© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tatsächliches aus der Entwickelung des Extremitätenskelettes bei den niedersten Formen.

Zugleich ein Beitrag zur Entwickelungsgeschichte des Skelettes der Pinnae und der Visceralbögen.

Von

Hermann Braus,

a. o. Professor und Prosektor in Heidelberg.

Mit Tafel XIII—XIV und 13 Figuren im Text.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

I. Einleitung.

Meine Absicht ist es, ein Kapitel aus der Embryologie der paarigen Gliedmaßen niederster Fische zu schildern und dabei an frühere Veröffentlichungen von mir anzuknüpfen, welche sich mit der Entwickelung der Muskulatur und Nerven eines Selachiers (Spinax niger) beschäftigten. Meine damaligen Studien streiften mehr gelegentlich und durch die Zusammenhänge meines Themas mit der Entwickelung des Skelettes bedingt die Ontogenie des letzteren. Es war mir in diesen Exkursen die schnelle Konzipierung mikroskopischer Bilder und ihre sichere Beherrschung und Verarbeitung vorbildlich, welche ich als junger Student in Ihren Erläuterungen uns Schülern gegenüber so sehr bewunderte. Selbstverständlich war dies meinerseits nur ein bescheidener Versuch, und eine genaue Nachprüfung dieser Angaben war von vornherein ins Auge gefaßt. Inzwischen ist ein Teil des Materials unter meiner Leitung weiter ausgearbeitet worden[1]), und heute habe ich selbst die oft geprüfte Frage zu erörtern, ob ich damals zuverlässig untersucht und richtig beobachtet habe. Die nackten Tatsachen der Entwickelung des Extremitätenskelettes sollen in erster Linie Gegenstand dieser Abhandlung sein.

Ich würde es nicht wagen, eine anscheinend so dürre Materie einem Festband wie diesem einzuverleiben, wenn nicht diese Tatsachen selbst eine so beredte Sprache führten. Der größte Vorzug der embryologischen Methode für stammesgeschichtliche Probleme tritt in ihnen, wie ich glaube, klar zu Tage. Denn sie zeigen Vieles, was durch die Vergleichung bisher erschlossen war, leibhaftig als Ausgangspunkt eines Werdeprozesses. Solche Realitäten im Sinne des biogenetischen Grundgesetzes mußten mir eine Mitteilung gerade an dieser Stätte nahe legen.

Die Beziehungen zu den verschiedenen Extremitätenproblemen liegen also bei meinem Thema auf der Hand. Es wird nur kürzerer Zusätze bedürfen, um dieselben jedem einleuchtend zu machen[2]). Um so mehr ist es geboten, daß der Leser sich auf die gebotene tatsächliche Schilderung verlassen kann.

Meine früheren Ausführungen gipfelten in dem Resultat, daß die vergleichend-ontogenetischen Tatsachen in keiner Weise den vergleichend-morphologischen Befunden, welche zur Aufstellung der Archipterygiumtheorie führten, widerstreben, wie vielfach angenommen wird. Die Gegensätze zwischen den Resultaten beider Methoden in dieser Frage erwiesen sich als künstlich, sobald nur die Untersuchung über den engen Kreis begrenzten Materiales hinaus greift. Es ist mir darauf wörtlich entgegnet worden, daß diese Tendenz eine durchaus verkehrte sei, sie schlage den Tatsachen direkt ins

1) Ernt Ruge, Die Entwickelungsgeschichte des Skelettes der vorderen Extremität von Spinax niger. (Aus dem vergl.-anat. Institut der Universität Würzburg.) Morph. Jahrb., Bd. XXX, S. 1—27, 1 Taf., Leipzig 1902.

2) Siehe auch S. 380, Anm. 2.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gesicht. Derselbe Autor, Carl Rabl, fährt fort: „Es handelt sich hier nicht etwa um mehr oder weniger sichere Deutungen, sondern um leicht zu konstatierende, vollkommen sicher stehende Tatsachen. Jeder der imstande ist, vorurteilslos ein Präparat einer Flossenanlage eines Selachiers zu betrachten, wird nicht einen Augenblick darüber im Zweifel bleiben können, daß Muskeln, Skelett und Nerven der Flossen metamerische Bildungen sind und er wird sich daher auch ein Urteil darüber bilden können, welcher Wert solchen Behauptungen zukommt wie derjenigen von Braus, welche lautet: Der wahre Sachverhalt zeugt gerade entgegengesetzt der Meinung Rabls für eine ursprüngliche Diskrepanz zwischen Muskel- und Skelettteilen, welche erst allmählich und successive einer annähernden oder völligen Konkordanz beider Platz macht.“ Eine summarische Verurteilung meines Arbeitens, wie sie sich in dieser Exemplifizierung auf meinen Namen zu Beginn einer viel beachteten Streitschrift[1]) dokumentiert, mußte mich natürlich veranlassen, die Resultate meiner Revision früherer Beobachtungen und Angaben auch öffentlich bekannt zu geben.

„Wie bei jedem Gebäude das Unterste am stärksten sein muß, so müssen auch bei unseren Unternehmungen die Grundlagen wahrheitsgemäß und gerecht sein.“ Dieses Wort des antiken Redners muß die Richtschnur eines jeden Forschers sein. Irrtümliches zurückzunehmen, Richtiges aufrecht zu erhalten, sind die beiden Seiten wahrhaftiger Gesinnung, welche allein den Kurs wissenschaftlicher Forschung und den Charakter des Forschers selbst bestimmt. Die unrichtigen Tatsachen, welche mir zugerechnet werden, stehen zur Diskussion. So mögen die Tatsachen reden. Und da ich nur ein Beispiel für eine ganze Richtung sein soll, so mögen sie hier reden, wo unter den Mitarbeitern mehrere vereinigt sind, welche dieser angehören.

Das Extremitätenproblem ist seit Jahrzehnten aktuell geblieben und unterliegt zur Zeit leidenschaftlichster Erörterung. Die Wahrheit wird unter alle dem, was vergänglich und zerstörbar ist, manchmal um so früher zu Tage liegen, je heisser um dieselbe gestritten wird. Da ich es in erster Linie mit den Tatsachen selbst, nicht mit Problemen zu tun habe[2]), können meine Schilderungen um so nüchterner und frei von aller persönlichen Schärfe bleiben. Es liegt mir nichts ferner als zum Beitrag an diesem Festband eine Streitschrift zu schreiben.

II. Material.

Der vergleichenden Morphologie steht aus rein äußeren Gründen ein sehr verschiedenartiges Material zu Gebote, je nach der Bevorzugung makroskopischer oder mikroskopischer Technik. Die erstere, welche namentlich bei der Vergleichung ausgebildeter Formen in Anwendung kommt, hat von jeher eine große Formenfülle von Organismen relativ leicht zur Verfügung gehabt, da der Sammeleifer und die Schaustellung oder sonstige Benutzung vieler Tiere und ihrer Produkte durch den Menschen solches Material in den Bereich der wissenschaftlichen Zentren ohnehin führten. Die embryologische, vom Mikroskop beherrschte Technik hat dagegen mit der großen Schwierigkeit

---

1) C. Rabl, Gedanken und Studien über den Ursprung der Extremitäten. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXX, S. 474—558, 2 Taf., Leipzig 1901.

2) Ausdrücklich möchte ich bemerken, daß ich wegen der eng gesteckten Grenzen dieser Arbeit auf die Literatur nur dann eingehe, wenn es des Zusammenhanges wegen notwendig ist. Im übrigen verweise ich wegen derselben auf meinen Beitrag zu Hertwigs Handbuch der vergl. u. exp. Entwickelungslehre (Kapitel Extremitäten) und auf meine früheren Arbeiten. Besonders ausführlich ist die Literaturangabe bei M. Fürbringer, Morphologische Streitfragen. Morph. Jahrb., Bd. XXX, Leipzig 1902.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zu kämpfen, daß das Material einmal in einem ganz besonderen Konservierungszustand sich befinden muß, um überhaupt benutzbar zu sein (eine Grenze, welche bei ausgebildeten Formen allerdings auch vorhanden ist, aber doch für viele Zwecke weit niedriger liegen kann als bei den Embryonalformen). Vor allem aber muß das Material direkt für den Zweck und weit unabhängiger von unterstützenden Faktoren erwerbsmäßiger Jagd, Fischerei oder merkantiler Beziehungen gewonnen werden. Dadurch ist es verständlich, daß bei allen embryologischen Untersuchungen zunächst leicht und in beliebiger Zahl züchtbare Tiere verwendet wurden und eine vergleichende Embryologie wenig Nahrung hatte. Erst mit der Gründung der so segens- und gewinnreichen wissenschaftlichen Stationen, welche namentlich für Meerestiere, diesen besonders wichtigen, aber auch besonders schwierigen Objekten ontogenetischen Forschens, Sammelstätten ersten Ranges schufen, und mit der Zunahme wissenschaftlicher Reisen der Embryologen zum Zweck der Beschaffung neuen Materials konnte eine Aenderung eintreten.

Ich erwähne diese, jedem Morphologen bekannten Verhältnisse deshalb hier, weil uns in dem Kapitel von der Entwickelung der Extremitäten bei den Selachiern ein schlagendes Beispiel für die Konsequenzen derselben vorliegt. Die grundlegenden Beobachtungen von Balfour bis auf die neuere Zeit sind an einem Material angestellt worden, welches an den Küsten jederzeit leicht zu haben ist, sich aber bei der Natur dieser Fische auf wenige, dem seichten Wasser angepaßte, hoch stehende Formen beschränkt (von Squaliden besonders Formen der Scylliiden wie Scyllium und Pristiurus und ein Carchariide: Mustelus; außerdem Rochen wie Torpedo). Gegenüber der Fülle verschiedenster Formen von Gliedmassen hei ausgebildeten Selachiern, welche den mannigfach wechselnden Beanspruchungen eines der wichtigsten Organe für diese auf Steuerbarkeit, Aequilibrierung und Schnelligkeit des Körpers angewiesenen Schwimmer ersten Ranges aufs Feinste angepaßt sein müssen, stand also dem Embryologen ein ganz minimales Arbeitsmaterial zu Gebote, im Vergleich zu der rivalisierenden Forschungsrichtung.

Es ist zu erwarten, daß das Verhältnis, in welchem die Ergebnisse beider Richtungen zu einander stehen, dadurch geändert werden muß, daß die materielle Untersuchungsbasis der Extremitätenontogenie wesentlich verbreitert würde.

Es war deshalb mein Bemühen darauf gerichtet, andere Embryonalformen aus der Familie der Selachier als die bisher untersuchten und vor allem solche Species, welche ich für niedere halte, zum Objekt meiner Studien zu machen. Je mehr ich in die Materie eindrang, um so mehr befestigte sich in mir die Ueberzeugung, daß die Selachierextremität nicht die reine Ausgangsform für die Bildung der Gliedmaßen höherer Tiere sein könne, daß sie aber der letzteren wohl nahe stehen müsse. Diese Ansicht führt zu der Erwartung, daß der Urform tetrapoder Gliedmaßen zunächst stehende Zustände der Gliedmaßen nur bei Embryonen ganz primitiver Selachier zu finden seien, während höher und damit einseitiger nach dem spezifischen Haitypus zu entwickelte Formen auch in ihrer Ontogenie bereits die Anklänge an jene Urform verloren haben oder doch nur verwischt und vorübergehend an sich tragen können. Naturgemäß ist es die Hauptaufgabe des Genealogen, denjenigen Typus des Wirbeltierbauplanes aufzudecken, von welchem die höchsten Wirbeltierformen, insbesondere unsere eigene Organisation ihren Ausgang nahm. Das versprechen also für unser Spezialgebiet nur die Embryonalformen niederster Selachier.

Wo dieselben zu suchen seien, ist den vergleichenden Morphologen seit Gegenbaurs epochemachenden Untersuchungen aus den Jahren 1864—72 bekannt. Seiner Ansicht, daß es die pentatremen Formen nicht sein können, ist auf einem dieser Arbeit verwandten Gebiet neuerdings eine besonders

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eklatante Bestätigung in der Entwickelung des Visceralskelettes von Amphibien erstanden. Drüner[1]) hat gefunden, daß außer den bisher bekannten vier Kiemenbögen bei Urodelen noch embryonale Reste einer 5. Kiementasche und des zugehörigen Nerven vorhanden sind. Die allgemein acceptierte Ableitung der Cartilago lateralis beim Kehlkopf der Amphibien von einem Visceralbogen kann also nicht mehr, wie man früher annahm, auf einen pentatremen Kiemenkorb bezogen werden. Es kann vielmehr nur noch „ein 6. oder ein noch weiter kaudal gelegener Kiemenbogen in Frage kommen. Damit stehen die wichtigen Befunde R. Wiedersheims am Dipnoerkehlkopf im besten Einklang".

Wir haben infolgedessen unser besonderes Augenmerk den hexa- und heptatremen Formen der Selachier und besonders deren Embryonen zuzuwenden und von den pentatremen solche zu bevorzugen, welche sich als nächste Verwandte zu diesen erweisen lassen.

Die meisten hier in Betracht kommenden Formen leben in großen Tiefen. Ihre Erlangung ist mit Schwierigkeiten verbunden; um so mehr also die Beschaffung eines ausreichenden embryologischen Materials. Ich habe es in erster Linie der großen Munificenz der königlichen Akademie der Wissenschaften zu Berlin zu verdanken, daß sie mich mit reichlichen Mitteln ausstattete, um meine Pläne in größerem Umfang als mir vorher möglich gewesen war, am Mittelmeer ausführen zu können. Meine Sammlungen sind zwar noch unvollständig und werden ergänzt werden, bevor ich zu einer umfassenden Verarbeitung gelangen kann. Doch habe ich zu der vorliegenden Untersuchung bereits mehrere neu gesammelte und besonders sorgfältig konservierte Stadien von Embryonen des wichtigen Spinax niger[2]) benutzen können. Ferner standen mir dabei einige Stadien von Heptanchus cinereus und des vielleicht wichtigsten Spinaciden: Centrophorus (C. granulosus) zu Gebote. So ungern ich auf die Untersuchung der übrigen gesammelten Embryonen für die vorliegende Publikation verzichtete, so war doch leider meine Zeit zu knapp bemessen, um dies zu vermeiden. Ich möchte andererseits vermuten, daß die Auswahl, welche ich traf, unter meinem Material die für unser Thema wichtigsten Formen enthält.

III. Das erste Auftreten des Extremitätenskelettes in der Entwickelung.

E. Ruge (l. c. S. 5) hat bereits von dem frühesten Auftreten der Skelettanlage bei der Brustflosse von Spinax niger berichtet und angegeben, daß sich eine Mesodermverdichtung „etwas unterhalb und vor der Insertionsstelle des Flossenlappens" als erste Skelettanlage bildet. Dieselbe wird ihrer Lage nach als Anlage des Schultergürtels bezeichnet und also behauptet, daß bei Spinax der Schultergürtel früher auftrete als das Skelett der freien Gliedmaße (Basipterygium).

Diese Darstellung betrifft einen der zweifelhaftesten Punkte in der Entwickelung des Gliedmaßenskelettes. Anstatt einer Aufzählung der embryologischen Literatur[3]) führe ich zum Beweise zwei Urteile über dieselbe an. Gegenbaur (1895)[4]) resümierte die Ergebnisse der embryologischen Publikationen folgendermaßen: „Das Flossenskelett geht von einer einzigen Stelle aus, jener, welche die Verbindung

1) L. Drüner, Studien zur Anatomie der Urodelen, I. Teil, Zool. Jahrb., Bd. XV, 1901. — Derselbe, Ueber die Mukulatur des Visceralskelettes der Urodelen. Anat. Anz., Bd. XXIII, Jena 1903.

2) Es scheint dies für das Mittelmeer ein Novum zu sein. Vergl. A. Dohrn, Mitt. Zool. Stat. Neapel, Bd. XV, 1901, S. 4.

3) Vergl. darüber bei E. Ruge und das Kapitel: Extremitäten im Handbuch der vergl. u. exp. Entwickelungslehre von O. Hertwig.

4) C. Gegenbaur, Das Flossenskelett der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. Morphol. Jahrb., Bd. XXII, S. 119—160, Leipzig 1895.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit dem Schultergürtel bezeichnet.“ C. Rabl (1901, l. c. S. 536) bezeichnet auf Grund derselben Literatur (d. h. zum Teil seiner eigenen Untersuchungen) das Resumé Gegenbaurs als unrichtig und sagt: „In dem jüngsten Stadium der Entwickelung des Flossenskelettes, das bisher beobachtet wurde, erstreckte sich die Anlage des Basipterygiums über die ganze Flossenbasis, beschränkte sich also nicht auf jene Stelle, an der sich die Flosse mit dem Schultergürtel verbindet.“

Ohne mich auf die textkritische Seite dieser Kontroverse einlassen zu wollen, kann ich doch an dem sachlichen Widerspruch der beiden Urteile nicht vorbei und versuche deshalb zu der Darstellung E. Ruges, welche später als jene publiziert wurde, einen möglichst klaren bildlichen Beleg zu geben, da ein solcher seiner Arbeit fehlt. Ich besitze unter meinen neuen Spinaxserien (welche E. Ruge nicht kannte) einen Embryo (Sagittalserie), dessen viscerales und pectorales Gebiet ich nach der Kastschenkoschen graphischen Methode rekonstruierte und in Fig. 1, Taf. XIII abbilde. Der Embryo ist 20,5 mm lang. Aus dem Spritzloch ragen zwei etwas längere Kiemenfäden heraus; außerdem sind zwei kurze Stummelchen sichtbar. Die Kiemenfäden der drei ersten Kiementaschen sind so lang, daß sie jeweils bis zum Vorderrand der übernächsten Tasche reichen. Diejenigen der vorletzten Tasche sind kürzer und diejenigen der letzten nur kleine, kaum sichtbare Stummelchen (2 Stück).

Das Gewebe der in der Abbildung wiedergegebenen Skelettanlagen besteht aus dicht zusammenliegenden Mesodermzellen. Die Abgrenzung gegen das umliegende Mesoderm ist bei stärkeren Vergrößerungen wenig scharf, tritt aber bei schwachen Systemen deutlich hervor, so daß die Rekonstruktion wohl eine etwas, aber nicht wesentlich schematisierte Schärfe der Konturlinien gegenüber dem Objekt selbst besitzt. Absolut genau tritt die Topographie der Teile untereinander und zum äußersten Kontur der Mund- und Rachenhöhle sowie der Basis der Extremitätenleiste *E. L.* (Brustflosse) zu Tage.

Dieser Befund bestätigt die Darstellung von E. Ruge. Von einem Basipterygium oder irgend einer anderen Spur von Skelettanlagen in der freien Gliedmaße ist bei dem fraglichen Embryo gar nichts zu sehen, was um so deutlicher wird, wenn ich vorgreifend auf Fig. 2 derselben Tafel verweise, in welcher die früheste Anlage des Basale (*Bas*) in den Extremitätenlappen einzutreten beginnt. Neu ist in der Rekonstruktion Fig. 1 die allgemeine Form dieses Frühstadiums des Brustgürtels. Es handelt sich um eine stark gebogene Spange, welche isoliert — und zwar je eine für sich auf jeder Körperseite des Embryos — hinter den Visceralbögen liegt. Es sei ferner hervorgehoben, daß der Schulterbogen weiter ventral liegt, als dies bei den Visceralbögen der Fall ist (er ist natürlich auch oberflächlicher situiert, unmittelbar unter der Haut, gegenüber den letzteren; denn diese liegen dem Lumen des Verdauungstraktes zunächst) und daß er nur mit seiner dorsalen Spitze die Basis der Extremitätenleiste medial berührt.

Die beiden Anschauungen, welche in der historischen Morphologie über das phyletische Entstehen des Schultergürtels aufgestellt wurden, gehen bekanntlich von den denkbar größten Extremen aus. Gegenbaurs Visceralbogenhypothese nimmt den Schultergürtel für das Primäre, aus welchem sich durch Sprossung und fortschreitende Gliederung erst das Skelett der freien Gliedmaße in der komplizierten Zusammensetzung aus Radien und Radienderivaten entwickelt habe, wie sie bei den jetzt lebenden Haien und Rochen zu beobachten ist.

Thacher und Mivart gingen in ihren bekannten Schemata hingegen von zahlreichen freien Radien in der Flosse als Erstlingsgebilden aus, leiteten von den basalen Enden dieser durch Konkrescenz die Basalia und als letztes Glied der ganzen Entwickelung von den Basalia (durch axipetales Wachstum derselben in den Rumpf hinein) die Gürtelanlage ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die Entwickelungsgeschichte des Brustgürtels von Spinax niger stimmt, wenn man sie neben diese beiden Hypothesen stellt, in keinem Punkt mit der letzteren, dagegen in allen mit der ersteren. Daß sich der Beckengürtel, von welchem Thacher und Mivart (sowie alle ihre Anhänger in diesem Punkt) ausgingen, hierin nicht anders verhält, soll im nächsten Kapitel nachgewiesen werden.

In einem wesentlichen Punkt ist das Material, welches die Entwickelungsgeschichte hier den bisherigen vergleichend-anatomischen Argumenten der Visceralbogenhypothese hinzugesellt, allen anderen voran. Die primäre Natur des Bogens wurde früher daraus erschlossen, daß bei allen Pterygiophoren das periphere Gliedmaßenskelett außerordentlich wechselt je nach Gattung und Art, daß im Verhältnis dazu der Bogen eine große Gleichmäßigkeit seines Aussehens besitzt und daran als das allen gemeinsame Erbteil entfernter Vorfahren erkannt wird. Hier in Fig. 1 steht der Bogen jedoch nicht mehr für genealogische Ueberlegungen in idealer Konkurrenz mit dem peripheren Skelett: denn er ist ja das einzig vorhandene Element in der ganzen Extremität. Das Frühstadium der Skelettanlage von Spinax niger ist also realiter eine Form des Extremitätenskelettes, welche bisher nur erschlossen, nicht geschaut war.

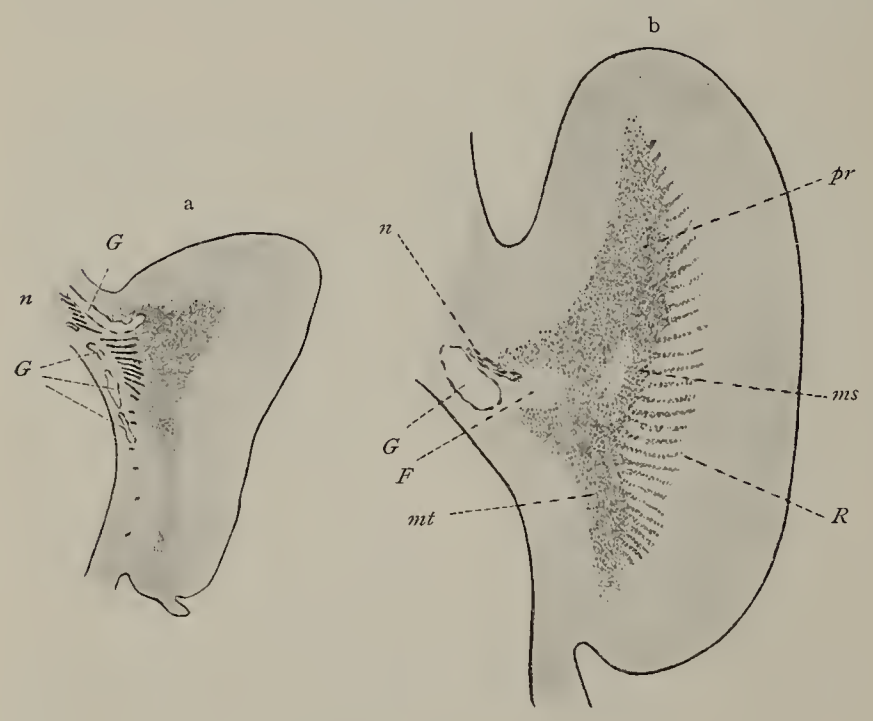


Fig. 1a u. b. Zwei Stadien aus der Entwickelung des Brustflossenskelettes von Torpedo. (Nach Mollier, 1893, l. c. Taf. III, Fig. 13 u. Taf. IV, Fig. 16.) In Fig. 1a geben die schwarzen Linien die Nerven *(n)* der Flosse an. *G* Gefäße, *F* Foramen für die Extremitätennerven, *R* Radien, *mt* Basale metapterygii, *ms* B. mesopterygii, *pr* B. propterygii. Die vordere, von Nerven perforierte Partie der Skelettanlage ist in Fig. 1a über die Ebene des Papiers hinaus dorsalwärts bis zur Chordahöhe, ventral bis fast zur Berührung mit dem Flossenskelett der anderen Seite fortgesetzt zu denken.

In der Entwickelungsgeschichte anderer Selachier, aus welcher Mollier (1893)[1]) die zuverlässigsten Angaben über den Schultergürtel bekannt macht, ist allerdings ein solches Studium bisher nicht beobachtet worden. Es ist jedoch der Unterschied zu den Befunden bei Spinax kein prinzipieller, wie bereits M. Fürbringer (1902, l. c.) aus den Abbildungen von Mollier nachwies. Es ist nämlich auch bei Mustelus- und Torpedoembryonen im frühesten bekannten Stadium der Skelettanlage der Schultergürtel vorhanden, wie aus der Beobachtung hervorgeht, daß Nerven in dem Skelettzentrum enthalten sind (Textfig. 1a). Diese Stelle, die späteren Foramina zum Durchtritt der vorderen Extremitätennerven, sind aber bei Selachiern stets nur im Gürtel vorhanden und für diesen charakteristisch. Ferner ist eine relative Differenz zwischen der Größe des peripheren Gliedmaßenskelettes und dem definitiven Stadium in dieser Phase insofern zu konstatieren, als nur die dem Basale metapterygii Entwickelung gebende Anlage vorhanden ist (Textfig. 1a), alle übrigen Teile der freien Flosse, wie vor allem das mächtige Basale propterygii und auch das Basale mesopterygii noch fehlen. Diese wurden erst in späteren Stadien beobachtet (Textfig. 1b, ms, pr).

---

1) S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte, Bd. VIII, Wiesbaden 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wurde also bei Spinax festgestellt, daß anfangs die Anlage des Schultergürtels isoliert besteht und daß successive aus dieser das freie Flossenskelett erst hervorwächst, so ist bei diesen höheren Formen wenigstens beobachtet, daß aus einem kürzeren Anhang der Schultergürtelanlage allmählich ein größerer wird, also daß dieselbe Art des Verlaufes, wenn auch vielleicht nicht derselbe indifferente Ausgangspunkt der Succession am Skelett der freien Flosse zu sehen ist.

Bei Ganoiden und Teleostiern ist wahrscheinlich durch die gewaltige Anhäufung von Dottermaterial innerhalb der Bauchwandung eine weitere Verspätung hervorgerufen, indem dort der Schultergürtel erst auswächst, wenn durch Resorption des Dottermaterials eine den späteren Zuständen adäquate Anlageform der Bauchwand erzielt ist. Anfänglich ist die letztere so stark gebläht, daß der Gürtel eine ganz andere Lage, Länge und Form erhalten müßte, als seinem ganzen Entwickelungsgange entspricht, falls er in solchen Stadien bereits ein festeres Gefüge erhielte. Er wartet also den Schwund des cänogenetischen Materials, des Dotters, ab, um dann in schnellstem Tempo (Teleostierembryonen) in der Bauchwand auszuwachsen.

Auch bei Tetrapoden müssen ähnliche Verhältnisse maßgebend sein. Auch hier ist selbst in den jüngsten Skelettanlagen der Extremität bereits das Material für den Gliedmaßengürtel vorhanden (was den literarischen Quellen zufolge zweifelhaft erscheinen könnte). Ich habe dies durch Transplantationsversuche nachgewiesen[1]), bei welchen ein im jüngsten Stadium der Differenzierung an die Schwanzwurzel verpflanztes Stummelchen einer Vordergliedmaße bei Bombinator außer dem Skelett der freien Extremität (Humerus u. s. w.) einen Gürtel entwickelte. Dieser liegt bei den operierten Tieren hinter dem normalen Beckengürtel.

Es genügt hier gezeigt zu haben, daß sich die Erscheinungen bei niederen Selachiern im Frühstadium des Pektoralflossenskelettes zwar nicht genau in derselben, aber doch nicht in prinzipiell verschiedener Art bei den höheren Tierformen wiederholen.

Auf die topographischen Beziehungen der Frühanlage von Spinax zu der Extremitätenleiste und zum Visceralskelett komme ich noch zurück.

IV. Progressive und regressive Formentwickelung beider Extremitätengürtel.

Bei Spinax niger folgt unmittelbar auf das im vorigen Abschnitt geschilderte Anfangsstadium ein weiteres, bei welchem das Zonoskelett bereits viel höher dorsalwärts hinaufgewachsen ist, als dies vorher der Fall war. Auch hiervon hat E. Ruge l. c. bereits eine zutreffende Schilderung gegeben. Er hat dieselbe durch eine Abbildung des Schultergürtels im Längsschnitt belegt (l. c. Taf. I, Fig. 1). Um eine vollkommenere Vorstellung über die Topographie der Teile in diesem Stadium zu erhalten, habe ich nach einer meiner neuen Serien (Sagittalserie) eine Rekonstruktion (nach Kastschenko) angefertigt und reproduziere dieselbe in Taf. XIII, Fig. 2. Der betreffende Embryo ist zwar größer, aber äußerlich kaum verschieden von dem, nach welchem die Rekonstruktion Fig. 1 gewonnen ist. Im Kiemenbereiche sind die Fäden sogar etwas kürzer als bei dem anderen Embryo. Sie reichen sämtlich nicht über den vorderen Rand der nächstfolgenden Kiemenspalte hinaus. Ihre Zahl ist jedoch nicht von derjenigen bei dem ersten Embryo verschieden, speziell auch die Entwickelung der Kiemenfäden bei der 5. Tasche dieselbe wie dort. Anders verhält sich jedoch schon bei äußerer Betrachtung die vordere Extremität. Der Flossenlappen ist ein wenig größer und am kaudalen Ende etwas stärker

1) H. Braus, Versuch einer experimentellen Morphologie. Münch. mediz. Wochenschr., No. 47, 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegen die Basis am Rumpf abgesetzt. Vor allem aber fällt am Vorderrand der freien Flosse eine Erhebung auf, welche vom Bauch nach dem Rücken zu etwas schräg cranio-kaudalwärts verläuft. Diese Prominenz entspricht der Anlage des Schultergürtels und hat genau dessen Lage und Form (Taf. XIII, Fig. 2)[1]).

Histologisch ist das Skelettgewebe in diesem Stadium auf der prochondralen Stufe angelangt. An der Schädel- und Vertebralanlage ist in der Nähe der Chorda ein wenig hyaline Grundsubstanz bereits erkennbar. Da die Verknorpelung auch bei den Extremitäten und Visceralbogen unmittelbar bevorsteht, habe ich, um den Unterschied gegenüber dem histologisch viel indifferenteren Stadium der Fig. 1 zu markieren, einen blauen Ueberdruck für die Skelettelemente in Fig. 2 anwenden lassen.

Die Form des Schultergürtels hat sich beträchtich gegenüber dem jüngeren Stadium desselben (Fig. 1) geändert. Das Zonoskelett ist medial von der Basis des Extremitätenlappens bis zur Höhe der Chorda in die Höhe gewachsen und hat dadurch erst die schräge Stellung und Lage erhalten, welche für ausgewachsene Haie charakteristisch ist (Fig. 2). Wie sehr dieselbe noch in späteren Stadien zunimmt, zeigt das Bild eines Heptanchusembryos von 107 mm Länge (bei Spinax sind die Verhältnisse essentiell dieselben); bei diesem ist volle Verknorpelung aller hier in Betracht stehenden Skelettelemente eingetreten (Fig. 13 S. 428). Der skapulare Teil ragt über die Seitenlinie des Körpers hinaus in die dorsale Rumpfregion hinauf und endigt hier mit leichter Krümmung. Die schräge Stellung des Schultergürtels ist noch viel auffälliger als in den jüngeren Stadien von Spinax.

Man achte jedoch auf die ventrale Partie, das sogenannte Coracoid. Die Krümmung, welche dasselbe bei Spinax in Fig. 1 besitzt, namentlich die kranialwärts vorragende Ventralspitze *l*, ist im älteren Stadium (Fig. 2) nicht mehr so ausgeprägt und bei noch älteren Exemplaren nicht vorhanden. Beim Heptanchusembryo dagegen ist dieselbe wohl erhalten. Allerdings ist ein großer Teil des Coracoides in der Fig. 13 von der Bauchmuskulatur bedeckt. Aber die Inscriptio tendinea (*I. t.*), welche die letztere von der Halsmuskulatur (Mm. coraco-mandibularis, c.-hyoideus und c.-branchialis) scheidet, ist am Schultergürtel angeheftet und läßt seine Lage erkennen. Zudem liegt die ventrale Partie in der Medianlinie wieder frei vor (*Co.*). Heptanchus bewahrt hier eine frühe Embryonalform des Schultergürtels von Spinax noch in älteren Entwickelungsstadien.

Die Coracoide der beiden Körperhälften nähern sich in etwas älteren Stadien als dem der Fig. 2 zu Grunde liegenden bis zur Berührung in der Medianlinie und verschmelzen dann zunächst vorknorpelig, später auch knorpelig miteinander. Bei dem Heptanchusembryo der Fig. 13 ist die Konkrescenz eine komplete (ebenso in entsprechenden Stadien von Spinax).

Bei anderen Selachiern [Scyllium, Mustelus, Torpedo nach Balfour[2]) und Mollier l. c.] wurde das Stadium der freien Schultergürtelanlagen nur im vorknorpeligen, dagegen nicht mehr im knorpeligen Zustand angetroffen. Die Chondrifikation in der Medianlinie scheint dort von vornherein einheitlich zu sein. Das spätere Stadium von Spinax (vergl. auch Beckenflosse weiter unten) ist also bereits in dem jüngsten beobachteten Verknorpelungszustand dieser Tiere vorhanden. Dies ist eine Abkürzung der Entwickelung unter Ausfall der jüngeren Stufen, ein Vorgang, welcher für höhere Formen gegenüber primitiven charakteristisch ist und uns bei diesen auch sonst höher spezialisierten Selachiern nicht wunder nehmen kann.

---

1) Ich besitze von diesen Embryonen (wie überhaupt zu meinen neueren Serien) mit Zeißschen Planaren angefertigte Oberflächenphotographieen.

2) F. M. Balfour, On the development of the skelton of the paired fins of Elasmobranchii etc. Proc. Zool. Soc. London, 1881 (Mem. Edit. Vol. I, p. 714—734).

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ueber den Auswuchs des Zonoskelettes, welcher in Fig. 2, Taf. XIII, an der Basis der Flossenplatte sichtbar wird *(Bas)* und späterhin in dieser zum Skelett der freien Gliedmaße aussproßt, werde ich im nächsten Abschnitt berichten.

Ich wende mich jetzt zur Entwickelung des Beckens.

Die jüngsten Stadien der Entwickelung des Beckens bei Spinax niger bedürfen keiner besonderen Beschreibung. Sie verlaufen geradeso wie bei der Brustflosse. Es ist besonders hervorzuheben, daß auch ein dorsales Auswachsen zu einem Processus iliacus, vergleichbar dem skapularen Abschnitt des Schultergürtels, stattfindet. Allerdings kommt dasselbe früher zum Stehen als bei der vorderen Extremität. Das Skelett eines Entwickelungsstadiums, in welchem die höchste Ausbildung des Gürtels [Länge des Embryos nicht ganz 40 mm[1])] ungefähr oder völlig erreicht ist, rekonstruierte ich nach der plastischen Methode und bilde das Becken in Fig. 4, Taf. XIII in der Ansicht von vorn ab. Die beiden vorknorpeligen Beckenhälften beginnen in der Medianlinie miteinander zu verschmelzen. Dabei werden faltenartige Fortsätze des Vorknorpels terrassenartig übereinander sichtbar. Die untersten Falten sind allein miteinander vereinigt (bei *C*), die nächsten einander so genähert, daß ein inkomplett gechlossener Kanal zwischen den Beckenhälften hindurchläuft. In späteren Stadien der Entwickelung ist völlige Konkrescenz der beiden Beckenhälften eingetreten.

