Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus ang.)[1])

von

Prof. R. Wiedersheim
in Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel VII u. VIII.

I. Das Skelet.

Das Skelet ist, so viel mir bekannt, theils in seinem ganzen Umfang, theils nur in einzelnen Abschnitten bis jetzt dreimal Gegenstand der Beschreibung gewesen. Zwei von den hierüber erschienenen Arbeiten, welche wir Owen (l. c.) und Peters (l. c.) verdanken, datiren vom Jahre 1839 resp. 1845 und entsprechen keineswegs den wissenschaftlichen Anforderungen von Heutzutage. Der dritte Aufsatz beschränkt sich auf die Schilderung des Kopfskelets und bildet einen Abschnitt des von Huxley verfassten Handbuches der Anatomie der Wirbelthiere. Er ist der ganzen Anlage des Buches entsprechend nur kurz gehalten und offenbar nur dazu bestimmt, eine allgemeine Uebersicht des dem Schädel zu Grunde liegenden Bauplanes zu entwerfen. Die beigefügten zwei Holzschnitte entsprechen diesem Zweck vollkommen und machen keinen Anspruch auf genaue Durchführung der einzelnen Abschnitte.

---

[1]) Litteratur.

R. Owen. Description of the Lepidosiren annectens, Linnean Soc. Vol. XVIII. 1839.

Th. Bischoff. Lepidosiren paradoxa. Leipzig 1840.

J. Hyrtl. Lepidosiren paradoxa, Monogr. Prag 1845.

W. Peters. Ueber einen dem Lepidosiren annectens verwandten Fisch von Quellimane.

Krauss. Ueber einen lebendigen Lungenfisch (Lepidosiren annectens) Owen, Württemb. naturw. Jahresh. 1864.

v. Klein. Beiträge zur Anatomie der Lepidosiren annectens.

C. Gegenbaur. Schultergürtel der Wirbethiere.

A. Günther. Description of Ceratodus Phil. Trans. of the Royal Soc. 1871.

Eine solche wird überhaupt an der Hand eines Holzschnittes kaum oder nur sehr schwer zu erreichen sein und schon aus diesem Grunde erachtete ich die Herstellung genauer lithographischer Abbildungen für höchst wünschenswerth. Ich gehe nun über zur Darstellung der Resultate meiner eigenen Studien.

A. Der Schädel.

Der Schädel von Protopterus liegt tief in die dicken Kaumuskeln eingegraben, ist aber trotzdem leichter als jeder Amphibienschädel frei und rein zu präpariren. Gleich von vornherein fällt der Knorpelreichthum in den hinteren und seitlichen Partieen auf, doch ist das ganze Gehäuse auch reichlich durch Deckknochen[1]) eingeschient und macht deshalb einen äusserst compacten, festen Eindruck.

Auf der Dorsalseite, dicht unter der Haut liegend, treffen wir einen mässig gewölbten, dreieckigen Knochen, welcher sich gegen die Schnautzenspitze zu stark verjüngt (Fig. 1, 3, 5 bei N). Er ruht auf dem knorpeligen Dach der Nasenkapsel und ich möchte ihn deshalb mit Huxley für ein Nasenbein erklären. Ein Os praemaxillare kann aus später zu erläuternden Gründen nicht darin enthalten sein.

An die hintere breite Basis des Knochens legen sich zwei flügelartige, in der Mittellinie anfangs enge zusammenstossende, später aber weit von einander divergirende dünne Knochen an (Fig. 1, 3, 5 bei S). Sie sind auch bei L. paradoxa vorhanden und liegen in einem Niveau mit dem Nasale; dorsalwärts sind sie convex, an ihren ventralen Seiten entsprechend concav und laufen nach hinten zipfelmützenartig in zwei zarte Spitzen aus. Diese enden oberhalb der Hinterhauptsgegend und der ganze Knochen erscheint jederseits hoch von der eigentlichen Schädeldecke abgehoben, so dass man am präparirten Schädel frei dazwischen durchblicken kann. Am frischen Präparat ist der ganze Zwischenraum von dem zum Processus coronoideus mandibulae ziehenden M. temporalis ausgefüllt und mit der gewaltigen Entwickelung des genannten Kaumuskels bringe ich auch die Entstehung der beiden sonderbaren Knochenlamellen in Verbindung, d. h. ich halte sie für in Folge des Muskelzuges entstandene Ossifica-

[1]) Der Reichthum oder vielleicht die alleinige Ausstattung mit im Perichondrium entstandenen Knochen ist ein Haupt-Charakteristikum für das Skelet von Protopterus, wie nach Günther für dasjenige von Ceratodus.

tionszonen in der Fascia temporalis resp. in der fast den ganzen Kopf einhüllenden, subcutanen Fascie überhaupt. Mit dem bis jetzt dafür gebrauchten Namen „Supraorbitalknochen" ist nichts erklärt, ja der Name ist schon deswegen nicht passend, weil sie sich weit über das Gebiet der Augenhöhle hinaus erstrecken [1]).

Vorne, gegen die Nasenkapsel zu, sind sie an ihrer Unterfläche durch kurzes, straffes Bindegewebe an die später als Processus ascendentes, sowie als Processus antorbitales zu beschreibenden Ausläufer der Pterygo-palatin-Spange angeheftet (Fig. 6, 7, AF und Pasc).

Unterhalb dieser Knochenlamellen stösst man auf das eigentliche Schädeldach, welches durch einen einzigen, unpaaren Fronto-parietal-Knochen (Fig. 1, 3, 5, FP) gebildet wird. In der Mittellinie erhebt er sich zu einer hohen, messerscharfen Kante, von welcher ebenfalls der M. temporalis entspringt. Von hier aus fallen die beiden Seitentheile giebeldachähnlich steil ab und zwar ragen sie an der lateralen Schädelwand vorne weiter herab, als hinten im Bereich der Ohrblase (Fig. 3, FP). Am erstgenannten Punkt sind sie nur durch eine sehr schmale Knorpelzone von den Vorderenden der Ossa pterygo-palatina getrennt und sind erst in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen, wenn man den (später zu schildernden) Trabecular-Knorpel entfernt, an dessen Innenfläche sie sich hinab senken. Huxley scheint jene trennende Knorpelzone nicht anzunehmen und lässt die betreffenden Knochen sich vollkommen berühren. Die Vorderenden der Fronto-parietalia erreichen nicht die knorpelige Nasenkapsel, sondern sind von ihr durch eine häutige Fontanelle getrennt (Fig. 3, 5, 6 bei Ht), welche sich nach vorne zu auch theilweise am Processus ascendens des Pterygo-palatinum inserirt (Fig. 3, 5, 6, Pasc). Durch die Seitenpartie dieser bindegewebigen Platte tritt der Opticus (Fig. 5, II) hindurch und in der Medianlinie ihrer dorsalen Fläche erblicken wir einen schlanken Knorpelstab, der nach vorne zu sich verbreiternd in das Knorpelgerüst der Nase übergeht (Fig. 5, 6 Es). Bei einem jungen Exemplar habe ich ihn so stark entwickelt gefunden, dass er den Zwischenraum zwischen den beiden Processus ascendentes vollkommen ausfüllte und nach rückwärts mit den Stirn-Scheitelbeinen continuirlich zusammenhing.

[1]) Bischoff nennt sie ihrer Beziehungen zur Muskulatur wegen „Jochbeine", obgleich er selbst fühlt, dass damit nicht das Richtige getroffen sein kann.

Nach hinten laufen die letztgenannten Knochen in eine Spitze aus und schieben sich damit auf eine ziemliche Strecke über das Supraoccipitale herüber (Fig. 1, vor Spo[1]). Dieses schliesst das Schädeldach nach rückwärts ab und ist an seiner hinteren Circumferenz mit einem oder zwei oberen Wirbelbogen sammt den zugehörigen Dornfortsätzen[1]) synostotisch verbunden (Fig. 1, 3, 5, Spo). Lateralwärts finden sich zwei Oeffnungen (Fig. 5, 12, XII) für den Durchtritt der Hypoglossus-Wurzeln[2]).

Ehe ich nun zur Beschreibung des Primordialschädels übergehe, fahre ich fort in der Betrachtung der übrigen Schädelknochen und zwar zunächst in der des O. pterygo-palatinum (PP). Dies ist eine bogig geschwungene, ausserordentlich starke Knochenlamelle, welche mit breiter Basis an der vorderen inneren Circumferenz des Quadratknorpels beginnend, unter allmäliger Verjüngung ihren Weg nach oben vorne und medianwärts nimmt, um schliesslich an jener Stelle der Schädelbasis mit ihrem Gegenstück zusammenzustossen, wo wir sonst den Vomer und das Palatinum zu suchen gewöhnt sind. Die Vereinigung beider Hälften in der Medianlinie ist kaum noch spurweise durch eine Naht (Fig. 2 Nh) angedeutet und es gehört ein sehr kräftiger Druck eines starken Messers dazu, um beide von einander zu trennen. Ist das geschehen, so sieht man (Fig. 5, SF) wie sie sich an der Stelle ihres Zusammenstosses bedeutend verdicken und pflockartig von unten her in der Regio nasalis einkeilen. Am stärksten prägt sich dies aus in der Median-Linie, wo sie das Septum nasale in seiner grössten Ausdehnung constituiren.

Fig. 18 illustrirt dies sehr deutlich, und man sieht zugleich, wie die Pterygo-palatina (PP) in ihrem Innern ein reiches Balkengerüst mit Havers'schen Canälen besitzen.

An diesem seinem Vorderende zerfällt nun jeder Knochen ausserdem noch in einige Fortsätze, wovon drei von der Ventral-

---

[1]) Basalwärts am Schädel ist eine Gliederung in Wirbelkörper so wenig vorhanden als an der Wirbelsäule.

[2]) Die Seitenpartieen des Supraoccipitale schieben sich ventralwärts hohlrinnenartig sehr weit gegen die Mittellinie vor, ohne dass sie jedoch an dem mir vorliegenden Präparat zu vollständiger Berührung kämen. Sie bedecken dabei den das Chorda-Ende einhüllenden Knorpel und erscheinen auf einem Sagittalschnitt des Schädels mit ihrem Schnittrand * auf Fig. 5. Auf seiner medialen Seite ist das Supraoccipitale nirgends von Knorpelmassen überlagert, wohl aber an seiner lateralen, durch die Capsula auditiva und deren basale Rückwärtsverlängerung Fig. 3, OB.

fläche des Schädels her sichtbar sind, während uns der vierte nach Absprengung der Sehnenknochen S schon einmal begegnet ist. Ich habe ihn Processus ascendens (Fig. 6, 7 Pasc) genannt und ebenso habe ich für einen der drei anderen den Namen Processus antorbitalis vorgeschlagen. Es geschah dies aus dem Grund, weil er nach Lage und Aussehen dem gleichnamigen Gebilde der Urodelen, vor allem der Phanerobranchiaten zu entsprechen scheint. Die zwei noch übrig bleibenden Fortsätze schauen in die Mundhöhle herein (Fig. 2, 17, 18, E u. E¹) und sind mit zwei quer und schief gestellten schneidenden Messern zu vergleichen. Sie sind mit Email überzogen und erzeugen mit denen der anderen Seite eine Kreuzfigur deren hintere Schenkel weit lateralwärts divergiren, so dass zwischen beiden ein nach hinten sehr weit offener Winkel entsteht. Der Fortsatz E trägt zwei hintereinander liegende schneidende Kanten und die hintere davon liegt in der medianwärts fortgesetzt gedachten Axenverlängerung des Processus antorbitalis. Eine genauere Einsicht in diese einigermassen complicirten Verhältnisse dürfte erreicht werden durch eine Vergleichung der Fig. 2, 3 und 7 auf welch letzterer die gleichen Bezeichnungen angebracht, die knorpeligen Nasenkaspeln jedoch entfernt sind. Da diese Abbildung das linke Pterygo-palatinum im Profil zeigt, so sieht man die Zahnlamellen bei E u. E¹ nur von der Kante.

Die früheren Beschreiber sind gewiss vollkommen im Recht, wenn sie in der Pterygo-palatin-Spange nicht nur ein Gaumenflügelbein, sondern auch noch einen Vomer erblicken. Wie wichtig übrigens zur Feststellung dieser Ansicht entwickelungsgeschichtliche Studien sein müssten, liegt auf der Hand; leider sind aber hierfür des schwer zu gewinnenden Materials wegen nur geringe Aussichten vorhanden.

Mit der Innenfläche des hinteren Abschnittes vom Pterygopalatinum kommt jederseits das Parasphenoid (Fig. 2, 5, Ps¹) in die engste Berührung und erzeugt an dieser Stelle einen von seiner Hauptmasse scharf abgeknickten Fortsatz, welcher zusammen mit dem anstossenden Pterygo-palatinum die vordere Hälfte der Schädelbasis kahnartig vertieft (Fig. 2 u. 5).

Im Uebrigen ist das Parasphenoid ein sehr einfacher, vorne quer abgestutzter, hinten dagegen stielartig ausgezogener, dorsal gehöhlter Knochen, ganz von demselben Typus, wie er Fischen und Amphibien eigenthümlich ist. Mit seinem hinteren Ende umscheidet er ventralwärts den Chorda-Knorpel, dessen dorsale, von

Seiten des Supraoccipitale gelieferte Hülse wir oben schon kennen gelernt haben.

