

Die Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus forsteri*.

Von

Richard Semon.

Mit Tafel XI—XVII und 4 Figuren im Text.

Beschreibender Theil.

Entwicklung der Brustflosse.

Topographie der Theile vor dem Auftreten der ersten Anlage (Stadium 40–42).

Wie ich in meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus* angegeben habe (1893), bemerkt man äusserlich die erste Andeutung der vorderen Extremität in dem von mir als 45 gekennzeichneten Stadium (l. c. Taf. VII, Fig. 45 s). Die Flossenanlage stellt sich dort als ein kleiner, rundlicher, etwas nach hinten und oben gerichteter Höcker dar, der hinter dem Herzen in der Gegend der Vorniere ein wenig ventralwärts von derselben liegt. Auf den vorhergehenden Stadien ist von einer Extremitätenanlage äusserlich noch nichts zu entdecken. Die Untersuchung von Schnittserien indessen lehrt, dass die ersten Stufen der Entwicklung der vorderen Extremität auf noch früheren Stadien zu suchen sind, und man, streng genommen, schon auf Stadium 43 von dem ersten Auftreten der Extremitätenanlage sprechen kann.

Untersuchen wir auf dem nächst jüngeren Stadium, also auf 42, die Stelle der späteren Extremitätenanlage, so finden wir, dass das Ektoderm noch völlig indifferent über dieselbe hinwegzieht (Taf. XI, Fig. 3), und dass eine Anhäufung von einzelnen Zellen oder Zellcomplexen unter der Ektodermstelle ebensowenig zu beobachten ist. Bemerkenswerth ist dagegen das Verhalten der Myotome in dieser und der unmittelbar davorliegenden Körperregion.

Der erste metotische Urwirbel (wir lassen die prootischen Somiten hier gänzlich ausser Acht) liegt in diesen und jüngeren Stadien unmittelbar hinter dem Labyrinthbläschen, gegen das er nach vorn keilförmig zugespitzt ausläuft. Dieser Urwirbel entsendet niemals einen ventralen Myotomfortsatz. In der überwiegenden Mehrzahl der Fälle findet man ventrale Myotomfortsätze erst vom dritten metotischen Urwirbel an. Besonders ansehnliche Fortsätze besitzen auf diesem Stadium der dritte bis siebente Urwirbel (*mtf 3* Fig. 2, *mtf 5* Fig. 3, Taf. XI), und zwar ist ihre Entwicklung bei den mehr caudalwärts gelegenen um ein Geringes weniger weit vorgeschritten als bei den mehr cranialen. Vom achten Urwirbel an beginnen auf diesem Stadium die ventralen Fortsätze eben erst knospenartig hervorzuspriessen.

Was die Richtung der Fortsätze anlangt, so liegt dieselbe im Allgemeinen annähernd in der unmittelbaren ventralen Fortsetzung der Myotome. Leichte Abweichungen, besonders eine leichte Ablenkung nach vorn für die 2 oder 3 ersten Fortsätze, die dem dritten bis fünften Myotom angehören, kommen vor.

Eine Konstanz für jeden einzelnen Fortsatz konnte ich aber hierin nicht feststellen, obwohl ich von zahlreichen Serien der Stadien 40–44 die 8–9 ersten metotischen Urwirbel nebst ihren Fortsätzen auf Millimeterpapier reconstruirt habe. Die Abweichungen sind zudem so geringfügige, dass man im Allgemeinen den Fortsatz als directe ventrale Verlängerung des Urwirbels bezeichnen kann.

Hier seien noch nähere Angaben über die Topographie der ersten 7 metotischen Myotome und ihrer Fortsätze hinzugefügt. Das erste liegt, wie erwähnt, unmittelbar hinter dem Labyrinthbläschen. Direct unter ihm liegt der hintere Abschnitt des Kiemendarms und unter diesem die Pericardialhöhle, die cranialwärts sich etwa ebenso weit ausdehnt wie der erste Urwirbel. Das zweite Myotom liegt ebenfalls im Bereich des Kiemendarms und der vorderen Hälfte der Pericardialhöhle. Das dritte Myotom (in der Regel das erste, welches einen ventralen Fortsatz abgiebt) liegt über dem kienlosen Vorderdarm und der hinteren Hälfte der Pericardialhöhle, an welche sich sein ventraler Fortsatz seitlich anlegt (Fig. 2 *mtf 3*). Das vierte Myotom liegt über dem Anfang des Mitteldarms und der im Stadium 42 noch sehr wenig voluminösen Leberanlage. Dieselbe stellt sich als eine unpaare ventrale, nach vorn gerichtete Ausbuchtung des Darmes dar, deren weite Communication mit dem Darmlumen ebenfalls im Bereich des vierten Urwirbels liegt. Im Stadium 41 und 42 beginnen eben die beiden ersten paarigen Drüsendifertikel im ventralen Abschnitt des unpaaren Leberblindsacks sich herauszubilden. Der Fortsatz des vierten Myotoms legt sich cranial von der Communicationsstelle des Leberblindsacks mit dem Darm an die Splanchnopleura. Im Bereich der caudalen Hälfte des vierten Myotoms begegnen wir auf diesem Stadium ventral von diesem dem ersten Vornierentrichter und weiterhin caudalwärts den Windungen der Vornierenkanäle.

Die Vorniere erstreckt sich dann caudalwärts über das Gebiet des fünften und sechsten Myotoms bis in das des siebenten hinein. Hier, gewöhnlich auf der Höhe des Anfangs des siebenten Myotoms findet sich dann ein zweiter Trichter, und von hier ab hören die Windungen der Vornierenkanälchen auf, und ein gerader Vornierengang läuft caudalwärts bis zum Enddarm, in den er jederseits nahe dem After einmündet. Die Untersuchung jüngerer Stadien lehrt, dass die Vorniere von *Ceratodus* ursprünglich dem fünften und sechsten metotischen Segment angehört. Das im Embryonalleben physiologisch so wichtige Organ wächst aber rascher als die Urwirbel und dehnt so seinen Bereich in das Gebiet des nächstvorderen (vierten) und oft auch in das des nächsthinteren (siebenten) aus. Erwähnt sei gleich hier beiläufig, dass der Bau der Vorniere bei *Ceratodus* grosse Uebereinstimmung mit dem der anuren und urodelen Amphibien zeigt. Denn es kommt nicht zum Abschluss des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere gegen die übrige Leibeshöhle; die beiden Trichter münden frei in die allgemeine Leibeshöhle, in welche hier medial den Trichtern gegenüber von der Aorta her ein Glomerulus eingestülpt ist.

Die Urwirbelfortsätze des fünften und sechsten Myotoms weichen bei ihrem ventralen Herabwachsen dem voluminösen Packet der vielfach gewundenen Vornierenkanälchen sozusagen aus. Sie wachsen lateral um dieselben herum am Ektoderm entlang, wie der Schnitt durch das fünfte Myotom und seinen Fortsatz des Stadium 42 zeigt (Fig. 3). Auf Fig. 1 sehen wir auf dem jüngeren Stadium 40 den Fortsatz des sechsten Urwirbels auf dem Wege, die Vorniere seitlich zu umwachsen. Da die Windungen der Vorniere gewöhnlich schon an der hinteren Grenze des sechsten Segments enden und sich jedenfalls immer nur in den vorderen Bereich des siebenten hinein erstrecken, braucht der ventrale Fortsatz des siebenten Myotoms nicht eine derartige seitliche Ausbiegung zu machen wie der des fünften und sechsten. Dieser Fortsatz des siebenten Myotoms ist kleiner als seine Vorgänger, wie denn, wie schon erwähnt, der Grad der Ausbildung der Fortsätze vom Kopf zum Schwanz successive geringer wird. Der Fortsatz des achten Myotoms stellt in Stadium 42 nur als eine unbedeutende Knospe dar.

So liegen die Dinge in der grossen Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle. In einem Falle aber entsandte schon das zweite Myotom einen Fortsatz und entsprach nicht nur dadurch, sondern auch in seinen

sonstigen topographischen Beziehungen dem dritten Myotom der Majorität. Ebenso entsprach das dritte Myotom topographisch dem sonstigen vierten, das vierte dem fünften u. s. w. Ich kann diesen Fall nicht anders deuten, als dass der erste metotische Urwirbel der Majorität hier bereits so völlig rückgebildet war, dass er auch ontogenetisch gar nicht mehr angelegt worden ist. Eine Lücke zwischen dem, was sich nun als erster metotischer Urwirbel darstellte, und dem Labyrinthbläschen fand sich nicht vor. Durch grössere Dicke der vorderen Myotome, besonders des zweiten, war der Defect vielmehr ausgeglichen, und war es ermöglicht, dass die Topographie des zweiten bis sechsten Myotoms und ihrer Fortsätze annähernd dieselbe war, wie sonst die des dritten bis siebenten.

Ueber die topographischen Verhältnisse geben auch meine früheren Habitusbilder von *Ceratodus*-Larven (1893, Taf. V und VI, Fig. 36—43) ein Bild. Da die Myotome, besonders die ersten metotischen, nur sehr undeutlich durch die Haut durchschimmern, lassen sich sichere Zahlenverhältnisse aus diesen Figuren nicht ablesen. Während z. B. Fig. 41 ein correctes Bild giebt, haben mich Schnitte durch das Object, das der Zeichnung zu Grunde gelegen hat, belehrt, dass in Fig. 42 die 3 schmalen Urwirbel unmittelbar hinter dem Labyrinth in 2 dickere zusammenzuziehen sind. Auf sämtlichen Figuren, soweit sie bei durchfallendem Lichte gezeichnet sind, erscheinen die Urwirbel durch ziemlich breite, hellere Zwischenräume getrennt, von denen man wohl zunächst annehmen wird, dass sie durch intermusculäres Bindegewebe eingenommen sind. Die Untersuchung von Schnitten lehrt indessen, dass die Einwucherung von intermusculärem Bindegewebe zwischen die einzelnen Urwirbel erst im Stadium 43 beginnt, und dass selbst auf Stadium 48 nur eine ganz dünne Bindegewebslage die fest an einander gepressten Mytome trennt. Dennoch sind jene Zeichnungen nicht fehlerhaft. Den hellen Bändern, die zwischen den einzelnen Segmenten bei durchfallendem Lichte wahrnehmbar sind, liegt eine Structureigenthümlichkeit der Myotome zu Grunde. Sie erklären sich aus dem Umstande, dass die Kerne der Muskelblätter die cranialen wie caudalen Grenzbezirke der Myotome frei lassen, so dass immer da, wo zwei Myotome zusammenstossen, vor und hinter der Berührungsfläche eine kernfreie und darum in durchfallendem Lichte hellere Zone liegt. An den hellen Streifen zwischen den Myotomen meiner Habitusbilder Fig. 36—44 sind also in gleicher Weise die kernfreien Grenzschichten je eines vorderen und eines hinteren Myotoms betheilt.

Was den Bau des ventralen Myotomfortsatzes anlangt, so sei bemerkt, dass letzterer überall da, wo er typisch ausgebildet und sein Schichtenbau nicht durch besondere Wachstumsverhältnisse (Druck der sich üppig entfaltenden Vornierenkanälchen) undeutlich gemacht ist, aus zwei fest auf einander gedrückten Lagen gleichartiger Zellen besteht (Taf. XI, Fig. 1—3). Ich war im Stande, mich an meinem Objecte mit aller wünschenswerthen Sicherheit davon zu überzeugen, dass sich die laterale Schicht des ventralen Fortsatzes in die Cutisschicht, die mediale aber in die Muskelschicht des Myotoms fortsetzt, was mit dem von RABL (1892), MOLLIER (1897), MAURER (1891, 1895, 1898) und Anderen bei Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Reptilien gemachten Befunden in vollem Einklange steht.

Dem gegenüber lässt sich die Auffassung, dass sich der ventrale Myotomfortsatz lediglich aus dem lateralen Blatt (Cutisblatt) des Myotoms ableite, wie sie KAESTNER (1892) allgemein für Amnioten und FIELD (1894) für Amphibien gemacht haben, nicht aufrecht erhalten. Auch die Angabe HARRISON's (1895), dass beim Lachs der Fortsatz allein aus der Cutisplatte gebildet werde, erscheint mir der Nachprüfung dringend bedürftig.

Erste Anlage (Stadium 43, 44).

Wir wenden uns nunmehr zur Betrachtung des nächstfolgenden Stadiums, das auf Taf. VI, Fig. 43 meiner früheren Arbeit dargestellt ist. Aeusserlich unterscheidet es sich von den beiden vorhergehenden

Stadien besonders dadurch, dass das rückwärts wachsende Operculum sich weiter nach hinten über die Kiemenregion hinüberschoben hat. Auf diesem Stadium lassen sich an der Stelle, an welcher später (Stadium 45) die vordere Extremität auch äusserlich als kleines Höckerchen sichtbar wird, an drei verschiedenen Bildungsstätten Wachstumsprocesse nachweisen, die das Material für die Bildung der Flosse liefern. Diese drei Bildungsstätten sind das Ektoderm, das Mesenchym und die Fortsätze des 5.—7. Myotoms ventral und lateral von der Vorniere.

Das Ektoderm von *Ceratodus* ist im Gastrulastadium und auch später, wenn der Embryo sich über den Dotter erhebt, und die Medullarrinne sich schliesst, einschichtig. Nach Schluss des Medullarrohrs sondert sich, zuerst in den dorsalen Abschnitten, dann über den ganzen Körper hin, die ektodermale Körperdecke zu einem zweischichtigen Lager und bleibt so bis in die spätesten Stadien des Larvenlebens (Stadium 48) hinein an allen indifferenten Stellen der Körperoberfläche. In Stadium 43 zeigen nun die mässig abgeflachten Zellen beider Schichten im Bereich des kolbenförmig angeschwollenen Endes des 5.—7. ventralen Myotomfortsatzes eine Veränderung. Dieselbe besteht in einer ziemlich lebhaften Theilung der Ektodermzellen in dieser Region unter gleichzeitiger mässiger Volumszunahme sowohl der Kerne wie der Protoplasmaleiber. Durch letzteren Vorgang schwindet die an den anderen Körperstellen beobachtete Abflachung dieser Zellen (Taf. XI, Fig. 4—6 *epv*). Trotz der lebhaften Zelltheilung bleibt das Epithel aber doch zweischichtig, und nur vorübergehend sieht man einmal an einzelnen Stellen 3 Zellen in der Quere der Schicht liegen. Die Zellen, ganz besonders der inneren Schicht, verändern aber, in gleichem Schritt, wie ihre Menge zunimmt, ihre Stellung, indem sie ihre lange Axe senkrecht zur Oberfläche und Verlaufsrichtung der Schicht stellen. Dadurch wird bewirkt, dass auf gleichem Flächenraum mehr Zellen neben einander Platz finden, wobei aber natürlich die Dicke der Schicht zunehmen muss. Die Zellen der oberflächlichen Schicht behalten im Allgemeinen ihre frühere Achsenstellung (lange Achse in der Verlaufsrichtung der Schicht) bei Taf. XII, Fig. 10—12. Diese Veränderungen im Ektoderm sind durchaus auf den Bezirk des 5.—7. Myotoms beschränkt. Nie fand ich sie über das fünfte Myotom nach vorn, nie über das siebente nach hinten reichen. Besonders nach hinten, im Bereich des siebenten Myotoms ist das Aufhören der Ektodermverdickung stets höchst scharf markirt, und von einer Verdickung oder sonstigen Veränderung des Ektoderms („Ektodermleiste“), die von der Anlage der Vorderflosse nach hinten in das Gebiet reichte, in welchem sich später die Hinterflosse anlegt, ist auf keinem Entwicklungsstadium bei *Ceratodus* eine Spur zu entdecken.

Zu derselben Zeit, in welcher sich das Ektoderm in der oben gekennzeichneten Region verdickt, findet eine Ansammlung von Zellen unter dieser verdickten Ektodermstelle, zwischen ihr und den ventralen Myotomfortsätzen 5—7 statt. In jüngeren Stadien (40—42) liegt jeder Fortsatz entweder unmittelbar dem Ektoderm an oder ist von demselben stellenweise durch eine schmale, zellenfreie, wohl gallertige Zwischenschicht geschieden (Fig. 1—3). Jetzt (Fig. 4—7) wird das anders. Woher stammen diese Zellen? Aus zwei Quellen: es sind zum Theil Zellen, die aus dem Epithelverband der ventralen Myotomfortsätze ausgewandert sind, zum Theil aber Zellen, die dem sich jetzt allenthalben reicher entfaltenden Mesenchym angehören.

Während sich die Auswanderung von Zellenmaterial der Urwirbelfortsätze in diesen Bezirk hinein mit voller Klarheit beobachten lässt, ist der Nachweis, dass Mesenchymzellen anderer Herkunft ebenfalls an jener Zellansammlung theilnehmen, schwieriger zu führen. Die Quelle des Mesenchyms dieser Körperregion ist in den vorliegenden Stadien die Somatopleura, aber weniger dort, wo der Cölomspalt bereits zwischen den beiden Blättern der Seitenplatten aufgetreten ist und sich gerade die Somatopleura als eine zellarme, stark abgeflachte Schicht darstellt, als jedesmal dort, wo an der ventralen Kuppe der den Darm umwachsenden

Seitenplatten noch kein Cölomspalt aufgetreten ist (Fig. 3, 4, 6). Von dieser Stelle aus erfolgt auch, und zwar in ventrodorsaler Richtung, ein Eindringen von Mesenchymzellen in die Flossenanlage.

Wenden wir uns nun schliesslich zur Untersuchung der Myotomfortsätze 5—7 in Stadium 43, so fällt uns zunächst eine leichte kolbenförmige Anschwellung des ventralen Endes auf (Fig. 4—7). Was wir ferner wahrnehmen, ist eine starke Kern- und Zellenvermehrung im medialen Blatte des Fortsatzes an dieser Stelle. Die Grösse der Kerne ändert sich zwar dabei nicht, aber bei der Vermehrung stellen sich die ovalen Kerne so, dass ihre kleine Axe in die Ebene des Blattes, ihre grosse senkrecht darauf zu stehen kommt, so dass auf gleichem Raume mehr Zellen neben einander Platz haben, gleichzeitig aber eine Dickenzunahme der Schicht an dieser Stelle stattfindet (Fig. 4, 5, 6). Viel unbedeutender ist die Zellvermehrung in der äusseren, lateralen Schicht des Endes des Myotomfortsatzes. Die Achsen der Kerne behalten hier ihre ursprüngliche Lage, die grosse Achse bleibt in der Ebene der Schicht liegen. Sehr deutlich tritt diese verschiedenartige Lage der Zellen beider Schichten in den Figuren 5 und 6 zu Tage. Wie gesagt, ist dieses ganze eigenthümliche Verhältniss wesentlich durch die starke Zellvermehrung in der medialen Schicht bedingt. In letzterer trifft man dabei viel häufiger karyokinetische Figuren an, die indessen auch in der lateralen Schicht nicht ganz fehlen.

Die schon erwähnte Dickenzunahme der medialen Schicht, die durch die veränderte Stellung der Zellachsen bedingt ist, verursacht die kolbige Verdickung des ventralen Endes des Myotomfortsatzes. Da die Verdickung wesentlich auf Rechnung der medialen Schicht steht, ist es klar, dass so das Bild eines medianwärts vorspringenden Buckels entstehen muss. Besonders deutlich tritt dies in Fig. 6 hervor. Mit den „Muskelknospen“ der Urwirbelfortsätze, wie sie bei Selachiern und Stören so deutlich hervortreten, sind diese den Fortsatz medianwärts auftreibenden Buckel nicht zu verwechseln. Für die echten „Muskelknospen“ ist es charakteristisch, dass sie lateralwärts gegen die Extremitätenanlage hin gerichtet sind.

In der That kommen „Muskelknospen“, d. h. knospenförmige Zellverbände, die sich in toto aus dem Epithelverband der Myotomfortsätze ablösen und als solche in die Extremitätenanlage hineinwachsen, bei *Ceratodus* nicht vor. Wohl aber haben jene eigenthümlich umgestalteten Enden der Myotomfortsätze, wie ich sie oben für *Ceratodus* beschrieben habe, mit der Lieferung von myogenem Material an die Flosse etwas zu thun. Indem nämlich in der medialen Schicht die Zellvermehrung auch nach Bildung jener Verdickung fortschreitet, ist bald der Augenblick erreicht, in welchem die neu sich bildenden Zellen trotz ihrer veränderten Achsenstellung in der Schicht nicht mehr Platz haben und nun das neugebildete Material seitlich in die laterale Schicht hineingetrieben wird. Auf Fig. 5 ist der erste Beginn dieses Processes sichtbar.

Auf dem Stadium der Figuren 8 und 9, welches zwischen Stadium 43 und 44, dem letzteren aber näher steht, und das ich als Stadium $43\frac{3}{4}$ bezeichne, ist der Process noch weiter fortgeschritten. An einer Stelle, etwas vor dem ventralen Ende des Myotomfortsatzes, ist die laterale Schicht auseinandergewichen, die bisher überall scharfe Begrenzung des Urwirbelfortsatzes fehlt hier, die Zellen verlieren sich in dem Zellencomplex zwischen Fortsatz und Ektoderm. Bei oberflächlicher Betrachtung von Fig. 8 möchte man vielleicht glauben, dass hier eine echte Muskelknospe, ähnlich den beim Stör von MOLLIER beschriebenen, gebildet sei. Dem widerspricht aber schon allein die genauere Untersuchung des Schnittes, der bei Fig. 9 bei stärkerer Vergrösserung abgebildet ist. Wir sehen, dass es sich um keine Muskelknospe in dem Sinne, wie diese Bezeichnung für Selachier und Störe gebraucht wird, sondern um eine Auflösung des Epithelverbandes der lateralen Schicht an einer bestimmten Stelle handelt. Noch weiter wird die Vorstellung, als löste sich hier ein knospenartiger Verband vom Myotomfortsatz ab, durch Untersuchung des nächsten Stadiums beseitigt, zu dessen Betrachtung wir uns jetzt wenden.

Auf diesem, dem Stadium 44, haben sich die 4 ersten Myotomfortsätze, also *mtf 3*—*mtf 6*, von den Myotomen, von denen sie ausgingen, abgelöst. Dieser Process hat schon im Stadium 43 für die ersten Fortsätze begonnen, und zwar betrifft er dort fast stets die ersten beiden, *mtf 3* und *mtf 4*, gewöhnlich aber auch *mtf 5*. Auf Stadium 44 finde ich regelmässig auch *mtf 6* ohne Zusammenhang mit dem sechsten Myotom, *mtf 7* dagegen in breitem Verbande mit seinem Myotom. Auf Stadium 43 sind die einzelnen Fortsätze noch durch ansehnliche Zwischenräume von einander getrennt. Sie beginnen aber nun rasch in die Breite zu wachsen, so dass sie sich am Ende dieses Stadiums und im Stadium 44 unmittelbar mit ihren vorderen und hinteren Nachbarn berühren. Ein metamerer Bau ist auf diesen Stadien an den eng an einander gepressten Fortsätzen nicht mehr nachzuweisen. Der erste Fortsatz wurde, wie oben beschrieben, vom dritten metotischen Urwirbel entsendet und hatte sich, wie auch schon angegeben, der Wand der Pericards und zwar dem vorletzten Viertel desselben angelagert. Dieser früh abgeschnürte Fortsatz scheint besonders rasch und energisch an der Wand des Pericards entlang nach vorn zu wachsen, denn gewöhnlich schon gegen Ende des Stadiums 43 (Stadium 43^{3/4}) und stets von Stadium 44 an hat er, nun zum Pericardmuskel umgewandelt, die vordere Grenze des Herzbeutels erreicht, und sein craniales Ende liegt unter dem ersten metotischen Urwirbel. Auf späteren Stadien wächst der Hauptstock dieser Muskelmasse (*M. coraco-hyoideus*) noch über den Herzbeutel hinaus bis zum Hyoid, an das er sich anheftet. Er ist nach FÜRBRINGER (1897) beim ausgebildeten Thier durch drei Inscriptionen in vier Myomeren getheilt. Dasselbe sehe ich bei Untersuchung älterer Stadien (48) auf Horizontalschnitten. Ist die Zusammensetzung aus vier Myomeren der Ausdruck einer ursprünglichen Zusammensetzung des Muskels aus Derivaten von vier Myotomen? Ich sah zwar niemals, dass sich mehr als zwei ventrale Fortsätze an dem Aufbau dieser Musculatur betheiligen, und zwar waren es die Fortsätze des dritten und vierten metotischen Myotoms. Aber die ontogenetische Untersuchung dieser Dinge ist mit solchen Schwierigkeiten verknüpft, dass immerhin eine accessorische Betheiligung anderer, davor und dahinter gelegener Myotome, vielleicht durch Auswanderung einzelner Zellen oder kleinerer Zellencomplexe, nicht ganz auszuschliessen ist. Dass insbesondere das zweite metotische Myotom, dessen Spinalnerv dem von FÜRBRINGER beim ausgebildeten Thiere als Occipitalnerv *x* bezeichneten Nerven entspricht, auch accessorisch Muskelmaterial für die hypobranchiale Musculatur liefert, ist nicht unmöglich. Betheiligt sich doch Nerv *x* nach FÜRBRINGER (1897) an der Ansabildung („Plexus cervicalis“), welche einen Nerven hervorbringen lässt, der zum weitaus überwiegenden Theile die hypobranchiale spinale Musculatur versorgt. Dagegen ist die Betheiligung des ersten metotischen Myotoms, dem ein Occipitalnerv *w* entsprechen würde, sehr unwahrscheinlich, da ein solcher Nerv im ausgebildeten Thiere überhaupt nicht mehr gefunden wird. Sicherlich liessen sich Spuren dieses Nerven auch im ausgebildeten Thiere finden, wenn Derivate des ihm zugehörigen Myotoms in der hypobranchialen Musculatur enthalten wären. Auch eine etwaige accessorische Betheiligung des fünften metotischen Myotoms, das dem ersten Spinalnerven zugehört, an der Bildung der hypobranchialen Musculatur ist deshalb kaum anzunehmen, weil jener Nerv zu dem die Extremität innervirenden Plexus brachialis (omopterygialis) gehört, und dieser Plexus von dem Plexus cervicalis gewöhnlich sehr rein getrennt ist. Aus allen diesen anatomischen Gründen und meinen eigenen ontogenetischen Beobachtungen glaube ich den Schluss ziehen zu dürfen, dass die Theilung des Hauptstocks der hypobranchialen Musculatur (*M. coraco-hyoideus*) in vier durch Inscriptionen gesonderte Myomeren eine secundäre Erscheinung, eine Dysmetamerie ist, wie eine solche sich auch sonst nach FÜRBRINGER (1875, 1879, 1897) als eine in der Ausbildung des Muskelsystems der Wirbelthiere durchaus nicht selten zu beobachtende Erscheinung erweist.

Was die Fortsätze der weiter caudalwärts gelegenen Myotome anlangt, von denen sich, wie erwähnt, auf Stadium 44 *mtf 5* und *mtf 6* von ihren zugehörigen Urwirbeln abgelöst haben, *mtf 7* noch mit seinem Mutterorgan zusammenhängt, so ist der bei ihnen auf dem vorigen Stadium eingeleitete Process der Zell-

vermehrung in der medialen Wandung, der Auflösung des Epithelverbandes der lateralen Wand etwas oberhalb der ventralen Spitze, der Einwanderung von Zellen beider Schichten in die Zellansammlung unter der Ektodermverdickung der Flossenanlage noch weiter fortgeschritten. Die Figuren 10 und 11, Taf. XII, zeigen dies auf Stadium 44, Fig. 12 und 13 auf einem Stadium, das zwischen 44 und 45 in der Mitte steht. Ich bezeichne es mit $44\frac{1}{2}$. Hier ist die laterale Wand des Urwirbelfortsatzes in einem ansehnlichen Bereich ganz aufgelöst, und ohne Grenze gehen hier die Zellen in die der subepithelialen Zellenansammlung der Extremitätenanlage über. Dass es sich jetzt dabei nicht einfach um Auflösung der Cutisplatte des Urwirbelfortsatzes handelt, wie sie auf späteren Stadien für die gesammte Cutisplatte im Bereich des Urwirbels sowohl wie Urwirbelfortsatzes eintritt und zur Bildung von Bindegewebe führt, wird durch die starke Zellvermehrung im medialen Blatte und die Beobachtung einer Auswanderung von Zellen auch aus dieser Schicht, ferner aber auch dadurch bewiesen, dass jene definitive Auflösung der Cutisplatte in ihrem sonstigen Bereich erst auf viel späteren Stadien eintritt. Zudem ist der Process, mit dem wir uns eben beschäftigen, local scharf umgrenzt. Nie ergreift er die ventrale Spitze des Urwirbelfortsatzes (Fig. 8—13). Nach Abschluss der Auswanderung von Zellmaterial in die Flosse findet sogar eine Restitution der Cutisplatte der betroffenen Urwirbelfortsätze statt, denn man bemerkt in den darauf folgenden Stadien hier keinen Defect in der Cutisplatte des Urwirbelfortsatzes. Die mediale Lamelle des letzteren hat dann schon begonnen, sich in Muskelgewebe umzuwandeln und liefert bei *Ceratodus* wie überall die ventrale Rumpfmusculatur (vergl. Taf. XII, Fig. 14 und folgende).

Das Endresultat aller bisher beschriebenen Vorgänge ist eine Epithelverdickung im Bereich des fünften bis siebenten Urwirbelfortsatzes und eine Zellenansammlung unter derselben. Die Zellen der letzteren setzen sich zusammen: 1) aus Mesenchymzellen, die aus dem parietalen Blatt (Somatopleura) der Seitenplatten hervorgegangen sind; 2) aus der lateralen Lamelle des Urwirbelfortsatzes; 3) aus der medialen Lamelle desselben. Wir werden sicher keinen Fehlschluss thun, wenn wir, gestützt auf unsere sonstigen, allgemeineren Erfahrungen annehmen, dass die beiden ersteren Bestandtheile die Stützgewebe (Skelet und Bindegewebe) der Flosse, der Antheil, der aus der medialen Lamelle des Urwirbelfortsatzes stammt, aber die Musculatur der Flosse liefert. Im Stadium 43 und 44 ist es aber — wenigstens mit unseren jetzigen technischen Hilfsmitteln — nicht möglich, die drei aus verschiedenen Quellen stammenden Antheile der subepithelialen Zellenansammlung auseinanderzuhalten. Ebenso wenig ist eine Spur einer Segmentation in jener Zellenansammlung wahrzunehmen, obwohl doch ein Theil des Materials sich aus einer Auswanderung aus drei segmentalen Urwirbelfortsätzen herleitet. MOLLIER (1895), der ähnliche Vorgänge an fünf ventralen Urwirbelfortsätzen von Reptilienembryonen beobachtet hat, braucht zur Erklärung dieses Phänomens einen treffenden Vergleich. Er sagt (p. 486): „Das aus den Knospen strömende myogene Zellmaterial nimmt seinen Weg gegen das Centrum der Extremitätenbasis und müsste hier zur Bildung von fünf metamer angeordneten Zellenhaufen führen. Das ist aber nicht der Fall. Darf ich mir einen etwas gewöhnlichen Vergleich erlauben, so ist der eben geschilderte Vorgang derselbe, als wenn man in fünf dicht neben einander gehängte Kornsäcke an ihrer Basis ein Loch schneiden würde; der Inhalt fließt langsam aus, giebt zunächst fünf kleine Häufchen, welche aber schon im nächsten Moment mit der Zunahme ihrer Masse sich mit einander zu einer einzigen Schicht vereinigen.“ Aehnlich wie bei den Reptilien ist auch bei *Ceratodus* gleich vom Beginn des Ausströmens an keine Spur einer Segmentation in den ausgewanderten Zellenmassen mehr wahrnehmbar, zumal sich ihnen gleich das Material, das aus der Somatopleura stammt, beimischt. Eine eigenartige, aber von der Metamerie unabhängige Sonderung der Zellen jener Ansammlung wird im Laufe des nächsten Stadiums wahrnehmbar.

Äusserliches Sichtbarwerden der Anlage (Stadium 45).

Auf Stadium 45 (vergl. meine frühere Arbeit 1893, Taf. VII, Fig. 45), wird zuerst die Anlage der Brustflosse (*p. pect.*) auch äusserlich als ein kleines, abgerundetes, nach hinten und oben gerichtetes Höckerchen sichtbar. Ich gebe in der vorliegenden Arbeit auf Taf. XIV, Fig. 26, ein weiteres, bei stärkerer Vergrößerung gezeichnetes Totalbild des vorderen Körperabschnittes eines jungen *Ceratodus* auf diesem Stadium, auf welchem noch schärfer die Eigenthümlichkeit hervortritt, dass die Brustflosse gleich bei ihrem ersten Auftreten aus der Horizontalen dorsalwärts nach oben geklappt erscheint. Denken wir sie uns in die Horizontale zurückgeklappt, so sehen wir, dass durch jenen eigenthümlichen Wachstumsmodus ihre ursprünglich dorsale Fläche zur medialen, ihre ursprünglich ventrale zur lateralen wird. Vergleichen wir damit die Entwicklung der erst auf Stadium 47 äusserlich sichtbar werdenden hinteren Extremität, so finden wir besonders deutlich im Stadium 48, von dem ich in Fig. 27, Taf. XIV, eine Copie aus meiner früheren Arbeit bringe, dass dort die Flossenanlage als ein aus der Horizontalen ventralwärts abwärts geklappter Höcker oder Saum auftritt. Ihre ursprünglich dorsale Fläche wird zur lateralen, ihre ursprünglich ventrale zur medialen. Die Brustflosse ist demnach aus der Horizontalen um 90° dorsalwärts, die Bauchflosse um 90° ventralwärts gedreht; gegen einander sind die beiden Flossenpaare um 180° gedreht. Die laterale Fläche der Brustflosse entspricht der medialen der Bauchflosse, ihre mediale der lateralen jener.