In dem Stadium der Fig. 4 ist der dorsale Fortsatz des Beckens *(Pr. il.)* sehr deutlich. Er erhebt sich um ein Beträchtliches über das Nervenloch *(n)*, und zwar beträgt die Entfernung der dorsalen Spitze des Ileum von der dorsalen Eintrittsöffnung des Nervenkanals etwas mehr als die Hälfte des Abstandes zwischen derselben Stelle des Nervenkanals und dem ventralsten Punkt des Beckens (*C*, Fig. 4). Es ist das ein Verhältnis des dorsalen zum ventralen Abschnitt des Beckengürtels (der Nervenkanal entspricht genau der Ansatzhöhe des peripheren Flossenskelettes, d. h. der üblichen Grenze zwischen diesen beiden Abschnitten), welches kaum wesentlich abweicht von den Verhältnissen beim Schultergürtel im Stadium der Fig. 2. Dort ist die Scapula im Verhältnis zum ganzen Gürtel ein wenig, aber nicht beträchtlich länger als das Ileum (das Verhältnis ist etwa 4 : 7 statt 4 : 8). Allerdings ist der Schultergürtel im ganzen höher, weil bekanntlich die thorakale Flosse höher dorsal an den Bauch angeheftet ist als die abdominale. Bei letzterer sind alle Verhältnisse niedriger und daher die Formen gedrungener; aber die Relativzahlen zwischen ventralem und dorsalem Teil beider Gürtel sind bis zum Vollzug der Verknorpelung nicht wesentlich verschieden.

Ganz anders verhält sich der Beckengürtel in den späteren Stadien der Entwickelung. Während er beim Schultergürtel immer stärker dorsalwärts in die Länge wächst, bildet sich die Pars iliaca beim Beckengürtel in ihren wesentlichen Teilen völlig zurück. Es geht dies aus der Vergleichung des Stadiums Fig. 4 mit einem ausgebildeten Spinaxbecken am klarsten hervor. An Stelle des Bogens ist eine nur ganz wenig geschweifte (dorsalwärts konkave) Platte getreten. Die obere Oeffnnung des Nervenkanals wird nicht mehr von einem dorsalen Fortsatz des Beckens überragt. Vielmehr nimmt den höchsten dorsalen Punkt jetzt ein Fortsatz ein, Processus anterior (*Pr. a*, Fig. 3), welcher in dem besprochenen Entwickelungsstadium in Bildung begriffen war (als Vorknorpel in Fig. 4, Taf. XIII und Fig. 1 Taf. XIV mit *Pr. a* bezeichnet) und dort beträchtlich unterhalb der Spitze des Processus iliacus entspringt. Dieser Fortsatz hat also mit der Pars iliaca, für welche v. Davidoff[2]) ihn hielt, nichts zu tun, wie schon Mollier l. c. feststellte. v. Davidoff konnte dieser Verwechselung am aus-

1) Die Schwanzspitze dieses Embryos war abgebrochen. Andere Embryonen derselben Mutter maßen 37—38 mm.

2) v. Davidoff, Beiträge zur Anatomie der hinteren Gliedmaße der Fische, I. Teil, Morph. Jahrb., Bd. V, S. 450—520, Leipzig 1879.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gebildeten Objekt deshalb leicht verfallen, weil bei Squaliden das Ileum in diesem Zustand eben völlig fehlt. Bei Rochen erhält sich allerdings ein Fortsatz, der aus ihm hervorgeht. Bei Holocephalen ist das Ileum so groß wie die Scapula. Wahrscheinlich wird sich auch die Entwickelung ähnlich wie beim Brustgürtel verhalten. Doch findet sich bei SCHAUINSLAND[1]), welcher Embryonalstadien von Callorhynchusflossen beschreibt, nichts darüber.

Es sei fernerhin darauf hingewiesen, daß die medialen unpaaren Fortsätze der Beckenplatte, welche bei Selachiern wenig ausgeprägt sind (Fig. 3, *Pr. m. a* und *p*), erst im Knorpelstadium sich entwickeln. In Fig. 2, Taf. XIV ist der vordere Medianfortsatz vorhanden, der hintere fehlt noch. Doch war bei dem jüngeren Exemplar (Fig. 1, Taf. XIV) bereits eine beträchtliche Verbreiterung des ventralen, noch an dieser Stelle separaten Beckenendes vorhanden, welche wesentlich den kaudalen Kontur vorbuchtet (bei*). Ob dieser Fortsatz nach seiner Konkrescenz mit dem der anderen Seite manchmal Anstoß zur Bildung des hinteren medianen Fortsatzes gibt (wie dies bei höheren Tieren — Hypoischium — bekanntlich vorkommt) weiß ich nicht, halte aber solche unwesentlichen individuellen Schwankungen für möglich.

Wie beim Schultergürtel ist die Verknorpelung anfangs für die Gürtelspange eines jeden Körperantimers separat. Im Stadium Fig. 4 Taf. XIII beginnt der Knorpel ventral erst in dem durch ein Sternchen markierten Niveau. Später verschmelzen die beiderseitigen Spangen zu der einheitlichen, auch dem ausgebildeten Tier eigenen Platte (Fig. 2, Taf. XIV und Fig. 3, Taf. XIII).

Zwischen Brust- und Bauchgürtel besteht also bei Spinax niger in der Entwickelung anfänglich keine wesentliche Differenz, später dagegen eine divergente Ausgestaltung, da der erstere andauernd progressiv auswächst, der letztere sich teilweise (Pars iliaca) regressiv zurückbildet.

Die Beckenplatte der ausgebildeten Selachier ist (neben der Bauchflosse der Ganoiden) der Ausgangspunkt für eine Reihe spekulativer Erwägungen über die Entstehung der Gliedmaßengürtel gewesen (THACHER, MIVART und andere). Die relativ sehr einfach geformte Platte (resp. ihre beiden antimeren Komponenten) wurde im Vergleich zu den ausgedehnteren und komplizierteren Gürtelformen (speziell beim Brustgürtel) für den primitiven Zustand oder doch wenigstens für die dem Urzustand zunächst stehende Form gehalten. In bekannten Schemata wurde zur Anschauung gebracht, daß von einem der Basalia der freien Gliedmaße aus zunächst ein einfacher Fortsatz in die Bauchwand hineingewachsen sei (manche stellen sich denselben von Anfang an schmal in der Richtung der Medianlinie vor, andere, wie MOLLIER, anfangs breit und sekundär erst schmäler werdend). Aus diesem Fortsatz, welcher in dem Becken noch in einfacher Form erhalten sei, hätten sich unter Aufkrümmung und Längenwachstum in der Bauchwand die höheren gürtelartigen Bildungen entwickelt.

Es ist das eine vergleichend-anatomische Ableitung, welche die ausgebildeten Formen in eine bestimmte, als historisch aufgefaßte Reihenfolge bringt und dadurch zu der Konsequenz führt, daß das Zonoskelett allmählich vom peripheren Gliedmaßenskelett aus entstanden sei.

Legen wir an diese vergleichend-anatomische Hypothese den embryologischen Maßstab, so verläuft bei Spinax niger jede Phase der Entwickelung entgegengesetzt dem Gang, den die Hypothese verlangt. Es bildet sich der Gürtel nicht aus dem peripheren Skelett, sondern letzteres aus ersterem. Die Gürtelform bildet sich auch nicht aus der einfachen Platte, sondern die Platte des ausgebildeten Tieres ist eine rückgebildete Entwickelungsform, welche embryologisch aus einem Gürtel hervorging. Die Embryologie von Spinax niger zeigt, daß das Becken des ausgebildeten Tieres

1) H. SCHAUINSLAND, Sphenodon, Callorhynchus, Chamaeleo, Zoologica, Heft 39, Bd. XVI, S. 1—38, Stuttgart 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

als Rückbildungsform kein Ausgangsobjekt für vergleichend-anatomische, progressive Reihen sein kann.

Obgleich andere Selachier bisher auf die Form ihres embryonalen Beckens nicht so genau untersucht sind wie Spinax (es führen hier natürlich nur Rekonstruktionen zu einem klaren Verständnis), so läßt sich doch aus manchen Anzeichen schließen, daß die Beobachtung bei Spinax generelle Bedeutung hat. Mollier (l. c. S. 69) hat bei Mustelusembryonen beschrieben, daß ein Nerv, welcher dorsale und ventrale Muskelbündel versorgt, in die frühe Skelettanlage hineinfällt. Das ist in späteren Zuständen bei Squaliden, soweit meine Erfahrungen reichen [1]), nie der Fall. Es würden also (wie bei Spinax) dorsale Teile sich nachträglich rückbilden, um den dorsalen Nervenast frei zu machen. Auch gehört das Vorkommen eines dorsalen Beckenfortsatzes bei Rochenembryonen sowie ausgebildeten Batoiden und Holocephalen hierher.

Daß schließlich bei Ganoiden Rückbildungen im Skelett der Bauchflosse, speziell in den proximalen, in oder an der Bauchwand liegenden Teilen vorhanden sind, hat Mollier [2]) in seiner genauen Beschreibung der Entwickelung derselben ausdrücklich angegeben.

Ich glaube deshalb, daß jenes Urteil über die Bedeutung der Embryologie für die vergleichend-anatomische Hypothese Thachers, Mivarts u. s. w., welches für Spinax niger bewiesen wurde, generell für die Entstehung des Zonoskelettes bei niederen Wirbeltieren richtig ist.

V. Entwickelung des Skelettes der freien Gliedmassen (Basipterygium).

Die Untersuchungen E. Ruges l. c. über die Entwickelung des Brustflossenskelettes des Spinax niger sind so ausführlich und genau, daß ich denselben bezüglich des Skelettes nichts hinzuzusetzen habe. Seine Bilder, welche Konturzeichnungen nach graphischen Rekonstruktionen geben, reproduziere ich hier in den wesentlichen Stadien (Figur 2 und 3). Aus dem knötchenförmigen Auswuchs, welcher in meiner Fig. 2, Taf. XIII als erste Anlage des primären Basale vom Schultergürtel auswächst (*Bas*), bildet sich alsbald eine Platte, welche sich in der Fläche des Flossenlappens zentral ausbreitet und Ausläufer (Radienanlagen) peripherwärts auszusenden beginnt. Es zeigt sich, daß diese Radien von einer bestimmten Stelle aus, welche durch die Linie B in den Stadien I—V markiert wurde, zunächst craniocaudalwärts auswachsen und daß in gleichem Tempo das primäre Basale terminalwärts an Länge zunimmt. Bald darauf treten aber auch cranialwärts von der durch die Linie B bestimmten Marke Radienanlagen auf (Stadium V), welche sich auch weiterhin noch vermehren. Die Linie B gibt dabei eine Minimummarke ab; denn sie stellt eine Parallele dar zu einer durch das jeweilige Nervenloch des Schultergürtels gelegten Geraden A. Das Nervenloch besitzt eine hohe Konstanz seiner Lage; denn es handelt sich hier um ein Nervenhauptloch (accessorische Löcher können allerdings ihre Lage wechseln, siehe meine Arbeit 1898, l. c.). Von ihm ist also hier Ausgang genommen. Der Abstand der beiden Parallelen A und B wird bei dem Auswachsen des primären Basale sich höchstens verlängern, jedenfalls nicht verkleinern. Es ist also mindestens der auf die Linie B fallende Radius homolog dem zuerst gebildeten. Wahrscheinlicher ist es einer der terminalwärts nächst folgenden. Dadurch würde die Zahl der cranialwärts entstehenden Radien höchstens vermehrt.

1) Siehe Tabelle Tafel XVII bei Braus, Ueber die Inneration der paarigen Extremitäten bei Selachiern etc. Jen. Ztschr., Bd. XXXI, Jena 1898.

2) S. Mollier, Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere, Teil III, Anat. Hefte, Bd. VIII, S. 1—75, Wiesbaden 1897.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Gleichzeitig mit der Bildung cranialwärts auswachsender Radienanlagen entstehen die sekundären Basalia. Die beiden Pfeile in Fig. III geben die Richtungen an, in welchen sich diese beiden bilden. Im Stadium V hat sich bereits das Basale propterygii *(pr)* abgeschnürt, und die Stelle des späteren

Fig. 2.

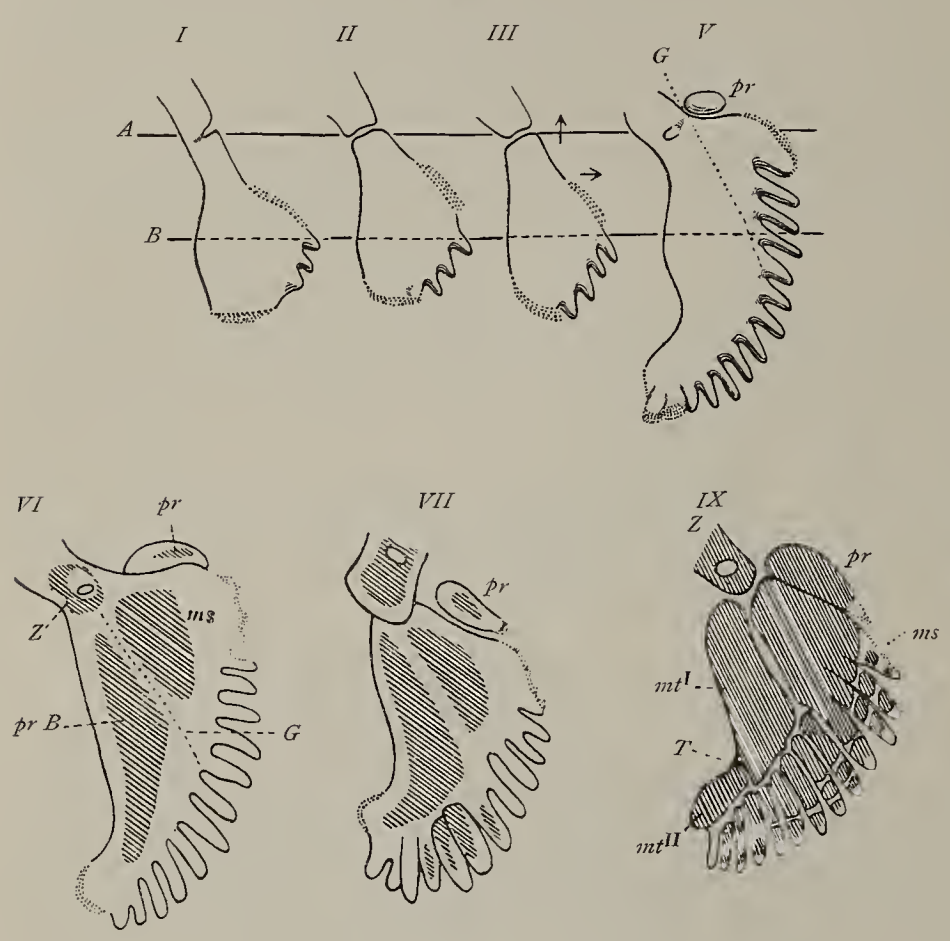


Fig. 3.

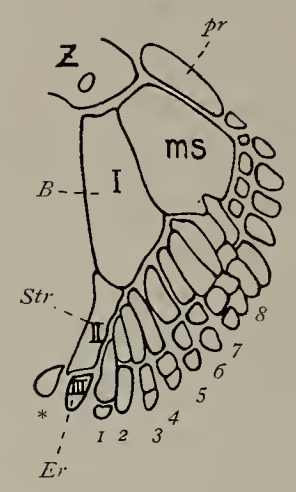


Fig. 2. Entwickelung des Skelettes der freien Brustflosse (Basipterygium) bei Spinax niger nach E. Ruge. Die weißen Partien bestehen aus Vorknorpel, die schraffierten aus Knorpel. Erklärung der Bezeichnungen im Text. Die Maßangaben für die einzelnen Stadien sind im Original verzeichnet.

Fig. 3. Knorpliges Brustflossenskelett eines Embryo von Spinax niger, 58 mm Länge (Stadium XI, nach E. Ruge).

Basale mesopterygii ist an einer Verbreiterung der vorab noch einheitlichen Basalplatte zu erkennen (die punktierte Linie *G* gibt die spätere Grenze zwischen dem Basale metapterygii und B. mesopterygii an). Bei der Verknorpelung, deren Ausdehnung durch Schraffierung in den Figg. VI bis IX angegeben ist, grenzen sich dann die Basalia meta- und mesopterygii voneinander und vom Zonoskelett ab. Besondere Zentren entstehen ferner in den Gliedern der Radien. Nur das primäre Basale *(VI* und *VII pr B)* gliedert sich durch nachträgliche Auflösung des Knorpels an der Stelle *T*, Fig. IX in zwei Teile: das Basale metapterygii *(mt I)* und den Stammstrahl *(mt II)*.

Ich habe die Beobachtungen Ernst Ruges hier nur so weit zitiert, um an dieselben weiter unten anknüpfen zu können. Wegen aller übrigen Details verweise ich auf die Arbeit selbst.

Zunächst möchte ich mich noch einem relativ alten Stadium (No. XI bei E. Ruge, Embryo von 58 mm Länge) zuwenden, bei welchem neben dem terminalen Ende des primären Basale, dem Endradius (*Er* Fig. 3) noch ein medial liegender Skeletteil auftaucht, welcher bis an den Stammstrahl *(Str)* heranreicht. Es ist dieses mit * bezeichnete Stück von E. Ruge als ein postaxialer Seitenradius bezeichnet worden. Der Autor wies nach, daß derselbe in noch älteren Stadien regelmäßig vorhanden ist, daß aber beim ausgewachsenen Tiere ein Verlust von Strahlen konstatiert wird, in welchem dieser Skeletteil einbegriffen ist. Der postaxiale Radius von Spinax, auf dessen Natur ich noch zurückkommen muß, ist also jedenfalls ein rudimentäres Gebilde.

Bei den Embryonen primitiver Squaliden habe ich eine beträchtliche Zahl postaxialer Seitenradien und deren Umbildungen nachweisen können. Sehr charakteristisch ist die Embryonalform

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

von Centrophorus granulosus. Auch hier trifft man die fraglichen Gebilde in älteren Embryonalstadien an, weil erst in diesen die volle terminale Entfaltung des primären Basale beendigt ist. Da die Entwickelung baso-terminalwärts (also cranio-caudalwärts wie im Rumpf) verläuft, so ist in jüngeren Stadien, wie Spinax gezeigt hat, von diesen Radien nichts zu erwarten. Denn sie sind, wie es scheint, auf die Flossenspitze beschränkt.

Das Brustflossenskelett eines fast reifen Embryos von Centrophorus granulosus (Fig. 4a) weist ein Basale metapterygii *(I)* und den Stammstrahl *(II)* mit dem Endstück auf (außerdem nur ein sekundäres Basale *pr)*. Zu beiden Seiten des Stammstrahles *(II)* finden sich Seitenradien. Von diesen sind die präaxialen (1, 2, 3, 4) sämtlich frei und in sich in Querglieder zerteilt. Von den postaxialen sind drei ebenfalls freie Strahlen (1*, 2*, 3*) und wie jene aus Quergliedern bestehend. Allerdings sind es nur zwei Quersegmente, und das terminale von den beiden ist sehr kurz. Außerdem gibt es noch eine Platte *(b. p.)*, welcher eine Reihe Radien (4*, 5*, 6*, 7*) aufsitzen. Vergleicht man damit den fertigen Zustand, so sieht man (Fig. 4b), daß von den freien postaxialen Radien nichts Deutliches mehr übrig ist. Auch Gegenbaur[1]) fand bei seinen ausgewachsenen Exemplaren von Centrophoriden (C. granulosus und C. calceus) nichts von denselben. Dagegen ist die postaxiale Platte größer geworden: sie reicht weiter terminalwärts als bei dem Embryo. Auch besitzt sie nicht nur 4 ihr angeheftete Radien wie bei letzterem, sondern erheblich mehr. Die genaue Zahl ansitzender Radien ist bei meinem Exemplar schwer zu bestimmen, da Konkrescenzen derselben untereinander eingetreten sind. Ein proximaler Anhang speziell besteht aus 2 oder gar 3 Komponenten (6* + 7*, eventuell + 8*), ein weiterer aus zweien (4* + 5*), dann kommen zwei einzelne, also in Summa 6—7 Radien. Schließlich kommt noch ein einzelnes, dem Stammstrahl unmittelbar anliegendes Knorpelstückchen (1*), hinzu.

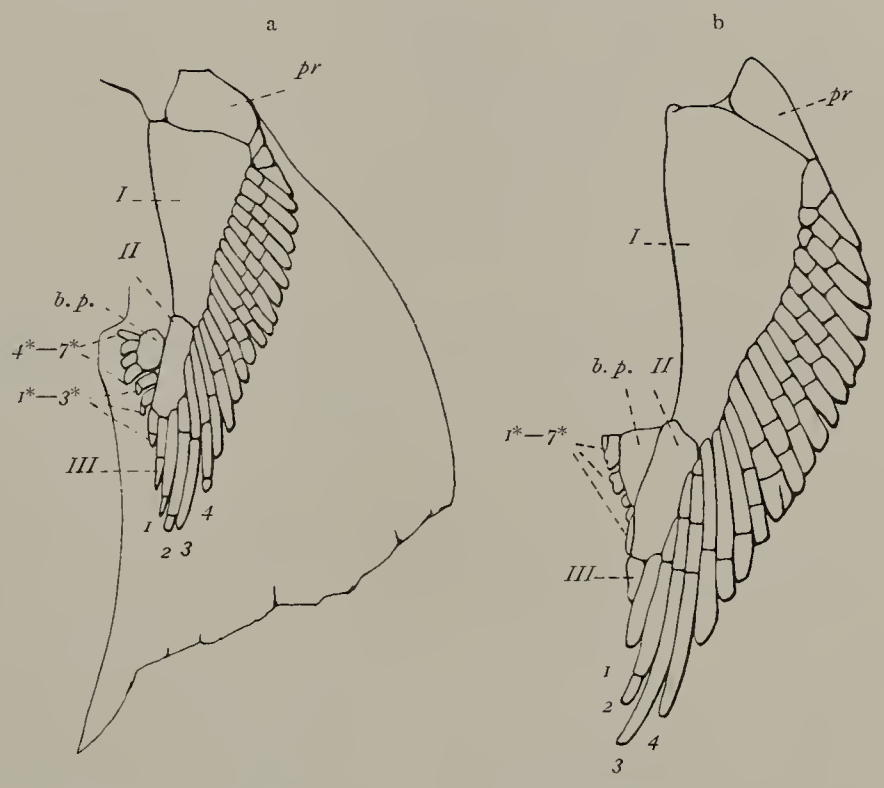


Fig. 4. Brustflossenskelett von Centrophorus granulosus. a Von einem ausgewachsenen Embryo 2mal vergr. b Vom erwachsenen Tier $^4/_5$ nat. Gr. Mit dem Präpariermikroskop hergestellte Präparate. Zeichnung nach Mikrophotographien mit Zeißschen Planaren Phot. zu 2a bei $2^1/_2$-facher Vergr. aufgenommen.

Nach diesen Befunden kann es nicht zweifelhaft sein, daß die beiden freien Radien 2* und 3* des Embryo nachträglich in die postaxiale Platte eingetreten sind und daß daraus die Verlängerung in distaler Richtung und der reichere Besatz mit Radien resultiert. Die letzteren sind die Endstücke der postaxialen Seitenradien, während die Basalstücke durch Konkrescenz die Platte haben entstehen lassen.

Denn es ist wohl anzunehmen, daß gerade so, wie hier zwischen dem Embryonalstadium 4a und dem fertigen Zustand 4b eine partielle Konkrescenz der beiden Radien 2* und 3* zum Aufbau der postaxialen Platte beigetragen hat, auch die übrigen Radien (4*—7* resp. 8*) zu dem Basale zusammentraten. Bei Gegenbaurs Exemplar (l. c. Taf. X, Fig. 4) ist im ausgebildeten Zustand noch

1) C. Gegenbaur, Ueber das Archipterygium. Jen. Zeitschr., Bd. VII, Jena 1873.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein Spalt vorhanden, welcher zwischen den von mir mit 4* und 5* bezeichneten Radien die Platte in der Richtung der Radiengrenzen zertrennt. Möglicherweise war bei jenem Exemplar als individuelle Varietät die Grenze zwischen den Radien 4* und 5*, die bei meinem Embryo im Basale nicht mehr sichtbar ist, erhalten geblieben. Leider konnte ich bisher diese Verhältnisse an jüngeren Embryonen als dem beschriebenen nicht prüfen.

Die postaxiale Platte ist also jedenfalls ein sekundäres Basale. So wie im präaxialen Gebiet die Basalia meso- und propterygii entstanden zu denken sind und zahlreiche kleinere sekundäre Basalia noch in der Ontogenie entstehen (s. S. 412), so ist hier ein postaxiales Basale *(b. p.)* aufgetreten.

Ich mache weiterhin darauf aufmerksam, wie sich im fertigen Zustand die präaxialen Strahlen 2, 3 und 4 unverhältnismäßig vergrößert haben gegenüber dem Embryo. Es ist wichtig, daß embryologisch mit der postaxialen Verkümmerung eine Vergrößerung im präaxialen Gebiet kombiniert ist. Letztere ist ebenso sekundär wie erstere. Denkt man sich beide Prozesse völlig rückgängig gemacht, so kann man sich wohl vorstellen, daß das Skelettstück III die Spitze des Flossenskelettes bildete, daß aber mit der sekundären Rückbildung der postaxialen Strahlen und gleichzeitigen sekundären Ausbildung gewisser präaxialer Radien die Spitze lateralwärts verschoben wurde und jetzt bei Centrophorus durch den präaxialen Radius 3 im fertigen Zustand repräsentiert ist (Fig. 4b). Den kompletten Vorgang der Spitzenverlagerung könnten uns vielleicht jüngere Stadien von Centrophorus noch enthüllen. Jedenfalls ist die Endphase dieses Prozesses noch deutlich bei der Umwandlung des hier geschilderten Embryo zum ausgebildeten Tier.

Sehr interessant ist auch Heptanchus cinereus bezüglich der postaxialen Elemente. Gegenbaur [1]) und Mivart [2]) fanden beim ausgebildeten Tier als medialst gelegenes Element einen einheitlichen Knorpelstab, welchen Gegenbaur als den einzigen hier vorhandenen postaxialen Radius deutet (allerdings gibt er 1873 noch einer anderen Deutung vermutungsweise Raum, um sie aber als nicht stichhaltig zu verwerfen, s. w. u.). Die Natur als „Radius" suchte Gegenbaur später dadurch zu stützen, daß er bei einem alten Heptanchusembryo eine Gliederung desselben fand (1873, Taf. X, Fig. 2). Diese Glieder bezeichnet er als Querglieder des einen postaxialen Radius. Ich habe einen ähnlichen Befund wie bei jenem Embryo auch bei einem ausgewachsenen Exemplar (1 m Länge) von Heptanchus cinereus erhoben (Fig. 5c, dort mit B. p. bezeichnet). Es ist bei diesem jenes embryonale Verhalten als individuelle Varietät noch im Bestand.

Die Untersuchung des entwickelungsgeschichtlichen Zustandekommens des fraglichen Skelettgebildes lehrte mich aber einen anderen Modus des Aufbaues kennen als jenen, welchen Gegenbaur für den wahrscheinlichsten hielt. Derselbe ist verständlich durch die beim Centrophorusembryo gewonnenen Erfahrungen. In Fig. 5a bilde ich das nach der van Wijheschen Methode [3]) gewonnene Knorpelskelett der Brustflosse von einem Heptanchusembryo (107 mm Länge) ab. Hier ist eigentümlicherweise kein komplett gegliederter Knorpelstab postaxial vorhanden, wie man nach Gegenbaurs embryonalem Befund erwarten sollte, sondern scheinbar ein völlig einheitlicher Knorpel. Derselbe ist aber dadurch merkwürdig, daß seine mediale Kante verschiedene Auswüchse trägt (1*, 2*, 3*, 4*, Fig. 5a). Dieselben verhalten sich wie Radienenden. Das Gewebe ist nicht reich an hyaliner Grundsubstanz an diesen Stellen. Es ist deshalb eine allmähliche Abnahme der charakteristischen Blau-

1) Gegenbaur, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie II, Brustflosse der Fische, Leipzig 1865.

2) Mivart, On the fins of Elasmobranchs etc., Transact. Zool. Soc., Vol. X., London 1879.

3) van Wijhe, A new method for demonstration cartilaginous mikroskeletons, K. Ak. Wetenschappen, Amsterdam 1902, S. 47—51.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

färbung solcher Präparate (Methylenblau) nach dem medialen Rande zu bemerkbar, und der Kontur ist nicht so scharf wie bei den anderen Skelettelementen der Flosse (punktiert dargestellt). Immerhin ist die wellige Beschaffenheit des Konturs ganz unverkennbar. Das kommt bei gewöhnlichen Radien weder in der Entwickelung noch im fertigen Zustand vor. Es kann also in dem postaxialen Element, soviel geht aus diesem einen Entwickelungsbild schon hervor, kein einheitlicher Radius vorliegen.

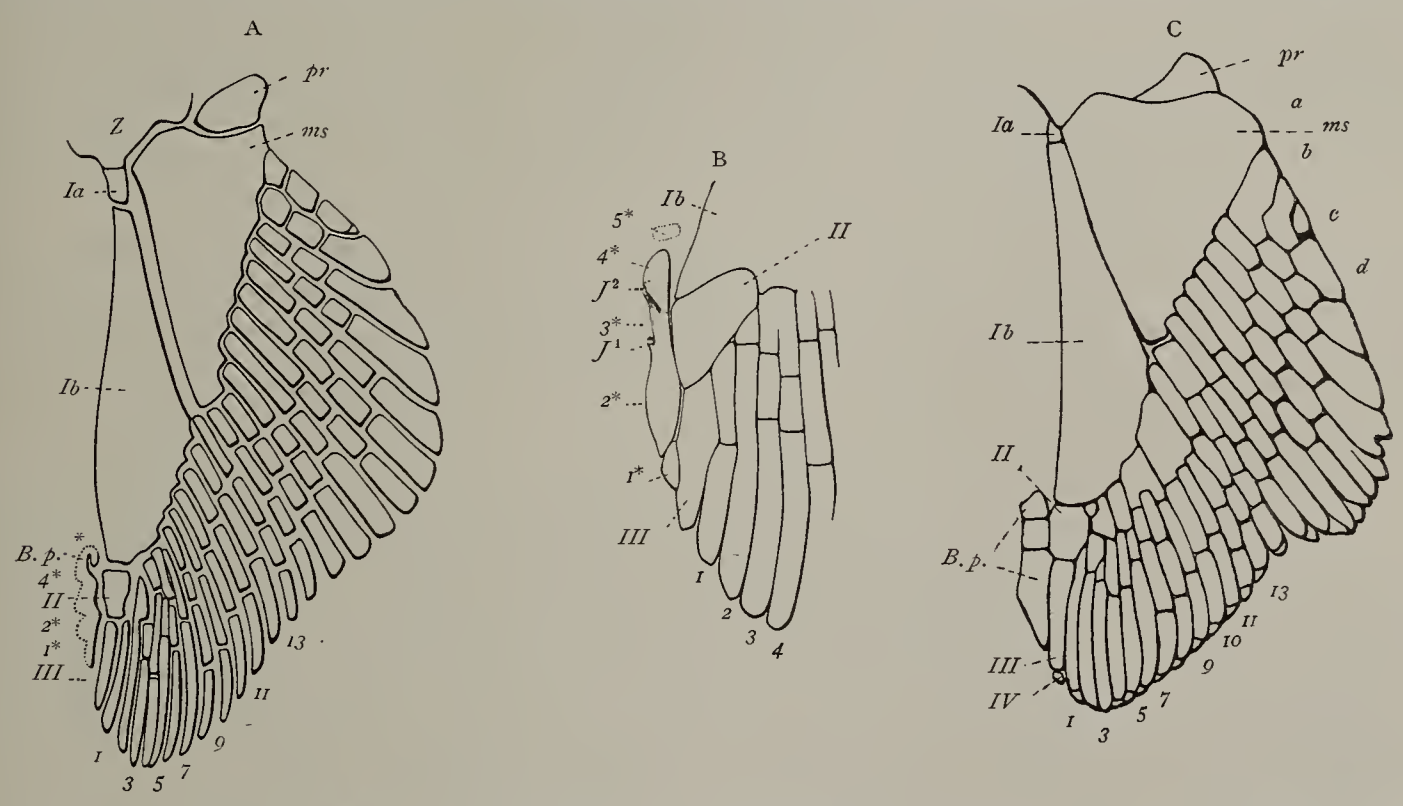


Fig. 5. Skelett der Brustflosse von Heptanchus cinereus. A nach einem Embryo von 107 mm L. 10mal vergr. Totalpräparat. B Plastische Rekonstruktion in Wachs nach einem Embryo von 103 mm L. Ca. 15mal vergr. (Original 50mal vergr.). C Ausgewachsenes Tier. Nach einer Photographie. $^3/_4$ nat. Gr.

Ich fertigte zwecks genauerer Erforschung von einem etwas jüngeren Embryo von Heptanchus (103 mm Länge) eine plastische Rekonstruktion der fraglichen Gegend an (Fig. 5b).

Der gewellte Kontur ist nicht so deutlich wie in Fig. 5a, sei es, daß derselbe in dieser Periode im Wachstum begriffen ist und die einzelnen Auswüchse noch nicht so lang wie bei dem etwas älteren Objekt geworden sind, sei es, daß die individuelle Variation dabei eine Rolle spielt. Dagegen ist hier eine Aufteilung des Knorpelstreifens zu bemerken. Das terminale Ende wird durch ein Stück *(1*)* gebildet, welches in das Endstück des primären Basale *(III)* eingepflanzt ist. Es verhält sich ganz wie ein Seitenradius dieses Achsengliedes und repräsentiert einen Zustand, wie er beispielsweise bei Hexanchus auch noch im ausgebildeten Zustand vorkommt (vergl. z. B. Gegenbaur, 1865, Taf. IX, Fig. 1).

Terminalwärts folgt auf dieses Stück ein größerer Knorpel, welcher an der Stelle J^1 einen kleinen Einschnitt und an der Stelle J^2 eine so tief in den Knorpel einschneidende Incisur besitzt, daß der Zusammenhang nur durch eine ganz schmale Brücke von Knorpelgewebe am lateralen Rand (nach dem primären Basale zu) aufrecht erhalten ist. Dieser Einschnitt ist eine schmale Spalte, welche schräg gestellt ist (der ventrale Rand der Spalte ist in Fig. 5b durch die punktierte Linie angedeutet).

Endlich liegt basalwärts von diesem Element noch ein völlig isoliertes Stück *(5*)*. Ich fand dasselbe nur in der einen Brustflosse des betreffenden Embryos, welche graphisch rekonstruiert wurde. Ich bilde nicht die ganze Flosse ab, da sie außerdem nichts Neues gegenüber 5b bietet, sondern

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

habe nur dieses besondere postaxiale Element *(5*)* in die Zeichuung 5b genau seiner Lage und Form nach hineinpunktiert.

Die ganze Formentwickelung der postaxialen Elemente *1*—5** von Heptanchus cinereus ist nicht zu verstehen, wenn man in ihnen Glieder eines einzigen Radius sieht. Auch die Histiogenese stimmt damit nicht überein. Denn während die aus einem Radius sich entwickelnden Querglieder durch ein Gewebe verbunden sind, welches anfänglich Vorknorpel ist und später dem Knorpel nahe steht [Faserkorpel nach SEMON[1]), elastischer Knorpel nach E. RUGE l. c.], sind die beiden Stücke *1** und *5** völlig gegen das mittlere Element durch gewöhnliches fibrilläres Bindegewebe isoliert. Ein Zusammenhang wie bei den Quergliedern eines Radius ist nicht vorhanden.

