Regeneration des dermalen Skeletts, der die nunmehrige histologische und morphologische Gestaltung der Zähne in Kiefern und im Schlund, des Kopfstachels und der sexuellen „Krallen“ angehören. Die Lenkung des Cranialstachels, den wir mehr für eine lokale Wucherungsbildung, als für eine unter teleologischer Nöthigung entstandene Wehr ansehen, verlangte die bemerkenswerthen Umänderungen im oralen und postoralen und zum Teil scapularen Visceralskelett; letztere stehen in keinem Verhältnis zu seinem Nutzen, er ist keine teleologisch gewollte, sondern nur teleologisch ausgenutzte Schöpfung. Die Regenerationen des Knorpelskeletts zeigen sich histologisch in den sporadischen Erscheinungen einer kontinuierlichen äußeren Verkalkungsschicht und in der einerseits durch die degenerative Prädisposition, andererseits durch den eintretenden lebhafteren Gebrauch beschleunigten und vertieften inneren Verkalkungen des hyalinen Knorpels; das in dem Zustand der Wiederbelebung befindliche Skelettgewebe ist so zu ganz neuen Gestaltungen geeignet und vor allem ermöglicht die starke Verkalkung, als Ersatz für die nicht wiederauftretenden Flossenstacheln und für den nicht als Kiel, sondern in entgegengesetzter Richtung zur Körperebene wirkenden Cranialstachel eine starke bilaterale Kompression des Körpers, welcher sich gleichzeitig in Vergrößerung der seitlichen Propulsionsfläche die unpaaren Flossen in entsprechender Ausbildung zugesellen. Im Anschluß an diese Gestaltungen sind als letzte Folge die bemerkenswerthen Umbildungen der Extremitäten und ihrer Gürtelstützen zu nennen.

27. Es kann als eine unleugbare und unzweideutige Thatsache gelten, daß histologische Erscheinungen der Degeneration im Hautskelett zuerst in dessen indifferentesten Teilen auftreten, daß solche Zustände erst darauf im aktiven Skelett erscheinen und daselbst, regenerativ verwertet, die Ursachen wichtiger morphologischer Änderungen sind. Auch ganz neue Regenerationserscheinungen treten, wie das Beispiel von *Acanthodes* zeigt, im Bereich des völlig indifferenten Schuppenkleids auf und beweisen einerseits, daß derartige Änderungen nicht in den Organen des Gebrauchs und Verbrauchs erscheinen, bei welchen vielmehr das früher Vorhandene konserviert wird, andererseits daß sie ganz selbständig hiervon, fern von jeder, von Einzelorganen ausgehenden, lokalisierten Einwirkung aus dem Allgemeinzustand des Gesamtorganismus, wie er in erster Linie in seinem ganzen Zukunftsinhalt einheitlich in der Eizelle repräsentiert ist, entstammen müssen. Einen Betrag zu dieser Gruppe von Tatsachen bietet auch *Pleuracanthus* dar, insofern die eigentümliche Art der kontinuierlichen Verkalkung in der am wenigsten gebrauchten und von allen Flossenteilen an morphologischen Neubildungen und Umwandlungen ärmsten Ventralis antritt (ich bemerke nochmals, daß

eine Vergleichbarkeit dieser nicht sexuellen Radienverkalkung mit dem bei *Pleuracanthus* in nur durchschnittlicher Stärke und deutlich differenter Struktur vorliegenden sexuellen Anhang nicht besteht). Dieser außerordentliche histologische Unterschied kann somit nicht von einer besonders gearteten, dem Unterschied äquivalenten Verwendung der Flossen seine Entstehung herleiten. Es ist nur eine Erklärung möglich, die, daß schon bei den unmittelbaren Vorfahren eben in dem indifferentesten Organ des aktiven Knorpelskeletts die gewebige Degeneration in einer Weise auftrat, welche schon zu dieser Epoche sowohl eine Verkalkung hyaliner Substanz unmöglich machte, als auch jedenfalls im Perichondrium selbst eigenartige Zustände schuf, daß endlich in der Periode der Regeneration, der Periode erneuter innerer Thätigkeit der Skelettgewebe, erneuten kräftigeren Funktionierens der Skeletteile mit nachfolgender, natürlich dem Zustand der Skelettgewebe entsprechender Verkalkung, sich gerade wieder in diesem indifferentesten Teile die entschiedenste Form der selbständigen histologischen Neubildungen zeigte, welche nur sporadisch an anderen Stellen des Körpers auftreten.

28. Wenn wir endlich für die Klassifizierung der Pleuracanthiden die Dignität ihrer Sonderentwickelungen erwägen, so müssen wir vor allem feststellen, daß sie keine primitiven,¹ sondern in hohem Grade abgeleitete Typen sind und daß der Grad der Abweichungen von einem Durchschnittstypus der Plagiostomen jenen Abweichungen gewiß die Wage hält, welche die Holocephalen von den Elasmobranchiern trennen. Wir sind daher entgegen Koken und Jaekel der Ansicht Copes, Woodward, Doederleins und v. Zittels, welche den Ichthyotomi den Rang einer Ordnung zuerteilen. Nur Typen normaler Stammesentwicklung gehören zu derselben Ordnung, nicht solche, welche durch ganz außerordentliche tiefgreifende Degenerations- und Regenerationsepochen natürlich voneinander getrennt sind.