Bekanntlich gleicht das Skelet der Brustflosse von *Ceratodus* in ausgebildetem Zustande in hohem Grade dem der Bauchflosse. Nur sind an der Brustflosse die zahlreicheren, aber schwächeren Radien ventralwärts gerichtet, bei der Bauchflosse dorsalwärts (GÜNTHER 1871, Taf. XXX). Um die Flossen in volle Uebereinstimmung zu bringen, müsste man entweder das eine Paar um 180° drehen oder aber jedes von ihnen um 90° im entgegengesetzten Sinne. SCHNEIDER (1886, 1887) und HATSCHKE (1889) haben hierauf schon aufmerksam gemacht. Der embryologische Befund, den ich oben mitgetheilt habe, zeigt, wie jene verschiedene Stellung ontogenetisch zu Stande gekommen ist. Gleich bei ihrem Auftreten erscheint die Brustflosse als ein aus der Horizontalen etwas nach oben, die Bauchflosse aber als ein nach unten geklappter Saum. Im weiteren Wachsthum der Flossen, das dann bei beiden wesentlich caudalwärts gerichtet ist, wird noch weiter bei der Brustflosse die ursprünglich dorsale Oberfläche zur medialen, bei der Bauchfläche aber zur lateralen gemacht und so die sonderbare Verdrehung der beiden Flossenpaare gegen einander bewirkt. Unten im allgemeinen Theil werde ich näher auf die Momente eingehen, die zu dieser sonderbaren Drehung in der gegenseitigen Stellung der beiden Flossen geführt haben.

Fig. 14, Taf. XII, stellt einen Querschnitt durch die Flosse des auf Taf. XIV, Fig. 26, abgebildeten Thieres dar, und der Vergleich dieses Schnittes mit dem durch die successive älteren Flossenanlagen der Figuren 15 und 17 lässt deutlich die dorsale Aufklappung der immer noch saumartigen Flosse erkennen. (Der Schnitt Fig. 15 trifft die Flossenanlage etwas weiter hinten als der Schnitt durch die jüngere Anlage der Fig. 14. Die Erhebung des Flossensaums ist hier im älteren Stadium niedriger als die Erhebung weiter vorn im jüngeren.) An der saumartigen Erhebung betheiligen sich die in früheren Stadien beschriebene, verdickte Ektodermpartie und die darunter gelegene Zellenansammlung. Die letztere leitete sich, wie wir gesehen haben, aus drei verschiedenen Quellen ab: ausgewanderte Zellen der Seitenplatten (Somatopleura), Zellen der lateralen und Zellen der medialen Lamelle des ventralen Urwirbelfortsatzes. Bis zum Beginn des Stadiums 45 liess sich keinerlei Sonderung in dieser Zellenmasse erkennen. Nun wird eine solche deutlich, und zwar sondert sich eine dorsale und eine ventrale Schicht von einer mittleren, zwischen beiden liegenden, die aus einem lockereren Material mit wenigen dicht an einander gerückten Kernen besteht. Aus der dorsalen Schicht, die sich wie die ventrale von Stadium 45 bis zum Ende von Stadium 46 (*dm [mm]* Fig. 14—19)

immer schärfer sondert, entsteht die dorsale, in dem freien Flossenabschnitt medial liegende Muskelschicht (Stadium 47 und 48, Taf. XIII, Fig. 20 und 21). Aus der ventralen Schicht wird ebenso die ventrale, im freien Flossenabschnitt lateral liegende Muskelschicht (*vm [m]* auf denselben Figuren). Auch in diesen Stadien haben die beiden Muskelschichten in der Flossenbasis eine dorsale bezw. ventrale Lage. Dieselbe geht, wenn wir sie von der Basis in die freie Extremität verfolgen, bei der sagittalen Flossenstellung parallel der Körperaxe in eine mediale bezw. laterale über. Die Schicht zwischen den beiden Muskelschichten wandelt sich in das Stütz- und Bindegewebe der Flosse um. Gegen Ende des Stadiums 45 hat sie sich, in ihrer Differenzirung an der Basis der Flosse beginnend, zu einer einheitlichen Vorknorpelanlage verdichtet (Taf. XIII, Fig. 19), die sich in den nächsten Stadien zum Knorpelskelet der Flosse in [einer Weise umbildet, die wir noch] näher zu untersuchen haben werden.

In dieser mittleren Schicht nimmt man von Stadium 45 an, in welchem sich die Flossenanlage über das Niveau der Körperoberfläche als ein kleiner Höcker zu erheben beginnt (Taf. XII, Fig. 14), auch ein Gefäss wahr, das von der Aorta in die Basis der Flossenanlage tritt. Sehr schön lässt sich sein Eintritt in älteren Stadien (47 und 48) verfolgen. Auf seine constante Lagerung zwischen den peripheren Theilen des] Plexus *omopterygialis anterior* und *posterior* komme ich noch zurück. Dieses Gefäss, die *Arteria brachialis* (*subclavia*), verhält sich rechts und links gleich und folgt in seiner Entwicklung dem directen Weg, der zu dem Zustande beim ausgebildeten Thiere führt. Das venöse Blut sammelt sich beiderseits in einem Stamm, der, cranialwärts bis zur hinteren Wand der Kiemenhöhle verlaufend, in den kurzen *Ductus Cuvieri* mündet.

Weitere Differenzirungen (Stadium 46—48).

Nervensystem.

Es dürfte auffallend erschienen sein, dass ich im bisherigen Verlauf meiner Beschreibung so wenig auf die Beziehung der Nerven zu der sich entwickelnden Flosse und ihrer Musculatur Rücksicht genommen habe. Ehe ich das Versäumte nachhole, will ich den Grund dieser scheinbaren Vernachlässigung erklären. Das Object ist für die Untersuchung der Nerven auf jüngeren Stadien äusserst ungünstig, unvergleichlich ungünstiger als zum Beispiel die *Selachier*. Erst vom Ende des Stadiums 45 an lassen sich die grösseren Nervenstämme, welche in die Musculatur der Brustflosse eintreten, mit hinreichender Sicherheit erkennen, und selbst noch auf Stadium 48 ist eine genauere Analyse der einzelnen Componenten des Plexus *brachialis* (*Pl. omopterygialis anterior* und *posterior*) sehr schwierig. Glücklicherweise besitzen wir eine Reihe Anhaltspunkte anderer Art, die uns helfen, diese Lücke auszufüllen.

Greifen wir auf jüngere Stadien zurück, so finden wir (Stadium 40—42) *Spinalganglien* manchmal vom dritten, stets aber vom vierten metotischen Myotom an. Von Stadium 44 an sind diese beiden *Spinalganglienpaare*, die immer nur rudimentär angelegt werden, verschwunden. Das erste, stets aber auch nur schwach entwickelte *Spinalganglion* findet sich dann am fünften metotischen Myotom. Auch auf älteren Stadien ist es fast immer nachweisbar und wird, wie sich aus Vergleichung mit noch älteren Stadien ersehen lässt, zum ersten, meist ganz rudimentären *Spinalganglion* des ausgebildeten Thieres, wo es nach FÜRBRINGER (1897, p. 474) aus nur wenigen Zellen besteht und eine äussere Anschwellung in der Regel nicht erkennen lässt. Doch konnte es bei mikroskopischer Untersuchung leicht und unzweifelhaft nachgewiesen werden. Das zweite bleibende *Spinalganglion* gehört zum sechsten Myotom. Es wird gleich stattlich angelegt und erhält sich auch so bis in ältere Stadien (Stadium 48) und in den ausgebildeten Zustand hinein, wo es nach FÜRBRINGER recht ansehnlich ist.

3*

10*

Auf Stadium 48 reicht der Schädel bis zum Labyrinth, und Gebiete vorderer metotischer Myotome sind noch nicht vom Cranium assimiliert. Doch lässt sich auf diesem Stadium die spätere Grenze zwischen Cranium und Wirbelsäule durch das deutlich markierte Auftreten der ersten Rippe bestimmen. Daraus ergibt sich, dass die ersten sechs metotischen Myotome sekundär ganz in den Schädelbereich mit einbezogen werden und dass das Spinalganglion des siebenten Myotoms oder das dritte bleibende gerade in die Grenze zwischen Cranium und Wirbelsäule fällt.

Bedienen wir uns der FÜRBRINGER'schen Nomenclatur und Bezifferung, so sind die Nerven der vier ersten Myotome „occipitale Nerven“ („untere Vaguswurzeln“, „Hypoglossus“ der früheren Autoren). Sie resp. die von ihnen versorgten Myotome 1—4 sind demnach mit den Buchstaben w, x, y, z zu bezeichnen. Die occipitalen Nerven x und y entbehren im ausgebildeten Zustande stets der dorsalen Wurzeln. Für z wurde von FÜRBRINGER bei einem Exemplare von *Ceratodus* beiderseitig eine feine dorsale Wurzel, aber kein Spinalganglion entdeckt. Wie wir sahen, wird ein solches ontogenetisch stets für z, häufig aber auch für y angelegt. Es scheint noch nachträglich zu einer Rückbildung des Myotoms und des zugehörigen Nerven w zu kommen, denn dieser Nerv wird von FÜRBRINGER nicht erwähnt. Die Nerven der hinteren Myotome sind Spinalnerven, und zwar die des fünften und sechsten Myotoms, da sie nachträglich auch noch in den Bereich des Schädels gelangen, „occipitospinale Nerven“. Der Nerv des siebenten Myotoms ist nach FÜRBRINGER ein Uebergangsnerv, da zwar seine ventrale Wurzel durch den Schädel, die zugehörige dorsale aber zwischen Schädel und Wirbelsäule hindurchgeht. Diese Nerven sind demnach als a, b, c(3) und die darauf folgenden als 4, 5, 6 etc. zu bezeichnen.

Wie oben gezeigt worden ist, wird die Musculatur der Brustflosse ausschliesslich oder doch jedenfalls ganz vorwiegend vom fünften bis siebenten metotischen Myotom geliefert und naturgemäss von den zugehörigen Nerven, also a, b und c(3) innerviert.

In Stadium 47 und 48 sieht man Aeste dieser Nerven in der Nähe der Wirbelsäule einen Plexus bilden, der zwei deutlich von einander gesonderte Nervencomplexe zur Flosse entsendet. Bei ihrem Abgange vom Plexus sind diese beiden Endstämme um die Breite der ersten Rippe von einander geschieden. Beide sind parallel dicht hinter einander gelagert. Zwischen ihnen tritt die Arteria subclavia, die einen ihnen nahezu parallelen Verlauf besitzt, in die Flossenbasis. Der vordere Plexusast und die Arterie treten zwischen Vorniere und dorsaler Kuppe des Bauchmuskels hindurch zur Flossenbasis; der hintere Plexusast durchsetzt auf seinem Wege den Bauchmuskel (Taf. XIII, Fig. 21 *pl. pteryg. post.*). Jeder der beiden Aeste theilt sich dann in einen dorsalen und ventralen Endast für die dorsale (mediale) und ventrale (laterale) Flossenmusculatur (Fig. 21).

BRAUS hat den Plexus, aus dem die Nervenstämme für die Flossenmusculatur von *Ceratodus* hervorgehen, am ausgebildeten Thiere sehr genau untersucht und beschrieben (1898 A, p. 302 ff., Taf. IX und X). Er unterscheidet zwei ziemlich deutlich gesonderte Plexusbildungen, die er als Plexus omoptyrgialis anterior und posterior bezeichnet. Er sagt: „Der Plexus omoptyrgialis des *Ceratodus* setzt sich offenbar aus zwei Theilen zusammen, einem besonders stark entwickelten Plexus post. und einem schwach entwickelten Plexus ant., welche ohne deutliche Grenze in einander übergehen.“ „Es sind die beiden Theile des Plexus bei *Ceratodus* beim Durchtritt durch die Musculatur noch getrennt erkennbar. Denn das Gros derjenigen Nervenfasern, welche Nerv 11—c(3) zur Flosse entsenden, verläuft an besonderer Stelle durch die Musculatur der Bauchwand, welche um die Breite der sehr stark entwickelten 1. Rippe von den am vorderen Rippenrand durch die Musculatur sich begebenden Aesten z—b entfernt liegt. Die Verbindungen beider Theile, welche bald stärker, bald schwächer bei verschiedenen Individuen ausgebildet sind, benutzen zwar beide

Muskelpforten, aber vom vorderen Theil (Plexus omopteryg. ant.) schliessen sich doch nur Fasern von b dem hinteren Theil an, vom hinteren nur Fasern von c und 4 dem vorderen.“

Stimmen diese Befunde von BRAUS, auch seine Angabe, dass die Arteria subclavia zwischen Plexus pterygialis anterior und posterior zur Flosse tritt, gut mit den oben mitgetheilten embryologischen Befunden überein, so bietet eine andere, am ausgebildeten Thiere festgestellte Thatsache um so grössere Schwierigkeiten. Nach FÜRBRINGER (1897) und BRAUS (1898 A) theilt sich am Plexus omopterygialis anterior häufig ein feines Aestchen des occipitalen Nerven z (Nerv des vierten metotischen Myotoms); ferner aber geben nach BRAUS die Spinalnerven 4—10 resp. 4—11 Aeste zum Plexus omopterygialis posterior ab. Allerdings sind diese Aeste stets sehr viel dünner als die Pterygialäste der Nerven a, b, c (3), aber sie sind doch vorhanden und keineswegs verschwindend klein (vgl. BRAUS 1898 A, Taf. XVII, *Ceratodus*).

Meine Untersuchungen haben ergeben, dass die Musculatur der Flosse sich von Material ableitet, das aus ventralen Myotomfortsätzen des fünften bis siebenten metotischen Myotoms (Spinalnerv a—c) auswandert. BRAUS findet die Flosse von einem Plexus innervirt, zu dem a—c zwar den Hauptbestandtheil, der occipitale Nerv z aber noch ein Aestchen, die Spinalnerven 4—11 einen immerhin nicht unbeträchtlichen Beitrag liefern.

Ich kann nun allerdings nicht völlig ausschliessen, dass Material des achten, neunten oder selbst zehnten metotischen Myotoms und damit Aeste des 4., 5. und 6. Spinalnerven in die Flosse gelangen. Zwar liegt schon das achte und noch mehr das neunte metotische Myotom beträchtlich hinter dem Ende der Flossenbasis. Schrägstellung jener hinteren Myotome und ihrer Fortsätze nach vorn auf die Flossenbasis zu lässt sich in keinem Stadium erkennen, vielmehr verlaufen die sämtlichen ventralen Myotomfortsätze im Grossen und Ganzen in dorso-ventraler Richtung. Veränderungen, wie sie die ventralen Fortsätze des fünften bis siebenten Myotoms bei Abgabe des Materials für die Flossenmusculatur zeigen, habe ich an den Fortsätzen der weiter caudalwärts gelegenen Myotome vom achten einschliesslich an nie beobachtet. Andererseits erscheinen allerdings die beiden auf Stadium 47 und 48 aus den Plexus in die Musculatur tretenden Nervenäste zu ansehnlich (Taf. XIII, Fig. 21 *pl. pteryg. post.*), um lediglich das Product der drei zu dieser Zeit durchaus noch nicht sehr ansehnlichen Spinalnerven a—c (3) zu sein. Auch das Bild, das BRAUS (1898 A, Taf. X, Fig. 2) vom Plexus pterygialis post. giebt, spricht dagegen. Aber obwohl ich mir klar bin, dass es bedenklich ist, negative Angaben dieser Art mit grosser Bestimmtheit zu machen: für das elfte bis fünfzehnte Myotom glaube ich jede Betheiligung an der Abgabe von Flossenmusculatur beinahe sicher ausschliessen zu können, und dieses müsste meiner Ansicht nach zu der Annahme führen, dass der 7.—11. Spinalnerv, wenn nicht auch noch frühere, sich zwar an der Plexusbildung theiligen, nicht aber wirklich Fasern in die Flossenmusculatur eintreten lassen. Denn die Anschauung von der untrennbaren Zusammengehörigkeit von Nerv und Muskel erscheint mir als eine der sichersten Grundlagen unseres morphologischen Erkennens, und da auch alle unsere Erfahrungen für eine Zusammengehörigkeit je eines Spinalnerven zu je einem Myotom sprechen, ist der Schluss unabweisbar, dass die Aeste nur solcher Spinalnerven in ein Muskelgebiet gelangen, deren Myotome an dem Aufbau der betreffenden Musculatur theiligt gewesen sind.

Daran wird wohl im Ernste Niemand denken, dass der 7.—11. Spinalnerv etwa bloss mit sensiblen Fasern bei der Plexusbildung theiligt sei und so seinen Antheil voll in die Flosse gelangen lasse. Das Gebiet jenes Plexus ist also höchst wahrscheinlich nicht mit dem Innervationsgebiet der Flosse identisch. Eine ähnliche Anschauung spricht BRAUS (1898 A, S. 421) mit folgenden Worten aus: „Bei *Ceratodus* ist zwar die distale Verzweigung der Flossen zu wenig bekannt, um über Verschiebungen innerhalb der Flosse Auskunft geben zu können. Aus der noch angedeuteten Spaltung des Plexus omopterygialis in einen

vorderen und hinteren Theil, von denen jeder durch eine besondere Muskelpforte die Bauchhöhle verlässt (Taf. IX, Fig. 1), ist aber eine ursprünglich etwas breitere Basis der Flosse zu erschliessen, auf welche auch Radienrudimente am Basalglied der Stammreihe (GÜNTHER, 1871, HOWES, 1887) hindeuten. Doch liegt kein Grund vor, einen erheblichen Antheil des Plexus omopterygialis post. auf rostralwärts gerichtete Muskelaberrationen zu beziehen, da bei Squaliden (*Centrina*) ein ähnlicher Plexus (6 Componenten gegen 9 bei *Ceratodus*) unabhängig von diesem entstanden und nur auf die Wanderung der ganzen Gliedmaasse nach vorn zurückzuführen ist. Ausserdem spricht die äussere ontogenetische Entwicklung der *Ceratodus*-Flossen (SEMON, 1893) nicht für eine ursprünglich so erheblich breite Verbindung der Flosse mit dem Rumpf, dass sie den lang ausgedehnten Plexus omopterygialis posterior erklären könnte. Die Flossenbasis ist vielmehr relativ nur wenig breiter als beim ausgebildeten Thier (SEMON, Taf. VII).“ An anderer Stelle (p. 425) sagt er dann noch bestimmter: „Bei *Ceratodus* entspricht dieser oder einer ursprünglich um einige Metameren weiter caudalwärts reichenden Innervationsgrenze ungefähr eine frühe belangreiche Etappe in der Stellung des Schultergürtels. Denn wenn auch die Basis der Flosse früher ein wenig breiter gewesen sein mag, so kommt doch als hauptsächlichste Ursache der Plexusbildung die Wanderung des Schultergürtels nach vorn in Betracht.“

Ich glaube, diese Anschauung wird durch meine oben gemachten Angaben über die Entstehung der Flossenmuskulatur durchaus bestätigt. Wenn, wie wohl sicher anzunehmen ist, kein Muskelmaterial vom fünfzehnten bis elften (oder noch weiter vorwärts gelegenen Myotome und damit auch kein Antheil des II.—6. (oder noch vorderer) Spinalnerven in die Flosse gelangt, und jene Nerven dennoch an der Plexusbildung theilnehmen, so fällt für die Erklärung dieser Plexusbildung jedenfalls die von BALFOUR, HASWELL und DOHRN vertretene Auffassung, die der letztere Autor (1884) mit folgenden Worten ausdrückt: „Jeder Urwirbel zog eo ipso den ihn versorgenden Spinalnerven mit in die Flosse hinein, und da die Flossen ursprünglich zwar mit breitester Basis dem Körper aufsitzen, nachher aber an der analwärts gelegenen Circumferenz sich ablösen . . ., so ergibt sich eben mit Nothwendigkeit, dass die Ansaе und Plexus zu Stande kommen mussten, um ihre Nervelemente durch die so sehr verschmälerte Basis der Extremität doch in die Flossenmuskulatur gelangen zu lassen.“ Eine Plexusbildung, wie sie bei *Ceratodus* für die vordere und, wie weiter unten gezeigt werden wird, auch für die hintere Extremität vorliegt, lässt sich nicht durch solche Annahmen, völlig ungezwungen dagegen durch die von GEGENBAUR, DAVIDOFF, FÜRBRINGER und BRAUS vertretene und durch zahlreiche Thatsachen belegte Auffassung erklären, die in der Wanderung der Gliedmaassen ein Causalmoment der Plexusbildung erblickt.

Differenzirung des Skelets.

Das Skelet der Flosse hatten wir auf Stadium 45 verlassen, wo sich aus der Schicht zwischen den beiden Muskelschichten die vorknorpelige Anlage des Flossenskelets herauszudifferenziren beginnt, indem die Zellen hier in der Achse sehr dicht zusammentreten und einen gegen das peripher davon gelegene Bindegewebe nirgends scharf begrenzten Stab bilden, der von der Flossenbasis spitz gegen die Flossenspitze auskeilt. Auf den Totalbildern Taf. XIV, Fig. 28, Taf. XV, Fig. 31, sieht man dieses Auskeilen sehr gut. Freilich stellen diese Figuren ältere Stadien dar, in welchen bei Fig. 28, Stadium 46, der Vorknorpel an der Basis, bei Fig. 31, Stadium 48, der Vorknorpel schon bis nahezu zur Spitze in wirklichen Knorpel umgewandelt ist. Gegen die Spitze zu geht aber auf diesen Stadien der Knorpel noch ganz allmählich in Vorknorpel über, und so zeigt uns das Spitzenwachsthum älterer Stadien jedesmal ein Bild, das in jüngeren Stadien die Skeletanlage auch an der Basis dargeboten hat. Als besonders wichtig und charakteristisch möchte ich dabei die strenge Einheitlichkeit der Vorknorpelanlage hervorheben, die sich in jüngeren wie älteren

Stadien fortlaufend constatiren lässt. In Stadium 46 beginnt, von der Basis her allmählich gegen die Spitze fortschreitend, die Umwandlung des Vorknorpels in Knorpel. Ueber das Wesen dieses Processes geben uns Fig. 29 und 30 auf Taf. XIV Auskunft. Histologisch wird er dadurch charakterisirt, dass die stark abgeflachten Vorknorpelzellen ihre Gestalt verändern, indem sich ihre Spindelform in eine Eiform umwandelt und sie sich dabei allseitig vergrössern, sozusagen aufblähen. Diese Veränderungen sind sowohl auf Rechnung des Kerns zu setzen, der eine bedeutende Grössenzunahme und Aufblähung zeigt, als auch des Protoplasmamantels, der sich im Vergleich zu der sehr dünnen Protoplasmahülle, die den Kern der Vorknorpelzellen umgiebt, recht erheblich verdickt. Die Menge der zwischen den Knorpelzellen auftretenden hyalinen Grundsubstanz ist anfangs noch eine sehr geringe, nimmt dann aber rasch an Volumen zu (Fig. 30). Dieser Verknorpelungsprocess schreitet nun nicht gleichmässig in der kegelförmigen Vorknorpelanlage fort, sondern er tritt herdweise, von der Basis beginnend und allmählich zur Spitze fortschreitend, in einer Reihe auf einander folgender Centren auf, in deren Mittelpunkt der Process jedesmal am weitesten vorgeschritten ist. In der Peripherie und zwischen zwei solchen Verknorpelungsherden behalten die Zellen zunächst noch den Charakter der Vorknorpelzellen (Fig. 29), aber allmählich wird diese periphere Zone durch Fortschreiten der Verknorpelung mehr und mehr verschmälert (Fig. 30). Der eben beschriebene Vorgang bringt es mit sich, dass der einheitliche Vorknorpelkegel während seiner Umwandlung in Knorpel in eine Reihe hinter einander liegender Glieder zerlegt wird, die gegen einander durch eine dünne Schicht von Vorknorpel begrenzt sind (Taf. XV, Fig. 32 und 33). Unterdessen wächst die Flosse in distaler Richtung unausgesetzt weiter, und in der Achse des fortwachsenden Stückes die einheitliche, ungegliederte Vorknorpelanlage (Fig. 31). Auf diese Weise bildet sich der gegliederte Achsenstab (Hauptstrahl) der *Ceratodus*-Flosse. Das erste, in der Basis der Flosse gelegene Knorpelstück ist der Knorpel des Schultergürtels (*schgr*); darauf folgen in Stadium 46 noch zwei weitere Knorpelglieder (Taf. XIV, Fig. 28 *axgl I* und *axgl II*), die sich durch Weiterwachsen und Verknorpelung der vorknorpeligen Spitze im Stadium 48 auf 6—8 (ausschliesslich der immer noch vorhandenen vorknorpeligen Spitze) vermehrt haben.

Im Beginn des Stadiums 46 ist von Seitenstrahlen oder Radien noch nichts zu entdecken. Im Laufe dieses Stadiums aber bemerkt man die vorknorpelige Anlage des ersten dorsalen Radius (Fig. 29 *dr I*). Dieselbe entwickelt sich in völliger Continuität mit dem zwischen dem ersten und zweiten Achsenglied gelegenen Vorknorpel, als ein aus dem Hauptstrahl dorsal hervorsprossender Seitenzweig. Seine Verknorpelung geht in genau derselben Weise von Statten wie die des Hauptstrahls. Wie die einzelnen Glieder des letzteren unter sich, so gliedert er sich bei der Verknorpelung vom ersten und zweiten Achsenglied, aus deren Zwischenknorpel er hervorgegangen ist, ab. Er selbst besteht auf Stadium 48 aus zwei Knorpelsegmenten und einer vorknorpeligen Spitze (Taf. XV, Fig. 32, 33 *dr I*). In der ausgebildeten Flosse steigt die Zahl der Glieder des Hauptstrahls in der Brustflosse auf 25 bis 35. Es ist merkwürdig, dass dieser erste Radius, der in seinem Auftreten den übrigen Radien ziemlich vorausseilt, gerade in der Achsel zwischen dem ersten und zweiten Gliede des Hauptstrahls auftritt, an einer Stelle, in welcher sich in der ausgebildeten Flosse nur ausnahmsweise ein Radius oder auch nur das Rudiment eines solchen findet. Aus dieser entwicklungsgeschichtlichen Thatsache und dem gelegentlichen Vorkommen von isolirten Knorpel-elementen an dieser Stelle in der ausgebildeten Flosse geht klar hervor, dass ursprünglich auch das erste Glied des Hauptstrahls Radien getragen hat. Diese Radien sind aber secundär rückgebildet worden, und hierdurch ist eine Verschmälerung und leichtere Beweglichkeit der Flossenbasis erzielt. Erst später im Laufe des Stadiums 48 bemerke ich vorknorpelige Anlagen von ventralen, sowie von mehr distalen, dorsalen Radien. Ziemlich deutlich treten dieselben auf Fig. 33 zwischen *axgl II* und *axgl III* hervor, in deren Zwischenknorpel sie continuirlich über-

gehen. Auch in den entsprechenden Partien der nächst höheren Zwischenvorknorpel bemerkt man die ersten Anzeichen des Hervorwachsens von vorknorpeligen Radien.

Wir haben demnach in der sich entwickelnden Flosse die Zwischenvorknorpel zwischen den einzelnen Segmenten des Hauptstrahls als einen Mutterboden für die später, aber in steter Continuität entstehenden Nebenstrahlen (Radien) anzusehen. Nun finden sich zwar an der Brustflosse sowohl wie an der Bauchflosse zahlreiche Radien achselständig zwischen zwei Segmenten des Hauptstrahls, aber auch eine grosse Anzahl dazwischen, nur einem einzigen Segment aufsitzend. Und zwar ist das Verhältniss so, dass an den Bauchflossen die Mehrzahl der dorsalen (in der ursprünglichen Stellung der Flosse präaxialen) Radien achselständig steht. Die Zahl der ventralen (postaxialen) Radien ist aber bedeutend vermehrt, so dass zwischen solchen achselständigen Radien zahlreiche andere direct einem einzigen Segment des Hauptstrahls aufsitzen (Taf. XVI, Fig. 34). Man sieht übrigens ohne weiteres auf dieser Figur, dass auch in selteneren Fällen dorsale (präaxiale) Radien der Brustflosse an den Parameren des Hauptstrahls, nicht zwischen denselben ansitzen können. Ebenso liegen die Dinge an der Bauchflosse, mit dem Unterschiede, dass bei ihr in Folge ihrer verschieden gerichteten Drehung die präaxialen, weniger zahlreichen Radien ventral, die zahlreichen postaxialen aber dorsal liegen. Es bleibt also die Frage zu beantworten: wie entstehen jene nur je einem Paramer des Hauptstrahls aufsitzenden, nicht achselständigen Radien? Um diesen Wachsthumsvorgang zu verstehen, müssen wir uns erinnern, dass bei der Umbildung des Vorknorpels des Hauptstrahls in Knorpel der Process in jedem einzelnen Glied des Hauptstrahls vom Centrum gegen die Peripherie vorschritt und in der äussersten Peripherie noch eine Schicht von Vorknorpel bzw. von dem Vorknorpel sehr ähnlichem jungen Knorpel zurückerliess. Diese Schicht umgibt nun auch noch in meinen ältesten Stadien die ganze Peripherie der Knorpelradien des Hauptstrahls. Da, wo zwei Glieder des Hauptstrahls an einander stossen, ist sie naturgemäss mindestens doppelt so dick als an dem freien Mantel der Glieder, weil an solchen Stellen die Vorknorpellage von zwei an einander stossenden Deckschichten gebildet wird (Taf. XV, Fig. 33). Aber eine dünne vorknorpelige Deckschicht überzieht auch die freien Oberflächen der Glieder des Hauptstrahls, und in ihr nehme ich in meinen ältesten Stadien Wucherungsprocesse wahr, die als erste Anlage der nicht achselständigen Radien zu deuten sind. In jenen Stadien sind an der Brustflosse diese Anlagen besonders an der ventralen (postaxialen) Fläche des zweiten Gliedes des Hauptstrahls (Fig. 32 und 33 *axgl II*), sowie auch, schwächer ausgeprägt, an der ventralen Fläche des dritten Achsengliedes (*axgl III*) wahrzunehmen. Auch an der dorsalen (präaxialen) Fläche des dritten Achsengliedes legt sich zuweilen ein nicht achselständiger Strahl an, der aber wohl gewöhnlich keine Selbständigkeit erlangt, sondern höchstens sich mitbetheiligt an der Bildung der Basis des achselständigen Radius, der zwischen zweiten und dritten Gliede des Hauptstrahls steht (Fig. 34).

Da die mir zu Gebote stehenden Entwicklungsstadien nur über die Ausbildung eines dorsalen Radius und die Anlage einiger weiterer dorsaler und ventraler Radien Auskunft geben, habe ich versucht, durch genauere Untersuchung von ausgebildeten Flossen über einige Punkte zu weiterer Klarheit zu gelangen. Die Structur der ausgebildeten Flossen ist sehr oft Gegenstand der Untersuchung gewesen; am ausführlichsten ist dieselbe von GÜNTHER (1871), HUXLEY (1876), HASWELL (1883), SCHNEIDER (1887), DAVIDOFF (1884) und HOWES (1887) behandelt worden. Alle diese Untersuchungen aber beschränken sich auf die Darstellung der makroskopisch sichtbaren Verhältnisse. Bei der Leichtigkeit, mit der sich das Flossenskelet von *Ceratodus* präpariren lässt, hat man von einer mikroskopischen Untersuchung Abstand genommen. Für den grössten Theil des Flossenskelets kann man eine solche allerdings vollkommen entbehren, nicht aber für die Spitze, deren Knorpelradien zu zart sind um anders als durch die Schnittmethode oder wenigstens durch Präparation unter einem stark vergrössernden Präparirmikroskop zur Anschauung gebracht werden zu können. So finden wir denn

die Radien an der Spitze auf den meisten Abbildungen einfach fortgelassen. Bei HUXLEY (1876) finde ich die für sein Exemplar wohl sicher richtige Angabe: „All but the very last (median cartilage) bear lateral rays; but towards the distal end these become minute, and consist of a single piece.“ Auch DAVIDOFF zeichnet Seitenradien an den Endgliedern des Hauptstrahls auf seiner Abbildung einer Beckenflosse (1884, Taf. VIII, Fig. 1). Er macht aber dabei die Mittheilung: „Die sehr kleinen rudimentären Radien haben ihre feste Verbindung mit dem Stamme aufgegeben. Manche verbinden sich sogar gar nicht mehr mit demselben.“ Diese Angabe ist durchaus irrthümlich und wohl dadurch zu erklären, dass bei der Präparation (Abziehen der Haut) die sehr kleinen Radien von ihren Ansatzstellen abgerissen worden sind. Auf Taf. XVI, Fig. 34 gebe ich die Abbildung eines Flächenschnitts durch das Skelet einer linken Brustflosse in natürlicher Grösse. Die untere Hälfte derselben ist nach einem einzelnen Flächenschnitt gezeichnet, die obere durch Reconstruction einer Serie von Flächenschnitten gewonnen. Fig. 35 stellt die 11 Endglieder einer anderen Flossenspitze ebenfalls nach einer Flächenschnittserie dar, Fig. 36 a—h einzelne Abschnitte derselben bei noch stärkerer Vergrößerung.