Der Befund bei Heptanchusembryonen ist dagegen leicht zu erklären, wenn man in den einzelnen postaxialen Elementen mehrere rudimentäre, teils noch freie, teils verschmolzene postaxiale Radienanlagen erblickt. Die Analogie mit dem Centrophorusembryo (Fig. 4a) liegt auf der Hand. Bei Heptanchus sind jedoch die Einzelelemente nicht quergegliedert wie bei Centrophorus *1*—3** und auch nicht so zahlreich. Sie sind rudimentärer als dort.

Es ist also sicher, daß bei Heptanchus in der Entwickelung eine Reihe isolierter postaxialer Elemente zu einem einheitlichen Stück verschmilzt. Der einheitliche Stab der meisten ausgebildeten Exemplare (GEGENBAUR, MIVART), von welchem ich in meiner Darstellung ausging, ist somit kein einzelner Radius, sondern ein sekundäres Basale, ähnlich dem bei Centrophorus granulosus beobachteten. Ich glaube damit eine auch bei GEGENBAUR (1873, l. c., S. 133, Anm. 2) als Vermutung zwar geäußerte, aber aus besonderen Gründen (deren Widerlegung sich aus der Entwickelung ergibt) verworfene Art der Bildung bewiesen zu haben,

Ich will nicht weiter darauf eingehen, ob in dem Teil *2** der Fig. 5b mehr als ein Radius stecken könnte, da ich dies an meinem Material zur Zeit nicht entscheiden kann. Auch weiß ich nicht, ob 5* sich auflöst, ob es mit *4** verschmilzt oder ob nicht beides vorkommen kann. An die zweite dieser Möglichkeiten ließe ein hakenförmiger Anhang * von *B. p.* in Fig. 5a denken. Wenn derselbe mit *5** identisch ist, so hätte eine Verschiebung terminalwärts stattgefunden und zugleich eine Verlagerung nach dem lateralen Rand des Basale postaxiale zu. Auch bei Centrophorus hat wohl eine solche terminalwärts gerichtete Zusammenschiebung der postaxialen Radienrudimente bei der Konkreszenz zum Basale postaxiale stattgefunden. Es ist dies wenigstens eine einfache Erklärung dafür, daß dort am Stammstrahl viel mehr postaxiale als präaxiale Radien sitzen (7—8 postaxiale gegenüber 4 präaxialen). Schließlich ist es unsicher, ob die gelegentliche Querteilung des Basale postaxiale in 3 Stücke, welche GEGENBAUR bei seinen Embryonen und ich individuell beim ausgewachsenen Heptanchus (Fig. 5c) sah, sich zurückführt auf gelegentliches Erhaltenbleiben der Grenzen zwischen benachbarten postaxialen Radien oder ob es sich um eine sekundäre, vielleicht die alten Grenzen wieder öffnende Spaltung handelt. Bei Spinax ist ja eine völlig sekundäre Spaltung embryologisch von E. RUGE an der Stelle beobachtet, wo sich der Stammstrahl gegen das Basale metapterygii abgrenzt (*T* Fig. 2, *IX* p. 390). Der Prozeß ist also möglich und auch in diesem speziellen Fall bei Heptanchus nicht unwahrscheinlich, weil die betreffenden Querlinien die Fortsetzung der das ganze Flossenskelett durchziehenden Biegungslinien bilden. Ein starrer Stab, wie es *B. p.* Fig. 5c wegen seiner besonderen aus der Entwickelung begreiflichen Breite sein würde, falls er nicht gegliedert wäre, müßte sich der Biegung des Gesamtskelettes in den queren

1) R. SEMON, Zur vergleichenden Anatomie der Gelenkbildung bei den Wirbeltieren. Festschr. f. C. v. KUPFFER, 1899.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biegungslinien *a, b* (Anfänge der Hauptbiegungslinien mit *a, b, c, d* bezeichnet) entgegenstemmen, während er bei eigener entsprechender Gliederung der Bewegung folgt.

Die Ursache für die Entstehung des postaxialen Basale, welche GEGENBAUR aus seinem Befund bei Centrophorus aus vergleichend-anatomischen Gründen ableitete, nämlich die Konkreszenz aus mehreren isolierten Radien, ist also entwickelungsgeschichtlich bewiesen, und zwar nicht als ein auf Centrophorus beschränkter, sondern auch bei Heptanchus, einer ganz anderen, besonders primitiven Familie, waltender Prozeß. Möglicherweise liegt also hier ein allgemein in der Entwickelung der Selachier begründetes Vorkommnis vor, so daß in Fällen wie bei Spinax niger, in welchen nur ein postaxiales Element nach Art eines einheitlichen Radius in der Ontogenie auftaucht (Fig. 3*, S. 390), nicht das Rudiment eines solchen, sondern der Ueberrest eines Komplexes, eines postaxialen Basale, vorliegt.

Die Ontogenie des Brustflossenskelettes von Heptanchus und Centrophorus hat einen großen Reichtum postaxialer Radien ergeben (5 resp. 7 als Minimum). Bei Heptanchus ist besonders bemerkenswert, daß die proximalen Rudimente (*5** und *4** in Fig. 5b) neben dem Basale metapterygii (I^b) sitzen. Sie reichen also ziemlich weit an der Achse der Flosse, dem primären Basale, aufwärts (nach dem Schultergelenk zu). Durch diesen Befund erscheint mir die ehemalige biseriale Natur des Selachopterygium gesichert. Da wir bei fossilen Selachiern (Pleuracanthiden) ebenfalls ein Distichopterygium in schönster Ausbildung sehen (Fig. 6), so ist eine Abstammung des Monostichopterygium recenter Fische vom Distichopterygium nicht weiter zweifelhaft. Ja was die Zahl der postaxialen Radien angeht, so ist die Embryologie der Paläontologie nicht unterlegen (bei Pleuracanthus sind 6 Radien vorhanden, Fig. 6). Was die Stellung an den Achsengliedern (Mesomeren) betrifft, so wäre diese sogar bei Pleuracanthus bereits stärker reduziert als bei dem Embryo von Heptanchus, falls die von mir früher (1900) geäußerte Vermutung richtig sein sollte, daß das Basale metapterygii ein verlängertes Mesomer I, der Stammstrahl ebenso ein verlängertes Mesomer II u. s. w. wäre. Dann säßen ja bei Heptanchus die postaxialen Radien so, wie wenn sie bei Pleuracanthus bis zu I hinaufreichten. Freilich ist die klare Spitzenbildung des Distichopterygium wie bei Pleuracanthus unter den betrachteten Embryonen nicht vorhanden. Dies hängt offenbar damit zusammen, daß die relative Größe der postaxialen Rudimente in der Embryologie weit geringer als bei dem ausgewachsenen, also funktionierenden Zustand bei Xenacanthiden ist. Wir haben bei Centrophorus die Endphasen des Vorganges verfolgen können, bei welchem die Spitze durch gewisse sekundär auswachsende präaxiale Radien überflügelt wird, und kennen also daher die Art und Weise ihres Verschwindens. Die biseriale Anordnung der Radien zeigt, daß die Achse einst die Spitze bilden mußte wie bei Xenacanthus, als nämlich nicht die Zahl und Lage zu der Achse, sondern auch die Größe bei den postaxialen Radien die gleiche war wie bei ihren Vis-à-vis unter den präaxialen Strahlen[1]).

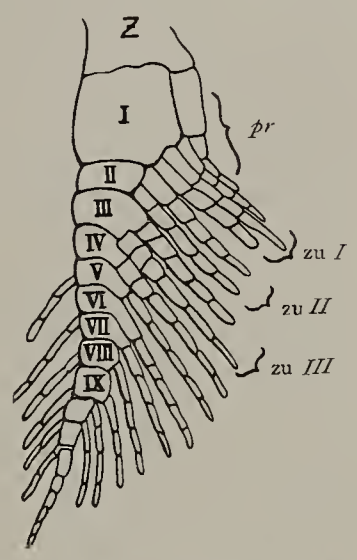


Fig. 6. Brustflosse von Xenacanthus nach FRITSCH. Aus C. RABL, Theorie des Mesoderms.

1) Es ist mir nicht unbekannt, daß unter den fossilen Haien gerade solche, welche in besonders alten Schichten gefunden wurden, bisher keine Achse und keinen biserialen Radienbesatz erkennen ließen, sondern nur uniserial angeordnete Stäbe. Es sind hier zwei Möglichkeiten denkbar. Entweder repräsentieren jene Bilder von Cladodonten, wie die einen Autoren glauben, auch genealogisch die ältesten Formen. Es wäre dann aus uniserialer Anordnung die biseriale und aus dieser durch Reduktion endlich wieder die uniseriale entstanden. Oder aber jene in ältesten Schichten gefundenen Tiere sind genealogisch nicht tieferstehend als die Xenacanthiden, sie stellen vielleicht einen Parallelzweig oder Formen dar, bei welchen uns gerade sehr wichtige Teile des Extremitätenskelettes (Zonoskelett und primäres Basale) noch nicht bekannt

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es wird aber von vielen Autoren als unwiderleglicher Gegengrund gegen das Distichopterygium („Archipterygiumtheorie") eine bestimmte Anschauung geltend gemacht, welche die Urform des Skelettes der primitivsten Gliedmaßen betrifft. Es führt uns das zur Prüfung der Frage, ob aus der Entwickelungsgeschichte Tatsachen bekannt sind, welche über das bei der Skelettentwickelung von Spinax Beobachtete (s. S. 390 E. Ruge) hinaus noch weiter zurückliegende Zustände im Flossenaufbau erkennen lassen. Es handelt sich hier um Angaben, welche durch besondere Schlagwörter schnell bekannt geworden sind. Man hat von einer „streng metameren Struktur" der Gliedmaßen gesprochen, „Muskeln, Skelett und Nerven der Flossen metamerische Bildungen" genannt und dergleichen mehr.

Unter Metamerie (Häckel) versteht man die Einteilung des Tierkörpers in fest abgrenzbare Abschnitte, welche mit einer bestimmten Regelmäßigkeit cranio-caudalwärts aufeinander folgen und von welchen immer das Folgende die Wiederholung des Vorhergehenden darstellt. Im Wirbeltierkörper ist diese Metamerie keine komplette; sie tritt vielmehr nur an bestimmten Organen und Organsystemen auf. Das beste Beispiel, das Muskelsystem, zeigt völlig gleich gebaute, selbständige Anlagen, welche vom Kopf nach dem Schwanz zu successive aufeinander folgen. Wir sind nun gewohnt, diese Gliederung der Muskelanlagen (nebst den dazu gehörigen Nervenanlagen) gleichsam als Maßstab zu benutzen für alle diejenigen Organisationen, bei welchen eine Gliederung vorliegt und für welche entschieden werden soll, ob diese Segmentation metamer sei. Denn nicht jede Reihenfolge gleichartiger Bildungen gilt als „metamer". Es wird niemandem einfallen, die doch auch in regelmäßigen Abständen aufeinander folgenden Valvulae conniventes im Darm oder die Knorpelringe der Trachea mit der Metamerie in Verbindung bringen zu wollen. Es gehört also zu dem Begriffe „metamer", daß dasselbe Gesetz, welches z. B. bei den Muskelanlagen waltet, auch die in Betracht kommende Gliederung bedingt hat. Die gemeinsame Grundursache aller Metamerien im Körper wird bekanntlich von der Descendenztheorie genetisch aufgefaßt.

Um also für die Skelettanlagen der primitiven Flossen beurteilen zu können, ob dieselben metamer seien, haben wir zweierlei zu entscheiden:

1) Liegt eine Gliederung in cranio-kaudal aufeinander folgende selbständige Elemente vor, wie wir sie etwa bei den Muskelanlagen sehen?

2) Stehen die vorhandenen Gliederungen irgendwie in Beziehung zu sicher metameren Strukturen z. B. den Muskelanlagen?

Nur wenn beide Fragen positiv beantwortet sind, kann von einer wahren Metamerie die Rede sein.

Mit Recht ist als wesentliches ontogenetisches Moment in dieser ganzen Angelegenheit das Vorhandensein metamerer Muskelanlagen, also der klassischen Repräsentanten der Körpermetamerie,

---

geworden sind. Jedenfalls sind die recenten Haie unmittelbar aus distichopterygialen Vorläufern entstanden. Das ist bei beiden Möglichkeiten dasselbe. — Ich habe nun die letztere Möglichkeit 1901 (Ueber neuere Funde versteinerter Gliedmaßenknorpel und -muskeln von Selachiern. Verh. phys. med. Ges. Würzburg, Bd. XXXIV) etwas näher ausgeführt, und vor allem betont, daß uns auf Grund jetzt bekannter Cladodusarten mit Achse bei jenen anderen ohne solche die Skelettform in ihrer Totalität noch unbekannt sein könnte. Dean (Historical evidence as to the origin of the paired limbs of Vertebrates. Americ. Naturalist, Vol. XXXVI, 1902) hat sich gegen meine Ausführungen gewendet, dabei aber im wesentlichen aus meinem Aufsatz Dinge herausgelesen, welche nicht in demselben stehen und an welche ich tatsächlich nie gedacht habe, wie ich aus meinen anderen Publikationen nachweisen kann. Wegen solcher sprachlicher Mißverständnisse wird meine Ansicht von ihm als reactionary view bezeichnet, die logische Folgerichtigkeit meines Denkens bezweifelt etc. und Verständnis für die Originalobjekte bei mir von der persönlichen Betrachtung derselben erwartet. So sehr auch die Reise nach den Schätzen der Columbia University zu den geheimsten Wünschen eines jeden Morphologen zählen mag, so stelle ich es doch dem amerikanischen Autor anheim, ob nicht eine zutreffendere Erwiderung auf meinen Aufsatz einladender gewesen wäre.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

in der Flosse selbst angesehen worden. Es schnüren sich bekanntlich die Muskelknospen der Selachierextremitäten von den Myotomen ab. Alles kommt nun darauf an, wie sich die Skelettanlagen zu diesen Knospen verhalten.

Ich habe zuerst darauf hingewiesen, daß die Muskelknospen an sich leider für unser Problem bedeutungslos sind. Denn Mollier hatte bereits gefunden, daß dieselben miteinander durch Anastomosen in Verbindung treten, bevor das Skelett auftritt und mit ihnen in Beziehung geraten kann. Dies ist von allen Nachuntersuchern[1]) und kürzlich auch von C. Rabl bestätigt worden.

Sowie metamere Muskeln miteinander verbunden sind, so daß die ursprünglichen Grenzen nicht mehr erkannt werden können, ist eine reine Metamerie jedenfalls nicht mehr zu konstatieren. Später, wenn die Anastomosen sich wieder lösen, ist kein reines metameres Material in den jetzt abermals isolierten Muskeln vorhanden: sie sind polyneur, nicht mehr haploneur. (Dies gilt auch für alle auf Taf. XIV gezeichneten Muskelanlagen.) Ich habe deshalb (1899) die Bezeichnung „Musculi radiales" für die metamer gemischten Muskeln vorgeschlagen und sie so von den rein metameren „Muskelknospen" unterschieden.

Gerade so wie es sein Mißliches mit den Beziehungen der Knorpelanlagen zur Muskelmetamerie auf sich hat, so ist auch wegen der Anordnung der Radien selbst Zweifel erlaubt. Die Muskelknospen sind völlig gegeneinander isolierte Gebilde. Die Radien der Skelettanlage dagegen hängen durch das primäre Basale miteinander zusammen, ja alle zuverlässigen Untersucher stimmen seit Molliers grundlegendem Befund bei Torpedo darin überein, daß sich zuerst das einheitliche Basale, von diesem aus erst später durch Sprossung die Radienanlagen entwickeln. Was ist hier das Primäre? Das zuerst in der Entwickelung sich Manifestierende: die Einheit oder die später im Vordergrund stehende Segmentation?

Es mag dieser oder jener zugeben, daß sich eine Reihe Vermutungen mit mehr weniger guter Fundierung dafür anführen lassen, ob die Anastomosen zwischen den Muskelknospen gegen oder nicht gegen die Metamerie des Skelettes sprechen und ob der primäre ontogenetische Zusammenhang der Radien im Basale für dieses Problem bedeutungsvoll oder nicht wesentlich sei. Aber es soll sich ja in dieser Abhandlung nicht um mehr oder weniger sichere Deutungen, sondern um leicht zu konstatierende, vollkommen sicher stehende Tatsachen handeln. Tatsachen im Sinne einer Metamerie des Sklettes sind doch keinesfalls die oben in Betracht gezogenen Entwickelungsphänomene!

Aber es gibt Tatsachen, welche hier von Wichtigkeit sind. Man kann dieses Problem wieder nach der genetischen Methode behandeln und sich fragen: Sind die Beziehungen zwischen den Muskelanlagen und den Radien überhaupt primitive oder sind sie erst allmählich zu stande gekommen?

Sind diese Beziehungen keine primitiven, dann ist ja auch die Entscheidung gegenstandslos darüber, ob und wie lange die Muskelanlagen metamere sind, und ob und inwieweit die Verbindungen der Radien im Basale bei metameren Gebilden möglich sind oder nicht.

Ich bin auf die hier mitzuteilenden Untersuchungen durch Beobachtungen an den Flossen ausgebildeter Squaliden (Jen. Ztschr., Bd. XXXI, 1898) geführt worden. Bei diesen galt allgemein die Anordnung der Musculi radiales (welche aus den embryonalen Anlagen auf Taf. XIV einfach auswachsen) zu den Knorpelradien des Sklettes als eine solche, daß sowohl Identität der Zahl als auch

1) Ich habe früher (Morph. Jahrb., XXVII, 1899, S. 540) angegeben, daß ich bei Spinax niger nur je eine Anastomose zwischen benachbarten Muskelknospen fand. Ich habe mich an meinem jetzigen Material überzeugen können, daß dies nur anfänglich der Fall ist, daß später vielfach multiple Anastomosen wie bei Torpedo (Mollier) vorhanden sind.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Topographie nach bestehe. Jedesmal solle zwischen zwei Muskeln (einem dorsalen und einem ventralen) je ein Skelettradius liegen. Diese Darstellung findet sich z. B. in aller Schärfe bereits bei J. F. Meckel 1828[1]) und bei allen späteren Autoren. Sie findet sich dann auch wieder in der modernen embryologischen Literatur, in welcher von Dohrn angefangen alle Untersucher dasselbe für die Muskelanlagen behaupten. Es ist also eine sehr alte Angabe. Ich bezeichne diese topographische Identität als Konkordanz und beschäftige mich hier zuerst mit dieser. Die numerische Relation soll im Anschluß daran besprochen werden.

Konkordanz ist durchaus nicht, wie die Autoren behaupten, überall vorhanden. Bei ausgebildeten Tieren gibt es Konkordanzen und Diskrepanzen. Bei letzteren ziehen die Mm. radiales mehr oder minder schräg über die Skelettradien hinweg. Ich habe gezeigt, daß das letztere sich namentlich bei den Radien des Metapterygium der Squaliden findet. Bei diesen Fischen ist dagegen an den Radien des Meso- und Propterygium der Brustflosse und in der Beckenflosse, ferner vor allem bei den Batoiden an beiden Flossen Konkordanz zu beobachten. Meine Arbeiten (besonders Semon, Forschungsreisen, Bd. I, 1901) geben genaue Darstellungen, wo Konkordanz, wo Diskrepanz sich findet, und illustrieren dies durch Zeichnungen nach dem Präparat.

Ich muß noch bei der Methode, welche ich anwendete, einige Augenblicke verweilen, weil sie mir auch für die ontogenetische Untersuchung die wesentlichsten Resultate verschaffte. Es ist ja natürlich, daß die in der Literatur so allgemein verbreitete irrtümliche Angabe einer absoluten Konkordanz der beiden Systeme nur so zu stande gekommen sein kann, daß bei den gebräuchlichen Methoden Abweichungen von dieser Konkordanz leicht übersehen werden können. Es ist in der Tat schwer, durch gewöhnliche Präparation der Muskeln und nachheriges Ablösen derselben von dem Skelett oder durch Querschnitte durch die ganze Flosse quer zur Längsachse der Radien einen Einblick in die wahre Sachlage zu bekommen. Unmöglich ist es freilich nicht, namentlich wenn der Blick bereits für derartiges geschärft ist, Diskrepanzen auch so zu bemerken. Aber ich habe sie auf eine andere Weise gefunden, welche mir (nebst ähnlichen Methoden) der gewöhnlichen Präparation oder der Querschnittstechnik weit überlegen zu sein scheint.

Ich sah mich zwecks feinerer Nervenpräparationen gezwungen, von der Skelettseite aus auf die Muskulatur präparierend vorzudringen. Entfernt man von einer Flosse zuerst die Muskelschicht der einen Seite, z. B. die ganze ventrale Muskulatur völlig, so kann man an die andere Schicht, z. B. die dorsale Muskulatur so gelangen, daß man die Skelettstücke, Radien und Basalia, successive abhebt. Das in Fig. 3, Taf. XIV abgebildete Präparat der dorsalen Muskulatur eines ausgewachsenen, sehr alten Spinax niger (45 cm Länge) ist so gewonnen, daß das freigelegte Skelett (blau) mit Hilfe des mikrophotographischen Apparates aufs genaueste zeichnerisch fixiert und daß dann zunächst ein Radius, z. B. der mit 1 bezeichnete, entfernt wurde. Die dabei sichtbar werdenden Muskelkonturen wurden in die Zeichnung der Skelettkonturen direkt eingetragen. Ebenso wurde beim zweiten Radius und so fort verfahren. Die stehenbleibenden Teile halten anfänglich das Ganze hinreichend zusammen; später kann man sich vor Verschiebungen auch leicht schützen. Jedenfalls kommt die Topographie der Muskelgrenzen zu den Skelettgrenzen bei dieser Methode am unmittelbarsten und, ehe andere Manipulationen etwas geändert haben können, zur Beobachtung. Die andere Muskelschicht (die ventrale in unserem Fall) läßt sich bei der Flosse der anderen Seite desselben Tieres studieren oder bei hinreichendem Geschick auch

1) J. F. Meckel, System der vergleichenden Anatomie, III. Teil, Halle 1828, S. 94. (Ich weiß nicht sicher, ob nicht auch schon ältere Autoren dasselbe angegeben haben.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

an derselben Flosse, falls man nicht von vornherein die eine Seite abträgt, sondern die ganze Skelettplatte durch einen Flachschnitt halbiert.

Wie nun in dem Beispiel der Taf. XIV, Fig. 3 völlige Konkordanz durch diese Methode festgestellt wurde, so wurde in anderen (oben angeführten) Fällen Diskrepanz gefunden und natürlich genau erkannt, wo speziell diese Diskrepanz lokalisiert ist; z. B. schon bei der dorsalen Muskulatur dieser selben Beckenflosse von Spinax niger, welche der Fig. 3 zur Unterlage diente, sind die auf den Radien 12, 13 und 14 liegenden Musculi radiales zu den Radien so stark schräg angeordnet, daß der bei der ventralen Muskulatur mit 12 zusammenfallende Muskelstreifen dort über dem mit *II* bezeichneten Segment des Basale beginnt und über die Lücke zwischen den Radien 12 und 13 hinwegziehend distalwärts über 12 anlangt. Bei den beiden über 12 und 13 liegenden Fascikeln (dieselben sind bei der dorsalen Muskulatur zwei völlig getrennte Musculi radiales) ist die Diskrepanz noch beträchtlicher.

Meine Fragestellung ist auf Grund dieser Tatsachen folgende: Geht die Konkordanz des fertigen Zustandes aus Diskrepanz hervor? oder umgekehrt: ist die Diskrepanz des fertigen Zustandes von Konkordanz abzuleiten? Es muß diese Frage nach der angegebenen Methode exakt zu lösen sein. Zeigt sich dabei, daß die Diskrepanz aus Konkordanz hervorgeht, so ist die Abweichung der Lage, welche in ihr zu Tage tritt, natürlich für das Problem der Metamerie ganz bedeutungslos. Denn sekundäre Abweichungen selbst von ursprünglich streng fixierten Systemen ist ja eine ganz allgemeine Erscheinung bei den Organismen. Anders liegt dies dagegen, wenn der Nachweis geliefert wird, daß Diskrepanz ontogenetisch allmählich in Konkordanz übergeführt wird. Dann ist die Konkordanz, das anscheinend streng Gesetzmäßige, nicht der Ausgangspunkt für die Organisation, sondern erst ein späterer Zustand, der in einem ganz neuen Licht erscheinen muß [1])

Ich habe die dorsale Muskulatur der Beckenflosse von Spinax niger zum Untersuchungsobjekt gewählt, weil bei derselben im ausgebildeten Zustand eine klare unzweifelhafte

1) Dieser Gedankengang findet sich in nuce, wenn auch kurz, so doch, wie ich glaube, vollkommen so wie hier in meiner Arbeit im Morph. Jahrb., 1899, S. 578 entwickelt und das Prüfungsresultat bei Spinax ist ebendort referiert. Selbstverständlich kommen bei dieser Fragestellung nur solche Objekte in Betracht, bei welcher nun wirklich der Ausgangszustand in der Entwickelung ein anderer ist als der Endzustand beim fertigen Tier. Nur wenn anfangs Konkordanz und später Diskrepanz oder anfangs Diskrepanz und später Konkordanz bei einem bestimmten Objekt vorhanden ist, kann ich prüfen, ob der eine Zustand embryologisch in den anderen übergeführt wird und in welcher Weise dies geschieht. Ist dagegen Konkordanz von Anbeginn bis zum Schluß oder Diskrepanz ab ovo usque ad mortem zu konstatieren, so ist unser Problem an dem betreffenden Objekt gar nicht zu prüfen.

Das war meine Antwort in Bonn auf den Versuch von Herrn Prof. Rabl, meinen Nachweis bei Spinax durch Demonstrationen von Torpedoserien zu erschüttern (Anatomische Gesellschaft Progr. 15. Vers. 1901, 2. Ausg. B, No. 15) Denn bei Rochen ist eben im ausgebildeten Zustand Konkordanz vorhanden (das war lange bekannt und auch von mir 1900, S. 183 ausdrücklich bestätigt). Falls also Herr Prof. Rabl sicher nachgewiesen zu haben glaubt, daß auch in den Anfangszuständen und allen folgenden Phasen Konkordanz besteht (was natürlich aus einer Demonstration von Querschnittsserien nicht ohne weiteres hervorgeht, was ich aber, ohne das Objekt selbst untersucht zu haben, selbstverständlich einem so sorgfältigen und genauen Untersucher glaube), so hätte Torpedo von vornherein als untauglich ausscheiden müssen. Ich habe selbst eine Reihe von Objekten untersucht, welche aus diesem Grund nicht zum Ziel führten, und konnte z. B. in Bonn als Gegendemonstration unter anderem graphische Rekonstruktionen zeigen, bei welchen ebenfalls von Anbeginn der Entwickelung an bis zum fertigen Zustand Konkordanz, also dasselbe wie bei Torpedo, besteht (es ist dies bei den Radien des Meso- und Propterygium der Brustflosse von Spinax niger selbst u. a. O. von mir gefunden worden). Da mir dies vor der Bonner Versammlung durch eigene Untersuchung bekannt war und mir der Endzustand von Torpedo ebenfalls vor Augen stand, war für mich das Resultat der embryologischen Untersuchung bei letzterem fast selbstverständlich. (Ich habe dies sogar vorausgesagt, siehe Morph. Jahrb., XXVII, 1899, S, 582.) Eine Publikation in den Versammlungsberichten habe ich s. Z. unterlassen, weil ich den unerquicklichen Streit durch die gegenseitige Aussprache für erledigt hielt. Ich fixiere jetzt nachträglich hier meine Stellungnahme, soweit diese nicht aus dem Text unmittelbar hervorgeht, und verweise diejenigen, welche es interessiert, noch kurz auf das Referat, welches C. Rabl in seinen Gedanken und Studien etc. 1901, S. 540, Anm. 1 über die Demonstration in Bonn gegeben hat.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Konkordanz festgestellt wurde (Taf. XIV, Fig. 3) und weil sich bald ergab, daß diese bei Embryonen nicht besteht. Ich teile zunächst das Resultat meiner Untersuchungen mit und belege die wesentlichen Stadien in Taf. XIV mit genauen bildlichen Nachweisen. In Fig. 1 sind die Basalia metapterygii und propterygii bereits partiell verknorpelt, das ganze übrige Skelett der freien Gliedmaße, insbesondere die Radien sind nur vorknorpelig ausgebildet. Die dorsalen Musculi radiales, deren Konturen allein eingetragen sind (und zwar die Konturen der Berührungsflächen mit dem Skelett) weichen alle, allerdings in verschieden hohem Maße, von der Lage der Knorpelradien ab. In diesem jüngsten Entwickelungsstadium der Skelettradien herrscht Diskrepanz. Sie ist stellenweise sogar ziemlich beträchtlich z. B. bei den mittleren Radien 7—12. Besonders wenn man sich vorstellt, daß jede Muskelanlage in derselben Richtung weiterwachsen würde, in welche in diesem Stadium ihre Längsachse fällt, so ist es klar, daß die Diskrepanz zu der von den Skelettradien innegehaltenen Lage sich erheblich verstärken müsste. Der hauptsächlich auf Radius 8 liegende Musculus radialis z. B. würde mit seinem distalen Ende bald ganz auf Radius 9 gelangen und leicht Radius 10 erreichen können. Wenigstens ergibt eine einfache Rechnung, welche ich nicht zu reproduzieren brauche, daß der Schnittpunkt der Achsen des Radius 10 und des auf Radius 8 hauptsächlich liegenden Muskels noch innerhalb der Grenzen des Skelettes fallen würde, falls man die Maße des Erwachsenen dabei anwendet. So müßte denn bei Innehaltung der in Fig. 1 zu Tage liegenden Wachstumsrichtungen fast allerorts eine spezifische Verstärkung der Diskrepanz in späteren Embryonalstadien bemerkbar werden.

Dies ist aber nicht der Fall. In Fig. 2 Taf. XIV ist ein Stadium der Beckenflosse abgebildet, in welchem auch die Radien des Meta- und Propterygium hyalinknorpelig geworden, aber nicht wesentlich gegenüber dem früheren Stadium gewachsen sind. Auch die Basalia sind in ausgedehnterer Weise als bisher in hyalinen Knorpel übergeführt. (Die Spitze des primären Basale bei Spinax unterliegt hier ebenso wie bei der Brustflosse (S. 390) einer langsam fortschreitenden Reduktion, denn Radienanlagen wie 16 und 15 verschwinden wieder, 14 und 13 verschmelzen, wie aus Fig. 1, 2 und 3 hervorgeht.) Die Lage der Muskeln zu den Radien ist derartig, daß zwar auch Diskrepanzen sehr zahlreich sind. Dagegen sind an bestimmten Stellen Diskrepanzen in Konkordanzen umgewandelt. Man achte z. B. auf die Radien 1, 2, 3 und die zugehörigen Muskeln derselben und vergleiche damit die Anordnung in Fig. 1. Ganz allgemein ist ferner zu bemerken, daß auch dort, wo noch Diskrepanz besteht, eine ganz andere Art von Diskrepanz zu stande gekommen ist als in dem jüngeren Stadium. Sämtliche distalen Enden der Muskeln liegen in Fig. 2 völlig auf entsprechenden Radien. Die proximalen Muskelenden sind allerdings häufig auf den benachbarten Radius oder auf dessen ideelle Verlängerung im Basale verschoben, ja an diesen Stellen kann die Abweichung stärker sein als im jüngeren Stadium (man beachte z. B. unser früheres Beispiel, den auf Radius 8 liegenden Muskel). Besteht also im proximalen Gebiet, an den Ursprungsstellen der Radien, dieselbe oder durch fortgesetztes Wachstum sogar vermehrte Diskrepanz, so ist doch allgemein im distalen Gebiet, an den Radienenden, aus Diskrepanz Konkordanz geworden. Im früheren Stadium dagegen war die Diskrepanz eine allgemeine, bei dem einen Radius mehr basal, beim anderen mehr terminal oder bei einem dritten über die ganze Länge gleichmäßig lokalisierte Erscheinung.

Der Umwandelungsprozeß, welchen wir hier beobachten, geht nun weiter. Er führt zur völligen Konkordanz an allen Punkten. Der Beweis, das ausgebildete Objekt, ist uns in Fig. 3 bereits bekannt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es ist eine entwickelungsgeschichtliche Tatsache, daß sich konkordantes Verhalten zwischen Radien und Muskeln aus Diskrepanzen durch nachträgliche Umlagerungen der Muskeln hervorbilden kann.

Auch hier möchte ich an den Bericht über das gewonnene Resultat eine Darstellung der angewendeten Methoden anknüpfen, weil ich glaube, daß hier besonders von der Methodik alles abhängt, klare übersichtliche Präparate zu gewinnen, und daß die früheren von den meinigen abweichenden Resultate der Embryologen in deren anderer Methodik ihre Erklärung finden. Wie bei den ausgewachsenen Fischen gibt die Methode, Querschnitte durch die Flosse anzulegen, so daß die Radien quer getroffen sind, an sich auch bei Embryonen wenig übersichtliche Bilder. Man denke sich z. B. in Fig. 2, Taf. XIV Schnitte in der Richtung der Pfeile angelegt, so werden sehr viele Schnitte einer derartigen Serie scheinbar völlige oder fast völlige Konkordanz zeigen. Ich kann dies an einer Serie der linken Beckenflosse desselben Embryos demonstrieren[1]), dessen rechte Beckenflosse zu der Rekonstruktion Fig. 2, Taf. XIV benutzt wurde. Erst wenn man die Rekonstruktion zur Hand nimmt und daraufhin die einzelnen Schnitte prüft, wird man gewahr, wie viele kleine und kleinste Abweichungen von der absoluten Konkordanz auch auf den Querschnitten auffindbar sind.

Ganz anders gestaltet sich die Sache, wenn man auch hier zur Rekonstruktion des Gesamtbildes aus den einzelnen Querschnitten übergeht. Dann ergänzen sich alle die kleinen und kleinsten Diskrepanzen der einzelnen Querschnitte zu einem Gesamtbild, [von dessen ausgeprägter Diskrepanz ich jedesmal wieder überrascht war, wenn ich vorher nur die einzelnen Schnitte gesehen und versucht hatte, sie rein geistig zu einem einheitlichen Bild zu verknüpfen. Nirgends ist mir der Nutzen der Rekonstruktionsmethode so klar vor Augen getreten wie im vorliegenden Fall.

Die Rekonstruktion gestattet eben dieselbe Art von Bildern zu gewinnen wie diejenigen waren, welche ich bei der Präparation ausgebildeter Selachier schilderte. Auch bei ihr nämlich läßt sich die Kontur der Muskelstreifen (und zwar der den Radien zugewendeten Fläche derselben) in seiner relativen Lage zu den Radien genau feststellen. Die Figg. 1 und 2 geben also Pendants zu der Fig. 3, da sie die dorsalen Mm. radiales in entsprechender Darstellung wie die letztere zur Anschauung bringen.

Um nicht Fehlerquellen zum Opfer zu fallen, welche bei manchen indirekten Rekonstruktionsmethoden wohl vorkommen können, wendete ich möglichst verschiedene Rekonstruktionsmöglichkeiten bei demselben Stadium an und gab mich erst zufrieden, wenn die verschiedenen Wege zu demselben Resultat führten.

