

Die fossilen Wirbel.

Morphologische Studien.

Von

C. Hasse.

(Aus dem anatomischen Institut zu Breslau.)

Ueber die Verwandtschaftsverhältnisse der Gattung Selache.

Mit Tafel III u. IV.

Die Gattung Selache hat stets das lebhafteste Interesse der Zoologen erweckt, einmal wegen der relativen Seltenheit dieses Haies und vor Allem wegen der Besonderheiten seines Körperbaues, Besonderheiten, die ihm innerhalb der Familie Lamna eine eigene Stellung anweisen.

In der schönen Arbeit von PAVESI¹⁾ ist die Literatur auf das Sorgfältigste gesammelt und ausführliche Angaben und bildliche Darstellungen eines bei Lerici im Golfe von Spezzia gefangenen Thieres ergänzen und erweitern die Beobachtungen früherer Forscher. Ich verweise mit Bezug auf das Geschichtliche auf die Arbeit dieses vortrefflichen italienischen Zoologen. Derselbe unterscheidet ausser Selache maxima noch Selache rostrata, scheint aber in der neuesten Zeit, wie ich einer gütigen brieflichen Mittheilung entnehme, geneigt zu sein letztere Gattung aufzugeben und dieselbe als eine Jugendform der maxima zu betrachten.

Ein besonderes Interesse gewinnt Selache ferner dadurch, dass es dem berühmten belgischen Forscher VAN BENEDEX²⁾ in Löwen

¹⁾ Contribuzione alla storia naturale del genere Selache. Genova 1874.

²⁾ Un mot sur le Selache (Hannover) aurata du crag d'Anvers. Bulletin de l'academie royale de Belgique 1876.

gelang, die Anhänge des männlichen Geschlechtsapparates und die Kiemenstrahlen (fanons branchiaux) derselben im Pliocän von Antwerpen und somit die Existenz des Thieres in früheren Erdperioden nachzuweisen.

Dieser Umstand erweckte in mir die gegründete Hoffnung, dass das reiche Material der brüsseler Sammlung, welches mir durch die Güte des Directors Herrn DUPONT in vollem Umfange zur Verfügung stand, noch weitere Ueberreste dieses fossilen Lamniden berge und darin bin ich auch keineswegs getäuscht worden. Die Untersuchung der fossilen Haifischüberreste gab mir sogar Resultate, die, wie ich glaube, auf die Stammesgeschichte dieser merkwürdigen Gattung einiges Licht zu werfen im Stande sind. Ich glaube folgenden Nachweis liefern zu können!

Die Gattung *Selache* hat sich aus der Gattung *Carcharodon* entwickelt und diese Entwicklung fand in der tertiären Epoche statt und war vielleicht erst mit dem Pliocän vollendet.

Diese Ueberzeugung habe ich an der Hand der Untersuchung der fossilen Wirbel des Musée royal d'histoire naturelle und der Wirbel der lebenden *Selache* gewonnen. Ich hatte das Glück letztere in vollkommen ausreichender Weise untersuchen zu können. In der grossen Sammlung meines Instituts fand ich ein Stück getrockneter Wirbelsäule, wahrscheinlich dem hinteren Rumpfe entstammend, welches offenbar, der Grösse der Wirbel nach zu schliessen (Durchmesser der Höhlung 17 Cm.), einem vollkommen erwachsenen Thiere angehört haben musste. Ausserdem verdanke ich der Güte meines hochverehrten Collegen und Freundes VAN BENEDEN in Lüttich einige ausgezeichnete Längs- und Querschnitte im frischen Zustande aufbewahrter Rumpf- und Schwanzwirbel einer jungen *Selache* und die Liebenswürdigkeit meines Collegen v. KÖLLIKER setzte mich schliesslich noch in den Stand Untersuchungen über den Bau der Wirbel der von PAVESI beschriebenen *Selache* anstellen zu können.

Ich habe dabei die Ueberzeugung gewonnen, dass aus dem Bau der Wirbel kein Schluss auf die Existenz zweier verschiedener Gattungen von *Selache* zu machen ist, sondern dass man die als rostrata beschriebene Form, als Jugendzustand der maxima zu betrachten hat. Uebrigens hat ja, wie bereits erwähnt, PAVESI dasselbe angenommen.

Seit den Arbeiten von QUECKETT¹⁾, RICHARD OWEN²⁾ und KÖLLIKER³⁾, von denen erstere den gröbereren Bau behandeln, während sich dagegen die letztere die mikroskopische Structur zum Vorwurfe nimmt, ist, soweit ich weiss, keine eingehende Darstellung des Baues der Wirbel von Selache veröffentlicht worden. Selbst PAVESI weiss keiner weiteren Erwähnung zu thun. Ich halte es daher nicht für überflüssig, trotz der ausführlichen Angaben des letzteren Autors, die in den aphoristischen Bemerkungen und in den vorzüglichen Abbildungen QUECKETT's ihre Stütze finden und besonders auch, weil ich nirgends eine eingehendere Darstellung der äusseren Formverhältnisse gefunden habe, eine solche zu geben. Bei einer ausgedehnten histiologischen Betrachtung der Wirbel der Elasmobranchii erscheint manche Besonderheit in einem etwas anderen Lichte, und es stellt sich bei näherer Durchsicht der Angaben heraus, dass dieselben wesentlich getrockneten Wirbeln entnommen sind, denen man durch Aufweichen die natürliche Form zu geben versuchte. Dies gelingt jedoch, wie ich aus eigener Erfahrung an den von mir untersuchten trockenen Wirbeln eines erwachsenen Thieres weiss, nur höchst unvollkommen.

Was die äussere Form der im frischen Zustande aufbewahrten Wirbel betrifft, so ist mir vor allen Dingen der Unterschied in der Länge der Rumpf- und Schwanzwirbel aufgefallen (Taf. III Fig. 1, 2), die bei den ersteren nahezu das Doppelte der letzteren beträgt, während der Unterschied in der Höhe durchaus nicht das gewöhnliche Maass übersteigt. An den Schwanzwirbeln (Taf. III Fig. 1) überragt die Höhe die Länge um etwa die Hälfte, bei den Rumpfwirbeln findet dagegen das umgekehrte Verhältniss statt.

Die Wirbelhöhlenöffnung erscheint kreisrund und wird central von dem feinen Canal der Chorda durchbrochen. Im Inneren der Wirbelhöhle erscheinen, am getrockneten Wirbel ohne Weiteres sichtbar, in gleichen Abständen befindliche, concentrische Streifen als Ausdruck der Structur des centralen Doppelkegels. Am Rande vermisste ich die anderen Haiwirbeln eigenthümliche Abplattung des Doppelkegels. Dieses zeigt sich, wie ich hier bereits hervorheben will, auch bei anderen Lamniden, dagegen erscheint das Zwischenwirbelgewebe, welches wie gewöhnlich continuirlich in die auf der Chorda

1) Histological catalogue II. 1855.