Die Flossenspitze ist ontogenetisch der jüngste Theil der *Ceratodus*-Flosse, und sie bleibt dauernd in einem jugendlichen, den embryonalen Verhältnissen ähnlichen Zustande. Hier findet wohl auch noch lange ein Spitzenwachsthum und eine weitere Abgliederung von Parameren statt, wofür die inconstante Zahl der Glieder des Hauptstrahls (an Brustflossen mittelgrosser Thiere schwankt sie zwischen 25 und 35) spricht. Doch beruht das Hauptlängenwachsthum der Flosse mehr auf dem Grösserwerden der einzelnen Glieder, besonders der proximalen, weniger auf der Vermehrung der distalen (Spitzenwachsthum); denn nicht immer ist die Zahl der Glieder der Grösse der Flossen proportional; zuweilen haben kleinere Flossen mehr Glieder als grössere. Indessen kann kein Zweifel obwalten, dass am distalen Ende kleinerer Flossen noch lange Zeit hindurch ein Spitzenwachsthum stattfindet, und die histologische Untersuchung lehrt, dass sich an der Spitze dauernd jugendliche, wenn auch nicht embryonale Zustände der Gewebe erhalten. Wie Fig. 36 a—h auf Taf. XVI zeigen, wachsen auch an der Spitze die Radien meistens aus den Achseln zwischen zwei Gliedern des Hauptstrahls hervor, wobei ihr Mutterboden der jugendliche Knorpel der Zwischenknorpelschicht ist. Auch hier aber können Radien aus der Continuität der Achsenglieder selbst hervorsprossen. Diese Funde an der fortwachsenden Spitze älterer Flossen stehen somit in völligem Einklang mit den embryologischen Befunden an den basalen Abschnitten der Flosse in den Stadien 46—48^{1/2}. Uebrigens scheint auch nicht selten der Fall vorzukommen, dass Radien besonders in den basalen Abschnitten sich nicht nur quer, sondern auch längs gliedern, wodurch distale Gabelung, ja totale Längstheilung der Radien hervorgerufen werden kann.

Um die Bedeutung der erwähnten Theilungen und Gliederungen der ausgebildeten Flosse ganz zu verstehen, haben wir uns mit der histologischen Structur der Flossenknorpel und der sie trennenden Zwischenstücke zu beschäftigen, über die bei den meisten Autoren unrichtige Anschauungen herrschen.

Die Knorpel allerdings werden von allen Beschreibern ganz richtig als hyaline Knorpel beschrieben. Ueber ihre Verbindung aber macht GÜNTHER, der erste Beschreiber der *Ceratodus*-Flosse (1871), folgende Angabe: „The paddle is joined to the scapular arch by an elongate, flattish, slightly curved cartilage (*m*); its proximal end has a glenoid cavity, fitting into the humeral condyle; the joint is simple, free, allowing a considerable amount of motion, its parts being held together by a ligament fastened round its circumference. This is the only true joint in the limb, all the other parts being fixed to one another by connective tissue.“ HUXLEY (1876) widerspricht dieser Angabe nur insofern, als er sagt: „I find no true joint between the proximal median piece and the scapular arch; the connexion between the two being effected by a solid fibrous mass.“ Welche Bedeutung haben aber jene „fibrösen Massen“ oder jenes „Bindegewebe“ zwischen den einzelnen Gliedern

des Hauptstrahls sowohl als auch zwischen den Ansatzstellen der Radien an den letzteren und der einzelnen Glieder der Radien? Die Untersuchung lehrt, dass sie durchweg von der Verbindung des Schultergürtels bezw. des Beckens mit dem ersten Gliede des Hauptstrahls an bis zur Spitze nicht aus Bindegewebe, sondern aus Knorpel bestehen. Dieser Knorpel ist ein Faserknorpel, der kontinuierlich in die hyalinen Knorpel der Glieder, die er zu trennen scheint, übergeht. Bei makroskopischer Betrachtung erscheint ja die Trennung zwischen den einzelnen Gliedern der Flosse sehr scharf, das Zwischengewebe so deutlich durch Farbe und Consistenz von dem der Knorpelglieder unterschieden, dass, wie es scheint, die meisten Untersucher angenommen haben, sie hätten hier ein Element vor sich, welches sich principiell von dem der eigentlichen Skeletelemente unterscheidet. Bei Anwendung von schwächeren Vergrößerungen (Taf. XVII, Fig. 38) erscheint aber schon jene Grenze weniger bestimmt, und starke Vergrößerungen (Fig. 40) heben die Möglichkeit einer einschneidenden Grenzbestimmung ganz auf. Die Zellen der Zwischenstücke sind wie die der Glieder echte, von Membranen (Knorpelkapseln) umhüllte Knorpelzellen, von denen man da, wo beide Gewebsformen an einander stossen, nicht immer sagen kann, ob sie dem hyalinen oder dem Faserknorpel zuzurechnen sind (Fig. 40). Von Bindegewebszellen ist nirgends eine Spur zu entdecken. Im fibrillärknorpeligen Zwischenstück zeigt sich die Anzahl der Knorpelzellen im Vergleich zu denen der hyalinknorpeligen Glieder vermehrt, und eine gewisse „Richtung“ derselben ist stellenweise nicht zu verkennen. Doch herrscht durchaus keine strenge Regelmässigkeit in der Anordnung der Zellen. Grösser sind die Modificationen, die die Grundsubstanz zeigt. Zahlreiche Faserzüge durchsetzen dieselbe und lassen das hyaline Element sehr zurücktreten. An den Grenzflächen zwischen Zwischenstücken und Gliedern hören die Faserzüge ziemlich genau alle in einer Höhe auf, wodurch scheinbar eine scharfe Sonderung zwischen Hyalin- und Faserknorpel entsteht (Fig. 38). Starke Vergrößerung zeigt aber das allmähliche Einstrahlen der Fasern in die hyaline Grundsubstanz (Fig. 40). Die hyaline Substanz nimmt im Faserknorpel gegen das Innere der Zwischenstücke zu ab. Mächtige Gewebslücken finden sich in den voluminösen Zwischenstücken der basalen Flossenabschnitte allenthalben eingestreut (Fig. 37, 38). Durch sie wird eine grössere Lockerkeit des Verbandes der Glieder und damit grössere Verschiebbarkeit der Glieder gegen einander erzielt. Am bedeutendsten ist diese Lockerkeit im Zwischenstück zwischen Schultergürtel und erstem Achsenglied der Brustflosse einerseits, Becken und erstem Achsenglied der Bauchflosse (Fig. 37) andererseits. Auch zwischen erstem und zweitem Achsenglied ist das Gewebe des Zwischenstücks stark gelockert und gestattet eine bedeutende Beweglichkeit. Die Synarthrosen zwischen Schultergürtel und erstem Achsenglied einerseits, erstem und zweitem Achsenglied andererseits sind dadurch ausgezeichnet, dass die Grenzflächen der synarthrotisch durch Faserknorpel verbundenen Hyalinknorpel Kugelflächen darstellen, und zwar befindet sich in beiden Synarthrosen sowohl bei Brust- als bei Beckenflosse der Kopf am proximalen, die Pfanne am distalen Skeletelement. Je weiter distal vom zweiten Achsenglied, um so schmaler werden die Zwischenstücke, um so lückenärmer und fester ihr Gewebe, um so geringer auch die Möglichkeit der Bewegung. Die Flächen der Synarthrosen pflegen schon von der distalen Fläche des zweiten Achsengliedes an beinahe plan zu sein, noch weiter distal sind sie es völlig. Gegen die Spitze zu stellen die Zwischenstücke nur wenig modificirten Verbindungsknorpel zwischen je zwei Gliedern des Hauptstrahls oder zwischen Gliedern des Hauptstrahls und der Radien dar (Taf. XVI, Fig. 36 c–h). Sie sind im Grunde nichts anderes als eine Schicht jugendlicheren zellreicheren Knorpels, dessen Grundsubstanz nur spärliche Mengen von hyaliner Substanz, daneben aber zahlreiche bindegewebige Faserzüge enthält, die mit den Fasern des Perichondriums kontinuierlich zusammenhängen (Taf. XVII, Fig. 39). Aus diesem Befunde geht hervor, dass die Zwischenknorpel von Stadium 48 (Taf. XV, Fig. 32 und 33) sich nachträglich auch noch in Hyalinknorpel verwandeln. Die Umwandlung in Faserknorpel tritt erst später, und je weiter distal, um so unvollkommener ein.

Aus allem dem ergibt sich die Thatsache, dass das Knorpelskelet der *Ceratodus*-Flosse, streng genommen, ein einheitliches Gebilde ist, und zwar nicht nur seiner Entwicklung nach, sondern dass es auch im ausgebildeten Zustande das Gepräge eines geweblichen Continuum an sich trägt.

Wir können nunmehr die Entwicklung des Flossenskelets von *Ceratodus* zusammenfassend folgendermaassen schildern. Es bildet sich in der Flossenanlage zunächst ein einheitlicher vorknorpeliger Achsenstab, dessen Uebergang in Knorpel in seiner Längsausdehnung in ungleichem Tempo von statten geht, so dass zwischen völlig verknorpelten Stücken immer dünne Schichten von vorknorpeligem, später jungknorpeligem Gewebe ausgespart bleiben. An der Peripherie des Ganzen erhält sich auch noch eine dünne Vorknorpelschicht. Von den Zwischenvorknorpeln sowohl wie von dieser peripheren Schicht sprossen dann die Radien hervor, zunächst auch nur vorknorpelig, später in ähnlicher Weise bei der Verknorpelung sich gliedernd wie der Hauptstrahl (Fig. 29, 32, 33 und 36 a — h). Die Zwischenvorknorpel wandeln sich überall nachträglich noch in echten Knorpel um. In den distalen Abschnitten behält ihr Gewebe im Wesentlichen den Charakter des jungen, zellenreichen Hyalinknorpels, dessen Grundsubstanz nur verhältnissmässig wenige Fasern enthält. In den basalen Abschnitten der Flosse aber wird unter Erhaltung des Charakters der Zellen als Knorpelzellen die hyaline Grundsubstanz mehr und mehr von einer faserigen ersetzt. Dadurch wird die Verschiebbarkeit der Theile gegen einander in diesen Abschnitten erhöht. Weite Lücken treten besonders in den beiden ersten basalen Synarthrosen in jenem Faserknorpel auf und bewirken eine noch weiter gehende Lockerung der Theile.

Was wir hier vor uns sehen, wenn wir die Zwischenstücke, von der Spitze der Flosse beginnend, bis zur Basis untersuchen, ist eine vollständige Reihe, die uns den Vorgang der Gelenkbildung im Knorpel vergleichend-anatomisch und physiologisch vollständig vor Augen führt. An der Spitze nehmen wir die ersten Anfänge einer Verschiebbarkeit gewisser Theile des ursprünglich einheitlichen Knorpels gegen einander wahr, indem die sie verbindenden Knorpelzonen einen weicheren Charakter dadurch annehmen, dass sie zellenreicher, dem embryonalen Knorpel ähnlicher bleiben. Weiter gegen die Basis zu erhöht sich die Beweglichkeit noch dadurch, dass die Knorpelgrundsubstanz mehr und mehr faserigen Charakter annimmt. In den am meisten basal gelegenen, am stärksten gelockerten Zwischenstücken treten dann noch weite Gewebslücken auf. In ihnen erblicke ich den Anfang der Bildung einer Gelenkhöhle, wie wir sie bei den pentadactylen Wirbelthieren im ausgebildeten Zustande kennen. Die einheitliche Gelenkhöhle jener entsteht durch Zusammenfliessen jener Lückenräume, die wir in den basalen Synarthrosen von *Ceratodus* beobachtet haben.

Mit diesen Befunden am ausgebildeten Knorpelfisch (*Ceratodus*) stimmen vollkommen die Thatsachen überein, die wir von der Ontogenie der Gelenke höherer Wirbelthiere kennen. Auch hier finden wir zunächst die beiden knorpeligen Skelettheile continuirlich durch ein Gewebe verbunden, das dem Grundgewebe der Extremität des Embryos vollkommen ähnlich ist. Bei niederen Pentadactyliern (Amphibien) nimmt dasselbe in späteren Stadien durchaus den Charakter des Knorpels an; aber auch bei den Amnioten verwandelt es sich da, wo es in späteren Stadien überhaupt erhalten bleibt, häufig in Knorpel (Hyalinknorpel der Menisci, Faserknorpel des Ligamentum teres femoris, der Ligamenta intervertebralia) um. Das Auftreten einer einheitlichen Gelenkhöhle ist der Hauptfortschritt, den die Gelenke der Pentadactylier im Vergleich mit denen der Knorpelfische gemacht haben. Bei ersteren sehen wir den ersten Schritt zu dieser Bildung durch Auftreten grosser und zahlreicher Lücken im Gewebe des fibrillären Zwischenknorpels gethan. Bei Amphibien ist eine einheitliche Gelenkhöhle entstanden, aber nach BERNAYS (1878) ist ihre Ausdehnung z. B. im Kniegelenk bei Salamandern noch eine beschränkte. „Zwischen Femur und Tibia besteht am mittleren d. h. gegen das Centrum gelegenen Theil eine continuirliche Verbindung, welche durch ein eigenthümliches Gewebe (Faser-

knorpel) vermittelt wird. Aber am äusseren Theil bemerkt man eine deutliche Gelenkhöhle“. „Zwischen Fibula und Femur besteht dasselbe Verhältniss.“ „Beim Frosch findet sich entsprechend der um vieles freieren Beweglichkeit seiner Hintergliedmaassen eine grössere Ausbildung des Kniegelenkes.“

Nachdem ich die oben mitgetheilten Befunde an den synarthrotischen Verbindungen der einzelnen Skeletglieder bei *Ceratodus* gemacht hatte, unterwarf ich auch verschiedene Selachier (Exemplare von *Spinax niger*, die ich der Güte des Herrn Dr. H. BRAUS, *Scyllium stellare*, die ich der Güte des Herrn Dr. A. A. BÖHM verdanke) einer Untersuchung. Es ergab sich im Wesentlichen genau derselbe Befund wie bei *Ceratodus*. Auch bei Haifischen sind die Verbindungen der sämtlichen Glieder des Flossenskelets Synarthrosen, und zwar besteht auch bei ihnen jenes Zwischengewebe aus jungem, zellenreichem Knorpel, bei beweglicheren Verbindungen aus Faserknorpel, dessen Substanz durch Lückenbildung dann noch weiter gelockert werden kann. Unterwirft man die Literatur über diesen Gegenstand bei Selachiern einer Durchsicht, so findet man so gut wie gar keine präzisen Angaben über die Verbindung ihrer knorpeligen Elemente. Die meisten Untersucher nehmen offenbar an, dass das Gewebe zwischen den Basalstücken und den Radien, sowie zwischen den einzelnen Gliedern der letzteren ein Bindegewebe sei, durch welches nicht nur physiologisch, sondern auch histologisch eine scharfe Continuitätstrennung zwischen den einzelnen Knorpel-elementen bedingt werde. Soweit ich die sehr zerstreute Literatur über diesen Gegenstand übersehen kann, liefert nur BERNAYS in seiner vor 20 Jahren erschienenen, unter GEGENBAUR'S Leitung entstandenen Arbeit eine durchaus correcte Darstellung des wahren Sachverhalts. Wie ich bei ausgewachsenen Exemplaren von *Ceratodus*, *Spinax niger* und *Scyllium stellare*, fand er bei jugendlichen Exemplaren von *Acanthias vulgaris* und *Scyllium* die fast vollkommene Gewebscontinuität der Knorpeltheile und des sie trennenden Zwischen-gewebes. Er beschreibt die Fasern in der Grundsubstanz des letzteren, hebt den Charakter der Zellen als Knorpelzellen hervor und erwähnt auch kleine, spaltförmige Hohlräume, die durch Zerrung hervorgebracht sein können, welcher diese Zone bei den Bewegungen der Flosse ausgesetzt ist. Indem ich seine Darstellung vollkommen bestätigen kann, möchte ich doch, da er derselben keine Abbildung beigefügt hat, eine solche für die Synarthrose eines Radius mit dem zugehörigen Basalstück eines ausgebildeten Exemplars von *Spinax niger* geben (Taf. XVII, Fig. 41). Die vollkommene Uebereinstimmung des histologischen Bildes mit den entsprechenden Theilen bei *Ceratodus* (Fig. 40) bedarf keiner weiteren Hervorhebung.

Was den entwicklungsgeschichtlichen Vorgang bei Haifischen anlangt, so ist derselbe, wie ich aus Untersuchung verschiedener älterer Haifisembryonen ersehe, dem oben bei *Ceratodus* geschilderten durchaus entsprechend. Zwischen den einzelnen, rascher und vollkommener verknorpelnden Gliedern der Flosse (Schultergürtel, Basalstücke, Radien) werden Zonen von Vorknorpelgewebe ausgespart, die langsamer und in etwas anderer Art verknorpeln, zellenreicher bleiben, in deren spärlicher hyaliner Grundsubstanz später Fasern auftreten. Diese Darstellung stimmt nicht ganz mit der MOLLIER'S (1893, p. 36) überein, der den Vorgang folgendermaassen schildert: „Während dieser Vorgänge erfolgt in dem Stadium der Fig. 16 durch einen Reducionsprocess in der durch Strahlenconcrencenz vergrösserten, aber noch einheitlichen Skeletanlage die Gliederung derselben in ihre späteren Abschnitte, das Pro-, Meso- und Metapterygium und bald darauf die Trennung der letzteren unter einander und von dem Schultergürtel. Es beruht dieser Vorgang auf einem allmählichen Verschwinden des Vorknorpels an gewissen Stellen der continuirlichen ersten Skeletanlage, an welchen die Zellen wieder den Charakter des sonstigen mesoblastischen Zellmaterials annehmen.“ Wenn ich diese Angabe MOLLIER'S beanstande, dessen Beobachtungen über die Entwicklung der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Ganoiden und Reptilien durchweg von musterhafter Genauigkeit sind, und der unsere Kenntniss der Thatsachen in diesem schwierigen Gebiete in ganz hervorragender Weise vermehrt hat, so betrifft mein Einwand mehr den Ausdruck als die Beobachtung. Kein Reducionsvorgang, kein

Verschwinden des Vorknorpels an gewissen Stellen der continuirlichen ersten Skeletanlage findet statt, sondern der Vorknopel erhält sich gerade an jenen Stellen am längsten, während in den Bezirken, die zu Gliedern des Skelets werden, die Umwandlung in Hyalinknopel mit rascheren Schritten fortschreitet. Erst später erfolgt auch in jenen Zwischenstücken eine Verknorpelung, aber immer ist die Menge der zwischen den Zellen ausgeschiedenen hyalinen Grundsubstanz eine geringe, das Gewebe behält den Charakter des jungen, weichen Knorpels bei, oder aber, wenn seine Verschiebbarkeit noch weiter zu Gunsten einer ausgiebigeren Bewegung der Theile, die es verbindet, erhöht werden muss, nimmt die Grundsubstanz allmählich fibrillären Charakter an. In den ausgeprägtesten Fällen dieser Auffaserung kommt es endlich zum Auftreten zahlreicher Gewebslücken in der nun fast rein fibrillären Grundsubstanz.

Weitere Differenzirung der Musculatur.

Wir haben jetzt noch mit einigen Worten auf die weitere Differenzirung der medialen (ursprünglich dorsalen) Muskelschicht *dm* (*mm*) und der lateralen (ursprünglich ventralen) Muskelschicht *vm* (*lm*) der Brustflosse einzugehen, die wir am Ende des Stadiums 46 verlassen haben. Beide Muskelschichten verhalten sich in ihrer Weiterentwicklung übereinstimmend. Zunächst in den basalen Abschnitten der Flossen ausgebildet, wachsen sie bei deren distalem Wachstum mit und sind in ihrer histologischen Differenzirung immer in den mehr basalen Abschnitten weiter vorgeschritten als in den mehr distalen. Im Stadium 48 zeigt sich, von der Basis beginnend, eine Gliederung dieser Musculatur, die mit der Gliederung des Hauptstrahles des Skelets alternirt. Bedingt wird diese Gliederung durch das Auftreten zarter bindegewebiger Inscriptionen, die sich von der Peripherie her in die oberflächlichen Schichten der Musculatur einsenken und so eine Art Segmentirung secundär hervorrufen (Taf. XV, Fig. 31 *ins*). Je eine Inscription fällt dabei zwischen je zwei Synarthrosen der Glieder des Hauptstrahles bzw. Schultergelenk und erste Synarthrose der freien Extremität. Im Stadium 48 sind in der Regel 2—3 solcher Inscriptionen wahrnehmbar. Mit dem distalen Wachstum der ganzen Flosse und ihrer Musculatur vermehrt sich noch, wie der Vergleich mit dem ausgebildeten Zustande lehrt, die Zahl der Inscriptionen bedeutend. An der Beckenflosse wächst sie nach DAVIDOFF (1884) auf sieben, an der Brustflosse wohl noch auf eine grössere Zahl (SCHNEIDER, 1887, Taf. XI, Fig. 1). Wie die Entwicklung lehrt, ist diese Segmentation als eine durchaus secundäre zu betrachten und hat keine Beziehungen zu der Metamerie der Myotome, die das Material der Flossenmusculatur liefern. Das Auftreten solcher secundärer Inscriptionen in der Musculatur der Wirbelthiere ist ja überhaupt, wie wir durch die Angaben von FÜRBRINGER wissen, durchaus keine besonders seltene Erscheinung.

Secundäre Lageveränderungen.

Zum Schluss bleibt noch folgende Frage zu beantworten: Wie oben gezeigt worden ist, liegt bei *Ceratodus* die Flossenanlage zur Zeit ihrer Entstehung caudalwärts vom Herzen. In Stadium 43 und 44 z. B. liegt das Ende des Pericards in der Höhe der Grenze zwischen drittem und viertem Urwirbel, die Flossenanlage beginnt in der Höhe der Grenze zwischen viertem und fünftem Urwirbel. Eine volle Urwirbelbreite liegt also zwischen ihnen. Im ausgebildeten Thiere aber wird das Herz direct vom Schultergürtel bedeckt: „The heart lies far forward, its basal half being protected by the middle of the scapulary arch“ (GÜNTHER, 1871, p. 535). Diese Verschiedenheit zwischen embryonalem und ausgebildetem Zustand könnte durch caudalwärts gerichtetes Wachstum resp. Verschiebung des Herzens oder aber durch cranialwärts gerichtetes Wachstum resp. Verschiebung des Schultergürtels oder endlich durch eine Combination beider Processe bedingt sein. Eine Untersuchung der mir vorliegenden älteren Stadien giebt darüber Auskunft, denn in

Stadium 48 befinden sich die Organe schon im definitiven Lageverhältniss. Es ergibt sich, dass wesentlich ein cranialwärts gerichtetes Vorwachsen des freien (cranialen) Endes des Schultergürtelknorpels die Veränderung hervorruft, ohne dass die Extremität dabei in toto ihre Lage veränderte. Auch das Wachstum des Herzens ist dabei nahezu unbetheiligt. Die Lage der Vorniere giebt zur Bestimmung der gegenseitigen Lage der Theile in den verschiedenen Entwicklungsstadien einen guten Anhaltspunkt. In jüngeren Stadien liegt das Ende des Pericards ein wenig vor dem Anfange der Vorniere, in älteren (Stadium 48) überkreuzen sich beide Punkte um ein Geringes.

Anlage der Deckknochen des Schultergürtels. Entwicklung der Schuppen.

Auf Stadium 48 liegen der rechte und der linke Knorpel des Schultergürtels noch weit von einander entfernt, zu einer medianen Vereinigung ist es noch nicht gekommen. Auf diesem Stadium zeigt sich aber schon die Anlage der deckenden Hautknochen des Schultergürtels (Cleithrum und Clavicula), die sich als Deckknochen unmittelbar über dem Knorpel anlegen.

Es sei mir erlaubt, an dieser Stelle eine irrthümliche Angabe in meiner Arbeit über die äussere Entwicklung des *Ceratodus forsteri* (1893) zu berichtigen. Ich habe dort (p. 46) gesagt: „Andeutungen der Schuppen treten zuerst auf Stadium 45 (sq) hervor; auf Stadium 48 sind sie in Folge der stärker werdenden Pigmentirung verschwunden.“ Die genauere Untersuchung hat gezeigt, dass das auf Taf. VII, Fig. 45 s und 45 u der Arbeit von 1893 abgebildete eigenthümliche Hautrelief nicht durch die Anlage der Schuppen hervorgerufen ist, sondern wohl nur als ein zufälliges, wahrscheinlich durch die Conservirung verursachtes Phänomen anzusehen ist. Die Schuppen legen sich sehr viel später an, und es konnte selbst auf Stadium 48 über ihr Auftreten noch nichts ermittelt werden.

Entwicklung der Bauchflosse.

Nachdem oben die Entwicklung der Brustflosse von *Ceratodus* ausführlich geschildert worden ist, kann die Entwicklung der Bauchflosse kürzer behandelt werden, da die Vorgänge mutatis mutandis durchaus übereinstimmen.

Die erste Anlage der Bauchflosse zeigt sich erheblich später als die der Brustflosse, was wohl theilweise dadurch bedingt ist, dass sie um 27 Segmente weiter caudalwärts auftritt, und die Entwicklung der caudalen Abschnitte ja überhaupt viel später erfolgt als der mehr cranial gelegenen. So ist die Ausbildung der Brustflosse schon weit fortgeschritten, wenn von der Bauchflossenanlage noch keine Spur irgend welcher Art zu entdecken ist. Die beiden Extremitätenpaare entstehen zudem völlig discontinuirlich und unabhängig von einander. Zu keiner Zeit ist ein verbindender Hautsaum oder auch nur ein eigenthümlich veränderter Epithelstreifen vorhanden, der von der Brustflosse zur Bauchflosse oder auch nur zu der Stelle, an der sie später auftritt, hinüberleitete. Die Epithelverdickung, die sich beim ersten Auftreten der Brustflosse zeigt, ist durchaus circumscripirt und auf die Höhe des 5.—7. metotischen Urwirbels beschränkt. In diesem Bereich erhebt sich dann später im Stadium 45 die Brustflosse als ein flacher, nach oben (dorsalwärts) und hinten gerichteter Höcker (vergl. Taf. XIV, Fig. 26). Erst in Stadium 47—48, etwa 4 Wochen später, bemerkt man die erste äusserlich sichtbare Anlage der Bauchflosse als einen ähnlichen, aber nach unten (ventralwärts) und hinten gerichteten Höcker, etwas vor dem After, auf der Höhe des 28.—30. Spinalganglions. Da die ventralen Urwirbelfortsätze in diesen Stadien hier ziemlich schräg nach hinten verlaufen, sind es aber die Enden der Urwirbelfortsätze von vorderen Myotomen, nämlich denen, die zum 27.—29. Spinal-

ganglion gehören, oder anders ausgedrückt, des 31.—33. metotischen Myotoms, die auf die Flossenanlage zulaufen (vergl. hierfür die Abbildung des nächst älteren Stadiums 48, Taf. XIV, Fig. 27 *mtf 31—mtf 33*). Auf Schnitten lässt sich die Anlage der Bauchflosse schon früher, nämlich gegen Ende des Stadiums 46 in derselben Gegend nachweisen. Sie kennzeichnet sich dann durch zwei gleichzeitig auftretende Erscheinungen: 1) durch eine Verdickung des Ektoderms an der betreffenden Stelle; 2) durch Auswanderung von Zellen aus den Enden des 31.—33. metotischen Myotomfortsatzes in das Mesenchymgewebe unterhalb jener Ektodermverdickung (Taf. XIII, Fig. 22, 23). Die Verdickung im Ektoderm beruht auf genau denselben Veränderungen in Form und Aufstellung der Zellen, die schon bei der ersten Anlage der Brustflosse geschildert worden sind (p. 64). Auch hier bleibt das Ektoderm dauernd zweischichtig, und nur ausnahmsweise und vorübergehend kommt es bei der lebhaften Vermehrung der Zellen vor, dass hie und da einmal drei Zellen in der Dicke der Schicht getroffen werden. Nie betrifft das aber die ganze Schicht, immer nur vereinzelte Stellen. Um jedoch in den zwei Schichten Platz zu finden, können die Zellen nicht mehr ihren grossen Durchmesser in der Verlaufsrichtung der Schichten behalten. Sie stellen sich deshalb so auf, dass ihre lange Achse senkrecht zum Verlauf der Schicht zu liegen kommt. Hier in der Anlage der Bauchflosse findet diese Achsendrehung in beiden Schichten statt, obwohl sie in der inneren am markirtesten ist und in der oberflächlichen nur im Centrum der Anlage zu erkennen ist (Fig. 22 *epv*). In der Anlage der Brustflosse blieb sie ja fast ganz auf die innere Schicht beschränkt. Wahrscheinlich ist es das raschere Wachstum der verspätet auftretenden Bauchflossenanlage, das diese Differenz verursacht.

Gleichzeitig mit dem Auftreten der Ektodermverdickung erfolgt nun an den Enden der ventralen Myotomfortsätze, die ihr gegenüberliegen, eine reichliche Auswanderung von Zellen in das dazwischenliegende Mesenchym. Der Epithelverband an der Spitze der Myotomfortsätze erscheint stellenweise vollkommen aufgelöst, in einer Weise, die besser als durch Beschreibung durch die Figg. 22 und 23 auf Taf. XIII veranschaulicht wird. Es ist hier an der Bauchflosse die Spitze des Myotomfortsatzes, von welcher aus die Auswanderung der Zellen stattfindet, und es lässt sich deshalb nicht sagen, welchem Blatte des Myotoms sie zuzurechnen sind, dem äusseren oder dem inneren. Da jedoch in der Brustflossenanlage nachgewiesen werden konnte, dass Zellen beider Schichten in die Extremitätenanlage gelangen (p. 67), so kann kein Zweifel obwalten, dass die Dinge an der Bauchflossenanlage ebenso liegen, und dass die Auswanderung nicht nur myogenes Material liefert, sondern auch den Bindesubstanzen der Flosse zu Gute kommt.

Weit schwieriger als an der Brustflosse ist die genaue Bestimmung, wie viel Myotomfortsätze an diesem Vorgang beteiligt sind. Die Fortsätze sind hier nicht wie bei ihrem ersten Auswachsen in den mehr dorsalen Abschnitten durch Zwischenräume von einander getrennt, sondern sie stossen unmittelbar an einander, und nur eine minimale Bindegewebslage scheidet sie von einander. An der Brustflosse tritt dieselbe Schwierigkeit erst auf einem späten Entwicklungsstadium der Anlage (von Stadium 44 an) auf; hier ist sie von vornherein vorhanden. Dazu kommt, dass an der Brustflosse der Process der Auswanderung selbst, da er seitlich aus dem Epithelverbände der Myotomfortsätze heraus stattfindet (Taf. XI, Fig. 9, Taf. XII, Fig. 13), sich markanter heraushebt, als hier, wo er von dem ohnehin noch im Wachstum begriffenen Ende des Myotomfortsatzes aus stattfindet. Sehr deutlich nehme ich die Auswanderung am Fortsatz des 32., ferner auch noch gut an den Fortsätzen des 31. und 33. metotischen Myotoms (man kann sie auch die Myotome des 27.—29. Spinalganglions nennen) wahr. Es sind dies die Fortsätze, die auch topographisch ins Bereich der Epithelverdickung der Bauchflossenanlage fallen. Ganz auszuschliessen vermag ich aber die Mitbeteiligung noch einiger caudalwärts und cranialwärts von den genannten liegender Myotomfortsätze nicht. Andererseits halte ich es aber für höchst unwahrscheinlich, dass Material von so weit cranialwärts gelegenen Myotomen, als es das 24. und 25. metotische Myotom (zum 20. und 21.

Spinalganglion gehörig) ist, wenn auch nur in Gestalt vereinzelter Zellen, um 6–7 Myotome caudalwärts bis in die Gegend der Flossenanlage einwandern sollte. Ich fasse deshalb den von DAVIDOFF (1884) entdeckten, dann kürzlich von BRAUS (1898 A) näher studirten Plexus lumbalis (DAVIDOFF's Nervus collector), an dem sich nach BRAUS 13 Spinalnerven (der 20.–32.) betheiligen, nicht so auf, dass nun wirklich auch Fasern aller am Plexus betheiligten Nerven in die Musculatur der Flosse gelangen, sondern ich möchte jedenfalls zur Erklärung des vordersten Abschnittes dieses Plexus dieselben Gesichtspunkte geltend machen, die ich oben (p. 71, 72) bei Besprechung des Plexus brachialis (omopterygialis) schon ausführlich auseinandergesetzt habe.