Anfänglich (1899 Taf. XXII, Fig. 5) habe ich die von His besonders ausgebildete Methode benutzt, aus einer Querschnittserie mittelst Uebertragung auf Millimeterpapier Flächenkonstruktionen zu gewinnen. Die Tatsache der Diskrepanz als solcher ließ sich mit dieser Methode wohl liefern, wie meine damalige Abbildung zeigt. Allerdings ist es sehr schwer, wirklich im Detail genaue Gesamtbilder zu erhalten. Jedenfalls genügte mein erster Versuch einer solchen Anforderung nicht, was zum

---

1) Es ist wohl überflüssig, Abbildungen von diesen Präparaten zu geben. Ich stelle jedoch meine Präparate Interessenten gern zur Verfügung und werde sie auch mit zur Anatomenversammlung nach Jena bringen, um sie dort zu zeigen, falls Kollegen sie zu sehen wünschen. Eine öffentliche Demonstration halte ich dagegen in diesem Falle für wenig zweckdienlich, obgleich ich den Nutzen von Demonstrationen im allgemeinen sehr wohl zu schätzen weiß. Beim vorliegenden Objekt kommt aber alles auf Rekonstruktionen aus den Serien an, wie im Text ausgeführt ist. Auch meine Materialien und Unterlagen für diese bin ich gern bereit jedem zu zeigen, welcher meine Resultate kontrollieren will. Das geht natürlich nicht durch einige flüchtige Blicke ins Mikroskop, sondern nur durch eingehenderes Studium. Die übliche Art der Demonstration ist eben für den vorliegenden Fall eher geeignet, zu Irrtümern Veranlassung zu geben, anstatt den wahren Sachverhalt klar zu legen. Darüber, glaube ich, werden meine Ausführungen über die Methodik keinen Zweifel gestatten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

teil auch darin begründet liegt, daß das Material nicht einwandfrei war. Jetzt wo ich die Methode namentlich durch zuverlässigere Markierung[1]) besser beherrschen lernte, erhielt ich dasselbe Resultat wie mit den anderen, leistungsfähigeren Mitteln. Ich schnitt von demselben Embryo die eine Beckenflosse in Querschnitte, von denen bereits die Rede war (Schnittrichtung in Fig. 2, Taf. XIV durch Pfeile angedeutet) und erhielt auf dem Millimeterpapier in allen wesentlichen Punkten ein mit der Fig. 2 identisches Bild. Das letztere ist aber aus einer Horizontalschnittserie der anderen Beckenflosse desselben Embryos durch die graphische Isoliermethode (nach Kastschenko) gewonnen. Im einzelnen sind hier und da ganz geringe Abweichungen der beiden Rekonstruktionsbilder vorhanden. Doch ist unter diesen keine, welche nicht in kleinen antimeren Variationen leicht ihre Erklärung finden könnte. Alles was oben für die Fig. 2 als typisch gegenüber Fig. 1 angeführt wurde, ist in der Rekonstruktion auf Millimeterpapier gerade so klar und unzweifelhaft zu erkennen wie in Fig. 2.

Die Methode Kastschenkos hat sich mir am sichersten erwiesen. Sie ist gerade, was Sicherheit im Detail angeht, der plastischen Methode Borns u. a. weit überlegen. Denn alle indirekten Methoden, wie man die Millimeterpapier- und Wachsmethode nennen kann, haben den Nachteil, daß das Objekt selbst nur bei der Herstellung der Ausgangsbilder dem Forscher vor Augen steht. Wenn einmal die Uebertragung auf das Maßpapier oder die Umwandlung in Wachsplatten etc. begonnen hat, wird nicht mehr direkt mit dem Objekt, sondern nur mit dem Abklatsch nach diesem gearbeitet. Läßt dann die Markierungslinie oder irgend eine nach dem Objekt selbst bezeichnete Hilfsmarkierung im Stich durch gelegentliche kleine Mängel, welche wohl ganz nie vermieden werden können (allein die Zusammenschiebung des Paraffins durch das Messer ist ganz beträchtlich und stets genau zu kontrollieren!), so ist dem Irrtum Tür und Tor geöffnet. Ganz anders ist dies bei der direkten Methode Kastschenkos. Hier wird ein Schnitt auf den anderen mit dem Zeichen- oder Projektionsapparat unmittelbar aufgepaust. Außer der Markierungslinie stehen alle jene zahlreichen und gegebenenfalls viel zuverlässigeren Hilfsmittel zur Verfügung, welche im Präparat selbst gelegen sind. Der äußere Körperkontur, irgendwelche Organkonturen, Gefäß- oder Nervenstämme gestatten stets und ständig eine Kontrolle, ob auch die Markierungslinie an dem betreffenden Einzelschnitt richtig sitzt. Wenn dies unabhängig von dem eigentlichen Objekt der Rekonstruktion, in unserem Fall von den graphisch zu isolierenden Skelett- und Muskelteilen feststeht, dann kann man mit voller Sicherheit die

---

1) Die Markierungslinie bringe ich nach der Born-Peterschen Methode mittelst der Zeißschen Markierungsplatte am Paraffinblock an. Ich habe erst gleichmäßig gute Erfolge, seitdem ich die Platte mit unverdünntem Glycerin vor dem Gebrauch solange einreibe, bis die Rinnen völlig benetzt sind. Den Ueberschuß entfernt man am besten mit einem feinen Pinsel. Auch scheint mir die folgende Zusammensetzung der schwarzen Farbe für die Markierungsfläche sehr wesentlich für den Erfolg zu sein, wenn man nachträgliche Färbungen, auf welche ich stets angewiesen war, verwenden will. Ich nehme gleiche Teile (d. h. je ein bis zwei Tropfen) von absolutem Alkohol, photographischem Mattlack und Glycerineiweiß und verreibe diese Flüssigkeit schnell auf einer Glasplatte. Dann wird soviel von feinstem, käuflichem Ruß zugesetzt, bis eine dünne noch leicht ausstreichbare Masse entsteht. Diese läßt sich mit einem feinen Pinsel gut auf die Markierungsfläche auftragen, Es ist notwendig, den Block 24 Stunden trocknen zu lassen, ehe man die Markierungsfläche mit Paraffin überzieht. Auch bei der letzteren Manipulation hat es sich als notwendig für gute Erfolge erwiesen, dasselbe Paraffin zu nehmen wie dasjenige war, aus welchem der Klotz gegossen wurde (dasselbe empfohlen bei Peter, Encyklop. d. mikr. Technik, 1903, Capit. plast. Rekonstr.). Größere Differenzen im Schmelzpunkt des Paraffins ergeben nämlich beim Schneiden und Strecken der Schnitte an der Stelle, wo die beiden Paraffinsorten zusammenstoßen, Spannungen und Verzerrungen. Diese Stelle ist aber gerade in einem solchen Fall die Markierungslinie! Mit diesen Modifikationen hat sich mir die Born-Peter'sche Methode sehr bewährt. Ich verwende sie bei allen Serien und habe sie für das Laboratorium als Regel für alle Präparate der embryologischen Institutssammlung eingeführt. Einige der angegebenen Verbesserungen (z. B. die Verwendnng von Glycerineiweiß für die Markierungsfläche) verdanke ich dem Präparator des Instituts, Herrn A. Vierling.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Konturen für die letzteren einzeichnen. Kein Strich wird dabei ausgeführt, ohne das Präparat zur Kontrolle vor Augen zu haben[1])!

Für Objekte, bei welchen komplizierte Anordnungen nach allen Dimensionen des Raumes vorhanden sind, wird freilich eine einzige graphische Rekonstruktion nie zum Ziele führen. Verschieden gerichtete Serien können da aushelfen. Dann ist die plastische Rekonstruktion von großem Vorteil oder selbst unentbehrlich. In unserem Fall habe ich dieselbe angewendet, um mich zu vergewissern, ob nicht etwa die Diskrepanz der dorsalen Muskelanlagen mit den Skelettradien, von welcher bisher die Rede war, durch eine entsprechende Schieflage der Muskeln auf der ventralen Seite kompensiert sein könnte. Daß eine solche Kompensation keine komplette sein könnte, ist ja ohne weiteres klar, wenn man die windschiefe Stellung der Muskel- und Skeletteile zu einander berücksichtigt. Aber selbst eine örtlich beschränkte Kompensation ließ sich am Wachsmodell nirgends finden. Die ventralen Muskeln weichen in ihrer Richtung ebenso beträchtlich von derjenigen der Radien ab wie die dorsalen. Diese Diskrepanz ist nicht dieselbe wie bei den dorsalen Muskeln, also, wie es scheint, unabhängig von der letzteren. Auch sie vermindert sich in den älteren Stadien und führt bei den meisten Radien zu völliger Konkordanz, bei einigen jedoch (vergl. S. 399) fand ich auch beim ausgebildeten Tier noch Diskrepanzen. Bei dem Spinax nahe verwandten Acanthias erhalten sich letztere in weit höherem Maße (Braus 1900, Taf. XXIX, Fig. 1).

Nach dieser ausführlichen Darstellung meiner Befunde, wiederhole ich für Spinax niger meinen früheren Satz: Der wahre Sachverhalt zeugt gerade entgegengesetzt der Meinung Rabls für eine ursprüngliche Diskrepanz zwischen Muskel- und Skeletteilen, welche erst allmählich und successive einer annähernden oder völligen Konkordanz beider Platz macht.

Derselbe gilt für das embryonale Geschehen bei unserem Objekt, wie oben bewiesen ist. In dem Zusammenhang meiner Arbeit war er aber weniger ontogenetisch gemeint. Er war vielmehr umfassender gedacht, wie aus der betreffenden Stelle (1900, S. 266 und 267) klar hervorgeht. Für unsere jetzigen rein entwickelungsgeschichtlichen Feststellungen fragt es sich, ob dem Befund bei Spinaxembryonen allgemeinere Bedeutung zukommt.

Auch hier liegen bestimmte Tatsachen vor. Einmal kann man sich bei aufmerksamer Verfolgung von Schnittserien durch Squalidenembryonen, von denen verschiedene Species aus verwandtschaftlich fernstehenden Familien von mir daraufhin untersucht wurden, überzeugen, daß Diskrepanzen in der Entwickelung allgemein verbreitet sind. Die genauere Lokalisation könnte nur durch Rekonstruktionen festgestellt werden. Diese Methode ist natürlich sehr weitläufig.

Doch können wir ihrer entraten, da schon aus der numerischen Relation hervorgeht, daß eine Konkordanz der Skelettradien mit Muskelanlagen nicht nachweisbar ist. Außerdem führt uns die ziffermäßige Beziehung der Muskeln und Skelettanlagen zu einander direkter zu dem Hauptproblem, wie sich die letzteren zur Metamerie verhalten.

Die numerische Relation, zu welcher ich mich jetzt wende, ist mit der topographischen Relation (Konkordanz bezw. Diskrepanz) deshalb eng verknüpft worden, weil nach der früher allgemein herrschenden Ansicht von der Konkordanz der Muskel- und Skelettelemente als natürliche Konsequenz

1) Schon in früheren Arbeiten habe ich die Kastschenkosche Methode benutzt (Morphol. Jahrb., Bd. XXVII, 1899, Taf. XXI, Fig. 6). Besondere Anregung, dieselbe möglichst umfänglich anzuwenden, gaben mir dann später die wundervollen Rekonstruktionen von H. Spemann (Würzburg), welche mit derselben Methode gewonnen waren. Auch A. N. Sewertzoff (Festschrift f. C. Kupffer 1899 u. a. O.) hat die Methode besonders gepflegt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auch die Identität der Zahl angenommen werden mußte. Denn wenn je zwei Muskeln (ein dorsaler und ventraler) genau einen Radius zwischen sich fassen, so muß ja die Zahl der dorsalen Muskeln, wie auch diejenige der ventralen, genau gleich derjenigen der Radien sein. Nachdem einmal festgestellt war, daß die Muskulatur der Flossen entwickelungsgeschichtlich von der metameren Muskulatur des Rumpfes abzuleiten ist, schien hier die Möglichkeit gegeben zu sein, die numerische Relation zwischen Flossenradien und Flossenmuskeln nun auch auf die Rumpfmuskeln und damit also auf die Rumpfmetameren umzurechnen. C. Rabl hat dies zuerst versucht und ist zu dem Resultat gekommen, „daß die Zahl der Strahlen gleich ist der doppelten Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen beteiligen. Dieser Satz gilt in gleicher Weise für die Squaliden, wie für die Rajiden“ [1]), (Theorie des Mesoderms S. 203). Wenn ich die Zahl der Urwirbel, welche beteiligt sind, mit W und die Zahl der Radien mit R bezeichne, so läßt sich dieser Satz Rabls auch ausdrücken in der Formel $\frac{R}{2} = W$. Durch weitere Umrechnungen, auf welche ich jedoch nicht einzugehen brauche, ist daraus die zu weiterer Verbreitung gelangte Formel Rabls geworden.

Ich glaube jetzt, nachdem nicht mehr am Vorkommen von Dysmetamerieen der Muskeln und Diskrepanzen derselben mit dem Skelett gezweifelt werden kann, erst recht, daß man die numerische Relation nicht prüfen kann durch Vergleichung der Zahl der Radien und der Zahl der Musculi radiales. Auch die Zahl der Muskelknospen ist nur dann zu gebrauchen, wenn wirklich sämtliche Muskelknospen mit Sicherheit gezählt werden. Und schließlich sind in Fällen, wo Muskelknospen rudimentär geworden oder sonstwie nicht entwickelt sind, auch alle diejenigen metameren Anteile mit in Rechnung zu stellen, welche nur überhaupt die Muskeln der Extremität aufbauen helfen.

Wenn man auf diese Weise tatsächlich „die Zahl der Urwirbel, die sich an der Bildung der Flossen beteiligen“, bestimmt, so ist das Resultat ein überraschendes. Ich konnte niemals bei zahlreichen daraufhin untersuchten Objekten weder bei Squaliden, noch bei Rajiden nachweisen, daß $\frac{R}{2} = W$ im obigen Sinne ist. Im Gegenteil, es stellte sich völlige Unabhängigkeit der Zahl der Radien von der Zahl der beteiligten Metameren heraus.

Ich habe diesbezügliche Beweise bereits früher kurz veröffentlicht (Verhandl. d. anat. Ges. Kiel 1898 und Morph. Jahrb., Bd. XXVII) und will sie hier zusammenstellen. Zunächst möchte ich über die Untersuchungsobjekte Rabls berichten, auf welche er seinen oben zitierten Satz aufbaut. Es ist das ein Scylliide (Pristiurus melanostomus), ein Spinacide (Acanthias vulgaris) und ein Torpedinide (Torpedo marmorata).

Was Pristiurus angeht, so sind dort 21—22 Radien in beiden Flossen vorhanden (Rabl, Theorie des Mesoderms, S. 203). Bei der Brustflosse sind embryonal 14, bei der Beckenflosse 17 (beim ausgebildeten Tier noch 15) Metameren am Aufbau der Muskulatur beteiligt. Die Formel heißt also hier nicht $\frac{R}{2} = W$, sondern etwa $\frac{R}{2} + 3 = W$ für die Brust-, $\frac{R}{2} + 6 = W$ für die Beckenflosse.

Von Spinacidenembryonen, dem zweiten Objekt Rabls, wähle ich Spinax niger. Hier besitzen Brust- und Beckenflosse die gleiche Zahl an Radien, nämlich 19. Am Aufbau der Muskulatur bei der embryonalen Brustflosse sind mindestens 10, bei der Beckenflosse mindestens 20 (im ausgebildeten Zustand noch 14) Metameren beteiligt gefunden worden. Die Formel heißt also auch hier nicht $\frac{R}{2} = W$, sondern für die Brustflosse etwa $\frac{R}{2} + \frac{1}{2} = W$, für die Beckenflosse etwa $\frac{R}{2} + 10\frac{1}{2} = W$.

---

1) In seinen „Gedanken und Studien etc.“ S. 535, sagt Rabl, daß er seine Formel für die Rajiden „aber nur für diese“ aufstellte. Das ändert natürlich nichts daran, daß der hier wesentliche Inhalt der Formel, die metamere Relation, für alle Selachier gelten soll, wie die citierte Stelle klar ausdrückt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Schließlich wähle ich für die Torpediniden Torpedo ocellata. Bei der Brustflosse zähle ich 56 Radien; bei Embryonen beteiligen sich 26 (beim ausgewachsenen Tier 27) Metameren an der Muskularisierung derselben. Die Formel lautet also auch hier nicht $\frac{R}{2} = W$, sondern $\frac{R}{2} - 2 = W$. Bei der Beckenflosse beträgt die Zahl der Radien 20, diejenige der beteiligten Metameren 14 (beim ausgewachsenen Tier 12). Formel: statt $\frac{R}{2} = W$ vielmehr $\frac{R}{2} + 4 = W$.

Schon bei den drei Familien, welchen Rabl sein Material entnahm, ist also tatsächlich keine feste numerische Relation vorhanden, wenn man wirklich die metameren Bausteine der Muskulatur der Flossen prüft. Alle scheinbar die Formel $\frac{R}{2} = W$ bestätigenden Ergebnisse beruhen darauf, daß die Muskelanlagen nicht in allen Stadien metamer sind und außerdem nicht immer die Gesamtanlage der Muskulatur repräsentieren.

Sollte vielleicht doch noch nach den angeführten Beispielen an eine sehr versteckte Gesetzmäßigkeit gedacht werden, so ist auch dies zu beseitigen durch Untersuchung eines größeren Materials. Ich habe freilich keine vollständigen Erfahrungen über Embryonen von anderen Familien. Doch ist es möglich, auch am ausgebildeten Tier noch festzustellen, wie viel Metameren mindestens die Muskulatur der Flossen gebildet haben. Zu diesem Zweck habe ich früher schon (1898) die Zahl der metameren Flossennerven gezählt und deren Zahl für die Zahl der Urwirbel (W) eingesetzt. Bei 20 verschiedenen Squaliden und Batoiden (Rajiden u. s. w.) war kein Mal $\frac{R}{2} = W$ festzustellen; dagegen schwankten die notwendigen Modifikationen dieser Formel bei der Brustflosse zwischen $\frac{R}{2} + 5\,^1/_2$ und $\frac{R}{2} - 6 = W$, bei der Beckenflosse zwischen $\frac{R}{2} + 17$ und $\frac{R}{2} - \,^1/_2 = W$. (Jenaische Zeitschr., Bd. XXXI, Tabelle S. 446.)

Die Tatsachen der Entwickelungsgeschichte sind also die, daß 1) ganz zu Anfang metamere Muskelanlagen ohne feste numerische Beziehungen zu den späteren Radienanlagen in die primitiven Extremitäten eintreten, daß 2) am Ende der Entwickelung aus diesem Material Muskeln entstanden sind, welche sich fast ganz oder ganz den inzwischen gebildeten Skelettradien der Lage und der Zahl nach angeschlossen haben. Zwischen diesen beiden Extremen des Entwickelungsprozesses liegt aber nicht eine einfache Anlagerung der Radien an die ersten Muskelknospen in statu nascendi, so daß die Metamerie der letzteren gleichsam auf die ersteren ausstrahlte. Sondern es ist ein völliger Umformungsprozeß eingeschaltet, welcher die metameren Bausteine der Extremitätenmuculatur zu neuen Verbänden zusammen schließt, und erst aus den so erzeugten dysmetameren Produkten (Musculi radiales) die eigentliche Muskulatur der Endstufe mit ihren Beziehungen zum Skelett aufbaut.

Dieser Umformungsprozeß ist embryologisch einmal durch die Anastomosenbildung zwischen den anfänglichen Muskelknospen gegeben und ferner durch die Ueberführung der Diskrepanzen zwischen Muskeln und Radien in geringere Abweichungen der Topographie oder in völlige Konkordanzen.

Man kann sich zur Erklärung dieser Entwickelungsvorgänge vorstellen (wie ich dies vergleichend-anatomisch durchzuführen versuchte [1900], daß ursprünglich (phylogenetisch) nur der letztere Modus bei den primitiven Extremitäten in Tätigkeit war und so allmählich hochgradige Diskrepanzen in etwas weniger hochgradige, d. h. schließlich in immer mehr übereinstimmende Lagerung von Muskulatur und Skelett zu verändern bestrebt war. Wie immer bei der Muskulatur pflegt die streng metamere Einteilung starken Umformungsprozessen hinderlich zu sein und deshalb allmählich aufgegeben zu werden. Das sieht man ja an jedem Muskel unseres Körpers. So denke ich mir auch bei der Entstehung der Gliedmaßenmuskulatur allmählich die Metamerie zur besseren Adaptierung der Muskeln an das Skelett

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und des letzteren an diese in Wegfall kommen. In der speziellen Entwickelung verläuft der größte Teil dieser Umformungen in der Art eines Austausches metameren Baumateriales durch die Anastomosen. Nur ein Rest der sie ursprünglich bedingenden Verlagerungen äußert sich noch in der Umbildung von Diskrepanzen in Konkordanzen.

VI. Die Objekte, welche für eine Vergleichung mit dem Gliedmassenskelett in Betracht kommen können, in ihrer Entwickelung. (Pinnae, Visceralskelett.)

Das Gliedmaßenskelett ist von den verschiedenen Autoren mit untereinander sehr differenten Objekten in Vergleich gesetzt worden. Rippen, Unpaarflossen (oder Pinnae) und Visceralbogen sind es, also völlig heterogene Gebilde, welche hierhin gehören. Man kann sagen, daß in bestimmten Epochen der Morphologie abwechselnd einer von diesen Vergleichen Mode war. So löste einer derselben den anderen ab.

Auf den Vergleich mit Rippen braucht heutzutage wohl kaum eingegangen zu werden. Die Entwickelung zeigt die Anlagen derselben im unmittelbaren Zusammenhang mit der Wirbelsäule (*Rp* Fig. 7b). Die Bogenform ausgebildeter Rippen, welche frühere Anatomen zur Aufstellung des Vergleiches veranlaßte, ist also eine spät von den Rippen gewonnene Konfiguration, welche erst dann gebildet wurde, wenn sie zur Stütze des Rumpfes an die seitliche Bauchwand vordrangen und hier die Rundung derselben wiederholten. Die Extremitätengürtel dagegen entstehen in der Rumpfwand und dringen in solchen Fällen, wo sie sich mit dem Achsenskelett verbinden (mit dem Schädel oder der Wirbelsäule bei der vorderen Extremität mancher Fische und beim Beckengürtel der Tetrapoden), erst sekundär zu demselben vor. Die Ontogenie niederer Vertebraten ist also zum mindesten einem solchen Vergleich nicht günstig. Es bleiben deshalb die Pinnae und Visceralbogen zur genaueren Prüfung übrig. Es liegt dabei nicht in meiner Absicht, eine detaillierte Entwickelungsgeschichte des Skelettes eines dieser beiden Systeme zu geben. Denn das möchte ich einer anderen Gelegenheit vorbehalten. Dagegen sollen solche embryologische Tatsachen hervorgehoben werden, welche mit den bisherigen Erfahrungen nicht oder nicht ganz übereinstimmen und deshalb neues Licht auf die Vergleichsobjekte zu werfen im stande sind. Auch hier führe ich meine von früheren Autoren abweichenden Befunde der Hauptsache nach auf das neue embryologische Material zurück.

A. Das Skelett der Unpaarflossen [Pinnae[1])].

Die Innenstrahlen der Pinnae entwickeln sich verschieden und zwar je nach der Pterygiophorenklasse , welche als Objekt der Untersuchung ausgewählt wird, und je nach den verschiedenen Pinnae selbst bei ein und demselben Objekt.

Bei Spinax niger ist die Ontogenie des Skelettes in den Dorsalflossen eine ganz andere als in der hypochordalen Caudalis. Daß dies eine allgemeine Erscheinung bei Selachiern, Ganoiden und Teleostiern ist und daß zu der Gruppe der Dorsales sich noch die Analis und die epichordale Caudalis gesellen, hoben bereits Balfour und Parker[2]) hervor.

In Fig. 7a ist die erste Zellverdichtung abgebildet, welche die Anlage des Skelettes der Dorsalis

1) Es ist dieser Abschnitt ein kurzer Auszug meiner Ausführungen in Hertwigs Handbuch der vergl. u. exp. Entwickelungsl. über dasselbe Thema, soweit derselbe sich auf eigene Untersuchungen stützt.

2) Balfour and Parker, On the structure and development of Lepidosteus, Philos. Transact. R. Soc. London, 1882.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bildet. Sie ist vom Rückenmark durch einen geringen Zwischenraum getrennt. Züge von Mesodermzellen und -fasern, welche quer von einer Seite der Flossenleiste zur anderen verlaufen, schließen basal gleichsam die Flossenleiste gegen die Medulla ab, so daß auf Querschnitten die Abgrenzung der Mesodermverdichtung eher noch schärfer erscheint als im Sagittalschnitt. Auch ist die Anlage der Neuralbogen in diesem Entwickelungsstadium dorsalwärts noch nicht so weit in die Höhe gerückt, daß an ein unmittelbares Hervorwachsen der Skelettanlage der Pinna dorsalis aus jenen gedacht werden kann. Die Anlage des Skelettes in der Dorsalis ist also eine diskrete.

Fig. 7a.

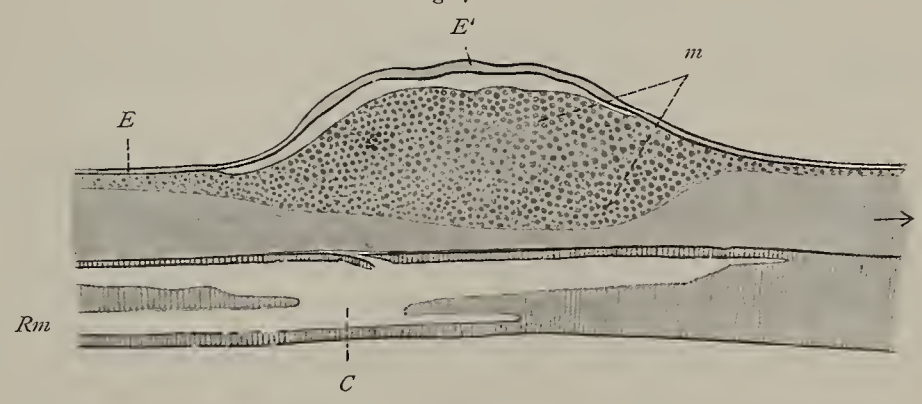


Fig. 7b.

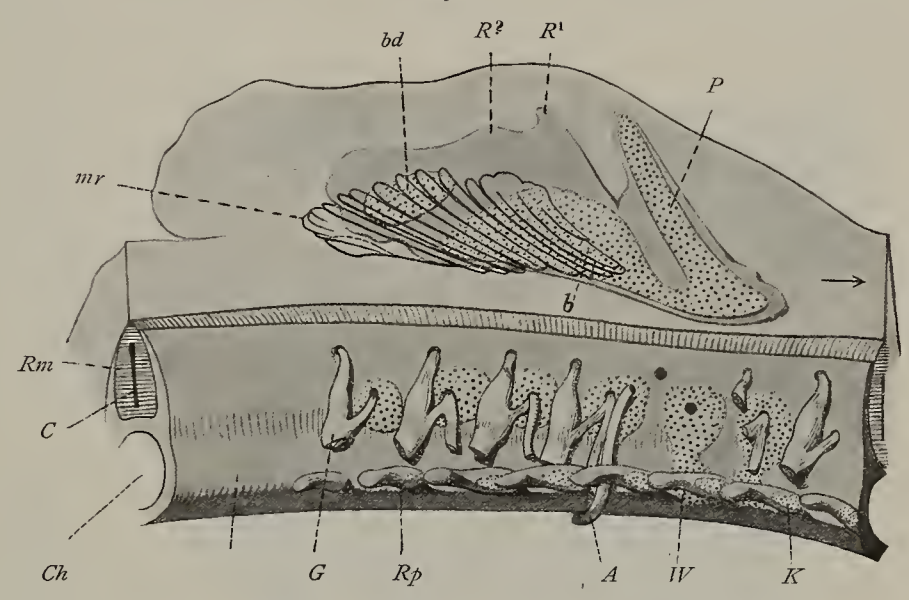


Fig. 7. Zwei Stadien der Skelettentwickelung bei der 1. Dorsalis von Spinax niger. a) Sagittalschnitt durch einen Embryo von 20,5 mm Länge (dasselbe Stadium wie in Fig. 1, Taf. XIII), Vergr. 48mal; b) graphische Rekonstruktion (nach KASTSCHENKO), zugleich für die benachbarte Wirbelsäule. Embryo von ca. 35 mm Länge. (Vergr. d. Orig. 90mal, hier 30mal). *E* Ektoderm (bei *E'* etwas abgehoben). *Rm* Rückenmark mit *(C)* Centralkanal (in Fig. 7a unregelmäßig angeschnitten). *Ch* Chorda. Die vorknorpeligen Anlagen der Pinna, Wirbelsäule und Rippen sind in Fig. 7b in grauem Ton dargestellt, die Knorpelanlagen getüpfelt. *W* Anlage der Wirbelkörper. *K* Knorpelzentren in den Rippen. *G* Spinalganglion mit dorsaler und ventraler Wurzel. *A* Gefäß, welches neben der Wirbelsäule in die Höhe zieht. Am (kaudal) darauffolgenden Wirbel ein Ast dieses Gefäßes, welcher das ventrale Nervenloch passiert. Der Pfeil gibt die Richtung nach dem Kopf an. (Alle übrigen Figurenbezeichnungen im Text erklärt.)

Es ist das eine Bestätigung der allgemein von den Embryologen seit BALFOURS Monographie über die Selachierentwickelung gefundenen Art der Ausbildung. P. MAYER, dessen Arbeiten[1]) besonders ausführliche Belege für die diskrete Anlage des Skelettes brachten, hat außerdem die Ansicht aufgestellt, es entwickele sich das Skelett von außen nach innen, also axipetal.

Bei Spinax ist dies leicht zu prüfen, weil das Skelett der Dorsales bei diesem Hai nicht wie bei anderen Formen in Längsstäbe gegliedert ist, sondern weil es sich um Platten handelt, von welchen eine größere (*b*, Fig. 7b) im basalen Teil der Flosse liegt, während die kleinere *(bd)* sich mehr distalwärts befindet. Von freien Radien findet sich nichts, auch nicht in der Entwickelung (Fig. 7a).

Der Strahl *P* (Träger des Dentinstachels) ist das deutlichste, aber ein einseitig differenziertes Ueberbleibsel der Radien. Auch er steht mit dem Basale *b* von vornherein in kontinuierlichem Zusammenhang. Andere Radien bilden sich als kleine Höckerchen auf dem distalen Kontur des Vorknorpels aus (R^1 und vielleicht $R^?$). Später erhalten sie separate Knorpelzentren, und R^1 bildet einen diskreten Knorpelstrahl von ziemlicher Länge.

So zeigt sich in dieser Entwickelung axifugales Fortschreiten der Entfaltung. Denn die einheitliche Mesodermplatte der Fig. 7a hat bereits einen basalen Kontur, welcher in seiner Form und in

1) P. MAYER, Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitteil. d. Zool. Stat. Neapel, Bd. VI, 1886.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

seiner Lage ganz dem basalen Kontur des viel älteren Stadiums 7b entspricht. Jedenfalls ist derselbe nicht axipetal verschoben zwischen den beiden Ausbildungsformen 7a und 7b. Dagegen hat sich der distale Rand der Sklettanlage verändert. An diesem muß also neues gewachsen sein. Dies zeigt sich einmal am Vorknorpel, welcher in den Zwischenstadien zwischen 7a und 7b besser hervortritt und *P* sowohl wie R^1 *(R?)* successive entwickelt. Es zeigt sich aber auch am Knorpel. Denn zuerst tritt das Basale *b* auf (in einer zwischen 7a und 7b liegenden Stufe, welcher *bd* noch fehlt). Dann bildet sich das distalere Basale *bd* und der Knorpel *P* wächst stärker aus (Fig. 7b), schließlich entstehen noch Knorpelchen am distalen Rand (in R^1 und weiter kaudal. Vergl. Mivart l. c. Taf. LVII, Fig. 4.)

Allerdings muß in alten Entwickelungsstadien eine geringe axipetale Verlagerung des Skelettes erfolgen. Denn beim ausgewachsenen Tier ist die basale Kante der Platte *b* nicht nur mit dem vorderen Teil, an welchem Kontinuität mit dem Knorpel *P* besteht, fest dem Achsenskelett aufgelagert, sondern auch mit dem hinteren, kaudalen, welcher in Fig. 7a und b schräg vom Rückenmark sich abhebt. Die Befestigung ist auch an dieser Stelle eine innige, besonders deshalb, weil an ihr nach beiden Seiten des Körpers zu kurze, flügelförmig abstehende Knorpellamellen entstanden sind, welche gleichsam zur Verankerung des Basale am Achsenskelett dienen.

Ich fasse diese axipetale Verlagerung (und ähnliche nachträgliche Verbindungen des Skelettes der Pinnae dorsales bei Selachiern) als sekundäre Bildungen auf, welche sich wahrscheinlich deshalb entwickelten, weil die als Waffe (oder in anderen Fällen zum Balanzieren) benutzte Flosse eines festeren Haltes bedurfte als den, welchen sie zwischen den Muskeln fand. Dies bemerke ich deshalb, weil ich der Ansicht Gegenbaurs, daß solche Verbindungen bei den Dorsales Ueberreste primärer Zusammenhänge seien, nicht beipflichten kann (siehe die nähere Begründung dieser Ansicht bei Hertwig, vergl. S. 406 Anm. 1).

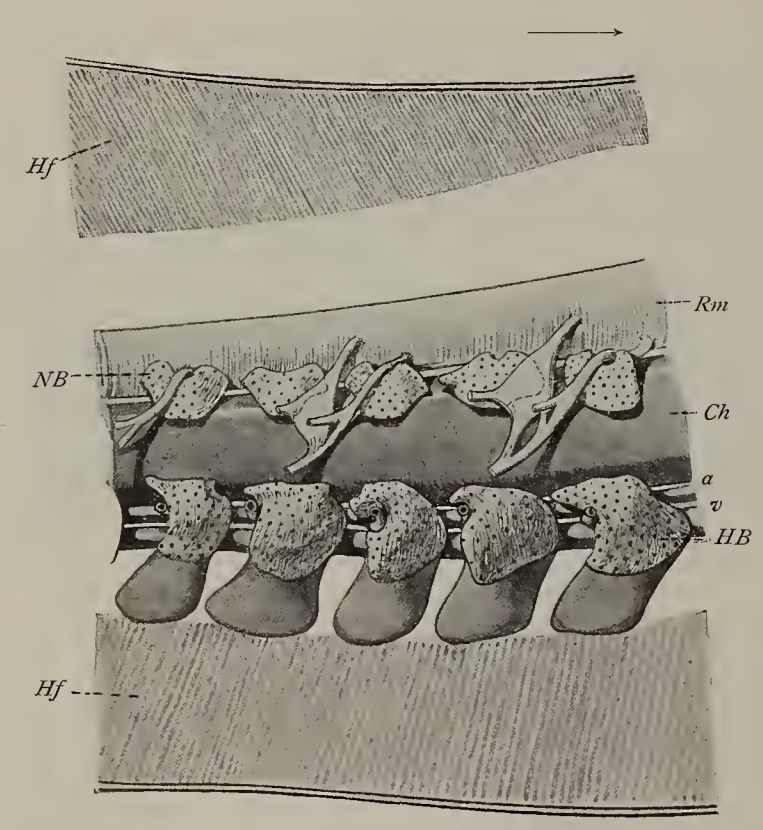


Fig. 8. Skelett der Schwanzwirbelsäule und hypochordalen Caudalis. Graphische Rekonstruktion (nach Kastschenko) von demselben Embryo entnommen, von dem Fig. 7b stammt. Vergr. des Originals 70mal, hier 35mal. Die Vorknorpelanlage der Wirbelkörper selbst ist fortgelassen. Auf der Chorda *(Ch)* sitzen die Knorpelanlagen der Neuralbogen *(NB)* und Hämalbogen *(HB)* auf. Zwischen den letzteren die Caudalarterie *a* und -vene *v* mit Seitenästchen, welche zwischen den Hämalbogen liegen. Die Neuralbogen liegen dem Rückenmark *(Rm)* an. Aus letzterem entspringen dorsale und ventrale Spinalnervenwurzeln. Die dorsalen Wurzeln mit Spinalganglion. Die Anordnung der Neural- (und Hämal)bogen zu den metameren Nerven beweist, daß die Wirbel des Schwanzes Halbwirbel sind (vergl. Braus, Morph. Jahrb., Bd. XXVII, 1899, S. 424 Anm. Auch C. Rabl hat seine früher abweichende Meinung neuerdings zurückgezogen (s. Gedanken und Studien, 1901, S. 545, Anm. 25). *Hf* Hornfäden des Flossensaumes.