Was das Parasphenoid allein von demjenigen anderer niederer Wirbelthiere unterscheidet, ist der Umstand, dass es erstens, wie schon erwähnt, vorne quer abgestumpft erscheint, und dass es ferner lange nicht so weit nach vorne reicht, sondern von dem Punkte H auf Fig. 2 und 5 durch Knorpel (Prs) fortgesetzt wird. Da letzterer unter scharfer Knickung von ihm abgeht, so kann man auch hier, wie bei Selachiern (Gegenbaur) von einer „Basalecke" reden.

Aussen an der Quadrat-Region liegt ein langer, schmaler Knochen Fig. 1—5, Sq, welcher dem Squamosum oder Tympanicum der Amphibien entspricht. Sein unteres, abgerundetes Ende einer — sowie der hintere Ursprung des Pterygo-palatinum (Fig. 5, PP) andererseits scheiden das Gelenkende des rein knorpeligen Quadratums (Qu) von aussen und innen ein, wodurch demselben der genügende Grad von Festigkeit verliehen wird, um als solides Widerlager für die Mandibula dienen zu können.

Ganz nahe dem Hinterrand des Squamosums liegt ein zarter Knochensplitter und nicht weit davon ein zweiter von dreieckiger Form (Fig. 3, Op, Op[1]). Beide halte ich für Opercularia was aus ihren nahen Beziehungen zu der Kiemenfalte deutlich hervorgeht. Der erste davon ist einerseits an die Regio quadrata des Squamosum und das obere Ende des Hyoids (Hy), der zweite nur an letzteres durch kurzes, straffes Bindegewebe befestigt.

Zwei seitlich am hinteren Abschnitt der Schädelbasis sitzende, stabartige Knochen (Fig. 1—3, KR) bringe ich später im Zusammenhang mit dem Visceralskelet zur Sprache.

Ich gehe nun über zur Betrachtung des Primordialschädels[1]), der auch beim erwachsenen Thier im ausgedehntesten Maasse erhalten und auf sämmtlichen Abbildungen durch einen blauen Farbton hervorgehoben ist.

Auf den ersten Blick erkennt man, dass die knorpeligen Schädelpartieen ihren ganzen topographischen Beziehungen nach in erster Linie den Trabekeln, den Parachordal-Elementen und den damit verschmolzenen Ohrblasen der übrigen Vertebraten entsprechen. Sie betheiligen sich stark am Aufbau der seitlichen Schädelwand (Fig. 1, 4, 5, 6, Tr) und sind hier von den Trigeminuslöchern durch

[1]) Bei Ceratodus ist er viel ausgedehnter und bildet eine ringsgeschlossene Knorpelkapsel, ganz wie bei Selachiern. Vgl. Günther, Taf. XXXV Fig. 2.

bohrt (Fig. 1, 3, V^1—V^3). Der Raum zwischen Squamosum, Parasphenoideum, Pterygo-palatinum, Occipitale und Fronto-parietale wird von ihnen vollkommen ausgefüllt und sie erzeugen in der Regio petrosa eine auf der ventralen, wie auf der dorsalen Seite deutlich ausgebauchte Gehörkapsel (Fig. 1—3, Ob u. Ob^1). Ein Foramen ovale ist nicht vorhanden, dagegen sind die drei Bogengänge gut entwickelt und durch den Knorpel hindurch wohl zu erkennen. In noch viel höherem Grade ist dies aber der Fall, wenn man das Präparat etwas eintrocknen lässt, was den Effekt hat, die betreffenden Gebilde als deutliche Wülste hervortreten zu lassen.

Dicht vor der Gehörblase (Fig. 2, VII) liegt basalwärts das Facialisloch, während hinter ihr der Glossopharyngeus (IX) und Vagus (X) durchtritt. An letzterer Stelle zieht sich der Knorpel weit an der Schädelbasis hinunter zum hintersten, schnabelförmigen Ende des Parasphenoids, verläuft darauf medianwärts und stösst von beiden Seiten dorsalwärts von dem letztgenannten Knochen in der Medianlinie unter Bildung einer unpaaren Platte zusammen. Diese hängt mit den Hüllmassen der Chorda (Fig. 5 HM) innig zusammen und entspricht dem Basi-occipitale der Amphibien. Ueber ihr Verhalten zum Supraoccipitale und Parasphenoideum habe ich mich früher schon ausgesprochen und komme jetzt nicht mehr darauf zurück.

Wie nun die Knorpelmassen ventralwärts zusammenstossen, so thun sie es auch dorsalwärts und zwar geschieht dies unterhalb der Hinterenden des unpaaren Fronto-parietale, welches man deshalb zuvor absprengen und bei Seite legen muss. Man sieht dabei, dass die vom Gehörsack herauf ziehenden Knorpellamellen auch noch das unter den Fronto-parietalia steckende Vorderende des Supra-occipitale überlagern. Wir haben es somit — und um dies deutlich zu erkennen, vergleiche man auch die einen Sagittalschnitt durch den Schädel darstellende Figur 5 bei Su — in der Regio petroso-occipitalis mit einem rings vollkommen geschlossenen, theilweise vom Supra-occipitale austapezirten Knorpelrohr zu schaffen. Auf derselben Figur sieht man auch, wie der Gehörsack, ganz ähnlich wie bei Teleostiern, gegen das Cavum cranii herein weit geöffnet ist (OB ^{1}).

In der Richtung nach vorne verschmälern sich die trabecularen Knorpelzüge, während sie von aussen her die Contactstelle zwischen Fronto-parietale und Parasphenoid umgreifen. Bezüglich des letzteren Punktes stimmen sie mit Menobranchus und Pro-

teus überein (vergl. hierüber meine Arbeit über das Kopfskelet der Urodelen (Morph. Jahrbuch III)). Eine weitere Aehnlichkeit mit den Kiemenmolchen liegt darin, dass die Trabekeln mit ihren Vorderenden in der Mittellinie zusammenfliessen, doch geschieht dies hier in viel stärkerem Grade, nämlich unter Bildung einer langen und breiten Knorpelplatte, welche Huxley (l. c.) Praesphenoid nennt (Fig. 2, Prs). Ich habe oben schon erwähnt, dass sie sich unter scharfem Bug vom vorderen Ende des Parasphenoids absetzt und zum Theil noch in die Mundhöhle frei hereinschaut. Von hier aus krümmt sie sich wie das Vorderende eines Nachenbodens allmälig nach oben und bringt so das Cavum cranii nach vorne zum Abschluss (Fig. 5, Prs). In der Medianlinie des Schädels jedoch besitzt die Ethmoidplatte — denn als eine solche haben wir sie aufzufassen — einen von oben in sie eindringenden Ausschnitt und diesem Umstand ist es zuzuschreiben, dass sie auf der letztgenannten Abbildung das Schädeldach nicht ganz zu erreichen scheint. Letzteres wäre in dem Moment der Fall, wo wir einen seitlich von der Mittellinie durchschnittenen Schädel betrachten würden und dabei könnten wir beobachten, wie jene mit der das Nasendach formirenden Knorpelplatte ununterbrochen zusammenhängt.

Im vordersten Abschnitt der Schädelhöhle ist die Dura mater enorm entwickelt und bildet einen förmlichen Ausguss derselben. Sie ist von den beiden Olfactorii durchbohrt. Zieht man diese Haut, was nicht leicht gelingt, ab, so geräth man auf ein mehrere Millimeter dickes, dicht verfilztes Bindegewebslager (Fig. 5, B) und erst auf dieses folgt die oben besprochene, hyalinknorpelige Ethmoidalplatte. An der Ausschnittsstelle der letzteren, also in der Mittellinie, bildet jenes fibröse Gewebe einzig und allein die vordere Schädelwand und es stösst hier direkt an die pflockartigen, medianwärts enge zusammenstossenden Vorderenden der Pterygopalatina (Fig. 5, SF).

Letztere bilden den Hauptabschnitt und das eigentliche feste Gerüste der Nasenscheidewand; ausserdem aber existirt noch ein knorpeliges Septum (Fig. 5, 17, SK), welches nach vorne zu stumpf kegelförmig endet und hier zwischen die gegen die Schnauze zu etwas divergirenden Fortsätze E, E des Pterygo-palatinum (Fig. 2, 5, 17) eingelassen ist. Dieses so gestaltete, etwa zapfenartige Vorderende, ist von einem dicken Perichondrium (Fig. 17, Pch) überzogen und passt genau in die Höhlung eines compakten Knorpels hinein (Fig. 5, 6, PK), an dem man eine obere und un-

tere Fläche, sowie 3 Paar Fortsätze unterscheiden kann. Letztere sind nur von der Dorsalfläche sichtbar (Fig. 6) und zwar kann man ein hinteres, auf dem Vorderende der Nasenscheidewand reitendes Paar *(b)*, ferner zwei flügelartige, seitliche Lamellen *(c)* und endlich ein vorderes in die Oberlippe eingebettetes Paar unterscheiden *(a)*. Die obere Fläche des in Frage stehenden Knorpels ist convex, die untere leicht vertieft und mit zwei dicht nebeneinander stehenden spitzen Zähnen versehen. Ich halte das Ganze für die erste, und zwar allerprimitivste Anlage eines Praemaxillare oder eigentlich nur für einen knorpeligen Vorläufer desselben, insofern bis jetzt mit Ausnahme jener zwei Zähne von Knochenbildungen gar nichts zu sehen ist. Gerade in letzterem Umstand aber liegt für mich eine schöne Bestätigung der bekannten Hertwig'schen Theorie über die Bildung der Belegknochen der Mundhöhle. Der Protopterus ist eben bezüglich der Genese seines Zwischenkiefers auf einer sehr niederen Entwickelungsstufe stehen geblieben, in der es noch zu keiner Concrescenz von Zahnsockeln und somit noch zu keiner eigentlichen Knochenbildung gekommen ist.

Die seitlichen Nasenpartieen erscheinen als zierliche, gegitterte, blasenartige Anhängsel des Septums (Fig. 6, NK). Sie ragen, wie ein Blick auf die Figur 1 zeigt, rechts und links vom Nasenbein (N) weit hervor und indem sie so nur von der äusseren Haut bedeckt liegen, erinnern sie an die Riechkapseln der Kiemenmolche. (Vergl. meine Studien über das Kopfskelet der Urodelen.)

In Folge der von der Ventralseite einspringenden, oben schon ausführlich gewürdigten Vorderenden der Pterygo-palatina ist der Binnenraum der Nasenkapsel in dorso-ventraler Richtung bedeutend beschränkt, während er sich lateralwärts ziemlich weit ausdehnt (Fig. 17, 18 Cnas).

Der Boden wird zum grössten Theil von Pterygo-palatinum, sowie von der Mucosa oris und nur zum allerkleinsten Theil von einigen schmalen Knorpellamellen (NK) gebildet.

Die Mundschleimhaut ist hier sehr verdickt und in eben so viele hohe Falten gelegt, als einspringende Buchten und Winkel zwischen den sternförmigen Zahnleisten existiren; letztere werden von jenen Falten förmlich ausgegossen. Von Nasendrüsen vermochte ich keine Spur nachzuweisen, wohl aber dringt ausser dem Olfactorius noch ein starker, auch bei Urodelen in ganz denselben Beziehungen existirender Ast des Ramus I Trigemini in das Ca-

vum nasale herein, um dieses bei Trg (Fig. 6 u. 18) jedoch wieder zu verlassen und gegen die Schnauzenspitze auszustrahlen [1]).

Endlich muss ich noch eines hinter der Nasenkapsel auftauchenden, elegant geschwungenen Knorpelfadens Erwähnung thun (Fig. 1, 2, 3, 6 bei AF[1]). Derselbe scheint mit den vorderen Enden der Trabekel continuirlich zusammenzuhängen und nimmt von hier aus seinen Weg nach auswärts, rückwärts, wobei er in die die Oberlippe begrenzende Hautfalte eingelassen ist.

Es fragt sich, ob man dieses Gebilde, welches bei L. paradoxa [2]) eine viel grössere Entfaltung zeigt, das aber bei Protopterus, wie es scheint, noch von Niemand [3]) gesehen worden ist, nicht mit mehr Recht für einen Antorbital-Fortsatz im Sinne der Urodelen ansprechen soll, als jenen früher schon geschilderten und mit AF bezeichneten Fortsatz des Pterygo-palatinum?

B. Das Visceralskelet und die Gliedmaassen.

Das Visceralskelet betreffend ist zunächst über die Mandibula (Fig. 3, 4, 7, 8) Folgendes zu berichten.

Sie besteht aus zwei, vorne in der Mittellinie unter Bildung einer kräftigen Spina mentalis (Fig. 4, Spm) durch eine sehr feste Synchondrose vereinigten Seitentheilen, wovon jeder wieder in drei Componenten zerfällt. Die Hauptmasse wird durch das ausserordentlich feste und solide Articulare AA[1] repräsentirt und an dieses schliesst sich aussen das schmale Dentale (D). Das dritte Stück besteht aus Hyalinknorpel; es beginnt als breite, dicke, hinten mit einer Gelenkgrube (Fig. 7, GF) versehene Platte (CM) am hinteren Ende der Innenseite vom Articulare. Mit diesem ist es fast untrennbar verbunden und liegt eingebettet in einer tiefen Nische, welche sich nach vorne bei dem Punkte * in einen engen Canal fortsetzt.