Die weitere Entwicklung der Bauchflossenanlage bei *Ceratodus* verläuft, soweit mein Material sie zu verfolgen gestattete, in einer der Entwicklung der Brustflosse durchaus parallelen Weise, mit dem Unterschiede, dass an der durch die Epithelverdickung markirten Stelle eine nach hinten und ventralwärts, nicht wie an der Brustflosse eine nach hinten und dorsalwärts gerichtete faltenförmige Erhebung entsteht (Taf. XIII, Fig. 24; Taf. XIV, Fig. 26, 27). An dieser Faltenbildung betheiligt sich ausser dem Ektoderm auch das subepitheliale Mesenchym, das neben seinen ihm eigenthümlichen Zellen auch das aus den Myotomfortsätzen ausgewanderte Zellenmaterial enthält. In diesem eigenthümlichen subepithelialen Gewebe tritt dann bald wie in der Brustflosse eine Sonderung in drei Schichten auf, eine äussere (laterale), eine innere (mediale) und eine centrale. Aus der letzteren differenzirt sich auf Stadium 48 die einheitliche Vorknorpelanlage des Skelets der Bauchflosse heraus (Taf. XIII, Fig. 24, 25). Die äussere und innere Schicht stellen die Anlagen der Flossenmusculatur dar, und zwar liegen der entgegengesetzten Drehung der Bauchflosse entsprechend die Muskelschichten gerade umgekehrt, wie an der Brustflosse. Die laterale Muskelschicht der Brustflosse entspricht der medialen der Bauchflosse; beide hatten bei ursprünglich horizontaler Stellung der Flossen ventrale Lage. Der mediale Muskel der Brustflosse entspricht der der lateralen der Bauchflosse; beide hatten bei ursprünglich horizontaler Stellung der Flosse dorsale Lage (vergl. Taf. XIII, Fig. 18, Brustflosse, und 24, Bauchflosse). Ebenso entspricht natürlich auch am Skelet die Aussenfläche der Brustflosse der Innenfläche der Bauchflosse und, worauf zuerst SCHNEIDER (1886, 1887) aufmerksam gemacht hat, die dorsalen Radien der einen den ventralen der anderen. Ueber die weitere Entwicklung des Flossenskelets der Bauchflossen giebt mein Material keine Auskunft. Meine ältesten Stadien zeigen rechts und links getrennte, in sich durchaus einheitliche Vorknorpelanlagen des Skelets der hinteren Extremitäten. Dass sich aus jeder eine Beckenhälfte nebst der zugehörigen freien Extremität herausbilden und in der für die vordere Extremität genauer studirten Weise ausbilden wird, erscheint um so sicherer, als die Anordnung und Structur der Glieder und Zwischenglieder in der vorderen und hinteren Extremität in allen wesentlichen Punkten übereinstimmt. Auch die Verbindung zwischen Becken und erstem Gliede des Hauptstrahls (Zwischenstück DAVIDOFF's) ist eine Synarthrose (Taf. XVII, Fig. 37). Das Gewebe, welches die Continuität zwischen den beiden Theilen herstellt, ist derselbe eigenthümliche Knorpel mit faseriger, von zahlreichen Lücken durchsetzter Grundsubstanz, der schon beim Schultergelenk beschrieben worden ist. Die Beweglichkeit in dieser Synarthrose ist eine recht bedeutende, da das Zwischengewebe ziemlich stark gelockert und seiner Form nach als Kugelfläche angeordnet ist, die an ihrer Concavität in den abgerundeten hyalinknorpeligen Fortsatz des Beckens, an ihrer Convexität in die pfannenförmig gestaltete Grenzfläche des ersten Gliedes des Hauptstrahls übergeht. Dabei ist die Zwischenknorpelschicht aber von letzterer Grenzfläche schärfer abgesetzt als von der correspondirenden des Gelenkfortsatzes des Beckens; auch zeigt es sich in der Nähe jener mehr gelockert und von Lücken durchsetzt als dort, wo es in den Hyalinknorpel des Beckens übergeht, wie dies auch auf

Fig. 37 ersichtlich ist¹⁾. Auch die Synarthrose zwischen erstem und zweitem Gliede des Hauptstrahls lässt eine bedeutende Beweglichkeit zu, zumal die Grenzflächen der Hyalinknorpel ebenfalls Kugelflächen (proximal Kugel, distal Pfanne) darstellen. Die Verbindung der rechten und linken Beckenhälfte unter einander ist auch ontogenetisch, wie Stadium 48 lehrt, ein sekundärer Vorgang, ganz ebenso wie natürlich die Entwicklung des ansehnlichen unpaaren Beckenfortsatzes.

Allgemeiner Theil.

Morphologie und Physiologie der *Ceratodus*-Flosse.

Nachdem wir im beschreibenden Theil die Entwicklung der paarigen Extremitäten des *Ceratodus* kennen gelernt haben, erscheint es angezeigt, die aus den mitgetheilten Thatsachen sich ergebenden Schlüsse zu ziehen und zu erwägen, ob aus ihnen zur Lösung der zahlreichen, viel umstrittenen Probleme der vergleichenden Morphologie der Wirbelthierextremitäten neue Handhaben gewonnen werden können.

Das Skelet der *Ceratodus*-Extremität entsteht als eine einheitliche Bildung und verharret dauernd in diesem Zustande. Aus der einheitlichen Vorknorpelanlage differenziren sich zuerst der Gürteltheil und die basalen Abschnitte des Hauptstrahls heraus. Erst durch weitere Wachstumsprocesse entstehen die distalen Abschnitte des Hauptstrahls, sowie die Radien, deren Entwicklung ebenfalls von der Basis zur Spitze der Flosse fortschreitet. Secundär ist auch am Knorpel des Schultergürtels ein bedeutendes cranialwärts gerichtetes Wachstum. Die Verknorpelung der einheitlichen Vorknorpelanlage erfolgt im Gebiete der ganzen Anlage aber in einer verschiedenartigen Weise, woraus eine Gliederung der einheitlichen Masse resultirt. Zwischen rascher verknorpelnden Theilen, die zu den hyalinknorpeligen Gliedern werden, bleiben langsamer verknorpelnde Schichten zurück, die dauernd den Charakter des jungen, zellenreichen Knorpels beibehalten und in deren Grundsubstanz das Hyalin gegenüber fibrillären Structuren zurücktritt. Die Signatur des gesammten Flossenskelets ist aber von seiner ersten Entstehung an bis in den fertig ausgebildeten Zustand hinein die einer strengen Einheitlichkeit, einer so strengen, wie sie derjenige, der eine ausgebildete Flosse nur oberflächlich makroskopisch präparirt und anschaut, schwerlich ahnen wird. Angaben, dass die Radien an der Spitze ihren Zusammenhang mit dem Hauptstrahl gelöst haben, beruhen auf einem Beobachtungs- oder wahrscheinlicher auf einem Präparationsfehler.

Hiermit ist allen denjenigen Constructionen, die die *Ceratodus*-Flosse aus einzelnen, ursprünglich getrennten Radien zusammenfließen lassen, jeder thatsächliche Anhalt entzogen. Natürlich können sich

1) DAVIDOFF (1884, p. 124) giebt folgende Beschreibung des Gelenkes, wobei daran erinnert sei, dass er das erste Axenglied des Hauptstrahls als „Zwischenstück“ bezeichnet: „Die Articulation zwischen dem hinteren, eben beschriebenen Fortsatze des Beckens und dem Zwischenstück ist einem Kugelgelenk zu vergleichen. Das Zwischenstück besitzt eine geräumige Höhle, in welche der knopfartige Gelenkhöcker des Beckenfortsatzes hineingreift. Die ganze Articulation wird durch straffes Bindegewebe zusammengehalten.“ Diese Darstellung, obwohl nicht direct unrichtig, kann doch leicht zu Missverständnissen Anlass geben, da durch sie der Charakter der Gelenkverbindung als Synarthrose nicht hinreichend deutlich gemacht ist.

die Vertreter jener Ansicht auf Cänogenie berufen. Zugeben aber müssen sie jedenfalls, dass die Ontogenie ihre Speculationen in keiner Weise stützt.

HASWELL (1883) hat bei zwei *Ceratodus*-Flossen eine Längsgliederung des Hauptstrahls beschrieben, die in dem einen Falle nur das zweite Glied des Hauptstrahls betraf, in dem anderen sich weiter distalwärts auf eine grössere Anzahl von Gliedern des Hauptstrahls erstreckte. Aehnliche Spaltungen sind auch von HOWES (1887) in seiner schönen und sorgfältigen Untersuchung über das Skelet der paarigen Flossen von *Ceratodus* beschrieben, und SCHNEIDER (1886, 1887) macht bei zwei von ihm untersuchten Exemplaren für Brust- und Bauchflosse die Angabe, dass das zweite Glied des Hauptstrahls durch eine Längsgrube in zwei Stücke zerfällt. An den von mir untersuchten Exemplaren fand auch ich in einer Minderzahl der Fälle an der Beckenflosse eine ganz oder fast ganz durchgeführte Längsgliederung jenes zweiten Paramers (vergl. die Textfiguren p. 94). Andeutungen einer solchen traf ich ziemlich häufig an der Beckenflosse, seltner an der Brustflosse an, und aus einer Zusammenstellung der Literatur geht ebenfalls hervor, dass sie nicht gerade selten sind und viel häufiger an der Becken- als an der Brustflosse vorkommen.

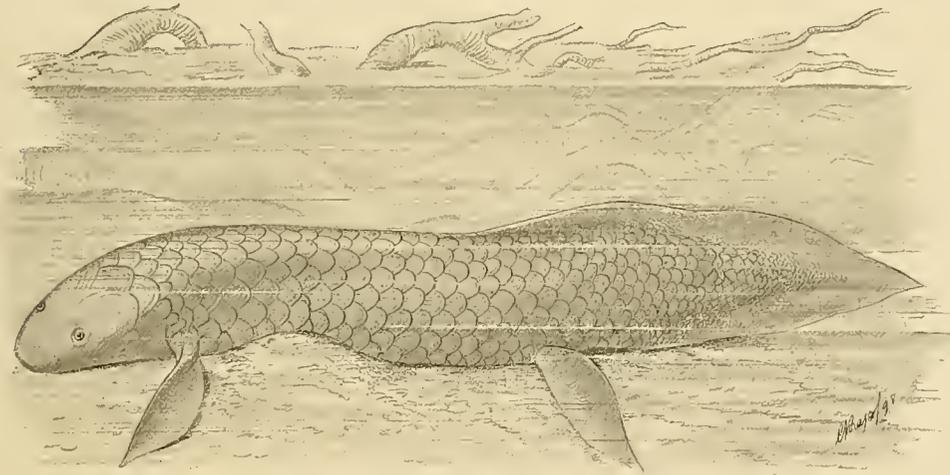
HASWELL fasst diesen Spaltungsprocess als einen Atavismus auf, indem er sagt: „it is reasonable to regard it as an instance of atavism, and so pointing back to a preexisting condition in which the fin skeleton consisted of branching joined cartilaginous elements supporting a cutaneous expansion considerably broader than that of the fin of the living *Ceratodus forsteri*. The second joint seems to be formed by the coalescence of the bases of several of the main ribs or axes of the fin, and the first joint is to be regarded as derived from the equivalent of the basipterygium of the embryonic *Scyllium*. In the absence, however, of any data on the development of *Ceratodus* the homologies of these cartilages cannot be determined with any certainty, but the varieties of arrangement which I have described seem to point to the above conclusion.“ Die Idee, jene gelegentlichen Spaltungen des Hauptstrahls als Atavismus aufzufassen, wurde dann mit noch grösserem Eifer und grösserer Bestimmtheit von WIEDERSHEIM aufgenommen, der den supponirten Verschmelzungsprocess einzelner zunächst getrennter Radien und die daraus resultirende zuerst gespaltene, zuletzt einheitliche Structur des Hauptstrahls in einer Reihe von Abbildungen (1892, p. 56, Fig. h—l) zu illustriren versucht hat.

Die Entwicklungsgeschichte weist durchaus auf das Gegentheil hin. Zuerst entsteht der Hauptstrahl, aus ihm durch einen Sprossungsprocess die Radien. Zunächst ist die ganze Skeletanlage einheitlich. Die transversale Gliederung des Hauptstrahls sowohl wie der Radien sind secundäre Erscheinungen und bleiben dauernd unvollständig. An die Abgliederung der Radien vom Hauptstrahl schliesst sich nicht selten eine in den meisten Fällen nur schwach angedeutete longitudinale Gliederung einzelner Abschnitte des letzteren an (Taf. XVI, Fig. 36). Dieser Vorgang ist aber ein ganz secundärer, ontogenetisch immer spät auftretender. Niemals habe ich die geringsten Spuren einer longitudinalen Gliederung bei den recht zahlreichen jungen Flossen (Stadium 47 und 48) gefunden, die ich untersucht habe.

Wir haben in jenen longitudinalen Gliederungen einzelner oder vieler Glieder des Hauptstrahls keinen Atavismus, sondern einen progressiven Vorgang zu erblicken. Die paarigen Extremitäten der Dipnoer befinden sich augenscheinlich physiologisch wie anatomisch in einem Uebergangszustand. Sie sind bei *Ceratodus* nicht mehr ausschliesslich Organe der Schwimmbewegung. Eine durch Aufgabe dieser Function bedingte Tendenz, rudimentär zu werden, bemerken wir bei *Protopterus* und noch mehr bei *Lepidosiren*. Die dort eingeschlagene Bahn führt auf ein todes Geleise. Bei *Ceratodus* dagegen sehen wir, dass die Flossen unter Beibehaltung ihrer Function als Schwimmgorgane eine neue Function übernehmen: die des Fortschiebens des Körpers auf dem Grunde des Wassers. Hier tritt uns die Flosse zum ersten Male als ein Stützorgan entgegen. Uebrigens sei erwähnt, dass auch für

Protopterus angegeben wird, seine schwachen und stark in Rückbildung begriffenen Flossen hülften bei dem Fortschieben des Körpers auf dem Grunde mit (PARKER, 1892).

Ceratodus ist ein Grundbewohner. Zwar pflegt er von Zeit zu Zeit an die Oberfläche zu kommen, um zu athmen (vergl. darüber meine Angaben in: Verbreitung, Lebensweise und Fortpflanzung des *Ceratodus forsteri*, in SEMON, Zool. Forschungsreisen in Australien, Bd. I, 1893), ferner schwimmt er auch sonst frei im Wasser umher und nimmt nicht nur die Grund-, sondern auch die Schwebeangel. Für gewöhnlich aber liegt er bewegungslos auf dem Grunde des Wassers, meist unter dem Schutze der zahlreichen entwurzelten Baumstämme, die sich auf dem Grunde seiner Heimathsflüsse verstreut finden und viel häufiger sind als beispielsweise in europäischen Flüssen, weil das Hartholz der meisten australischen Bäume specifisch schwerer ist als das Wasser. Der Boden der Flüsse ist es auch, auf dem der Fisch hauptsächlich seine Nahrung findet, Wasserpflanzen aller Art, untergesunkene Blätter und andere Theile von Landpflanzen, die verschlungen werden, um die zwischen dem Gewirr befindlichen grösseren und kleineren, ja kleinsten Organismen zu erbeuten, Algen, Protozoen, Süßwassermollusken, Crustaceen etc. Bei diesem Weidegeschäft und Stöbern auf dem Grunde schiebt sich der Fisch zweifellos mit seinen Flossen über den Boden hin fort.



Ceratodus forsteri. Beide Flossen in Kriechstellung.

Ein wirkliches Schwimmen wäre in dem Pflanzengewirr, wie es viele Stellen des Grundes im Burnett- und Maryfluss erfüllt, die gerade von *Ceratodus* besonders bevorzugt werden, gar nicht möglich. Für diesen Gebrauch der Flossen spricht auch durchaus die Art und der Ort der Anheftung derselben und ihre Stellung. Besonders deutlich prägt sich dies an der Beckenflosse aus, die für den Schwimmacht überhaupt nur noch wenig in Frage kommt. Die Brustflosse dagegen dient neben der Kriechfunction auf dem Boden des Wassers auch noch als Ruder- und Steuerapparat beim freien Schwimmen, für das das Hauptorgan freilich der kräftige musculöse Schwanz ist. Dabei sei übrigens nochmals auf die schon in meinen früheren Veröffentlichungen gemachte Mittheilung hingewiesen, dass *Ceratodus* zu einem Kriechen ausserhalb des Wassers im Trockenen nicht fähig ist.

Aus allem dem geht hervor, dass sich die *Ceratodus*-Flosse im Stadium des Ueberganges vom Ruder- und Steuerapparat zum Kriechorgan befindet. (Bei Teleostiern sehen wir in nicht seltenen Fällen die Brustflosse als Kriechorgan im Wasser [Trigliden, Scorpaeniden, Pediculaten] oder sogar ausserhalb desselben [*Periophthalmus*] benutzt).

Es ist selbstverständlich, dass die Uebernahme der neuen Function das Organ auch anatomisch verändert, sein Gefüge sozusagen ins Schwanken bringt. Es sei mir erlaubt, hier einige allgemeine Sätze anzuführen, durch welche GEGENBAUR in seiner soeben erschienenen vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere (1898) diesem Wechselverhältniss treffendsten Ausdruck verleiht: „Die Anpassung wird durch eine Veränderung der Leistung eingeleitet, so dass also die physiologische Beziehung der Organe hier die Hauptrolle spielt. Da die Anpassung nur der Ausdruck jener Veränderung der Function ist, wird die Modification der Function ebenso wie ihre Aeusserung als ein allmählich sich vollziehender Vorgang zu denken sein. In der Anpassung giebt sich somit der engste Zusammenhang zwischen functionellem und morphologischem Verhalten des Organs kund. Die physiologische Function beherrscht in gewissem Sinne das Organ, und darin ist das Morphologische dem Physiologischen untergeordnet.“

Die Veränderung der physiologischen Verhältnisse, die neuen Aufgaben, die an das Organ herantreten, bedingen nun zunächst eine gesteigerte Variabilität, und diese ist in der That, wenn wir die Skelete einer grösseren Anzahl von *Ceratodus*-Flossen untersuchen, ganz überraschend gross. Sie übertrifft weit die Variationen, die die Flossen der verschiedenen Arten der Selachier, Holocéphalen und Ganoiden zeigen. Es ist nahezu unmöglich, zwei Flossen zu finden, deren Skeletelemente sich in Zahl und Anordnung einigermaßen genau entsprechen; nicht einmal die rechten und linken Flossen desselben Individuums zeigen eine markirte Uebereinstimmung. Ich verzichte darauf, diese Thatfachen durch eine grössere Anzahl von Zeichnungen zu illustriren, da die bereits publicirten Abbildungen dafür reichliche Belege abgeben. Ich verweise hier nur auf die beiden Figuren im Text p. 94, die zwei Beckenflossen darstellen, sowie auf die Abbildung einer Brustflosse Fig. 34, Taf. XVI; ferner auf die Abbildungen besonders von HASWELL (1883) und HOWES (1887); ferner von GÜNTHER (1871), HUXLEY (1877), DAVIDOFF (1884), SCHNEIDER (1887), GEGENBAUR (1898).

Diese Variabilität äussert sich in der schwankenden Zahl und inconstanten Stellung der Radien, der wechselnden transversalen und longitudinalen Gliederung derselben und gelegentlichen longitudinalen Gliederungen einiger oder vieler Glieder des Hauptstrahls.

Wie man sich die Steigerung der Variabilität durch die veränderten functionellen Bedingungen vorstellen will, ob durch den directen Reiz veranlasst oder auf einem complicirteren, mehr indirecten Wege, kann der persönlichen Auffassung des Einzelnen überlassen werden. Jedenfalls ist sie eine Thatsache.

Hier liegt es nahe, einen Einwand zu machen: Wir kennen zwar nicht das Detail der Flossenstructur der fossilen Dipnoer; aber da die Anheftungsart und Stellung ihrer biserialen Flossen im Wesentlichen mit der des lebenden *Ceratodus* übereinstimmt, liegt es nahe anzunehmen, dass die Bedingungen, unter welchen ihre Flossen functionirten, ähnliche gewesen sind, wie ich sie oben für den lebenden Fisch auseinandergesetzt habe. Haben die Zeiträume seit dem Auftreten palaeozoischer Dipnoer (*Dipterus*, Unterdevon), oder auch nur die minder beträchtlichen aber doch unser Vorstellungsvermögen überschreitenden seit dem Erscheinen der Genera *Ceratodus* (Trias) oder *Gosfordia* (cf. WOODWARD 1890) nicht genügt, um zu einer Fixirung der auf Anstoss des Functionswechsels in Fluss gerathenen anatomischen Structur zu führen? Auf diesen Einwand ist Folgendes zu erwidern: Eine Fixirung der anatomischen Structur konnte auf zweierlei Weise erfolgen. Entweder indem das Organ sich der Doppelfunction vollkommen anpasste, oder indem es sich zu Gunsten der neuen Function definitiv umformte, weil die ursprüngliche Function mehr und mehr zurücktrat. Der zweite Weg ist bei den Dipnoern, wie *Ceratodus* lehrt, nicht eingeschlagen. Wir sehen ihn erst von den Pentadactyliern zurückgelegt. Die Dipnoer sind eben noch Fische geblieben. Dass aber auch die andere Alternative, die vollkommene Anpassung an die Doppelfunction, nicht erfüllt worden ist, liegt wohl daran, dass die beiden Functionen sich eben nicht in vollkommenen Einklang mit einander bringen liessen, sondern dauernd mit einander concurrirten, so dass, solange das Thier nicht Fisch,

nicht Fleisch war, auch seine Extremität in einem Schwebezustande zurückgehalten worden ist, den auch sein Respirations- und Circulationssystem so deutlich erkennen lässt. Dadurch charakterisiren sich ja die wenigen noch lebenden Dipnoer trotz des geologisch hohen Alters, besonders des *Ceratodus*, nicht nur physiologisch, sondern auch anatomisch als Uebergangsthiere, vermittelnde Glieder zwischen Fischen und Pentadactyliern¹⁾.

Wenn übrigens die Anpassung an die Function des Fortschiebens des Körpers über den Grund des Wassers bei *Ceratodus* keine vollkommene geworden ist, weil die gleich wichtige, wahrscheinlich wichtigere Schwimmfunction eine zu einseitige Ausbildung nach der anderen Richtung hin fort und fort eindämmte, so ist dabei doch die anatomische Umformung der Flosse in der Richtung eines Kriechorgans eine nicht unbeträchtliche.

In erster Linie ist die sehr bedeutende Beweglichkeit der Flossen in ihren basalen Abschnitten als eine Einrichtung aufzufassen, die eine bedeutend vielseitigere Verwendung des Organs ermöglicht. Diese Beweglichkeit wird dadurch erzielt, dass am ersten Gliede des Hauptstrahls der Radialbesatz schwindet, und dieses Glied damit zum freien Flossenträger wird, einem Träger, der das übrige Glied mit dem Schulterbez. dem Beckengürtel verbindet und mit jenen Gürteln sowohl, als auch mit der freien Extremität recht frei beweglich verbunden ist. Dass es sich dabei um secundären Schwund der Radialien handelt, wird direct durch die Ontogenie bewiesen, die, wie im beschreibenden Theil (p. 73) auseinandergesetzt ist, lehrt, dass an der Brustflosse constant im Winkel zwischen erstem und zweitem Gliede des Hauptstrahls ein dorsaler mehrgliedriger Radius angelegt wird, der später in allen oder doch in der überwiegenden Mehrzahl der Fälle verschwindet. Rudimentäre Radialien oder Knorpelstücke im Winkel zwischen erstem und zweitem Gliede des Hauptstrahls sind bei einigen ausgebildeten Beckenflossen von HOWES (1887) beschrieben und abgebildet worden, der auch noch weitere Fälle aus den Abbildungen von GÜNTHER (1871) und HASWELL (1883) constatirt. In der Mehrzahl der Fälle trägt aber auch am Becken das erste Glied des Hauptstrahls keine Radialien mehr und dient lediglich als Flossenträger.

Die Synarthrosen zwischen jenem ersten Gliede und dem Knorpel des Schulter- bez. Beckengürtels lassen in Folge der Configuration ihrer Flächen und des Auftretens zahlreicher Lücken im Gewebe der Zwischenknorpelschicht eine bedeutende Beweglichkeit zu (Taf. XVII, Fig. 37). Fast ebenso verhalten sich aber auch die Synarthrosen zwischen jenem ersten Gliede des Hauptstrahls und dem distal davon gelegenen zweiten. Diese Ausbildung einer zweiten Synarthrose zu dem, was man physiologisch wenn auch noch nicht morphologisch als Gelenk bezeichnen könnte, in der Continuität der Flosse, ist von fundamentaler Bedeutung, da sie eine höhere Differenzirung der Dipnoerflosse (*Ceratodus*-Flosse) im Vergleich mit den Flossen aller anderen Knorpelfische einschliesslich Xenacanthinen bedeutet und das Organ der Extremität der Pentadactylie, dem Chiridium, ganz bedeutend annähert.

Das gelegentliche Auftreten longitudinaler Gliederungen in einigen oder vielen Parameren des Hauptstrahls ist ebenfalls mit der neuen Leistung der Gliedmaasse in Verbindung zu bringen. Es ist denkbar, dass der directe Druck, dem die Knorpel bei der Function der Flosse, den Körper im Wasser über den

1) An dieser Anschauung, die sich von jeher den Morphologen geradezu aufgedrängt hat, und die besonders von HAECKEL (1893) schärfer formulirt und näher begründet worden ist, halte ich gegenüber dem Widerspruche von DOLLO (1895) durchaus fest. Kein Mensch hat je daran gedacht oder wird daran denken, die Amphibien von *Ceratodus* oder dem fossilen *Dipterus* direct abzuleiten. Dazu sind diese Dipnoer in der That schon zu specialisirt. Aber da wir bei phylogenetischen Ableitungen gar nicht erwarten können und gar nicht erwarten, die directen Vorfahren aufzufinden und die geraden Linien der Stammbäume nachzuzeichnen, hat ein Herausgreifen einzelner Merkmale von ganz verschiedenem morphologischen Wert und ein Längnen näherer Verwandtschaft wegen des Vorhandenseins einzelner Specialisationen bei den als Stammgruppe angesehenen Formen durchaus keine Berechtigung. Auf die Summe der Merkmale, auf die Gesamtorganisation der zu vergleichenden Formen kommt es an. Und da kann es meines Erachtens keinem Zweifel unterliegen, dass keine andere Fischordnung, auch die Crossopterygier nicht, in ihrer Gesamtorganisation den Amphibien so nahe steht, wie die Dipnoer es thun. Ich behalte mir vor, bei anderer Gelegenheit einmal näher auf diese Frage einzugehen.

Boden fortzuschieben, unterliegen, besonders bei Drehbewegungen der Flossen um ihre Längsachsen bei gleichzeitigem Aufstützen auf den Boden, zu diesen Längsgliederungen sowohl von Theilen des Hauptstrahls, als auch von einzelnen Radien den ersten Anstoss gab, und dass die Gliederung dann jener Function auch ihrerseits zu Gute kam, da sie die Beweglichkeit der Flosse für Excursionen um ihre Hauptaxe herum vermehrte, ohne ihre Festigkeit als Stützorgan in dieser Richtung zu vermindern. Wohl aber konnte diese Längsgliederung die Brauchbarkeit des Organs als Ruderplatte vermindern, wenn sie eine stärkere Ausbildung erlangte, und deshalb, weil eben die Schwimmmfunction der Flosse bei einem Thiere von der Lebensweise des *Ceratodus* nicht angetastet werden durfte, sehen wir, dass der Process nicht über die ersten Anläufe hinauskommt und bei unserem Fisch niemals Constanz und schärfere Ausprägung erhalten hat. Anders ist das, wie unten ausgeführt werden soll, bei den Pentadactyliern gewesen, wo die Schwimmmfunction der Extremität auf Kosten der Kriechfunction allmählich ganz in den Hintergrund gedrängt worden ist.

Es ist zu erwägen, ob auch die Drehung der Flossen aus der horizontalen in sagittale Stellung, wie sie genauer im beschreibenden Theil an der Hand der Ontogenie dargelegt worden ist, auf die Uebernahme der neuen Function zu beziehen sei. Es ist ja selbstverständlich, dass für die Mitwirkung beim Kriechact eine sagittale Stellung der Extremität, wie wir sie bei *Ceratodus* beobachten, viel günstiger ist als eine horizontale, wie wir sie bei den Selachiern finden. Deshalb braucht jedoch die neue Leistung nicht die erste Ursache für jene Drehung gewesen zu sein. Haben doch auch bei vielen anderen ausgestorbenen und lebenden Fischen die paarigen Flossen (ich erinnere z. B. an die Brustflossen von Ganoiden und Teleostiern) sagittale Stellung angenommen, ohne dass sie bei der Mehrzahl jemals einer anderen Function als der Schwimmmfunction gedient haben. Die Drehung wird sich daher wahrscheinlich auch bei den Dipnoern aus anderen, jetzt nicht mehr zu ermittelnden Gründen schon vorher vollzogen haben, und die Flossen werden wohl erst nach vollzogener Drehung in die Lage gekommen sein, sich der neuen Aufgabe zu unterziehen.

Wenn diese Frage sich an der Hand der bisher bekannt gewordenen Thatsachen nicht entscheiden lässt, können wir dafür aus der soeben erörterten, zuerst von HATSCHKE (1889) betonten Doppelfunction der Flossen als Ruder- und Fortschiebungsapparat eine Erklärung für die sonderbare Gegendrehung der beiden Flossenpaare in ihrer gegenseitigen Stellung ableiten. Anatomie und Ontogenie lehren uns übereinstimmend, dass, wenn wir die Flossen des *Ceratodus* in der gewöhnlichen, sagittal an den Körper angelegten Stellung betrachten, die Brustflossen gerade um 180° gegen die Bauchflossen gedreht sind, so dass, was dorsaler Rand bei den einen, ventraler bei den anderen, was bei diesen mediale, bei jenen dorsale Fläche ist. Diese verschiedenartige Drehung erscheint zunächst beinahe unbegreiflich, besonders wenn wir die sonstige weitgehende Uebereinstimmung der beiden Flossenpaare in Rechnung ziehen. Sobald sich aber die beiden Flossen in „Kriechstellung“ befinden, verschwindet jene Differenz, denn, um in diese Stellung zu gelangen, wird die Brustflosse nicht einfach abwärts gezogen, sondern sie wird gleichzeitig um ihre Längsaxe nach auswärts gedreht. Die Textfigur p. 85 zeigt die Brustflosse in dieser nach auswärts gedrehten Stellung. Die Drehung erfolgt dabei hauptsächlich in der Synarthrose zwischen erstem und zweitem Basalgliede. Umgekehrt geschieht eine solche Drehung an der Bauchflosse nicht, wenn sie in Kriechstellung gebracht wird. Die Bewegung wird hier durch einfaches Hinabziehen bewirkt. HATSCHKE (1889) hat dieses eigenthümliche Verhältniss sehr treffend auseinandergesetzt und durch Abbildung erläutert. Die sonderbare Umdrehung des Lageverhältnisses der Flossen bei sagittaler, an den Körper gelegter Stellung ist demnach folgendermaassen zu erklären. Wenn das Thier seine Brustflosse aus der Kriechstellung in die sagittale Stellung bringt, so führt es eine Drehbewegung aus. Nimmt es denselben Stellungswechsel mit der Bauchflosse vor, so macht es bloss eine Winkelbewegung. Ueberhaupt ist die Bauchflosse zu ausgiebigeren Schwimmbewegungen gar nicht mehr fähig, sie ist sozusagen in der Kriechstellung stehen

geblieben. Dies prägt sich auch in der ontogenetischen Entstehung der Flossen aus. Die Flossen werden in ihren Ruhestellungen angelegt: die Brustflosse, bei der wohl dauernd die Function als Schwimmorgan überwiegt, in ihrer Ruhestellung, in der sie dorsalwärts aus der Kriechstellung heraufgeklappt und an den Körper angepresst erscheint. Ihre Hochstellung gewährt auch den Vortheil sehr ausgiebiger Bewegungen nach unten zum Zwecke der Bewegung des Thieres nach oben und vorn. Die Bauchflosse wird dagegen gleich in Kriechstellung angelegt, in der sie auch später beinahe unverändert verharrt und die deshalb zu ihrer Ruhestellung geworden ist.

Zum Schluss sei noch an die Gegendrehung der vorderen Extremität um 180° gegen die hintere bei Pentadactyliern erinnert. — Handelt es sich hier um einen homogenetischen Vorgang oder liegt bloss ein zufälliger Parallelismus des Entwicklungsganges bei Dipnoern und Pentadactyliern vor? Diese ebenso interessante wie schwierige Frage erscheint mir noch nicht spruchreif und bedarf jedenfalls noch eingehenderer Untersuchung.

Ceratodusflosse und Chiridium.

Eine Prüfung der Morphologie und der Entwicklung der paarigen Flossen des *Ceratodus* unter Berücksichtigung der physiologischen Bedingungen, unter denen sie functioniren, hat uns dazu geführt, in ihnen Organe zu erblicken, an welche zu der ursprünglichen Function als Schwimmorgane eine neue Leistung hinzugetreten ist, die Aufgabe, den Körper über den Boden hinzuschieben. An den Brustflossen erscheint dabei die ursprüngliche Function besser gewahrt als an den Bauchflossen, bei denen physiologisch und morphologisch (besonders durch die Art ihrer Stellung und Anheftung) die Schwimmfunction zurückzutreten beginnt.

Bei den höheren Wirbelthieren von den Fischen an aufwärts, d. h. bei den Amphibien unter den Anamniern und den Amnioten, ist die Schwimmfunction der paarigen Extremitäten zu Gunsten ursprünglich der Kriechfunction, dann auch anderer locomotorischer Functionen noch viel mehr zurückgetreten, und nur secundär werden die Extremitäten wieder als Schwimmorgane benutzt. Der Bau der Extremität wird durch diesen Functionswechsel in so eingreifender Weise beeinflusst, dass man hieraus ein unterscheidendes Merkmal für jene grosse Gruppe der Wirbelthiere gewinnen und sie den Fischen als Tetrapoden oder Pentadactylier gegenüberstellen kann. Das Fortbewegungsorgan der ersteren ist die Flosse, das Pterygium, das der zweiten die fünfzehige Extremität, das Chiridium (Chiropterygium).

Da alle Naturforscher darin übereinstimmen, dass die Pentadactylier phylogenetisch von fischartigen niederen Wirbelthieren abzuleiten sind, ergab sich als selbstverständlich die Aufgabe, auch die Umformung der Fischflosse zur fünfzehigen Extremität vergleichend zu begründen.

Ehe *Ceratodus* (im Jahre 1870) entdeckt worden war, war es gegeben, die Anknüpfung hierfür bei den Selachiern zu suchen, da die schon bis dahin bekannten Dipnoer, *Protopterus* und *Lepidosiren*, nur rudimentäre paarige Extremitäten besitzen¹⁾. Mit der Entdeckung des *Ceratodus* eröffnete sich ein neuer Ausblick, man fand in seiner Flosse nicht nur die ursprünglichste Form der Fischflosse, das Archipterygium GEGENBAUR's, mit nur geringfügigen Modificationen realisiert, sondern schon dem ersten Untersucher der Anatomie des Fisches, GÜNTHER (1871), drängte sich ein Vergleich mit den Extremitäten der Pentadactylier auf, dem er freilich nur unbestimmt in seiner Nomenclatur der Theile Ausdruck verlieh. Bestimmter sprach sie dann HUXLEY (1876, p. 56) aus, und auf gleicher Bahn bewegen sich die späteren, kurzen, aber wohl-durchdachten Ausführungen von HASWELL (1883), SCHNEIDER (1886, 1887) und HATSCHEK (1889).

1) Mit weitem Blick und überlegener Einsicht erkannte GEGENBAUR (1865) damals vor der Entdeckung des *Ceratodus* (dessen Flossenbau er übrigens im „Archipterygium“ vorauserkennend antecipirt hatte), dass bei einer solchen Vergleichung nur eine Homologie der Einrichtung des Ganzen, nicht der einzelnen Theile möglich sei, dass „die Nachweise der speciellen Homologien fehlen, weil die Uebergangsformen uns abgehen“.