Ganz anders verhalten sich betreffs der Kontinuitätsfrage diejenigen Skelettelemente, welche sich in der hypochordalen Caudalis befinden. Auch von diesen hat P. Mayer angegeben, daß sie diskret entständen und sich wie alle anderen Stützen der Pinnae sekundär dem Achsenskelett anschlössen. Es widerspricht dies der älteren Angabe von Balfour und Parker (l. c.), welche die hypochordale Caudalis ausdrücklich allen übrigen Unpaarflossen wegen der Verschiedenheit der Skelettentwickelung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gegenüberstellten. Auch ich finde bei Spinaxembryonen die ersten Anlagen der sogenannten „Hämaldornen", der Radien für die hypochordale Analis, in kontinuierlichem Zusammenhang mit den Hämalbogen.

Sie bestehen in dem der graphischen Rekonstruktion Fig. 8 zu Grunde liegenden Objekt aus Vorknorpel (die dunkel getönten Fortsätze der Hämalbogen *HB)*. Später dringt auch der Knorpel von den Hämalbogen in die Dornen vor, nachdem sich erstere in der Medianebene vereinigt haben. Eine Abtrennung der Dornen von den Hämalbogen findet bei Spinax (und den meisten Selachiern) auch beim ausgebildeten Tier nicht statt. Das Wachstum ist natürlich ein rein axifugales.

Es geht nun wohl nicht an, für die Knorpelstützen der verschiedenen Pinnae eine heterogenetische Abstammung zu postulieren, wie dies Balfour und Parker auf Grund solcher Unterschiede getan haben. Denn einmal ist doch auch bei den Pinnae dorsales das Wachstum ein axifugales wie bei der hypochordalen Caudalis. Ferner legen sich alle Unpaarflossen bei manchen Formen noch als eine zusammenhängende Flossenleiste an, und speziell bei der hypochordalen Caudalis und Analis sind engere genetische Homodynamieen in der äußeren Form von Agassiz konstatiert worden. Im letzteren Fall müßten Ausschnitte aus derselben ursprünglichen Flosse an übereinstimmend gebauten Stellen des Körpers völlig heterogenetische Skelettanlagen erhalten haben, was nicht wahrscheinlich ist. Schließlich hat Gr. Kerr[1]) bei Lepidosirenembryonen eine völlig gleichartige Entwickelung der Radien in der ganzen hier noch einheitlichen Pinna (epi- und hypochordal) gefunden und zwar als „wahre Dornfortsätze der Wirbelsäule" (auch bei Selachieren ist in Ausnahmefällen Zusammenhang der Radien mit Neuralbogen in der epichordalen Caudalis und ferner Ablösung von Hämaldornen in der hypochordalen Caudalis beobachtet worden, so daß also auch bei ihnen Uebergänge zwischen den beiden sonst scharf geschiedenen Gruppen zu bestehen scheinen).

Es kann nicht zweifelhaft sein, welcher von den beiden geschilderten Typen der phyletisch ältere ist. Denn bei der größeren Gruppe (Dorsales, Analis und epichord. Caudalis) ist der Unterschied gegenüber der hypochordalen Caudalis doch nur der, daß im Anfang eine Spalte zwischen Achsenskelett und Skelettanlage der Flosse besteht. Ob an Stelle derselben nicht früher einmal Skelettgewebe in irgend einer Form gelegen war, welches auf Zustände wie bei den Hämaldornen der hypochordalen Flosse und wie bei sämtlichen Dornen des Lepidosiren zurückzuführen wäre, können wir aus der Ontogenie direkt nicht entnehmen (denn was sie uns hier aussagt, ist etwas rein Negatives). Wir können uns aber sehr wohl denken, daß ein solcher Zusammenhang wie bei den Flossen, welche ihn noch besitzen, verloren gehen mußte. Die letzteren, welche von den Bogen der Wirbelsäule aus entstehen, sind völlig metamer angeordnet. Das ist bei den diskret sich entwickelnden Skelettteilen in den genannten Pinnae nicht der Fall. Es kommen meistens mehrere auf ein Metamer und zwar eine wechselnde Zahl auf jedes[2]). Schließlich kann, wie bei Spinax, von der Metamerie fast jede Spur verschwunden sein, obgleich wir, wie ich glaube, doch eine solche in den Ahnenzuständen solcher Flossen annehmen müssen (s. S. 412). Sind also z. B. in einem Basale wie dem der Dorsalis von Spinax viele

1) Ich verdanke diese Kenntnis einer Mitteilung des mir befreundeten Autors, welcher mir dieselbe zur Publikation im Hertwigschen Handbuch zur Verfügung stellte. Man findet sie dort im Kapitel „Extremitäten" abgedruckt.

2) Vergl. auch die Arbeiten von Thacher, welcher bei ausgebildeten Formen zeigte, daß keine feste numerische Korrespondenz zwischen diesen Radien und den Wirbeln besteht. Meistens entspricht ein Radius plus dem Bruchteil eines zweiten einer Wirbellänge; bei Carchariiden sogar c. 2,5, in der Analflosse von Sphyrna 3,5 Radien pro Wirbel u. s. f. Thacher, Median and paired fins etc. Trans. Connecticut Acad., Vol. III, New-Haven 1878, S. 285.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Radien vereinigt (aus der Anzahl der Musculi radiales *mr*, welche in Fig. 7b mindestens 14 beträgt, läßt sich eine recht große Zahl vermuten), so ist es verständlich, daß bei der ersten Mesodermverdichtung keine kontinuierliche Verbindung mit anderen Skelettelementen der ausganggebenden Metameren mehr vorhanden sein kann, selbst wenn eine solche ursprünglich vorhanden war. Denn das ganze Skelett der Pinna dorsalis entspricht ja bei Spinax bei seinem Auftreten dem Bereich von nur 6 Metameren (Fig. 7). Es ist bei der Konkrescenz zusammengedrängt und von den Muttermetameren entfernt worden, (daher auch die zahlreichen Plexusbildungen im Nervensystem, welche P. Mayer fand). Wie sollen da noch Zusammenhänge bestehen können in dem Stadium, in welchem wir die Skelettanlagen zuerst auftreten sehen, nämlich nach vollzogener Konkrescenz, bei den Basalia, oder doch bei dysmetamerer Orientierung?

Es sind dies alles freilich Vermutungen. Es erscheint mir aber nicht ausgeschlossen zu sein, daß man durch besondere Methoden verfolgen könnte, wie sich die Mesodermzellen zusammenfinden, welche die ersten Verdichtungen an Stelle des Skelettes der Pinnae bilden. Durch die Bornsche Transplantationsmethode haben G. Harrison[1]) und ich (Experim. Morphol. l. c.) bei anderen Organen bereits beträchtliche Verschiebungen von Zellen nachgewiesen. Nach meinen bisherigen Erfahrungen glaube ich, daß die hier in Betracht kommenden Tiere eine Anwendung derselben Methode — allerdings unter gewissen Schwierigkeiten — ermöglichen. Es ließe sich dann tatsächlich prüfen, ob ein Zusammenhang der Skelettanlagen in den Pinnae mit bestimmten Metameren in einer früheren Phase besteht als derjenigen, in welcher die (dysmetamere) Mesodermverdichtung sichtbar wird.

Was nun die Frage angeht, ob das Skelett der Pinnae in seiner Entwickelung Berührungspunkte mit der Ontogenie der Pterygia aufweise, so läßt sich auch ohne feste Entscheidung in dem oben berührten Problem jetzt schon eine bestimmte Konsequenz ziehen. Es lag natürlich nahe für denjenigen, welcher eine Entwickelung des Skelettes der paarigen Flossen von außen nach innen annahm (Thacher-Mivarts Hypothese) und andererseits auch in der Entwickelung des Skelettes der Pinnae axipetale Verschiebungen zu erkennen glaubte (P. Mayer), alle Uebereinstimmungen im eigentlichen freien Gliedmaßenskelett bei den Pterygia und Pinnae als Beweise für eine primäre, homoiogenetische Entstehung aufzunehmen. Denn an jenen Punkten, in den freien Gliedmaßen, den auch äußerlich so ähnlichen Flossenleisten, sollte ja nach dieser Ansicht der Ausgangspunkt des ganzen Prozesses lokalisiert sein. Ueberall da jedoch, wo ganz unüberbrückbare Klüfte zwischen einer Vergleichung der ausgebildeten paarigen und unpaaren Flossen bestehen, besonders also in dem Existieren eines zonalen Skelettes (Schulter- und Beckengürtel) bei dem einen und kompletten Fehlen bei dem anderen, war gemäß diesen Hypothesen entwickelungsgeschichtlich jede Schwierigkeit gehoben. Die Pterygia erzeugten ja den Gürtel zuletzt und paßten sich dabei der Bauchwand mit ihrer Rundung an; die Pinnae konnten Aehnliches wie die Gürtel der ganzen Topographie nach nicht produzieren, sie verbanden sich statt dessen mit der Wirbelsäule.

Das Bestechende dieser Anschauung zusammen mit den frappierenden Aehnlichkeiten, welche das freie Gliedmaßenskelett bei den Pinnae und Pterygia tatsächlich aufweist (ich komme auf dieselben noch zurück), drängten bei vielen Forschern die erwähnten Bedenken zurück, welche andererseits manche Anatomen a priori veranlaßte, jede genetische Vergleichbarkeit der beiden Organsysteme abzulehnen.

Es ist nach meiner Darstellung der entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen nicht zweifelhaft, daß

1) R. G. Harrison, Experimentelle Untersuchungen über die Entwickelung der Sinnesorgane etc. Arch. mikr. Anat., Bd. LXIII. 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sowohl bei den Pterygia die Dinge anders liegen, als die Hypothese Thachers, Mivarts annahm und daß ebenso bei den Pinnae nur axifugales Wachstum (höchstens in den Endstadien eine sich daran anschließende axipetale Verlagerung) vorkommt. Verfolgen wir also die Entwickelungsvorgänge bei dem Skelett der Pterygia zurück bis in diejenige Phase der Ontogenie, wo die ersten Anlagen sichtbar werden, so kommen wir auf das Zonoskelett, welches allein im Anfang da ist (Taf. XIII Fig. 1). Verfolgen wir die Entwickelungsvorgänge bei dem Skelett der Pinnae zurück, so finden wir als erste Phase Anlagen, welche nichts als metamere Verlängerungen der Wirbelsäule sind (Hämaldornen wie in Fig. 8 oder auch Neuraldornen wie bei Lepidosiren) oder welche wenigstens in nächster Nachbarschaft der Wirbelsäule auftauchen und von da erst auswachsen. Gerade diejenigen Teile in den beiderlei Skelettbildungen sind die ersten in den Frühanlagen der Extremitäten, welche jeder Vergleichung trotzen. Denn schon die ganz verschiedene Konfiguration der Bauchwand einerseits und der Medianebene des Körpers andererseits schließt alle Vergleichbarkeit solcher Anfangszustände aus. Die Aehnlichkeiten und Uebereinstimmungen, welchen ich mich jetzt zuwenden werde, sind gerade diejenigen, welche sich erst sekundär in der Ontogenie ausbilden. Die Entwickelungsgeschichte, als phylogenetisches Dokument betrachtet, zeigt also keineswegs primäre Uebereinstimmung der Skelette bei den Pterygia und Pinnae, sondern eine auf sekundär erzeugte Bestandteile sich beschränkende Aehnlichkeit. Dieselbe könnte demgemäß gerade so gut auf Konvergenz infolge ähnlicher Beanspruchung der auch äußerlich ähnlich gebauten unpaaren und paarigen Gliedmaßen beruhen.

Die Uebereinstimmung zwischen den Skelettelementen der freien Gliedmaßen ist in der Tat eine sehr weitgehende. Sie wurde wesentlich an ausgebildeten Skeletten demonstriert (Thacher, Mivart u. a.). Unter diesen finden sich sowohl einreihige Anordnungen der Radien, bei welchen die Skelettstäbe selbst komplett getrennt sein oder einheitlichen Basalia von der verschiedensten Größe aufsitzen können, als auch zweireihige. Letztere sind allerdings seltener. Bei recenten Haien ist nur in Ausnahmefällen ein Radius auf der anderen Seite des Basale gefunden worden als derjenigen, auf welcher die meisten Radien liegen (Thacher). Bei den fossilen Xenacanthiden und Crossopterygiern dagegen sind sehr charakteristische Beispiele für doppelfiederige Anordnungen der Radien zu einem axialen Basale bekannt. Die Formen also, welche bei den paarigen Flossen als Monostichopterygium und Distichopterygium (uni- und biseriales Archipterygium) bezeichnet werden, sind, wenn auch nicht genau in derselben, so doch in ganz ähnlicher Anordnung bei den unpaaren Flossen auch zu finden.

Ja auch in der Ontogenie des Skelettes der Pinnae ist, falls man nur das freie Gliedmaßenskelett bei den Pterygia im Auge hat, ein Moment völliger Parallelität der Entwickelungsprozesse gegeben. Es ist bisher eigentümlicherweise noch nie genauer untersucht worden, ob sich in der Ontogenie der Basalia bei den unpaaren Flossen noch Reste einer ehemaligen Zusammensetzung aus freien Radien nachweisen ließen. Da bei den Basalia der paarigen Flossen der Streit sich häufig darum gedreht hat, anfangs ob dieselben in den ersten Entwickelungsstadien einheitlich sind und später, als dies sichergestellt war, ob aus solcher Einheitlichkeit ein Argument für oder gegen eine einstige Konkreszenz aus Radien hergeleitet werden könnte[1]), ist es sehr willkommen, in den Basalia der Pinnae ein

1) C. Rabl geht neuerdings so weit, bei den paarigen Flossen einen prinzipiellen Unterschied zwischen den Basalia anzunehmen, je nachdem ontogenetisch eine einheitliche Anlage (z. B. Basale propterygii der Brustflosse) oder eine diskontinuierliche Anlage (z. B. Basale propterygii der Beckenflosse) konstatiert ist (Gedanken und Studien, S. 544, Anm. 8 u. a. O.). Hier tritt uns dieses Moment also schon als Kriterium dafür entgegen, ob Skelettteile, wie die Basalia propterygii, überhaupt vergleichbar sind, wenn sie dem einen oder anderen Entwickelungsmodus folgen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Prüfungsobjekt zu besitzen, an welchem man die Leistungsfähigkeit der Ontogenie in solchen Dingen erproben kann. Denn es ist wohl noch nie von einem Forscher daran gezweifelt worden, daß die Pinnae mit durchweg freien Radien (welche auch die alten fossilen Formen besitzen) die primitiveren Zustände darstellen, daß dagegen die Basalia der Pinnae durch Konkrescenz von solchen abzuleiten sind.

Die Basalia der Dorsalis von Spinax niger legen sich nun, wie ich bereits oben erwähnt habe, von vornherein einheitlich an (Fig. 7a, b). Es ist an ihnen von einer ursprünglichen Zusammensetzung aus freien Radien an meinen Präparaten gar nichts zu bemerken.

Dadurch ist es meiner Meinung nach im höchsten Grad wahrscheinlich gemacht, daß einst freie Skelettstäbe, welche miteinander zu einer einheitlichen Platte basal verschmolzen, in der Ontogenie direkt als kontinuierliche Basalia mit anhängenden Radien auftreten können. Nicht bewiesen ist, wie ich ausdrücklich hinzufügen möchte, daß nun alle Basalia, welche sich einheitlich anlegen, aus einer Konkrescenz einst freier Radien entstanden sein müssen. Es ist gar nicht gesagt, daß nicht manche derartige Platten von jeher einheitlich waren. Die Ontogenie versagt einfach für die Differentialdiagnose zwischen solchen Basalia, welche durch Konkrescenz entstanden sind, und solchen, welche etwa stets einheitlich waren, weil in ihr die ursprüngliche Phase der Diskontinuität bei den ersteren nicht manifest ist.

Während wir bei den paarigen Flossen noch an kleineren Plattenbildungen ontogenetisch die Konkrescenz verfolgen können (z. B. bei Torpedo nach Mollier am Basale propterygii der Beckenflosse, bei Heptanchus an kleinen Platten der Brustflosse vergl. Fig. 5, A u. C, S. 393), legen sich alle anderen einheitlich an. Man kann also daraus keinen Schluß ziehen daraufhin, daß sie auch stets einheitlich waren. Im Gegenteil, sie könnten alle wie die Basalia der Pinnae aus einst isolierten Radien entstanden sein und trotzdem in continuo ontogenetisch auftauchen. Von manchen haben wir sogar paläontologische Funde zur Verfügung, welche uns an Stelle der Platten freie Radien zeigen. Ich habe an der Reihe: Cladodus Neilsoni — Symmorium reniforme — Chlamydoselachus anguineus gezeigt, wie bei den beiden ersten fossilen Vorläufern der dritten, rezenten Form neben dem Basale metapterygii in der Brustflosse noch freie Radien existieren, während Chlamydoselachus an derselben Stelle ein Basale meso- und propterygii aufweist. Wegen des Basale metapterygii, welches die genannten fossilen Formen so gut wie die rezenten besitzen, können wir nichts Sicheres aussagen, da es uns ja selbst bei jenen Frühformen einheitlich entgegentritt. Jedenfalls ist es also älter als die Basalia meso- und propterygii. Ob es nicht auch einst (in der Brust- und Bauchflosse) durch Konkrescenz entstand, darüber scheinen mir die älteren paläontologischen Funde als die oben erwähnten keine einwandfreie Antwort zu geben, da sich die Meinungen der Autoren noch gegenüberstehen, ob sie ein Basale metapterygii (eine Achse) besaßen oder nicht[1]). Ich komme übrigens im Schlußkapitel noch auf diesen Punkt zurück (S. 430).

Fassen wir die Parallelitäten zwischen den Skelettanlagen der Pinnae und freien paarigen Flossen zusammen, so konstatieren wir bei beiden:

1) isolierte Radien. Bei den Pinnae bilden sie sich entwickelungsgeschichtlich bei solchen Formen, bei welchen auch im fertigen Zustand freie Radien existieren. Bei den Pterygia sind sie nur selten (Propterygium-Anlage von Torpedo) beobachtet.

1) Vergl. S. 395, Anm. 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2) Basalia als ontogenetisch einheitliche Anlagen.

3) Ausbildung uniserial angeordneter Radien: Monostichopterygium.

4) Ausbildung biserial angeordneter Radien: Distichopterygium.

Beruhen diese vier auffallenden Parallelitäten auf ursprünglicher Verwandtschaft allgemeinerer Art[1]) oder ist aus ungleichwertigen Ausgangszuständen heraus eine solche Verähnlichung durch Konvergenz denkbar? Das ist die Frage, welche wir uns gegenüber solchen Feststellungen vorzulegen haben. Die übliche Antwort ist die: Pinnae und Pterygia stellen beide äußerlich einander sehr ähnliche Flossen dar, die innere Organisation ist ontogenetisch und vergleichend-anatomisch dieselbe, folglich sind sie identische Bildungen. Dieser Schluß wäre überzeugend, wenn man hinzusetzen könnte: Tertium non datur. Wie nun aber, wenn es noch eine dritte Organisation gibt, in welcher auch alle jene Parallelitäten, welche zwischen den Skelettanlagen der Pinnae und Pterygia bestehen, nachgewiesen werden können? Dann verlieren diese Momente natürlich für die Ableitung der beiderlei Flossenarten von einheitlichen Ausgangszuständen ihre beweisende Kraft. Es wird sich dann vielmehr fragen, welche von den drei Gruppen einander verwandtschaftlich näher stehen und welche nicht? Ich wende mich zu dieser dritten Gruppe, um zunächst sie zu prüfen, wie sie sich ontogenetisch verhält.

B. Das Visceralskelett (innere Visceralbogen, Radien).

Die Untersuchungen von A. Dohrn[2]) über die Entwickelung der Visceralbogen und ihrer Radien bei Selachiern konnte ich an meinem Material im allgemeinen bestätigen. In einigen Punkten jedoch ließen sich neue entwickelungsgeschichtliche Tatsachen auf diesem Gebiet feststellen, welche für das Problem der Vergleichung des Extremitäten- und Visceralskelettes nicht unwesentlich sind. Ich habe schon in früheren Publikationen eine erneute embryologische Untersuchung des Visceralskelettes als dringendes Postulat bezeichnet und sah mich neuerdings durch die eingehenden Untersuchungen vergleichend-anatomischer Art von Karl Fürbringer[3]) über diese Gebilde veranlaßt, mich selbst mit der Ontogemie derselben zu beschäftigen. Auch hier beabsichtige ich keine erschöpfende Darstellung der Entwickelung des Visceralskelettes, da dieselbe nicht an diesen Platz gehört, sondern eine separate Darstellung erfordert. Ich beschränke mich vielmehr auf die wichtigen Instanzen für das meiner Abhandlung zu grunde liegende Problem.

Die Mesodermverdichtungen, aus welchen die Visceralbogen (innere Bogen, Gegenbaur) der Selachierembryonen hervorgehen, wachsen so, daß der vorderste der größte, der hinterste der kleinste ist. Das Tempo nimmt also wie bei fast allen Anlagen des Wirbeltierkörpers cranio-kaudal ab.

---

1) Von einer wirklichen Verwandtschaft nach Art einer Homologie oder auch nur von einer Homodynamie könnte natürlich erst dann die Rede sein, wenn einst paarige und unpaare Flossen eine Einheit gewesen wären oder sonstwie auf einheitliche Urzustände zurückgeführt werden könnten. Versuche dazu liegen vor in der Annahme des ehemaligen Zusammenhanges der paarigen und unpaaren Lateralfalten, der ursprünglichen Paarigkeit der Pinnae, in der Dohrnschen Parapodienhypothese etc. Doch sind alle diese Annahmen höchst unwahrscheinlich (vergl. Hertwigs Handb. d. vergl. Entw., Kapitel Extremitäten). Es könnten also den Pinnae und Pterygia höchstens homomorphe Ausgangszustände, die aber phylogenetisch unabhängig voneinander sind, zu Grunde liegen.

2) A. Dohrn, Studien 4. Die Entwickelung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. Mitt. Zool., Station Neapel, Bd. V, 1884. (Auch Studien 6. 1885 und 15. 1890.) Auf die neueste Arbeit Dohrns 1902 komme ich erst weiter unten zu sprechen (S. 416, Anm.).

3) K. Fürbringer, Beiträge zur Kenntnis des Visceralskelettes der Selachier. Mit Nachtrag. Morph. Jahrb., Bd. XXXI, Leipzig 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Daher kommt es, daß in ein und demselben Entwickelungsstadium die vordersten Bogen in ihrer Form bereits etwas höher differenziert sind als die hinteren.

In Fig. 1, Taf. XIII tritt dies für ein Frühstadium von Spinax niger, in welchem die Anlagen noch rein mesodermatisch sind, schon hervor. Der Mandibularbogen besitzt einen rostralwärts prominenten Vorsprung, welcher dem späteren Palatinum entspricht *(P)* und also das Quadratum in ein Palato-Quadratum umgestalten wird. Im übrigen aber sind die Anlagen der 7 Bogen (Mandibular-Hyoid- und Kiemenbogen) einander so ähnlich, daß wohl kaum angesichts eines solchen Bildes an der Homodynamie derselben gezweifelt werden kann. Besonders klar wird dies, wenn man das ein wenig ältere Stadium der Fig. 2 daneben betrachtet (über die Diagnose dieses Stadiums vergl. S. 385).

Im Stadium 2 weicht die Lage des Mandibularbogens schon weit beträchtlicher von derjenigen der folgenden Bogen ab als im früheren Stadium. Einmal hat sich der Bogen in toto gedreht, und infolgedessen ist die Spitze des in der alten Richtung auswachsenden Labialknorpels *l* nach innen vom Mandibularbogen gerückt[1]). Dann aber hat sich auch ein neuer, sekundärer Fortsatz des Palatinum entwickelt, der Palatobasalfortsatz *pb*, welcher eine Gelenkbildung mit dem Schädel eingeht (die Anlage der Trabecula cranii *Tr. cr.* liegt im Stadium 2 unmittelbar medial von diesem Fortsatz). Im Stadium 1 ist der Fortsatz *P* nur eine etwas höhere Entfaltung des auch bei den folgenden Bogen an entsprechender Stelle vorhandenen Fortsatzes (Processus anterior *Pr. a.*, namentlich beim Hyoidbogen und 1. Kiemenbogen). Durch den Palatobasalfortsatz bekommt er dagegen sein besonderes Merkmal, welches allen übrigen Bogen fehlt. Durch dieses Moment und durch die veränderte Lage verunähnlicht sich also der Mandibularbogen bei Spinax schnell den folgenden Bogen. Bei Heptanchusembryonen ist dies nicht in demselben Tempo der Fall. Vielmehr ist dort in viel späteren Stadien der Ontogenie, nachdem volle Verknorpelung eingetreten ist, noch eine den folgenden Bogen entsprechende Lage und auch das Fehlen eines deutlichen Palatobasalfortsatzes festzustellen (Fig. 13, S. 428). In noch späteren Stadien tritt aber auch bei diesem Notidaniden eine freilich nicht sehr beträchtliche Schrägstellung des Mandibularbogens ein und ebenso entwickelt sich ein ebenfalls kleiner Palatobasalfortsatz. Der Processus palatinus ist dagegen bei Heptanchus in dem erwähnten Stadium (*P* Fig. 13) voll entwickelt und gibt also auch hier, zusammen mit der vermehrten Volumsentfaltung, dem Mandibularbogen ein charakteristisches Gepräge.

Die folgenden Bogen haben sich bei Spinax im Stadium 2 ebenfalls höher differenziert als im Stadium 1. Während bei letzterem der 1. Kiemenbogen *(I)* nur einen geringgradig entwickelten Fortsatz an seinem dorsalen Ende (Pharyngobranchiale *phbr*) aufweist, der eine unwesentliche Differenz gegenüber dem auch beim Hyoidbogen identischen Orts vorkommenden Auswuchs *(Pr. p.)* bedeutet, sind im Stadium 2 aus allen Kiemenbogen stark entwickelte Pharyngobranchialfortsätze ausgesproßt; beim Hyoidbogen ist dagegen eine Vergrößerung des betreffenden Fortsatzes nicht eingetreten. Auch der letzte Kiemenbogen *(V)* hat ihn nicht. Aber bei ihm entsteht in älteren Stadien noch ein Rudiment einer solchen Verlängerung, welches sich mit dem Pharyngobranchiale des 4. Kiemenbogens verbindet. Bei Heptanchusembryonen entwickeln der 5. und auch der 6. Kiemenbogen geradeso wie die vorhergehenden diesen Fortsatz. Hier ist es der 7. Kiemenbogen, welcher nur ein mit dem Fortsatz des 6. verbundenes Rudiment besitzt.

Alle Bogen enden im Stadium 1 mit ihren ventralen Enden völlig frei. Im Stadium 2 haben sich die Mandibularbogen der beiden Körperhälften bis in die unmittelbare Nähe der Medianlinie vor-

1) Sewertzoff, A. N., (Die Entwickelung des Selachierschädels etc. Kupfeersche Festschr. 1899, S. 281) bezeichnet die Horizontalstellung des Mandibularbogens nach Art der Fig. 2 als die ursprüngliche. Auch das Palatobasalgelenk hält er für besonders primitiv. Beidem widerspricht für Spinax dessen Stadium 1.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

geschoben. Aber auch dort sind die ventralen Enden noch nicht vereinigt. Die ventralen Enden aller folgenden Bogen sind noch weit von der Medianlinie entfernt.

Alle Bogen sind sowohl im 1. wie 2. Stadium gleichmäßig homogen, ohne jede Gliederung in Querstücke, auch sind sie nackt, ohne jeden Besatz mit Radien.

Alle Verschiedenheiten der Visceralbogen, welche im Stadium 2 sich zu markieren beginnen und in späteren Stadien immer mehr den Mandibular- und Hyoidbogen gegenüber den Kiemenbogen spezialisieren, verwischen sich um so mehr, je jüngere Entwickelungsstadien wir aufsuchen. In der ersten Phase (Fig. 1) sind sie nicht oder doch in keiner etwa für einen Bogen spezifischen Art entwickelt. Die Bogen sind anfangs in der Ontogenie serial homolog organisiert. Der Embryo zeigt auch hier ein reelles Bild gleich gebauter Bogen im Visceralgebiet, welches von Gegenbaur einst vergleichend-anatomisch abgeleitet wurde. Ob auch der Knorpel L als der Rest eines prämandibularen Bogens zu betrachten ist, wäre seiner Lage nach möglich, ist aber bei der Unvollständigkeit der Anlage bei Spinax nicht zu entscheiden. Bei Heptanchus stehen mir gleich junge Stadien nicht zur Verfügung. Bei älteren Embryonen ist prämandibular nur ein schmaler Knorpelstreif vorhanden (Fig. 13 L). Derselbe ist demjenigen bei Spinax nicht homolog, da er der dorsalen Hälfte des Mandibularbogens in der Lage entspricht, nicht der ventralen, wie das Element bei Spinax. Bei ausgebildeten Heptanchi, bei welchen früher Labialknorpel vermißt wurden, hat bereits K. Fürbringer, l. c. S. 364 einen Rest dieses Labialknorpels nachgewiesen.

Hinter dem letzten Kiemenbogen von Spinax liegt im Stadium 1 die Anlage des Schultergürtels (Fig. 1, Taf. XIII). Dieselbe hat ganz die Form der vorhergehenden Bogen des Visceralgebietes. Sie ist auch von der Medianlinie weit entfernt und endet hier frei mit ihrem ventralen Ende. Erst im Stadium 2 hat sich das letztere dem entsprechenden Ende des Schultergürtels der anderen Körperhälfte in der Medianlinie genähert — ähnlich wie dies in demselben Stadium die Mandibularbogen tun — und in noch späteren Stadien verschmelzen sie erst. Auch der Beckengürtel hat bei seinem ersten Auftreten dieselbe Form wie der Schulterbogen und also auch wie die Visceralbogen, wie im 3. Kapitel dieser Arbeit gezeigt wurde. Alle vom Typus der Visceralbogen abweichenden Habitusbilder, welche man bei ausgebildeten Selachieren und schon in älteren Stadien (z. B. Heptanchus, Fig. 13) antrifft, sind also anfangs nicht vorhanden.

Dieser Aehnlichkeit in der Form zwischen Visceral- und Extremitätenbogen steht allerdings eine Differenz in der Lage gegenüber; die Schultergürtelanlage in Fig. 1 ragt mit ihrem oberen Ende nur wenig über den ventralen Rand des 5. Kiemenbogens hinauf. Auch liegt der Schulterbogen oberflächlich in der Rumpfwand, während die Visceralbogen der Tiefe der Mundbucht und Pharynxwand eingelagert sind. Wie die Schultergürtelanlage verhält sich auch in diesen Punkten die Beckenanlage. Außerdem kommt bei ihr noch die weite Entfernung vom Visceralgebiet in Betracht.

Halten wir uns zunächst an die Form der Bogenbildungen, so ist jedenfalls in einem Entwickelungsstadium wie dem der Fig. 1 bei Spinax eine seriale Homologie zwischen Extremitätenbogen (speziell dem Schulterbogen) und den Visceralbogen annehmbar. Ich sage nicht etwa, sie sei hier evident. Ich will vielmehr noch darauf zurückkommen, ob Argumente für oder gegen eine wirkliche seriale Homologie der Bogen außer den erwähnten anzuführen sind und welchen Wert ich denselben beilege. Hier ist nur hervorzuheben, daß die früheste Skelettanlage einer paarigen Extremität (die Schulterbogenanlage) wohl im Visceralgebiet Parallelitäten in den gleich geformten Anlagen **aller** Visceralbogen besitzt und daß diese Parallelität vielleicht auf serialer Homologie beruht. Bei den ersten Entwickelungsphasen der Pinnae war dagegen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ein ganz anderer Ausgangzustand wie bei den paarigen Flossen festgestellt worden (siehe den vorigen Abschnitt). So zeigt sich das Visceralgebiet in diesem ersten Punkt als geeigneter für den Vergleich mit den Skelettanlagen der Pterygia, als dies die Pinnae tun[1]).

Die Radien der Kiemenbogen von Spinax niger beginnen sich in einem Stadium von 32 mm Länge anzulegen. Zu dieser Zeit sind die inneren Bogen selbst verknorpelt. Die Verknorpelung läßt von vornherein die Grenzen, an welchen die Querstücke der Bogen aneinanderstoßen, frei, so daß also nach vollzogener Chondrifikation die Quergliederung in die bekannten 4 Abteilungen vollzogen ist. Bei der vorderen Extremität des Embryos von 32 mm Länge ist das primäre Basale noch vorknorpelig, aber bereits zu einer großen, reich gefiederten Platte ausgewachsen (Fig. 2, S. 390, No. V entsprechend). Die Radien entstehen also relativ spät im Vergleich zum Skelett der freien Gliedmaßen.

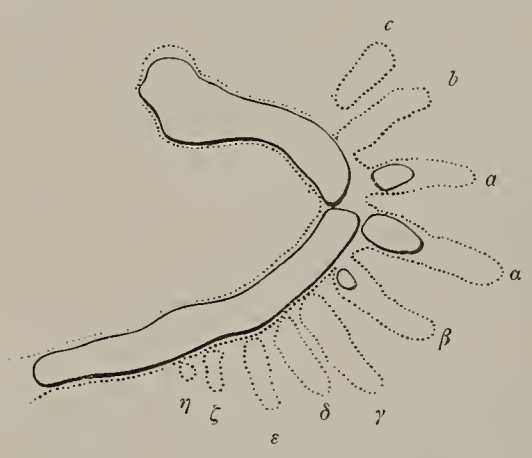


Fig. 9. Erster Kiemenbogen eines Embryo von Spinax niger. Rekonstruktion nach Kastschenko. Vergr. d. Orig. 44mal, hier 33mal.

Sind einmal die Anlagen sichtbar geworden, so entwickeln sie sich rapid weiter. Während in dem Stadium von 32 mm Länge erst ein kurzes Stummelchen dicht an der Mitte eines jeden Kiemenbogens (an der Grenze zwischen den beiden Mittelstücken) zu sehen ist, besitzt ein Stadium, welches nur wenig älter ist[2]), bereits sämtliche Radienanlagen. Ich überzeugte mich davon durch graphische Rekonstruktion nach einer Serie der vorderen Kiemenbogen, welche so gelegt wurde, daß die Radien möglichst ihrer Länge nach in der Schnittebene liegen (Fig. 9). Die meisten Radien bestehen noch aus Vorknorpel (punktierte Konturen). Die drei an der Grenze zwischen oberem und unterem Mittelstück liegenden Radien, also die ältesten, haben schon Zentren aus hyalinem Knorpel, der aber erst in sehr geringem Maß abgeschieden ist (ausgezogene Konturen). Auch beim ausgebildeten Spinax sind am ersten Kiemenbogen 10 Radien wie bei diesem Embryo vorhanden und zwar an genau entsprechenden Stellen der beiden Mittelstücke. Letztere sind in Fig. 9 zwar verknorpelt, aber noch durch Vorknorpel miteinander in Verbindung. Später bildet sich zwischen ihnen eine Gelenkverbindung aus.

In späteren Entwickelungsstadien bilden sich die sogenannten äußeren Kiemenbogen und zwar je ein dorsaler und ein ventraler. Bei Spinax entwickelt der letztere einen seitlichen dreispitzigen Fortsatz (vergl. w. u. Hyoidbogen). In dem embryonalen Zustand der Fig. 9 ist von diesen Gebilden noch gar nichts wahrzunehmen.