Das Articulare bildet dessen Innen-, das Dentale dessen Aussenwand und sprengt man einen dieser Knochen ab, so sieht man den obgenannten Knorpel, zu einem feinen Fädchen verdünnt, hindurchziehen, um bei dem Punkt S auf Fig. 4 wieder zu Tage zu

---

[1]) Auch bei Protopterus, so gut wie bei Lepidosiren existiren vordere und hintere Nasenlöcher, was ich Owen gegenüber, welcher die Choanen übersehen hat, ausdrücklich hervorhebe.

[2]) „Oberlippenknorpel" der Autoren.

[3]) Nur Peters (l. c.) hat es abgebildet und er unterscheidet jederseits sogar zwei Oberlippenknorpel, einen „vorderen" und „hinteren".

treten. Von hier an liegt somit das zarte Knorpelband ausserhalb des knöchernen Unterkiefers, direkt unter der äusseren Haut. Es nimmt seinen Weg nach vorwärts einwärts zur Synchondrose der Mandibel, um an dieser Stelle sich etwas emporzukrümmen und von beiden Seiten zu einer starken Platte (Fig. 4, Co) zusammen zu fliessen. Ihr unterer Rand (P) ist bogig ausgeschnitten, während sich der obere zu drei hornartigen Fortsätzen *(c, b)* erhebt, welche durch zwei tiefe Incisuren von einander geschieden sind. Die ganze, so gestaltete Knorpelplatte ruht in einer tiefen, an der Aussenfläche der vordersten Mandibularzähne *d, d'* gelegenen Bucht, was auf der Figur 4 deutlich zum Ausdruck kommt.

Ehe nun die beiden Knorpelbänder zu der oben beschriebenen Vereinigung kommen, erzeugen sie an ihrem oberen Rand jederseits einen hohen, säbelartig geschwungenen Fortsatz *(a)*, welcher sich in die Bucht zwischen vorderem und hinterem Mandibular-Zahn *(d* und *e)* hineinfalzt und so weit emporragt, dass er mit seinem Ende in's Niveau der Zahnspitzen zu liegen kommt.

Es erhebt sich nun die Frage, wie ist der ganze Knorpelcomplex aufzufassen und haben frühere Beschreiber Recht damit gethan, ihn mit den Labialknorpeln der Selachier in eine Parallele zu bringen? Ich glaube nicht, kann mir aber gut vorstellen, wie jene zu dieser Ansicht gelangten. Sie fassten eben den Knorpel nur von der Stelle S an, in seinem Zug nach vorne, in's Auge, ohne zu ahnen, dass er mit dem Articular-Knorpel in organischem Zusammenhang steht. Gerade letzterer Umstand aber ist für seine Auffassung entscheidend und man kann keinen Augenblick im Zweifel darüber sein, dass es sich dabei um nichts Anderes handeln kann, als um den Meckel'schen Knorpel. Allerdings ist derselbe hier in seiner vorderen Partie so absonderlich gestaltet und gelagert, wie dies bei keinem andern Wirbelthiere mehr zur Beobachtung kommt. Es beruht dies meiner Ansicht nach auf der dürftigen Entwicklung des Dentale externum, welches deshalb den Knorpel nur zum kleinsten Theil von aussen zu umscheiden im Stande ist.

Schliesslich noch ein Wort über das Articulare (A). Wie man auf der Figur 5 und 8 erkennt, festigt dieser Knochen im Verein mit dem Hinterende des Dentale externum [1]) die vom Me-

[1]) Das Articulare schaut noch am unteren Rand des Dentale externum heraus (Fig. 3, 4, 8, A[1]).

ckel'schen Knorpel gebildete Articulationsstelle für das Quadratum (Fig. 7, CM, GF). Unmittelbar darüber wächst er zu einem relativ monströsen Processus coronoideus (Fig. 3, 4, 7, 8, Prc) aus, der übrigens in gerader Proportion steht zu der starken Kaumuskulatur. Nach vorne davon stürzt das Articulare steil ab und erzeugt hierauf an seinem oberen Rand eine lange, messerartig zugeschärfte Lamelle (Sl), welche ganz von Zahnschmelz überzogen ist und deshalb ein polirtes glänzendes Aussehen zeigt. Nach vorne zu erhebt sich dieselbe zu pflockartig gestalteten, ebenfalls von Schmelz überzogenen Zähnen *(d* und *e)*. Sie dringen geschwulstartig so mächtig über den Aussenrand des Articulare (Fig. 4) hervor, dass sie gleichsam als Vorwerke des Unterkiefers imponiren und da sie an ihrem oberen, freien Ende schneidende Kanten tragen, so kann man sich lebhaft vorstellen, wie sie unter dem Einfluss einer excessiv entwickelten Kaumuskulatur als scharfe Messer oder Meissel einer ausserordentlichen Kraftleistung fähig sein müssen. Ich habe den Schmelzcharacter auf der Abbildung 4 und 7 durch feine Punktirung wieder zu geben versucht, um dadurch die übrigen Partieen des Articulare scharf abzugrenzen.

Das hinter der Mandibel liegende Hyoid (Fig. 3, 8, Hyd) ist ein schlanker, oben und unten keulenförmig aufgetriebener, in seinem Mittelstück eingeschnürter Knochen. Er ist lateralwärts leicht ausgebaucht und hängt an seinem oberen Ende durch starke Bandmassen mit dem Unterkiefer und dem Quadratknorpel zusammen (Fig. 8 Bdr, Bdr[1]). Der Knochen ist keineswegs solid, sondern bildet nur eine äusserst dünne Hülse um einen central liegenden dicken Knorpelstab, der an seinem oberen und unteren Ende ohne irgend welche Präparation frei zu Tage tritt. In der Medianlinie sind die Unterenden beider Knochen durch sehr spärliches Bindegewebe verbunden.

Die skeletogene Grundlage des Kiemenapparates besteht aus sechs gracilen, leicht geschweiften Knorpelstäben (Fig. 8, 1—6), welche in der Kiemenschleimhaut eingebettet liegen und fünf Kiemenlöcher begrenzen (I—V). Sie sind von sehr ungleicher Länge und Stärke; am schwächsten ist der vordere, am kürzesten der hintere. Am längsten ist der zweite und fast ebenso lang und zugleich am stärksten unter allen ist der dritte.

Alle Kiemenbögen sind nach oben in feine Spitzen ausgezogen und schliesslich gehen sie in fibröse Stränge über, wodurch sie an der Basis cranii befestigt sind. Der erste Bogen trägt nur

eine sogenannte falsche Kieme, der zweite und dritte gar keine, wogegen die drei letzten reichlich mit Kiemenfransen ausgestattet sind. Auffallend lang und breit ist der zweite Kiemenschlitz, welcher nach oben nicht, wie alle übrigen, durch einen Schleimhautvorhang abgeschlossen ist, sondern von der Mucosa basis cranii direkt begrenzt wird. Ich bemerke hier schon ausdrücklich, dass die äusseren Kiemen von Protopterus mit der Kiemenhöhle selbst gar nichts zu schaffen haben, sondern dass sie aussen und zwar nach hinten und oben davon an der freien Hautfläche zu suchen sind. (Vergl. Fig. 9 bei KF.) Weiter kann ich mich darüber an dieser Stelle nicht verbreiten und gehe jetzt über zur Besprechung der Kopfrippe (Fig. 1, 2, 3, 8 KR).

Als solche fasse ich mit Humphry vorläufig jenen langen Knochenstab auf, welcher hinter dem Vagusloch an der Schädelbasis entspringend seine Richtung nach hinten, aussen und unten nimmt. Dabei kreuzt er sich mit dem oberen Ende des Schulterbogens, wie dies auf Figur 8 dargestellt ist. Sein proximales Ende ist stark verbreitert, von vorne nach hinten wie platt gedrückt, so dass es bei der Profilansicht (Fig. 8) allein nicht ganz richtig beurtheilt werden kann. Auf seiner obersten Fläche liegen zwei mit Knorpel überzogene, durch förmliche Kapselbänder mit dem Schädelgrund verbundene Gelenkfacetten. Es handelt sich also, genau genommen, um ein Doppelgelenk, ganz ähnlich demjenigen am proximalen Ende der Urodelen-Rippen. Zieht man von der Articulationsstelle an der Basis cranii eine gerade Linie nach rückwärts zur Unterfläche der Wirbelsäule, so geht diese durch die proximalen Rippenenden und dieser Umstand muss auch für die Beurtheilung jenes Gebildes in die Wagschale fallen.

Bei näherer Untersuchung erkennt man, dass die Kopfrippe ihrer grössten Masse nach aus Knorpel besteht und dass der Knochen, ganz ähnlich, wie wir dies beim Hyoid gesehen haben, nur eine dünne periphere Scheide darstellt. Diese Thatsache d. h. die ursprünglich rein hyalinknorpelige Anlage würde schon allein genügen, um den Gedanken an eine Clavicula im Sinne der Teleostier von der Hand zu weisen; dazu kommen aber noch die topographischen Beziehungen des Knochens. Sie weisen nemlich keineswegs auf eine Entstehung vom Integument aus hin, sondern könnten viel eher noch den Gedanken erwecken, dass wir es mit einem Appendikel des Branchialapparates zu schaffen haben. In diesem Sinne scheint auch Huxley den Knochen aufzufassen, wenn er ihn „Gaumen-Kiemenbein“ nennt. Eine

Erklärung ist damit freilich so wenig gegeben, als mit den von Owen und Bischoff gebrauchten Namen: „Griffelknochen“ oder „Suspensorium der Schulter“, gleichwohl aber ist jene Bezeichnung aus topographischen Gründen nicht unpassend gewählt. Von der vorderen Circumferenz des fraglichen Gebildes entspringt die Pharynxmuskulatur, während sich von der hinteren eine starre, fibröse Membran zur Basis cranii hinüberspannt. Sie erreicht letztere nicht direkt, sondern inserirt sich zunächst am Schultergürtel, sowie an der kleinen Knochenschuppe *Su* (Fig. 8), welche das oberste Ende des Schultergürtels mit dem Schädel verbindet. Von jenen Punkten aus zieht sie weiter und verwächst, wie oben erwähnt, mit der Basis cranii nach hinten und etwas oberhalb vom Vagusloch. Diese fibröse Haut bildet die hinterste Wand d. h. den eigentlichen Blindsack des Kiemenraumes; sie ist dabei nach hinten ausgebaucht und wird in dieser Lage von der Kopfrippe expandirt erhalten. Mich definitiv über die Bedeutung der letzteren in morphologischem Sinn zu entscheiden, vermag ich bis jetzt noch nicht, da ich bei keinem andern Wirbelthiere irgend etwas Aehnliches kenne, wodurch eine Vergleichung möglich würde.

Ich wende mich nun zur Beschreibung des Schulterbogens und der vorderen Extremität. Beide, namentlich aber der erstere, sind schon mehrmals Gegenstand der Beschreibung gewesen. Vor allem ist es die Arbeit Gegenbaur's (l. c.), welche sich in eingehendster Weise mit diesem Thema befasst und in Anbetracht dieses Umstandes könnte es beinahe überflüssig erscheinen, noch einmal darauf zurück zu kommen. Gleichwohl aber kann ich nicht darauf verzichten, denn ich hatte durch den Besitz jüngerer Exemplare Gelegenheit einerseits manches von Gegenbaur zweifelhaft Gelassene zu constatiren, andrerseits bin ich in diesem und jenem Punkt zu wesentlich andrer Auffassung gekommen.

Der Schultergürtel besteht aus zwei, an ihrem unteren vorderen Ende durch eine Knorpelcommissur continuirlich verbundenen Spangen, die an ihrer vorderen inneren Fläche von der Kiemenschleimhaut direkt überzogen sind und so im Verein mit der Kopfrippe ganz ähnlich wie bei Fischen für den hintersten Blindsack des Bronchialraumes ein festes schalenartiges Gerüste abgeben. Medianwärts sind sie gegenseitig durch eine fibröse, trommelfellartig ausgespannte Haut mit einander verbunden und fassen den Herzbeutel zwischen sich. Von ihrem hintersten, obersten Ende spannt sich die oben schon erwähnte, in eine fibröse Lamelle

eingebettete Knochenschuppe hinüber zur Schädelbasis, mit der sie sich fest verlöthet. Dieses Gebilde ist zum erstenmal von Peters (l. c.), wenn auch nur flüchtig beschrieben, abgebildet und Suprascapulare genannt worden. Bei Ceratodus nimmt es viel grössere Dimensionen an, verhält sich aber sonst principiell nicht verschieden. Somit ist der Schulterbogen der Dipnoi im Gegensatz zu dem der Selachier, wo eine derartige Verbindung nirgends existirt, an den Schädel geheftet und stimmt in dieser Beziehung mit Ganoiden [1]) und Teleostiern überein.

Wie ein Blick auf die Figur 8 beweist, übertrifft jede Schultergürtelhälfte den Hyoid- und Mandibularbogen an Länge, während sie sich im Aufbau nicht wesentlich von jenen unterscheidet. Wie z. B. bei der Mandibel, so unterscheiden wir auch hier ein dickeres oberes und schlankeres unteres Ende und ebenso dienen auch hier knöcherne und knorpelige Elemente als Baumaterial.