Nachdem somit eine Ableitung des Chiridiums aus der Extremität entweder der Selachier einschliesslich Holocephalen oder der Dipnoer versucht worden war, blieb nur noch eine dritte Möglichkeit, eine Ableitung aus der Ganoidenflosse übrig, da die Heranziehung der Teleostierflosse wegen ihrer einseitigen Ausbildung und wegen der systematischen Stellung der Teleostier nicht in Betracht kommen konnte. Unter den Ganoiden zog man fast ausschliesslich die Crossopterygier in ihren recenten Vertretern *Polypterus* und *Calamoichthys* zur Vergleichung heran, und so bestechend scheint diese neue Bahn gewesen zu sein, dass alle neueren Versuche, das Chiridium vom Pterygium abzuleiten, von der Flosse des *Polypterus* und *Calamoichthys*, vom „Crossopterygium“ ihren Ausgang genommen haben. Freilich ist nur der Ausgangspunkt derselbe, das Vorgehen bei der Vergleichung einerseits bei THOMPSON (1886) und WIEDERSHEIM (1892), andererseits bei EMERY (1887, 1894, 1897) und POLLARD (1891), endlich bei KLAATSCH (1896) ein grundverschiedenes. Während THOMPSON und WIEDERSHEIM von der Beckenflosse des *Polypterus* ausgehen, wählen EMERY, POLLARD und KLAATSCH die von jener sehr abweichende Brustflosse als Vergleichsobject. Stark differiren wieder unter diesen die Anschauungen über die Ableitung des Humerus resp. Femur (zusammenfassend Stylopodium genannt). Nach EMERY und POLLARD soll das Stylopodium durch Abgliederung aus den Gliedmaassengürteln, nach KLAATSCH aus dem proximalen Abschnitt des secundär verschmolzenen Propodium und Metapodium entstanden sein. In einem stimmen nach EMERY's (1897, p. 143) Aussage alle drei Autoren überein: „dass das Stylopodium der jüngste Theil des Gliedmaassenskelets der Landthiere ist“.

Gerade diese Aufstellung ist aber meiner Ansicht nach durchaus irrig und lässt sich weder physiologisch noch ontogenetisch begründen. Das Stylopodium ist im Gegentheil derjenige Theil, der sich beim Uebergange des Pterygiums in ein Chiridium zuerst von der übrigen freien Extremität abgliedert und gesondert hat. Mechanisch betrachtet, besteht der Unterschied zwischen einem Ruderorgan und einem Kriechorgan vor allem darin, dass das erstere eingelenkig, das letztere zwei- oder mehrgelenkig mit dem Rumpfe (also dem im Rumpfe befestigten Gürtel) verbunden ist. Ein Ruder- oder Steuerorgan, diene es nur zur Fortbewegung oder Steuerung eines Schiffes oder eines Thierkörpers, wird zweckmässig so construirt, dass eine einheitliche Platte an einer Stelle des Rumpfes beweglich eingefügt wird. Für die Platte ist es durchaus von Vortheil, dass sie einheitlich ist und sich jenseits ihrer Einfügungsstelle nicht knickt. Dabei braucht sie aber nicht starr zu sein, es ist sogar von Vortheil, dass die Krümmung ihrer Fläche sich nach Bedarf ändern kann, dass sie auch undulirende Bewegungen auszuführen im Stande ist (was ein beinahe starres Holzruder freilich nicht vermag, bei der Einseitigkeit seiner Anwendungsweise aber auch gar nicht vermögen soll). Nach diesem Princip sind allgemein die Fischflossen construirt, die als Organe des Schwimmens functioniren. Einer wirklichen Winkelbewegung sind sie nur an ihrer Anheftungsstelle am Rumpfe fähig. Die sonstige Gliederung ihres Skelets gestattet nur Veränderungen der Krümmung ihrer Fläche und undulirende Bewegungen.

Umgekehrt muss ein Kriechorgan, wenn es einigermaassen seinem Zweck entsprechen soll, ausser an der Einlenkungsstelle am Rumpfe mindestens noch an einer anderen Stelle seiner Continuität eine ausgiebigere Winkelbewegung gestatten. Ein Jeder wird sich dies ohne weiteres durch eine einfache Ueberlegung klar machen können. Die Extremitäten der Crustaceen und Tracheaten, die man ja gerade deshalb als Gliederthiere bezeichnet, die der pentadactylen Wirbelthiere liefern dafür schlagende Beweise. Da, wo wir eingelenkig mit dem Rumpfe verbundene Bewegungsorgane finden, bei manchen Seeigeln, die ihre Stacheln wie Stelzen benutzen, bei den gegliederten Würmern, wird durch die in einander greifende Thätigkeit der sehr zahlreichen unvollkommenen Organe theilweise ersetzt, was dem einzelnen Gliede an Tauglichkeit mangelt. Sehr interessant ist es, dass da, wo ein Kriechorgan sich secundär wieder in ein Schwimmorgan verwandelt, es wieder zu einer mehr oder weniger starren Platte wird, dies nur an einer Stelle, ihrer

Einlenkung am Rumpfe, eine Winkelbewegung gestattet, so bei den Enaliosauriern, besonders *Ichthyosaurus*, so auch bei den Cetaceen.

Wenn wir nun den Versuch machen, das als Kriechorgan functionirende Chiridium aus dem als Schwimmorgan functionirenden Pterygium abzuleiten, haben wir zunächst folgende Frage zu beantworten: Haben wir eine Möglichkeit, zu entscheiden, welche Stelle des Chiridiums als der Ort der zweiten, neu hinzugekommenen Winkelbewegung zu betrachten ist? Auf diese Frage liefert die vergleichende Anatomie eine ganz bestimmte und unzweideutige Antwort: es ist die Stelle des Ellenbogen-, bez. Kniegelenks, während Schulter- und Hüftgelenk den Einlenkungen entspricht, in welchen schon die Ruderbewegung der Fischflosse erfolgt ist. Die beiden zum Kriechen, dann überhaupt zur Locomotion auf dem festen Lande nothwendigen Winkelbewegungen erfolgen ursprünglich bei allen Amphibien, Reptilien und Säugethieren im Schulter- und Ellenbogen- bez. Hüft- und Kniegelenk. Die Ausnahmen sind als secundäre Umbildungen längst von der vergleichenden Anatomie erkannt und auf den ursprünglichen Zustand zurückgeführt. Diese Thatsache spricht sehr entschieden gegen die EMERY'sche Behauptung, „dass das Stylopodium (Humerus und Femur) der jüngste Theil des Gliedmaassenskelets der Landthiere ist.“ Wäre das richtig, so müssten entweder Schulter- (Hüft-) oder Ellenbogen- (Knie-)Gelenk, je nachdem sich das Stylopodium vom Gürtel oder der freien Extremität abgliedern lässt, jüngste Erwerbungen sein. Aber gerade die Ausbildung dieser zwiefachen Gelenke, das Hinzukommen des zweiten zu dem schon bei den Fischen in ausgebildeter Function begriffenen ersten, ist der springende Punkt der Entwicklung des Chiridiums aus der Flosse. Die Configuration der distalen Abschnitte ist dagegen zunächst von durchaus nebensächlicher Bedeutung.

EMERY (1897) versucht den Satz, das Stylopodium sei der jüngste Theil des Gliedmaassenskelets der Landthiere, auch durch ontogenetische Beobachtungen zu stützen. Es soll sich das aus der Betrachtung der sich bildenden Extremität am unverletzten Embryo ergeben. Jene äussere Betrachtung von Embryonen höherer Wirbelthiere ergibt aber weiter nichts, als dass die Basis der Extremität sich erst allmählich schärfer vom Rumpfe abhebt, während die Spitze natürlich schon im früheren Stadium frei absteht. Beweisendes hätte diese Beobachtung doch nur dann, wenn in jener Basis Gürtelanlage und Stylopodium noch ungesondert stecken würden, während sich die Anlagen der Vorderarm-(Unterschenkel-)Knorpel von der Basis schon abgegliedert hätten. Aber wir wissen doch längst für Amnioten sowohl als für Amphibien, dass der Humerus (Femur) nicht etwa später entsteht als die distalen Abschnitte der Extremität. Durch die Untersuchungen von STRASSER (1879) für Amphibien und durch die ungemein sorgfältigen Untersuchungen von MOLLIER (1895) für Amnioten (Reptilien) ist das Gegentheil festgestellt. Aus der gemeinsamen Prochondralanlage differenzieren sich zuerst die Gürtelanlagen, dann das Stylopodium, dann Vorderarm resp. Unterschenkel, noch später die mehr distalen Abschnitte knorpelig. Zwischen den einzelnen Knorpelherden, die sich von der Basis zur Peripherie fortschreitend entwickeln, werden Schichten von Vorknorpelgewebe ausgespart, und in diesen Zonen findet später die Gelenkbildung statt. Somit tritt auch die Anlage des Schulter-(Hüft-)Gelenks ontogenetisch früher auf, als die des Ellenbogen-(Knie-)Gelenks, diese früher als die der weiter distal gelegenen Gelenkverbindungen, und die Behauptung, dass das Stylopodium der jüngste Theil des Gliedmaassenskelets der Landthiere sei, entbehrt somit auch ontogenetisch jeder Begründung.

Jeder Versuch, das Chiridium aus dem Pterygium abzuleiten, hat die Frage nach der Feststellung des Ortes und der Configuration der zweiten Winkelbewegung in den Vordergrund zu rücken. Denn die Einrichtung, die diese Bewegung ermöglichte, verwandelte erst das Ruderorgan in ein Kriechorgan. Die Flossen der Selachier, Holocephalen und Ganoiden mit Einschluss der

Crossopterygier geben uns keinerlei Anhaltspunkte für die Erkenntniss, wie dieser wichtigste Schritt in der Umbildung des Organs zu Stande gekommen ist. Sie alle stellen reine Ruderorgane dar, die nur eine wesentliche Winkelbewegung, im Uebrigen aber nur Krümmungen ihrer Flächen auszuführen vermögen, und deren ganze Configuration eine zweite ausgesprochene Winkelbewegung geradezu unmöglich macht. So sind denn die Autoren, die das Chiridium beispielsweise vom Crossopterygium ableiten wollen, zu den willkürlichsten Annahmen gezwungen; bald lassen sie das Stylopodium sich vom Gürtel, bald von der freien Extremität abgliedern, obwohl sich weder für die eine noch für die andere Ausnahme der Schatten eines wirklichen Beweises beibringen lässt. Und wenn wenigstens dem Vergleiche der übrigen Theile des Crossopterygiums mit dem Chiridium irgend welche zwingende Beweiskraft innewohnte! Aber auch da muss das Crossopterygium neu umgearbeitet und zurechtgeschnitten werden, um in das Chiridiumschema eingepasst werden zu können. Mit derartigen schematischen Verschmelzungen, Abgliederungen, Zertheilungen und Verschiebungen kann man schliesslich alles beweisen.

In *Ceratodus* haben wir einen Fisch kennen gelernt, dessen Flossen nicht mehr ganz ausschliesslich als Schwimmorgane functioniren, sondern auch bei der Locomotion des Thieres auf dem Grunde des Wassers mitbetheiligt sind. Beide Flossenpaare berühren den Boden, wenn das Thier auf dem Flussgrunde ruht, der sein gewöhnlicher Aufenthalt ist. Die Dipnoerflossen sind die einzigen Fischflossen (wenn wir von hochspecialisirten Flossen einiger Teleostier absehen), deren Skelet auch noch an anderen Stellen als der Anheftungsstelle an die Gürtel eine Winkelbewegung gestattet. Die Dipnoer zeigen ferner auch in vielen anderen Punkten ihres Baues und ihrer Entwicklung eine Annäherung an die Pentadactylie.

Es liegt aus diesen drei Gründen nahe, die Ableitbarkeit des Chiridiums aus einem der *Ceratodus*-Flosse ähnlichen Pterygium einer weiter durchgeführten Prüfung zu unterziehen.

Bei unseren Betrachtungen wollen wir nun zunächst die morphologischen Verhältnisse in den Vordergrund stellen und untersuchen, welche Theile der *Ceratodus*-Flosse sich mit Theilen des Chiridiums vergleichen lassen. Bei diesen Betrachtungen legen wir den Hauptwerth auf die basalen Theile der Extremitäten. Die peripheren Abschnitte sind überall, sowohl im Pterygium als ganz besonders auch im Chiridium die variablen, inconstanteren. Auch physiologisch sind sie weit weniger bedeutsam. Beispielsweise bewirken Läsionen und Verbildungen des distalen Skelets und der distalen Gelenkverbindungen viel geringere Hindernisse bei der Locomotion als die der proximalen. Je näher ein Gelenk dem Rumpfe, um so grössere Wichtigkeit besitzt es im Allgemeinen bei der Locomotion.

Während nun das am meisten basal gelegene Stück der Gesamtextremität, der Gürtelknorpel, bei Fischen und Pentadactyliern in gleicher Weise nachweisbar und als Ganzes (nicht in seiner speciellen Configuration) homologisirbar ist, wobei natürlich von rückgebildeten Zuständen des Beckens bei Ganoiden und Teleostiern abgesehen werden muss, so findet sich nur bei den Dipnoern ein Homologon des nächst distalen Skeletelements der höheren Thiere, ein einfacher, stielförmiger Träger, der mit der übrigen Extremität nur an seinem distalen Ende articulirt. Dieser Skelettheil der Dipnoer, das erste basale Glied des Hauptstrahls, können wir direct als Stylopodium bezeichnen und mit dem Stylopodium (Humerus resp. Femur) der Pentadactylie homologisiren. Wir treffen diesen freien, radienlosen Extremitätenstiel bei den Dipnoern erst im Beginn einer selbständigen Ausbildung. Nicht selten erhalten sich an ihm noch im ausgebildeten Zustande Rudimente von Radien; an der Brustflosse wird ontogenetisch constant ein solcher angelegt, aber in den allermeisten Fällen wieder rückgebildet (vergl. p. 73).

Proximal ist dieser Extremitätenträger bei *Ceratodus* durch eine Synarthrose, die eine sehr freie Beweglichkeit zulässt, mit dem Schulter- beziehentlich Beckengürtel verbunden. Fast ebenso frei ist aber auch die distale Gelenkverbindung des Trägers mit der übrigen Extremität. Auch diese Synarthrose ge-

stattet eine winklige Knickung, und sie, verbunden mit dem Verlust der Radien am Stielgliede selbst, ist es, durch welche eine zweite Winkelbewegung ermöglicht wird, die, wie wir oben gesehen haben, für den Kriechact unentbehrlich ist.

Wir haben demnach in dieser noch synarthrotischen Gelenkverbindung ein Homologon des Ellenbogen- bez. Kniegelenks der Pentadactylier zu erblicken. Wie diese Synarthrosen schon durch Auftreten von zahlreichen Lücken im Zwischenknorpelgewebe den ersten Schritt zur Umbildung in Diarthrosen gethan haben, ist im beschreibenden Theil auseinandergesetzt worden. Die Umbildung dieser Synarthrosen in Diarthrosen d. h. die Ausbildung einer einheitlichen Gelenkhöhle ist ja auch noch bei den Amphiben nach BERNAYS (1878) keine vollkommene.

Was die Form der Gelenkverbindungen anlangt, so ist bei *Ceratodus* bemerkenswerth, dass das Stylopodium am proximalen Ende, also in der Verbindung mit den Gürteln eine Art Pfanne, am distalen Ende, also am Homologon des Ellenbogen- (Knie-)Gelenks eine Art Kopf bildet. Bei den Pentadactyliern bildet bekanntlich auch das proximale Ende des Stylopodiums einen Kopf; die Pfanne befindet sich am Schulter- oder Beckengürtel. Ziehen wir die ungeheuer variable Form der Gelenkflächen in sonst homologen Gelenkverbindungen innerhalb der Wirbelthierreihe (Gelenke zwischen den Wirbeln, in den distalen Abschnitten des Chiridiums) in Betracht, so wird uns die morphologische Geringfügigkeit dieser Differenz, wie sehr sie auch an sich zu interessanten physiologischen Fragestellungen Anlass giebt, klar, und wir erkennen, dass hier kein Hinderungsgrund für die Homologisirung vorliegt.

Wir haben bisher als homolog erkannt Gürtelknorpel und Stylopodium der Pentadactylier mit Gürtelknorpel und erstem basalen Achsenglied der Dipnoer. Ferner Schulter- (Hüft-)Gelenk, sowie Ellenbogen- (Knie-)Gelenk mit den entsprechenden Synarthrosen der Lungenfische. Sind wir nun aber wirklich berechtigt, von einer Homologie des Ellenbogen- (Knie-)Gelenks mit der Synarthrose zwischen erstem und zweitem basalen Achsengliede der *Ceratodus*-Flosse zu sprechen, da doch im Chiridium drei, in der *Ceratodus*-Flosse aber gewöhnlich nur zwei Skeletelemente an jener Gelenkbildung Antheil haben? Hört überhaupt distalwärts von diesem Gelenk die Möglichkeit einer näheren Vergleichung der *Ceratodus*-Flosse mit dem Chiridium auf?

Allerdings ist es für die Pentadactylier durchaus charakteristisch, dass im Ellenbogen- (Knie-)Gelenk ursprünglich stets zwei Skelettheile mit dem Stylopodium articuliren: Radius und Ulna bez. Tibia und Fibula. Wir wollen die beiden Skeletelemente des Vorderarms bez. Unterschenkels mit HAECKEL (1895) zusammenfassend als Zeugopodium bezeichnen. In den meisten *Ceratodus*-Flossen dagegen articulirt hier nur ein Skeletelement, das zweite basale Glied des Hauptstrahls, mit dem ersten, in dem wir das Homologon des Stylopodiums erblicken. Aber auch nur in den meisten, nicht in allen. Gar nicht selten zeigt sich dieses zweite Glied durch eine Längsgliederung in zwei zerlegt, häufiger an der Beckenflosse, zuweilen aber auch an der Brustflosse. Die Vergleichung einer grösseren Anzahl von Flossen lehrt, dass die Gliederung zuweilen auf die mehr distalen Abschnitte des Hauptstrahls beschränkt bleibt, zuweilen den ganzen Hauptstrahl bis zum zweiten basalen Gliede einschliesslich spaltet, recht häufig aber, zumal an den Beckenflossen, nur eine völlige oder theilweise Theilung jenes basalen Stückes bewirkt, wie es z. B. in den beiden auf p. 94 abgebildeten Beckenflossen der Fall ist. Hier herrscht grosse Variabilität. Ganz constant scheint aber die Spaltung beim zweiten basalen Gliede des Hauptstrahls Halt zu machen, und noch nie ist bisher eine Längsgliederung des ersten basalen Gliedes, also des Stylopodiums beobachtet worden. In dieser Gliederung des zweiten basalen Gliedes erblicke ich mit SCHNEIDER eine gelegentlich auftretende Variation, die bei den Pentadactyliern constant geworden ist und zur Bildung der zwei Skeletelemente des Zeugopodiums (Radius-Ulna, Tibia-Fibula) geführt hat.

Dass sich unter Zugrundelegung der bisher erörterten Homologien der proximalen Skelettheile und Gelenke auch die distalen Elemente des Chiridiums leicht aus einer *Ceratodus*-Flosse mit getheiltem zweiten Achsenglied vorwiegend durch Reductionsprozesse ohne Zuhilfenahme complicirterer Umbildungen ableiten lassen, wird aus den untenstehenden Abbildungen ohne weiteres hervorgehen. Es genügt, im Allgemeinen diese Möglichkeit zu betonen und darauf hinzuweisen, dass in den distalen Abschnitten einer so stark variirenden Flosse, wie sie *Ceratodus* besitzt, reichlich das Material enthalten ist, um Carpus (Tarsus) und Radien der fünfzehigen Extremität zu liefern (vgl. Textfig. B). Den Process im Speciellen zu verfolgen, dazu fehlen uns bisher alle Kriterien, und die Aufstellung weiterer Homologien könnte sich dem Vorwurf

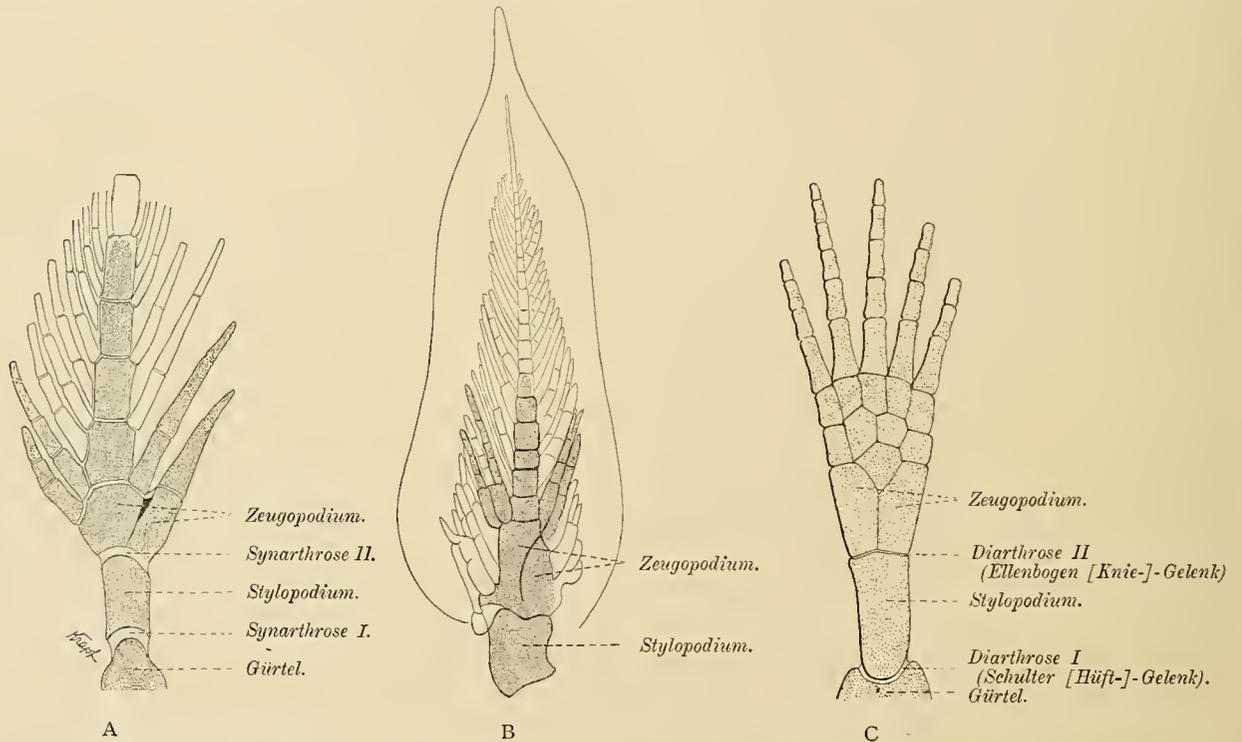


Fig. A und B Beckenflossen von *Ceratodus* mit getheiltem zweitem Achsengliede (Zeugopodium). A nach Originalpräparat, die Synarthrosen I und II durch Längsschnitt angeschnitten. B nach HASWELL (1883). Fig. C Schema eines Chiridiums nach GEGENBAUR.

der Willkür nicht entziehen. Selbst eine Vergleichung der Achse des Chiridiums mit der Achse der *Ceratodus*-Flosse über das Zeugopodium hinaus kann, wie ich glaube, zur Zeit noch nicht mit der nöthigen Sicherheit durchgeführt werden. Am nächsten würde es liegen, die Fortsetzung der Hauptachse im Chiridium durch den dritten Finger (Zehe) zu legen, und besondere Gründe dagegen scheint es mir keine zu geben, freilich auch keine zwingenden dafür. Bei der grossen Variabilität der distalen Theile der *Ceratodus*-Flosse muss sich somit die schärfer durchgeführte Vergleichung auf die proximalen Abschnitte beschränken.

Doch deutet eben jene Variabilität darauf hin, dass wir hier in der Umbildung, im Fluss befindliche Verhältnisse vor uns haben, aus denen gerade deshalb etwas Neues entstehen kann. Dabei ist natürlich auch nicht daran zu denken, dass in paläozoischen Zeiten die Pentadactylier aus Dipnoern entstanden sind, die den uns bekannten Dipnoern in allen Punkten geglichen haben. Sicherlich waren jene Vorfahren dem *Ceratodus* und Verwandten in vielen Beziehungen, man denke u. a. nur an die Bezahnung, sehr unähnlich, und auch ihre Flosse glich nicht genau der der lebenden Form. Ich glaube aber, dass wir durchaus keinen Grund haben, eine in wesentlichen Punkten verschiedene Structur der Flossen anzunehmen.

Hier möchte ich noch auf einen weiteren, sehr wichtigen Umstand aufmerksam machen, der die Ableitung des Chiridiums von der Dipnoerflosse in hohem Grade erleichtert, ich möchte fast sagen erst eigentlich möglich macht. Es ist das die wesentliche Uebereinstimmung der Brust- und Beckenflossen bei den Dipnoern. Die vordere und hintere Extremität der Pentadactyliier entspricht sich so vollkommen in allen wesentlichen Strukturverhältnissen, dass eine Abstammung von Fischen mit wesentlich verschiedener Brust- und Beckenflosse und ein nachträgliches, vielleicht durch die Einflüsse der gleichen Function bedingtes Aehnlichwerden beider Extremitätenpaare im höchsten Grade unwahrscheinlich ist. Dazu sind die Uebereinstimmungen zu gross und fundamental. In der Klasse der Dipnoer begegnen wir — und zwar durchgehends — einer Uebereinstimmung der beiden Flossenpaare, die für die Ableitung des Chiridiums eine *conditio sine qua non* ist. Auch das darf nicht ausser Acht gelassen werden, dass die Klasse der Dipnoer auch in den meisten anderen Punkten ihres Baues den niedersten Pentadactyliern näher steht, als es irgend eine andere Klasse der Fische thut. Zu diesen übrigen Uebereinstimmungen gesellt sich nun noch, wie oben dargelegt worden ist, die Uebereinstimmung im Bau der Extremitäten und zwar nicht nur der gemeinsame Grundplan (Archipterygium), sondern auch die ersten Schritte der speciellen Differenzierung. In erster Linie wären hier zu nennen die Ausbildung des Stylopodiums und des Ellenbogen- (Knie-) Gelenks. In zweiter die gelegentliche Längstheilung des zweiten Basalgliedes bei *Ceratodus*, besonders häufig an seiner Bauchflosse und vielleicht auch die Gegendrehung der hinteren gegen die vorderen Extremitätenpaare sowohl bei Dipnoern als auch bei Pentadactyliern.

Freilich sind die Dipnoer darum noch keine Amphibien, wie die Naturforscher in der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts und auch der Entdecker des *Ceratodus*, KREFFT, geglaubt haben. Sie sind sogar unfähig, ihre paarigen Extremitäten als Gehwerkzeuge auf dem Lande zu gebrauchen. Dazu sind diese rein knorpeligen Gebilde noch ganz untauglich, und die Verknöcherung, die bei *Ceratodus* sich auf die Bildung von deckenden Hautknochen (am Schultergürtel Clavicula und Cleithrum) beschränkt, musste sich auch auf die peripheren Elemente der Extremitäten erstrecken und das weichere Material durch ein festeres wenigstens zum Theil ersetzen, ehe ein Schritt aufs feste Land, wo der Körper ja relativ viel schwerer ist als im Wasser, gemacht werden konnte. Da aber bei den Dipnoern die Umhüllung des Schultergürtels mit Hautknochen schon begonnen hat, ist der Schritt bis zur theilweisen Verknöcherung auch der freien Extremität nur ein kleiner.

Werfen wir schliesslich noch einen Blick auf die Musculatur der *Ceratodus*-Flosse, von der wir für die Beckenflosse durch die schönen Untersuchungen von DAVIDOFF (1884) eine ziemlich genaue Kenntniss haben¹⁾, so bietet der Zustand, in dem wir die Musculatur der Flosse hier finden, eine vollkommene Bestätigung der oben entwickelten Anschauungen.

Wir fassen dabei nur die Muskeln ins Auge, welche ausschliesslich der Gliedmaasse angehören und unterscheiden sowohl in der medialen wie in der lateralen Flossenmusculatur folgende Schichten:

A. Oberflächliche Muskelschichten, die vom Becken und der Fascie der Seitenmuskeln entspringen, verlaufen auf der medialen wie auf der lateralen Fläche längs der Achse der Gliedmaasse. Sie erstrecken sich bei der Beckenflosse bis etwa zum siebenten Gliede des Hauptstrahls und sind durch sieben Inscriptionen in ihrem Verlaufe unterbrochen. Weder die Inscriptionen noch die Muskelfasern dieser Schicht stehen mit dem Knorpel des Flossenskelets in Zusammenhang. Dabei entsprechen aber die Inscriptionen den Gliedstücken des Hauptstrahles durchaus, dergestalt, dass sie sich immer zwischen je zwei Articulationen

1) Ueber die functionelle Bedeutung der einzelnen Abschnitte ist sich DAVIDOFF nicht vollkommen klar geworden. In meiner unten gegebenen Darstellung ordne ich die Thatsachen deshalb anders an, als er es gethan hat, folge ihm aber durchaus in der Wiedergabe des Thatsächlichen selbst.

derselben lagern. Die Entstehung dieser Inscriptionen ist oben im beschreibenden Theil (p. 79 und Fig. 31, Taf. XV) näher geschildert worden.

B. Von noch grösserem Interesse sind für uns die Muskeln einer tieferen Schicht, welche von der eben beschriebenen theilweise überlagert werden und nicht überall ganz von ihr zu trennen sind. Es sind dies:

1) Muskeln, welche, vom Becken entspringend, zum ersten basalen Gliede des Hauptstrahls verlaufen (2 Muskelmassen).

2) Muskeln, welche, sich von Schicht A abzweigend, am zweiten basalen Gliede des Hauptstrahls ansetzen (DAVIDOFF, 1884, Fig. 6 *Atst*).

3) Muskeln, die vom ersten basalen Gliede zu der eben in Abgliederung begriffenen ventralen Portion des zweiten basalen Gliedes und seiner Radien ziehen (DAVIDOFF, Fig. 6 *Amrd*).

4) Muskeln, die vom ersten basalen Gliede zu den dorsalen Radien ziehen, die dem zweiten Gliede des Hauptstrahles aufsitzen (DAVIDOFF, Fig. 6 *Alrd*).

5) Radialmuskeln, die von den oben beschriebenen Inscriptionen der oberflächlichen Musculatur A entspringen und zu den Hornfäden verlaufen.

Fragen wir nach der Function dieser Muskelgruppen, so ist es klar, dass die oberflächliche Achsenmusculatur A, je nachdem, ob es sich um die laterale oder die mediale Flossenmusculatur handelt, Abduction oder Adduction der gesammten Flosse im Gelenk zwischen Gürtel und erstem Gliede des Hauptstrahls unter gleichzeitiger Auswärts- oder Einwärtskrümmung der Achse der Extremität bewirkt. Die unter B 5 geschilderte Radialmusculatur bewirkt Einrollung der blattförmigen Fläche der Flosse lateralwärts oder medialwärts.

Die beiden unter B 1 erwähnten Muskelmassen bewirken Beugung (die auf der entgegengesetzten Fläche Streckung) im Gelenk zwischen Gürtel und erstem Gliede des Hauptstrahls ohne gleichzeitige Biegung der übrigen Flossenaxe.

Die unter B 2, 3, 4 beschriebenen Muskeln bewirken Beugung bez. Streckung im Gelenk zwischen erstem und zweitem Gliede des Hauptstrahls¹⁾.

Während die Hauptmasse der Musculatur, nämlich A und B 5, noch in einem recht primitiven Zustande sich darstellt und bloss die Inscriptionen in den Schichten der Musculatur A auf eine beginnende Selbständigkeit der einzelnen Flossenabschnitte bei der Beugung und Streckung hinweisen, ist in der tieferen Schicht, also in der Musculatur B 1—4 diese grössere Selbständigkeit für die beiden ersten Glieder des Hauptstrahls, in B 1 für das erste, in B 2—4 für das zweite bereits erreicht. Mit dieser Sonderung der Musculatur geht die höhere Ausbildung der Form der Gelenkflächen Hand in Hand (vergl. Textfig. A, p. 94).

Wie im Skelet sehen wir also auch in der Musculatur die Uebernahme der neuen Function, der des Fortschiebens des Körpers im Wasser über dem Grunde ausgeprägt. Für die letztere Bewegung ist die Möglichkeit selbständiger Bewegungen im Gelenke zwischen Gürtel und erstem Achsengliede (Schulter-Hüftgelenk) und zwischen erstem und zweitem Achsengliede (Ellenbogen-Kniegelenk) ein Erforderniss, dem sich die Musculatur der *Ceratodus*-Flosse schon sehr deutlich angepasst hat. Durch diese Ausbildung der Musculatur erfahren unsere Betrachtungen über Function und morphologische Bedeutung jener Gelenke sowohl als der durch sie verbundenen Theile eine weitere Bestätigung.

Auch ist es klar, dass sich durch Weiterführung des Sonderungsprocesses, wie wir ihn in der Musculatur B 1—4 begonnen finden, ohne jeden Zwang die proximalen Theile der Extremitätenmusculatur der Pentadactylier (Muskeln zwischen Gürtel und Stylopodium, zwischen Stylopodium und

1) Der Scheidungsprocess innerhalb der Musculatur B 2—4 ist wohl in Zusammenhang zu bringen mit der beginnenden Längsgliederung des Zeugopodiums der Beckenflosse von *Ceratodus*. Die Entscheidung, inwieweit sich dabei Skelet und Musculatur gegenseitig beeinflusst haben, muss genauerer, auf diesen Punkt gerichteter Untersuchung überlassen bleiben.