29. Wenn wir zum Schluß unsere Ansicht über die von Jaekel aufgestellten vermeintlichen Beziehungen von *Pleuracanthus* und *Chlamydoselachus* zusammenfassen, so können wir nur sagen, daß dieselben auf den verschiedensten, oben behandelten Irrtümern aufgebaut sind. Wir halten sogar eine nähere Verwandtschaft von *Chlamydoselachus* mit den Notidaniden für nicht sehr wahrscheinlich. Die Verhältnisse des Kopfes bieten keine näheren Vergleichspunkte:

¹ Die von Koken mehrfach geäußerte Ansicht, daß wir es bei den Pleuracanthiden und einigen anderen älteren Typen mit „Proselachii“ zu thun hätten, ist ebenso wenig zu halten, wie die von Koken bekämpfte Ansicht Doederleins; immerhin ist die Betonung der Vereinigung von Merkmalen der Plagiostomen, Dipnoi und Teleostomen im Sinne des letzteren Forschers zur Aufstellung einer systematisch sehr gesonderten Gruppierung aufrecht zu halten, wobei wir aber die Pleuracanthiden für einen ganz deszendenzosen Seitenzweig der Elasmobranchier halten.

das Vorhandensein nur einer Dorsalis bei beiden Typen halten wir nur für eine ähnliche im Dermal skelett begründete Reduktionserscheinung der stacheltragenden ersten Dorsalis; die Ursache dieser Reduktion glauben wir auch hier auf selbständige histologische und daher auch nachfolgende morphologische Reduktion im Dermalgewebe und ihrer Teile zurückführen zu können. Die Zähne von *Chlamydoselachus* und *Pleuracanthus* stehen zwar auf einem fast gleichen gewebigen Degenerationszustand; trotzdem sind bei ersterem Typus die Degenerationszeichen nicht so allgemein und tiefgreifend, besonders scheinen sie im Knorpelgewebe noch nicht zum Ausdruck gekommen zu sein, weswegen auch die Umgestaltungen bei weitem nicht den hohen Grad erreichten, als bei *Pleuracanthus*. Bei Notidaniden sind die Änderungen im Dermal skelett nicht so bedeutend und haben erst die zuerst zum Opfer fallenden Flossenstacheln und desgleichen vom Ausfall stets zuerst betroffene erste Dorsalis berührt; die Umwandlungen im Knorpel skelett sind daher auch viel geringer als bei *Chlamydoselachus*. Den einzigen weiteren wichtigen Umstand, den *Notidanus* und *Chlamydoselachus* gemein haben, ist die höhere Zahl der Kiemenbögen. Wir haben aber nahe gelegt, daß dieser Umstand auch auf die Reduktion der ersten Dorsalis zurückgeführt werden kann, deren Bildung und Funktion eine allgemeinere Konzentration und konzentrierende Spannung im vorderen Körper zur Folge haben muß, daher auch die Anlage einer höheren Zahl von Kiemenbögen zunächst dem Schultergürtel unterdrückt wird; wenn nun die Kiemenhöhle nicht von vorne her verkürzt wird, so können im gegenteiligen Falle die ontogenetischen Anlagen auch wieder ins Reifestadium hinüber gerettet werden und wie bei den Notidaniden 6 und sogar 7 Kiemenbögen auftreten. Bei den älteren und besonders stacheltragenden Elasmobranchiern scheint indessen die Fünfzahl der Kiemenbögen die Regel zu sein.

30. Bezeichnend für die sich im Skelett der Pleuracanthiden kennzeichnenden Wirkungen der bilateralen Kompression und vertikalen Erhöhung des Körpers ist auch die an die Verhältnisse bei den Stören erinnernde überwiegende Ausgestaltung der oberen Bogen und Zurückdrängung der intercalaren Skelettstücke, wobei allerdings das Fehlen unpaarer Schlußstücke als eine sekundäre, gänzliche Elimination dieser bei den Elasmobranchiern überhaupt keine große Rolle spielenden Knorpel betrachtet werden muß. Von dem Schultergürtel nach dem Schädel zu scheinen nach Bronnigart (wie bei dem Verschmelzungsabschnitt bei Holocephalen und Batoiden) die oberen und unteren Bogenbasen einander um die Chorda herum entgegenzuwachsen, was auf dieselben Ursachen zurückzuführen wäre, wie die Vorbiegung der Dornfortsätze; jedenfalls käme auch hier eine Verbindung mit einer „Flossenhaut“ nicht in Betracht.



Nachtrag.

1. Wir haben uns oben bei der Extremitätenfrage im vorletzten Kapitel vollständig auf Seiten der Dohrn'schen Theorie gestellt, welche in paläontologischen Abhandlungen oft so unvollständig und unrichtig zitiert wird, daß sie im gewissem Sinne kurz und übersichtlich ad usum palaeontologiae dargestellt zu werden verdiente. Neuerdings hat z. B. O. Jaekel in seinen „Selachier vom Monte Bolca“ S. 11—24 gegen dieselbe Stellung genommen und, ohne freilich das einleitende Hauptwerk A. Dohrn's (Der Ursprung der Wirbeltiere und das Prinzip des Funktionswechsels. — Leipzig, 1875) zu kennen, darnach den Forscher der elementarsten Inkonsequenz geziehen.