Was den Schultergürtel von Protopterus sofort principiell von demjenigen aller übrigen Wirbelthiere unterscheidet, sind folgende drei Punkte, die ich deswegen gleich hervorheben will:

1) Er liegt mit Ausnahme seines oberen Endes tief im Fleische des Rumpfes begraben und es hat sich deshalb noch keine eigentliche, für ihn ausschliesslich bestimmte Muskulatur differenzirt.
2) Er trägt an seinem hintersten äussersten Ende zeitlebens funktionirende Kiemen.
3) Die Extremität articulirt mit ihm ganz oben, fast an seinem äussersten Ende, so dass man, abgesehen von jenem Suprascapulare so gut wie von gar keinem dorsalen Abschnitt des Schulterbogens reden kann [2]).

Jede Hälfte ist in ihrem oberen, schaufelartig verbreiterten

---

[1]) Bei Acipenser besitzt jener Knochen noch eine knorpelige Grundlage, bei allen übrigen Ganoiden ist er wie bei Protopterus durch Schwund derselben zu einem freien Deckknochen geworden. Vergl. hierüber auch Gegenbaur (l. c. p. 105—106), der ihn übrigens bei Protopterus nicht erwähnt.

[2]) Diese Thatsache erscheint mir für die Frage nach der Herkunft des Beckengürtels von hoher Bedeutung, denn es wird sich fragen, ob der bei weitaus der grössten Mehrzahl der Fische nur durch ein ventrales Stück repräsentirte Beckengürtel nothwendigerweise als rückgebildet aufzufassen ist? Freilich würde eine Verneinung dieser Frage auch eine Negation der ursprünglichen Kiemenbogennatur desselben in sich schliessen.

Abschnitt medianwärts rinnenartig ausgehöhlt, und nach hinten, abwärts von einer scharfen Kante begrenzt. Das hinterste Ende wird durch einen Knochen (Fig. 8, OE) gebildet, der sich nach kurzem Verlauf in zwei Zinken gabelt, die auf der Abbildung durch punktirte Linien angedeutet sind [1]). Sie bilden auf der lateralwärts von dem Knochen liegenden Knorpelplatte ein deutliches Relief OE[1] und sind deshalb auch ohne Entfernung derselben schon deutlich zu erkennen. Jene Knorpelplatte nun, die man am ehesten mit einem Articulare vergleichen könnte, beginnt als schmaler kurzer Knorpel bei **, verbreitert sich dann sehr rasch und während ihr unterer Rand einen nur mässig gewellten Verlauf nimmt, schwillt der obere zu zwei kurz hintereinander liegenden Prominenzen an. Die hintere (Zp) erhebt sich zapfenartig und über sie ist das Basalglied der Extremität hutartig herübergestülpt, so dass man also bei Protopterus wie bei vielen Selachiern, Ganoiden und Teleostiern nicht von einem Humerus-Kopf, sondern von einer Humerus-Pfanne und einem Scapularkopf [2]) sprechen kann. Die zweite, von der ersten durch eine Incisur getrennte Prominenz (C) ist der Form nach mit einem Processus coronoideus des Unterkiefers zu vergleichen. In diesem Durchmesser erreicht der Knorpel seine grösste Breite und fällt dann unter plötzlicher Verjüngung nach vorne steil ab (Knp), um, in eine seichte Furche des Knochens ks eingelagert, sich zungenförmig zuzuspitzen. An dem Punkt † dringt er in den Knochen ks hinein und erscheint nach kurzem Verlauf wieder bei *y* [3]). Von hier schwillt der Knorpel mehr und mehr an und wird von ks so unvollständig umscheidet, dass er auch noch am unteren Rand zu Tage tritt. Schliesslich überschreitet er die Mittellinie und bildet die früher schon erwähnte, starke Knorpel-Commissur zur Verbindung beider Schultergürtelhälften. Von einer Naht ist Nichts nachzuweisen.

---

[1]) Gegenbaur erwähnt diesen Knochen nicht, was mit seiner sonst so sehr exacten Beschreibung des Schultergürtels nicht recht stimmen will.

[2]) Als Scapula kann man den mit dem Knorpel Knp genetisch zusammenhängenden Knochen OE bezeichnen; ob aber die mit C bezeichnete Prominenz als erste Andeutung eines Procoracoids aufzufassen ist, muss ich dahin gestellt sein lassen.

[3]) Gegenbaur stellte dies s. Z. als wahrscheinlich hin, konnte es aber, da ihm offenbar nur ältere Exemplare zu Gebot standen, nicht mit voller Sicherheit beweisen.

So liegen die Verhältnisse bei jüngeren Thieren; bei älteren tritt der Knorpel mehr in den Hintergrund und innerhalb des Knochens ks geht er spurlos verloren (Vgl. Gegenbaur). Es erübrigt noch, zu bemerken, dass der letztgenannte Knochen, welcher das eigentliche feste Skelet des Schultergürtels bildet, an der Innenseite des zuerst beschriebenen Knochen OE beginnt und ihn also medianwärts ähnlich einscheidet [1]), wie wir dies lateralwärts von Seiten des Knorpels OE¹ gesehen haben. Der Knochen ks ist, wie dies auch Gegenbaur annimmt, als im Perichondrium des ursprünglich ganz knorpeligen Schulterbogens entstanden aufzufassen, während OE mehr den Eindruck eines Knorpelknochens macht. Letzterer ist überdies mit dem Knorpel OE¹ so innig verwachsen, dass wohl beide in genetischer Beziehung unter einem Gesichtspunkte aufzufassen sind. Dadurch wird die Aehnlichkeit mit einer Mandibel noch frappanter, denn wie dort, so finden wir auch hier, eine Art von Meckel'schem Knorpel, sowie einen grossen Deckknochen im Sinne eines Dentale externum.

Wir haben somit gesehen, dass Protopterus in seinem Schulterbogen die von den Selachiern ererbte primitive Knorpelspange viel reiner und in grösserer Ausdehnung bewährt hat, als dies selbst bei Accipenser und Spatularia der Fall ist. Dieses Thier steht somit bezüglich des genannten Punktes gerade in der Mitte. Unterstützt wird diese Auffassung auch durch das Verhalten der als accessorische Bildungen fungirenden Deckknochen. Solche finden sich bei Ganoiden jederseits constant in der Vierzahl und in ganz gesetzmässiger Lagerung. Bei Protopterus dagegen existirt, wenn wir absehen von dem Knorpelknochen OE nur ein einziger [2]) Deckknochen ks und dieser liegt seiner grössten Ausbreitung nach am medialen (vorderen) Umfang des Schulterbogens, also dicht hinter der Schleimhaut des Branchialsackes. Dies scheint mir gegenüber den Ganoiden, bei welchen die betreffende Knochenkette stets nur lateralwärts und zum grössten Theil im Niveau der äusseren Haut gelegen ist, höchst wichtig und von grossem Belang für die Beurtheilung dieser Kno-

[1]) Es ist dies ein weiteres Beispiel für die uns jetzt schon öfters vorgekommene, höchst eigenthümliche Thatsache, dass das Primordial-Skelet des Protopterus fast durchweg zuerst medianwärts perichondrostotische Belegknochen aufweist, während wir bei andern Vertebraten das Gegentheil beobachten.

[2]) Bei Ceratodus und L. paradoxa zerfällt er durch eine Naht in einen oberen und unteren Abschnitt.

chenbildungen. Dass dieselben bei Ganoiden, wo sie die auch für andere Hautknochen characteristischen Skulpturen etc. tragen, ihrer Genese nach (vergl. O. Hertwig's Arbeiten) auf das Hautskelet (Hautzähne) überhaupt zurückführbar, d. h. mit letzterem identificirbar sind, steht ausser allem Zweifel und so mögen sie immerhin den Namen „Clavicularia" etc. führen. Hält man nun aber daneben den Schulterbogen des Protopterus in seiner tiefen, der äusseren Haut weit entrückten Lage und erwägt man ferner seine weiter unten noch zu erläuternden Beziehungen zum Kiemenapparat, so wird man wohl die Frage aufwerfen dürfen, ob der an seiner Innenseite entstandene Deckknochen seiner Genese nach nicht auf die Mucosa oris resp. auf die Schleimhaut der Kiemenhöhle zurückgeführt werden kann? Damit würde er in Parallele gestellt mit anderen Schleimhautknochen des Mundes, dem Parasphenoid, Vomer etc. und der Name Claviculare wäre nicht mehr zu rechtfertigen.

Wie ich schon früher bemerkte, sitzen die äusseren Kiemen auf dem hintersten freien Ende des Knochens OE auf. Bei jungen Thieren, von 9—12 Centimeter thun sie dies direct, bei älteren entfernen sie sich eine kleine Strecke davon und hier geben dann Bindegewebe und Gefässe das Verbindungsglied ab.

Stets unterscheidet man drei Kiemenfäden, zwei grössere obere und einen ganz kleinen unteren (Fig. 8, 9 bei KF.). Sie scheinen bezüglich ihrer Form, Farbe und Grösse sehr bedeutenden individuellen Schwankungen unterworfen zu sein, denn bald sind sie fast haarfeine, tief schwarz gefärbte kurze oder längere Fäserchen, bald wieder breitere hell- oder dunkelbraune Bänder, die sich an ihrem freien Ende ziemlich rasch zuspitzen. Von aussen, am unpräparirten Thier betrachtet, sitzen sie dicht oberhalb der das proximale Ende der Extremität sichelartig angreifenden Kiemenfalte (Fig. 9, †, KF) und nichts lässt darauf schliessen, dass sie nicht einfach in der Cutis stecken, sondern dass sie zum Schulterbogen in den obgenannten Beziehungen stehen. Wie schon Peters l. c. ganz richtig gesehen hat, erhalten die äusseren Kiemen von Protopterus ihre Arterien aus dem II., III. u. IV. Aortenbogen, während nur zwei Venen existiren. Bei der histologischen Untersuchung sieht man, wie jeder Kiemenfaden von einer Menge heller, pilzartiger Höckerchen über und über bedeckt ist. Jedes davon entspricht einer ganz freiliegenden Capillarschlinge und ich konnte ähnliche Verhältnisse an den äusseren Kiemen von Siren lacertina constatiren. Weder hier noch dort vermochte ich mit

Sicherheit als äusserste Schicht das bei Salamandrinen längst bekannte, Flimmerepithel nachzuweisen; möglich, dass der Erhaltungsgrad beider Präparate kein zureichender war. Von Muskelelementen ist ebenso wenig irgend eine Spur nachzuweisen und nur nach Analogie-Schlüssen kann ich annehmen, dass die wenigen Nervenfasern dem Vagus zugerechnet werden müssen.

Was nun endlich die vordere Extremität betrifft, so ist sie ja, so gut wie die hintere, ihrer allgemeinen Configuration nach längst bekannt und ich darf füglich von einer ausführlichen Schilderung derselben absehen, nur über die skeletogene Grundlage möchte ich kurz Folgendes bemerken.

Man kann am proximalen Ende ein Sockel- oder Basalglied unterscheiden, über dessen Beziehung zum Schultergürtel oben schon berichtet wurde. Dasselbe besitzt distalwärts einen grösseren vorderen und kleineren hinteren zapfenartigen Auswuchs (Fig. 8, *, *).

Eine dritte kürzere, aber stärkere Prominenz liegt in der Mitte und damit ist die übrige freie Flosse mittelst Bindegewebe verbunden. Letztere besteht aus einer langen Kette cylindrischer, in distaler Richtung an Grösse successive abnehmender Stückchen, welche durch Bindegewebe mit einander verbunden und seitlich bis zum freien Ende hinaus von einem dünnen Muskelstratum und starken Nerven flankirt sind (Fig. 8, Arm). Ich zählte bei einem Exemplar, dessen ganze Vorderextremität 6 Centim. lang war, 39 bis 40 einzelne Glieder, wovon die letzten ausserordentlich klein, ja fast punktförmig erschienen. In dem Kleinerwerden ist jedoch kein absolut regelmässiges Verhalten zu erkennen, insofern nach einem kleineren Stück in distaler Richtung plötzlich wieder ein beträchtlich grösseres kommen kann; es bildet dieses übrigens doch immer nur die Ausnahme.

Abgesehen von jenen zwei zapfenartigen Gebilden [1]) am Basalglied der Extremität finde ich keine Spuren mehr, die auf den biserialen Typus der Ceratodus-Flosse hinweisen. Dass übrigens letzterer auch bei Protopterus einst existirt haben muss, ist unzweifelhaft und ebenso sicher lässt sich auf Grund des Verhaltens jenes Basalgliedes behaupten, dass die Reduction der secundären Knorpelstrahlen in proximaler Richtung erfolgt sein muss. Damit steht auch die Umänderung der Extremitäten bei anderen Wirbel-

[1]) Dass diese einst knorpelige Strahlen getragen haben müssen, lehrt ein Blick auf die Ceratodus-Extremität, wo solche jetzt noch vorhanden sind.

thieren im Einklang, denn immer ist es der am meisten exponirte Theil, welcher zuerst modificirt wird, während wir proximalwärts vordringend auf ein immer conservativeres Verhalten stossen.