---

1) Dohrn hat in seiner neuesten Studie (Mitt. d. St. Neapel, 1902) die Mitteilung gemacht, daß sich die Visceralbogen aus dem Ektoderm entwickelten. Es wäre dies eine Bestätigung der bisher vereinzelten Angaben von J. Platt u. a. welche ebenfalls eine derartige Herkunft gesehen zu haben glaubten. Bei den Extremitätenbogen hält dagegen Dohrn an der bisherigen Ansicht fest, daß sie mesodermal angelegt werden. Dieser histiogenetische Unterschied erscheint dem Autor groß genug, um a priori jede Vergleichbarkeit der beiderlei Skelettelemente auszuschließen. Ich will hier nicht darauf eingehen, daß ähnliche Angaben einer Herleitung von Skelettbildnern aus dem Ektoderm bisher bei der Nachprüfung als tatsächlich unrichtig erwiesen wurden. Jedenfalls ist eine Klärung auch der von Dohrn neu belebten histiogenetischen Frage vorerst noch abzuwarten. Vor allem aber finde ich, daß eine Ableitung von Skelettteilen aus dem Ektoderm, falls sie sich bestätigen sollte, eine Revision unserer entwickelungsgeschichtlichen Vorstellungen über die Bedeutung der Keimblätter für die Organentwickelung notwendig machen würde, und daß erst festzustellen wäre, wie sich nun mesodermale Knorpel zu solchen ektodermalen verhalten. Vorläufig ist es nicht überflüssig, unbeirrt durch problematische histiogenetische Fragen die Entwickelung der Formen zu vergleichen.

2) Der betreffende Embryo konnte nicht gemessen werden, da der Schwanz abgebrochen war. Aeußerlich ist er von dem vorhergehenden nicht verschieden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es fragt sich, entstehen die Radien der Kiemenbogen als separate Zentren oder als Auswüchse der Bogen selbst? A. Dohrn hat bei Scylliiden bei allen Radien, die er embryologisch untersuchte, separate Entstehung gefunden. Auch bei Spinax ist bei den meisten Radien dasselbe der Fall. Der dorsalste Radius *(c)* in Fig. 9 ist z. B. noch relativ weit vom oberen Mittelstück entfernt. Er wächst erst später so weit aus, daß er dasselbe erreicht. Beim erwachsenen Spinax bildet er, wie die übrigen 9 Radien auch, einen hyalinen Knorpelfaden, welcher fest dem oberen Mittelstück angeheftet, aber nicht mit demselben verschmolzen ist. Die separate Ausbildung geht also nicht verloren. Bei zahlreichen anderen Radienanlagen konnte ich ähnliches sehen. Häufig sind die Zentren allerdings von vornherein dem Bogen sehr nahe, unmittelbar aufgelegen (die ventralen in Fig. 9). Aber eine Verschmelzung ist auch in diesen Fällen nicht vorhanden. Man sieht jedoch an diesen Radienanlagen, daß das spätere Wachstum ein distalwärts gerichtetes ist. Der drittletzte Radius *(ε)* z. B. ist beim ausgewachsenen Spinax 4mal so lang, als das untere Mittelstück breit ist, während in Fig. 9 nur etwa die doppelte Breite des unteren Mittelstückes in der Länge der Anlage vorhanden ist. Es schließt sich also in diesem Beispiel eine relative Verlängerung um das Doppelte an das Stadium der Fig. 9 an. Ebenso ist auch bei dem dorsalsten Radius *(c)* außer dem basalen Vorwachsen (auf den Bogen zu) eine nicht unerhebliche terminale Verlängerung (um etwa die Hälfte des Abstandes der Spitze vom Bogen in Fig. 9) anzunehmen. Wenigstens finde ich bei einem ausgewachsenen Spinax den betreffenden Radius in der entsprechenden Ausbildung.

In solchen Fällen bestätigt sich also völlig die Dohrnsche Beobachtung auch bei Spinax.

Es ist mir jedoch zweifelhaft, ob wirklich sämtliche Radien sich separat anlegen. Die vier größten Radienanlagen der Fig. 9 sind mit dem 1. Kiemenbogen in vorknorpeligem Zusammenhang (punktierter Kontur). Dieser Zusammenhang ist geradeso, wie man ihn in Extremitätenanlagen an derjenigen Stelle sieht, an welcher das primäre Basale mit dem Extremitätenbogen in Verbindung ist. Wie bei den Gliedmaßen erfolgt die Chondrifikation mit separaten Centren. Es ist mir nun nicht gelungen, mit absoluter Sicherheit für diese 4 Radien zu entscheiden, ob in den früheren Stadien als dem der Fig. 9 noch separate Vorknorpelanlagen derselben existieren. Bei dem erwähnten Embryo von 32 mm Länge ist erst die Anlage eines einzigen Radius — an Stelle der in Betracht kommenden vier — am ersten Kiemenbogen zu sehen. Die Anlage besteht aus einer ganz kleinen Mesodermverdichtung, welche völlig mit dem Bogen zusammenhängt. Ich halte es bei der Kleinheit des Knötchens für ganz unwahrscheinlich, daß noch ein Stadium vorausgegangen sein könnte, in welchem die Mesodermverdichtung separiert vom Bogen gewesen wäre. Alle ähnlich weit entwickelten Stadien, welche ich untersuchte, hatten entweder noch keine Spur von Radienanlagen oder bereits mehrere. Ich weiß also nicht, ob die drei anderen Radien auch von vornherein mit dem Bogen zusammenhängen, wie dies bei dem zuerst sich bildenden im höchsten Grad wahrscheinlich ist. Jedenfalls haben die besprochenen 4 Radien ein allen anderen Knorpelstäbchen fehlendes Entwickelungsstadium, nämlich vorübergehende vorknorpelige Kontinuität mit dem Visceralbogen. Später löst sich die Verbindung; zwischen diesen Radien und den separat entstandenen ist dann kein anderer Unterschied, als daß erstere mit etwas breiterer Basis als die übrigen dem 1. Kiemenbogen angelenkt sind.

Es erhebt sich die Frage, welchem Faktum sollen wir eine höhere phylogenetische Bedeutung beimessen, demjenigen, daß die meisten Radien als separate Centren entstehen oder demjenigen, daß sich einige besonders kräftig entwickelte Radien in frühen Entwickelungsstadien in Kontinuität mit dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Visceralbogen finden und sich wahrscheinlich (bei einem so gut wie sicher) von Anfang an als Auswuchs eines solchen anlegen?

Um Anhaltspunkte für die Beantwortung dieser Frage zu gewinnen, habe ich festzustellen versucht, ob die Radien bei Haien Gebilde sind, welche sich in progressiver oder in regressiver Entwickelung befinden? Es ist ja bekannt, daß häufig mit solchen Prozessen Schwankungen in der Lokalisation der ersten Anlagen zusammenhängen.

Zunächst findet sich beim Hyoidbogen eine beträchtlichere Anzahl von Radien als bei den eigentlichen Kiemenbogen. Diese Radien sind außerdem von denjenigen der letzteren (wenigstens von weitaus den meisten Radien derselben) dadurch verschieden. daß sie eigentümliche Fiederungen aufweisen. Es ist eine alte Streitfrage, ob diese Fiederung durch Konkrescenz von Radien oder durch Aussprossen von Seitenästen aus einem ursprünglich einheitlichen Radius entstanden sind. Im ersteren Fall läge eine progressive Vermehrung von Radien vor (denn neben den gefiederten Aesten finden sich häufig kleinere Knorpelstäbe, welche nach dieser Hypothese als losgesprengte Radien, als Neubildungen von separaten Stäben zu betrachten wären). Im letzteren Fall dagegen wäre eine regressive Verminderung separater Stäbe durch Konkrescenz mehrerer zu einem konstatiert.

K. Fürbringer l. c. hat sich auf Grund vergleichend-anatomischer Tatsachen für die Selachier dahin ausgesprochen, daß die gefiederten Radien durch Konkrescenz entstehen und seine Ansicht durch eine Reihe sehr überzeugender Beobachtungen belegt. Bei einer nahverwandten Gruppe, den Holocephalen, hatte Schauinsland 1903 l. c. schon vor K. Fürbringer (welcher die Untersuchungen von Schauinsland noch nicht kennen konnte), ontogenetisch nachgewiesen, daß tatsächlich eine Konkrescenz vorhanden ist.

Dasselbe finde ich in der Ontogenie von Heptanchus cinereus. Gegenbaur, welcher die Ansicht vertritt, die Radien vermehrten sich durch Gabelungen und vielfache Aussprossungen, beschrieb 1872 beim erwachsenen Heptanchus zahlreiche gabelteilige Radien und an der Basis verbreiterte Platten, die sich in terminaler Richtung verzweigen („Kopfskelett der Selachier" Taf. XI, Fig. 1). Die mittleren dieser Platten seien gar nicht mehr am Hyoidbogen befestigt, sondern auf den Mandibularbogen gerückt, welcher so weit nach hinten über den Hyoidbogen reicht, daß er an dieser Stelle mit an der Begrenzung der ersten Kiementasche beteiligt ist.

Bei einem Embryo von 107 mm Länge finde ich eine außerordentlich große Zahl von Radien im Septum des Hyoidbogens (Fig. 10 A). Dieselben bestehen in diesem Stadium aus hyalinem Knorpel. Die meisten sind unverzweigt. Aber nicht alle sind vollständig. Kleine, oft winzige Stückchen von hyalinem Knorpel finden sich zwischen längeren Radien, namentlich im unteren Teil der Figur (Radien des Keratobranchiale). Es fällt ferner auf, daß auf eine längere Strecke hin (zwischen den Buchstaben *a a'*) längere und kürzere Radien ziemlich regelmäßig miteinander alternieren. Unter den Radien des Epibranchiale finden sich auch alternierend größere und kleinere Radien (bei *b b*). Meistens aber hat sich der kleinere an den größeren angelegt (wie bei *c*) oder, wie man im Vergleich dazu wohl annehmen darf, mit ihm verbunden (bei *d*). Was hier noch nicht mit Sicherheit erkannt wird, steht dagegen außer Zweifel in älteren Stadien. Es entwickelt sich aus den mit *c* und *d* bezeichneten Radien die größte einheitliche Platte mit terminaler Fiederung, welche Gegenbaur abbildet. Diese ist also nicht durch Neubildung aus einem Radius (Gabelung, Sprossung) entstanden, sondern durch Konkrescenz. Uebrigens ist das bis zu einem gewissen Grad auch noch an dieser Platte im ausgebildeten Zustand nachzuweisen. Dieselbe macht bei der Präparation allerdings den Eindruck eines einheitlichen Gebildes. Ich fand sie bei einem 1 m langen Heptanchus mit einem sehr derben, asbest-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

glänzenden Perichondrium überzogen. Als ich aber die hyaline Grundsubstanz nach VAN WIJHE mit Methylenblau färbte und ein Totalpräparat herstellte, sah ich, daß die Einheitlichkeit doch nur eine scheinbare war. In Fig. 10B ist der Baum, welcher an der Stelle der Radien *c, d d* der Fig. 10A sich findet, zwischen denselben Buchstaben *c d* gelegen. Die hyaline Grundsubstanz, welche in dieser Fig. 10B allein gezeichnet ist, hat sich also nicht verbunden. Dagegen haben sich die Radien, je mehr sie nach *d* zu liegen, um so stärker verkürzt und an den jeweilig dorsalwärts nächsten

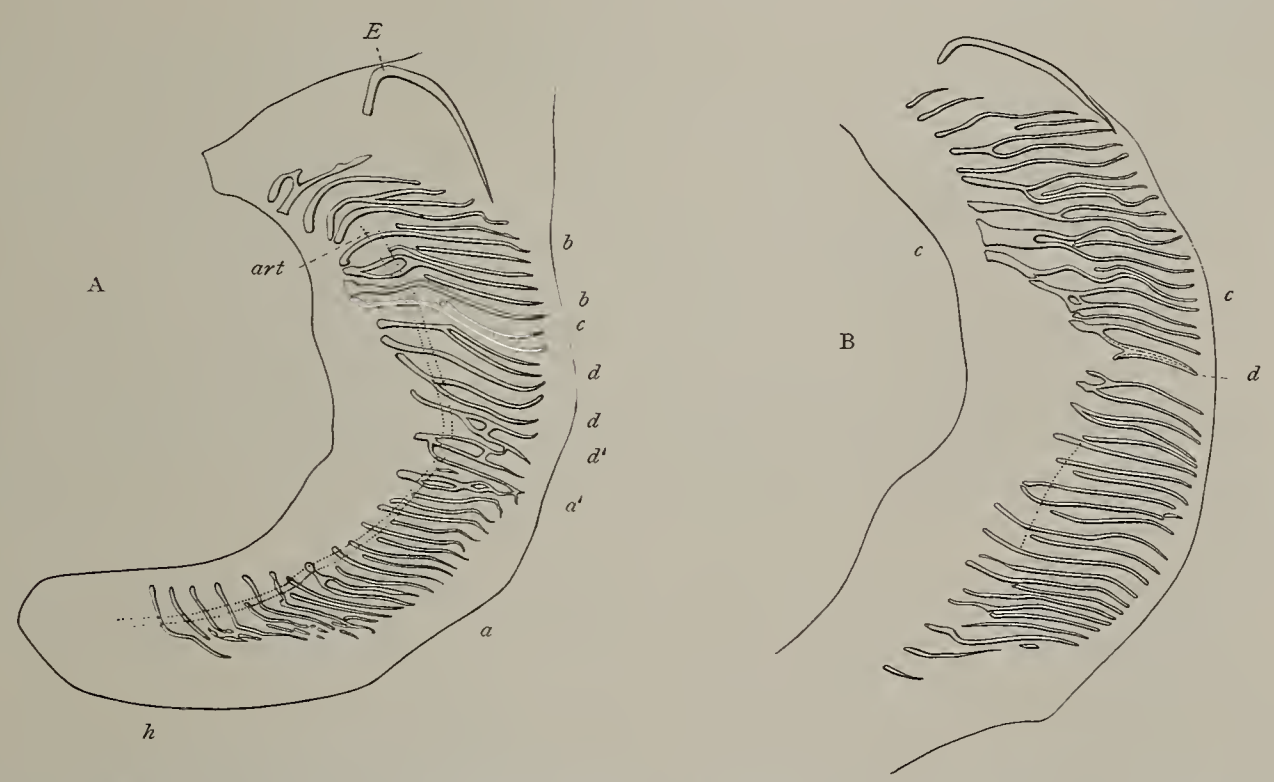


Fig. 10. Radien des Hyoidbogens von Heptanchus cinereus. A von einem Embryo 107 mm Länge. $7^1/_2$mal vergr. B von einem erwachsenen Tier. Nat. Gr. Beides Totalpräparate nach VAN WIJHE. Mit dem Zeichenapparat gez. Orig. doppelt so groß als diese Reprod. *art* Kiemenarterie (in Fig. B ist eine kurze Strecke derselben durch eine punktierte Linie angedeutet). *E* Extrabranchiale.

Nachbar angelegt. Dadurch, daß ein straffes Perichondrium namentlich die basalen Teile miteinander verbindet, entsteht also der dicke Stamm, welchem terminalwärts 6 Zinken aufsitzen. Er liegt schräg und gewinnt so nähere Beziehung zum Mandibularbogen, welcher so weit vorgewachsen ist, als sich die Radien zurückgebildet haben. Die letzte Zinke dieses Stammes *(d)* zeigt einmal basal einen kleinen Ausläufer, außerdem aber im Inneren zwei feine dunkelblaue Streifen, welche sich aus der übrigen Knorpelgrundsubstanz scharf hervorheben (gestrichelte Linien in der Figur). Die eine von ihnen ist in den erwähnten kleinen Forsatz, die andere in den Verbindungsast mit dem nächst benachbarten Radius zu verfolgen. *d* besteht also ursprünglich aus 2 Radien.

So mögen noch andere Radien fast oder völlig miteinander verschmolzen, andere auch völlig zurückgebildet sein. Denn die Zahl der Radien beim ausgebildeten Tier ist kleiner als die bei dem untersuchten Embryo. Zählt man die Platten beim fertigen Heptanchus als Einheiten, so erhält man ganz beträchtliche Zahlendifferenzen gegenüber dem Fötus. Hält man sich aber an die Komponenten der Platten, die noch erkennbaren Radien, wie sie nach der v. WIJHEschen Methode (in Fig. 10 B) zu sehen sind, so zählt man etwa 48 Stück. Der Embryo aber hat bei derselben Art der Zählung etwa 56 Radien (inkl. der Rudimente und Radienkomponenten). Diese Zahlen sind weit höher als alle bisher bei Selachiern beobachteten. K. FÜRBRINGER gibt als Maximalzahl (bei Chlamydoselachus) 30 Radien an. Auch ich finde bei Spinax beträchtlich weniger als bei Heptanchus. Der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fertige Spinax hat, bei derselben Art der Zählung, 28 Fäden, also immerhin annähernd so viel wie Chlamydoselachus.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß bei Heptanchus die Radien des Hyoidbogens einer Reduktion und Umformung unterliegen. Dieselben äußern sich in Konkreszenz von separaten Radien, und zwar sowohl durch Zusammenschluß mehr äußerlicher Natur mittelst eines Mantels von oft viele Radien vereinigendem Perichondrium, als auch durch Verschmelzung der knorpeligen Grundsubstanz selbst.

Eine Reduktion der Radien ist aber auch bei den eigentlichen Kiemenbogen von Heptanchus festzustellen. Bei dem erwähnten Embryo finden sich zwischen den besser entwickelten Radienanlagen häufig noch kleine Knorpelinselchen, welche entweder in der Nähe des Kiemenbogens (z. B. im Septum I, VI Fig. 11) oder häufiger in größerer Entfernung von demselben liegen (z. B. im Septum I, III, VI). Manchmal haben diese Stücke noch die Form kleiner Stäbchen (Septum IV). Es handelt sich hier um Rudimente. Denn sie wachsen nicht etwa in älteren Stadien weiter, sondern sie gehen zu Grunde. Ich finde wenigstens bei einem Heptanchus von 1 m Länge, dessen Kiemensepten ich nach der van Wijheschen Methode in toto untersuchte, so daß nichts von kleinsten Knorpelstückchen etwa wie bei der Präparation verloren gehen konnte, keine Spur von ihnen. Ich lasse die bezüglichen Zahlen hier folgen. Die Radien beim Embryo und Erwachsenen finde ich an den 7 Kiemenbogen in folgender Verteilung:

Bogen:	I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII[1]).
Embryo 107 mm Länge:	15	10	11	11	10	10	2
Erwachsenes Tier 1 m Länge:	11	9	10	9	10	8	1

Hier bestehen außer beim 5. Kiemenbogen überall Differenzen und zwar die größte gerade beim ersten Kiemenbogen (Abnahme um 4 Stück). Bei letzterem besitzen andere Squaliden noch größere Zahlen, selbst im ausgebildeten Zustand, so z. B. (nach K. Fürbringer) Chlamydoselachus 21, Echinorrhinus 20 Stück.

Man wird also annehmen dürfen, daß die Abnahme der Zahl der Radien, welche vom 1. Kiemenbogen nach dem vorletzten zu eine allmähliche ist (Fig. 11) und dann zum letzten Kiemenbogen plötzlich abfällt, ebenfalls auf Reduktion beruht, daß die Bogen, welche in frühen Stadien der Entwickelung einander so ähnlich sind, also sämtliche Visceralbogen: Kiemenbogen, Hyoidbogen, Mandibularbogen, auch bezüglich ihres Radienbesatzes einst gleichmäßig ausgebildet waren. Wie sich dies beim Mandibularbogen begründen läßt, würde uns hier zu weit führen.

Wichtig für diese Frage ist auch der embryonale Befund beim mittelsten Radius des 1. Kiemenbogens (Fig. 11 *I*), welcher das Bild einer asymmetrisch ausgebildeten Gabel besitzt. Hin und wieder finden sich also noch bei den eigentlichen Kiemenbogen Erscheinungen (bei Chlamydoselachus ähnliches von K. Fürbringer bereits berichtet), welche beim Hyoidbogen sehr häufig sind und dort als Folge von Konkrescenzen erkannt wurden.

---

1) Die Radien des 7. Kiemenbogens sind nach einer Horizontalschnittserie in Fig. 13 S. 428 hinter dem letzten Kiemenbogen (zwischen ihm und dem Schultergürtel) eingetragen. Der dorsalere Knorpel ist ein größeres Plättchen, der ventralere ein etwas längliches (noch Radien ähnliches) Stäbchen. Uebrigens hat K. Fürbringer, welcher diese Radienrudimente bei Notidaniden entdeckte (Gegenbaur glaubte, sie fehlten bei Hexanchus und Heptanchus) auch beim erwachsenen Tier noch zwei Knorpelchen gefunden. — Es scheinen überhaupt individuelle Variationen der Zahlen vorzukommen, was ja bei rudimentären Gebilden die Regel ist. Gegenbaur gibt für die Radien von Heptanchus generell die Zahl 10—12 an, ohne aber die einzelnen Kiemenbogen gesondert zu besprechen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

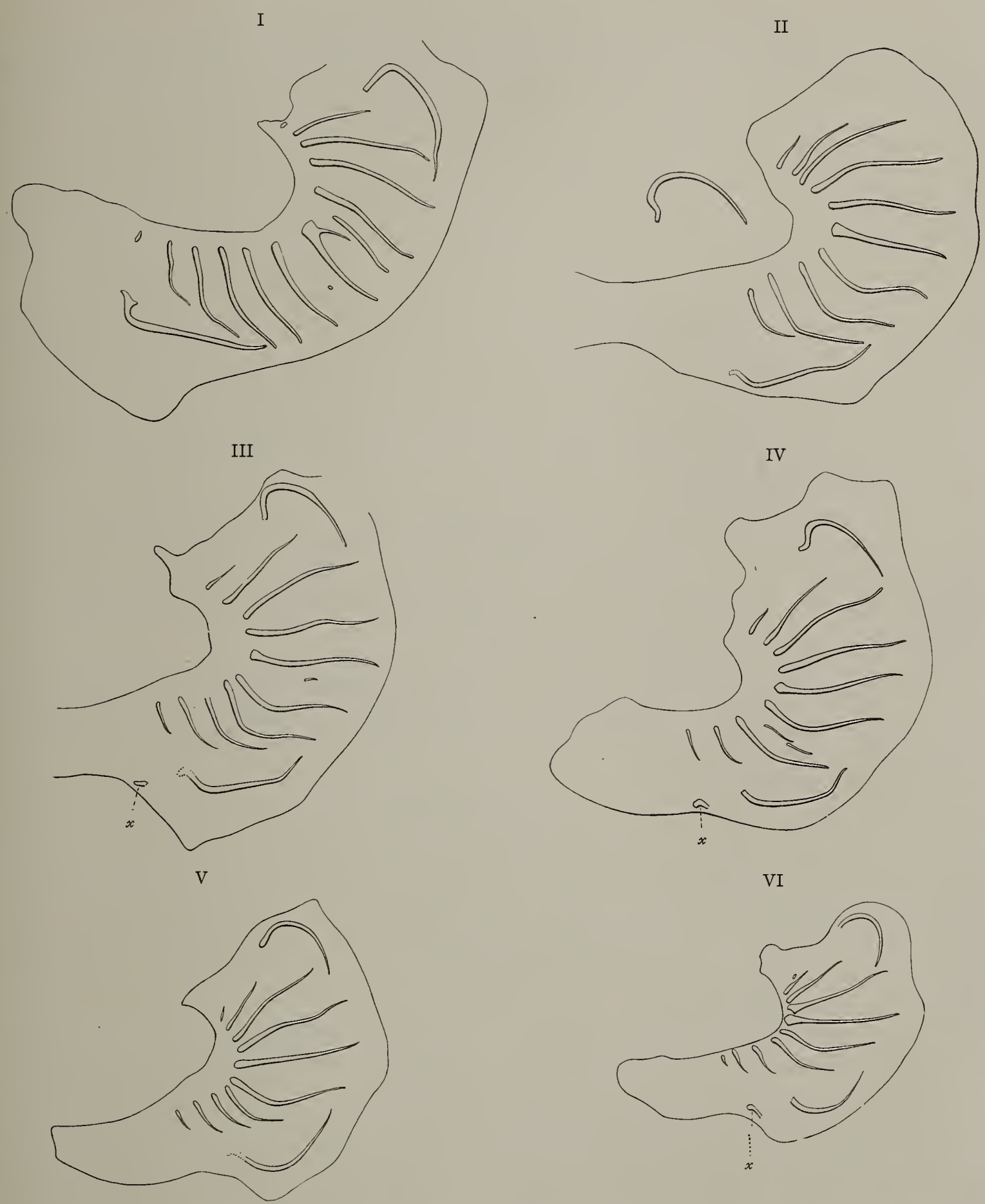


Fig. 11. Die Septen des 1. bis 6. Kiemenbogens eines Embryo von Heptanchus cinereus von 107 mm Länge. Totalpräparate nach van Wijhe. Die Extrabranchialia erstrecken sich mit ihrem basalen Ende in das Septum der nächstfolgenden Kiementasche ein wenig hinein (vergl. K. Fürbringer) und wurden deshalb meist bei dem Herausnehmen der Septen durchtrennt. Das basale Ende vom ventralen Extrabranchiale III z. B. liegt bei IV und ist dort mit x bezeichnet (ebenso bei III, VI x). Die wirkliche Form der Extrabranchialia wurde in Fig. II, III und V durch die pnnktierte Konturlinie ergänzt. Da wo die Extrabranchialia durch ausgezogene Konturen begrenzt sind, liegen sie in toto im Präparat. Neben Septum II liegt das präparatorisch isolierte dorsale Extrabranchiale des 2. Kiemenbogens. (Orig.-Zeichn. mit d. Abbéschen Zeichenapp. 15 mal vergr., hier 7 mal.)

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Die hier behandelten morphologischen Tatsachen glaube ich nur so erklären zu können, daß die Radien (wie auch die Extrabranchialia und Extraseptalia) zu einem einst mächtig entfalteten Skelett gehören, welches außerhalb der Visceralbogen („inneren Kiemenbogen") lag. Dessen Rudimente liegen uns nur noch vor. Die letzten Etappen der Zahlenverminderung und die damit zusammenhängende Konkrescenz können wir wohl in der Entwickelungsgeschichte verfolgen. Wie aber der Urzustand beschaffen war, das entzieht sich unserer Kenntnis. Wohl wissen wir namentlich von den Petromyzonten, daß an Lokalitäten, welche topographisch außerhalb der von den Visceralbogen bei Selachiern eingenommenen Stelle liegen, gut ausgebildete Skelettspangen bestehen, und die Ansicht ist nicht neu, daß Homologa von jenen auch bei Selachiern vorhanden seien. Wie aber im einzelnen Homologien bestehen könnten zwischen den Radien, Extrabranchialia (Extraseptalia) der Haie einerseits und dem Kiemenskelett der Myxinoiden und Petromyzonten andererseits, darüber wage ich keine Ansicht zu äußern. Die Schwierigkeit liegt wesentlich darin, daß bei den letzteren nichts den Visceralbogen („inneren Bogen") der Haie Vergleichbares gefunden wurde. Ich will hier schließlich nicht unerwähnt lassen, daß auch bei Amphibien knorpelige Gebilde außerhalb der Visceralbogen gefunden wurden (neuerdings besonders von Gr. Kerr zusammengestellt s. S. 431, Anm. 2); von ihnen ist es jedoch nicht sicher, ob sie nicht völlige Neubildungen sind.

Für besonders schwierig halte ich die phylogenetische Frage, ob und in welchem Zusammenhang dieses äußere Skelett mit den Visceralbogen stand. Alle nur denkbaren Ansichten sind von den verschiedenen Autoren aufgestellt worden. Die einen nehmen ursprüngliche Kontinuität, andere Diskontinuität zwischen beiden Systemen an. Die ersteren haben die äußeren Elemente von den inneren abgeleitet oder umgekehrt die inneren von den äußeren.

Am wenigsten scheinen mir die uns bekannten entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen berufen, hier zur Zeit Klarheit zu schaffen. Ich muß auf diesen Punkt noch näher eingehen, weil wir uns hiermit ontogenetischen Prozessen zuwenden, welche für die später bezüglich der Pterygia zu ziehenden Konsequenzen besonders wichtig sind.

Es könnte naheliegend erscheinen, die Entwickelung der Radien bei Spinax niger so zu deuten daß derjenige Prozeß, welcher bei den best ausgebildeten Anlagen, den mittleren (Fig. 9, S. 416, *a*, *b* α, β), gefunden wurde, der ursprüngliche sei, daß dagegen die am meisten reduzierten Radien, die peripheren (c, γ—η), auch von vornherein in der Ontogenie von dem ursprünglichen Geschehen abweichen könnten. Nach dieser Auffassung, welche mir anfangs sehr wahrscheinlich schien, wären die Radien vom Visceralbogen aus entstanden und später selbständig geworden. Bei den diskret angelegten Radien könnte das distalwärts erfolgende Wachstum als Hinweis auf die basalwärts, im Bogen selbst gelegene Urstätte der Differenzierung gelten.

Doch haben mich hierin zwei verschiedene Tatsachen wieder schwankend gemacht, nämlich die Entwickelung der Radien bei Torpedo narce Risso (ocellata) und zweitens die Entwickelung besonderer Basalia im Septum des Hyoidbogens von Spinax niger.

Bei Torpedo sind die Radien im fertigen Zustand völlig kontinuierlich mit den Visceralbogen verbunden, wie Gegenbaur fand und neuerdings K. Fürbringer bestätigte. C. Gegenbaur[1]) ist der Ansicht, daß hier eine primäre Kontinuität vorliegen könnte. K. Fürbringer hält die andere Eventualität für mindestens ebenso wahrscheinlich, daß nämlich die Kontinuität der Endzustand einer „offenbar schon bei Raja eingeleiteten Verwachsung" sei. In der Ontogenie läßt sich das letztere bestätigen, aber ein Punkt ist dabei noch besonders bemerkenswert.

1) C. Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1898.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie bei Spinax ist es auch bei Torpedoembryonen nötig, genau die entsprechenden Radien in den verschiedenen Stadien im Auge zu behalten. Denn es entwickelt sich auch hier nicht ein Radius wie der andere. Die embryologische Behandlung der Radien muß eine individualisierende sein. Ich bezeichne deshalb die Radien mit einzelnen Buchstaben, und zwar die epibranchialen mit *a, b, c* etc. die keratobranchialen mit α, β, γ etc., jedesmal von der Mitte angefangen (vergl. dieselbe Bezeichnung bei Spinax in Fig. 9, S. 416). Ich kann mich für unsere Zwecke im wesentlichen auf wenige Radien eines einzigen Kiemenbogens und zwar auf die beiden mittleren beschränken und wähle dazu Radius *a* und Radius α des ersten Kiemenbogens bei Torpedo narce Risso.

Bei einem Embryo von 20 mm Länge sind nur Mesenchymverdichtungen an der Stelle von *a* und α vorhanden. Es sind dies die einzigen Skelettanlagen in dem betreffenden Kiemenseptum außer dem Streifen von Vorknorpel, welcher die Anlage des 1. Kiemenbogens selbst darstellt. *a* ist ein kleines Häufchen dicht gedrängter Zellen, welches ein separates Zentrum im umgebenden helleren Mesenchym bildet. Dasselbe liegt ein wenig vom Kiemenbogen entfernt. Bei einem Embryo von 20,5 mm Länge ist der Kiemenbogen verknorpelt und auch die meisten Radien weisen hyaline Grundsubstanz auf (nur die peripheren, *e*, *f* und ε, sind noch vorknorpelig). Radius *a* ist ein Knorpelfaden, welcher dem Kiemenbogen fest anliegt, aber völlig separat geblieben ist. Ein Streifen embryonalen Bindegewebes trennt den hyalinen Knorpel des Kiemenbogens von demjenigen des Radius *a*. Terminal ist *a* lang ausgewachsen und endet frei mit einer Spitze, ohne Verbreiterung. Bei einem Embryo von 40 mm Länge schließlich sind alle Radien knorpelig und alle in hyalinknorpeligem Zusammenhang mit dem Kiemenbogen. Letzterer ist stark verbreitert und läuft an seinem caudalen Rand in die Radien *a, b, c, d* und *e* aus. Dann nimmt die Verbreiterung ab und es folgt noch Radius *f*, welcher dem hier an relativem Umfang den früheren Stadien entsprechenden Kiemenbogen angeheftet ist. Wenn nun auch keine geweblich differente Grenze zwischen den Radien und dem Bogen mehr vorhanden ist, so ist doch an der Stellung der Knorpelzellen zu sehen, wo die Verwachsung erfolgte. Die am meisten verbreiterte Partie des Kiemenbogens ist in einzelne Parzellen eingeteilt, von welchen jede deutlich als die ursprüngliche Basis eines Radius erkennbar ist. Es verschmelzen also die Radien *a, b, c, d* und *e* miteinander basal und diese Platte ist mit dem Kiemenbogen verschmolzen, so daß er an der betreffenden Stelle verbreitert erscheint. Der Radius *f* ist bei dem betreffenden Embryo dagegen für sich mit dem 1. Kiemenbogen zusammengeflossen. Terminal sind die Radien beiderseits zipflich ausgezogen und mit diesen noch vorknorpeligen Verbreiterungen entweder einander genähert oder mit einander verschmolzen.

Der Radius α desselben relativ alten Embryo (von 40 mm Länge) ist noch eine Phase weiter in der Innigkeit der Konkrescenz gediehen. Bei ihm ist auch an der Stellung der Zellen nicht zu bemerken, wo etwa eine Verwachsungsgrenze gelegen haben könnte. Allerdings stehen im Knorpelfaden selbst die Zellen dichter als im Kiemenbogen. Das wäre ja an sich kein Grund zu glauben, daß er einst ein diskretes Stück gewesen und später mit dem Bogen verschmolzen sei. Greife ich nun auf den jüngsten Embryo von 20 mm Länge zurück, so finde ich bei ihm den Radius α als kleine Mesenchymverdichtung, welche unmittelbar neben dem Vorknorpel des 1. Kiemenbogens liegt und mit ihm eine Kontinuität[1]) bildet. Es stellt sich allerdings bei der Chondrifikation (Embryo 20,5 cm L.) vorübergehend eine gewisse Selbständigkeit des Radius α heraus, da der Knorpel an-

1) Es sind allerdings die Zellen in dem mittleren Teil des Radius dichter zusammengedrängt als an der Basis, an welcher er breit mit dem Bogen zusammenhängt. An dem Zusammenhang selbst ist jedoch nicht zu zweifeln, da das umgebende embryonale Bindegewebe viel heller ist als die betreffende Partie des jungen Skelettgewebes.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

fänglich durch einen feinen Vorknorpelstreifen vom Visceralbogen geschieden ist. Später ist dann, wie erwähnt, auch diese Trennung verschwunden.

Bei Torpedo, bei welchem nach diesen ontogenetischen Daten nicht daran gezweifelt werden kann, daß die Verbindung der Radien mit den Kiemenbogen eine sekundäre ist, kann sich also auch neben separater Anlage beim ersten Sichtbarwerden des Knorpels, im anderen Fall von vornherein der Zusammenhang in den ontogenetischen Bildern zeigen. Es betrifft dies auch hier die stärksten Radien. Daraus geht hervor, daß auch bei Spinax der anfänglich kontinuierliche Zusammenhang, welcher dort bei einem Radius beobachtet wurde, trotz ursprünglicher Diskontinuität zu standegekommen sein könnte.

Die andere Beobachtung, welche uns zeigt, daß Kontinuität und Diskontinuität, Verschmelzung und Ablösung ontogenetische Prozesse sind, welche bei diesen Knorpelelementen der Kiemensepten keine prinzipiellen Verschiedenheiten darstellen, liefern uns gewisse Elemente des Hyoidbogens von Spinax niger. Gegenbaur hatte bereits (1872) neben den verästelten vielstrahligen Basalia im Septum des Hyoidbogens bei Selachiern kammförmige Bildungen nachgewiesen (Cestracion). Aehnliches zeigte Hubrecht[1]) bei Chimaera. Ich gebe in Fig. 12 A eine Abbildung eines solchen nach einem von Garman[2]) abgebildeten Skelett von Isistius brasiliensis. Es ist dies ein gutes Beispiel für ein Basale (*b*) mit vielen anhängenden Radien (*r*, *r'*). Auch ein freies Knorpelstückchen kommt zwischen den Radien vor (bei *).