Die Dohrn'sche Theorie beansprucht eine ganz selbständige Stellung neben der Thacher-Mivartschen Hypothese: sie geht von der Thatsache aus, daß die Wirbeltiere segmentierte Vorfahren hatten, welche in embryonalen Stadien mit den Anneliden als spezielle Verbindungsbildungen die merkwürdigen Segmentalorgane, mit den Fischen insbesondere noch die Seitenlinie-Nervengorgane und Schwimmblasenrudimente gemein hatten. Annahme ist daher, daß die Vorfahren der am normalsten segmentierten niederen Tiere, der heutigen Anneliden, auch Vorfahren der Vertebraten gewesen seien. Denselben Vorfahren gesteht Dohrn neben den Segmentalorganen auch die äußeren Parapodien zu, welche den heutigen Vertretern der Anneliden zum Teil als bewegliche Träger von Kiemen, zum Teil als Unterstützungsorgane der wurmartigen Körperbewegung dienen.

Wie sich hieraus die Kiemen und Extremitäten der Crustaceen etc. entwickelten, so glaubt Dohrn, daß aus diesen Anlagen auch die Extremitäten der Vertebraten dadurch entstanden seien, daß die unpaaren Extremitäten der Fische einen transversalen und sagittalen Zusammenschluß der Parapodienpaare hintereinander liegender Segmente, und die paarigen Extremitäten ein sagittales Zusammentreten einzelner hintereinander liegender Parapodien repräsentieren. Es muß hierbei als unwesentlich gelten, ob man annimmt, daß diese Parapodialorgane sich schon im Stamme der annelidenartigen „Prävertebraten“ hauptsächlich als Kiemen zu einer gemeinsamen paarigen vorderen und hinteren Platte zusammengeschlossen haben und diese Platten erst bei den Vertebraten als solche den Funktionswechsel zu Be-

wegungsorganen durchmachten oder ob schon vorher in den mit einer Summe von Funktionen bedachten Parapodien eine ausschließliche Differenzierung zu solchen der Atmung (in der Kopfreion) und solchen der Bewegung (hinter dem Kopf nach dem Anus zu) eingetreten war, von denen die letzteren erst bei der Entwicklung der Vertebraten zu den eigentlichen Flossenplatten zusammenschmolzen.

Lange nachdem in oben zitierter Schrift Dohrns diese Ansicht gegenüber der Gegenbaurschen Hypothese ausgesprochen und in vorläufiger Weise begründet war, hat die Embryologie auch die einfachsten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen dazu geliefert: alle Muskeln und Nerven sind tatsächlich segmentalen Ursprungs. Wie sich diese Myotom-derivate von den Urwirbeln schon zu so früher Zeit der embryonalen Zustände trennen und dies die außerordentlich ursprüngliche Zugehörigkeit zur Flossenbildung kund thut, so treten sie auch einheitlich in die etwas vorgebildete Flossenfalte, was dadurch verständlich ist, daß sie schon vor ihrem Zusammenschluß zu einheitlichen Gebilden als bewegliche Organe oder gar Bewegungsorgane funktioniert haben.¹ Das Bindegewebe, welches das etwas spätere Knorpelskelett bildet, stammt aus dem kontinuierlichen Embryonalgewebe des Bereiches der metameren Componenten der Flossenanlage, desgleichen die wichtigen äußeren Flossenstrahlen: nirgends zeigt sich hier eine Wanderung des Bildungsmaterials von der Kiemenhöhle her. Wie dies Bildungsgewebe im Bereich der Knospung der segmentalen Flossenmuskulatur und zur Zeit dieses Prozesses kontinuierlich ist, so bleibt es auch im weiteren Stadium, dem mehr prochondralen Gewebe des Flossenskeletts, der Fall. Wie Muskeln, Blutgefäße und Nerven die wichtigsten Ursachen und Träger der Segmentierung überhaupt (phylogenetisch und ontogenetisch) sind, so tritt auch bei dem prochondralen Skelettgewebe der Flossen, das ja keine eigene morphologische Initiative hat, auf der Seite die radiale Segmentierung ein, wo die radialen Muskeln auch noch späterhin getrennt bleiben, wo aber dieselben späterhin selbst Verschmelzungen eingehen (also an der metapterygialen Seite), bleibt das Vorknorpelgewebe natürlich unsegmentiert.

Während die Ontogenie daher die Dohrnsche Hypothese glänzend bestätigte, liefert sie für die Hypothese, daß der Schultergürtel ein Kiemenbogen sei und dessen gesamter Radienbesatz nach einer Stelle zusammengerückt ein zweifiederiges „Archipterygium“ gebildet habe, keine zwingenden Thatsachen; vielmehr scheint gerade das Umgekehrte von dem der

¹ Ganz unverständlich ist diese Erscheinung, wenn die „Muskularisation“ eines als Kiemenbogen mit Radien in Muskeln, Blutgefäßen und Nerven funktionslos gewordenen Skeletteils erst allmählich im Laufe der Zeit von den hinteren Segmenten her stattfände.