Von knorpeligen Radien, wie sie nach der Angabe von Peters l. c. an der unteren Seite der Knorpelkette vorkommen sollen, habe ich, obgleich ich 4 Exemplare darauf zu untersuchen Gelegenheit hatte, nie etwas bemerkt. Alles was sich an der betreffenden Stelle vorfand, war ein individuell sehr verschieden langer und breiter Hautsaum, worin die ebenfalls durch Peters bekannt gewordene, in zwei Schichten angeordneten Hornfäden nachweisbar waren, ähnlich denjenigen der Selachierflossen, jedoch viel kürzer und zarter. Die letzten Consequenzen aus der so eigenartig gestalteten Vorderextremität von Protopterus zu ziehen, könnte jetzt schon gerathen erscheinen und vor Allem ist es das Verhältniss des Schultergürtels zu den äusseren Kiemen, welches dazu aufzufordern scheint. Seitdem aber die Gegenbaur'schen und Fürbringer'schen Arbeiten gezeigt haben, ein welch werthvoller Führer das Nervensystem ist für die Beurtheilung gewisser morphologischer Verhältnisse, werden wir auch hier das letzte Wort erst dann sprechen dürfen, nachdem wir jenes einer genauen Prüfung unterworfen haben werden.

Was den Beckengürtel anbelangt, so stimmt er mit demjenigen der übrigen Dipnoër so vollkommen überein, dass ich über ihn gar keine Worte zu verlieren brauche. Dasselbe gilt auch für die freie hintere Extremität. Interessant war mir aber folgender Umstand, in dem man zugleich (nach Analogie mit Siren) einen weiteren Beweis für den rudimentären Character der Protopterus-Gliedmassen erblicken kann. An einem 29 Centim. langen Exemplar vermisste ich nicht nur jegliche Spur der Abdominalflosse, sondern auch des Beckens. An der Stelle des letzteren fanden sich nur subcutane Fettmassen und auch die durch Humphry l. c. bekannt gewordenen Beckenmuskeln waren nirgends aufzufinden. Da das betreffende Exemplar im Uebrigen durchaus nichts Abnormes oder Krankhaftes darbot, so geht daraus hervor, dass der Protopterus auch ohne Gliedmassen gut existiren kann und dass ihm dieselben also keineswegs als Locomotions-Organe dienen können. Entweder — und damit stimme ich auch mit der Auffassung Anderer überein — sind sie als Tastwerkzeuge aufzufassen, womit auch die relativ reichliche Versorgung mit Nerven gut übereinstimmt, oder fungiren sie nur nach Analogie von Barteln.

C. Die Rippen und die Wirbelsäule.

Die Rippen sind kurz, gedrungen und dorsalwärts stark gekrümmt (Fig. 11, Ri). Ihr vertebrales Ende ist in das zähe, derbe, die Chordascheide umhüllende skeletogene Gewebe förmlich eingewachsen (Fig. 12, Ri). Auf der Figur 11 ist es künstlich herauspräparirt und man sieht dadurch, dass es nicht der seitlichen, sondern vielmehr der ventralen Circumferenz der Chorda anliegt. Am ganzen Rumpf hin sind die Rippen gleichmässig stark entwickelt, gegen die Schwanzgegend aber werden sie kürzer und kürzer und hören mit dem Beginn der Hämapophysen auf. Ob letztere aus einer Concrescenz von jenen (Gegenbaur) hervorgegangen sind, ist bei Protopterus schwer zu entscheiden, doch sprechen die Verhältnisse mehr dafür als dagegen.

Im Gegensatz zu den oberen Bogen sind die unteren schöner, gleichmässiger gewölbt und beiderseits gegen die Spina inferior hin synostotisch verwachsen, während die oberen zu trennen sind.

Der bekannte Satz, dass die Dipnoër keine segmentirte, aus Wirbelkörpern zusammengesetzte Columna vertebralis, sondern an Stelle derselben nur eine fortentwickelte Chorda besitzen, gilt auch für Protopterus[1]).

Präparirt man die Chorda aus der skeletogenen Schicht (Fig. 12, Bdd) heraus, so sieht man, wie sie ein fein quergeringeltes Aussehen besitzt (Fig. 11, Ch). Unten inseriren sich die Rippen, oben die Neural-Bogen (B) mit den Processus spinosi (a) und diese tragen im Bereich der Rückenflosse zwei Flossenträger, wovon auf der Fig. 12 bei c einer sichtbar ist. Zwischen den eben genannten Gebilden je zweier Wirbel spannt sich eine starre fibröse Haut (H) aus, welche speziell zwischen zwei Dornfortsätzen doppelt ist, so dass man wie bei Ganoiden auf Querschnitten einen von den beiden Blättern eingeschlossenen Hohlraum zur Anschauung bekommt. Derselbe ist von feinmaschigem Bindegewebe (Fig. 12—15 Bd) dicht erfüllt und durch ein Septum (Sept) meistens in zwei Kammern abgetheilt. Letzteres ist um so stärker entwickelt, je mehr wir uns der Basis der Dornfortsätze nähern, und umgekehrt um so schwächer, je weiter wir an jenen in die Höhe gehen, bis es endlich ganz geschwunden ist und die beiden Kammern zu einem unpaaren Raum confluiren (Fig. 15 Bd).

[1]) Von den durch Bischoff und Hyrtl bei L. paradoxa bekannt gewordenen rundlichen Knochenscheiben an der unteren Fläche der Chordascheide habe ich bei P. nichts wahrgenommen.

Zugleich haben sich die beiden Lamellen mehr und mehr seitlich ausgebaucht und damit ging Hand in Hand eine Vermehrung des interstitiellen Bindegewebes.

Zur Erklärung von Figur 12—15 sei noch Folgendes bemerkt. Wir haben es überall mit Querschnitten zu schaffen und wenn wir dies unter Zuziehung der Figur 11 [1]) im Auge behalten, so werden auch die mit a, b, c bezeichneten Gebilde leicht ihre Erklärung finden. Das unterste, mit a bezeichnete, entspricht dem Dornfortsatz des nächstfolgenden Wirbels, welcher auf Figur 12 ganz nahe an seiner Basis getroffen ist. Bei b erscheint das Mittelstück des zweitvorderen im Querschnitt und bei c endlich die Basis des ersten Flossenstrahles. Auf Schnitt 13—15 ist letztere nicht mehr eingezeichnet. Dornfortsätze, wie Flossenträger bestehen theils aus Knochen- theils aus Knorpelsubstanz. Letztere ist durch einen blauen Ton deutlicher hervorgehoben und man sieht, dass sie an dem oberen und unteren verdickten Ende der Processus spinosi, wie auch an der Basis der Flossenträger der Knochensubstanz gegenüber, welche hier nur eine dünne Rinde bildet, weitaus vorschlägt (Fig. 12, 13, 14) bei a und c, über die allgemeine Configuration der Knochen vgl. auch Fig. 11). In der Diaphysengegend der betreffenden Knochen ist das umgekehrte Verhältniss zu bemerken (Fig. 12—15 bei b). Bei c in Fig. 12 sieht man sehr hübsch, wie es zu einer allmäligen Resorption des Knorpels kommt; derselbe zieht sich strahlenförmig von der Knochenperipherie zurück, und es erinnert das Bild lebhaft an ein gewisses Stadium der Eibefruchtung von Petromyzon Planeri, wie es durch Calberla (Z. f. w. Z. 1877) bekannt geworden ist. Wie sich dort auf Einwirkung der Spermatozoën der Dotter von seiner Umhüllung unter Bildung von feinsten Fädchen zurückzieht, so hier der Knorpel von seiner Knochenhülse.

Es erübrigt schliesslich noch, auf feinere Strukturverhältnisse der Wirbelbogen und der Chorda dorsalis einen Blick zu werfen. Was die ersteren betrifft, so liegen sie, in das die Chorda rings umgebende Bindegewebe (Fig. 12, Bdd) ebenfalls eingebettet [2]) und

---

[1]) Auf dieser Figur erscheinen Dornfortsätze und Flossenträger zu steil aufgerichtet und zu weit auseinander gezogen. In Wirklichkeit liegen sie viel schiefer nach hinten und die Membran zwischen ihnen ist so schmal, dass sie sich fast unmittelbar berühren.

[2]) Von der von Hyrtl bei L. paradoxa erwähnten asymmetrischen Insertion derselben ist bei Protopterus nichts wahrzunehmen.

jeder von ihnen besteht aus zwei ventral- und dorsalwärts unvereinigten Hälften (Fig. 11—16, B), welche je an ihrer Aussenfläche eine wulstige, in der Axenverlängerung der Dornfortsätze gelegene Erhabenheit (Fig. 11, Cri) besitzen. In derselben können sich noch Knorpelreste (Fig. 15, Kno) finden.

Gegen die Chorda zu verbreitern sich die Bogen, während sie sich nach oben fast zapfenartig verjüngen (Fig. 11). An ihrer vorderen Circumferenz besitzen sie einen halbmondförmigen Ausschnitt, doch begrenzt dieser das Spinalloch nicht direkt, indem letzteres (Fig. 11, I) ganz in der die einzelnen Bogen verbindenden Haut gelegen ist. Auf der betreffenden Abbildung sieht man die Spinalnerven daraus hervortreten. Figur 16 zeigt einen Wirbelbogen nach Entfernung der Chorda von seiner ventralen Seite und man erkennt daraus, was bei der blossen Seitenansicht unmöglich ist, dass jede Hälfte basalwärts in eine längliche, breit-spindelförmige Platte ausläuft, welche an ihrer der Chorda zugekehrten Fläche ausgehöhlt ist (BP¹). Vorne und hinten stehen die beiden Platten weit auseinander, während ihre Mittelstücke nur durch eine Spalte getrennt sind **. Nimmt man Querschnitte zu Hilfe (Fig. 12—15), so sieht man, dass jene Gebilde der Chorda nicht direkt aufliegen, sondern dass sich ein hyalinknorpeliger Sockel (BP) dazwischenschiebt, welchen wir als letzten Rest der primären, von der skeletogenen Chordaschicht sich erhebenden Neurapophysen anzusehen haben. Die äussere Chordascheide (Fig. 12, CS¹) läuft nicht überall gleichmässig darunter weg, sondern erleidet da und dort (Un) eine Unterbrechung, wodurch die betreffende Knorpelmasse mit der inneren Chordascheide (CS) in direktem Zusammenhang steht.

Bei BP¹ auf sämmtlichen Querschnitten erscheinen die knöchernen Basalplatten und nach dem oben Mitgetheilten wird es nicht mehr befremdlich erscheinen, dass sie medianwärts bald weit, bald weniger weit auseinander liegen (**). Stets sind sie durch straffes Bindegewebe miteinander verlöthet und dasselbe gilt auch für den oberen Bogenabschluss (Fig. 12—16, *), nur dass hier nie eine so grosse Distanz zu erkennen ist (vgl. auch Fig. 11, *).

An der Chorda unterscheidet man, wie ich oben schon flüchtig andeutete, eine äussere und innere Scheide. Erstere ist strukturlos, glashell, sehr dünn (Fig. 12, CS¹) und von der inneren scharf abgesetzt. Diese (CS), wenigstens fünf bis sechsmal so dick als jene, besteht aus Faserknorpel, der sowohl eine concentrische als auch eine radiäre Schichtung erkennen lässt. Die namentlich

central angeordneten dicht gelagerten radiären Züge liegen in der Axenverlängerung der ganz analog ziehenden Chordamaschen, ja beide hängen direkt miteinander zusammen, was man sofort gewahr wird, wenn man den zierlich gewellten Innenrand der inneren Chordascheide mit starker Vergrösserung betrachtet. An eben dieser Stelle sieht man zwischen den in gegenseitigem Austausch stehenden Fasern Zellen eingesprengt, die an die Formelemente des Hyalinknorpels erinnern, die ich aber der schwachen Vergrösserung wegen auf der Fig. 12 nicht andeuten konnte.

Die central liegende Chorda (Ch) erscheint durch die excessive Entwickelung ihrer Hüllmassen in ihrer Ausdehnung wesentlich beschränkt. Ihr Maschensystem geht, wie dies auch sonst der Fall, in radiärer Anordnung von einem etwas dunkleren und dichter geschichteten Centrum aus, wie dies auf der Abbildung gut zu sehen ist.

Fünf bis sechs Centimeter vor der Schwanzspitze hört die Chorda sammt ihren beiden Scheiden scharf zugespitzt auf und wird durch einen, gleichsam über ihr letztes Ende kappenartig herübergestülpten, hyalinknorpeligen Stab fortgesetzt. Derselbe verläuft unter allmäliger Verjüngung bis zur äussersten Schwanzspitze und zeigt in seinem ganzen Verlauf eine auch von Owen schon bemerkte regelmässige Segmentirung. Es sind circa 30 solcher Segmente vorhanden und zwar nehmen sie in distaler Richtung in ganz regelmässiger Weise an Grösse ab. Die so gestaltete Knorpelgerte erinnert sehr an den axialen Flossenstab, was auch schon Günther (l. c.) für Ceratodus hervorhebt. Es ist übrigens dieses Verhalten der Wirbelsäule keineswegs auf die Dipnoër beschränkt, sondern findet sich auch bei Ganoiden und Teleostiern in weitester Verbreitung, worüber die Schriften Köl-liker's, Agassiz' u. A. nachzulesen sind. Flesch (Sitzgsb. der physic. medicin. Gesellsch. zu Würzburg vom 1. Juni 1878) hat dasselbe auch für den Axolotl nachgewiesen und will auch bei anderen Urodelen Andeutungen davon gesehen haben. Es stehen mir über die Urodelen bezüglich dieses Punktes keine eigenen Erfahrungen zu Gebot, so viel aber kann ich mit Sicherheit behaupten, dass die hier existirenden Verhältnisse, mit der ihnen von Flesch gegebenen Deutung wenigstens, auf Protopterus direkt nicht übertragen werden dürfen. Erstens spricht, wie ich gleich zeigen werde, Alles dafür, dass bei Protopterus die Chorda früher auch an der Stelle des jetzigen Knorpelstabes existirte, dass letzterer sich also nicht, wie dies bei Urodelen der Fall zu

sein scheint, hypochordal entwickelt, und zweitens ist die Segmentirung des Endstabes im Sinne einer regelrechten Wirbel-Metamerie eine trügerische. Untersucht man nämlich die oberen und unteren Bogen, sowie die Spinalnerven, so wird man bald gewahr, dass sie in ihrer Zahl und Anordnung mit den Stab-Segmenten keineswegs Schritt halten, sondern dass oft auf ein Segment zwei und mehr von jenen entfallen [1]).