2) On the comparative anatomy of vertebrates 1866.

3) Weitere Beobachtungen über die Wirbel der Selachier etc. Abhandlungen der SENCKENBERG'schen naturforschenden Gesellschaft. Bd. V.

oder Wirbelhöhlenfläche des Doppelkegels liegende Masse übergeht, stark entwickelt (Taf. III Fig. 4 c), so dass die Chorda im Intervertebralraum nicht unbedeutend eingeschnürt ist. In dieser Beziehung bieten übrigens die Rumpf- und Schwanzwirbel keine besonderen Unterschiede.

Bei der Betrachtung der Wirbel von der Seite erscheinen die Ränder derselben an beiden Körperabschnitten (Taf. III Fig. 1 c, 2 b) aufgeworfen und regelmässig quergestreift, während die dazwischen gelegene Seitenfläche von vorn nach hinten leicht ausgehöhlt ist und leistenförmige Vorsprünge zeigt, welche an den Schwanzwirbeln (Taf. III Fig. 1 d) regelmässig und im Wesentlichen unter einander parallel und den Streifen der Ränder entsprechend in gleicher Breite verlaufen. während sie an den Rumpfwirbeln (Taf. III Fig. 2) in gleicher Breite und unregelmässig von vorn nach hinten ziehen und häufig mit einander anastomosiren. Im frischen Zustande sind sie an den Rumpfwirbeln weniger scharf ausgeprägt, wie auch die Aushöhlung der Seitenfläche an denselben weniger deutlich zu Tage tritt, dagegen zeigen sie sich am trockenen Wirbel mit grösster Klarheit. Das Zwischenwirbelgewebe ist wie bei allen Lamnidae verhältnissmässig stark entwickelt und die Beweglichkeit der Wirbelsäule muss somit eine bedeutende sein. KÖLLIKER hat nun bereits hervorgehoben, dass sich die Wirbel der Selache in ihrem Aeusseren am Meisten denen von *Carcharodon* nähern und es lässt sich nicht läugnen, dass dieser Vergleich eine grosse Berechtigung besitzt, namentlich wenn man die trockenen Wirbel betrachtet. Freilich möchte ich dabei lieber die Aehnlichkeit mit *Alopias* hervorheben. Die frischen und aufgeweichten Wirbel bieten aber in sofern wesentliche Differenzen, als die Leisten, welche zwischen den Wirbelrändern von vorn nach hinten verlaufen, niemals wie bei den übrigen Lamnidae auf der Oberfläche knöchern anstehen, sondern stets von einer verhältnissmässig starken, weichen Schicht überlagert erscheinen. Ein weiteres charakteristisches Merkmal der Wirbel von Selache, wenigstens der frischen von mir untersuchten, besteht in dem Vorhandensein einer Menge von feinen Oeffnungen, die besonders an den aufgeworfenen Rändern deutlich ausgeprägt sind (Taf. III Fig. 1, 2), sich in den Furchen zwischen den Leisten befinden und durchaus den Character von Gefässöffnungen tragen. PAVESI hat derselben bereits Erwähnung gethan, schildert dabei aber eine reticulirte Verkalkung der Oberfläche an den hinteren Schwanzwirbeln, sowie eine gleiche am Boden der Rückenmarkshöhle. Ich habe an den von mir untersuchten Wirbeln diese Oberflächenverkalkung nicht zu finden vermocht.

Die Knorpel der Neurapophysen (Taf. III Fig. 1, 2, 3, 4*a*), die an den Rumpfwirbeln breiter erscheinen, als an den Schwanzwirbeln, erheben sich am oberen Ende der Seitenfläche aus einer seichten Grube, die nicht die ganze Breite derselben einnimmt. Sie sind an ihrem Ursprunge eingeschnürt, buchten sich oberhalb der Einschnürung etwas nach aussen vor und stellen dann verschoben vierseitige und unregelmässige Platten dar, zwischen denen entsprechend geformte Schaltstücke eingeschoben sind. Dieselben reichen jedoch eben so wenig hier wie bei anderen Haien bis an den Zwischenwirbelraum, sondern es bleiben dort durch Bindegewebe ausgefüllte, längliche Spalten und Lücken (Taf. III Fig. 1, 2), die man füglich als Intervertebrallücken oder Löcher bezeichnen könnte. Die Nerven durchbohren entweder die Neurapophysen nach der Seite des Zwischenwirbelraumes hin (Taf. III Fig. 1) oder treten weiter dorsalwärts durch die Bindegewebsmasse, welche die Rückenmarksbogen mit den Schaltstücken verbinden (Taf. III Fig. 2). An den Schwanzwirbeln sah ich jedem Wirbel entsprechend eine Oeffnung, an den Rumpfwirbeln dagegen deren drei. Ich muss es aber dabei unentschieden lassen, ob nicht eine von ihnen oder sogar zwei zum Durchtritt von Gefässen dienen. Die eine Oeffnung sah ich sogar in der Rückenmarkshöhle wieder in zwei getheilt.

Die knorpeligen Hämapophysen (Taf. III Fig. 1*f*, 2*c*) erheben sich in gleicher Weise aus dem unteren Theile der Seitenfläche, erscheinen ebenfalls eingeschnürt mit Bildung von durch Bindegewebe ausgefüllten Zwischenwirbellücken und stellen an den Schwanzwirbeln (Taf. III Fig. 1*f*) dicht an einander schliessende, durch Bindesubstanz verbundene, nach hinten verschobene, unregelmässig vierseitige Platten dar, die in nicht vollkommen regelmässiger Weise von Gefässcanälen durchsetzt werden. An den Rumpfwirbeln, an denen sie zu Rippenplatten auseinander gewichen seitwärts stehen, sind dieselben (Taf. III Fig. 2*c*) dreiseitig, spitz auslaufend ebenfalls nach hinten gerichtet und zwischen ihnen schieben sich entsprechend geformte Schaltstücke ein, wie wir das auch unter anderen bei *Lamna cornubica* sehen werden.

Was den inneren Bau der Wirbel betrifft, der an allen Körperabschnitten der gleiche ist, so habe ich bereits hervorgehoben, dass die mit den Angaben namentlich QUECKETT's und R. OWEN's übereinstimmende, ausführliche Schilderung KÖLLIKER's die Grundlage unserer bisherigen Kenntnisse ist und auf diese müssen wir daher zunächst eingehen.

Er hebt hervor, dass die Wirbel von Selache von aussen grosse Aehnlichkeit mit denen von *Carcharodon* darbieten, sowie innen mit denen von *Squatina*. Letzteres ist richtig, allein da es sich dabei um einen für die Diagnose ungeheuer wichtigen Unterschied handelt, so stelle ich ihn hiermit an die Spitze.