Fall zu sein, was man zu ihrer Bekräftigung erwarten sollte: man sollte doch wenigstens einige Anzeigen dafür finden, daß das Skelett in einem etwas vorgeschritteneren Stadium des Bildungsgewebes vom Kiemenraum her sich nach hinten fortschreitend entwickelte und die Muskelkomponenten sich daran erst dann zur Flosse wendeten. Der Begriff der „Muskularisierung“ des „branchialen“ Archipterygiums von den Körpersegmenten her — welcher Begriff dem vielleicht allerdings nicht ganz Eingeweihten wie eine Neuschöpfung ohne jede Analogie vorkommt — hat viel Unbegreifliches: aus einem Kiemenbogen mit Radien kann ein Archipterygium dadurch entstehen, daß die Kiemenmuskulatur selbst das Aufrücken der Seitenstrahlen an einer Mittelaxe bewirkt, wonach unbegreiflich ist, weshalb diese Muskulatur und die ihr zugehörigen branchialen Nerven und Gefäße total verschwinden und der Flossenstamm neu „muskularisiert“ werden muß. Wenn die Flossenbildung ihre Entstehung von den Kiemenbögen, so wie solche jetzt bei den Fischen vorliegen, ableitet, warum haben sich nicht die branchialen Muskeln mehrerer vor dem Scapulare liegender Branchialsegmente (wo ohnehin ein Ausfall von solchen angenommen wird) summiert und haben die Muskulatur und Nervatur der vorderen lateral-externen Flossenfläche gebildet, während die der medialen von der Körpermuskulatur gebildet werden konnte? Wenn andererseits schon vor Bildung des Archipterygiums das hypothetische scapular-branchiale Skelett bis auf die Knorpel alle anderen Segmentalkomponenten in Muskeln, Nerven und Blutgefäßen verloren hatte, so mußte das erste Rumpfsegment das Aufrücken der Radien verursachen, wobei gar nicht zu verstehen ist, warum nicht die Muskulatur dieses ganzen ersten Segmentes in der Extremitätenbildung aufgeht und wenn das noch nicht genügt, die des ganzen zweiten Segmentes. Die „Muskularisierung“ der Extremitätenplatte mit kleinen Muskulatur-Partikeln der dahinterliegenden Segmente ist dabei außerordentlich schwer zu verstehen: nur dann ist dieselbe einfach zu fassen, wenn die jetzigen Flossen-Extremitätenmuskeln schon vorher separate und mit gewisser Bewegungsfunktion begabte Portionen der segmentierten Rumpfmuskulatur darstellen, wie es die Dohrnsche Theorie angiebt. Wenn das Skapular-Archipterygialskelett älter war, wie die von den Myomeren stattfindende „Muskularisierung“, alsdann ist es auch wahrscheinlicher, daß es seine Selbständigkeit derselben gegenüber gewahrt hätte und die Muskulatur an dem Flossenskelett basal inserierend von da aus das Archipterygium wie ein Ruder bewegt hätte. Ganz und gar unverständlich ist dann der Umstand, daß die Muskulatur besonders in den primitiv-radialen Teilen gar nicht eigentlich an dem Ausschlag gebend sein sollenden Knorpelskelett inseriert, sondern das Knorpelskelett in einer mehr unbedeutenden Rolle einer geringer beteiligten spanischen Wand zwischen beiden lateralen Muskelschichten

liegt und die wichtigste Verbindung mit den Hornstrahlen (resp. überknöcherten Horn-Flossenstrahlen der Teleostomen) statt hat. Wie dies an die auch in ihrer Muskularisierung und dem Modus der Entstehung der paarigen Flossen so gleichartigen unpaaren Flossen erinnert, so erinnert es andererseits an die einfachen mit Borsten versehenen Bewegungsorgane der Borstenwürmer, bei denen ein inneres Stützskelett noch gar keine oder nur geringe Rolle spielt. Wenn die Hornstrahlen auch wohl nicht den Borsten der Anneliden vollständig gleich sind, so sind sie als analoge Gebilde im Entstehungsboden des plakoiden Skeletts notwendigerweise von etwas geänderten Habitus, von plakoiden Skelettelementen aber ganz verschieden und durchaus *sui generis*. Die Hornstrahlen, welche ontogenetisch so frühe vor dem gesamten Dermal skelett nach dem Außenrand der Flossen in den Faltenwänden entstehen, weiter die Muskeln, Nerven und Blutgefäße, das sind also die wichtigsten Bestandteile der Flosse und können Flossenelemente bilden, ohne jegliche Beteiligung eines inneren Knorpelskeletts; auf sie hätte man also das Hauptgewicht der Betrachtung zu legen: die entgegengesetzte Ansicht läuft schließlich auf das Paradoxon hinaus: im Anfang war das Skelett und an das Skelett ist erst das Fleisch geworden, wenigstens ist diese Tendenz eine Schwäche der Archipterygialhypothese. Wenn übrigens die Kontinuität der Flossenskelettanlage (vgl. oben), d. h. die Einheit der die Radien tragenden Flossenaxe ein Beweis gegen die Polymerie der Flossenentstehung nach der Dohrn'schen Ansicht ist, so ist sie es auch bezüglich der Ansicht von Gegenbaur; das einzige, was als anatomische Grundanschauung dieser Hypothese zu Grunde liegt, ist ja der Kiemenbogen als Träger einer Anzahl von Radien, welche allerdings, ohne daß die angestammten Muskeln etc. etc. sich daran beteiligen, einen Funktionssalto zu Flossenradien machen sollen. Ontogenetisch entstehen nun die Kiemenbogen-Radien nach Dohrn ganz separat von dem Kiemenbogen; die oft pointierte Einheitlichkeit von Bogen und Radien liegt hier nur in der indifferenten Einheitlichkeit des Zellen-Bildungsmateriales, welches eben erst ganz schwach durch die Muskelschlänche der späteren Kiemenmuskeln überhaupt nach Segmenten abgeteilt ist. Warum soll sich bei den Flossen diese Einheitlichkeit in ganz ungleich vorgeschrittenere Stadien der Skelettgewebeentwicklung fortsetzen, als bei den Urtypen, den Branchialradien? Es müßte danach also die Einheit der Flossenradien notwendig eine caenogenetische sein. Die Ontogenie der Kiemenradien zeigt nach Dohrn nicht, daß die Radien sich etwa von den Kiemenbogen abgliedern¹, sondern zeigt,