Damit hört natürlich jeder Vergleich mit Wirbeln oder wirbelähnlichen Theilen auf und was die Genese des Endstabes anbelangt, so bin ich, obgleich ich dieselbe nicht direkt verfolgen konnte, doch der festen Ueberzeugung, dass sich derselbe, wie oben schon bemerkt, an der Peripherie der früher hier ebenfalls vorhandenen Chorda unter allmälig fortschreitender Reduction derselben entwickelte. Legt man nämlich Sagittalschnitte durch denselben, so sieht man, wie der im Allgemeinen compacte Hyalinknorpel je zwischen zwei Segmenten eine netzartig durchbrochene, ja sogar da und dort grobmaschige Struktur besitzt. Die einzelnen Lücken und Maschen sind von einem Gewebe erfüllt, welches ich seines characteristischen Aussehens wegen für nichts Anderes halten kann, als für die letzten, allerdings spärlichen Ueberbleibsel der Chorda.

Jedenfalls lernen wir aus diesem Verhalten, dass man in Beurtheilung derartiger Verhältnisse die äusserste Vorsicht walten lassen und sich in Acht nehmen muss, das, was man bei der einen Thiergruppe als sicher erkannt, ohne Weiteres auf die andere zu übertragen. Hoffentlich zieht auch Flesch noch die Dipnoër in den Kreis seiner Untersuchungen, deren baldiger Veröffentlichung wir entgegensehen dürfen.

II. Das Gehirn und seine Nerven.

Was das Gehirn [2]) des Protopterus auf den ersten Blick von demjenigen der übrigen niedrigen Wirbelthiere unterscheidet, das ist einerseits die ausserordentliche, namentlich an der Basis hervortretende Schmalheit des Zwischen- und Mittelhirnes, anderer-

---

[1]) Ich kann Owen somit nicht bestätigen, wenn er behauptet, dass ein paralleles Verhalten zwischen den Segmenten und oberen Bogen existire.

[2]) Die früher erschienenen Beschreibungen Peter's und Owen's (l. c.) über das Gehirn von Protopterus sind so skizzenhaft und ungenau, dass ich darauf weiter gar nicht einzugehen brauche.

seits die relativ gut entwickelten, namentlich in dorso-ventraler Richtung stark ausgedehnten Hemisphären [1]). Dazu kommt als dritter Punkt eine scharfe Abknickung der Medulla oblongata und des Kleinhirnes von der Axe des hoch dorsalwärts emporgebauchten Mittelhirnes. Letzteres geht unter halsartiger Verjüngung nach vorne in das viel tiefer liegende Mittelhirn und die in dessen Axenverlängerung liegenden Hemisphären über. Letztere bilden — und dadurch stehen sie, abgesehen von Polypterus, in schroffem Gegensatz zu dem Gehirn aller übrigen Vertebraten — die tiefst liegende Partie des ganzen Organs (Fig. 21).

Sie sind gleichmässig längsoval, seitlich gleichsam comprimirt und entsenden nach vorne zu den N. olfactorius, der näher der oberen als der unteren Fläche aus einer dichten Fasermasse kegelartig heraus entspringt. Von einer zweiten, ventral gelegenen Olfactorius-Wurzel, wie ich sie bei Anuren (Anatomie des Frosches, III. Th.) andeutungsweise, bei den Schleichenlurchen (Anatomie der Gymnophionen) aber in vollendetster Weise nachzuweisen vermochte, ist bei Protopterus nichts zu erkennen. Die Hemisphären sind im Gegensatz zu L. paradoxa, wo sie nach Hyrtl basalwärts ineinander übergehen, von vorne bis nach hinten zum Hirnschlitz durch die Fissura sagittalis vollkommen von einander getrennt und ihre äussere convexe Fläche geht unter Bildung einer abgestumpften Kante in die mediale, rein senkrecht abstürzende Wand über. In der Nähe des Hirnschlitzes hängen sie durch eine zwischen beiden Grosshirnschenkeln ausgespannte, schmale Commissur zusammen. Ihre Ventrikel sind ihrer ganzen Formation entsprechend hoch und schmal, ohne sich in den Beginn des Nerv. olfactorius fortzusetzen. Ein Bulbus olfactorius ist wie bei L. paradoxa nicht differenzirt.

Das Zwischenhirn [2]) springt ventralwärts bauchig vor und lässt die Sehnerven (Fig. 19, II) aus sich entspringen. An der vorderen Circumferenz gehen beide Wurzeln direkt ineinander über, an der hinteren konnte ich dies nicht mit Sicherheit entscheiden;

---

[1]) Von assymmetrischen Lagebeziehungen des Gehirnes, wie sie durch Hyrtl von Lepidosiren paradoxa bekannt geworden sind, ist hier nichts zu bemerken.

[2]) Das Zwischen- wie das Mittel- und Kleinhirn von L. paradoxa weicht nach der, allerdings sehr skizzenhaft gehaltenen Schilderung und Abbildung Hyrtl's bedeutend von den entsprechenden Hirnregionen des Protopterus ab, allein ich müsste jenes Thier zuvor selbst untersucht haben, ehe ich genaue Vergleichungen anstellen kann.

jedenfalls kann man von keinem eigentlichen, an der Hirnoberfläche deutlich hervortretenden Chiasma sprechen. Der Opticus ist im Verhältniss zu dem kleinen Auge [1]) ausserordentlich stark entwickelt und hat einen so langen intracraniellen Lauf, wie er sonst nur bei Ganoiden und Selachiern vorkommt [2]). Anfangs geht er als cylindrischer Strang schräg nach vorne und aussen, legt sich darauf bei dem Punkt * an die innere Schädelwand und zieht zu einem platten, dünnen Bande geworden und eng an jene angepresst fast so weit nach vorne als die Hemisphären, um endlich bei † in die Orbita durchzubrechen (Fig. 19).

Dorsalwärts ist das Zwischenhirn durch ein tiefes, vom Hirnschlitz eingenommenes Thal vom Vorderhirn abgesetzt (Fig. 20, 21 hinter Z); dasselbe ist jedoch durch eine häutige, mit der Pia mater zusammenhängende Kuppel (Fig. 20, 21, Si) oder Kapsel überbrückt, die rings an den Rändern des Hirnschlitzes entspringt, deren Bedeutung mir aber nicht klar geworden ist. Auf ihrer Oberfläche fand ich eine kleine Oeffnung, von der ich nicht weiss, ob sie natürlich oder künstlich entstanden ist. Der vordere, steil abstürzende Theil der Kapsel, welcher im Gegensatz zur ganzen übrigen, durch ein zartes transparentes Aussehen charakterisirten Partie, opac und verdickt erscheint, hängt mit den Aderhautgeflechten der Ventriculi laterales zusammen und ist ihnen selbst in histologischer Beziehung zuzuweisen (Fig. 21 bei †). Nirgends habe ich die drüsenschlauchartige Struktur der Plexus chorioidei schöner ausgeprägt gesehen, als eben hier bei Protopterus und es ist schwer, sich dem Gedanken zu verschliessen, dieselben möchten einen, mit der Sekretion der Ventrikelflüssigkeit betrauten Drüsenapparat repräsentiren. Jene Kapsel erscheint wie ein Sicherheitsventil, in das jenes Fluidum bei Druckschwankungen vielleicht auszuweichen vermag, jedoch dürfte es schwer sein, diese Ansicht durch einen direkten Beweis zu stützen. Bis ich genauere histologische Details gesammelt hatte, war ich geneigt, das Organ für eine Zirbeldrüse [3]) zu halten, bald jedoch kam ich von jenem Gedanken zurück und gewahrte nach Entfernung der häutigen Kapsel ein auf der Grenze zwischen Mittel- und Zwischenhirn liegendes,

---

[1]) Bei Fischen steht sonst Opticus und Bulbus oculi stets in geradem Verhältniss.

[2]) Es ist auffallend, dass sich (nach Hyrtl's Bericht) bei L. paradoxa der Sehnerv sehr rudimentär zeigt und bei weitem nicht den langen intracraniellen Lauf besitzt.

[3]) Nach Hyrtl soll L. paradoxa keine Zirbeldrüse besitzen.

dorsalwärts stark emporspringendes Knötchen. Ich habe dasselbe auf Fig. 20 und 21 bei Z durchschimmernd gezeichnet und will noch hinzufügen, dass es mit seiner Vorder-Circumferenz in den Hirnschlitz jäh abstürzt und mit der übrigen Hirnmasse continuirlich und ohne irgend welche Abgrenzung zusammenhängt. Gerade letzterer Umstand liess mir seine Zirbelnatur wieder zweifelhaft erscheinen, während ich andererseits in Verlegenheit wäre, wo jenes Organ bei Protopterus zu suchen sein sollte? Denn, dass ich bei der Präparation absolut Nichts entfernte oder zerstörte, dafür glaube ich bürgen zu können. Aus demselben Grunde kann ich auch mit Bestimmtheit jede etwa zu vermuthende Verbindung einer Zirbeldrüse mit der Schädeldecke, wie sie bei Selachiern und Amphibien vorkommt, in Abrede stellen.

Basalwärts ist das Zwischenhirn (Fig. 19, ZH) in einen auffallend langen, annähernd cylindrischen, zapfenartigen Trichterfortsatz ausgezogen (Fig. 19, 21, T). Derselbe ist an seinem hinteren Ende basalwärts tief gespalten und die so entstehende Rinne ist von zwei wulstigen Lippen umfasst (L), in welche die ziemlich plattgedrückte, zungenartige Hypophyse eingelassen ist (Hyp). Diese ist an ihrem freien Ende gleichmässig abgerundet und besitzt eine rauhe, wie wollig aussehende Unterfläche.

Das oben schon in seiner allgemeinen Configuration und seinen topographischen Beziehungen geschilderte, fast wurstartig gekrümmte Mittelhirn (Fig. 20, 21, MH) besitzt auf seiner oberen, convexen Fläche ein von der übrigen Masse dunkler sich abhebendes Band, welches sich von der Epiphyse bis zum Cerebellum nach hinten erstreckt. Genau genommen sind es eigentlich drei parallel ziehende Bänder, ein mittleres breites, mit feinsten Querstrichen versehenes (*) und je ein seitliches helleres (l). Alle drei zusammen fasse ich auf als Ausdruck des an dieser Stelle kaum erst erfolgten und deshalb noch deutlich sichtbaren Abschlusses des Mittelhirn-Ventrikels oder Aquaeductus Sylvii. Diese Ansicht vermag ich zu stützen durch die fast spinnwebenartige Feinheit jener Bänder, welche bei der geringsten Berührung einreissen und so einen Einblick in den unterliegenden Hohlraum gestatten. Letzterer repräsentirt eine einfache, sagittal stehende Spalte, von glatten, wie mit dem Messer geschnittenen Wänden begrenzt, ohne irgend welche Prominenzen.

Dicht hinter oder eigentlich noch unterhalb des Mittelhirnes — letzteres springt nämlich zapfenartig weit nach hinten aus (Vergl. Fig. 20, HH) liegt das Hinterhirn (HH), welches, ganz

ähnlich wie bei Amphibien, nur eine schmale, nach hinten gegen die Rautengrube vorspringende, wie gerollt aussehende Marklamelle darstellt. Ihr freier, wulstiger Saum geht unter scharfer Biegung in die die Fossa rhomboidalis seitlich begrenzenden Lippen über (Fig. 20, 21, NH) und diese wiederum laufen am Ende von jener in die Hinterstränge des Rückenmarkes aus. Am Grunde der mit einem deutlichen Obex (Ob) versehenen Fossa rhomboidalis verläuft medial eine zarte Furche (Fig. 20, CF) wie wir eine solche auch auf der ventralen Seite des Nachhirnes bemerken (Fig. 19, NH). Die ganze Medulla oblongata stellt einen plattkegelförmigen Körper von ansehnlicher Länge dar und ist an ihrer Unterseite zart längsgestriemt. An der Uebergangsstelle in das Rückenmark verflacht sie sich mehr und mehr, wie denn auch letzteres selbst, ähnlich wie bei Cyclostomen einen ziemlich flachen, bandartigen Strang repräsentirt [1]). Ehe ich nun zur Schilderung der übrigen Hirnnerven übergehe, muss ich noch erwähnen, dass das Gehirn den Schädelraum so wenig ausfüllt, als dies nach Hyrtl bei Lepidosiren paradoxa der Fall zu sein scheint. Der übrig bleibende, während des Lebens wohl mit einer lymphartigen Flüssigkeit erfüllte Raum, ist — und darin stimmt Protopterus wieder mit Lepidosiren paradoxa überein — von einem aus feinsten Bindegewebsfasern und Gefässen bestehenden, in den verschiedensten Richtungen sich kreuzenden Balkenwerk durchzogen. Die Gefässe schlagen dabei so vor, dass die fibrösen Stränge nur als Stützapparat d. h. nur als feinste Träger von jenen zu figuriren scheinen. Es steht mir ausser allem Zweifel, dass die hier so massenhaft angehäuften Gefässe zur Sekretion jener oben erwähnten subarachnoidealen Flüssigkeit in direktester Beziehung stehen.