Die Wirbel der Selache zeigen in ihrem Inneren (Taf. III Fig. 3) das Knorpelkreuz der oberen und unteren Bogen, oder im fossilen Zustande die kreuzförmig gestellten Lücken, in denen dasselbe liegt, während es den Wirbeln der *Squatina* durchaus fehlt.

»Die Grundlage wird nach ihm von einem festen Doppelkegel gebildet, an dessen Aussenfläche vier mächtige periostale Ablagerungen in Form von vier keilförmigen Massen und zwischen denselben vier mit den Bogen zusammenhängende Knorpelzapfen sich befinden. Ein senkrechter Querschnitt durch die Mitte eines Wirbels ergibt daher auch hier im Wesentlichen dasselbe, wie bei den übrigen Lamnoidei; statt jedoch in ihrer ganzen Dicke aus radiär gestellten, d. h. der Längsachse der Wirbelsäule parallellanfenden Knochenblättern zusammengesetzt zu sein, bestehen dieselben nur aussen, im äusseren Dritttheile oder Viertheile aus solchen Blättern, weiter innen dagegen aus concentrischen Lamellen, die dem Umkreise des Wirbels gleich laufen.«

»Genauer bezeichnet, so sind die radiären, äusseren Blätter sehr zahlreich, mehr als bei irgend einem anderen der Lamnoidei; zugleich aber auch sehr unregelmässig, indem sie nicht selten sich spalten und wieder vereinigen, auch durch stärkere Blätter Verbindungen mit einander eingehen. Ausserdem hängen dieselben auch mehr in der Tiefe durch eine immer grösser werdende Zahl von kleinen, seitlichen Zapfen und blattförmigen Fasern zusammen, wobei sie nach und nach in der Richtung der Dicke Lücken erhalten, bis am Ende das Ganze in die inneren concentrischen Lamellen sich auflöst. Diese hängen in den äusseren Lagen noch vielfältig unter einander zusammen, und stehen sehr dicht, weiter nach innen dagegen lösen sie sich mehr von einander und werden zu ziemlich selbständigen Blättern, an denen jedoch immer noch eine besondere Bildung auf ihre allmälige Entwicklung aus den radiären Blättern hindeutet. Es sind dies eine Menge von länglich runden und rundlichen Lücken, die 1''' kaum überschreitend, meist ziemlich deutlich in der Längsrichtung der Wirbel in Reihen angeordnet sind.«

Diese Beschreibung kann ich bezüglich der Structur erwach-

sener Wirbel im Wesentlichen unterschreiben, und so würde es sich nur darum handeln, dem Durchschnittsbild der frischen Wirbel eine besondere Betrachtung zu widmen und daraus die Erscheinungen, die der Wirbel des Erwachsenen darbietet, abzuleiten. Es erscheint mir dabei von ungemeinem Werth, dass der von QUECKETT¹⁾ (Taf. II Fig. 19) abgebildete Wirbel, dessen Zeichnung vollkommen mit der von RICHARD OWEN gegebenen übereinstimmt, nach den Grössenangaben einen Durchmesser von 8 Cm. besessen haben muss und somit einem viel jüngeren Thier angehört, das eine Mittelstufe zwischen dem von mir untersuchten erwachsenen mit 10 Cm. und dem in frischem Zustande aufbewahrten mit p. p. 3 $\frac{1}{2}$ Cm. Wirbelkörperdurchmesser einnimmt. Dadurch ist es, da ich keinen Grund habe an der Treue der bildlichen Darstellung von QUECKETT und R. OWEN zu zweifeln, trotz des Mangels von feineren Details möglich, sich ein Bild des Entwicklungsganges der Wirbelsäule zu machen.

Betrachten wir zunächst die Durchschnitte der im frischen Zustande aufbewahrten Selachewirbel (Taf. III Fig. 3, 4) so besteht, abgesehen von den vier Knorpelzapfen der oberen und unteren Bogen, die bis nahe an den centralen Doppelkegel (Taf. III Fig. 3) reichen, die Masse des Wirbelkörpers aus wellig gebogenen, concentrischen Lagen verkalkten Hyalinknorpels. Dieselben verlaufen im Inneren in ziemlich regelmässigen Abständen, sind dagegen an der Peripherie, namentlich seitlich ein wenig dichter gedrängt. Dabei ist aber, wie sich aus der ganzen Configuration des Wirbelquerschnittes ergibt, nicht ausgeschlossen, dass durch die Einwirkung des Alkohols leichte Schrumpfungen der Weichtheile an der Oberfläche eingetreten sind. Sonach wäre auf diesen Unterschied kein übermässiges Gewicht zu legen, um so weniger, da derselbe an dem dorsalen und ventralen Abschnitt des Wirbelkörpers, wo die starren Knorpelzapfen einander mehr genähert sind, fehlt. Die Lamellen zeigen hie und da Anschwellungen, niemals aber Discontinuitäten und wenn dieselben auch namentlich an den Zapfen gablige Theilungen zeigen, so haben sie doch keine Verbindungen mit einander. Die zwischen den concentrischen Lagen befindliche aus Faserknorpel bestehende Ausfüllungsmasse zeigt als Ausdruck der Faserichtung eine sehr feine radiäre Streifung (Taf. III Fig. 4 d) und ist ausserdem (Taf. III Fig. 3) in der ganzen Dicke des Wirbels von radiären Balken oder Strahlen verkalkten Knorpels durchsetzt, in deren Inneren Gefässeanäle verlaufen. Bei der Flächenbetrachtung

¹⁾ l. c.

der Lamellen zeigen sich die letzteren natürlich als Oeffnungen oder Lücken in denselben. Die Strahlen durchsetzen die Lamellen oft in einer Ebene, allein von einer Auflösung derselben oder einem Einbiegen in die concentrischen Lagen habe ich nie etwas entdecken können. Sie hängen mit dem erheblich verdickten Periost zusammen, dessen tiefe Lagen aus Fasern bestehen, die schräg zur Wirbeloberfläche gerichtet sind und sich mit ihren Gefässen in die oberflächliche Faserknorpellage des Wirbels fortsetzen. Diese erscheint somit in radiärer Richtung gestreift. Das tritt namentlich deutlich an der den Gefässcanälen zugewandten, ventralen Fläche des Wirbelkörpers (Taf. III Fig. 4f) zu Tage. Von einer Verkalkung in der radiärstreifigen Lage der Oberfläche ist bei diesen Wirbeln keine Rede, während dagegen die von QUECKETT und OWEN gezeichneten und beschriebenen Wirbel, abgesehen von denen erwachsener Thiere, solche unzweifelhaft darbieten.