¹ Dies wurde auch für die Radien der unpaaren Flossen mit Beziehung auf die unpaaren Dornfortsätze des Axenskeletts angenommen und entspricht durchaus nicht den Thatsachen der ontogenetischen Untersuchungen.

dafs beide getrennt nebeneinander entstehen. Die wirkliche Einheit von Rädien und Kiemenbogen ist eine virtuelle und liegt in der Einheit der jedem Segment angehörigen Nerven und Muskeln etc.; sie ist thatsächlich eine transscendentale, bezüglich deren das Skelett doch erst in zweiter Linie kommt, und welche gegenüber der thatsächlichen Einheit des skelettogenen Materials der Flossenanlage als einer angeblich caenogenetischen Bildung doch nicht als ein wirkliches stammesgeschichtliches Äquivalent angeführt werden darf.

Was den nun von Jaekel gegen Dohrn erhobenen Vorwurf angeblicher Inkonsequenz betrifft, so inquirirt er, dafs, da Dohrn den After als eine Verschmelzung von Kiemenpalten halte, Dohrn doch auch bezüglich der Flossenfrage ganz einfach bei der Gegenbaurschen Ansicht hätte „stehen bleiben“ können. Dohrn fafst aber das Problem der Entstehung der Kiemenpalten bei den annelidenartigen, noch äufseren Kiemen tragenden Prävertebraten in der Weise an, dafs er diese äufseren Kiemen in der Kopfregion zu den an der Basis der Parapodien liegenden Öffnungen der Segmentalorgane in Verbindung treten läfst; man kann sich vorstellen, dafs vielleicht die Kiemen auch durch die eigene Muskulatur in die verkürzten und erweiterten Segmentalkanäle zuerst eingezogen werden konnten —; es inserierte vielleicht der parapodiale Muskel an der Darmwand, welche im vordersten Abschnitt geringere Verdauungsthätigkeit entwickelte, bildete hier von innen eine Einstülpung derselben, welche schliesslich mit der Segmentalröhre verschmolz, so dafs eine Kommunikation — die Kiemenpalte — entstand. Im Bereich des Verdauungskanal war eine derartige Kommunikation natürlich nicht möglich, deswegen schwanden hier Kiemen ganz und es blieb den Parapodialorganen nur die Bewegungsfunktion, welche sich in leicht begreiflicher Weise nach der vorderen Grenze des Rumpfes, dem Hinterende der Kiemenpaltenregionen und nach den Segmenten der Begattungsfunktion konzentrierten: an der letzteren Stelle mochte schon ein besonderes Parapodienpaar zur Kopulation der Geschlechter differenziert sein, das spätere „Klammerorgan“ der Elasmobranchier (dem Penis und der Clitoris der höheren Vertebraten). Bei einer solchen Konzentration der Parapodien konnten die Segmentalorgane ihre separaten äufseren Öffnungen nicht beibehalten, eine innere Konzentration mit gemeinsamem Ausführgang bildete daher den Nierenapparat, welches, wie mir scheint, ein der Flossenkonzentration ganz und gar paralleler Vorgang ist; dafs der Harnausführgang mit dem der Geschlechtsprodukte zusammentritt, ist natürlich, dafs an dieser Stelle eine ähnliche Kommunikation dieser erweiterten summierten Ausführgänge mit dem Darm, wie bei den Kiemenpalten vielleicht (?) durch ähnliche Ursachen des Ausstülpens und Zurückziehens der sexuell verwendeten Parapodien entsteht, ist keine gezwungene Folgerung; insofern ungefähr fafst Dohrn die Bildung des Afters als den

Vorgang einer Kiemenspaltenbildung auf, speziell die Anusbildung als einen der Bildung der ventralen unpaaren Mundöffnung homologen Prozefs. Dafs der von diesem neuen Anus noch weiter nach hinten liegende Darm mit der alten terminalen Aualöffnung obliteriert und bei den Fischembryonen als Rest des sogenannten postanalen Darmes noch auftritt, während der muskulöse Abschnitt sich als Schwanz differenziert, dessen Parapodien zu den unpaaren Flossen transversal und sagittal zusammentreten, das bildet den Beschluß der Schöpfung des Vertebratentypus nach der Dohrn'schen Hypothese, soweit die mit der Flossen- und Kiemenbogenbildung zusammenhängenden Vorgänge in Betracht kommen. Dieser Theorie fehlt somit jede Inkonsequenz, alles läßt die Kontinuität der Entwicklung hervortreten; die Natur macht hier nicht jenen Sprung, welchen die Branchialhypothese der Flossenentstehung einmal unbestreitbar macht.