Zeugopodium) ableiten lassen. Für die mehr distalen Abschnitte der Extremitätenmusculatur der Pentadactylier, deren Sonderung bei *Ceratodus* noch ebensowenig erfolgt ist wie eine definitive, zum Chiridium führende Gestaltung des Skelets, findet sich in den mächtigen noch ungesonderten Muskelmassen von A, den peripheren Theilen von B 3 und B 4, endlich in B 5 ein reiches Bildungsmaterial vor. Jedenfalls liegen für die Ableitung der Extremitätenmusculatur der Pentadactylier die Bedingungen unvergleichlich günstiger, wenn wir die *Ceratodus*-, als wenn wir die Crossopterygier-Flosse zum Ausgangspunkt und Vergleichsobject wählen, wie dies bei der Eingelenkigkeit des Crossopterygiums gar nicht anders zu erwarten ist¹⁾.

Ob es möglich ist, die Vergleichung zwischen der Musculatur der *Ceratodus*-Flosse und der des Chiridiums, die oben nur in den Hauptzügen angedeutet worden ist, noch weiter zu führen und auch in der Innervation eine Uebereinstimmung der Grundzüge nachzuweisen, wird sich erst entscheiden lassen, wenn eine ins Einzelne gehende Bearbeitung der Musculatur und des Nervensystems der *Ceratodus*-Flosse vorliegt, besonders auch eine Analyse der peripheren Plexusbildungen, nachdem die intraabdominalen kürzlich von BRAUS (1898 A) einer genauen Untersuchung unterzogen worden sind. Ein näheres Eingehen hierauf kann in dieser Arbeit um so eher unterlassen werden, als von anderer Seite in dem vorliegenden Werke eine Untersuchung des gesammten Baues der ausgebildeten Dipnoerflosse gegeben werden wird.

Zusammenfassend kann man sagen: Function und Structur (Ort und Art der Anheftung, Skelet, Gelenkverbindungen, Musculatur, Uebereinstimmung der vorderen und hinteren Extremitätenpaare) nähern die Dipnoerflosse, wie wir sie bei *Ceratodus* ausgebildet finden, in so hohem Maasse dem Chiridium, dass eine Ableitung des letzteren Gebildes aus dem ersteren in jeder Weise begründet erscheint und sich bei unbefangener Beurtheilung von selbst aufdrängt. Bei näherem Eingehen und schärfer durchgeführter Vergleichung erweisen sich die Uebereinstimmungen noch grösser, als man a priori zu erwarten geneigt sein würde. Man kann die Dipnoerflosse des *Ceratodus* geradezu als ein Chiridium in statu nascendi bezeichnen.

Ceratodusflosse und Archipterygium (Extremitätentheorie).

In der vorliegenden Arbeit ist zum ersten Male die ontogenetische Entwicklung einer Fischflosse beschrieben worden, die nach dem Typus des GEGENBAUR'schen Archipterygiums gebaut ist. Bekanntlich hat GEGENBAUR versucht, von einem Archipterygium sämmtliche andere Flossenformen abzuleiten und das Archipterygium selbst auf einen Kiemenbogen mit Radienbesatz zurückzuführen.

Gegen beide Aufstellungen ist lebhafter Einspruch erhoben worden. Was die Einwürfe gegen die erstere der beiden anlangt, die darin gipfeln, das biserialle Archipterygium, in dem GEGENBAUR schon vor der Entdeckung des *Ceratodus* und der Xenacanthinen die Grundform der Fischflosse in genialer Weise vorausahnend erkannte, sei eine secundäre Bildung, von der die uniserialle Haifischflosse nicht abgeleitet werden könnte, so wird dieser Einwurf durch die Thatsachen der vergleichenden Anatomie ebenso widerlegt wie durch die der Ontogenie und Paläontologie. Für die Selachier ist durch GEGENBAUR (1865, 1869, 1871) und BUNGE

1) KLAATSCH (1896) glaubt eine fundamentale Uebereinstimmung im Grundplan der ganzen Anordnung der lateralen Flossenmusculatur des Crossopterygiums und Chiridiums gefunden zu haben. „In beiden Fällen sehen wir die Scheidung der Musculatur in einen proximalen und distalen Theil durchgeführt. Der proximale Theil umfasst Muskelmassen, welche vom Gürtel aus zu einer schnigen Stelle — dem Septum convergiren, während die Fasern des distalen Theiles von hier aus zu den Actinalien divergiren.“ „Im Cheiropterygium sehen wir das Septum immer mit der Stelle des Gliedmaassenwinkels in enger localer Beziehung. Man könnte geneigt sein, daraus auf eine genetische Zusammengehörigkeit der beiden Bildungen zu schliessen. Nach dem Crossopterygierbefund muss dies sehr zweifelhaft sein; das Septum ist eine uralte Bildung, welche schon vor der Existenz des Stylopodiums ausgebildet war.“ KLAATSCH hat sich hier durch eine ganz äusserliche Uebereinstimmung täuschen lassen. Eine Vergleichbarkeit würde nur dann vorhanden sein, wenn jenem Septum bei den Crossopterygiern auch ein Gelenk entspräche, was nicht der Fall ist. Denn die Ausbildung der Gelenke ist das durchaus Bestimmende in der Anordnung der Extremitätenmusculatur der Pentadactylier. Was KLAATSCH für fundamentale Uebereinstimmung hält, ist in Wirklichkeit fundamentaler Gegensatz. Auch die sonstigen von ihm hervorgehobenen Uebereinstimmungen sind meiner Ansicht nach blosser Analogien.

(1874) der Nachweis erbracht, dass sich an der Brustflosse der recenten Formen noch in der grossen Mehrzahl der Fälle Spuren eines biserialen Radienbesatzes nachweisen lassen. BALFOUR (1880, 1881) ist geneigt, den biserialen Radienbesatz am distalen Abschnitt des Metapterygiums als eine progressive Erscheinung anzusehen. Nach ihm sollen die Strahlen an der Hinterseite der Metapterygiums (mediale Radien) eher als in der Entwicklung begriffene Gebilde denn als letzte Spuren einer zweireihigen Flosse zu betrachten sein. Diese Auffassung wird aber durch die Ontogenie direct widerlegt. Wie GEGENBAUR und BUNGE für eine Anzahl Formen (*Acanthias*, *Carcharias*, *Spinax*, *Scymnus*) gezeigt haben, ist die Zahl jener medialen Radien bei jungen Thieren und Embryonen grösser als bei ausgewachsenen, was doch der Annahme, in ihnen phylogenetisch in der Entwicklung begriffene Gebilde zu erblicken, durchaus entgegensteht. Noch weniger ist an einen Process des „Herüberwanderns“ lateraler Radien um die Spitze herum auf die mediale Seite zu denken, wie WIEDERSHEIM (1892) sich ihn vorstellt. Die Unmöglichkeit dieser Construction ist kürzlich von GEGENBAUR (1894, p. 144) ausführlich dargethan worden. Die Paläontologie schliesst die Kette der Beweise, indem sie zeigt, dass der Verlust des medialen Radienbesatzes an den Brustflossen fossiler Haie lange nicht so weit gediehen ist wie bei den recenten, und dass wir in den Xenacanthinen Formen vor uns haben, in deren Brustflossen noch handgreiflich der Bauplan des Archipterygiums hervortritt und völlig ungezwungen den Anschluss an die *Ceratodus*-Flosse gestattet, wobei sich gleichzeitig schon Spuren der einseitigen Entwicklungsrichtung erkennen lassen (Verlust der medialen Radien an den ersten 5–7 basalen Gliedern des Hauptstrahls), die zu den recenten Selachiern überleitet.

Da sich nun von dem Flossenskelet der Selachier dasjenige der Ganoiden mit Ausschluss der Crossopterygier ableiten lässt, und da für die Crossopterygier durch GEGENBAUR (1894) der Nachweis geführt ist, dass ihrem Flossenskelet ein Archipterygium zu Grunde liegt, so gehört die Ableitung sämtlicher Skeletformen der Fischflossen, die wir kennen¹⁾, vom Archipterygium zu den besonders sicher begründeten Schlussfolgerungen der vergleichenden Morphologie.

Noch viel heftiger als die Aufstellung des Archipterygiums als Urtypus der Fischflosse ist die GEGENBAUR'sche Ableitung der paarigen Extremitäten der Wirbelthiere von Kiemenbögen bekämpft worden. Zuerst mit allgemeinem Beifall aufgenommen, hat sie je länger je mehr einen wahren Sturm von Angriffen zu bestehen gehabt. Besonders von embryologischer Seite wurden Argumente gegen sie ins Feld geführt, die sie schwer erschüttert haben würden, wenn dieselben auf richtig beobachteten Thatsachen beruht hätten.

Da nun in der vorliegenden Arbeit die Resultate der ontogenetischen Untersuchung eines Flossentypus gegeben sind, der in seiner Entwicklung bisher noch ganz unbekannt war, so kann an diesen allgemeineren Problemen nicht einfach vorübergegangen werden.

„Die GEGENBAUR'sche Ableitung der paarigen Extremitäten wird durch die Thatsachen der Ontogenie widerlegt“, „die Entwicklungsgeschichte beweist direct die Richtigkeit der Seitenfaltentheorie.“ Wie oft sind diese Aussprüche nicht besonders im letzten Jahrzehnt gefallen!

Betrachten wir deshalb zunächst einmal die embryologischen Thatsachen, die uns aus der Entwicklung der *Ceratodus*-Flossen bekannt geworden sind, und wählen wir sie als Ausgangspunkt einer kritischen Betrachtung der verschiedenen Extremitätentheorien.

Von letzteren kommen für uns hier nur in Betracht: die GEGENBAUR'sche, die die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere von Kiemenbögen ableitet, und die von THACHER (1877), MIVART (1879) und BALFOUR (1880/81) begründete „Seitenfaltentheorie“, welche vordere und hintere Extremität gemeinsam

1) Der Skeletbau der *Cladoselache*-Flossen ist in Bezug auf die wichtigsten, d. h. die basalen Abschnitte ganz ungenügend bekannt, scheint sich aber von dem der lebenden Haie nicht wesentlich zu unterscheiden. Näheres darüber siehe unten p. 105 f.

aus einer ursprünglich einheitlichen Seitenfalte hervorgehen lässt. Was eine dritte Theorie anlangt, die die paarigen Flossen zwar auch von Seitenfalten ableitet, diese Falten aber aus der Verschmelzung zahlreicher, metamerisch angeordneter, parapodialer Fortsätze entstanden denkt, so unterscheidet sie sich, soweit sie sich mit Thatsachen beschäftigt, nicht so wesentlich von der Seitenfaltentheorie, um eine gesonderte Behandlung zu erfordern. Soweit ihr von ihrem Urheber DOHRN (1884) und von P. MAYER (1886) eine selbständige Begründung gegeben worden ist, hat letztere durch RABL (1892, p. 139) eine so zutreffende Kritik erfahren, dass ich nur auf seine Ausführungen zu verweisen brauche.

Die „Seitenfaltentheorie“ leitet die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere aus paarigen zusammenhängenden Flossensäumen ab, die sich an den Seiten des Körpers, der eine rechts, der andere links, befunden und einen ähnlichen Bau besessen haben sollen, wie er sich in den unpaaren medianen Flossen dauernd erhalten hat. Ein Hauptmerkmal des Skelets primitiv gebauter unpaarer Flossen, wie wir sie z. B. bei den Dipnoern finden, ist die Zusammensetzung aus metameren, an ihrer Basis nicht zusammenhängenden Knorpelradien (Flossenstrahlen). Nach dieser Theorie wäre demnach erstens die Theilung der paarigen Extremitäten in ein vorderes und hinteres Paar ein secundärer Vorgang. Ferner hätten wir uns das Skelet aus einer Anzahl ursprünglich getrennter Radien secundär zusammengeschweisst zu denken. Sollte also wirklich die Ontogenie eine so glänzende Bestätigung für diese Theorie erbringen, wie behauptet wird, so müsste erstens eine Continuität in der Anlage der vorderen und hinteren Extremitäten, zweitens eine discontinuirliche Anlage des Skelets, eine secundäre Zusammenfügung getrennter Radien nachweisbar sein.

Statt dessen sahen wir bei *Ceratodus* die vorderen und hinteren Extremitäten in völliger Discontinuität, das Flossenskelet aber in völliger Continuität entstehen. Auch sei hervorgehoben, dass die Continuität des Skelets sich nicht nur im Vorknorpelstadium nachweisen lässt, sondern sich trotz der Gliederung und beginnenden Gelenkbildung in den ausgebildeten Zustand hinein erhält. Die Ontogenie des Archipterygiums von *Ceratodus* liefert also in den beiden Cardinalpunkten nicht nur keine Spur einer Bestätigung der Seitenfaltentheorie, sondern selbst das Gegentheil einer solchen.

Vielleicht liegen die Dinge aber bei den Selachiern und Ganoiden anders, und während die Ontogenie nur bei den Dipnoern im Stiche lässt, liefert sie bei diesen anderen Formen die gesuchte Bestätigung. Zunächst wurde das ja auch behauptet, und BALFOUR (1878, 1880, 1881) und DOHRN (1884) haben bei Selachiern eine continuirliche erste Anlage der vorderen und hinteren Extremität, DOHRN (1884) und WIEDERSHEIM (1892) eine discontinuirliche Anlage des Extremitätenskelets beschrieben. Beide Angaben sind aber durch spätere Untersuchungen als falsch erwiesen.

Was die vermeintlich continuirliche erste Anlage der vorderen und hinteren Extremität anlangt, so lasse ich hier wörtlich eine die Sachlage völlig klarstellende Auseinandersetzung von BRAUS (1898 A, p. 432) folgen: „Dieser Beweis (für die Ableitung der paarigen Extremitäten von einer einheitlichen Falte) muss direct geführt werden. Das hat auch BALFOUR, der zuerst eine klar durchgeführte Seitenfaltentheorie aufstellte, erkannt. Er führt das erste discutirbare Argument ins Feld: eine embryonale, primär auftretende Ektodermleiste, welche bei den Selachiern beide Extremitätenanlagen im ersten Stadium mit einander verbinden sollte. BALFOUR fand diese Leiste bei *Torpedo* und drückte sich über ihr Vorkommen bei Squaliden nicht aus; später (1881) gab er zu, dass bei letzteren (*Scyllium*) dieselbe nicht vorhanden ist. Damit ist eine Schwierigkeit für die Beweiskraft der Ektodermleiste gegeben, denn „auffallend bleibt es immerhin“, wie RABL, ein Anhänger der Lateralfaltentheorie, ganz richtig bemerkt (1892, p. 136), „dass bei den Rajiden die Flossenanlagen sich verbinden, bei den Squaliden aber, die man für älter zu halten gewohnt ist, nicht“.

Diese Schwierigkeit wurde, wie ich weiter unten zeigen will, durch neue Hypothesen zu beseitigen gesucht. Einen zweiten, gleich starken Stoss erlitt das BALFOUR'sche Argument, dem sich insbesondere DOHRN (1884) angeschlossen hatte, durch den Nachweis RABL's (1892) und kurz darauf MOLLIER's (1893), dass auch bei den Rochen die früheste Anlage der beiden Extremitäten discontinuirlich ist. RABL sagt (1892, p. 116) über die Entwicklung von *Torpedo marmorata*: „An der vorderen Extremität bildet das Ektoderm über einer allerdings noch ziemlich beschränkten¹⁾ Stelle schon eine niedrige Falte, die nach vorn und hinten flach ausläuft und in eine einfache Ektodermverdickung übergeht. An der eben bemerkbaren Anlage der hinteren Extremität ist noch keine Falte, wohl aber eine Ektodermverdickung erkennbar. Diese steht aber mit der vorderen Extremität ebensowenig wie bei *Pristiurus* in Zusammenhang“¹⁾. Später kommt nach RABL und MOLLIER eine secundäre und vorübergehende Verschmelzung bei *Torpedo* zu Stande; das ist die BALFOUR'sche Ektodermleiste. RABL schliesst daraus ganz folgerichtig, dass gegen die Annahme continuirlicher Flossensäume die Thatsache spricht, dass bei allen Selachiern die ersten Anlagen der Extremitäten von einander getrennt sind¹⁾ und bei den Squaliden auch während der weiteren Entwicklung getrennt bleiben“ (p. 135).

So weit BRAUS, der fernerhin noch die Annahme eines Vorkommens von Hautfalten, die die vordere und hintere Extremität verbinden sollen, bei ausgebildeten Fischen (*Centrina*, *Chlamydoselachus*, fossile Acanthodier) widerlegt und zu dem Schlusse kommt, „das die von der Lateralfaltentheorie postulierte primitive Verbindung der Vorder- und Hintergliedmaasse bis heute noch von keinem Menschen gesehen worden ist. Die vorkommenden Verbindungen (BALFOUR'sche Ektodermleiste bei Rajiden) sind nachweislich nicht primitiver Natur.“ Wie wir gesehen haben, ist auch bei *Ceratodus* keine Spur einer solchen Verbindung vorhanden, wie sie auch bei den Ganoiden, Teleostiern und höheren Wirbelthieren fehlt. Dass die WOLFF'sche Leiste der Säugethiere nicht die Bedeutung einer continuirlichen Anlage beider Extremitäten hat, also nicht als Seitenfalte anzusehen ist, ist bekannt.

Nach der Seitenfaltentheorie bestand das Skelet der Seitenfalten wie das der unpaaren medianen Flossen ursprünglich aus getrennten, unter einander nicht zusammenhängenden Flossenstrahlen. In der Ontogenie der *Ceratodus*-Flosse fand sich ein solches Stadium nicht; das hervorstechendste Merkmal der Entwicklung des Flossenskelets war seine Continuität von der ersten Entstehung an bis in den ausgebildeten Zustand hinein.

Allerdings wurde eine discontinuirliche Entstehung des Skelets aus einzelnen Radien, eine secundäre Verschmelzung derselben an der Basis für Selachier von DOHRN (1884) und WIEDERSHEIM (1892), für Ganoiden (*Acipenser*) von WIEDERSHEIM (1892) beschrieben. Es ist das grosse Verdienst MOLLIER's, unwiderleglich nachgewiesen zu haben (1893, 1897), dass diese Angabe für beide Fischklassen auf Beobachtungsfehler zurückzuführen ist. Da auch für die Teleostier, Amphibien, Amnioten und nunmehr auch für die Dipnoer eine einheitliche Entstehung des knorpeligen Extremitätenskelets nachgewiesen worden ist, ist der Satz auf die paarigen Extremitäten sämmtlicher Gnathostomen auszudehnen. Auch in diesem zweiten fundamentalen Punkte empfängt also die Seitenfaltentheorie von der Ontogenie das Gegentheil einer Bestätigung.

Die Vertreter der Seitenfaltentheorie heben noch eine Anzahl anderer Punkte hervor, bezüglich deren die Ontogenie ihre Anschauungen angeblich unterstützen soll. Es ist besonders die metamere Anlage der Musculatur der paarigen Flossen, die als ein Hauptargument, von Vielen als ein entscheidender Beweis für die Seitenfaltentheorie und gegen die GEGENBAUR'sche Kiemenbogentheorie angeführt wird.

1) Die gesperrt gedruckten Stellen sind von BRAUS hervorgehoben.

Erstaunlich ist es zunächst, dass hier die Ontogenie so in den Vordergrund gestellt wird. Schon längst war es uns bekannt, dass die Extremitätenmuskulatur von einer grösseren Anzahl auf einander folgender metamerer Spinalnerven innerviert wird. Wird diese an sich natürlich höchst bemerkenswerthe Thatsache dadurch noch gewichtiger, dass nun auch ontogenetisch das Einwachsen dieser metameren Nerven und der mit ihnen eine physiologische und in gewissem Sinne auch morphologische Einheit bildenden Muskeln in die Flosse nachgewiesen wird? Damit soll natürlich das Verdienst, jenen Process direct beobachtet und topographisch und histogenetisch näher ergründet zu haben (BALFOUR, 1878, 1880, und besonders DOHRN, 1884) nicht im mindesten verkleinert werden. Dieses Verdienst ist an sich ein grosses. Für die Theorie der Ableitung der Extremitäten ist es aber ohne jede Bedeutung, denn die Thatsache einer Versorgung der Extremitäten durch eine Anzahl metamere auf einander folgender Spinalnerven stand schon ungezählte Jahre vorher fest und bedingte als etwas Selbstverständliches den Antheil mehrerer Rumpfmetameren an der Extremitätenmuskulatur.

Als GEGENBAUR 15 Jahre vor der Entdeckung der „Muskelknospen“ seine Extremitätentheorie aufstellte, war ihm also das Wesentliche des seitdem so oft gemachten Einwurfs gegen seine Theorie, des Einwurfs des metameren Ursprungs der Flossenmuskulatur und ihrer Innervation, schon längst in der vergleichend-anatomisch festgestellten Thatsache bekannt, dass die Extremitäten nicht von einem Vagusast sondern von einer grösseren Anzahl Spinalnerven versorgt werden. Wie er diesem Einwurf, den er sich natürlich gleich selbst gemacht, begegnet ist, soll unten ausgeführt werden. An der ganzen Sachlage wurde dadurch, dass die Spinalnerven und zugehörigen Muskeln in ihrem ontogenetischen Verhalten beim Aufbau der Flosse näher verfolgt wurden, nichts geändert.

Jedenfalls muss dagegen nachdrücklich protestirt werden, wenn schlangweg behauptet wird, DOHRN habe den Nachweis „der metameren Ontogenese der Selachierflosse“ geliefert. Er hat nichts anderes gethan, als das ontogenetische Einwachsen der schon längst als metamere erkannten Nerven und Muskeln in die Flosse beobachtet. Seine Behauptung einer discontinuirlichen, metameren Anlage des Skelets dagegen hat sich als gänzlich irrig erwiesen. Und für die metamere Ontogenese der Flosse ist gerade die Skeletentwicklung der springende Punkt. Ebenso wenig lässt sich eine metamere Anlage des Gefässsystems der paarigen Flossen nachweisen.

Dass aber für die metamere Natur eines Organs nicht der Antheil metamerer Muskeln und Nerven an seiner Bewegung beweisend ist, wird durch viele Beispiele der vergleichenden Morphologie unwiderleglich bewiesen. Die das Wirbelthierauge bewegenden Muskeln gehören nicht einem, sondern mehreren Myotomen des Kopfes an; ist deshalb das eigentliche Sehorgan, der Augapfel, ein durch Zusammenfluss metamerer Theile entstandenes Gebilde? Man sieht, dass eine solche Argumentation zu ganz unhaltbaren Resultaten führt.

Es wurde nun aber behauptet, die Muskulatur der Flosse lege sich nicht nur metamere an, sondern ihre Metamerie finde sich auch im Flossenskelet wieder ausgeprägt; die Radien entstünden zwar nicht metamere gesondert, aber sie wüchsen in durch die metamere Muskulatur bedingten Abständen aus dem ungegliederten Basalstück heraus. Auch dieses Argument ist kein eigentlich ontogenetisches, denn eine gewisse Beziehung zwischen der Gliederung der Muskulatur und dem peripheren Theil des Flossenskelets wird bei den Selachiern auch im ausgebildeten Zustande beobachtet. Aber diese Uebereinstimmung ist durchaus keine so strenge, wie behauptet worden ist. In überaus einleuchtender und auf sehr zahlreiche Beobachtungen gegründeter Weise hat BRAUS (1897 A) diesen Nachweis geführt: „Die Musculi radiales der Brustflosse der primitiveren Haie (Squaliden: *Acanthias*, *Hexanchus*, *Laemaryus*) stimmen nicht genau in

der jetzigen Lage mit derjenigen der Knorpelradien überein, namentlich nicht bei dem constantesten Theil des Skelets, dem Metapterygium. Embryologische Angaben über eine völlige Lageübereinstimmung bedürfen, besonders soweit sie Squaliden betreffen, dringend der Nachprüfung. Die Innervation der Musculi radiales durch den distalen Plexus erweist auch die jetzige Lage als eine neuerworbene.“ BRAUS weist ferner an der Hand genauer Zählungen, die an den Brust- und Bauchflossen von nicht weniger als 21 Repräsentanten der Selachier vorgenommen wurden, nach, dass die von RABL (1893) behauptete Ueber-einstimmung der Segmente des Flossenskelets mit den Urwirbeln (RABL'sches Gesetz: $\frac{R}{2} + 4 = W$ oder auch $\frac{R}{2} = W$) nicht vorhanden ist, und kommt zu dem Schluss: „Alle diese Instanzen beweisen die ursprüngliche Incongruenz und gegenseitige Unabhängigkeit zwischen Skelet und Musculatur. Erst durch allmähliche Ueberwanderung der Ursprünge von der Bauchwand auf das Skelet ist die gegenseitige Anpassung eingeleitet worden.“

In einer neueren Arbeit (1898 B) hat BRAUS dann die von ihm als Desiderat bezeichnete embryologische Nachprüfung unternommen und nachgewiesen, dass sich bei den Selachiern die Beziehungen zwischen Musculatur und Skelet in Folge der späten Entstehung des letzteren erst in einem Stadium ausbilden, in welchem die ursprünglichen, wirklich metameren Knospen der Urwirbel gar nicht mehr als solche existiren, sondern, wenn bereits durch Verschmelzung von Knospen, die verschiedenen Segmenten angehören, complexe, pseudometamere Gebilde, die Musculi radiales aus ihnen entstanden sind. Die Gliederung der peripheren Theile des Skelets (Raden) harmonirt allerdings mit der Anordnung dieser Muskeln. Dieselbe beweist aber nichts für die metamere Anordnung des Skelets, da jene Muskeln gar nicht mehr metamer angeordnet sind, wenn sich das Skelet anlegt. Wir haben eine Anpassung vor uns, deren Zustandekommen physiologisch leicht erklärlich ist und deren durchaus secundärer Charakter auch ontogenetisch mit grosser Bestimmtheit zu erweisen ist.

Diese Anschauungen werden durch meine Befunde am Archipterygium der *Ceratodus*-Flosse durchaus bestätigt. Hier tritt die ursprüngliche Incongruenz zwischen Skelet und Musculatur ontogenetisch aufs schärfste hervor; die Bildung der Radien erfolgt in gänzlicher Unabhängigkeit von der Musculatur als ein völlig selbständiger Vorgang. Dass sich secundär beide Organsysteme auch hier gegenseitig beeinflussen, ist selbstverständlich und kann vergleichend-anatomisch hier wie überall im Wirbelthierkörper nachgewiesen werden. An der *Ceratodus*-Flosse äussern sich diese secundären Uebereinstimmungen darin, dass die Inscriptionen der oberflächlichen Achsenmusculatur der Flosse den proximalen Gliedstücken des Hauptstrahls entsprechen und sich immer zwischen je zwei Articulationen derselben lagern. Dass diese Beziehung zwischen der Gliederung des Hauptstrahls und der Musculatur eine secundäre ist, lässt sich bei *Ceratodus* ontogenetisch noch viel augenfälliger nachweisen, als es bei den Selachiern für die ganz anders geartete Beziehung zwischen der Musculatur und den Radien ermittelt werden konnte. Bei *Ceratodus* bildet die Anlage der Musculatur zunächst zwei völlig einheitliche, der Skeletanlage an beiden Flächen anliegende Massen, die erst sehr viel später einer Gliederung unterworfen werden, indem sich Inscriptionen von aussen her in die Muskeln einsenken und ihren Längsverlauf unterbrechen. Diese Inscriptionen treten nicht auf einmal, sondern successive auf, zuerst in den proximalen Abschnitten, erst später in den distalen (vergl. p. 79 und Taf. XV, Fig. 31). So verschiedenartig die Beziehungen zwischen Skelet und Musculatur bei den Selachiern und Dipnoern auch sind, das haben sie mit einander gemeinsam, dass sie in beiden Fällen nachweislich secundäre sind.

Die Vertreter der Seitenfaltentheorie führen endlich noch ein ontogenetisches Argument an, welches die Existenz einer ehemals continuirlichen Seitenfalte erweisen soll. Es ist das Auftreten von Muskelknospen

in dem Zwischenraume zwischen vorderer und hinterer Gliedmaasse bei Squaliden, die nicht zum Aufbau der Extremitätenmuskulatur verwendet werden, sondern einfach wieder verschwinden, ohne eine Leistung erfüllt zu haben. Daraus soll sich ergeben, dass früher der ganze Raum zwischen Vorder- und Hintergliedmaasse von einem continuirlichen, mit metameren Muskeln ausgestatteten Flossensaum ausgefüllt war. GEGENBAUR (1894) hat sich gegen diese Argumentation gewendet und jene „Abortivknospen“ als Zeugnisse der Wanderung der Hintergliedmaasse aufgefasst. BRAUS hat das Abortivwerden eines Theils der Muskulatur im Zwischenflossenraum bei einem Squaliden (*Rhina*) sozusagen direct beobachtet und dargethan, dass die Rückbildungen der Muskulatur hier in diesem Falle auf Verschiebungen der Hintergliedmaasse zurückzuführen sind. „So wenig wie bei *Rhina*, bei welcher jetzt noch alle Rumpfmotome die Flossenmuskeln aufbauen helfen, die Extremitäten eine Einheit bilden noch bildeten (Verschränkung der Innervationsgebiete), so wenig darf man aus den Abortivknospen auf eine ehemalige Lateralfalte oder dergl. schliessen“ (1898 A, p. 438). Für die GEGENBAUR'sche Erklärung (Wanderung der hinteren Extremität) spricht aber ferner auch noch die Ontogenie. Denn BRAUS konnte kürzlich (1898 B) bei *Spinax* den Nachweis liefern, dass wenigstens ein Theil der sogenannten Abortivknospen noch nachträglich in die hintere Extremität gelangt und sich an dem Aufbau ihrer Muskulatur mitbetheiligt.

Die Wanderungen und Verschiebungen der Extremitäten haben von je einen Stein des Anstosses für diejenigen Forscher gebildet, die nur ontogenetische Thatsachen als wirklich beweisend anerkennen und vermeinen, der Beweis einer Wanderung der Hinterflosse von *Trygon*, die sich im Bereich des 60.—71. Wirbels befindet, während die von *Prionodon* in das Bereich des 27.—37. fällt, sei erst dann erbracht, wenn ad oculos demonstrirt wird, dass die Beckenflosse in der individuellen Entwicklung an 33 Wirbeln entlangwandert. Als ob derartige Leistungen der Ontogenie die Regel und nicht vielmehr die seltene Ausnahme wären. Die Ontogenie pflegt doch in der Mehrzahl der Fälle nur die jüngsten Etappen und nicht die ganze Summe der im Laufe der Phylogenese aufgetretenen Veränderungen zu recapituliren. Und für kürzere Strecken ist auch ontogenetisch der Nachweis solcher Verschiebungen mit Sicherheit erbracht. Völlig ausreichend für den, der überhaupt zu überzeugen ist und die Thatsachen überhaupt kennt, sind aber die vergleichend-anatomischen Nachweise, äusserlich am auffallendsten bei den Telostiern, ebenso klar aber, wenn man sich nicht bloss mit äusserer Inspection begnügt, bei allen übrigen Gnathostomen (vergl. besonders FÜRBRINGER, 1875, 1879, 1887, 1888, 1896).

Kürzlich hat BRAUS (1898) diesen Wanderungen bei den Selachiern, Holocephalen und Dipnoern eine äusserst eingehende Untersuchung gewidmet und den Grad der Verschiebung bei manchen Rochen noch erheblich grösser gefunden, als solche früher von FÜRBRINGER bei Vögeln (um 14—15 Wirbel) nachgewiesen war. Bei *Trygon* und *Raja vomer* liegt der Schultergürtel in Segmenten, in denen sich bei manchen Squaliden wie *Spinax* und *Prionodon* der Beckengürtel befindet. Giebt es überhaupt eine vernünftige Möglichkeit, diese Thatsachen auf anderem Wege zu erklären als durch primäre caudale, in manchen Fällen secundäre craniale Wanderungen der Extremitäten?

Auch der Umstand, dass bei *Ceratodus*, wie oben wahrscheinlich gemacht worden ist, sich viel mehr Spinalnerven an den Plexusbildungen betheiligen, aus denen die Innervation den Extremitäten erfolgt, als Myotome Material für die Muskulatur der betreffenden Gliedmaassen liefern, lässt sich einzig plausibel durch die Wanderungen der Extremitäten erklären. Der Plexus stellt dort, wo seine Fasern sich nicht mehr an der Innervation der Flosse betheiligen, einen Rest der Etappenstrasse dar, die die Extremität bei ihrer Wanderung zurückgelegt hat. Ein ähnlicher Fall scheint auch, wie sich aus einer Vergleichung der Literatur erkennen lässt, bei den Acipenseriden vorzuliegen. Bei ihnen (*Acipenser ruthenus*) sollen sich nach DAVIDOFF (1879) 13 Spinalnerven an der Innervirung der Beckenflosse zu betheiligen. Auf der anderen

Seite fand MOLLIER (1897) bei der embryologischen Untersuchung von *Acipenser sturio* nur von 9 Myotomen Knospen zur Muscularisirung der Flosse abgegeben. Es ist zu bedauern, dass MOLLIER's embryologische Beobachtungen an *Acipenser sturio* gemacht sind, während DAVIDOFF die Innervirung der ausgebildeten Flosse nur bei *Acipenser ruthenus* genau untersucht hat, über *Acipenser sturio* jedoch bloss kürzere Mittheilungen macht und nur die Ausbildung eines eigentlichen Collectors, nicht aber die ganze craniale Ausdehnung des Plexus angiebt. Eine erneute Untersuchung wird indessen wohl ebenfalls ergeben, dass auch bei *Acipenser* wie bei *Ceratodus* erheblich mehr Spinalnerven an der Plexusbildung theilhaftig sind, als Myotome zur Muscularisirung der Flosse beitragen.