Schauinsland hat nun, wie erwähnt, bei Holocephalen embryologisch nachgewiesen, daß diese Platten bei jenen Fischen durch Konkrescenz entstehen. Bei Spinax, bei welchem K. Fürbringer eine ähnliche Kammbildung nachwies (l. c. Taf. XVIII, Fig, 27), behandelte ich beim ausgebildeten Tier (einem besonders alten Exemplar von 45 cm Länge) das Hyoidseptum nach van Wijhe mit Methylenblau. Es stellte sich heraus, daß die hyaline Grundsubstanz in ihrer Verteilung — trotz der äußerlich einheitlichen perichondralen Umhüllung des ganzen Kammes — noch die Zusammensetzung aus mehreren Stücken erkennen ließ. In Fig. 12 C sind mit *a* und *α* die beiden Träger des Kammes bezeichnet. Die Basis des Kammes, das eigentliche Basale, welches bei *b* von dem einen Träger zum anderen herüberläuft, erscheint aufgelöst in drei Stücke: einem größeren, dreizinkigen, welches zu *a* gehört, einem zweizinkigen isolierten Stück und schließlich einer Gabel, welche sich an *α* anschließt. Die Konkrescenz ist also auch hier insofern unvollkommen (wie bei Heptanchus) als noch eine Art Zwischengewebe zwischen den drei Partien besteht, welches auf Methylenblau nicht reagiert.

Sehr interessant war es für mich, die Entwickelung dieses Kammes zu verfolgen. Er ist in meinen Serien beim ersten Auftreten völlig einheitlich. In Fig. 12 B bilde ich die graphische Rekonstruktion des Hyoidbogens desselben Spinaxembryo ab, dessen 1. Kiemenbogen früher beschrieben wurde (Fig. 9, S. 416). Der Vorknorpel ist mit punktierten Linien, der hyaline Knorpel mit ausgezogenen Konturen wiedergegeben. Gestrichelte Linien geben die Grenzen der Skelettgebilde an solchen Stellen wieder, wo sie von den darüber liegenden Teilen verdeckt sind. Das Basale des Kammes *b* ist eine völlig kontinuierliche Spange aus dichtem mesodermalen Gewebe. Sie liegt in der betreffenden Serie genau in der Schnittebene und ist einige Schnittdicken stark. An keiner Stelle ist von einer Zusammensetzung aus einzelnen Komponenten etwas wahrzunehmen. Dagegen läßt das Verhalten zu den Gefäßen, deren Querschnitte in der Figur (schraffiert) eingetragen sind, vermuten, wie viele, einst freie Radien in dem Basale stecken. Bei den einzelnen Radien, soweit sie typisch sind, liegt

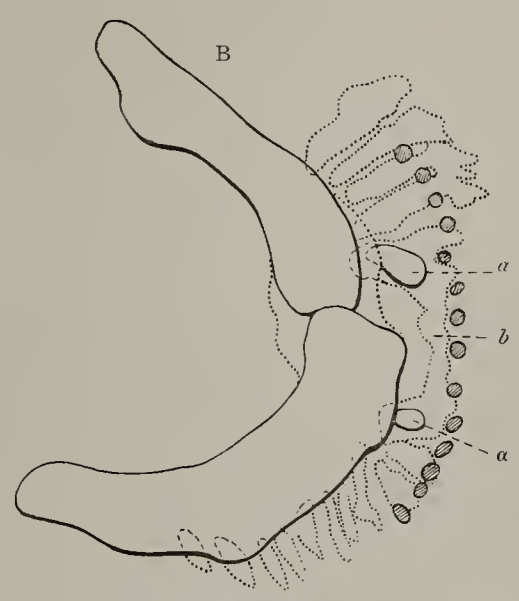
1) Hubrecht, Beitrag zur Kenntnis des Kopfskelettes der Holocephalen. Niederl. Arch. Zool., Bd. III, Leiden-Leipzig, 1877.

2) S. Garman, Fishes. Reports on a exploration off the west Coasts of Mexiko etc. Memoirs Mus. comp. Zool. Harvard College Vol. XXIV, Cambridge U. S. 1899, Taf. II, Fig. 7.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nämlich immer je einer zwischen zwei Gefäßen. Danach müßte man 7 Komponenten des Basale erwarten. Einer dieser Radien, der dorsalste, ist auch schon ziemlich weit ausgewachsen, von den anderen sind geringe Anfänge zu bemerken. Das fertige Tier zeigt in der Tat 7 Zinken an dem Kamm.

Aufmerksam machen möchte ich noch darauf, daß das Knorpelzentrum bei *a* in Fig. 12A ganz einheitlich ist, obgleich es schon in den Rayon hineinragt, welcher zu einem zweiten Radius gehörig angesehen werden muß.



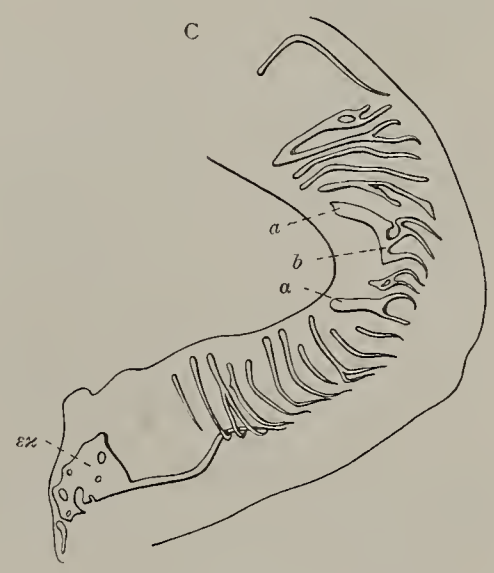


Fig. 12. A Basalia mit verzweigten Radien vom Hyoidbogen eines Isistius brasiliensis. (Nach GARMAN.) B Hyoidbogen mit Radien von einem Spinaxembryo (vergl. S. 416, Anm. 2). Graphische Rekonstruktion nach KASTSCHENKO. Orig. 44mal, hier 33mal vergr. C Septum des Hyoidbogens bei einem Spinax von 45 cm Länge. Totalpräparat nach VAN WIJHE. Mit dem ABBEschen Zeichenapparat bei $2^1/_4$mal. Vergr. gezeichnet, hier $1^3/_4$mal vergr. *ex* Durchlöcherte Platte und freies Knorpelstückchen als Anhang des ventralen Extrabranchiale. Die übrigen Buchstaben im Text erklärt.

Die primäre Einheitlichkeit des Basale in dieser Kammbildung scheint mir kein Grund zu sein, daran zu zweifeln, daß dieser und ähnliche Kämme wirklich einst durch Konkrescenz entstanden. Sie zeigt uns nur, daß ontogenetische Bilder nach Art des Geschilderten, namentlich also Zusammenhänge sonst getrennter Knorpel im Vorknorpelstadium oder in diesem noch vorangehenden Etappen der Entwickelung keine besondere Bedeutung zu haben brauchen. Aehnliches ist auch von der einheitlichen Anlage anderer separierter Gebilde bekannt, z. B. von der Zahnleiste, Milchleiste u. dergl.

Ich lasse es dahingestellt, ob bei den Visceralbogen und ihren Radien phylogenetisch ein Zusammenhang bestand. Ich halte es auch durchaus nicht für ausgeschlossen, daß uns die Ontogenie bestimmtere Auskünfte über die Notwendigkeit oder Zufälligkeit von Zusammenhängen und andererseits über das Essentielle separierter Anlagen geben kann. Aber die jetzigen Methoden lassen uns im Stich. Sie müssen durch feinere ergänzt werden.

Für die Vergleichung der Entwickelung von Visceral- und Extremitätenskelett ergeben sich jedenfalls aus den mitgeteilten Beobachtungen eine Reihe von Konsequenzen, welche sich von jenen phylogenetischen Problemen loslösen lassen. Ich komme hier darauf zurück, daß bei dem Vergleich des Skelettes unpaarer und paariger Gliedmaßen die Fage erhoben wurde, ob nicht die Aehnlichkeiten, welche diese beiden Organisationen miteinander gemein haben, noch an einer dritten Stelle ihre Parallele finden (S. 413). Um zu zeigen, daß in der Tat die Radien der Visceralbogen solche Gebilde sind, gehe ich die vierPunkte durch, in welchen die Parallelitäten zwischen dem Skelett der Pinnae und Pterygia zusammengefaßt wurden.

1) Freie Radien finden sich als separate Anlagen beim Embryo und als freie Knorpelfäden beim ausgewachsenen Tier in nicht geringeren Zahlen in manchen Kiemensepten (Fig. 10) als bei den Flossen. In den Anlagen können sie mit dem Visceralbogen vorknorpelig zusammenhängen, wie dies beim Basipterygium und dem Extremitätenbogen der Fall ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

2) Ein Basale als ontogenetisch einheitliche Anlage wurde bei Spinax im Septum des Hyoidbogens nachgewiesen.

3) Die Ausbildung uniserial angeordneter Radien (Monostichopterygium) ist bei den Radien des Hyoidseptum keine Seltenheit. Außer dem in Fig. 12 A abgebildeten Beispiel (bei welchem außer dem Basale *b* noch ein zweites mit *r'* bezeichnetes sekundäres Basale mit Radien nach Art etwa eines Propterygium der paarigen Gliedmaßen vorkommt) vergl. man z. B. bei Schauinsland, 1903, Taf. XVII, Fig. 124 op_1 (Callorhynchus), oder K. Fürbringer, 1903, Taf. XVIII, Fig. 34 (Cestracion) u. v. a.

4) Die Ausbildung biserial angeordneter Radien (Distichopterygium) ist in besonders ausgeprägtem Maß bei den Basalia der Kiemenradien ebensowenig häufig wie bei den Gliedmaßen. Aber sie ist im Hyoidseptum vorhanden. Gegenbaur hat dafür schon 1872 die bekannten Beispiele bei Rochen angeführt, an welche er unmittelbar die Aufstellung seiner Archipterygiumtheorie anknüpfte (1872, S. 181 Anm.). Bei Squaliden sind sehr klare derartige Bildungen von K. Fürbringer 1903 (z. B. bei Odontaspis, l. c. Taf. XVIII, Fig. 35 linkes *x*) veröffentlicht worden. Ich bin nicht im Zweifel, daß ausgedehntere Untersuchungen hier noch mehr Material zu Tage fördern würden.

Da die zu den eigentlichen Kiemenbogen gehörigen Septen nur rudimentäre Radienmengen besitzen und jedenfalls früher reicher versehen waren, so waren bei ihnen dieselben Bedingungen zur Bildung von mono- und distichopterygialen Basalia vorhanden wie bei den Radien des Hyoidseptum.

VII. Schlussfolgerungen.

In den vorhergehenden Kapiteln wurde gezeigt, daß in der Entwickelungsgeschichte niederer Haie die Bildung der paarigen Extremitäten, speziell der Brustflosse, mit einem Stadium anhebt, in welchem lediglich der Schulterbogen sichtbar ist. Auch die Visceralbogen sind in diesem Entwickelungsstadium noch ganz gleich untereinander gebaut. So liegen alle diese Bogen einer hinter dem anderen, einer der wesentlichen Form nach immer die Wiederholung des vorhergehenden (Taf. XIII, Fig. 1). Ein solches Bild war bisher nur aus vergleichend-anatomischen Erwägungen erschlossen worden und war der Ausgangspunkt für Gegenbaur gewesen, für die ältere Owensche Idee einzutreten und im Schultergürtel ein Homodynam der Visceralbogen zu vermuten. Die Ontogenie setzt in diesen frühen Stadien einen reell greifbaren Zustand an die Stelle jenes aus vielen Formen abgeleiteten, ideellen Schemas.

Auch zeigt die Ontogenie, daß das Becken jener niederen Haie seiner Form nach mit dem Schultergürtel und also den Visceralbogen in der frühesten Anlage essentiell übereinstimmt.

Es ist natürlich damit nicht etwa bewiesen, daß nun in der Tat die Extremitätenbogen von Visceralbogen abstammen. Aber unsere embryologischen Kenntnisse fügen sich zwanglos in die vergleichend-anatomischen Ueberlegungen ein, welche zur Aufstellung der Kiemenbogenhypothese führten. Ja, sie erhöhen die Wahrscheinlichkeit dieser Ueberlegungen, da die Embryologie für das ausganggebende Formenbild eine Realität an Stelle einer Deduktion setzt.

Andererseits konnte ich zeigen, daß gerade die Entwickelungsgeschichte des Skelettes der unpaaren Flossen (deren fertige Zustände so große Aehnlichkeiten mit den paarigen Flossen besitzen) uns zu Formzuständen führt, welche keine Analogie zu den paarigen Extremitäten aufweisen können. Denn in den einen Fällen ist die Ableitung der Radien der Pinnae von Dornfortsätzen der Wirbelsäule evident, in anderen kann sie aus den entwickelungsgeschichtlichen Tatsachen doch mit Wahr-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

scheinlichkeit gefolgert werden. Das führt aber zu einem total anderen Ursprung als das Anfangsbild der Entwickelung der paarigen Extremitäten, nämlich die Abstammung vom Zonoskelett, uns vor Augen stellt.

Mit diesem ontogenetischen Verhalten der Radien bei den Pinnae hängt es auch zusammen, daß trotz der vielen Parallelitäten der Skeletteinrichtungen der freien Gliedmaßen doch eine genetische Verwandtschaft nicht angenommen werden kann. Denn die Radien der Pinnae sind als Abkömmlinge der Wirbelsäule metamer gegliedert. Es ist dies da, wo die Abgliederung von den Wirbeln beobachtet wird, außer Zweifel, und zwar kommt bei Ganzwirbeln ein Radius, bei Halbwirbeln zwei Radien auf ein Metamer. In der Entwickelungsgeschichte der Pterygia ließ sich jedoch nachweisen, daß keinerlei metamere Beziehungen bei den Anlagen der Radien bestehen. Einmal sind positiv keine Beziehungen zur Metamerie des Körpers gegeben. Die Radien stehen nicht in Verbindung mit metameren Skelettteilen des Wirbeltierkörpers. Sie sitzen auch nicht sonst etwa metamer gegliederten Organsystemen des Rumpfes in einer bestimmten Regel an oder auf (z. B. den Urwirbeln). Dagegen wurde festgestellt, daß zwischen den Abkömmlingen metamerer Organsysteme des Körpers, welche in die Flossenanlagen hineingelangen, einerseits und den Radienanlagen andererseits keine Uebereinstimmung besteht. Dies äußert sich darin, daß die Zahl der Radienanlagen und fertigen Radien keine konstante Beziehung zu den metameren Muskelknospen, welche in die Flosse einwachsen, und zu deren Nerven besitzen. Es äußert sich ferner darin, daß nachgewiesen ist, wie aus metameren Muskelknospen verschmolzene, also dysmetamere Muskelgebilde (Musculi radiales) anfänglich noch topographisch gegen die Radien verschoben sind und erst successive in der Ontogenie in die Richtung dieser Radien hinein rücken (S. 396 u. f.).

Während bei den Pinnae dorsales vermutlich aus metameren Konkordanzen zwischen abgegliederten Dornfortsätzen und ihnen angepaßten Muskeln allmählich Diskrepanzen entstanden, da die Skelettstäbe von ihrem Entstehungsort ab- und zusammengedrängt wurden, und da dabei das ursprüngliche Arrangement der metameren Muskeln verloren ging (dysmetamere Musculi radiales, Nervenplexus bei vielen Pinnae), ist bei den Pterygia der umgekehrte Prozeß ontogenetisch (bei Spinax) klar erwiesen. Hier verbinden sich Abkömmlinge der metameren Myotome zu dysmetameren Muskelanlagen, den Musculi radiales. Nachdem alle Metamerie in der Abgrenzung der Muskelindividuen verwischt ist, kommt eine numerische Uebereinstimmung, aber topographisch diskrepante Verbindung mit den Radienanlagen zu stande. Aus dieser bildet sich erst zum Schluß manchmal Konkordanz der Lage aus. Der Gang der Entwickelung ist also der umgekehrte, als wir ihn bei den Radien der Pinnae, deren Ontogenie nach, vorauszusetzen haben.

Da ich weiterhin zeigen konnte, daß alle die Aehnlichkeiten der Entwickelung, welche zwischen dem Skelett der unpaaren und paarigen Gliedmaßen bestehen, sich auch bei den entwickelungsgeschichtlich begründbaren Ausgangszuständen der Radien des Visceralskelettes finden, so neigt sich die Wage der Wahrscheinlichkeit den letzteren zu, wenn wir nach verwandtschaftlichen Beziehungen der Pterygia zu einer der beiden Organisationen suchen. Denn die Radien der Visceralbogen können — im Gegensatz zu den Radien der Pinnae — mit der Körpermetamerie nichts zu schaffen haben. Die nicht metameren Radien der Pterygia lassen sich also wohl auf die Radien des Visceralgebietes, nicht auf diejenigen der unpaaren Flossen beziehen. Auch hier befindet sich die Entwickelungsgeschichte in voller Uebereinstimmung mit denjenigen Argumenten der vergleichenden Anatomie, welche eine Ablehnung aller genetischen Vergleiche zwischen Pinnae und Pterygia a priori begründen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Es ist jedoch die Kluft zwischen den Anordnungen der Radien in den Kiemensepten und in den Flossenleisten auf den ersten Blick eine so große, daß vielfach daran Anstoß genommen wird, so verschieden orientierte Skelettgebilde aufeinander zu beziehen. Gerade die Entwickelungsgeschichte zeigt immer die Extremitäten niederer Fische in Form horizontaler oder doch wenig zur Horizontalen geneigter Longitudinalleisten und -lappen und scheint dadurch, trotz der Uebereinstimmungen in den Einzelheiten des Skelettbaues, doch einem Vergleich der Gesamtpterygia mit visceralen Einrichtungen besondere Schwierigkeiten zu bereiten.

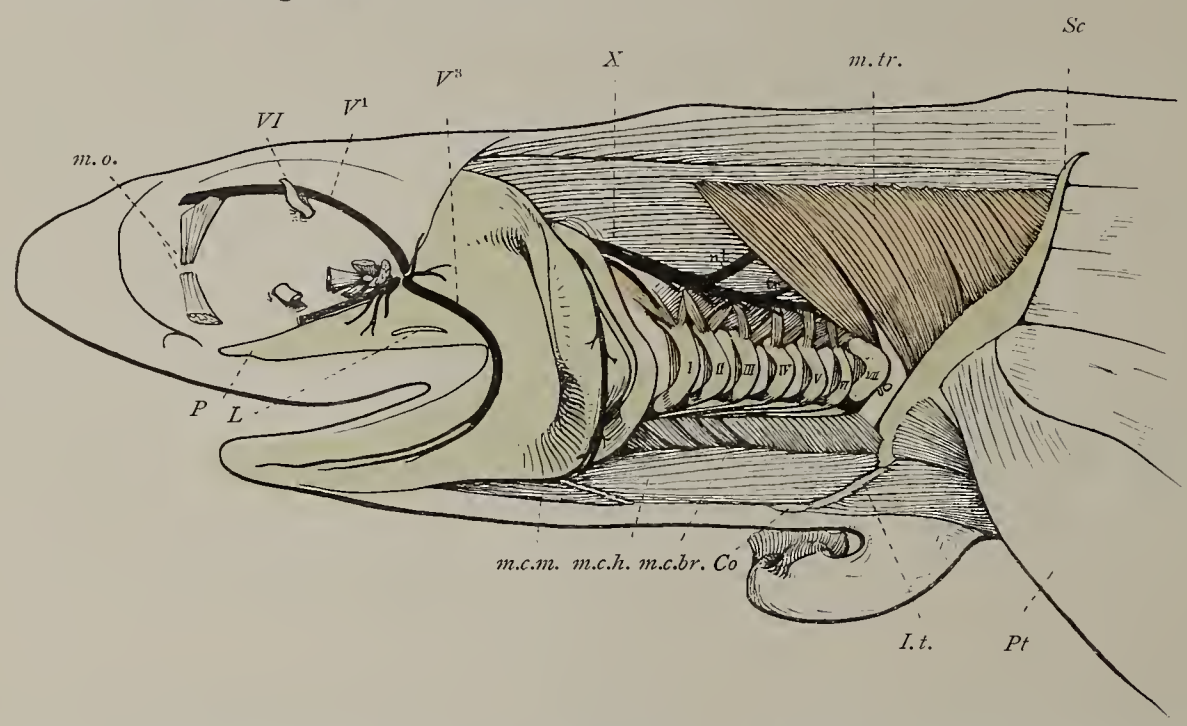


Fig. 13. Embryo von Heptanchus cinereus 107 mm Länge. (Präparation der Nerven, Muskeln und Skeletteile mit Hilfe des binokularen Mikroskops bei 80mal. Vergr.) Die Kiemensepten sind abgetragen und die Augenhöhle ist ausgeräumt.

Das Visceralskelett und der Schulterbogen mit grünlichem Ueberdruck. Die Querteilungen der Visceralbogen sind weggelassen. Der hintere Rand des Mandibularbogens nach vorn gezogen, um den Hyoidbogen zu zeigen. *I—VII* die 7 Kiemenbogen. Die Radienrudimente am letzten Kiemenbogen sind nach einer Serie eingetragen, ebenso der Labialknorpel *L*. *P* Processus palatinus des Mandibularbogens. *Sc* Spitze der Scapula, *Co* mediane Vereinigungsstelle der beiderseitigen Coracoide. *I.t.* Inscriptio tendinea, welche auf dem Coracoid liegt.

Die visceralen Muskeln sind mit braunrotem Ueberdruck versehen. Die spinalen und Augenmuskeln ohne Ueberdruck. In der Augenhöhle die beiden Mm. obliqui *M.o.* Um den Augenstiel herum die abgeschnittenen vier Mm. recti. Oberhalb eines jedes Kiemenbogens die epibranchiale Muskulatur. Sie besteht aus je zwei visceralen Muskeln (Mm. dorsales arc.) und dazwischen je einem spinalen Muskel (M. interbasalis). Diese Muskeln sind ein wenig schematisiert, um sie besser hervortreten zu lassen. Den Kiemenbogen angeschmiegt die Mm. adductores branch. Unterhalb der Kiemenbogen die hypobranchialen Muskeln: *M.c.br.* Musc. coraco-branchialis, *M.c.h.* Musc. coraco-hyoideus, *M.c.m.* Musc. coraco-mandibularis. Die Inscriptiones tendineae in diesen Muskeln, ebenso in der Bauch- und Rückenmuskulatur sind weggelassen: *M.tr.* Musc. trapezius.

Die Nerven der Augenmuskeln sind hell gezeichnet. Zu sehen ist nur *VI* N. trochlearis. Der N. opticus mitten in der Orbita ebenfalls hell. Schwarz sind dargestellt: der Trigeminus mit seinen 3 Aesten V^1, V^3. Der zweite Ast liegt am oberen Rand des Proc. palatinus vom Mandibularbogen. Der Facialis auf dem umgeklappten Hinterrand des Mandibularbogens. An den ersten Kiemenbogen tritt der Glossopharyngeus. Direkt dorsal darüber der starke Vagus *X*; dessen Aeste ventralwärts abgeschnitten. Dorsalwärts: *N.l.* Nervus lateralis; *tr.* Ast des Trapezius.

Pt Brustflosse, nach unten geklappt, so daß der Flossenheber ganz zu sehen, der Flossensenker aber größtenteils verdeckt ist. (Nach einer Photogr. von 5mal. Orig.-Vergr., hier $3^3/_4$mal vergr.).

Aber die Entwickelungsgeschichte ist es auch wieder, welche bestimmte Teile der Visceralbogen nicht an die vertikale, sonst übliche Lage gebunden zeigt[1]). In Fig. 13 bilde ich denselben Embryo von Heptanchus, von welchem die Präparate der Kiemensepten (Fig. 10 A, S. 419 u. Fig. 11, S. 421) stammen, ab, wie er nach Entnahme dieser Septen und nach Freilegung der Visceralbogen nebst deren Muskeln und

1) Ehe ich den hier geschilderten Befund bei dem Embryo von Heptanchus kannte, machte mich gesprächsweise Herr Dr. K. Fürbringer darauf aufmerksam, daß die vertikale Lage der Visceralbogen bei Chlamydoselachus an deren ventralem Ende in eine annähernd longitudinale übergeht. Ich war dadurch auf diese Frage aufmerksam geworden.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Nerven aussieht. Die Abbildung ist nach einer mikrophotographischen Aufnahme (5fache Vergr.) durchgepaust und deshalb in den topographischen Verhältnissen der Skeletteile, auf welche es hier ankommt, völlig naturgetreu. Man sieht, daß die ventralen Teile der eigentlichen Kiemenbogen vollkommen longitudinal liegen. Der 7. Kiemenbogen z. B. ist zu verfolgen bis zu der Muskelgrenze innerhalb der Musculi coraco-branchiales, welche den Verweisungsstrich *M.c.br.* trägt. An dem horizontalen Stück der Bogen ist je ein Fascikel dieses Muskels befestigt. Dasjenige des hintersten Bogens ist besonders breit; die zu den vorderen Bogen gehenden Abteilungen des M. coraco-branchialis sind schmäler, decken sich aber gegenseitig, so daß sie in der Figur noch schmäler aussehen, als sie in Wirklichkeit sind.

Auch der Hyoidbogen hat ventral dieselbe longitudinale Stellung und ist nur von dem Mandibulare in der Figur verdeckt.

Mit dieser longitudinal-horizontalen Richtung des ventralen Teiles der Visceralbogen (speziell des Keratobranchiale) beim Heptanchusembryo hängt die Lage der Radien zusammen. Während die dorsalen und mittleren Radien so angeordnet sind, daß sie dorso-ventralwärts aufeinander folgen, liegen die ventralen Radien cranio-kaudal hintereinander. Man sieht dies namentlich dort, wo reichliche Mengen dieser Radien erhalten sind, z. B. im embryonalen Hyoidseptum (Fig. 10 A S. 419 zwischen den Buchstaben *h* und *a*) und bei manchen Kiemenbogen, z. B. dem ersten (Fig. 11 S. 421 *I*). Bei den hinteren Kiemenbogen, bei welchen sich die Kiemenöffnungen bereits verengt haben (den Rand der Kiemenöffnungen bezeichnet jedesmal die Curvatur des Extrabranchiale in Fig. 11, da dieses denselben stützt) sind wesentlich nur die dorso-ventral aufeinander folgenden Radien erhalten geblieben. Gerade die hier wichtigen sind im Verschwinden begriffen.

Das ist in noch höherem Maß beim ausgebildeten Heptanchus der Fall; denn bei ihm verwischen sich diese Dinge auch einigermaßen beim Hyoidbogen. In Fig. 10 B S. 419, welche genau in der richtigen Lage nach Fig. 13 orientiert (ebenso wie die Septen des Embryos in Fig. 10 und 11) die Hyoidradien des 1 m langen Heptanchus wiedergibt, ist nur noch eine leichte Schrägstellung der ventralen Radien vorhanden. Bei den eigentlichen Kiemenbogen sind beim ersten gerade diejenigen Radien zurückgebildet, welche beim Embryo noch cranio-kaudal hintereinander lagen. Die übrigen hatten schon beim Embryo nicht mehr diese Gebilde in charakteristischer Ausbildung.

Bei den pentanchen Haien scheint von der Longitudinalstellung der ventralen Teile der Visceralbogen auch ontogenetisch wenig mehr vorhanden zu sein. Allerdings liegen dieselben noch horizontal (Taf. XIII, Fig. 1, 2) und deshalb ist bei der Betrachtung der Kiemensepten der Fläche nach die Lage der ventralen Radien so, daß sie in der Horizontalen nebeneinander liegen (Fig. 9, S. 416 und Fig. 12, S. 425). Sie liegen aber bezüglich der Achse des Embryos medio-lateral. Das Wesentlichste, die longitudinale, in der Längsrichtung des Körpers befindliche Lage, ist nicht nachweisbar.

Auch hier zeigt sich, daß wir bei den niedersten Haien Anknüpfungen für die Ableitung der Extremitäten finden, welche bei den höheren (pentanchen) nicht vorhanden oder wenigstens nicht so leicht nachzuweisen sind.

Andererseits ist noch bei der Anlage des Schultergürtels von Spinax der longuitudinale Teil (Fig. 1, Taf. XIII *l*) sehr charakteristisch, welcher nach dieser Kenntnisnahme der Visceralbogenform der Embryonen heptancher Selachier besonderes Interesse beansprucht.

Liegt es wirklich so fern, angesichts aller dieser embryologischen Tatsachen sich vorzustellen, daß der Rest eines rudimentär gewordenen Kiemenbogens durch Muskeln wie es die spinalen Mm. coraco-branchiales bei Heptanchus sind (Fig. 13), in den Rumpf entführt wurde und daß dabei gerade Rudimente von solchen Radien, welche longitudinal an der Insertionsstelle der genannten Muskeln hintereinander

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lagen, diesem Bogen angeheftet blieben? Dann hätten wir ja in nuce das ganze Material beisammen, welches in der Entwickelung der Selachier im Schulterbogen und primären Basale mit seiner stattlichen Fiederung und allen sekundären Basalia zur Entfaltung kommt. Denn bei den Radien in den Kiemensepten zeigte sich, trotz der relativ spärlichen ontogenetischen Beobachtungen, welche ich über diesen Gegenstand mitteilen konnte (ausgedehntere Untersuchungen werden noch viel größere Mannigfaltigkeiten zeigen, daran zweifle ich nicht), wie nahe Konkrescenz und Sprossung gleichsam bei diesen Bildungen nebeneinander liegen. Ein aus mehreren Einheiten verschmolzenes Skelettstück hat in sich die Fähigkeit behalten, wieder Vielheiten durch Sprossung zu reproduzieren. Ich erinnere an die Kammbildung in dem Hyoidseptum von Spinax, welche sicher phylogenetisch wie die anderen Komposita von Kiemenradien durch Konkrescenz entstanden ist und doch ontogenetisch als Einheit sich anlegt, um dann später Fortsatz auf Fortsatz auszusenden (S. 425). Auch bei rudimentären Knorpelresten z. B. beim 7. Kiemenbogen des Heptanchusembryo, ist es auffallend, daß die Stückchen wohl manchmal die Form des Rudimentes eines Radius besitzen (das ventrale Stück Fig. 13), daß aber häufiger Elemente vorkommen, welche viel breiter sind als die noch erhaltenen Radien (das dorsale Stückchen bei Heptanchus). Bei erwachsenen Haien gibt es dafür viele Beispiele im Radienbesatz des 5., bei Heptanchus noch komplett erhaltenen Kiemenbogens, vergl. Gegenbaur, 1872, K. Fürbringer, 1903). Es erscheint sehr wahrscheinlich, daß diese breiteren Elemente mehreren Radien entsprechen. Es hätte also nichts Auffallendes, daß ein solches Rudiment, mit dem zugehörigen Visceralbogen in neue, einer Fortentwickelung günstige Bedingungen gebracht, nun seine ihm inhärente Vervielfältigungsenergie entwickelt und so eine Radienbildung in Fluß gebracht hätte, wie wir sie bei den Pterygia ontogenetisch beobachten. Daß dabei nichts essentiell Neues, etwas, was nicht schon bei den Kiemenradien vorhanden war, postuliert zu werden braucht, zeigt sich bei den Bildungen von Di- und Monostichopterygia in den Kiemensepten, welche bei den Kiemenradien Erwähnung fanden (S. 426).

Die große Variabilität zwischen Sprossung und Konkrescenz im Visceralgebiet, welche ich beschrieb, muß uns veranlassen, nicht mehr mit der Starrheit daran festzuhalten, daß das Basale metapterygii etwas prinzipiell Verschiedenes sei von den sekundären Basalia (B. meso- und propterygii). Das steht für mich fest, daß das Basale metapterygii älter ist als die beiden übrigen. Es ist entwickelungsgeschichtlich und vor allem paläontologisch früher da als die übrigen Basalia. Deshalb halte ich auch den Namen primäres Basale für dasselbe im Gegensatz zu den beiden anderen, den sekundären Basalia, für gerechtfertigt; aber wenn auch in der Ontogenie dieses Basale einheitlich auftritt und mir (trotz der entgegengesetzten Meinung mancher Autoren) auch paläontologisch nichts Sicheres von einem Aufbau aus einzelnen Stücken durch Konkrescenz nachgewiesen zu sein scheint, so wäre es immerhin möglich, daß die Konkrescenz von Radien im Visceralgebiet einst das Material lieferte, aus welchem dieses Basale entstand. Der Unterschied gegenüber den sekundären Basalia wäre immerhin quantitativ, d. h. dem Zeitmaß nach ein gewaltiger. Denn die sekundären Basalia haben wir uns als Konkrescenzen vorzustellen, welche in den Pterygia selbst erfolgten. Das primäre Basale dagegen wäre eine als Einheit der Flosse überkommene Einrichtung, deren ursprüngliche Komposition aus Vielheiten nur noch implicite in ihr enthalten ist. Aber qualitativ wäre das doch nichts Verschiedenes, weil auch solche Entfaltungsmöglichkeiten im Visceralgebiet durch Konkrescenzen zu stande kommen.

Mit der höheren Gliederung des Extremitätenskeletts ist stets vom Beginn der Entwickelung an eine Kontinuität der Anlagen des Zonoskelettes und des primären Basale verbunden (Fig. 2, Taf. XIII). Bei den Radien der Visceralbogen schien eine solche nach A. Dohrn gänzlich zu fehlen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich zeigte jedoch, daß doch bei einzelnen, stärker entwickelten Radien als den übrigen in den Anfangsstadien Kontinuität des Vorknorpels mit dem Visceralbogen zu beobachten ist (Spinax, Torpedo). Die Chondrifikation setzt dann gerade wie bei den Pterygia getrennt ein, so daß einerseits Visceralbogen wie Extremitätenbogen ihr eigenes Knorpelzentrum erhalten, und andererseits Kiemenradien oder Basalia von solchen sowie Basalia und Radien von freien Gliedmaßen für sich chondrifizieren. Diese Tatsache muß uns hier genügen. Denn da die Entfaltung des Gliedmaßenskelettes nach Art eines Di- oder Monostichopterygium eine viel kräftigere ist als bei jenen Kiemenradien, ist der primäre Zusammenhang des Vorknorpels mit dem Bogen um so erklärlicher, da jene Radien nur relativ wenig stärker sind als die anderen Radien, welche den Zusammenhang nicht zeigen. Ob die Kontinuität dagegen eine phylogenetisch primäre oder erst nachträglich entstandene sei, darüber wagte ich bei den Visceralbogen kein Urteil auszusprechen (S. 425) und ebensowenig möchte ich dies bei den paarigen Gliedmaßen tun. Auch in diesem Punkt muß ich den Schluß, daß der primäre ontogenetische Zusammenhang mehr als eine alte Zueinandergehörigkeit der Teile, nämlich daß er etwa einen primären geweblichen Zusammenhang beweise, als verfrüht bezeichnen.

Es liegt nicht in meiner Absicht, hier darauf zurückzukommen, wie man sich die Entfaltung des primären Basale zum freien Gliedmaßenskelett auf Grund der ontogenetischen Tatsachen vorstellen kann. Ich erinnere daran, daß die Form des Distichopterygium als die ältere bei Squaliden aus zahlreichen Resten des postaxialen Radienbesatzes bei Embryonen von Heptanchus und Centrophorus nachgewiesen wurde. (S. 391 u. f.). Dadurch erscheint auch das bei Ceratodus und fossilen Crossopterygiern erhalten gebliebene Distichopterygium als etwas den primitiven Selachiern und der Ausgangsform der Gliedmaßen Verwandtes. Ueber die speziellere Ableitung der Formenmannigfaltigkeit der Pterygia von diesem Ausgangszustand habe ich mich in meiner Arbeit „Ueber die Muskeln und Nerven der Ceratodusflosse etc.“ l. c. S. 272 u. f. ausführlich verbreitet.