Sehr interessant war es mir bei dem Betrachten dieser Aussen-schicht das Entstehen der von vorn nach hinten über die Wirbeloberfläche verlaufenden Leisten zu verfolgen, die den Wirbeln mit denen von *Carcharodon* Aehnlichkeit verleihen. Man sieht auf das Deutlichste, dass dieselben die welligen Biegungen der oberflächlichsten concentrischen Lamelle wiederholen, und dass die die Gefässe enthaltenden starken, radiären Fasern immer den Vertiefungen folgen, wie das auch aus der Betrachtung der feinen Oeffnungen der Oberfläche hervorgeht. Bei dem Wirbel des Erwachsenen entsprechen sie dagegen, was ich hier bereits hervorheben möchte, den verkalkten, radiären Strahlen der Oberflächenschicht und das tritt an dem trockenen Wirbel um so deutlicher hervor, weil ja die dazwischen liegenden, weichen Fasermassen stärker schrumpfen müssen.

Von allergrösster Wichtigkeit ist nun, das Verhalten einer aussen auf dem Doppelkegel liegenden Schicht (Taf. III Fig. 3c), weil nicht allein das Wachsthum des Wirbels, sondern namentlich auch die Differenzirung der charakteristischen Elemente nach Bildung des Doppelkegels, wie bei den übrigen Lamnoidei wesentlich excentrisch, von innen nach aussen vor sich geht. Ich weiss nämlich nach ausgedehnten Untersuchungen in den übrigen Haifamilien, dass sich aus dem Vorhandensein und dem Verhalten dieser Schicht ein sicherer Schluss auf die Entwicklungsweise des Wirbels und die Stammesgeschichte desselben ziehen lässt.

Wie sich aus der Betrachtung des Querschnittes (Taf. III Fig. 3cd) auf das Deutlichste ergibt, finden wir um den Doppelkegel eine dünne

Schicht verkalkten Knorpels gelagert, aus welcher sich dorsal und ventral, gegen Rückenmarks- und Blutgefässeanal zwei kleine, kolbig verdickte Strahlen erheben, während an der Seite eine ganze Reihe derselben erscheinen, die jedoch viel niedriger sind. Ich halte dieselben für die in der Entwicklung zurückgebliebenen Homologa der von der Oberfläche des centralen Doppelkegels bis an die Peripherie zwischen die Knorpelzapfen sich erhebenden Strahlen, die zuerst auftretend ein charakteristisches Merkmal der Wirbel der Lamnidae und deren nächsten Verwandten sind, wie ich später ausführlich auseinander zu setzen Gelegenheit haben werde. Weshalb sie nicht zur vollen Ausbildung gekommen sind, vermag ich für's Erste nicht zu sagen, allein der Grund möchte vielleicht in dem baldigen Auftreten der concentrischen Lamellen zu suchen sein, mit deren Ausbildung und Vermehrung die Masse der radiären Strahlen abnimmt. Ich möchte dabei den Gedanken nicht gänzlich von der Hand weisen, dass veränderte statische Verhältnisse eine Aenderung im Baue des Wirbels bedingen, sei es nun, dass die radiären Strahlen durch Resorption, oder durch Mangel der Ablagerung von Kalksalzen in der Umgebung der radiären Fasermassen in den Hintergrund gedrängt werden. Den letzten Gründen sind wir nun freilich mit diesem Gedanken nicht näher gerückt, allein wir haben doch damit Gesichtspuncte gewonnen, mit denen künftige Forschungen zu rechnen im Stande sind.

Die Vorstellung, die ich mir von der ersten Entwicklung der Wirbel der Selache mache, wäre die, dass nach Ausbildung des centralen Doppelkegels und der darauf gelagerten Schicht verkalkten Knorpels dorsale, ventrale und seitliche Strahlen ausschliessen, die die erste Anlage der Knorpelzapfen der Neur- und Hämapophysen umschliessen. Nachdem dieselben als kurze Fortsätze auftretend sich gebildet, tritt wahrscheinlich unter dem Einflusse von der Peripherie hereindringender Gefässe eine Lamelle verkalkten Knorpels auf und danach wird die Weiterentwicklung der radiären Strahlen bis auf die in unmittelbarster Umgebung der radiären, zwischen den Knorpelzapfen befindlichen Ernährungsbahnen auftretenden, schwachen Verkalkungen behindert, um so mehr, weil auf die erste zusammenhängende, concentrische Kalklamelle in bestimmten regelmässigen Abständen immer neue folgen und dem Wirbel genügenden Halt und ausreichende Festigkeit verleihen. Jedenfalls ist dann dabei hervorzuheben, dass diese Lagen sich in continuo ausbilden, wenig-

stens weist an dem frischen Wirbel nichts darauf hin, dass dieselben aus ursprünglich getrennten Stücken entstehen.

Werfen wir nun die Frage auf, ob diese Art der Entwicklung, die Ausbildung continuirlicher, concentrischer Lamellen beibehält, so glaube ich, muss die Antwort darauf verneinend lauten. Wenn ich die von QUECKETT und OWEN gegebene Abbildung als richtig annehme, und mir dabei das Bild des erwachsenen Wirbels vergegenwärtige, so müssen wir eine weitere Entwicklungsphase unterscheiden. Nachdem sich etwa 8—10 zusammenhängende, concentrische und in nahezu gleichen Abständen befindliche Lamellen mit ihren sparsamen, radiären Strahlen gebildet haben, entstehen in der streifigen Oberflächenschicht, deren Faserung ich bereits Erwähnung gethan habe, Verkalkungen, die das Bild dicht gedrängter, radiärer Strahlen darbieten, wie QUECKETT und OWEN es zeichnen, und aus diesen entwickeln sich nun mit dem fortschreitenden Wachsthum die dichter gedrängten und unregelmässigeren, concentrischen Lamellen der Peripherie in einer Weise, wie es bereits KÖLLIKER recht treffend geschildert hat. Zu gleicher Zeit ändert sich das Bild an der Oberfläche des Wirbels. Die Leisten entsprechen den verkalkten, radiären Strahlen und die feinen Oeffnungen verschwinden, so weit meine Erfahrung reicht. Die peripheren, concentrischen Lamellen bilden sich nun allmählig in folgender Weise aus. Die radiären Strahlen, welche deutlich eine Schichtung darbieten (Taf. IV Fig. 1), werden mit fortschreitendem Wachstume, das in einer Längenzunahme besteht, im centralen Theile verändert. Sie werden in über einander liegende Stücke gespalten und dieser Spaltung geht allemal eine rosenkranzförmige Einschnürung voran. Die Trennung schreitet von dem Centrum gegen die Peripherie vor, die einzelnen Stücke wachsen aus und vereinigen sich schliesslich unter einander zu den peripheren, concentrischen Lamellen. Dieser Vereinigungsprocess lässt sich deutlich von der Peripherie gegen das Centrum hin verfolgen und nur im äussersten Theile des Skelets erscheinen die Strahlen zusammenhängend. So complicirt und eigenthümlich diese Bildungsweise erscheint, so ist dieselbe doch kein Paradoxon, sondern findet sich auch bei den übrigen Haien vielfach modificirt wieder, und ich erinnere dabei unter anderem an *Cestracion*, wo zuerst eine Differenzirung im Centrum sich geltend macht, der dann der Verkalkungsprocess an der Oberfläche folgt.