Als Resultat unserer Beobachtungen über die Ontogenese der *Ceratodus*-Flosse und der Vergleichung ihrer Entwicklung mit derjenigen der übrigen Gnathostomen können wir den Satz aufstellen, dass keine einzige ontogenetische Thatsache gegen die GEGENBAUR'sche Kiemenbogentheorie, keine einzige für die Seitenfaltentheorie spricht. Dieser Satz bedarf nicht einmal der Einschränkung in Bezug auf das bei Rajiden beobachtete Auftreten einer beide Extremitäten verbindenden Ektodermleiste, weil auch bei ihnen die ersten Anlagen der Extremitäten von einander getrennt sind, und ihre gegenseitige Annäherung ontogenetisch wie phylogenetisch (allmähliche ungeheure Entfaltung der Brustflosse bei den Rochen) etwas Secundäres ist.

Dass durch die Gültigkeit jenes Satzes die Richtigkeit der GEGENBAUR'schen Ableitung noch nicht bewiesen wird, ist unbestreitbar. Schwerlich ist ein solcher Beweis von der Ontogenie für diese Frage jemals zu erhoffen. Denn so weit ist die Entwicklung der Gnathostomen in ihren Haupttypen bekannt, dass wir nicht erwarten dürfen, dass in irgend einer der uns bekannten lebenden Formen die Extremitäten sich noch als Kiemenbögen anlegen. Auch die vergleichende Anatomie vermag hier nur wahrscheinlich zu machen, nicht aber strict zu beweisen, weil bei allen Gnathostomen, die sich bis in unsere Zeit erhalten haben, keine Urzustände, sondern schon hoch entwickelte Verhältnisse vorliegen, und auch bei den primitivsten Formen der Uebergangszustand grösstentheils längst überwunden worden ist.

Eine Zeit lang glaubten die Vertreter der Seitenfaltentheorie, die „metamere Ontogenese“ der paarigen Extremitäten sei dadurch bewiesen, dass ihre Musculatur durch Einwachsen einer Anzahl metamerer Knospen von Myotomen des Rumpfes in die Flossenanlage (oder durch verwandte Processe) geliefert wird. Wie schon oben auseinandergesetzt worden ist, ist dieses ontogenetische Geschehen nichts anderes als der selbstverständliche Ausdruck der längst bekannten Thatsache, dass die Musculatur der Extremitäten der Gnathostomen nicht durch je einen Ast des Vagus, sondern durch ventrale Aeste einer Anzahl Spinalnerven innervirt wird, dass ihre Musculatur also keine Visceralmusculatur wie die der Kiemenbogen, sondern ein Derivat der spinalen Rumpfmusculatur ist. Diese vergleichend-anatomische Thatsache scheint wirklich zunächst eine fundamentale Differenz zwischen Kiemenbogen und Extremitäten zu involviren. Aber wie FÜRBRINGER in einer Reihe glänzender Untersuchungen gezeigt hat (1873, 1874, 1895, 1897), liegt bei genauerer Erkenntniss der betreffenden Musculatur keineswegs eine fundamentale Differenz vor. Denn einmal besitzt die vordere Extremität noch wenigstens am Schultergürtel Ueberreste einer visceralen, vom Vago-Accessorius innervirten Musculatur (Musculus trapezius, der bei Haien den letzten Abschnitt des M. constrictor superficialis dorsalis des Visceralskelets darstellt, Musculus interscapularis der Anuren, welcher in toto mit Ursprung und Insertion dem Schultergürtel angehört und gleichfalls vom Vago-Accessorius versorgt wird)¹⁾. Ferner aber hat FÜRBRINGER (1895, 1897) darauf hingewiesen, dass die Kiemenbogen keineswegs ausschliesslich von

1) Näheres über diese Muskeln vergl. bei FÜRBRINGER, 1897, p. 723. Dort wird auch ein Nervenplexus am Perichondrium des Schultergürtels beschrieben, der seine Fasern vom letzten Trapezius-Ast und dem Anfange der Rr. intestinales vagi bezieht.

visceralen, von Kopfnerven innervirten Muskeln bewegt werden, sondern dass auch die spinale Musculatur auf sie überzuwandern begonnen und sich ihrer in zunehmendem Maasse bemächtigt hat (epibranchiale und hypobranchiale spinale Musculatur).

Besonders der letztere Nachweis ist von der grössten Tragweite. Zeigt er uns doch den Weg an, wie sich die spinale Musculatur branchialer Skeletelemente unter Verdrängung ihrer ursprünglicher Musculatur bemächtigt hat und wie der Zustand zu Stande kommen konnte, der uns jetzt in der Extremitätenmusculatur der Gnathostomen vorliegt: die an der vorderen Gliedmaasse nicht ganz vollständige, an der hinteren vollständige Verdrängung der visceralen Musculatur durch spinale Elemente.

Weitere vergleichend-anatomische Argumente für die ursprüngliche Kiemenbogennatur der Gliedmaassen und Zurückweisung von Einwürfen, die dieser Ableitung angeblich aus vergleichend-anatomischen Gründen hinderlich sein sollen, findet man bei FÜRBRINER (1897, p. 725–730). Man wird zugeben müssen, dass das Material, welches er beibringt, der GEGENBAUR'schen Theorie überall die Wege ebnet, und dass, wenn auch kein einzelnes Argument einen absolut zwingenden Beweis liefert, doch die Summe eine bedeutende Wahrscheinlichkeit in die Wagschale legt.

Als vergleichend-anatomische Beweise für die Seitenfaltentheorie hat man die mancherlei Uebereinstimmungen in Form und Structur angeführt, welche sich bei einer Vergleichung der paarigen mit den unpaaren Flossen ergibt. Alle die herangezogenen Aehnlichkeiten sind aber nur äusserlicher Natur, wie sie sich bei Organen, die analoge Functionen zu erfüllen haben, von selbst verstehen. Die Grunddifferenz, die Einheitlichkeit des Skelets der paarigen, die metamere Beschaffenheit des Skelets der unpaaren Flossen bleibt unverrückt bestehen und könnte nur durch den Beweis beseitigt werden, dass auch das Skelet der paarigen Flossen metamer entstanden und secundär einheitlich geworden ist. Ein solcher Beweis ist bisher weder auf vergleichend-anatomischem noch, wie schon oben gezeigt, auf ontogenetischem Wege erbracht worden.

Die einzige Antwort, die die Paläontologie in diesen Fragen ertheilt hat, ist die gewesen, dass auch das uniseriale Ichthyopterygium der Selachier vom Archipterygium abzuleiten ist (Xenacanthinen), was durch vergleichend-anatomische Forschung bei recenten Selachiern durch GEGENBAUR und BUNGE schon höchst wahrscheinlich gemacht worden war. Auf die Frage der Abstammung des Archipterygiums geben die bisher bekannt gewordenen paläontologischen Thatsachen keinerlei Auskunft, und der Versuch, durch eine ebenso willkürliche als unwahrscheinliche Deutung der in der fossilen Erhaltung unkenntlichen Basaltheile der Beckenflosse von *Cladoselache* die Seitenfaltentheorie zu stützen (DEAN, 1896), ist als gänzlich verunglückt zurückzuweisen. *Cladoselache* (*Cladodus*) tritt ebenso wie die Xenacanthinen in der Steinkohlenformation auf, also verhältnissmässig ziemlich spät, wenn man berücksichtigt, dass Reste von Selachiern, Crossopterygiern, Dipnoer und Placodermen schon im Silur gefunden werden, die ersteren freilich in so ungenügender Erhaltung, dass über den Bau ihrer Flossen nichts ermittelt werden kann. Wenn das Auftreten von *Cladoselache* in eine etwas ältere Stufe des Carbons zurückverfolgbar ist, als das der Xenacanthinen, so weiss doch jeder Naturforscher, dass es unstatthaft ist, aus solchem früheren Auftreten einen Schluss auf einen mehr primitiven, den Urformen ähnlicheren Körperbau zu ziehen. Die Untersuchung der fossilen Reste dieses pentanchen Haies¹⁾ hat, soweit der Deutung zugänglich, ein Bild geliefert, das in einer, für ein paläozoisches Thier beinahe auffallenden Weise an die recenten Haie erinnert. Es ist ungemein schwer einzusehen, wie DEAN auf Grund der Merkmale, die er angiebt, zu dem Schlusse gelangen kann: „*Cladoselache* was an exceedingly generalised shark“, „an Elasmobranch of an exceedingly primitive nature“. Der einzige wirklich besonders primitive Charakter, den *Cladoselache* besessen zu haben scheint, ist die

1) Nach DEAN „in a favourable specimen in Columbia College there appear to be traces of a sixth and seventh.“

Abwesenheit von Copulationsorganen (claspers) an der Beckenflosse des Männchens. Ferner könnte man noch in der Abwesenheit von Intercalarknorpeln ein primitives Merkmal erblicken, obwohl das Vorhandensein von kleinen, den Intercalaria vergleichbaren Knorpeln bei Petromyzonten es nicht sicher erscheinen lässt, ob dieses Merkmal bei *Cladoselache* wirklich als ein primitiver Charakter zu deuten sei. Was den Fisch sonst, abgesehen von seinen Flossen, von den recenten Haien unterscheidet, sind sämtlich ganz untergeordnete Specialisationen. Aber das Entscheidende sollen die Flossen sein und durch diese soll zweierlei bewiesen werden: erstens die Ursprünglichkeit von *Cladoselache* eben durch den Besitz einer derartigen Flosse, zweitens die Ursprünglichkeit der Flosse, weil sie einem so primitiven Fisch angehört wie *Cladoselache*. Wenden wir uns zur Betrachtung der Flossen, so finden wir zunächst bei diesem Thier, das die Seitenfaltentheorie direct beweisen soll, zwei sehr kleine, durch einen weiten Zwischenraum getrennte, durch keine Spur einer Brücke verbundene Flossenpaare. Die Bauchflosse ist geradezu als rudimentär zu bezeichnen. Vom Skelet der Flossen lassen sich mit Sicherheit nur die distalen Abschnitte der Radien unterscheiden. „The supporting elements of the pectorals are not as yet to be made out clearly“¹⁾. Die hypothetische Reconstruction, die DEAN versucht, ergibt ein Bild, das am meisten an die Brustflossen hoch specialisirter recenter Haie wie der *Carchariiden* (*Carcharias*, *Carcharodon*) erinnert. Für die Bauchflossen wird angegeben, die Basalia seien noch „segmental and unfused, and no form of pelvic girdle appears¹⁾ to be present.“ Gerade über die Hauptsache, die basalen Abschnitte beider Flossen, bleibt also noch Dunkel gehüllt, und wir müssen uns mit dem blossen „appears“ begnügen. Als ob innerhalb von dem, was DEAN gesehen hat, nicht noch die schönsten einheitlichen Basaltheile und Gürtelstücke stecken könnten! DEAN's Beschreibung ist ferner eine irreführende, wenn er sagt, „the radials extend metamericly¹⁾ from the body wall to the fin margin“, und „the basal cartilages, B, are as yet segmental“¹⁾, denn dies kann zu dem Glauben verleiten, als entsprächen die Radien den Metameren des Körpers, während wir an anderer Stelle beiläufig hören: „the elements of the fin include the compacted¹⁾ structures of between thirty and forty metameres.“ Schon ein Blick auf die Figuren, die DEAN selbst seiner Abhandlung beigibt, lehrt übrigens, dass jene Radien den Körpermetameren ebenso wenig entsprechen können, als sie es bei recenten Haien thun, und dass in der Charakterisirung der Radien als metamerer Gebilde das zu Beweisende als bewiesen angenommen wird. So bleibt von allen jenen Constructionen nichts anderes übrig, als dass hier eine paläontologisch mässig alte, aber von den lebenden Selachiern höchstwahrscheinlich nicht besonders abweichende Form vorliegt, deren Flossen ausser der rudimentären Beschaffenheit der Bauchflosse und der Abwesenheit von Copulationsorganen an ihr dadurch ausgezeichnet sind, dass ihre basalen Abschnitte im fossilen Zustande an den bisher vorliegenden Exemplaren nicht genauer studirt werden können. Mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich vorhersagen, dass die Untersuchung eines günstigen Objects von *Cladoselache* nachweisen wird, dass ihre Flossen nach dem Typus des uniserialen Ichthyopterygiums, vielleicht ähnlich denen der *Carchariiden*, gebaut waren; am Skelet der stark rudimentären Bauchflosse werden sich vielleicht Rückbildungserscheinungen erkennen lassen.

Somit ist meiner Ansicht nach der paläontologische Beweis für die Richtigkeit der Seitenfaltentheorie ebensowenig geglückt, wie der vergleichend-anatomische und ontogenetische, und alle drei Methoden morphologischer Forschung liefern Resultate, die sich der GEGENBAUR'schen Extremitätentheorie sehr viel günstiger erweisen.

Dazu kommen Erwägungen allgemeinerer Art. Die GEGENBAUR'sche Theorie knüpft, wie schon ihr Urheber hervorhebt, an etwas Vorhandenes, bei niederen Wirbelthieren im Ueberfluss Vorhandenes und zum Theil schon bei ihnen seiner ursprünglichen Function Entzogenes an, die Kiemenbogen. Man hört

1) Im Original nicht gesperrt gedruckt.

zuweilen sagen, der gesunde Menschenverstand lehne sich dagegen auf, den Uebergang eines Kiemenbogens in ein Bewegungsorgan (oder richtiger Steuerorgan) anzunehmen. Derselbe gesunde Menschenverstand würde sich aber auch auflehnen, den Uebergang von Kiemenbögen oder von Theilen derselben in Gehörknöchelchen oder in das Kehlkopfskelet anzunehmen, wenn diese phylogenetisch später aufgetretenen Umbildungen sich nicht noch in allen Phasen entwicklungsgeschichtlich und vergleichend-anatomisch nachweisen liessen. Die Schwierigkeit für die paarigen Extremitäten liegt nicht in der Unwahrscheinlichkeit der Annahme jenes Functionswechsels, sondern in der Abwesenheit vermittelnder Zwischenstadien. Diese Abwesenheit ist bedingt: für die vergleichende Anatomie durch die enorme Kluft, die sich für die lebenden Thiere zwischen Cyclostomen und Gnathostomen befindet; für die Paläontologie durch die Unvollkommenheit der geologischen Urkunde und unsere mangelhafte Kenntniss derselben. Hier ist aber vielleicht noch etwas von Funden in den unteren paläozoischen Schichten zu hoffen: Die Ontogenie endlich liefert deshalb keinen entscheidenden Beweis, weil sie nun einmal bei der Entwicklung der Extremitäten nicht mehr die sehr weit zurückliegenden Ur- und Uebergangszustände recapitulirt, sondern einen abgekürzten Weg wählt. Jedenfalls sind aber die Zeugnisse, die sie bringt, viel eher in Sinne der Kiemenbogen- als der Seitenfaltentheorie zu deuten. Die Skeletentwicklung des *Ceratodus*-Archipterygiums, die oben beschrieben worden ist, hat das von neuem auf das überzeugendste dargethan.

Auch physiologisch ist der Functionswechsel eines an sich beweglichen Kiemenbogens, der seinen Kiemenbesatz verloren hat, in ein Locomotions- oder richtiger Steuerorgan leicht vorzustellen. Die Vorstellung, die die paarigen Flossen gleich als Flossen entstehen lässt, ist nur scheinbar die natürlichere. Wie GEGENBAUR wiederholt betont hat, ist es unstatthaft, als ersten Schritt etwa das Auftreten einer Hautfalte, in die erst nachträglich Musculatur und Skelet eindringen, anzunehmen. Welche physiologische Bedeutung sollte eine solche Hautfalte besessen haben? Als Kiel kann sie doch unmöglich gedient haben, denn ein solcher war schon bei den Vorfahren der Gnathostomen, den Acraniern, Myxinoiden und Petromyzonten in den dorsalen und ventralen Flossen vorhanden, und der Erwerb eines zweiten, auf dem ersten Kielsystem senkrecht stehenden Kielpaares würde allen mechanischen Principien widersprechen, die wir in der Praxis des Schiffsbaues und durch die vergleichende Betrachtung des Körperbaues der schwimmenden Thiere realisirt finden. Wir hätten uns also die Function des Organs von Anfang an als locomotorische, das Organ selbst gleich mit Muskeln und festerem Stützgewebe ausgestattet zu denken. Hier liegen aber grössere Schwierigkeiten vor, als Viele anzunehmen scheinen, die sich darauf berufen, das Auftreten derartiger Seitenflossen sei nicht schwerer zu verstehen als das der thatsächlich vorhandenen unpaaren dorsalen und ventralen Flosse. Denn letztere Flossen sind unter ganz anderen topographischen Bedingungen entstanden, als sie für die supponirten Seitenfalten denkbar sind. Sie konnten sich ohne weiteres dadurch bilden, dass sich der Körper des Thieres in der Medianebene kielförmig zuschärfte. Ihr Skelet ist eine blosse Fortsetzung des Achsenskelets, wie mit grösster Deutlichkeit durch die Dipnoer bewiesen wird, bei denen die Flossenstrahlen der unpaaren Flossen sich noch unmittelbar als Glieder der Dornfortsätze der oberen und unteren Bogen darstellen. Bei den Selachiern treffen wir jene Stützgebilde der unpaaren Flossen in viel höherer Differenzierung und von dem primitiven Zustande bedeutend weiter entfernt. Vielfach haben sich die Elemente des Flossenskelets von der Wirbelsäule ganz abgegliedert und sollen nach den Angaben von DOHRN (1884) und P. MAYER (1896) auch ontogenetisch ohne Zusammenhang mit ihr entstehen. In dieser Allgemeinheit ist aber letztere Behauptung, wie ich auf Grund eigener ontogenetischer Untersuchungen angeben kann, jedenfalls nicht richtig und in zahlreichen Fällen kann auch bei ihnen noch ein Anschluss des Flossenskelets an die Wirbelsäule erkannt werden. Sowohl dieser Umstand wie besonders der Vergleich mit den primitiven Verhältnissen der Dipnoer stellen jene völligen Abgliederungen zweifellos als etwas secundär Erworbenes

dar. Aus der Auffassung der unpaaren dorsalen und ventralen Flosse als ein durch blosse Zuschärfung des Körpers in der Medianebene entstandenes Kielorgan ergibt es sich auch als etwas Selbstverständliches, dass sie gleich von ihrem ersten Auftreten an mit Musculatur und Skelet versehen war, neben ihrer statischen Function also auch gleich locomotorische Functionen verrichten konnte.

Sehr viel grössere Schwierigkeiten würde es machen, die phylogenetische Entstehung einer Seitenflosse zu verstehen, die bei ihrem ersten Auftreten weder als blosser häutiger Kiel, noch auch als mit Muskeln und Skelet versehenes Locomotionsorgan gedacht werden kann. Das Skelet müsste in einer weichen, aber mit Muskeln versehenen Hautfalte ohne jede Beziehung zum Achsenskelet frei entstanden sein, was wenig wahrscheinlich ist. Das Organ hätte im häutigen wie im knorpeligen Zustande unter ungleich ungünstigeren Bedingungen functionirt als die medianen Flossen, weil ihm die feste Stütze, die jene im Achsenskelet besitzen, in allen Phasen seiner Entstehung gemangelt hätte.

Die Annahme einer spontanen Entstehung von paarigen Seitenflossen begegnet also auch vom physiologischen Standpunkt grossen Schwierigkeiten. Jedenfalls lassen sich jene fictiven Gebilde durchaus nicht ohne weiteres mit den medianen unpaaren Flossen in Parallele setzen.

Als Gesamtergebniss der Betrachtungen dieses Capitels ergibt sich der Schluss, dass vom morphologischen wie physiologischen Gesichtspunkt die GEGENBAUR'sche Ableitung der paarigen Extremitäten von Kiemenbögen sehr viel mehr Wahrscheinlichkeit für sich hat als die Seitenfaltentheorie.

Dieses Resultat widerspricht den Anschauungen, denen sich im letzten Jahrzehnt die Mehrzahl der Morphologen, grösstentheils unter dem Einfluss der ontogenetischen Doctrin, zugewandt haben. Die zuversichtlich ausgesprochene und vielfach wiederholte Behauptung, dass durch die Ontogenie die GEGENBAUR'sche Ableitung widerlegt, die Seitenfaltentheorie direct bewiesen sei, hat ihre suggestive Wirkung nicht verfehlt. Aber die geschärfte ontogenetische Beobachtung, wie sie in den Arbeiten von RABL, MOLLIER und BRAUS zum Ausdruck kam, hat jener Behauptung alle Stützen entzogen. Von FÜRBRINGER und BRAUS ist dann in letzter Zeit auch das vergleichend-anatomische Material, das zu Gunsten der GEGENBAUR'schen Lehre spricht, in einigen fundamentalen Punkten erweitert und vermehrt worden. Schon vorher stellte das, was in den Werken GEGENBAUR's selbst, FÜRBRINGER's, VETTER's und v. DAVIDOFF's niedergelegt war, ein starkes Rüstzeug jener Hypothese dar. Aber es schien vergessen zu sein oder wurde ignorirt, bis endlich vor 4 Jahren der Begründer selbst noch einmal für seine Lehre eintrat und bald darauf auch andere Forscher (JAEKEL, 1894, FÜRBRINGER, 1895, 1897, HAECKEL 1895, BRAUS, 1898) ihre Stimme erhoben und neue paläontologische und vergleichend anatomische Thatsachen und Gesichtspunkte ins Feld führten. Auch die Ontogenie fand von ihnen wie auch schon vorher von GEGENBAUR gebührende Berücksichtigung. Einige neue Beiträge besonders in ontogenetischer Beziehung hat auch die vorliegende Arbeit gebracht, in welcher die Entwicklungsgeschichte eines Archipterygiums behandelt worden ist. Durch diese Untersuchungen konnte die durchaus einheitliche Entstehung des Flossenskelets nachgewiesen, die Entstehung der Radien als eine Sprossung und Abgliederung demonstrirt und der Gedanke widerlegt werden, gewisse Längsgliederungen, die zuweilen im Flossenskelet älterer Thiere beobachtet werden, seien Producte einer mangelnden Verwachsung ontogenetisch getrennter Anlagen. Es konnte im Gegentheil in diesen Längsgliederungen ein progressiver, nicht ein atavistischer Vorgang, erkannt und im Archipterygium des *Ceratodus* ein Vorläufer des Chiridiums nachgewiesen werden. Dadurch war allen Speculationen der Boden entzogen, die an der *Ceratodus*-Flosse den bei den Selachiern missglückten Nachweis einer discontinuirlichen Entstehung des Flossenskelets führen wollten. Bemerkenswerth war vielmehr an der *Ceratodus*-Flosse die trotz der Gliederung und beginnenden Gelenkbildung bis in den ausgebildeten Zustand hinein bewahrte Continuität des Knorpelskelets.

Verzeichniss der im Text citirten Literatur.

- BALFOUR, F. M. A., A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. *Journal of Anat. and Physiol.*, Vol. XI, 1878.
- , A Treatise of Comparative Embryology. London 1880.
- , On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii, considered in relation to its bearings on the nature of the limb of the Vertebrata. *Proc. Zool. Soc. London* 1881.
- VAN BEMMELEN, Ueber die Herkunft der Extremitäten- und Zungenmusculatur bei Eidechsen. *Anat. Anz.*, Bd. IV, 1889.
- BERNAYS, A., Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenkes des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. *Morph. Jahrb.*, Bd. IV, 1878.
- BOYER, E. R., The mesoderm in Teleosts, especially its share in the formation of the pectoral plate. *Bull. Mus. Comp. Zoology Harvard College*, 1892.
- BRAUS, H., Ueber die Innervation der paarigen Extremitäten bei Selachiern, Holocephalen und Dipnoern. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXXI, N. F. Bd. XXIV, 1898 A.
- , Ueber die Extremitäten der Selachier. *Verhandl. der Anat. Ges. auf der XII. Versamml. in Kiel 1898. Anat. Anz., Ergänzungsheft zu Bd. XIV, 1898 B.*
- BUNGE, A., Ueber die Nachweisbarkeit eines biserialen Archipterygiums bei Selachiern und Dipnoern. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. VIII, N. F. Bd. I, 1874.
- CORNING, H. K., Ueber die ventralen Urwirbelknospen in der Brustflosse der Teleostier. *Morph. Jahrb.*, Bd. XXII, 1895.
- , Ueber die Entwicklung der Zungenmusculatur bei Reptilien. *Verh. d. Anat. Ges. auf der IX. Vers. zu Basel 1895.*
- v. DAVIDOFF, M., Beiträge zur vergleichenden Anatomie der hinteren Gliedmaasse der Fische. I. Haie, *Chimaera* und Ganoidei chondrostei. *Morph. Jahrb.*, Bd. V, 1879.
- , II. Ganoidei holostei mit einem Anhang über das Becken einiger Physostomen. *Morph. Jahrb.*, Bd. VI, 1880.
- , III. *Ceratodus*. *Morph. Jahrb.*, Bd. IX 1884.
- DEAN, B., Sharks as ancestral fishes. *Natural Science*, Vol. VIII, 1896.
- DOHRN, A., Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier. *Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel*, Bd. V, 1884.
- DOLLO, L., Sur la Phylogénie des Dipneustes. *Bruxelles* 1895.
- EMERY, C., Ueber die Beziehungen des Cheiropterygiums zum Ichthyopterygium. *Zool. Anz.*, Bd. X, 1887.
- , Studii sulla morfologia dei membri degli Anfibi e sulla filogenia del chiropterygio. *Ricerche lab. anat. Roma*, Vol. IV, 1894.
- , Ueber die Beziehungen des Crossopterygiums zu anderen Formen der Gliedmassen der Wirbelthiere. *Anat. Anz.*, Bd. XIII, 1897.
- FIELD, H. H., Die Vormierenkapsel, ventrale Musculatur und Extremitätenanlagen bei Amphibien. *Anat. Anz.*, Bd. IX, 1894.
- FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. I. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. VII; II. ebenda Bd. VIII, 1873/4.
- , Beitrag zur Kenntniss der Kehlkopfmusculatur. *Jena* 1875.
- , Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. III. *Morph. Jahrb.*, Bd. I, 1876.
- , Zur Lehre von den Umbildungen des Nervenplexus. *Morph. Jahrb.*, Bd. V, 1879.
- , Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel I, II, 1887/8.
- , Ueber die mit dem Visceralskelet verbundenen spinalen Muskeln der Selachier. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. XXX, 1895.
- , Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. *Festschrift für GEGENBAUR*, Bd. III, 1897.
- GEGENBAUR, C., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. II. Schultergürtel der Wirbelthiere, Brustflosse der Fische. *Leipzig* 1865.
- , Ueber das Skelet der Gliedmassen der Wirbelthiere im Allgemeinen und der Hintergliedmassen der Selachier insbesondere. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. V, 1869.
- , Ueber das Archipterygium. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.*, Bd. VII, 1871.
- , Zur Gliedmaassenfrage. An die Untersuchungen v. DAVIDOFF's angeknüpfte Bemerkungen. *Morph. Jahrb.*, Bd. V, 1879.
- , Das Flossenskelet der Crossopterygier und das Archipterygium der Fische. *Morph. Jahrb.*, Bd. XXI, 1894.
- , Vergleichende Anatomie der Wirbelthiere, Bd. I, 1898.

- GOETTE, A., Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbelthiere. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. XIV, 1879.
- GÜNTHER, A., Description of *Ceratodus*. Philosoph. Transactions of the Royal Society, Vol. CLXI, 1871.
- HAECKEL, E., Zur Phylogenie der australischen Fauna. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel. Bd. I. I. Lief. (Jen. Denkschriften, Bd. IV), 1893.
- , Systematische Phylogenie. 3. Bd. Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. Berlin 1895.
- HARRISON, R. G., Die Entwicklung der unpaaren und paarigen Flossen der Teleostier. Archiv f. mikroskop. Anat., Bd. XLVI, 1895.
- HASWELL, W. A., On the structure of the paired fins of *Ceratodus* with remarks on the general theory of the vertebrate limb. Proceed. Linn. Soc. New South Wales, Vol. VII, 1883.
- , Studies on the Elasmobranch skeleton. Proc. Linn. Soc. New South Wales, Vol. IX, 1884.
- HATSCHKE, B., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. Verh. d. Anat. Gesellsch., III. Vers. Berlin 1889.
- HOWES, G. B., On the skeleton and affinities of the paired fins of *Ceratodus* with observations upon those of the Elasmobranchii. Proceed. Zool. Soc. of London, 1887.
- HUXLEY, T. H., On *Ceratodus forsteri* with observations on the classification of fishes. Proceed. Zool. Soc. London, 1876.
- JAEKEL, O., Die eocänen Selachier vom Monte Bolca. Ein Beitrag zur Morphogenie der Wirbelthiere. Berlin 1894.
- KAESTNER, S., Ueber die allgemeine Entwicklung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur bei Wirbelthieren. Archiv f. Anat. u. Physiologie, Anat. Abth., 1892.
- , Die Entwicklung der Extremitäten- und Bauchmuskulatur bei den anuren Amphibien. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth., 1893.
- KLAATSCH, H., Die Brustflosse der Crossopterygier. Ein Beitrag zur Anwendung der Archipterygium-Theorie auf die Gliedmaassen der Landwirbelthiere. Festschrift für GEGENBAUR, Bd. I, 1896.
- MAURER, F., Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln bei Selachiern und Teleostiern. Morph. Jahrb., Bd. XVIII, 1891.
- , Die ventrale Rumpfmuskulatur der anuren Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. XXII, 1895.
- , Die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XXVI, 1898.
- MAYER, P., Die unpaaren Flossen der Selachier. Mitth. aus der Zool. Station zu Neapel, Bd. VI, 1886.
- MIVART, S., Notes on the fins of Elasmobranchs with considerations on the nature and homologues of Vertebrate limbs. Transact. Zool. Soc. London, Vol. X, 1879.
- MOLLIER, S., Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. I. Das Ichthyopterygium. Anat. Hefte v. MEKEL und BONNET, 1893.
- , Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. II. Das Cheiropterygium. Anat. Hefte, 1895.
- , Die paarigen Extremitäten der Wirbelthiere. III. Die Entwicklung der paarigen Flossen des Störs. Anat. Hefte, 1897.
- PARKER, W. N., On the anatomy and physiology of *Protopterus annectens*. Transact. Royal Irish Academy, Vol. XXX, 1892.
- POLLARD, H. B., On the anatomy and phylogenetic position of *Polypterus*. Zool. Jahrb., Abth. f. Anat., Bd. V, 1891.
- RABL, C., Theorie des Mesoderms. II. Theil. Morph. Jahrbuch, Bd. XIX, 1892.
- SCHNEIDER, A., Ueber die Flossen der Dipnoi und die Systematik von *Lepidosiren* und *Protopterus*. Zool. Anz., Bd. IX, 1886.
- , Ueber die Dipnoi und besonders die Flossen derselben. Zoologische Beiträge, Bd. II. Breslau 1887/1890.
- SEMON, R., Die äussere Entwicklung des *Ceratodus forsteri*. Zoologische Forschungsreisen in Australien und dem malayischen Archipel, Bd. I, 1. Lief. (Jen. Denkschriften, Bd. IV), 1893.
- STRASSER, H., Die Entwicklung der Extremitätenknorpel bei Salamandern und Tritonen. Morph. Jahrb., Bd. V, 1879.
- THACHER, J. K., Median and paired fins, a contribution to the history of Vertebrate limbs. Transact. Connecticut Acad., Vol. IV, 1877.
- THOMPSON, W., On the hind limb of *Ichthyosaurus* and on the morphology of the Vertebrate limbs. Journ. of Anat. und Phys., Vol. XX, 1886.
- VETTER, B., Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Kiemen- und Kiefern-muskulatur der Fische. I. Jen. Zeitschr., Bd. VIII, 1874.
- , II. Jen. Zeitschr., Bd. XII, 1878.
- WIEDERSHEIM, R., Das Gliedmaassenskelet der Wirbelthiere. Jena 1892.
- WOODWARD, A. S., The fossil fishes of the Hawkesbury Series at Gosford. Memoirs of the Geological Survey of New South Wales, Palaeontology No. 4, Sydney 1890.

Inhaltsverzeichnis.

Beschreibender Theil.

	Seite
Entwicklung der Brustflosse.	
Topographie der Theile vor dem Auftreten der ersten Anlage (Stadium 40—42)	61— 63
Erste Anlage (Stadium 43, 44)	63— 67
Aeusserliches Sichtbarwerden der Anlage (Stadium 45)	68— 69
Weitere Differenzirungen (Stadium 46—48):	
Nervensystem	69— 72
Differenzirung des Skelets	72— 79
Weitere Differenzirung der Musculatur	79
Secundäre Lageveränderungen	79— 80
Anlage der Deckknochen des Schultergürtels. Entwicklung der Schuppen	80
Entwicklung der Bauchflosse	80— 83

Allgemeiner Theil.

Morphologie und Physiologie der <i>Ceratodus</i> -Flosse.	
Recapitulation der Entwicklung	83— 84
Longitudinale Gliederung des Hauptstrahls und der Nebenstrahlen und ihre Bedeutung	84— 85
Uebernahme einer neuen Function seitens der paarigen Flossen	85— 87
Umformung der Flossen auf Grund der neuen Function	87— 89
<i>Ceratodus</i> -Flosse und Chiridium.	
Bisherige Versuche, die fünfzehige Extremität der höheren Wirbelthiere von verschiedenen Typen von Flossen abzuleiten	89— 91
Ableitung des Chiridiums von der <i>Ceratodus</i> -Flosse: Homologon des Stylopodiums	92
Homologon des Ellenbogen- (Knie-)Gelenks	92— 93
Homologon des Zeugopodiums	93— 94
Uebereinstimmung der vorderen mit den hinteren Extremitäten bei den Dipnoern einerseits, den Pentadactyliern andererseits	95
Vergleichung der Flossenmusculatur der Dipnoer mit der Extremitätenmusculatur der Pentadactylier	95— 97
<i>Ceratodus</i> -Flosse und Archipterygium (Extremitätentheorie).	
Bedeutung des biserialen Archipterygiums	97— 98
Kiemenbogen- und Seitenfaltentheorie:	
Discontinuität der Anlage der vorderen und hinteren Extremitäten, Continuität der Anlage des Extremitätenskelets	99— 100
Vermeintliche „metamere Ontogenese“ der Selachierflosse	100— 102
Bedeutung der Abortivknospen	103
Wanderungen der Extremitäten	103— 104
Muskeln und Nerven der Kiemenbögen und der paarigen Extremitäten	104— 105
Zeugnisse der Paläontologie	105— 106
Physiologische Betrachtungen über die Entstehung der paarigen und paaren Flossen	107— 108
Verzeichniss der im Text citirten Literatur	109— 110

Tafel XI.