Für die Dohrn'sche Theorie wichtig ist jedenfalls der Umstand, dafs das mesoblastische Bildungsgewebe der paarigen Flossen thatsächlich aus der Somatopleura, der parietalen Wand der Rumpf-Leibeshöhle entsteht und zwar dem mehr dorsal gelegenen Teil und dafs die Myotomknospen der späteren Flossenmuskeln in der Höhe und nächsten Nähe des Urnierenganges und der Kanälchen sich von den Myotomen abtrennen und dafs im präthorakalen (branchialen) Abschnitt des Körpers segmentale Partien derselben Leibeshöhle die wichtigsten Bestandteile der branchialen Segmente abgeben. Der erstere der beiden letzteren Punkte zeigt deutlich die Lagebeziehung, welche Parapodien und Segmentalöffnungen der Anneliden zu einander haben, der letzte (beim Fehlen der Urnierkanäle im Kopf und branchialen Abschnitt der Fischembryonen) die Lage und Entstehung der neuen Vertebratenkiemen an nach Lage und Entstehungsboden durchaus vergleichbarer Stelle. Die Punkte zeigen aber auch das Gegensätzliche der beiden Theorien bei nur geringer Gemeinschaft von äußerlichen Punkten. Nach der Dohrn'schen Theorie ist dieser neue branchiale Teil derselben Urentstehung, aber fast der differenziertere und ist weiter entfernt von dem Urtypus als die besprochenen Gebilde des thorakalen Abschnitts, in welchem ein einfacherer Weg zu der Extremitätenbildung führte. Gegenbaur schlug den umgekehrten Weg der Ableitung der Flossen von den so hoch differenziert vorliegenden Kiemenbogen ein, welcher sehr verwickelte unnatürliche Umänderungen in allen primitiven Componenten der Flosse in Anspruch nimmt.

Die Dohrn'sche Theorie leitet auch auf die Gleichheit der paarigen und unpaarigen Flossen zurück. Ein Charakteristikum bei der Entstehung der Flossenmuskeln (paarige Flossen) ist die Teilung der Muskelknospe in zwei sagittal hintereinander liegende Stücke, welchen auch in weiterer Entwicklung in mehr oder weniger regelmäßiger Nachfolge zwei radiale Knorpel

entsprechen. Das Gleiche gilt für die unpaaren Flossen in Bezug auf die Muskelknospen und Knorpel; letzteres zeigt sich auch besonders bei *Pleuracanthus* (vgl. auch meine Ausführungen in: Zur Osteol. der Coelacanthinen I. S. 7—15, 1892). Man ist versucht, diese gleichartige Doppelbildung auf die sogenannte Diplospondylie zurückzuführen, welche nach neueren Untersuchungen davon abzuleiten ist, daß die Entstehung der skeletogenen Zellmassen dorsal und ventral von den schief gestellten (also in der axialen Projektion hintereinander liegenden) oberen und inneren Innenflächen der Myotome ausgeht und jene sich bezw. ventral und dorsal um die Chorda wachsend, hintereinander vorbeischieben und daselbst zwei „Skleromere“ auf je ein Muskelsegment bilden. Bei den unpaaren Flossen ist die Einwirkung der „diplospondylen“ Sklerotome in dem Einfluß der oberen Bogen auch darin bemerkbar, daß phylogenetisch die je zwei Flossenträger auf 1 Segment mit der Diplospondylie in den Bogen und dem Wirbelkörper verschwinden. Für die paarigen Flossen ist bemerkenswert, daß zur Zeit der Bildung der Myotomknospen einerseits und der Sklerotome andererseits die Myotome mit ihren Ventralenden eine ziemlich gleichmäßige Stellung in der Höhe des Urnierengangs haben und das Sklerotomgewebe der Körperaxe mit dem Bildungsgewebe der Flossenplatte ventral von den Myotomen in Verbindung tritt. Dies darf gewiß auf eine Epoche der Stammesentwicklung der Prävertebraten gedeutet werden, in welchen eine skeletäre Verbindung der Körperaxe mit den paarigen Flossenplatten möglich und eine Muskeldifferenzierung vielleicht nach ihrem Ansatz an den diplospondylen Elementen stattfand. Diese axiale Verbindung mußte durch das vom Schwanz her stattfindende Fortschreiten der bilateralen Kompression des Rumpfes und das ventrale Zusammentreten der ursprünglich dorsalen Längsmuskulatur aufgehoben werden, womit auch die Entwicklung der Extremitätengürtel zusammenhängt.