Beim Trocknen zeigt der Bau des Wirbels wesentliche Veränderungen, jedoch nicht in dem Maasse, als dass es nicht gelänge, die

im frischen Zustande sich zeigenden Theile wieder zu erkennen. Die Veränderungen sind selbstverständlich Folge der Schrumpfung der zwischen den concentrischen Lamellen gelegenen Faserknorpelmassen. Die verkalkten Lagen nähern sich einander und manchmal in einem solchen Grade, dass eine Verbindung der Lamellen vorgetäuscht werden kann (Taf. III Fig. 5). Das zeigt sich mehr an der Peripherie, als im Centrum, weil dieselben hier dicker und somit widerstandsfähiger sind. Dabei tritt dann auch der wellige Verlauf deutlicher zu Tage. Die radiären Strahlen legen sich theilweise um wie im Centrum, oder, wo sie wie an der Oberfläche des erwachsenen Wirbels stärker sind, erfahren sie Verbiegungen (Taf. IV Fig. 1). Wie stark die Einwirkung der Schrumpfung der Weichtheile ist, ersieht man am besten aus dem Verhalten des mächtigen Doppelkegels, welcher verbogen und zwischen den vier hyalinen Knorpelzapfen, die weniger schrumpfen als der Faserknorpel, gefaltet erscheint. Die Wirbelränder werden dabei einander beträchtlich entgegengekrümmt. Uebrigens möchte ich bei dieser Gelegenheit bemerken, dass die oberen und unteren Bogen nicht ausschliesslich aus hyalinem Knorpel bestehen, sondern dass ähnlich wie bei *Cestracion*, sehr reichlich, Fasern hindurchgehen, jedoch werde ich erst in dem Abschnitte über die *Lamnidae* auf die histologischen Details der Wirbel von *Selache* näher eingehen.

Der centrale Doppelkegel (verkalkter Knorpel mit spindelförmigen Zellen) nimmt vom Centrum gegen die Peripherie allmählig an Dicke zu (Taf. III Fig. 4 *b*), ist am Ende keulenförmig aufgetrieben und bildet so die aufgeworfenen Wirbelränder. Er zeigt deutlich eine Streifung oder lamellöse Schichtung (Taf. III Fig. 4 *b*), welche genau den concentrischen Lamellen entspricht. Es muss somit auch hier eine schichtweise Ablagerung stattgefunden haben. Im Centrum des Wirbels, am Chordacanal (Taf. III Fig. 4 *e*) ist derselbe tief eingebuchtet und diese Aushöhlung ist mit einer faserknorpligen Masse erfüllt, welche die Chorda bis auf einen feinen, centralen Strang verdrängt und sich dann als dünne Lage, der Mitte der Wirbelhöhlung entsprechend auf den centralen Doppelkegel weiter ausbreitet. Gegen die Peripherie hin nimmt sie an Mächtigkeit zu und geht ohne Weiteres in das stark entwickelte Zwischenwirbelgewebe über, welches wulstartig vorspringend (Taf. III Fig. 4 *a*) den Raum für die Rückenseite beengt.

Nach dieser Schilderung der Wirbel unserer lebenden *Selache* wende ich mich zu den fossil aufgefundenen. VAN BENEDEK¹ ge-

¹ l. c.

lang es bereits die Anhängsel des männlichen Geschlechtsapparates und die fanons branchiaux einer Selache im Crag von Antwerpen nachzuweisen, und ich schätze mich glücklich, dass es mir vergönnt war, aus dem gleichen Fundorte einen zugehörigen Wirbel zu bestimmen. Derselbe (Taf. IV Fig. 5) ist nicht vollständig erhalten und seine Wirbelhöhlung besitzt einen Durchmesser von 6 Cm. Der Querschnitt dieses fossilen Wirbels zeigt, dass weder in der Form noch in der Structur desselben ein Unterschied gegenüber unserer jetzt lebenden Selache vorhanden ist (Taf. III Fig. 5). Ist der Wirbel auch nur Bruchstück, so lässt sich doch die Gesamttform leicht construiren und es möchte schon auf den ersten Blick einleuchten, dass man es mit einem Schwanzwirbel (gleiche Entfernung der oberen und unteren Knorpelzapfen von einander) eines halb erwachsenen Thieres zu thun hat. Die peripheren, radiären Kalkstrahlen sind weggebrochen. dagegen erscheinen die ersten peripheren, concentrischen, dichter gedrängten Lamellen in der Nähe der Lücke des einen Knorpelzapfens, der natürlich durch Gesteinsmasse ersetzt ist. Will man den von VAN BENEDEN gegebenen Namen *Selache aurata* festhalten, so möge es geschehen. Vom vergleichend anatomischen Standpunkte aus betrachtet, spräche für die Berechtigung nur der Umstand, dass bei dem fossilen Wirbel aus dem Crag die Faserknorpelmasse zwischen den innersten concentrischen Lamellen verkalkt erscheint. In wie weit dieses Verhältniss sich auch bei der lebenden Selache findet, werde ich bei der Schilderung der histologischen Einzelheiten in dem Abschnitte über Lamnidae erörtern.

Im Uebrigen ist die mit kurzen Strahlen versehene Belegsschicht des centralen Doppelkegels (Taf. IV Fig. 5) deutlich sichtbar, besonders schön zeigen sich aber die auch hier etwas wellig verlaufenden, inneren, concentrischen Lamellen, sowie die sparsamen, sie durchsetzenden, feinen, radiären Strahlen mit ihren Gefässcanälen.

Dieser Fund eines fossilen Selachewirbels bekam nun aber für mich ein erhöhtes Interesse durch das Studium der Structur dreier *Carcharodonten*wirbel, von denen ich den einen (Taf. IV Fig. 4) *Carcharodon antwerpensis* nennen will. Ob die beiden anderen Wirbel den beiden *Carcharodontengattungen*, die LE HON aus den Zähnen als *Carcharodon Escheri* und *megalodon* bestimmt hat, angehören, ist natürlich nicht zu entscheiden, da sie nicht mit den entsprechenden Zähnen zusammen gefunden worden sind. Immerhin möchte ich doch die Aufmerksamkeit auf diese Uebereinstimmung in den Zahlen lenken. *Carcharodon antwerpensis* ist aber unzweifelhaft als neue

Gattung zu betrachten. Sie bilden meines Erachtens die schönsten Uebergänge zu den Selachewirbeln und zwar steht *Carcharodon antwerpensis* der Selache am nächsten, während der *Carcharodon* (Taf. IV Fig. 2) die meiste Uebereinstimmung mit dem lebenden *Carcharodon Rondeletti* zeigt, von dem ich Dank KÖLLIKER'S Güte einen Schwanzwirbel untersuchen konnte, der auch ihm seiner Zeit als Gegenstand der Beobachtung diente. Gehört nun auch dieser Wirbel einem ziemlich jungen Thiere an, so dass sich aus dessen Structur nicht ohne Weiteres ein zutreffendes Bild der Verhältnisse beim Erwachsenen an den verschiedenen Abschnitten des Rumpfes construiren lässt, so kann man sich doch durch Vergleichung mit den Wirbeln der übrigen Lamnidae eine klare Vorstellung des Wesentlichen im Baue machen. Da KÖLLIKER¹⁾ eine vollkommen zutreffende Beschreibung und auch eine correcte Abbildung des *Carcharodon*-Wirbels gegeben hat, so kann ich das Weitere auf später versparen, um so mehr, weil ich die Hoffnung hege bis dahin erwachsene Exemplare zur Untersuchung zu erhalten. Ich will sonach nur das Wesentliche im Bau hervorheben.