Tafel XI.

- coel.* Leibeshöhlenspalt.
epv. Verdickung des Epithels der Brustflossenanlage.
mt₃—mt₇ Drittes bis siebentes metotisches Myotom.
mtf₃—mtf₇ Ventrale Fortsätze des dritten bis siebenten metotischen Myotoms.
prn. Vornierenkanälchen.
prntr₂ Zweiter Vornierentrichter.
sompl. Somatopleura.
splpl. Splachnopleura.

- Fig. 1. Querschnitt durch das sechste metotische Myotom rechterseits und seinen ventralen Fortsatz auf Stadium 40. Vergr. 130.
„ 2. Querschnitt durch das dritte metotische Myotom rechterseits und seinen ventralen Fortsatz auf Stadium 42. Vergr. 130.
„ 3. Querschnitt durch das fünfte metotische Myotom linkerseits und seinen Fortsatz auf Stadium 42. Vergr. 130.
„ 4. Querschnitt durch die Anlage der rechten Brustflosse auf Stadium 43 in der Höhe des ventralen Fortsatzes des fünften metotischen Myotoms. Vergr. 130.
„ 5. Ein Theil von Fig. 4 (Epithel der Flossenanlage und Ende des Myotomfortsatzes), 420-fach vergrößert.
„ 6. Querschnitt durch die Anlage der linken Brustflosse auf Stadium 43 in der Mitte des ventralen Fortsatzes des fünften metotischen Myotoms. Vergr. 130.
„ 7. Querschnitt durch die Anlage der linken Brustflosse auf Stadium 43 in der Höhe des ventralen Fortsatzes des siebenten metotischen Myotoms. Vergr. 130.
„ 8. Querschnitt durch die Anlage der linken Brustflosse auf Stadium 43^{3/4} in der Höhe des ventralen Fortsatzes des sechsten metotischen Myotoms. Vergr. 130.
„ 9. Ein Theil von Fig. 8, 420-fach vergrößert.



Tafel XII.

Tafel XII.

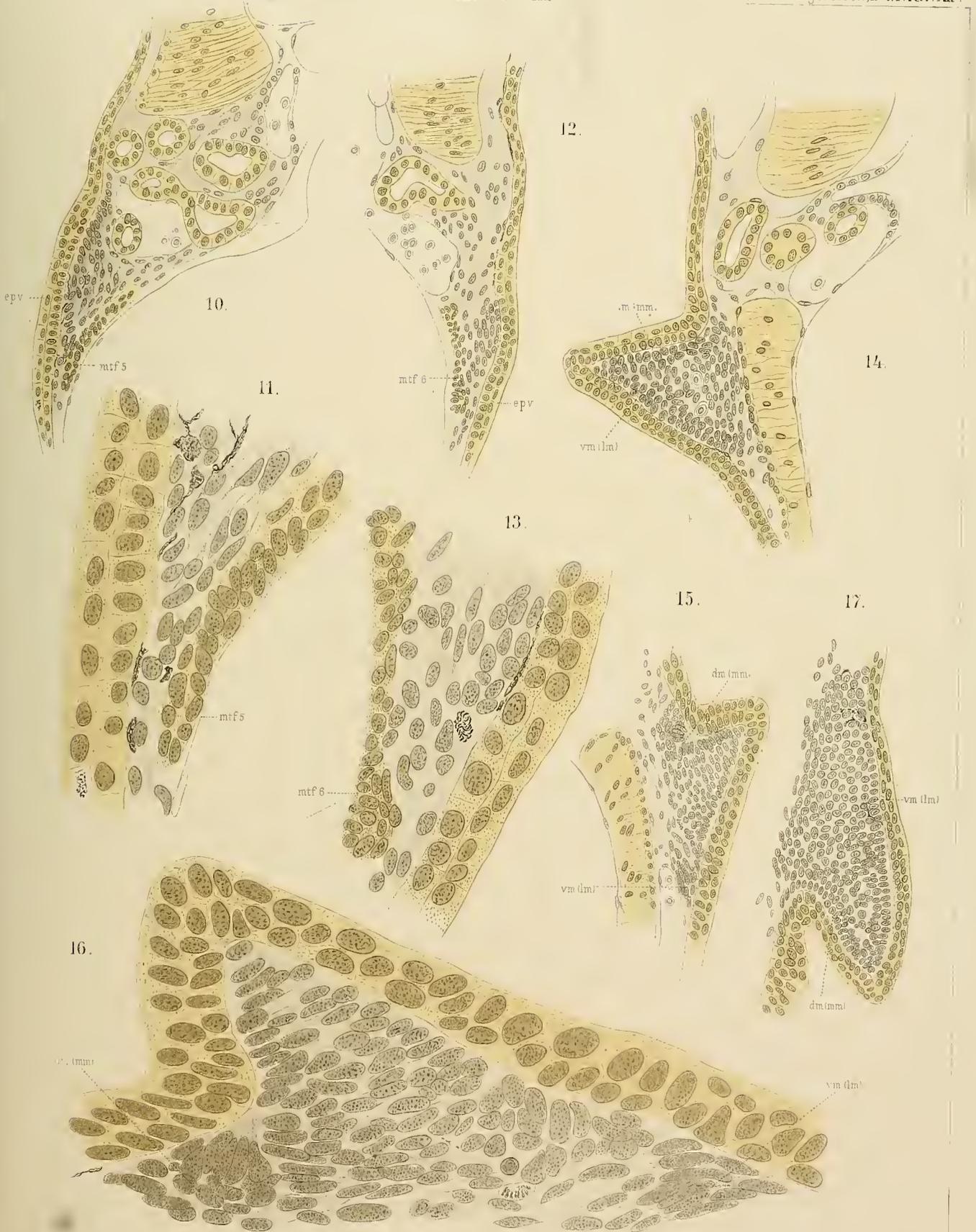
dm (mm) Anlage der dorsalen (secundär medialen) Muskelschicht der Brustflosse.

epv. Verdickung des Epithels der Brustflossenanlage.

mtf₅, mtf₆ Ventrale Fortsätze des fünften und sechsten metotischen Myotoms.

vm (lm) Anlage der ventralen (secundär lateralen) Muskelschicht der Brustflosse.

- Fig. 10. Querschnitt durch die Anlage der linken Brustflosse auf Stadium 44 in der Höhe des ventralen Fortsatzes des metotischen Myotoms. Vergr. 130.
- „ 11. Ein Theil von Fig. 10, 420-fach vergrössert.
- „ 12. Querschnitt durch die Anlage der rechten Brustflosse auf Stadium 44¹/₂ in der Höhe des ventralen Fortsatzes des sechsten metotischen Myotoms. Vergr. 130.
- „ 13. Ein Theil von Fig. 12, 420-fach vergrössert.
- „ 14. Querschnitt durch die Anlage der linken Brustflosse auf Stadium 45. Vergr. 130.
- „ 15. Querschnitt durch die Anlage der rechten Brustflosse auf Stadium 45¹/₂. Der Schnitt trifft die Flossenanlage verhältnissmässig weiter hinten als der auf Fig. 14 abgebildete, wodurch sich erklärt, dass die ältere Anlage der Fig. 15 hier kleiner erscheint als die jüngere der Fig. 14. Vergr. 130.
- „ 16. Ein Theil von Fig. 15, 420-fach vergrössert.
- „ 17. Frontalschnitt durch die Anlage der rechten Brustflosse auf Stadium 45¹/₂. Vergr. 130.
-



Tafel XIII.

Tafel XIII.

dm (mm) Anlage der dorsalen (secundär medialen) Muskelschicht der Brustflosse.

dm' (lm') Anlage der dorsalen (secundär lateralen) Muskelschicht der Bauchflosse.

epv' Verdickung des Epithels der Bauchflossenanlage.

knpl. Knorpel des Flossenskeletts.

*mtf*₃₂ Ventraler Fortsatz des zweiunddreissigsten metotischen Myotoms.

pl. omopt. post. Plexus omopterygialis post.

vknppl. Vorknorpel des Flossenskeletts.

vm (lm) Anlage der ventralen (secundär lateralen) Muskelschicht der Brustflosse.

vm' (mm') Anlage der ventralen (secundär medialen) Muskelschicht der Bauchflosse.

Fig. 18. Querschnitt durch die Anlage der rechten Brustflosse auf Stadium $45\frac{3}{4}$. Vergr. 130.

„ 19. Querschnitt durch die Anlage der linken Brustflosse auf Stadium 46. Vergr. 130.

„ 20. Querschnitt durch die Basis der linken Brustflosse auf Stadium $46\frac{3}{4}$. Vergr. 130.

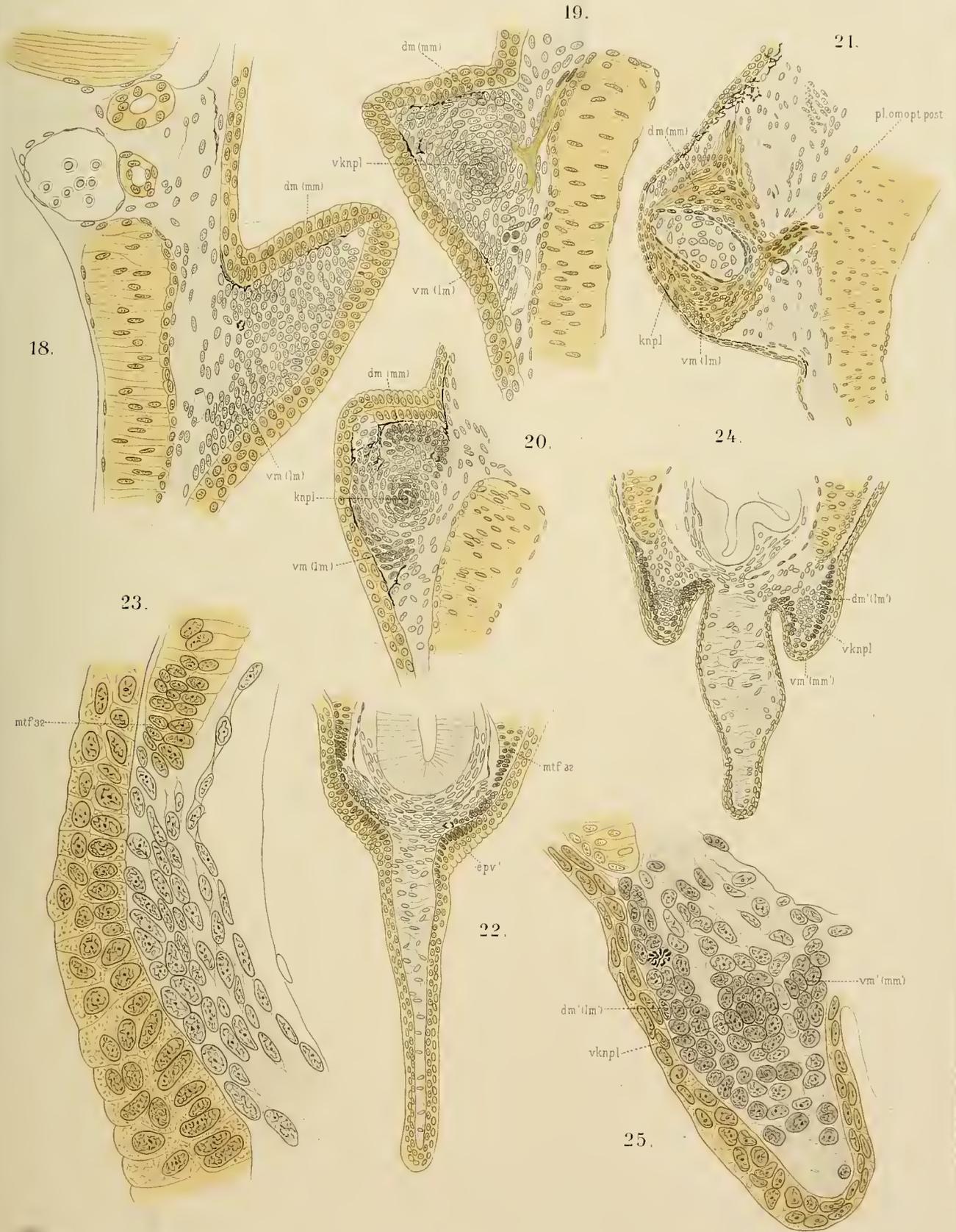
„ 21. Querschnitt durch die Basis der linken Brustflosse auf Stadium 48. Vergr. 130.

„ 22. Querschnitt durch die Anlage der Bauchflossen auf Stadium 47 in der Höhe des ventralen Fortsatzes des 32. metotischen Myotoms. Vergr. 130.

„ 23. Ein Theil von Fig. 22 (Anlage der linken Bauchflosse), 420-fach vergrössert.

„ 24. Querschnitt durch die Anlage der Bauchflossen auf Stadium 48. Vergr. 130.

„ 25. Ein Theil von Fig. 24 (Anlage der linken Bauchflosse), 420-fach vergrössert.



Tafel XIV.

Tafel XIV.

axgl I, axgl II Erstes und zweites basales Glied des Hauptstrahls der Brustflosse.

dr I Erster dorsaler Radius der Brustflosse.

knpl. Knorpel.

mtf 31—33 Ventrale Fortsätze des 31—33. metotischen Myotoms.

p. abd. Bauchflosse.

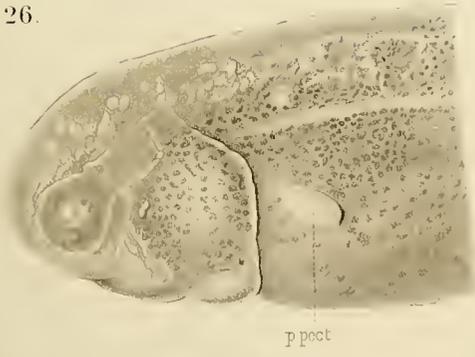
p. pect. Brustflosse.

schgr. Knorpel des Schultergürtels.

vknpl. Vorknorpel.

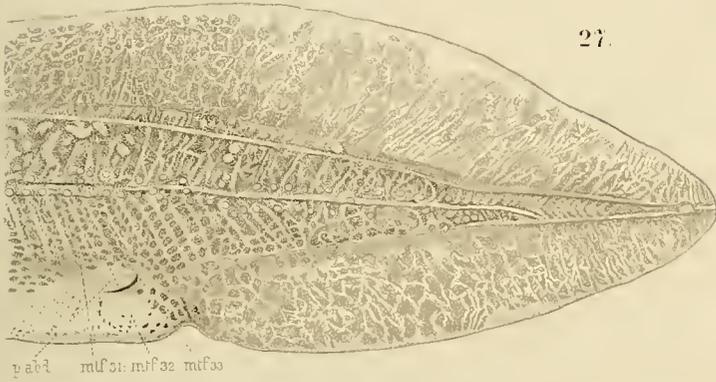
- Fig. 26. Habitusbild des vorderen Körperabschnitts eines jungen *Ceratodus*, Stadium 45, um die Stellung der Brustflossenanlage (dorsale Emporklappung) zu zeigen. Vergr. 17.
- „ 27. Habitusbild des hinteren Körperabschnitts eines jungen *Ceratodus*, Stadium 48, um die Stellung der Bauchflossenanlage (ventrale Hinunterklappung) zu zeigen. Vergr. 13.
- „ 28. Totalansicht einer Brustflosse auf Stadium 46. Gefärbt und aufgehell. Vergr. 76.
- „ 29. Flächenschnitt durch die rechte Brustflosse auf Stadium $46\frac{1}{4}$. Zeigt die Umwandlung der beiden ersten basalen Glieder des Hauptstrahls (*axgl I* und *axgl II*) in Knorpel innerhalb der einheitlichen Vorknorpelanlage, aus der soeben der erste dorsale Radius (*dr I*) hervorwächst. Die Knorpelanlage des Schultergürtels ist auf dem Schnitt nicht mitgetroffen, weil die Flosse ein wenig in der Fläche gekrümmt war. 2 Schnitte weiter ist der Knorpel des Schultergürtels voll getroffen. Vergr. 138.
- „ 30. Flächenschnitt durch zwei auf einander folgende Glieder des Hauptstrahls einer Brustflosse im Stadium $46\frac{1}{2}$. Fortschreiten des herdwiese aufgetretenen Verknorpelungsprocesses im Vorknorpel. Vergr. 138.
-

26.



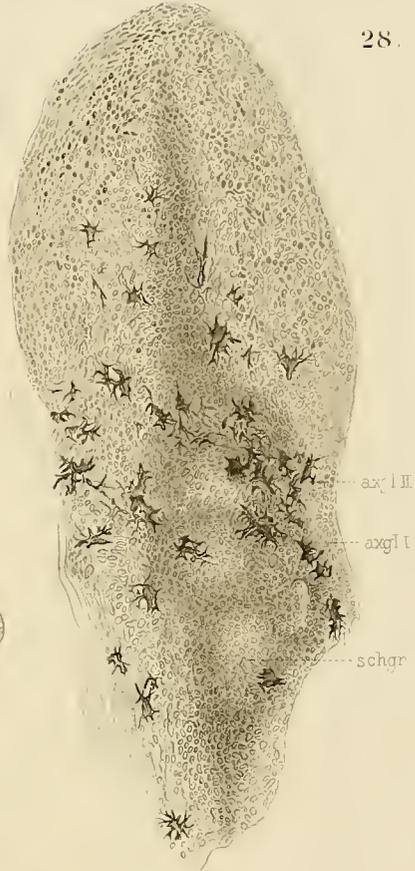
p pect

27.



p ab 1 mf 31 mf 32 mf 33

28.



ax I II

axgl I

schgr

29.



axgl I

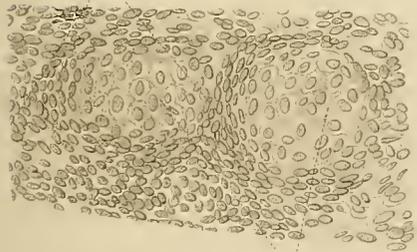
Vknpl

är I

axgl II

30.

Knpl.



Tafel XV.

Tafel XV.

axgl I—III Erstes bis drittes basales Glied des Hauptstrahls der Brustflosse.

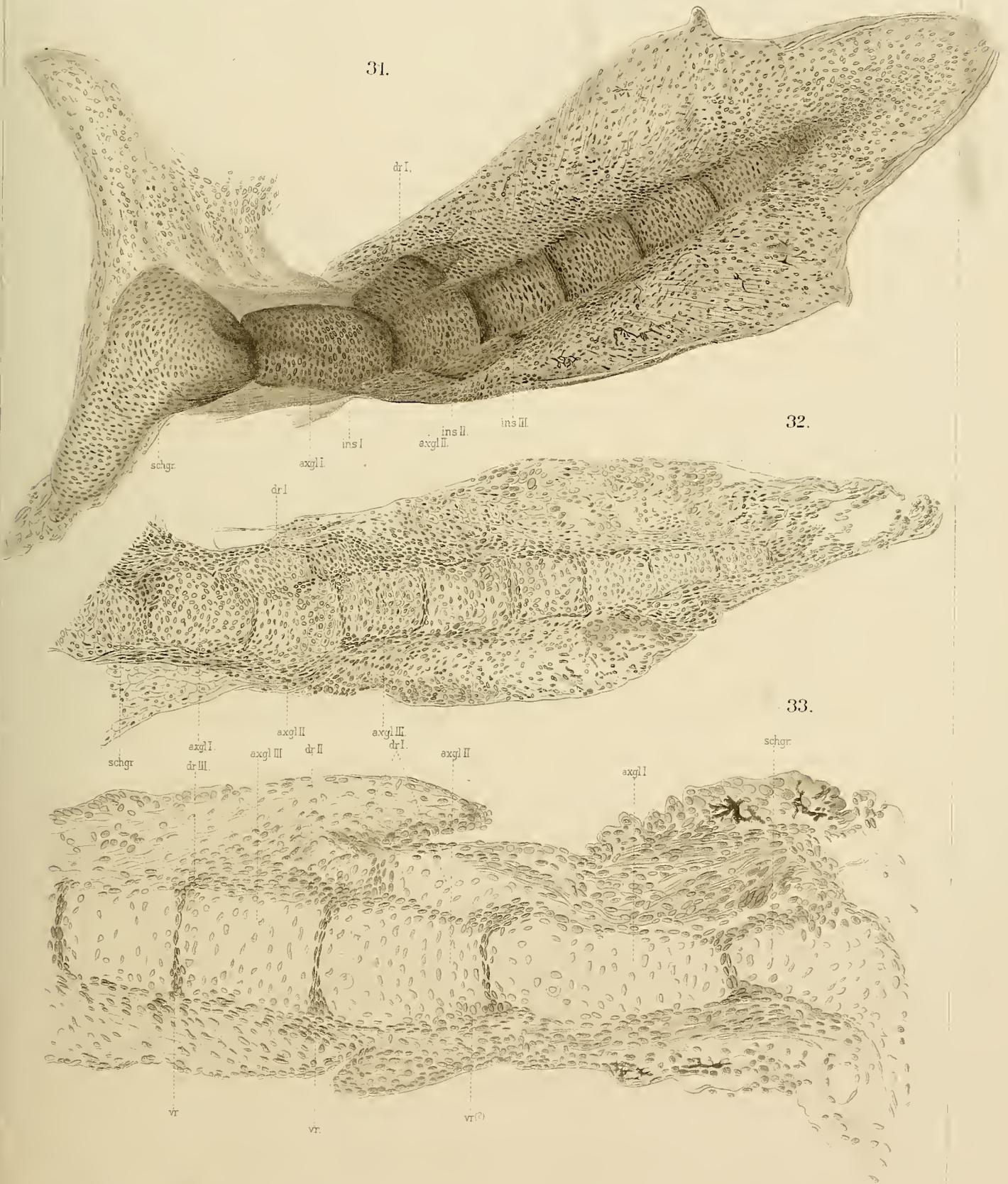
dr I—III Erster bis dritter dorsaler Radius der Brustflosse.

ins. Inscriptionen in der Musculatur.

schgr. Schultergürtel.

vr. Ventrale Radien der Brustflosse.

- Fig. 31. Totalansicht einer linken Brustflosse im Stadium 48. Gefärbt und aufgehellt. Diese Flosse war dadurch ausgezeichnet, dass ihre äussere Form eine sehr symmetrische, lanzenspitzenähnliche war. Häufiger sind leicht asymmetrische Formen mit mehr gerundeten Rändern und weniger scharf abgesetzter Spitze. Vergr. 76.
- „ 32. Flächenschnitt durch eine linke Brustflosse im Stadium 48. Vergr. 76.
- „ 33. Flächenschnitt durch eine rechte Brustflosse im Stadium 48^{1/2}. Vergr. 138.
-



Tafel XVI.

Tafel XVI.

axgl I—III Erstes bis drittes Glied des Hauptstrahls.

dr. Dorsale Radien.

schgr. Knorpel des Schultergürtels.

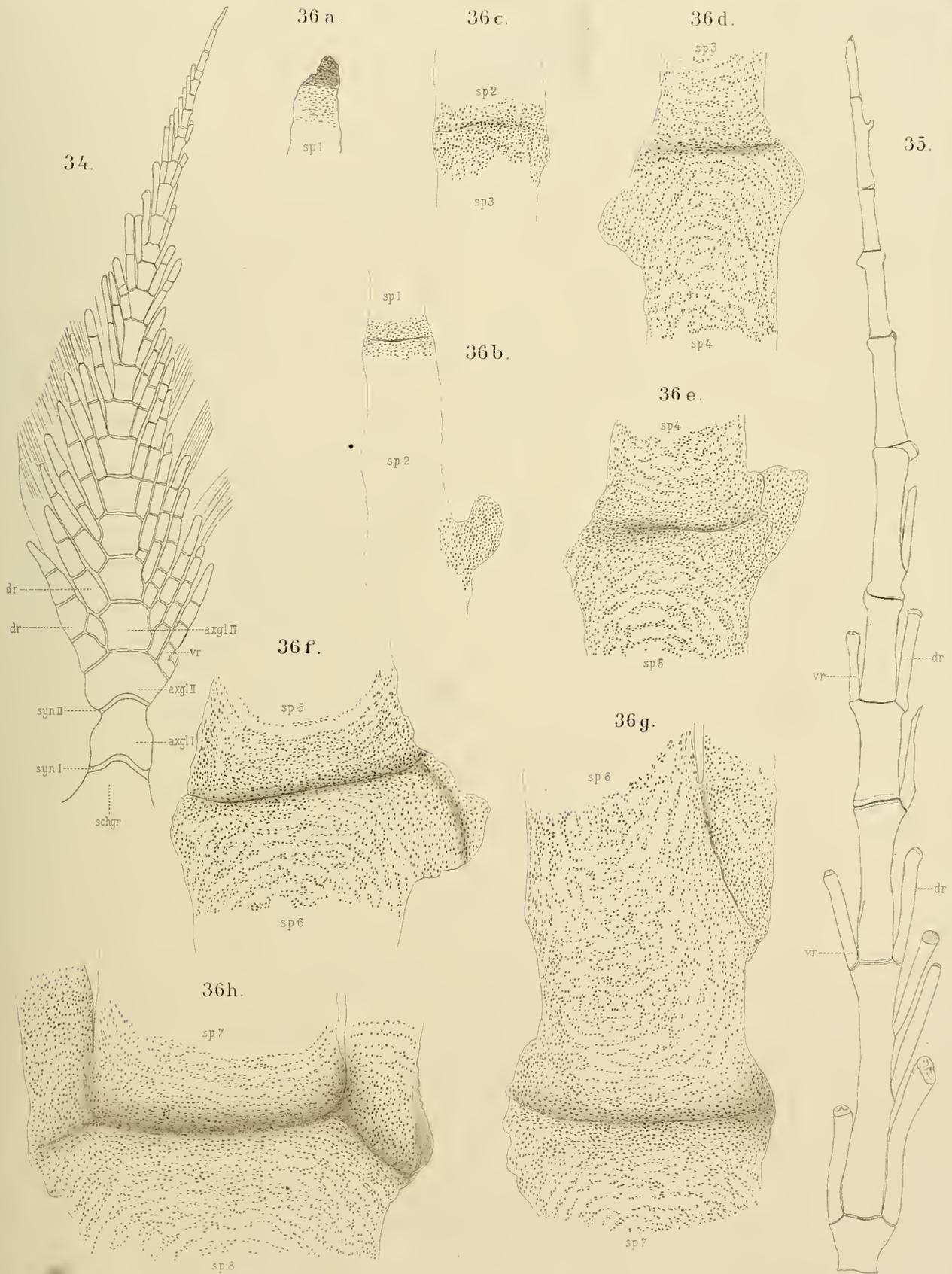
sp.₁₋₈ Die acht letzten Glieder der Flossenspitze, *sp₁* letztes, *sp₂* vorletztes etc.

syn I Synarthrose zwischen Schultergürtel und erstem Glied des Hauptstrahls (Schultergelenk).

syn II Synarthrose zwischen erstem und zweitem Glied des Hauptstrahls (Ellenbogengelenk).

vr. Ventrale Radien.

- Fig. 34. Flächenschnitt einer linken Brustflosse eines erwachsenen *Ceratodus* (kleines Exemplar). Die untere Hälfte der Figur nach einem einzelnen Flächenschnitt gezeichnet, die obere Hälfte nach Reconstruction aus einer Serie von Flächenschnitten. Natürliche Grösse.
- „ 35. Spitze einer rechten Brustflosse, nach einer Serie reconstruirt. Vergr. $7\frac{1}{2}$.
- „ 36 a—h. Stücke der acht Endglieder der Spitze Fig. 35 nebst den Ansatzstellen der von ihnen ausgehenden Radien. Vergr. 47.



Tafel XVII.

Tafel XVII.

axgl I—III Erstes bis drittes basales Glied des Hauptstrahls der Brust- resp. der Bauchflosse.
axgl XVIII, axgl XIX 18. und 19. Glied des Hauptstrahls einer Bauchflosse.

dr. Dorsaler Radius.

kn. Knorpel.

lck. Lücken im Gewebe der Zwischenknorpelschicht.

mpt. Metapterygium.

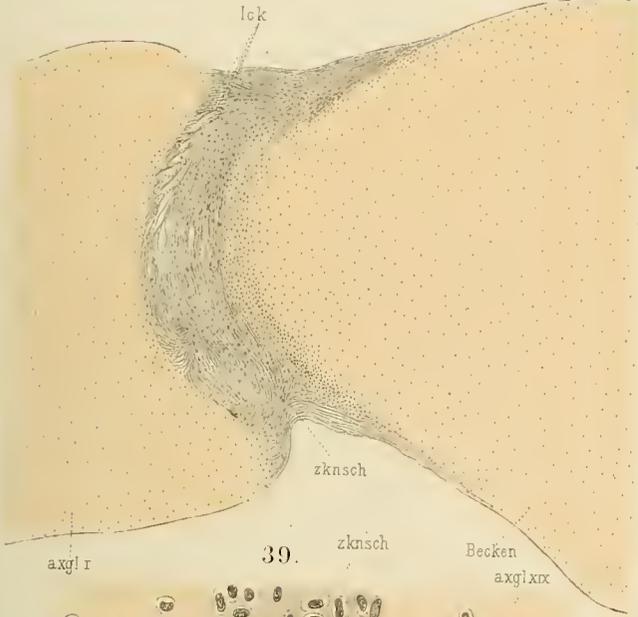
prch. Perichondrium.

r. Radius.

zknsch. Zwischenknorpelschicht (fibrillärer Knorpel zwischen den einzelnen hyalinknorpeligen Theilstücken der Flossen, continuirlich mit denselben zusammenhängend).

- Fig. 37. Längsschnitt durch die faserknorpelige Synarthrose zwischen Becken und freier Extremität bei einem ausgewachsenen *Ceratodus*. Der Gelenkfortsatz des Beckens bildet den Kopf, das proximale Stück des ersten Achsengliedes die Pfanne. Die Zwischenknorpelschicht ist schärfer von der Pfanne als vom Kopfe abgesetzt. Auch befinden sich in der Nähe jenes Randes zahlreiche Lücken im Gewebe der Zwischenknorpelschicht, die eine bedeutende Beweglichkeit bedingen. Vergr. 12.
- „ 38. Längsschnitt durch die faserknorpelige Synarthrose zwischen zweitem und drittem Achsenglied und erstem dorsalen Radius der Brustflosse eines ausgewachsenen *Ceratodus*. Zeiss, Apochromat 16,0 mm, Comp.-Oc. 4.
- „ 39. Längsschnitt durch die faserknorpelige Synarthrose zwischen 18. und 19. Achsenglied der Bauchflosse eines ausgewachsenen *Ceratodus*. Vergr. 180.
- „ 40. Ein Theil von Fig. 38, stärker vergrößert. Zeiss, Apochromat 4,0 mm, Comp.-Oc. 4.
- „ 41. Längsschnitt durch die faserknorpelige Synarthrose zwischen Metapterygium und einem Radius bei einem ausgewachsenen Exemplar von *Spinax niger*. Zeiss, Apochromat hom. Immers. 2,0 mm, Comp.-Oc. 4.
-

37.

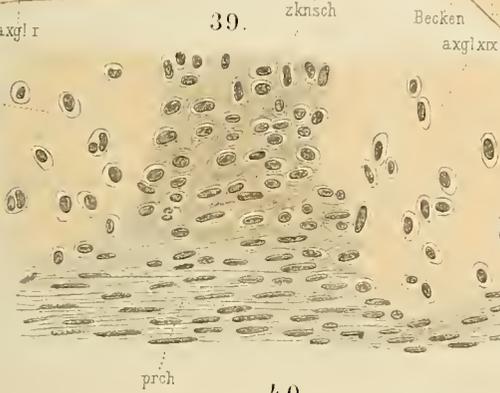


38.



39.

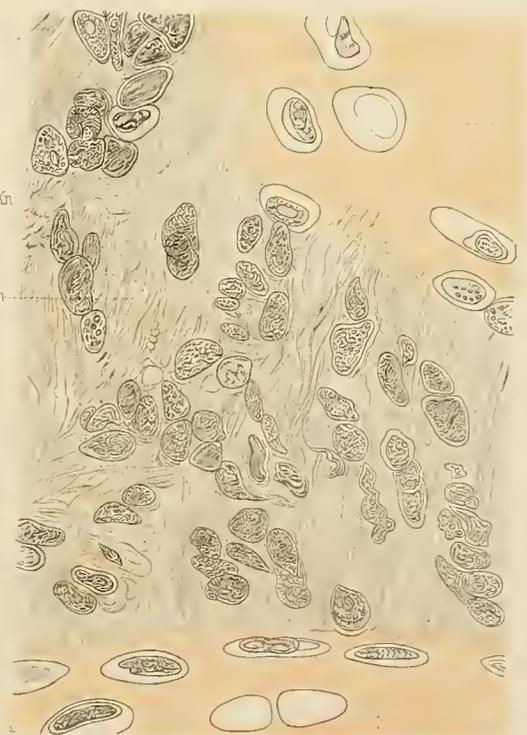
axgl xvii.



40.



41.



zknsch

mpt

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Denkschriften der medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft zu Jena](#)

Jahr/Year: 1893-1913

Band/Volume: [4_1](#)

Autor(en)/Author(s): Semon Richard Wolfgang

Artikel/Article: [Die Entwicklung der paarigen Flossen des Ceratodus forsteri. 59-111](#)