Die Hirnnerven sind bei L. paradoxa von Hyrtl und neuerdings bei Protopterus von Humphry (Journal of Anat. u. Physiol. Bd. VI.) ausführlich geschildert worden und es stimmen beide Thiere, wie es scheint, in den wesentlichsten Punkten überein. Dies gilt wenigstens für die periphere Verbreitung, während sich in den Ursprungsstellen wesentliche Differenzen ergeben, vorausgesetzt, dass die Hyrtl'schen Angaben durchweg genau und zuverlässig sind. Humphry scheint darauf gar nicht geachtet zu haben, wenigstens erwähnt er Nichts davon, so dass alle fol-

[1]) Die Aehnlichkeit wird noch dadurch vermehrt, dass auch hier die oberen und unteren Spinalwurzeln in alternirender Weise entspringen.

genden Notizen auf meinen eigenen Untersuchungen basiren. Ich lege deshalb bei meiner Schilderung darauf grösseren Nachdruck, als auf den von jenen obgenannten Forschern im Allgemeinen richtig angegebenen, peripheren Nervenverlauf [1]).

Auf den Riech- und Sehnerven, die ich oben schon besprochen habe, brauche ich jetzt nicht mehr zurückzukommen und will gleich bemerken, dass die Augenmuskelnerven nicht, wie man bis jetzt annehmen zu müssen glaubte, den Dipnoërn gänzlich fehlen, sondern dass einer wenigstens vorhanden ist. Ich gab mir — und dies ist jenes durch den Schädelraum hin sich erstreckenden und das Gehirn reichlich umspinnenden Gefässnetzes wegen ausserordentlich schwierig — alle erdenkliche Mühe, die etwa existirenden Augenmuskelnerven in ihrem Ursprung am Gehirn nachzuweisen. Es ist mir dies aber bei zwei Exemplaren nicht gelungen und erst wie ich das Gehirn herausgenommen, den Schädel sagittal gespalten und in Carmin durchgefärbt hatte, fand ich einen ziemlich langen, aber ausserordentlich feinen Nerven, welcher nach vorne und oben vom Ganglion Gasseri die laterale Schädelwand mittelst einer besonderen Oeffnung perforirte (Fig. 5, oc) und sich in den Augenmuskeln verlor, ohne dass ich nachzuweisen vermochte, welche davon er speciell versorgte. Mit diesem Durchtritt durch ein besonderes Loch ist allerdings noch nicht bewiesen, dass der Nerv auch einen besonderen Ursprung am Gehirn besitzt; er könnte ja auch kurz vor dem Durchtritt des Trigeminus aus diesem Nerven entspringen. Immerhin ist aber damit der Beweis geliefert, dass auch bei Protopterus die Augenmuskelnerven, wenn auch nur durch einen einzigen Stamm repräsentirt, sich zu individualisiren beginnen, wenn man sich dieselben, wofür allerdings noch keineswegs stricte Beweise vorliegen, aus der Trigeminusgruppe hervorgegangen denken will.

Ich muss übrigens gestehen, dass ich nach den neuesten Untersuchungen Schwalbe's über das Ganglion oculomotorii nicht sehr zu dieser Ansicht neige und deshalb jenen feinen Nervenfaden von Protopterus eher als einen selbstständig entspringenden Oculomotorius aufzufassen geneigt bin.

Der Quintus (V) entsteht mit vier sehr eng aneinander liegenden Wurzeln seitlich am vordersten äussersten Winkel der Medulla oblongata resp. des Hinterhirns. Mit ihnen anastomosirt

---

[1]) Alle die jetzt folgenden Zahlenbezeichnungen beziehen sich auf Fig. 19.

ein ventral, und zwar etwas hinter jenen entspringender, starker Nerv, der Facialis (VII) [1]) und dieser wiederum verbindet sich enge mit einem anderen Nervenstrang, der etwas weiter hinten seitlich vom verlängerten Mark entspringend die vordere Circumferenz der häutigen Hörblase umgreift, sich auf ihr reich verzweigt und vor Allem zwei starke Aeste zu den Ampullen entsendet (VIII [1])).

Ganz unabhängig von diesem, wie ich ihn gleich nennen will, accessorischen Hörnerven existirt nach hinten von ihm, ebenfalls aus der Seite der Medulla oblongata hervortretend, noch ein von jenem gänzlich unabhängiger Acusticus [2]). Der eigentliche Stamm ist kurz und zerfällt sofort in drei Zweige, welche die von jenem obgenannten Nerven frei gelassene Partie des Hörsackes umspinnen. Die genaueren Details ersieht man am besten aus der Abbildung und man wird erstaunt sein über die überreiche Versorgung des Hörorgans mit nervösen Elementen.

Nach dem eben geschilderten Sachverhalt bei Protopterus möchte ich fast bezweifeln, ob Hyrtl im Recht ist, wenn er den Acusticus bei L. paradoxa als Ast des Trigeminus entstehen lässt, ja ich behaupte ausdrücklich, dass, falls jener Nerv überhaupt nicht mit discreter Wurzel, sondern von einem andern benachbarten Nerven entspringt, dies kein anderer sein kann, als der Facialis, den Hyrtl, als besonderen Nerv gar nicht erwähnend, als Zweig des Trigeminus aufgefasst zu haben scheint. Humphry (l. c.) führt den Facialis als besonderen Hirnnerven auf, lässt uns aber über jene Ursprungsverhältnisse vollständig im Dunkeln.

Hinsichtlich dieses Punktes könnte man sich allerdings fragen, ob er als vordere (motorische) Wurzel des Trigeminus oder des Acusticus aufzufassen sei? Ich will dies nicht entscheiden und bezüglich seines Austrittes aus dem Schädel nur bemerken, dass letzterer basalwärts dicht am vorderen Umfang der Capsula auditiva erfolgt. Im Moment, wo er an der Basis cranii erscheint, erzeugt er eine hinter dem Squamosum durchtretende Communicationsschlinge mit dem Ramus III des Trigeminus (Chorda).

An dem Abgangspunkt derselben schickt der Facialis einen langen Ramus palatinus unter der Mucosa oris nach vorne bis

[1]) In topographischer Beziehung imponirt der Facialis als motorische Wurzel des Quintus.

[2]) Auch den Cyclostomen kommt ein accessorischer Acusticus zu.

in die Regio nasalis des Schädels. Ihm entgegengesetzt läuft ein an derselben Stelle entspringender Nervenfaden direkt nach rückwärts, umgreift die basalwärts stark vorgewölbte Hörkapsel von unten und anastomosirt dicht hinter derselben mit dem durch ein besonderes Loch austretenden Glossopharyngeus (IX). Ich bin der Erste, welcher letzteren als besonderen, vom Vagus wohl differenzirten Nerven aufführt und da die Darstellung desselben absolut mit keinen Schwierigkeiten verbunden ist, so bleibt es mir um so unverständlicher, warum in keiner früheren, die Dipnoër behandelnden, Arbeit von ihm die Rede ist.

Er entspringt eine ziemliche Strecke hinter dem Acusticus und zwar mit zwei sehr enge an einander liegenden Wurzeln aus dem Seitenrand der Medulla oblongata. Die hintere Wurzel strebt direkt auf die oben erwähnte Oeffnung im Schädel zu, die vordere (IX[1]) dagegen schiebt sich dorsalwärts über jene nach hinten und vereinigt sich mit dem Vagus (X). Letzterer, welcher mit sieben dorsalen und zwei ventralen Wurzeln entspringt, repräsentirt einen Nerven, der sich bezüglich seiner Mächtigkeit mit dem Trigeminus gut messen, ja ihn vielleicht noch übertreffen kann.

Nach kurzem Verlauf vereinigt sich der radienartig verlaufende Wurzelcomplex zu einem kurzen, gemeinsamen Stamm, welcher zu einem grossen, in der Knorpelwand des Schädels liegenden Ganglion anschwillt (G). Aus letzterem geht dann ein ganzes Büschel[1]) von Nerven hervor, die in ihrem weiteren Verlauf von Humphry (l. c.) im Allgemeinen richtig beschrieben worden sind und von denen ich als wichtigen neuen Punkt deshalb nur Folgendes hervorheben will.

Der hinterste Strang (Fig. 10, Sr) zieht lateral von der Kopfrippe, (KR) aber genau in der Axe derselben, nach hinten, unten und aussen und communicirt mit dem vorderen Ast des Hypoglossus XII, in welchem er vollkommen aufgeht[2]).

Der Hypoglossus selbst entsteht noch intracraniell mit zwei ventralen, kräftigen Wurzeln (Fig. 19, XII), wovon aber die vordere die hintere an Stärke weit übertrifft. Jede davon tritt durch ein besonderes Loch der lateralen Schädelwand hindurch (Fig. 10, XII) und nachdem beide ausserhalb noch eine kleine

[1]) Der Vagus fungirt auch an Stelle des bei Protopterus so wenig als bei Cyclostomen existirenden Sympathicus.

[2]) Bei Rla auf Fig. 10 sieht man den Ram. lateralis N. vagi nach rückwärts ziehen.

Strecke getrennt zurückgelegt haben, vereinigen sie sich unter spitzem Winkel zu einem dicken Strang (Bra), welcher kurz nach seiner Entstehung einen feinen Nerven aus dem ersten Spinalis zur Verstärkung erhält (Fig. 10, I Sp).

So, aus Vagus-Hypoglossus und Spinalelementen componirt gelangt der Nerv in die Axillarfalte, wo er in mehrere kleine Seitenäste und zwei Hauptzweige zerfallend hinauszieht bis zur freien Spitze der Extremität. Die Lage des so construirten Plexus axillaris zum Seitenast des Vagus und zur Kopfrippe (KR) geht am besten aus der Abbildung 10 hervor, doch will ich kurz erläuternd bemerken, dass der dem Vagus entstammende Zweig, sowie der Hypoglossus selbst lateralwärts, der Zuzug vom ersten Spinalis dagegen medianwärts von der Kopfrippe verläuft.

Bei einem kleinen Exemplar von Protopterus entsprang aus der Hypoglossus-Schlinge ein nach vorne am Boden der Mundhöhle hinstreichender, den Musc. cephalo-hyoideus versorgender starker Zweig, welchen ich bei einem zweiten Exemplar nicht mehr aufzufinden vermochte. Er mag wohl hier, wie dies Hyrtl auch von Lepidosiren parodoxa beschreibt, aus der Vagusgruppe hervorgehen, gewiss behaupten kann ich dies aber nicht.

Somit lässt sich also mit Sicherheit behaupten, dass bei Protopterus Nervenelemente im Plexus brachialis verlaufen, die man bisher nur auf den Tractus intestinalis, die Kreislaufs- und, worauf es hier am meisten ankommt — auf die Respirationsorgane (Kiemen) beschränkt glaubte. Die Extremität erhält somit ausser Hypoglossusfasern einen kräftigen Kiemen-Nerven, d. h. einen Ast des Vagus. Das ist ein Satz, der in der vergleichenden Anatomie hiemit zum erstenmal ausgesprochen wird. Hält man die Thatsache der Versorgung der Extremität durch einen Kiemennerven zusammen mit dem, was ich früher schon über die topographischen Verhältnisse derselben, sowie ihre Beziehungen zu den äusseren Kiemen mitgetheilt habe, so wird man keinen Augenblick mehr daran zweifeln können, dass uns in **Protopterus** ein Thier erhalten ist, dessen primitive Organisation uns zu dem Ausspruch berechtigt: Die **Gegenbaur**'sche Hypothese über die Entstehung des Schultergürtels hat aufge-

hört eine Hypothese zu sein, sie ist zur festen, unumstösslichen Thatsache geworden.

Die Vorderextremität von Protopterus ist an ihrem locus nascendi d. h. im Bereich des Schädels, des Visceralskeletes und der Kopfnerven liegen geblieben, ein Verhalten, wie es bis jetzt von keinem andern Wirbelthier bekannt ist.

Ueber die morphologische Bedeutung des Beckens wage ich mir noch kein sicheres Urtheil zu bilden, obgleich auch seine Wanderung in distaler Richtung neulich von Davidoff an Selachiern sicher nachgewiesen wurde. Vielleicht bin ich später in der Lage, mich hierüber bestimmter äussern zu können.

An die genaue Durcharbeitung der übrigen Organsysteme des Protopterus bin ich bis jetzt mit Ausnahme des Hautskeletes (publ. im Anh. f. mikrosk. Anatomie 1880) noch nicht gekommen, doch hoffe ich diese Lücke später ergänzen zu können.