Lamna, *Oxyrhina*, *Odontaspis* und *Alopias* haben zwischen den Knorpelzapfen der Bogen nur radiäre Strahlen, die allerdings oftmals gablige Theilungen zeigen, allein bei *Carcharodon* tritt zwischen ihnen, mitten zwischen Centrum und Peripherie, eine deutliche concentrische Lamelle auf und theilt die Masse der Strahlen in einen äusseren und inneren Abschnitt. In ersterem zeigen sich Andeutungen von feineren, concentrischen Lamellen, während sie im letzteren zu fehlen scheinen. Dabei möchte ich aber darauf aufmerksam machen, dass es sich bei erwachsenen Exemplaren anders verhalten könnte, und dass sich sowohl in der inneren, wie in der äusseren Abtheilung concentrische Lamellen finden möchten. Immerhin werden aber die radiären Strahlen entschieden vorherrschend sein. Zudem möchte ich als ein weiteres, charakteristisches Merkmal, wenigstens der Schwanzwirbel von *Carcharodon*, die Schmalheit des Abschnittes zwischen den mit den Neurapophysen zusammenhängenden Knorpelzapfen, gegenüber dem zwischen den Haemapophysenzapfen gelegenen, ventralen, hervorheben, ein Verhalten, welches seinen weiteren Ausdruck in der Vielstrahligkeit des letzteren findet. Ferner hebt KÖLLIKER²⁾ und das ist für die Betrachtung der fossilen Wirbel von grossem Interesse hervor, dass er bei einem von J. MÜLLER selbst

1) l. c. Taf. XIV. Fig. 9.

2) l. c.

als *Carcharodon* bestimmten Hai ein in jeden Knorpelzapfen hineinragendes und vom Doppelkegel ausgehendes Knochenplättchen gesehen habe. Eine Entstehung der concentrischen Lamellen durch Vereinigung von Fortsätzen radiärer Strahlen lässt sich nicht nachweisen und somit ist die Frage nach der Entwicklungsweise eine offene, jedenfalls sind aber die Strahlen das Primäre, die Lamellen das Secundäre.

Betrachten wir nun die drei fossilen Wirbel aus dem Crag (Taf. IV Fig. 2, 3, 4), die sämtlich meiner Meinung nach dem Schwanze angehören, so zeigen alle drei die ungleiche Stärke des dorsalen und ventralen zwischen den Zapfen gelegenen Abschnittes. Dieses Verhalten tritt am wenigsten deutlich bei *Carcharodon antwerpensis* zu Tage, nicht mehr als es auch bei dem fossilen Selachewirbel der Fall ist. Im Uebrigen möchte es aber nach der vorhin gegebenen Beschreibung wohl kaum einem Zweifel unterliegen, dass der Wirbel (Taf. IV Fig. 2), der einen Wirbelhöhlendurchmesser von 5 Cm. besitzt, einem *Carcharodon* angehörte, der unserer jetzt lebenden Form am nächsten stand. Vor allen Dingen treten die radiären Strahlen dominierend hervor, theilweise sogar mit charakteristischen, gabelförmigen Theilungen und entfalten sich gegen die Peripherie hin immer stärker. Dennoch herrscht ein wesentlicher Unterschied gegenüber den Structurverhältnissen der Schwanzwirbel, wenigstens eines jungen, lebenden *Carcharodon*. In der inneren Hälfte überwiegen die concentrischen und etwas wellig verlaufenden Lamellen und die radiären Strahlen sind, wenn auch nicht verschwunden, doch sehr viel feiner und sparsamer. In der peripheren Hälfte lassen sich ebenfalls concentrische Lagen erkennen, allein dieselben stellen unzusammenhängende, dicht gedrängte und etwas einwärts gebuchtete, quere Verbindungsbrücken zwischen den Hauptstrahlen dar (Taf. IV Fig. 2). Von Gefässcanälen ist übrigens ebenso wenig etwas mit Sicherheit zu entdecken, wie am lebenden *Carcharodon*wirbel.

Während nun die allgemeine Form, abgesehen von den Grössenunterschieden (Wirbelhöhlendurchmesser 7 Cm.), dieselbe bleibt, bietet der zweite *Carcharodon*wirbel (Taf. IV Fig. 3) gegenüber dem ersten wesentliche Differenzen dar. Die Strahlen der auf dem Doppelkegel liegenden, verkalkten Knorpelmasse sind deutlicher und es ragen in die von den Knorpelzapfen eingenommenen Räume kleine Blätter (Taf. IV Fig. 3), wie sie von KÖLLIKER von dem einen lebenden *Carcharodon* geschildert wurden. Vor Allem fällt aber in die Augen, dass sich die concentrischen Lamellen nahezu über zwei Drittel des

Wirbels von innen nach aussen ausgedehnt haben, während die radiären Strahlen bedeutend in den Hintergrund gedrängt sind. Auffällig ist dabei ferner, dass sich im Inneren zwischen den Lamellen verkalkte Knorpelmassen finden. jedoch möchte ich dabei nicht unterlassen hervorzuheben, dass bereits KÖLLIKER darauf aufmerksam gemacht hat, dass bei den lebenden *Carcharodonten* eine solche Solidification des Wirbelinneren durch verkalkten Knorpel nichts Seltenes ist.

Auch im peripheren Theile des Wirbels (Taf. IV Fig. 3) sind charakteristische Veränderungen vor sich gegangen. Die radiären Strahlen sind schwächer und die dicht gedrängten peripheren Verbindungslamellen finden sich nur im dorsalen und namentlich ventralen Theil des Wirbelkörpers, der zwischen den Knorpelzapfen liegt, sowie in den an die Zapfen grenzenden, seitlichen Massen. Dagegen sind sie in dem überwiegenden Theile der letzteren verschwunden, oder besser gesagt, sie haben vollkommen ausgebildeten concentrischen Lamellen Platz gemacht und diese treten als seitliche Ausläufer der radiären Strahlen auf (Taf. IV Fig. 3). Zudem erscheinen die letzteren namentlich dort, wo die Bildung concentrischer Lamellen beginnt vielfach durchbrochen in derselben Weise, wie wir das von den peripheren radiären Strahlen der Wirbel der *Selache maxima* kennen gelernt haben.