Auch gehe ich hier nicht mehr im einzelnen darauf ein, wie nun die Gesamtgliedmaßen bei einer Ableitung ihres Skelettes aus Visceralbogen in ihrem Aufbau zu erklären seien. Man sieht aus Fig. 1, Taf. XIII, daß anfangs der Schulterbogen nur mit seiner Spitze die Extremitätenleiste erreicht. Die feste basale Beziehung zu der Leiste kommt erst später zu stande und ist in Fig. 2, Taf. XIII vollzogen. Es ist nun bekannt, daß z. B. bei Amphioxus Leisten zu seiten des Körpers bestehen (Metapleuralfalten), welche nach van Wijhe[1]) durch Muskeln beweglich sind. Auch hat Gr. Kerr[2]) auf kontraktile Fortsätze am Larvenkörper hingewiesen, welche nach außen hervorragende Anhänge bilden. Ich bezeichnete es schon in meiner Ceratodusarbeit (S. 274) als keineswegs ausgeschlossen, wenn auch nicht als irgendwie nachgewiesen, daß bei der Extremitätenentstehung derartige Anhänge mit zum Aufbau des neuen Organs benutzt wurden[3]).

Ich habe zuletzt den Boden des Tatsächlichen verlassen, indem ich den Gedankengängen folgte, welche sich dem Anhänger der Visceralbogenhypothese angesichts der ontogenetischen Tatsachen aufdrängen müssen. Ich halte jedoch diese Gedanken nicht einmal für ontogenetisch unkontrollierbar. Allerdings bedarf es dazu neuer Methoden. Denn die in der Embryologie üblichen versagen.

---

1) van Wijhe, Beiträge zur Anatomie der Kopfregion des Amphioxus lanceolatus. Petrus Camper, Bd. I, 1901.

2) Gr. Kerr, Note on hypotheses as to the origin of the paired limbs of Vertebrates. Proc. Cambr. Phil. Soc., Vol. X, 1900 und Rep. Brit. Ass. Adv. Sc. Glasgow 1901.

3) Vergl. auch meine Bemerkungen hierzu bei O. Hertwig, Handbuch der vergl. u. exp. Entwickelungsl., Kapitel Extremitäten.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich möchte dies an dem Problem erläutern, wie es aufzufassen sei, daß die Kiemenbogen und speziell deren Radien mit visceraler Muskulatur bedeckt sind, während dagegen die Radien der Pterygia nur von spinaler Muskulatur bewegt werden. A. Dohrn, 1902, S. 636 hat diese Tatsachen zu einer Argumentation benutzt, welche sehr interessant ist, weil sie in scharfer Fassung das enthält, was auch sonst hier und da in der Literatur gegen die Visceralbogenhypothese angeführt wurde und jedenfalls die Meinung vieler Fachgenossen wiedergibt. Dohrn meint, daß die Visceralbogen ontogenetisch durch viscerale Muskulatur hervorgerufen würden. Daran ändere die Tatsache nichts, daß auch spinale Muskeln nachträglich in der Entwickelungsgeschichte an ihnen (und zwar nur an den Bogen) Anheftung fänden. Ebensowenig ändere die spätere Anheftung einiger visceraler Muskelfasern am Schultergürtel etwas an der Tatsache, daß letzterer in der Entwickelungsgeschichte im spinalen Gebiet also durch die Wirkung spinaler Muskeln entstanden sei.

Es wird hier von A. Dohrn als a priori bewiesen angenommen, daß die Muskeln sich ihr Skelett aufbauen. Es ist dies eine unter den Embryologen weit verbreitete Meinung, welche durch die entwickelungsgeschichtliche Tatsache hervorgerufen wurde, daß häufig die Muskeln früher auftauchen, als Skelettanlagen zwischen ihnen sichtbar werden. Wir sahen sie in den Hypothesen über die Entstehung des Gliedmaßenskelettes genau in derselben Weise zum Ausdruck kommen. Ja sie hat bereits in der ursprünglichen Sklerozonentheorie Bolks[1]) eine ganz allgemeine Anwendung auf morphologische Untersuchungen gefunden.

In unserem Fall sind nun einmal die Muskeln, innerhalb deren sich das Skelett eines Kiemenseptums anfänglich anlegt, visceraler Abkunft. Sie sind außerdem sozusagen monometamer, da man den Glossopharyngeus und die einzelnen Aeste des Vagus als Repräsentanten ursprünglicher metamerer Gliederung auffaßt. Die Muskelanlagen dagegen, welche anfänglich in den Gliedmaßenleisten da sind, ehe sich das Extremitätenskelett entwickelt, sind (abgesehen von den visceralen Rudimenten beim Schultergürtel, von welchen ich zunächst absehe) spinaler Natur und außerdem polymetamer. Denn sie entstammen ja mehreren, unter Umständen vielen Metameren. Für denjenigen Embryologen, welchem die Abhängigkeit des Skelettes von den Muskelanlagen Axiom ist, sind diese Tatsachen natürlich bindend, um eine Vergleichbarkeit der Extremitäten und Visceralbogen abzulehnen.

Ist dieses Axiom begründet? Ich habe folgenden rein entwicklungsmechanischen Versuch ausgeführt, um zu bestimmen, ob die Bildung des Schultergürtels abhängig von den Myotomen ist, innerhalb welcher derselbe sich anlegt. Ich entnahm einer lebenden Larve von Bombinator in einem Entwickelungsstadium, in welchem die vordere Extremität ein kleines stecknadelkopfgroßes Höckerchen bildet, diese Anlage und pfropfte das Stückchen auf ein anderes Exemplar von Bombinator im ähnlichen Entwickelungsstadium. Aus bestimmten, hier nicht zu erörternden Gründen wählte ich den Winkel zwischen Bauch und Schwanz als Transplantationsstelle d. h. also die Nachbarschaft der

---

1) L. Bolk (Morphol. Jahrb., Bd. XXI, 1894 u. ff.) hat das Verdienst, durch subtile Nervenpräparation die Verteilung aller Aeste eines Nerven in den Muskeln des Menschen nachgewiesen und dadurch die metameren Rayons in den Extremitäten festgestellt zu haben. Ich darf vielleicht daran erinnern, (s. w. u.) daß ich dasselbe bei Haien (bereits 1892 in meiner Diss. und 1898 Jen. Zeitschr., Bd. XXXI, Taf. XII, Fig. 1 u. 2) durchführte. Soweit sind unsere beiderseitigen Untersuchungen, wenn auch an sehr verschiedenen Objekten, doch in der Technik und in den Resultaten von erfreulichster Uebereinstimmung. Es ist deshalb ein Irrtum Lubsens, eines Schülers von Bolk, zu behaupten, ich leugnete die Folge metamerer Territorien in den Gliedmaßen (s. Petrus Camper, Bd. II, 1903). Was ich stets geleugnet habe, ist, daß man aus diesen metameren Territorien Rückschlüsse auf die ehemalige Lagerung derjenigen Skeletteile ziehen könne, welche diesen Territorien in späteren Zuständen topographisch entsprechen. Diesen essentiellen Teil seiner früheren Ausführungen hat Bolk neuerdings selbst verlassen. Seine „Sklerozonen"-Hypothese ist damit natürlich von ihm selbst auf das zurückgeführt, was sie zweifellos ist: ein vorzügliches Illustrationsmittel für die Lagerung der metameren Regionen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

intakten hinteren Extremitätenanlage. Dieser Versuch läßt sich beliebig oft mit positivem Resultat wiederholen. Ich zog eine ganze Anzahl von Larven auf, welche neben der normalen hinteren Extremität und etwas dorso-kaudal von ihr eine vordere Extremität von normaler Ausbildung entwickelt hatten (die Kontinuität der Entwickelung aus dem Pröpfling läßt sich durch Beobachtung der Phasen dieses Entwickelungsprozesses mit Sicherheit garantieren). Das für unser Problem wichtige Resultat war das, daß sich auch ein Gürtel für die Extremität gebildet hatte, der hinter dem normalen Beckengürtel gelegen ist, an einer Stelle also, an der Schwanzwurzel, wo unter normalen Verhältnissen keine Spur einer Gürtelbildung vorhanden ist. Da der Pröpfling (nach Ausweis der anderen Brustflossenanlage desselben Embryos) nichts von einer Schultergürtelanlage besaß, welche bereits zwischen den Myotomen des Brustbereiches entstanden wäre, so ist bei diesem Experiment eine direkte Einwirkung der Rumpfmyotome, zwischen welchen sich gewöhnlich der Schultergürtel entwickelt, ausgeschlossen. Er hat also zu seinem Auswachsen gar nicht die normale Nachbarschaft der Muskeln nötig. Er entwickelt sich auch zwischen den ihm fremden Myotomen an der Rumpf- und Schwanzgrenze.

Dieses Resultat stimmt nicht mit dem oben angeführten Axiom. Ich will nicht behaupten, daß hiermit die Sache erledigt sei. Ich weiß wohl, daß es noch Ausflüchte gibt, wie doch in dem Experiment eine entfernte, indirekte Wirkung der Muskelanlagen, wenn auch nicht auf den Schultergürtel, so doch auf die Skelettbildner desselben u. dergl. zur Hülfe genommen werden könnte. Aber eine genauere Prüfung und Variationen des Experimentes werden, wie ich glaube, imstande sein, auch über solche Punkte eine Entscheidung herbeizuführen. Ein Beweis ist jedenfalls die Argumentation Dohrns nicht.

Ich führe dieses Ergebnis nur als Beispiel für eine neue Methodik an, welche von den Bornschen Transplantationen ihren Ausgang nimmt. Sie wird uns in den Stand setzen, an Stelle aprioristischer Axiome nun wirklich tatsächliche Kenntnisse zu stellen, eine Voraussage, welche schon Roux[1]) aussprach, indem er an frei gewählten Beispielen diesem Zweig der entwickelungsmechanischen Forschung in klarster Weise die Wege wies. Sie und verwandte Methoden werden aber auch die eigentliche Morphologie zu fördern vermögen, indem sie uns die Vorstufen der Organentwickelungen aufdecken, welche erst zu den heute geschauten Anfängen derselben hinanführen (vergl. S. 385, Anm. 1). Um dies an unserem Objekt zu erläutern, möchte ich darauf hinweisen, daß die Methode über viscerale Bestandteile des Schulterbogens, falls sie in der Entwickelung vorhanden sind, Aufschluß geben könnte. Ich habe versucht, Exemplare von Bombinator (B) und Rana (R) in entsprechendem Entwickelungsstadium so mit einander zu verheilen, daß ich einen Kopf von B hinter dem Visceralskelett abtrennte und auf einen Rumpf R transplantierte, welcher kurz vor der Extremitätenanlage abgetrennt war. Gehen Zellen des Visceralskelettes in die Schultergürtelanlage über, so müßten sie bei einer solchen Komposition nachzuweisen sein. Denn die Charakteristika von B, welches das Visceralskelett liefert, müßten auch am Schultergürtel, trotzdem er im Rayon von R entsteht, sichtbar werden. Diese Versuche sind noch nicht abgeschlossen. Ich erwähne sie nur wegen der besseren Anschaulichkeit des über die Methodik Gesagten.

In dem Bilde des Heptanchusembryo (Fig. 13, S. 428), in welchem die viscerale Muskulatur durch braunroten Ueberdruck gegenüber den weißgelassenen spinalen Muskeln hervorgehoben ist, tritt die

1) Wilh. Roux, Die Entwickelungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Ges. Abhdl. II, etc. — Während der Korrektur geht mir die Besprechung meines Vortrages durch R. (Arch. f. Entw.-Mech., Bd. XVII, 1904, p. 526—531) zu, auf welche ich wenigstens noch verweisen möchte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bekannte Anordnung der Muskelgruppen an den Visceralbogen und an dem Schulterbogen übersichtlich hervor. Für mich besteht keinerlei ontogenetische Schwierigkeit in dem Gedanken, daß unter dem Einfluß der zahlreichen an den Visceralbogen befestigten spinalen Muskeln, welche, wie hier bei definitiven Kiemenbogen, so früher auch bei indifferenteren Visceralbogen mit stärkerem Radienbesatz vorhanden gewesen sein können, ein Bogen und später ein zweiter Bogen auf jeder Körperseite dieses Visceralgebiet verließ und samt seinen Radien im spinalen Gebiet neue und größere Entfaltung fand. So werden die Diskrepanzen verständlich, welche zwischen Extremitätenskelett und -muskulatur bestehen und oft erst ontogenetisch in Konkordanzen übergeführt werden. So werden die Nervenkollektoren, Abortivknospen und Verschiebungen ganzer Extremitätenanlagen erklärt, welche bei Brust- und Bauchflossen ontogenetisch noch nachweisbar sind und vielfach direkt cranial zurückverfolgt werden können. So endlich sind die nicht unbeträchlichen Reste von visceralen Muskeln und Nerven am Schulterbogen begreiflich (z. B. *m. tr.* beim Heptanchusembryo Fig. 13, S. 428).

Meine Arbeiten über die Morphologie der niederen Extremitätenformen in den entwickelungsgeschichtlichen und fertigen Zuständen setzten sich neben der Kleinarbeit im Dienst spezieller Probleme den Zweck, an diesem Beispiel die historischen Methoden kennen zu lernen und zu erproben, welche in der genealogischen Morphologie üblich sind. Ich bin dabei immer mehr zu der Ueberzeugung gelangt, daß unmöglich der Gegensatz zwischen entwickelungsgeschichtlichen, paläontologischen und vergleichend-anatomischen Resultaten bestehen kann, welcher so vielfach und von den verschiedensten Standpunkten aus betont und sogar als ein prinzipieller hingestellt worden ist. Alle diese Resultate haben ihre Fehler; denn sie sind gewonnen mit Methoden, welchen ihre Grenzen gesteckt sind. Das trifft selbstverständlich nicht die unmittelbar kausale Behandlung der Entwickelungsgeschichte, weil hier ganz andere Ziele erstrebt werden. Abstammungsfragen jedoch, für welche jene drei Methoden Dokumente liefern sollen, werden immer mit Unsicherheiten zu tun haben, welche mit der Unvollständigkeit der Dokumente verknüpft sind. Die vergleichend-anatomische Methode hat mit der Schwierigkeit zu rechnen, daß ein untrügliches Maß für die Reihenfolge in der Descendenz bei den verglichenen Organisationen nicht gefunden ist. In der Paläontologie haben wir zwar ein Maß in der Folge der Schichten, welchen die Fossilien angehören. Dieses Maß ist gewiß außerordentlich bedeutsam und würde ungemein wichtige Aufschlüsse geben, wenn die Funde häufiger und vollständiger wären. Aber es ist kein absolutes, weil noch innerhalb größerer Zeiträume, also bei kurz aufeinanderfolgenden Schichten, Umkehrungen der wahren Descendenz vorgetäuscht werden können. Die Ontogenie hat gegenüber diesen beiden Disziplinen den großen Vorzug, daß sie uns eine wahre Folge von Zuständen zeigt, von welchen einer aus dem anderen hervorgeht. Hier ist „Descendenz“ wirklich vorhanden, wirklich zu beobachten.

Die Frage ist nur die, wie verhält sich diese entwickelungsgeschichtliche Descendenz zu der stammesgeschichtlichen? Sobald überhaupt Zweifel auftauchen, ob ein Dokument zuverlässig ist, wird man prüfen, ob dasselbe mit anderen in Frage kommenden Dokumenten über denselben Vorgang in Uebereinstimmung gebracht werden kann. Auch diese Arbeit ist ein Beitrag zu dieser Frage. Ich bin davon ausgegangen, daß ich in früheren Arbeiten behauptete, bezüglich des Visceralbogenproblems bestände kein fundamentaler Gegensatz zwischen den vergleichend-anatomischen, paläontologischen und vergleichend-ontogenetischen Ergebnissen. Ich behaupte nicht, daß dieses Problem mit diesen Methoden in gleicher Weise zu lösen sei. Die Schwierigkeiten vielmehr, welche hier zur Zeit bestehen, beruhen darauf, daß alle drei Methoden ihre Schwächen haben und daß diese noch nicht hinreichend überwunden sind, um die Genealogie der Extremitäten aufzudecken. Aber das glaube ich in dieser Untersuchung gezeigt zu

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

haben, daß die ontogenetischen Ergebnisse sich zwanglos einreihen lassen in das, was vergleichend-anatomische Befunde speziell zu erschließen gestatten. Ja sie leisten unter Umständen erheblich mehr, indem sie Zustände reell in dem Beginn der Entwickelung vor Augen führen, welche vergleichend-anatomisch nur erschlossen werden konnten. Auf derartige Beispiele konnte im Verlauf dieser Arbeit verschiedentlich hingewiesen werden. Andere Ergebnisse der Embryologie beruhen häufig nur auf zu wenig ausgedehnten oder gar mangelhaften Untersuchungen.

Doch ist damit die Embryologie als Dokument für historische Fragen, wie ich glaube, nicht eigentlich erschöpft. Denn sie tritt mehr als Hilfsmethode für die vergleichende Anatomie auf, als welche sie auch bezeichnet wurde, und erhält erst im Zusammenwirken mit den beiden anderen Richtungen ihren vollen Inhalt. Speziell die vergleichende Embryologie ist es auch nur, welche diese Dienste leistet. Hält man sich an die Entwickelungsfolge der Organisationsstufen eines einzelnen Tieres, also an die deskriptive Embryologie, so versagt sie meistens für historische Probleme. Abweichungen, welche in das aus anderen entwickelungsgeschichtlichen, fertigen oder paläontologischen Zuständen sich ergebende Abstammungsschema nicht hineinpassen, kommen häufig zur Beobachtung. Man kann sie unmöglich leugnen; denn jedes der drei Dokumente läßt sich ohne weiteres gegen die Annahme verwerten, daß eine jede Entwickelungsfolge stammesgeschichtlichen Wert beanspruchen könne. Es gibt also Cänogenieen im ontogenetischen Geschehen, welche mit der wahren Genealogie nichts zu tun haben.

Im Begriff der Cänogenie liegt etwas Negatives. Es wird darunter dasjenige verstanden, welches nicht in den anderswie festgestellten historischen Entwickelungsgang hineinpaßt. Auch in dieser Arbeit ist wieder an einer Reihe von Beispielen zu Tage getreten, wie Entwickelungsvorgänge, welche bei niederen Tieren klar und deutlich vor Augen liegen, bei höheren verwischt oder gar abgeändert sind. Ich habe mich dabei begnügt, nur darauf hinzuweisen, daß solche Entwickelungen vorkommen und mich im übrigen an diejenigen Entwickelungsvorgänge gehalten, welche für das historische Problem allein in Frage kommen können.

Es wäre jedoch auch der andere Weg zu beschreiten, eine positive Formulierung für die Cänogenie aus der Entwickelungsgeschichte selbst zu gewinnen. Wollen wir die ontogenetische Urkunde für stammesgeschichtliche Untersuchungen ausgiebiger ausnutzen, so können wir zweifellos die Leistungsfähigkeit durch eine Erweiterung der Methodik erhöhen. Denn viele Cänogenien sind nur dadurch hervorgerufen, daß gerade von den Anfängen der Entwickelungsprozesse das Wesentliche unseren Augen durch Entwickelungsbilder verborgen ist, bei welchen essentielle Züge und unwichtige, wandelbare Erscheinungen ineinander verwebt wurden. Hier die Knoten zu lösen, Abhängigkeiten zu bestimmen, Zufälligkeiten auf ihr Maß zurückzuführen, muß zu einer genaueren Kenntnis dessen führen, was eigentlich unter dem Begriff der Cänogenie zusammengefaßt ist, und wird voraussichtlich auch die Ontogenie des Einzelindividuums dokumentarisch wertvoller für stammesgeschichtliche Fragen gestalten. Doch ist dies Sache der Zukunft.

Heidelberg, im Herbst 1903.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Inhalt.

Seite

I. Einleitung 379
II. Material 380
III. Das erste Auftreten des Extremitätenskelettes in der Entwickelung 382
IV. Progressive und regressive Formentwickelung beider Extremitätengürtel 385
V. Entwickelung des Skelettes der freien Gliedmaßen (Basipterygium) 389
Referat über die Beobachtungen E. Ruges 389
Entwickelung des postaxialen Basale bei Centrophorus- und Heptanchusembryonen 391
Topographie der Skelettradien und Radialmuskeln (mit technischen Bemerkungen über Rekonstruktionsmethoden) 396
Zahlenvergleichung der Skelett- und Muskelanlagen 403
VI. Die Objekte, welche für eine Vergleichung mit dem Gliedmaßenskelett in Betracht kommen können, in ihrer Entwickelung (Pinnae, Visceralskelett) 406
A. Das Skelett der Unpaarflossen (Pinnae) 406
B. Das Visceralskelett (innere Visceralbogen, Radien) 413
VII. Schlußfolgerungen 426

Sämtliche Rekonstruktionen, welche in dieser Arbeit als Text- oder Tafelfiguren reproduziert sind, und die ihnen zugrunde liegenden Präparate wurden von mir angefertigt. Fremde Hilfe nahm ich nur in Anspruch zur feineren Abschattierung der von mir entworfenen Skizzen. Ich fand dafür sehr verständnissvolle und zuverlässige Unterstützung bei Herrn A. Vierling, dem ich für die vielseitigen Bemühungen um die vorliegenden Zeichnungen bestens danke.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XIII.

Gemeinsame Bezeichnungen.

I—V Kb 1.—5. Kiemenbogen; *M* Mandibularbogen; *P* Processus palatinus desselben; *Q* Quadratum desselben; *P. Q* Palatoquadratum desselben; *p. b* Processus basalis des Palatinum; *H* Hyoidbogen; *L* Lippenknorpel; *Sch. g* Schultergürtel; *E. L* Extremitätenleiste; *Md* Mundbucht; *M. H* Mundhöhle; *n* Nervenloch (mit eingeführter Borste).

Fig. 1. Visceralskelett und vordere Extremität eines Embryos von Spinax niger. Länge 20,5 mm. (Graphische Isolation nach KASTSCHENKO nach einer Sagittalschnittserie mit Richtungslinien. 36mal vergr.).

Die graue Farbe gibt an, daß die Anlagen aus dichtgedrängten Mesodermmassen bestehen (vergl. Text S. 383).

Pr. a Processus anterior; *Pr. p* Processus posterior; *ph. br* Anlage des Pharyngobranchiale.

Die Basis der Extremitätenleiste (Anheftung am Rumpf) als Konturlinie eingezeichnet. Von der äußeren Körper- und inneren Mundhöhlenfläche ist nur das Profil der Medianebene eingetragen.

Fig. 2. Dasselbe von einem Embryo von Spinax niger. Länge 28 mm (vergl. Text S. 385). Außer dem Visceral- und Brustflossenskelett sind die Wirbelsäulen- und Schädelanlage, sowie ein Medianschnitt durch Gehirn und Rückenmark wiedergegeben. (Graphische Isolation nach KASTSCHENKO nach einer Sagittalschnittserie mit Richtungslinien. 21,5mal vergr.).

Das Skelettgewebe ist vorknorpelig, an den zentralen Skelettteilen nur Spuren hyaliner Grundsubstanz. (Die blaue Ueberdruckfarbe soll die Skelettteile nur hervorheben, keine hyaline Grundsubstanz angeben).

Viscerale Nerven gelbbraun, spinale Nerven rot, Gehirn und Rückenmark gelb.

Nervensystem: *Rm* Rückenmark (rechts weicht der Schnitt, welcher benutzt wurde, ein wenig von der Medianebene ab, infolgedessen ist dort die Seitenwand, nicht wie weiter rostral der Zentralkanal getroffen).

Vom Rückenmark und der Medulla oblongata entspringen die spino-occipitalen Nerven *v, w, x, y, z* und die spinalen Nerven 1, 2, 3 etc. Bei *v* bis *w* sind nur ventrale Wurzeln vorhanden v^V, w^V etc. Bei *x* ein rudimendäres Ganglion *Glg. x rud.* und lang ausgezogene dorsale Wurzel, *y* und alle folgenden mit Ganglion und dorsaler Wurzel (y^{Vd}) etc. Bei * feiner Kanal im Knorpel, welcher der Lage eines verlorengegangenen u^V entsprechen würde. v^V und w^V liegen partiell medial vom Vagus.

Pl. c. br Plexus cervico-brachialis; *Pre* Vorderhirn; *Mes* Mittelhirn; *Crll* Kleinhirn; *Ep* Epiphyse; *Hyp* Hypophyse; *V* Nervus trigeminus; *VII* Nervus facialis (der Acusticus wurde nicht eingetragen); *IX* Nervus glossopharyngeus: *X* Nervus vagus mit seinen Aesten, daran *N. lat* Ramus lateralis n. vagi.

Skelettsystem (ausser allgemeinen Bezeichnungen, siehe oben):

W. S Wirbelsäulenanlage; *Pch* Parachordalia; *Ch. sp* Spitze der Chorda (partiell durch Alisphenoid verdeckt); *Tr. cr* Trabeculum cranii; *Als* Alisphenoidplatte (vergl. SEWERTZOFF, 1899, l. c., S. 291); *Bas* primäres Basale der Vorderflosse. — Die rechte Brustflosse desselben Embryo wurde in Flächenschnitte zerlegt, da diese über die Form des Basipterygium die sicherste Kontrolle gewähren. Es ergab sich eine Bestätigung des in der Rekonstruktion dargestellten Befundes.

Sinnesorgane:

Gbl Gehörbläschen mit Aussackungen (Bogenanlagen); *N* Riechgrube.

Fig. 3. Becken und freie Gliedmassen bei einem ausgewachsenen Spinax niger. Von vorn gesehen. 4mal vergr.

Pr. m. a Processus medianus anterior; *Pr. m. p* Processus medianus posterior; *Pr. a* Processus anterior; *R* Radien; *Bas. propt* Basale propterygii.

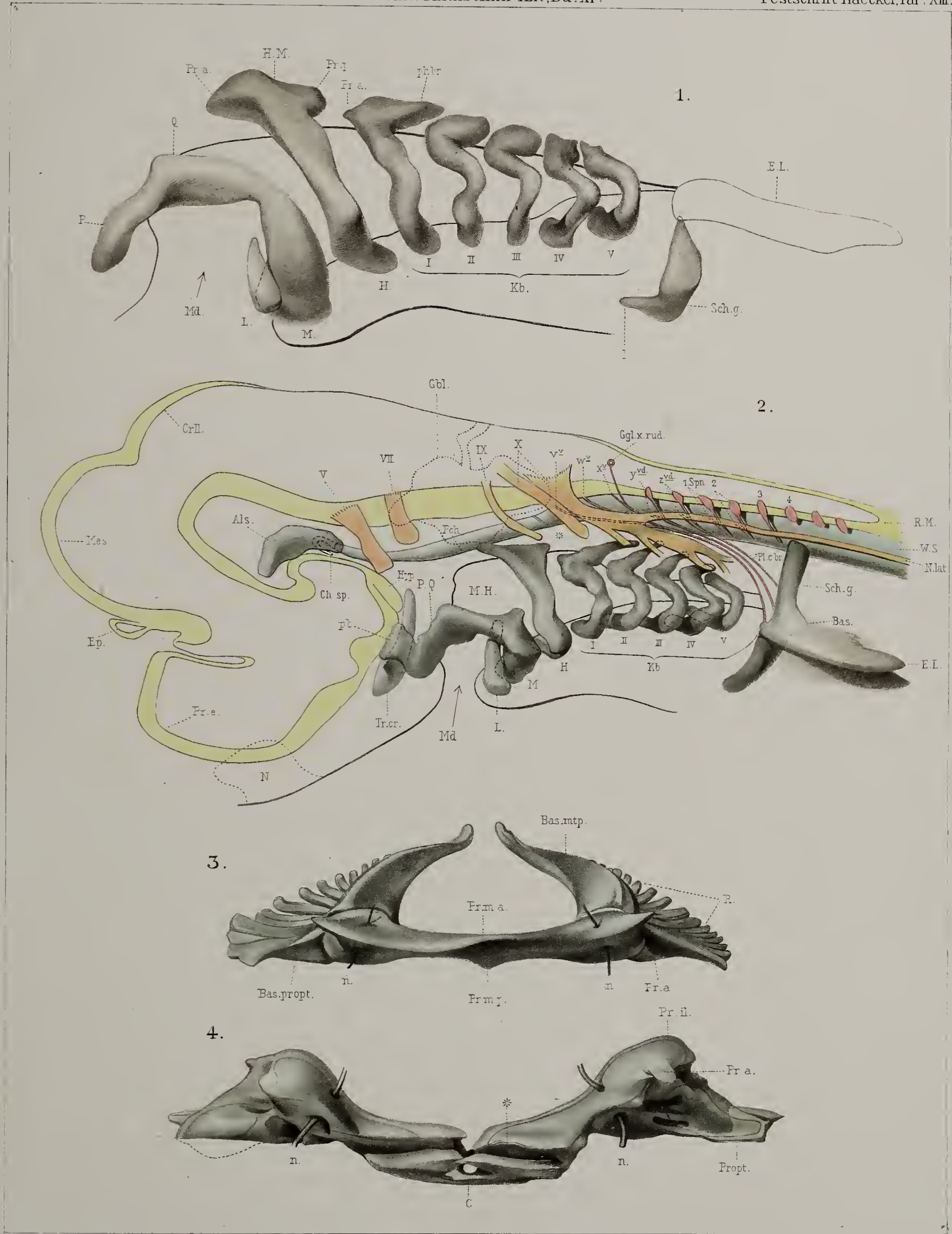
Fig. 4. Dasselbe bei einem Embryo von Spinax niger. Länge nicht ganz 40 mm (vergl. Text S. 387). Nach einem Wachsmodell von 67maliger Vergr. Nat. Gr. des Modells.

Der Vorknorpel grau, hyaline Grundsubstanz blau.

C Concrescenz des Vorknorpels der beiderseitigen Anlagen; * ventrales Ende der hyalinen Grundsubstanz; *Pra* Processus anterior; *Pr. il* Processus iliacus; *Propt* Propterygium.

Die rechte Körperhälfte wurde nach unten zu nicht ganz fertig modelliert. Das fehlende Stück ist durch eine punktierte Linie ergänzt. Die rechte Flosse hatte nicht genau dieselbe Lage wie die linke. Dies äussert sich auch am Becken in einer geringen Asymmetrie der Stellung beider Hälften.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XIV.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Tafel XIV.

Gemeinsame Bezeichnungen.

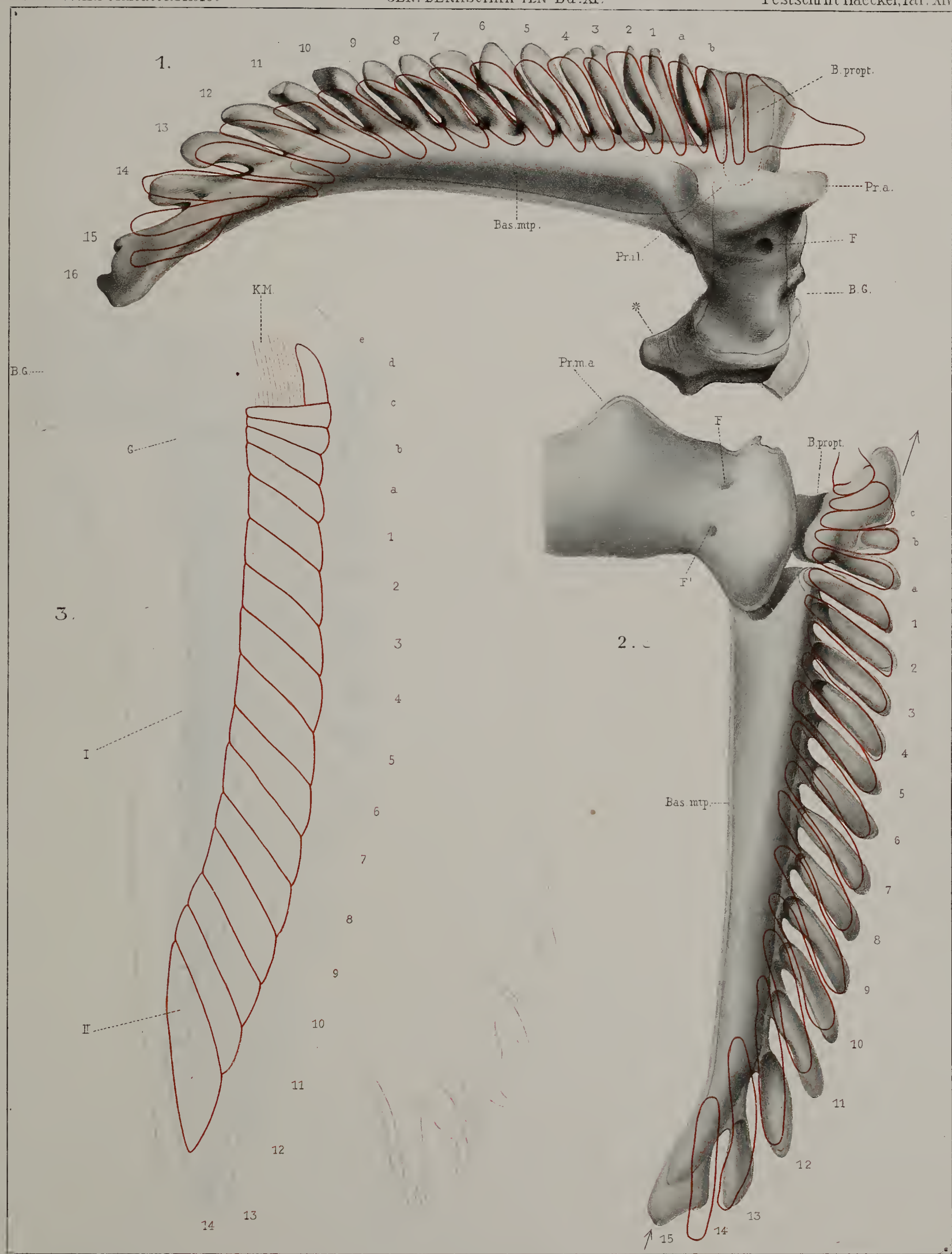
B. G. Beckengürtel.
F. F.' Nervenlöcher in demselben.
Pr. m. a. Processus medianus anterior.
Pr. a. Processus anterior.
Pr. il. Processus iliacus.
Bas. mtp. Basale metapterygii.
1—16 Radien des Metapterygium.
B. propt. Basale propterygii.
a—e Radien des Propterygium.

Der Vorknorpel ist durch einen grauen, der hyaline Knorpel durch einen blauen Farbenton, die Konturen der Muskeln durch rote Linien wiedergegeben.

Alle drei Figuren sind so orientiert, daß man von der Dorsalseite auf das Skelett sieht. Dabei sind die dorsalen Musculi radiales durchsichtig gedacht. Ihre basale, dem Skelett zugewendete Fläche ist durch je eine rote Konturlinie eingetragen.

Fig. 1. Von einem Embryo des Spinax niger (demselben, wie Fig. 4 Taf. XIII).
Nach einem Wachsmodell von 67mal Vergr. Nat. Gr. des Modells.
Im Modell ist auch die Muskulatur plastisch dargestellt. Die basalen Konturen wurden auf die Skelettzeichnung in der richtigen Orientierung aufgepaust. Die andere Beckenhälfte ist hier weggelassen.

„ 2. Von einem etwas älteren Embryo des Spinax niger. Länge ca. 40 mm.
(Graphische Isolation nach Kastschenko nach einer Horizontalschnittserie, 60mal Vergr.)
Die andere Hintergliedmasse desselben Embryos in der Richtung der Pfeile in eine Querschnittserie zerlegt.

„ 3. Konturzeichnung nach einem erwachsenen Spinax niger von 45 cm. Länge.
Präp. vergl. S. 398. Mit der photogr. Kamera 5mal vergr.
K. m. Körpermuskulatur.
G. Gelenk zwischen Becken und Metapterygium (Hüftgelenk).
I. Basale metapterygii.
II. Stammstrahl.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at