Bei den unpaaren Flossen haben wir infolge der noch möglichen Verbindung mit der Axe einen strenger segmentierten Bau, obwohl auch hier an vielen Stellen Flossenkonzentrationen mit einseitiger Verschmelzungs-Axe und uniserialen Radialbau zu beobachten sind; je mehr sich aber die Flossen von der Längsanlagerung an die Axe freimachen, desto mehr tritt der Hang zum biserialen Bau auf (cf. *Pleuracanthus*-Analis). Auf eine weitere Steigerung dieses Zustandes, infolge eines gewissen Extrems bilateraler Kompression haben wir oben auch den endlichen biserialen Bau der paarigen Flossen bei Elasmobranchiern zurückgeführt. Wir haben auch zugleich ausgeführt, daß bei den Ganoiden der biseriale Bau in der That eine Art „Archi“-pterygium gebildet habe (welches aber von dem uniserialen der Elasmobranchier abzuleiten ist), indem hier zu der stärkeren bilateralen Kompression für die Befreiung der Pectoralis vom Körper noch die Wirkung der Schwimmblase hinzutrat, welche, von den

annelidenartigen Prävertebraten überkommen, bei den Elasmobranchiern (wohl infolge der gewaltigen Entwicklung des Schwanzes und dessen auch zum Teil den Rumpf umfassenden Steuerungswirkung) rudimentär wurde. (Vgl. oben, S. 130—31).

2. Bezüglich unserer Bemerkungen über die vermutliche Biserialität gewisser Crossopterygierflossen möchten wir noch folgendes nachtragen: Gegenbaur hat im Morphol. Jahrb. XXII. S. 126 auch die paarigen Flossen von *Urdina* in Betracht gezogen und ein mutmaßliches Innenskelett der paarigen Flosse der Coelacanthinen aufgestellt. Dasselbe beruht aber auf willkürlicher Annahme: ich habe Palaeontogr. 1888 schon dargestellt, daß an der Pectoralis dorsal und ventral notwendig eine große Verschiedenheit der Radien bestehen müsse und habe gestützt auf das unpaare Flossenskelett auch eine Rekonstruktion des periph. Skeletts versucht, welche den Ausgangspunkt jeder ferneren Darstellung hätte bilden müssen; es ist dies Gegenbaur entgangen. Zugleich habe ich schon damals mit ausdrücklicher Bezugnahme auf *Polypterus* dieser Flosse eine biserialia Form zuerkannt, wie neuerdings auch Gegenbaur. In meiner zweiten restaurierenden Behandlung der Osteologie der Coelacanthinen bin ich aber wegen der großen Gleichheit des Dermalskeletts der unpaaren und paarigen Flossen von dieser Annahme, soweit Coelacanthinen in Betracht kommen, wieder abgekommen und wie es scheint hat eine neuere Auffindung eines verknöchernden Innenskeletts bei einem Coelacanthinen (vgl. Woodward, Memoirs of the geol. Surv. of New South Wales 1895, Pal. No. 9) diesem Zweifel Recht gegeben.

3. Herr E. Koken hat im Neuen Jahrbuch für Mineralogie etc. 1896 meine oben mehrfach angeführte Deutung der Parietalhörner von *Meuspis* sehr abfällig beurteilt; ich möchte nur hierzu bemerken, daß eine wirkliche Autorität in histologischen Gegenständen, welche in der moderneren Paläontologie einzig den Wert der histologischen Untersuchung erkannte, verwertet und unter seinen Schülern verbreitet hat, Prof. v. Zittel, meine Deutung als die wahrscheinlichere bezeichnete (Grundzüge der Palaeontologie 1894, S. 540—41). Ohne mit dem Referenten weiter bezüglich seiner in dem erwähnten Referat angebrachten persönlichen Spitzen zu rechten, muß ich nur sagen, daß sein Urteil gewiß nicht als das maßgebendere angesehen werden kann: meine Deutung wird daher so lange, als das Objekt nicht von einer unparteiischen Autorität in histologischen Dingen nachgeprüft ist, als die „wahrscheinlichere“ gelten müssen, trotzdem der Referent als Nichthistologe den Anspruch auf sein Ansehen als das des „Forums der ruhigen Forschung“ gegen diese Deutung in die Wagschale wirft.

4. Ueber die im Vorhergehenden überhaupt kritisch behandelte Darstellung der Organisation der Pleuracanthiden von O. Jaekel ist von E. Koken im Neuen Jahrbuch

für Mineralogie etc. 1897, I., S. 165 ein Referat erschienen. Unter die strittigen Punkte, die es, nach der Meinung des Referenten, Jaekel gelang völlig aufzuklären? gehört die Frage der branchialen Copula-Verhältnisse, worin der Referent seine ältere, zum Teil bessere Deutung dem Phantom der „primitiven Branchial- und Hyoidgliederung“ ohne Widerspruch opfert. Das völlige Mißverständnis der Garmanschen Darstellung der beziehbaren Verhältnisse bei *Chlamydoselachus* ist dem weniger referierenden, als urteilenden Referenten entgangen, obwohl die große Seltsamkeit der Angabe Jaekels eine Revision veranlaßt haben sollte: das große Gewicht, das Jaekel auf die Entdeckung dieses Rudiments eines bei den lebend. Elasmobr. zu Grunde gegangenen Bogens hinter dem Hyoid legt, verschwindet bei Köken in dem Terminus „accessorisches Ausgleichsstück“, welches Köken für das wegen der „primitiven“ Hyoidgliederung doch höchstwichtige Rudiment wählt.