Wenden wir uns nun schliesslich zur Betrachtung des Wirbels von *Carcharodon antwerpensis*, der einen Wirbelhöhlendurchmesser von 10,5 Cm. besitzt, so tritt, glaube ich, die Aehnlichkeit mit einem Selachewirbel aufs Klarste zu Tage. Die Bildung der concentrischen Lamellen erstreckt sich noch über zwei Drittel des Wirbels hinaus und lassen sich die dicht gedrängten, peripheren (Taf. IV Fig 4) sehr gut von den regelmässigen, centralen unterscheiden. Die queren, dicht gedrängten Verbindungslamellen zwischen den radiären Strahlen sind so gut wie vollkommen verschwunden. Die Menge der radiären Strahlen im Inneren hat ebenfalls abgenommen und sie treten eigentlich nur in der unmittelbarsten Umgebung des centralen Doppelkegels deutlich zu Tage. Sehr klar erscheint an der Grenze der streifigen Schicht die Bildung der peripheren concentrischen Lamellen. Die Strahlen sind wie bei *Selache* in über einander liegende Abschnitte getheilt, von denen die tieferen innen breiter werdend sich einander nähern und schliesslich mit einander verschmelzen. Es müssen hier also im Leben Resorptions- und Appositionsvorgänge stattgefunden haben, allein in welcher Weise und aus welchen Grün-

den ist natürlich am fossilen Wirbel nicht mehr aufzuklären. Ebenso wenig lässt sich die Frage lösen, in welcher Weise die innersten Lamellen bei diesen fossilen Carcharodonten entstanden sind. Immerhin ist diese allmähige Umwandlung der Strahlenbildung in die Lamellenbildung oder das Zurücktreten der einen bei der Ausbildung der anderen höchst interessant und stammesgeschichtlich von bedeutender und entscheidender Wichtigkeit.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel III.

- Fig. 1. Natürliche Grösse. Schwanzwirbel einer jungen Selache. *a* Neurapophysen. *b* Schaltstück. *c* Aufgeworfener Rand des Doppelkegels. *d* Leisten. *e* Intervertebrallücke. *f* Hämapophysen.
- Fig. 2. Natürliche Grösse. Rumpfwirbel desselben Thieres. *a* Neurapophyse. *b* Aufgeworfener Rand des Doppelkegels. *c* Haemapophyse.
- Fig. 3. Natürliche Grösse. *a* Neurapophyse. *b* Gablige Theilung einer concentrischen Lamelle. *c* Strahlige Belegschrift des centralen Doppelkegels. *d* Kolbig verdickte Strahlen zwischen den Zapfen der Neurapophysen. *e* Centraler Doppelkegel. *f* Haemapophyse. *g* Radiäre Strahlen.
- Fig. 4. Natürliche Grösse. *a* Rückenmarkrohr. *b* Centraler Doppelkegel. *c* Zwischenwirbelgewebe. *d* Feinstreifige Faserknorpelmasse zwischen den concentrischen Lamellen. *e* Einbuchtung des centralen Doppelkegels mit Faserknorpel erfüllt. *f* Radiärstreifige periphere Belegschrift. *g* Blutgefässrohr.
- Fig. 5. Grösse $\frac{3}{4}$. Querschnitt durch ein Segment eines getrockneten Rumpfwirbels von Selache maxima.

Tafel IV.

- Fig. 1. Schnittfläche des getrockneten Wirbels von Selache maxima.
- Fig. 2 u. 3. Querschliffe durch die beiden Carcharodontenwirbel aus dem Crag von Antwerpen.
- Fig. 4. Querschliff durch den Wirbel von Carcharodon antwerpensis.
- Fig. 5. Querschliff durch den Wirbel von Selache aurata (van Beneden) aus dem Crag von Antwerpen.