Bei der vorliegenden Arbeit, welche schon vor vier Jahren begonnen, dann aber äusserer Umstände wegen immer wieder unterbrochen wurde, bin ich von folgenden Herrn in liebenswürdigster Weise mit Material unterstützt worden: Ecker, v. Siebold, Ewart, Weismann, Hasse, Gegenbaur, Häckel und Reichert. Es ist mir eine Freude, denselben an dieser Stelle meinen freundlichsten Dank aussprechen zu dürfen.

Freiburg i/B. im December 1879.

Tafelerklärung.

Allgemein gültige Bezeichnungen.

AF, *AF*^{1} Antorbitalfortsatz.
A, *A*^{1} Articulare.
Arm Arm.
B Wirbelbogen.
B, *Bd*, *Bdd* Bindegewebe.
BP Basalplatte
Cri Crista
CF Centrafurche
} desselben.
Ch Chorda dorsalis.
CS, *CS*^{1} Aeussere und innere Scheide derselben.
Cnas Cavum nasale.
CM, *CM*^{1} Cartilago Meckelii.
Co Mediale Commissur-Platte der letzteren.
D Dentale externum.
Es Fortsatz des knorpeligen Nasendaches.
E, *E*^{1} Fortsätze des Pterygo-palatinum.
FP Fronto-parietale.
Frh Fossa rhomboidalis.
G Ganglion N. vagi.
GF Gelenkgrube am Unterkiefer.
H Haut zwischen Darmfortsätzen und Flossenträgern.
Ht Häutige Fontanelle vorne und seitlich am Schädeldach.
HH Hinterhirn.
Hy Hypophysis cerebri.
Hyd Os hyoideum.
HM Hüllmassen der Chorda.
KR Kopfrippe.
Knp Knorpel am Schulterbogen.
Ks Deckknochen am Schulterbogen.
KF Aeussere Kiemenfransen.
Med Medulla spinalis.
MH Mittelhirn.

N Os nasale.
NK, NK^1 Nasenknorpel.
Nh Naht zwischen den Vorderenden der Pterygo-palatina.
NH Nachhirn.
Ob Obex.
OB, OB^1 Ohrblase.
Op Opercular-Knochen.
PP Pterygo-palatinum.
Pch Perichondrium.
Prc Process. coronoideus mandibulae.
Pasc Process. ascend. des Pterygo-palatinum.
Ps Parasphenoid.
Ps^1 Fortsatz desselben zur Verbindung mit dem Pterygo-palatinum.
PK Schnauzenknorpel.
Pm Z Praemaxillar-Zähne.
Qu Quadratum.
Ri, Ri Rippen.
Rla Seitennerv des Vagus.
S Sehnenknochen.
Su Supra-occipital-Knorpel.
Sl Schmelzsubstanz.
SF Mediale Verbindungsstelle der Vorderenden der Pterygo-palatina (Septum nasale osseum).
SK Septum cartilagineum nasi.
Spo Supra-occipitale.
Sq Squamosum.
Sept Septum in dem häutigen Interspinal-Raume.
Sy Symphyse des Unterkiefers.
Spm Spina mentalis externa.
Sr der am Plexus brachialis sich betheiligende Ast des Vagus.
I Sp Erster Spinal-Nerv.
Si Kuppel der Pia mater.
T Hirntrichter.
Tr Pars trabecularis cranii.
Trg Nasal-Ast des Quintus.
VH Vorderhirn.
Z Zirbel?
ZH Zwischenhirn.
Zp Gelenkhöcker für den Humerus.

1—6 Die sechs Kiemenbögen
I—*V* Die fünf Kiemenöffnungen
} auf Fig. 8.

I N. olfactorius
II N. opticus
V^1—*V*^{3} N. Trigeminus
VII N. Facialis
VIII^1, *VIII* N. acusticus I u. II
IX, *IX*^{1} N. glossopharyngeus
X N. vagus
XII N. hypoglossus
} resp. die Durchtrittspunkte dieser Nerven in der Schädelwand (Fig. 3 und 5).

Ueber die übrigen Bezeichnungen vergl. den Text.

Fig. 1. Schädel von oben.

Fig. 2. Schädel von unten.

Fig. 3. Schädel von der Seite (die Kiemenspangen sind entfernt).

Fig. 4. Unterkiefer von vorne.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Schädel, wodurch das Cavum cranii eröffnet ist.

Fig. 6. Regio naso-ethmoidalis von oben. Das O. nasale und die Sehnenknochen sind entfernt.

Fig. 7. Rechte Unterkieferhälfte von Innen.

Fig. 7^1. Isolirtes Pterygo-palatinum der linken Seite von aussen,

Fig. 8. Das Visceral-Skelet mit dem Schulterbogen und der vorderen Extremität.

Fig. 9. Profilansicht des unpräparirten Kopfes. Die Schuppen, die Kiemenfalte, die äusseren Kiemen, sowie der Arm sind deutlich sichtbar.

Fig. 10. Plexus axillaris in seinem Verhältniss zur Basis cranii und Kopfrippe.

Fig. 11. Chorda dorsalis mit ihren Appendikeln.

Fig. 12—15. Querschnitte durch die Wirbelsäule mit Dornfortsätzen und Flossenträgern.

Fig. 16. Ein isolirter Wirbelbogen von der Ventralseite, um die auf der Chorda ruhenden Basalplatten zu zeigen. Die Chorda selbst ist entfernt.

Fig. 17. Querschnitt durch die vordere Nasengegend. Bei SK erscheint das zwischen die Fortsätze des Pterygo-palatinum EE eingeklemmte Septum cartilagineum.

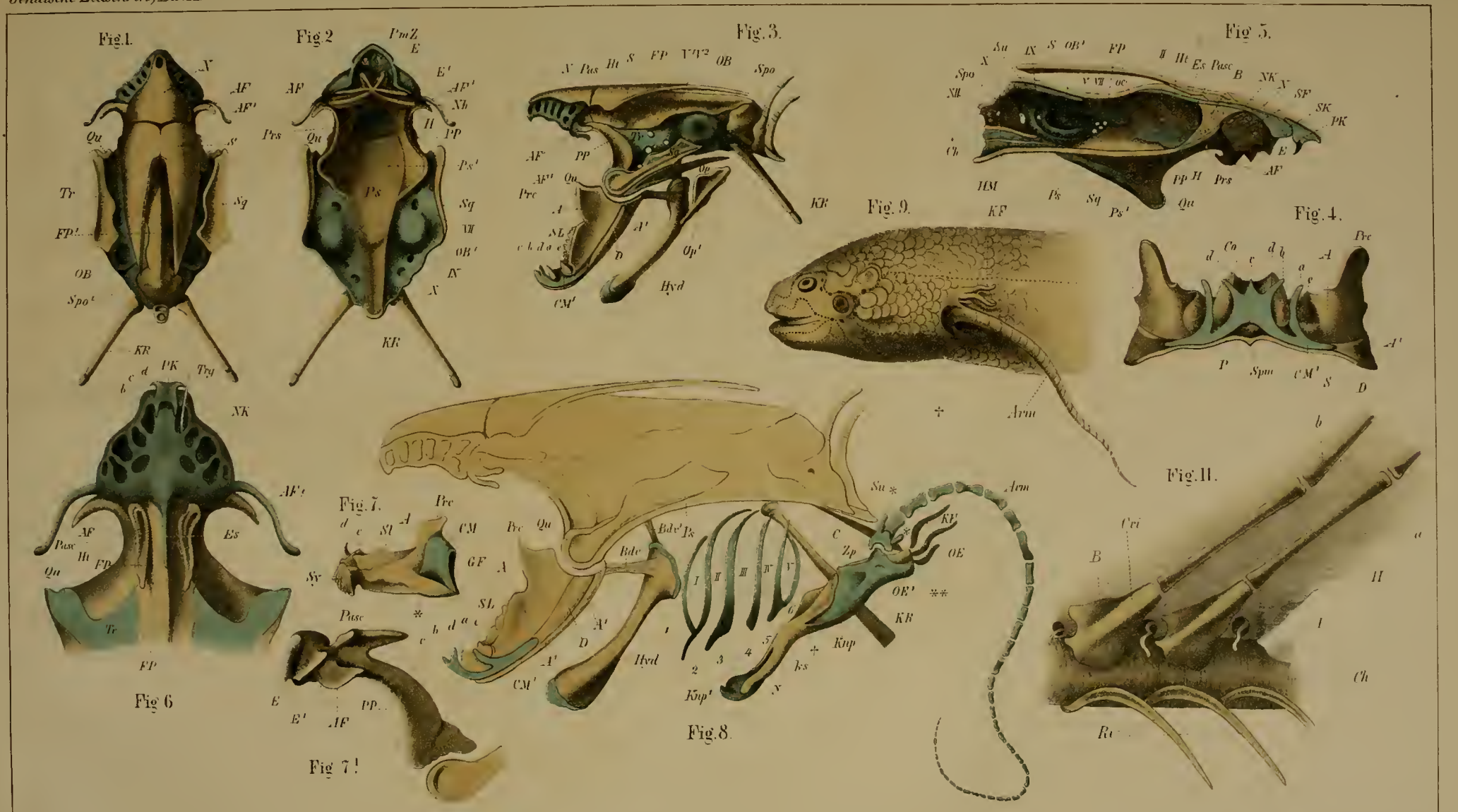
Fig. 18. Querschnitt durch die hintere Nasengegend, um das von Seiten der Pterygo-palatina gebildete Septum osseum zu zeigen.

Fig. 19. Das Gehirn mit seinen Nerven und den beiden Gehörsäcken von der Ventralseite.

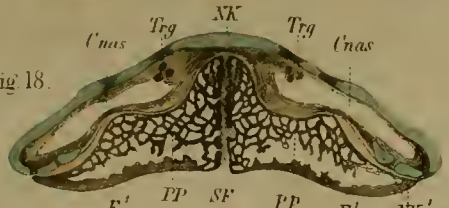
Fig. 20. Dasselbe von der Dorsalseite von einem jüngeren Exemplar. Die Nerven sind hier nicht eingezeichnet.

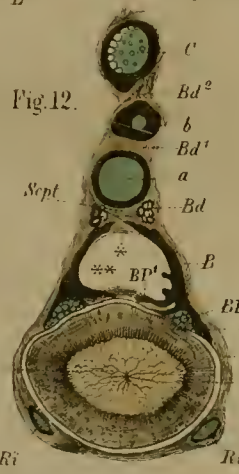
Fig. 21. Das Gehirn von der Seite, ebenfalls ohne Nerven mit Ausnahme des Olfactorius und Opticus.

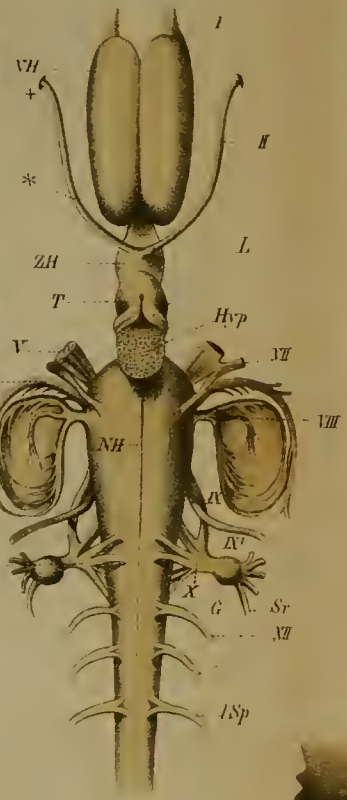
Sämmtliche Figuren sind unter der Lupe gezeichnet mit Ausnahme der Fig. 17 und 18, bei welchen Hartnack IV in Anwendung kam.

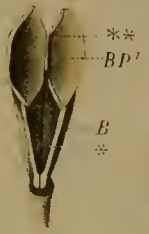


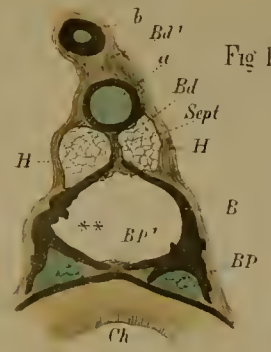
Wiedersheim fec. Verlag v. Gustav Fischer, Jena. Lith. Anst. v. G. C. Mühlenbeck

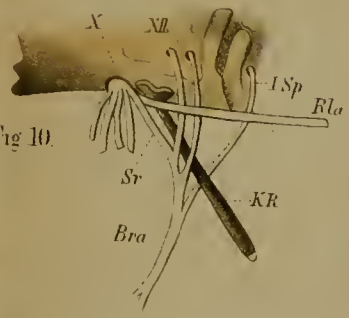


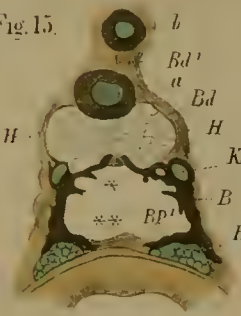












Wiedersheim fec

Verlag v. Gustav Fischer in Jena

Lith. Anst. v. Th. Müller, Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1880

Band/Volume: NF_7

Autor(en)/Author(s): Wiedersheim Robert Ernst Eduard

Artikel/Article: Das Skelet und Nervensystem von Lepidosiren annectens (Protopterus ang.) 155-192