Dabei acceptiert Köken die Copula-Copulartheorie Jaekels als „Feststellung ursprünglicher Verhältnisse“; es entgeht auch ihm hierbei die erstaunliche Verwechslung der Termini Copulare und Copula (vgl. Gegenbaur, Unters. III, S. 136—159, S. 232—234, Bronn Cl. u. Ord. d. Th. Pisces S. 48), welche zu dieser selbst auf die Scapulargliederung ausgedehnten, schon von Grund aus falschen Auffassung geführt haben. Die primäre Dreiteilung des „Schultergürtels“ ist für Köken auch „nachgewiesen“: Köken macht sich hiermit zum öffentlichen Vertreter dieser Ansichten und falschen Deduktionen!

„Nachgewiesen“ ist nach Köken ferner, und als „starke Stütze für Gegenbaur's Ansicht“ aufgefaßt, der Besatz des „Quadratum“ mit Kiemenstrahlen, während Jaekel nicht einmal daran gedacht hat, zu beweisen, daß hier nicht wie bei *Heptanchus* (vgl. Gegenbaur l. c. S. 179, Taf. XV, Fig. 1) die Hyomandibularradien auf den Quadratkiel hinübergerückt und da befestigt sind, was bei der Ähnlichkeit der morphologischen Verhältnisse das Wahrscheinliche ist: während die Hyoidradien stark sind, sind nämlich die Hyomandibularradien auch außerordentlich zart und fein, wie dies für die angeblichen Palatoquadratradien gelten soll.



Tafelerklärung.

- Fig. 1. Restauration des vorderen Rumpfabschnitts und Kopfs von *Pleuracanthus*; der Cranialstachel befindet sich in der vermutlich natürlichen Ruhelage, vielleicht in einer Längsfalte (punktiert) geborgen; die punktierte Linie ist in der Figur aus Versehen durch die Spitzen der vorderen Dornfortsätze gezogen; das Heraufrücken der vordersten Neurapophyse auf den Schädel ist nur vermutet, nicht beobachtet. Bezüglich der in der Zeichnung gewählten Stellung der Flosse ist zu bemerken, daß sie nicht die Ruhestellung, sondern die der Abwärtsbewegung der externen (propterygialen) etwas freieren Flossenseite bezeichnet (die metapterygiale ist ja vermutlich — soweit keine Radian vorliegen — in den Körpersaum eingeschlossen). Für normal halte ich die von Fritsch mehrfach beobachtete, etwa der Flossenstellung von *Polypterus* entsprechende Lage, welche auch die einfachste Lagenveränderung von der mehr ventralen (mit dem Metapterygialrand nach der ventralen Mittellinie gerichteten) in die laterale (mit dem propterygialen Rand nach der lateralen Mittellinie gerichtete) Lage repräsentiert. Man unterscheidet so bei den Elasmobranchiern eine Dorsalfäche und Ventralfläche, einen Medialrand und Lateralrand, bei *Pleuracanthus*, *Polypterus* etc., bzw. eine Medialfläche und Lateralfläche, einen Ventralrand und Dorsalrand.
- Fig. 2. Ansicht des Kiemenskeletts von der Ventralseite (nach Koken und Jaekel).
- Fig. 3. Gleiche Ansicht (nach A. Fritsch mit einigen Änderungen).
- Fig. 4. Querschnitt eines Stachels von *Pleuracanthus*; die Pfeilrichtung bezieht sich auf den in schwacher Vergrößerung in Fig. 12a dargestellten Flächenschnitt.
- Fig. 5. Querschnitt durch den Stachel von *Orthacanthus*.
- Fig. 6. Längsschnitt durch die Krallenstrahlen von *Orthacanthus* (Schliff nach einem Stück im Senckenbergischen Museum).
- Fig. 7. Flachschiiff durch die kontinuierliche Kalkhülle der Radian der Ventralis von *Pleuracanthus* (Schliff nach einem Stück aus der Sammlung der Universität in Straßburg).
- Fig. 8. Querschiff durch ein Kalkprisma von *Pleuracanthus* in gleicher Vergrößerung wie Fig. 7.
- Fig. 9 u. 10. Querschiff und bzw Flächenschiff durch die in einem Querschiff von einem Stachel von *Pleuracanthus* gefundenen Knorpelreste des Tragezapfens des Cranialstachels.
- Fig. 11. Ansicht des Scapulare von hinten aufsen, mit Muskelgruben und Gelenkrolle. Die Feststellung der Oberflächengestaltung des Schultergürtels fand hauptsächlich nach zwei Exemplaren der Sammlung von Prof. Dr. Felix in Leipzig statt.
- Fig. 12a. Flächenschiff durch einen *Pleuracanthus*-Stachel in der in Fig. 4 angedeuteten Pfeilrichtung.
- Fig. 12b. Mutmaßlicher Querschnitt des Körpers von *Pleuracanthus* in der Schultergürtelregion.
- Fig. 13. Portion aus dem kontinuierlich verkalkten Knorpel der Mittel- und Innenzone eines Elasmobranchierwirbels zum Vergleich mit Fig. 7, 8, 9 und 10.
-