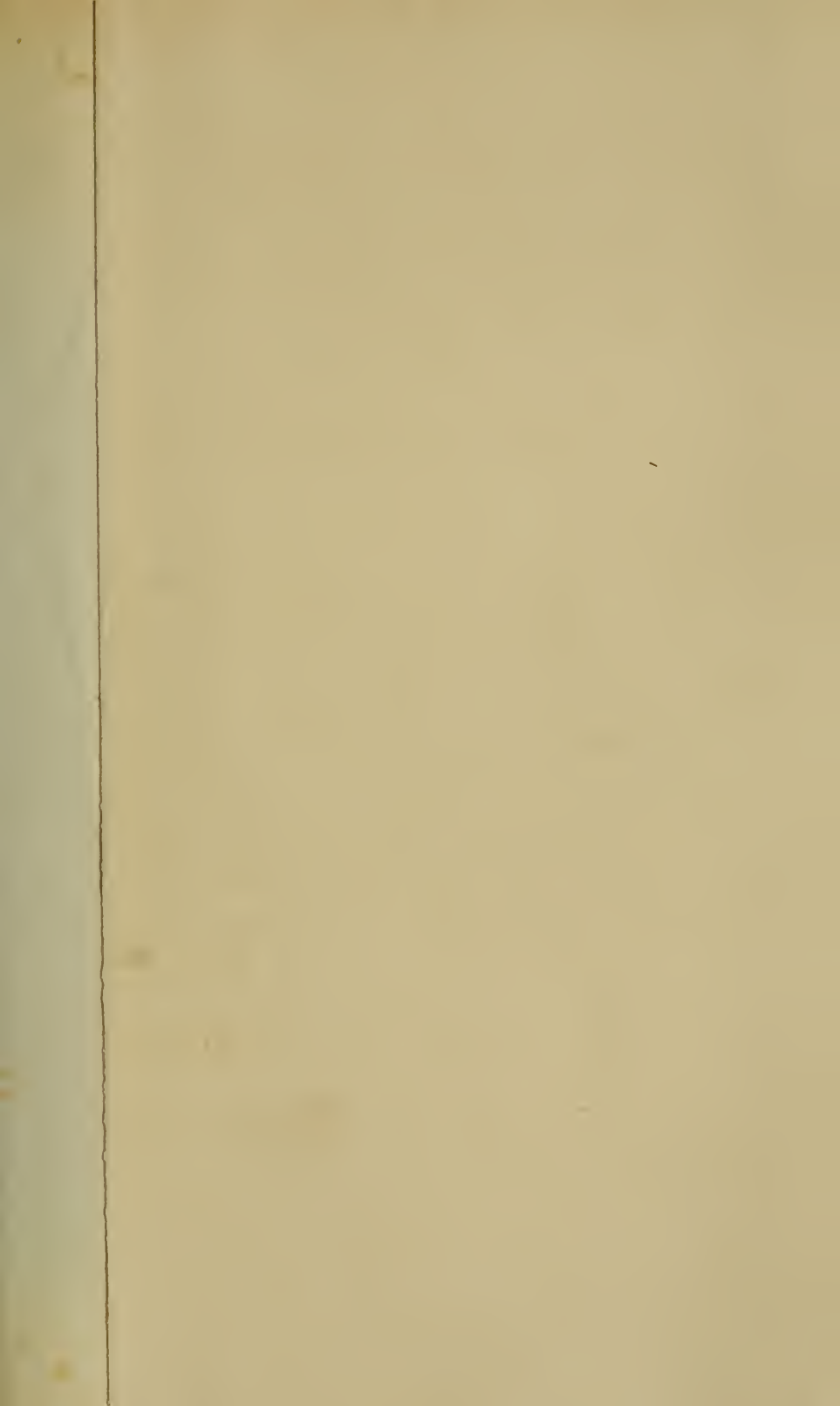


Fig. 1.

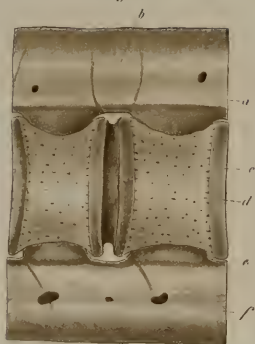


Fig. 4.

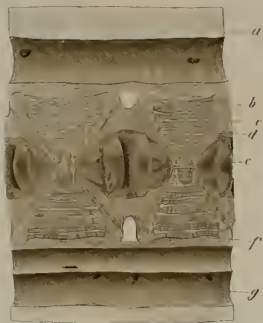


Fig. 2.

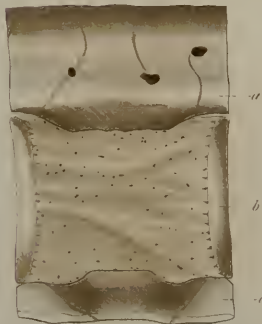
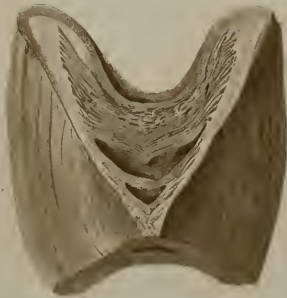
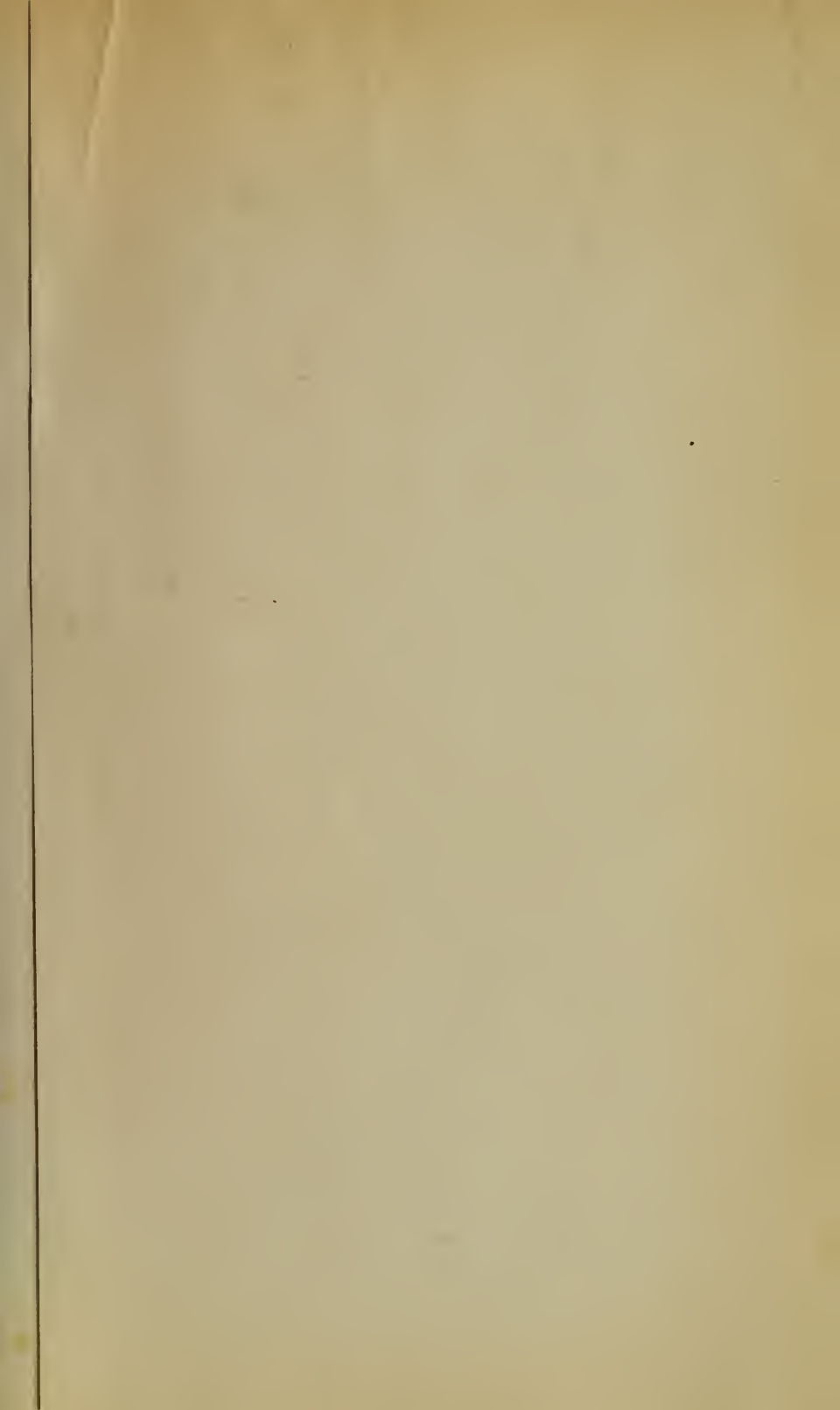


Fig. 3.



Fig. 5.





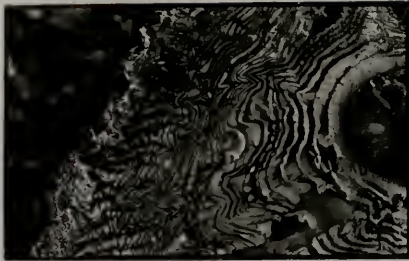


Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 5.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Gegenbaurs Morphologisches Jahrbuch - Eine Zeitschrift für Anatomie und Entwicklungsgeschichte](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [4_Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Hasse Carl

Artikel/Article: [Die fossilen Wirbel. Morphologische Studien. 43-58](#)